

АКАДЕМИЯ НАУК  
С С С Р

А. Г. ПОДДУБНЫЙ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ  
ТОПОГРАФИЯ  
ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ  
В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

А.Г. ПОДДУБНЫЙ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ  
ТОПОГРАФИЯ  
ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ  
В ВОДОХРАНИЛИЩАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД · 1971

**Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Поддубный А. Г. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—309.**

Обобщены результаты многолетних исследований территориально обособленных группировок рыб разного ранга и биологического значения. Рассмотрены внутривидовые структуры основных видов рыб, населяющих равнинные водохранилища. Приведен сравнительный материал по естественным водоемам — озерам и рекам. Описаны новые методы исследования естественного поведения рыб (дистанционные телеметрические наблюдения, экологические полигоны) и изложены результаты их применения в различных экологических ситуациях для изучения фактического пути рыб, скорости движения, ритмики двигательной активности, систем ориентации и навигации. Детализировано представление о типах местообитаний (биотопах) рыб, описан новый метод изучения ареалов пелагических животных (планктона и рыб). Дана обобщенная классификация структурных элементов видовой популяции, определены системы взаимосвязей между ними внутри популяции и с популяциями других видов.

Приведен обширный фактический материал, характеризующий основные закономерности формирования, распределения, миграций и местных перемещений видового населения в стабильных и динамичных условиях. Определены аспекты практического использования результатов исследований в интересах различных отраслей народного хозяйства. Илл. — 105, табл. — 25, библи. — 724 назв.

Ответственный редактор

доктор биологических наук *В. С. КУЗИН*

Популяции вида находятся под постоянным воздействием сложного комплекса многообразных факторов и отвечают на него отклонениями в отправлениях жизненных функций, изменением строения и внешнего облика. Изменчивость есть свойство вида, обеспечивающее его морфобиологическую стабильность (Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Вавилов, 1930; Кузин, 1962; Никольский, 1965), и она же при определенных условиях — необходимая основа дальнейшей эволюции и дивергенции вида (Крыжановский, 1953).

Изучение внутривидовой изменчивости животных началось давно. Еще Брэм-отец (Christian Ludwig Brehm), работавший в первой половине прошлого столетия, заметил морфологическую неоднородность коллекционных экземпляров в пределах одного вида. В середине прошлого столетия внутривидовая изменчивость у различных групп животных была уже хорошо известна. Она послужила одной из основ для разработки эволюционной теории Дарвина и была им объяснена как начальная стадия видообразования. С тех пор изучению внутривидовой, в особенности географической, изменчивости стали уделять все больше внимания, и в начале нашего столетия стало ясно, что все широко распространенные виды животных в пределах своего ареала в большей или меньшей степени неоднородны и находятся на разных стадиях дивергенции.

К настоящему времени в биологии и ее отдельных дисциплинах уже накоплен обширный фактический материал, показывающий, что вид необходимо рассматривать как сложно организованную систему соподчиненных совокупностей особей, относительно обособленных или территориально, или по времени и характеру жизнедеятельности. Это обособление значительно расширяет приспособительные возможности вида, способствуя увеличению его ареала, эффективному использованию кормовой базы для поддержания оптимальной численности особей и сохранению его при временном ухудшении условий, эпидемиях, эпизоотиях и воздействии человека. Благодаря обособлению особи популяции приобретают различия в физиологии, поведении и образе жизни, а в определенных условиях — и в морфологических признаках. Формы адаптивной изменчивости изучены еще явно недостаточно, так как точные фактические данные в области популяционной биологии получены пока только в условиях опыта. При всей ценности и значении лабораторных экспериментов перенос их данных в естественную сложную и противоречивую обстановку возможен лишь в весьма ограниченных пределах, а широкие экстраполяции и обобщения чреваты искажением действительных природных отношений.

Объем фактического материала, собранного зоологами при наблюдениях за природными популяциями, очень невелик; не все группы животных одинаково интенсивно и всесторонне исследуются. Несколько лучше



других изучены птицы и млекопитающие, а из беспозвоночных — насекомые, однако и по этим группам материала недостаточно.

Представления разных авторов о популяционной структуре вида очень разнообразны (табл. 1), и ни одно из них нельзя признать до конца удовлетворительным. Поэтому изучение внутривидовой изменчивости на уровне обособленных поселений вида остается сейчас одной из основных задач популяционной экологии и осуществляется по крайней мере в 6 взаимосвязанных аспектах: морфологическом, генетическом, физиологическом, поведенческом, хорологическом и биоценотическом.

Таблица 1

Хорологическая структура вида

Беклемишев, 1960	Наумов, 1963	Никольский, 1968	Исаков, 1963	Шварц, 1967	Попов, 1968
—	Одиночки	Косяк	—	—	Одиночки
Псевдопопуля-	Семьи	Стаи	Семьи	—	Семьи
ции					
Временные	Колонии	Скопления	—	Микропо-	Временные
популяции				пуляции	популяции
Полупопуля-	Стада	Колонии			
ции					
Субпопуляции	Элементарные популяции			—	Элементарные
					популяции
Популяции	Экологиче-	Стада (ло-	—	Популяции	Биотопические
	ские попу-	кальные			популяции
	ляции	стада)			Локальные
—	—	—	Локальные	—	популяции
			популяции		Локальные
Суперпопуля-	Географи-	—	Географичес-	—	Географиче-
ции	ческие по-		кие популяции		ские популяции
	пуляции				
—	—	—	Подвиды	—	Подвиды

Вопрос о территориальных группировках рыб, их формировании, длительности существования, биологическом значении, требованиях к среде и характеру взаимодействия с соседними группировками, несмотря на обилие литературных данных, прямо или косвенно подтверждающих существование таких группировок, у большинства видов рыб до сих пор остается не решенным. Нет единообразия в представлениях о системе экологических групп, очень часто качественно одинаковые группировки называются авторами по-разному, еще чаще различные по происхождению и составу группы объединяются под общим названием. Некоторыми специалистами, работающими с пресноводными рыбами, полностью отрицается существование стойких территориально обособленных группировок в популяциях рыб озер, рек и водохранилищ. Наконец, ряд исследователей придерживается мнения, что обособленным территориально внутривидовым группам обязательно должны быть свойственны стойкие морфобиологические отличия, а если особи, взятые из разных участков водоема, этих отличий не имеют, популяция считается структурно однородной.

Основная трудность исследований в этой области — недостаток точных методов прямых наблюдений за перемещениями особей и их групп и слабая разработка способов комплексного анализа адаптивной изменчивости. Первоочередная задача — четкая документация существования территориальных группировок разного ранга и их биологического значения. Эту задачу и попытался разрешить автор.

В основу работы положены результаты 17-летних исследований популяций рыб, проведенных при участии и под руководством автора лабора-

торией ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР на водохранилищах Волжской системы и некоторых водохранилищах, озерах и реках Ленинградской, Вологодской, Ярославской и Мурманской областей.

Основные методические приемы исследования — разные формы массового мечения среднеразмерных и крупных рыб, регулярно повторяющегося в разные сезоны года на природных полигонах, выбранных с учетом охвата всех местообитаний данного вида в водоеме. Мечение обязательно сочеталось с детальным анализом биологических особенностей и численности особей в исследуемых популяциях. Новыми в методическом отношении оказались схемы поэтапного мечения рыб на местах нереста, нагула, зимовки, использование информационных ультразвуковых передатчиков-меток и работы на экологических полигонах, выявление паразитов — естественных меток, способы документации фактического пути и скорости движения рыб, учета абсолютной численности их промыслового запаса и анализа дрейфа молоди рыб с ветровыми течениями.

Постановка основных исследований на водохранилищах, молодых водоемах с еще неустановившимися геохимическим и биологическими условиями, позволила получить более точные данные о механизмах перестройки топографических и биологических структур видовых популяций. Основной по объему и значению фактический материал, используемый в работе, был получен при исследовании популяций леща *Abramis brama* Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Такое географическое ограничение сделано не случайно. Начиная с 1952 г., после создания на Рыбинском водохранилище специализированного научно-исследовательского Института АН СССР, этот водоем всесторонне и регулярно изучается в гидробиологическом отношении, что дает в руки эколога необходимые данные для комплексной оценки условий существования выбранных объектов исследования, без которой саму работу провести в задуманном плане невозможно.

Рыбинское водохранилище — крупный водоем озерного типа. Благодаря заметным местным различиям в условиях, видовом составе и численности рыбного населения на отдельных участках и хорошему освоению промыслом он исключительно удобен для экспериментирования. Горьковское и Куйбышевское водохранилища, более молодые и иные по типу водоемы, также регулярно и всесторонне изучавшиеся силами разных специалистов ряда организаций, оказались наиболее удобными моделями для изучения исходных этапов формирования популяций рыб. Лещ же, эврибионтная и легко переносящая мечение рыба, проявил себя весьма перспективным на первом этапе популяционных исследований в силу своей массовости и быстроты адаптивных реакций на изменения экологической обстановки.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность Ю. И. Спектору, В. В. Гайдуку, Л. К. Малинну, В. П. Захарову, И. И. Усатову, И. Г. Карпову за разработку новых приборов и активное содействие в экспедиционных работах, научному сотруднику Н. А. Гордееву за большую помощь при подготовке рукописи, коллективам лабораторий ихтиологии, гидрологии, зоопланктона и зообентоса Института биологии внутренних вод АН СССР, содействовавшим в подборе и обработке недостающих материалов, чл.-корр. АН СССР Г. В. Никольскому, проф. Б. С. Кузину, докт. биол. наук Б. К. Штегману, В. Р. Протасову и М. А. Фортунатову, взявшим на себя труд по просмотру рукописи и сделавшим ряд ценных замечаний.

## ВОДОХРАНИЛИЩА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ

Водохранилища представляют собой внутренние водоемы, сочетающие особенности рек, озер и прудов. По строению и режиму часть водохранилищ сходна с проточными озерами, часть — с расширенными речными плесами. Трудно провести границу между большими прудами и водохранилищами малых размеров. Подобное разграничение проводится по объему водоемов (Драчев, 1956; Thomas, Harbek, 1956), по степени затопления русла и поймы (Жадин, 1950), по характеру стока зарегулированного водоема (Вендров, 1959) и типу регулирования водообмена (Долгов, 1948).

Сооружение крупных водохранилищ поставило целый ряд новых задач в области экологии рыб. Условия существования организмов в водохранилищах определяются не только факторами, которые характерны для естественных водоемов (географическая зональность, морфометрические особенности и т. п.), но и другими, весьма эффективными. К последним прежде всего относится уровенный режим, регулируемый режимом работы гидроэлектростанций.

Изучение жизни рыб в этих своеобразных условиях представляет исключительный интерес. Важную экологическую проблему составляет и формирование ихтиофауны водохранилищ. Вместе с озерами, разливами многолетнего затопления и прудами водохранилища относятся к категории континентальных водоемов замедленного водообмена. Особенности этих водоемов, в том числе закономерности взаимных связей между физико-географическими, химическими и биологическими процессами, наиболее четко сформулированы в работе Г. Ю. Верещагина (1923).

При оценке процессов, лежащих в основе биологической продуктивности водохранилищ, особое внимание следует уделять способности водоемов замедленного водообмена к повышенной аккумуляции энергии, трансформации речных вод в условиях замедленного стока и очистному эффекту как результату круговорота веществ в условиях достаточной освещенности и аэрации водной толщи. Процессы аккумуляции, трансформации и очистного эффекта взаимосвязаны и приводят к ряду острых противоречий, которые необходимо учитывать для рациональной эксплуатации и мелиорации водоемов. В. И. Жадин (1950) справедливо отмечает, что большинство процессов, необходимых для формирования оптимальной биологической продуктивности, в случаях гипертрофии приводит к противоположным и часто к отрицательным результатам.

Так, неуправляемое повышение стока нередко является главной причиной быстрого заиления и исчезновения водохранилища. При нерегулируемом усилении процессов аккумуляции происходит гипераккумуляция и избыточная эвтрофикация водоема, переходящая в свою противоположность — полисапробное состояние.

Г. В. Никольский (1947, 1948) отмечает, что в разных географических зонах и в условиях разных ландшафтов процессы развития и отмирания водохранилищ идут особыми путями. В зоне пустыни, где водохранилища создаются на реках, несущих много минеральной взвеси, чаша быстро заполняется наносами и река как бы возобновляет свое течение в верхнем бьефе при изменившемся базисе эрозии. В таком случае развитие идет по схеме река—озеро—река. Изменение режима Фархадского водохранилища в последние годы и ряда других водоемов полностью подтверждает прогноз Г. В. Никольского. В условиях гумидного климата, в тех случаях когда водохранилище имеет малые сезонные колебания уровня, его развитие идет по схеме река—озеро—болото. Существуют и другие типы развития водохранилищ, разработка которых должна войти в задачу раздела региональной лимнологии, посвященного типологии искусственных водоемов в различных географических зонах.

Водоохранилища создавались человеком со времен глубокой древности. Сведения о строительстве больших искусственных водоемов с регулируемым водообменом известны для Египта эпохи фараона Менеса, жившего за 3200 лет до нашей эры (Tölke, 1956). Наиболее обширное водохранилище древнего мира было построено в том месте, где теперь находятся остатки оз. Мэрис. Площадь этого гигантского искусственного водоема достигала 2000 км<sup>2</sup>, объем — 12 млрд м<sup>3</sup>, что составляет примерно 45% современного Рыбинского водохранилища. Дрэффин (Draffin, 1939) сообщает о водохранилищах древней Палестины, построенных с целью водоснабжения. Ю. К. Ефремов (1958) указывает, что в период расцвета античной сингальской культуры, в первых столетиях нашей эры, на Цейлоне было построено свыше 10 тыс. водохранилищ различных размеров. От этого периода сохранилось несколько тысяч разрушенных плотин и несколько сот остаточных древних водоемов. Несколько десятков этих водохранилищ существует до настоящего времени. Они восстанавливаются или уже восстановлены (Игнатюк, 1959; Бабаян, 1960). Е. В. Боруцкий и др. (1959) приводят сведения об ирригационном водохранилище Цзинпиертан, которое существует уже более 400 лет и до настоящего времени используется для полива полей и лова рыбы.

В СССР и США имеется несколько водохранилищ, сохранившихся с середины и даже с начала XVIII столетия, а также большое количество водоемов, заполненных в XIX в. Однако массовое сооружение водохранилищ, имеющих технически совершенное оборудование для регулирования водообмена, во многих странах началось с 20-х годов, а особенно развернулось в 40-х и 50-х годах текущего столетия.

В настоящее время в пределах всего земного шара существует около 3 тыс. водохранилищ, из которых только несколько десятков имеют площадь свыше 1000 км<sup>2</sup> и емкость более 1 млрд м<sup>3</sup> (Фортунов, 1959). По данным ГосНИОРХа, общая площадь водохранилищ СССР к 1960 г. превышала 4 млн га (Тюрин, 1961а), а в настоящее время, по данным А. Б. Авакяна и В. А. Шарапова (1968), на водохранилища уже приходится около 1/4 площади водного зеркала внутренних водоемов страны (без Каспийского и Аральского морей). По количеству больших водохранилищ на равнинных реках Советский Союз занимает первое место в мире. Вполне естественно, что именно в СССР в условиях планового социалистического хозяйства уделяется самое большое внимание всестороннему использованию ресурсов водохранилищ и их рыбохозяйственному освоению. Изучение этих новых и своеобразных водоемов также получило наибольшее развитие именно в СССР.

Общее количество работ, посвященных изучению водохранилищ, превышает 6 тыс. Однако в большинстве из них рассматриваются только гидротехнические вопросы. Наиболее подробный обзор преимущественно



гидробиологической литературы составлен В. И. Жадиным и М. Б. Ивановой (1959). Государственным институтом озерного и речного рыбного хозяйства издан специальный сборник, посвященный водохранилищам СССР и их рыбохозяйственному освоению. В этом сборнике приведено много ценных сведений, главным образом по крупным водохранилищам на равнинных реках, даны таблицы параметров большей части водохранилищ (Антипова, 1961а), освещены вопросы их гидрохимического режима (Баранов, 1961а), развитие планктона (Пирожников, 1961), бентоса (Иоффе, 1961), формирования ихтиофауны (Дрягин, 1961), режим уровней (Тюрин, 1961б), степень загрязнения (Гусев, 1961), зараженность рыб и дана рыбохозяйственная классификация (Тюрин, 1961а).

Чаще всего водохранилища служат для целей энергетики, затем для искусственного орошения, улучшения условий судоходства, борьбы с наводнениями, обеспечения водой городов, поселков и промышленных предприятий, а также для украшения городов и курортов, развития водного спорта, любительского рыболовства и других видов отдыха населения. В большинстве случаев рыбохозяйственное использование является лишь дополнительной формой эксплуатации водохранилищ.

Для каждой из категорий водохранилищ, обслуживающих отдельные отрасли народного хозяйства, существуют оптимальные параметры морфологии и показателей режима. Далеко не всегда водный режим, наиболее желательный для основного направления эксплуатации, оказывается благоприятным для целей рыбного хозяйства (Поддубный и Фортунатов, 1961). Для целей же энергетического хозяйства важнее всего иметь водоем, в котором сток регулировался бы с таким расчетом, чтобы наибольший напор на турбины обеспечивался в течение наиболее продолжительного периода и было бы возможно использовать максимальный напор в те периоды и часы, когда в объединенной энергосистеме остро повышается потребность в электроэнергии.

Интересы всего народного хозяйства требуют, чтобы энергетические водохранилища имели возможно большую полезную емкость при возможно меньшей площади зеркала. В идеальном виде энергетическое водохранилище должно иметь наименьшую полосу прибрежных мелководий. Вполне понятно, что в таких водоемах отсутствуют условия, необходимые для воспроизводства большинства видов промысловых рыб.

Из специфических требований, которые предъявляются рыбным хозяйством при строительстве гидроузлов энергетического, транспортного и ирригационного назначения, основным является сооружение рыбоходов и рыбоподъемников (Тихий и Викторов, 1940; Тихий, 1956), особенно важных в бассейнах тех рек, где происходит размножение ценных проходных рыб. Устройство рыбоходов и рыбоподъемников вызывает затруднения только при проектировании и строительстве гидроузлов, но не мешает нормальной эксплуатации водохранилищ и не создает конфликта между отдельными отраслями народного хозяйства. В водохранилищах, расположенных в реках с большой мутностью воды, для сохранения условий воспроизводства ценных рыб важное значение приобретает согласование сроков промывания наносов, скопляющихся в предплотинных участках. В качестве примера успешного согласования интересов рыбного хозяйства и ирригации Г. В. Никольский (1947, 1948) приводит удачное изменение сроков промывки Фархадского гидроузла. Эта промывка стала производиться осенью с таким расчетом, чтобы сброс наносов не нарушал условий переста шипа.

Наиболее значительные и большей частью трудноразрешимые противоречия существуют между интересами энергетики и рыбного хозяйства в вопросе выбора наиболее рационального режима уровней водохранилищ. Колебания уровня связаны с режимом наполнения и сброски водо-

хранилища и лучше, чем какой-либо другой признак, отражают особенности его водного баланса.

Видовой состав и величина запасов рыб в новых водоемах зависят от трех основных факторов: 1) видового состава и численности исходного рыбного населения рек и озер, 2) направления и объема акклиматизационных работ и 3) наличия в водохранилище комплекса условий, необходимых для успешного воспроизводства отдельных видов рыб.

Процесс формирования ихтиофауны — часть становления биологического режима водохранилищ, который в свою очередь лишь часть многостороннего процесса развития водохранилища как особой формы культурного ландшафта. Развитие водохранилища, в том числе и процесс первоначального его становления, протекает при непрерывной взаимной связи геоморфологических (переработка берегов и ложа), гидродинамических (изменение режима течений), гидрофизических (изменение прогревания и охлаждения воды), химических (трансформация речных и грунтовых вод) и биологических (размножение и жизнедеятельность бактерий, растений и животных) явлений. Формирование ихтиофауны должно рассматриваться с учетом всего приведенного комплекса условий.

Во всех равнинных водохранилищах в связи с замедленным стоком наиболее благоприятные условия создаются для рыб лимнофильного комплекса, которые и должны составлять основу ихтиофауны этих водоемов. Лишь на отдельных участках, где сохранилась проточность, близкая к речной, продолжают успешно размножаться реофильные рыбы, например, стерлядь в Куйбышевском (Поддубный, 1958а, 1959а) и Дубосарском (Томнатик и Владимиров, 1960) водохранилищах или рыбец в оз. им. Ленина (Мельников и Булгаков, 1960).

Ведущими промысловыми рыбами в водохранилищах, расположенных на равнинных реках СССР, чаще всего бывают лещ, судак, щука, плотва, сазан, синец, чехонь, язь, окунь. П. А. Дрягин (1957, 1961) по доминирующим объектам промысла выделяет в пределах СССР следующие группы водохранилищ: сазанье-судацьи (южноевропейские равнинные), лещово-судацьи (североевропейские равнинные), ряпушко-лещовые (эвтрофные водоемы Карелии), язевосиговые (водохранилища Северной Сибири) и форелевые (водохранилища горного Кавказа и Крыма). Эта схема более или менее правильно отражает преобладающие типы равнинных водохранилищ РСФСР и, частично, Украины, но требует значительной переработки для Кавказа, Казахстана, Средней Азии и горных районов Сибири.

Существенным фактором улучшения видового состава рыбного населения водохранилищ может стать акклиматизация новых видов рыб, если это мероприятие основывается на точном знании приспособительных возможностей вселяемых объектов и условий водоемов, в которые производится вселение.

К настоящему времени интродукция осуществлялась в 93 водохранилищах Советского Союза (Бурмакин, 1961). Положительные результаты получены преимущественно в тех случаях, когда водоемы, куда вселялись иммигранты, обособлены от основного ареала непреодолимыми для вида преградами. Таким примером может служить удачная акклиматизация леща в Бухтарминском водохранилище (Мартехов, 1959). Типичный пример непродуманной акклиматизации без понимания экологических условий и внутриландшафтных связей, существующих в водоеме, — пересадки, сазана и сига в водохранилища верхней части Волжского каскада, проведенные неоднократно. Для сазана в этих водоемах при существующем режиме нет благоприятных условий размножения и зимовки, у сига также до последнего времени отсутствовали нерестилища, так как не было грунтов с крупнозернистыми песками. Не получили эффекта и

мероприятия по направленному формированию нерестовых популяций, например за счет пересадки судака и леща из Рыбинского в Горьковское водохранилище.

Процесс начального формирования популяций рыб в водохранилищах и достижение уровня численности, соответствующего новым условиям, занимают более продолжительное время, чем формирование видового состава. Это обуславливается прежде всего длительностью полового созревания рыб, обитающих в водоемах средней и северной частей СССР. Формирование стада того или иного вида рыб считается законченным только тогда, когда его нерестовая популяция в водохранилище в основном будет представлена особями, родившимися в новых условиях. Только тогда стадо в целом приобретает структуру, нормальную для данного вида (Остроумов, 1961). Продолжительность периода формирования стада в значительной степени определяется временем появления первых урожайных поколений. Численность сформированного стада зависит от количества этих поколений и численности исходной речной популяции. В ряде случаев формирование стада может закончиться и до созревания первых урожайных поколений, родившихся уже в водохранилищах. Это может произойти за счет пополнения нерестовой популяции особями многочисленных поколений речного происхождения. Такая ситуация сложилась в Куйбышевском водохранилище в период, непосредственно предшествовавший заполнению. Здесь в 1952—1955 гг. в результате резкого снижения интенсивности промысла и благоприятных метеорологических условий появились урожайные поколения леща, судака и ряда других рыб.

Во всех водохранилищах условия естественного воспроизводства рыб испытывают особенно резкие изменения в первые два-три года после заполнения. В водохранилищах, расположенных в долинах рек, которые протекают по равнинам в областях гумидного и аридного климата, заливаемая чаша, как правило, покрыта травянистой растительностью. В период первоначального затопления лугов и пахотных угодий на залитой суше создаются условия, благоприятные для нереста фитофильных рыб, которые могут использовать в качестве нерестового субстрата затопленную наземную растительность. В то же время при первоначальном заполнении в новом водоеме происходит интенсивное, но сравнительно кратковременное обогащение воды биогенными элементами. Это обогащение обусловлено двумя причинами: разложением остатков наземной растительности и выщелачиванием из почв ряда веществ, при разложении которых также происходит образование соединений, легко усвояемых фитопланктоном. Наряду с развитием фитопланктона, донных обрастаний и перифтона происходит увеличение биомассы зоопланктона и многих бентических форм. Указанные процессы приводят к созданию исключительно благоприятного комплекса условий для развития и роста молоди многих видов, которая служит пищей хищникам, потомство которых также резко увеличивается. Все это обеспечивает высокую численность поколений соответствующих лет.

Этот период имеет преходящий характер, не повторяется больше при нормальной эксплуатации водоема и сменяется периодом длительной депрессии, сопровождаемой резким ухудшением условий обитания рыб (обеспеченность нерестилищами и пищей). После известного промежутка времени, различного в разных водохранилищах, условия обитания рыб несколько улучшаются, но нигде не достигают уровня первых лет заполнения. Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1961) считает, что для сформированного водохранилища должны быть закономерны относительно низкие показатели биомассы бентоса в результате низкой пищевой обеспеченности беспозвоночных детритофагов. Свое мнение Ф. Д. Мордухай-Болтовской

основывает на том, что в обследованных им больших водохранилищах Волжского каскада имеет место более слабое развитие детритообразующих процессов, чем в некоторых естественных эвтрофных озерах.

Ухудшение условий питания рыб после непродолжительного периода заполнения, когда отмечается бурное развитие кормовой фауны, особенно четко проявляется для бентофагов. Оно подтверждается снижением темпа их роста (Ильина, 1960; Шаронов, 1960), переходом на несвойственное в старшем возрасте планктонное питание и увеличением в кишечниках процента детрита (Житенева, 1958б), пищевая ценность которого чрезвычайно низка (Ананичев, 1959). Вместе с тем следует еще раз подчеркнуть, что более низкий по сравнению с эвтрофными озерами соответствующей широты уровень развития зоопланктона и зообентоса в большинстве водохранилищ (Мордухай-Болтовской, 1955) вызван неблагоприятными условиями питания беспозвоночных, а не является только следствием выедания их рыбой. Отсюда было бы неправильным объяснять низкую обеспеченность пищей рыб в водохранилищах чрезмерно высокой их численностью и искать выход в разрежении популяции.

Ни в одном водохранилище, даже в таком малокормном, как Рыбинское, не отмечено случаев явного голодания и истощения рыб, несмотря на сравнительно высокую численность их стад. Напротив, те же бентофаги, наиболее плохо обеспеченные пищей, несмотря на низкий темп роста, нормально упитаны. Разрежение стад леща в последние годы в результате интенсивного вылова (Ильина и Поддубный, 1961) не вызвало заметных улучшений биологических показателей рыб. В большинстве водохранилищ еще не достигнуто оптимальное соотношение между численностью рыб и кормовой базой.

Условия формирования ихтиофауны, кормовой базы рыб, и пути дальнейшего развития водохранилищ различны в отдельных географических зонах. Если в условиях гумидного климата лесной зоны период первоначального «взрыва» численности гидробионтов в первую очередь связан с распадом остатков наземной растительности, в семиаридной степной зоне основное место в первые годы принадлежит процессам выщелачивания солей из почвы, а в аридных областях пустыни главную роль играют изменения солевого баланса в самом созданном водоеме и в бассейне его питания. В последнем случае особенно важно учитывать влияние изменения качества воды на биологические процессы. В пустынях и южных степях при преобладании вод местного стока гидрокарбонатные воды постоянно переходят в сульфатные, а затем в хлоридные. Особенно сложную картину представляют те случаи, когда воды, формирующиеся в одной географической зоне, вклиниваются в другую. Такое столкновение зональных и интразональных ландшафтообразующих факторов обычно приводит к быстрому изменению экологических условий в новых водоемах.

Широко известен пример Веселовского водохранилища (Круглова и Бервальд, 1961), которое в первые годы заполнялось местными водами рек Манычской низменности, а затем стало питаться горными водами Невинномысского канала. В первые годы в водохранилище создались условия типичного эвтрофного степного водоема, минерализация воды которого находилась на границе пресных и слабосоленых вод. В водохранилище хорошо размножались и рос сазан. При быстрой смене местных (зональных) вод чуждыми горными произошло скачкообразное изменение экологических условий. Изменялись видовой состав ихтиофауны, численность и упитанность рыб (Круглова, 1959). Этот случай является типичным примером временного формирования «диссонантного» ландшафта (Мильков, 1956).

Интересно отметить, что в некоторых водохранилищах Кубань-Калауской ирригационной системы, где также происходит внедрение горных вод



в степную зону, создались хорошие условия для нагула шемаи, ценного планктофага. Вселение этого вида в Сенгилеевское водохранилище дало хорошие результаты (Попова, 1961). Завезенная сюда шемая размножается в естественных условиях, растет, ушита не хуже кубанской и активно заселяет нижележащие водоемы. Наряду с рыбами лимнофильного комплекса, которые будут доминировать на расширившейся акватории Зайсана (Мартехов, 1959), большое значение в будущем в этих водоемах должно принадлежать форелям и сигам.

Таким образом, условия, создающиеся в различного типа водохранилищах разных географических зон, исключительно разнообразны и, помимо климатических факторов, находятся под постоянным воздействием режима эксплуатации, определяемого целевым назначением водоема. Вместе с тем большинство водохранилищ — молодые водоемы, проходящие еще только начальные этапы формирования. На этих этапах, несмотря на различия в местоположении, в водохранилищах, как и в водоемах с замедленным водообменом, проявляются общие признаки, которые могут быть определены достаточно четко сами по себе и с позиций их влияния на гидробионтов.

ДИНАМИКА ФАКТОРОВ  
СРЕДЫ

Основными физико-химическими факторами, оказывающими прямое или косвенное воздействие на условия жизни водного населения водохранилища в целом, и в частности на его рыбное население, являются уровень, проточность, термика и химизм. Взаимодействием этих факторов определяются свойства водных масс водохранилища, а также структура и распределение грунтов.

## УРОВЕНЬ

Как уже отмечалось, постройкой крупного гидроузла обычно преследуются цели энерго-, водоснабжения и улучшения условий судоходства, а рыбохозяйственные интересы, если и учитываются, то в минимальной степени. Поэтому отличающееся от природного регулирование уровня и проточности в большинстве водохранилищ оказывает, как правило, неблагоприятное воздействие на условия существования водных растений и животных. Учет этого воздействия в водохранилищах разного типа через компромиссное регулирование уровня может дать значительный экономический эффект в виде дополнительной рыбной продукции и, что не менее важно, сохранить от разрушения природные биологические комплексы, которые не могут быть воспроизведены в искусственных условиях.

По характеру использования речного стока водохранилища могут иметь суточное, сезонное, годичное и многолетнее регулирование уровня (Кусков, 1957).

Водохранилища суточного регулирования представляют собой русловые водоемы, образованные сооружением плотин с небольшим напором и практически не влияющие на бытовой режим реки (водохранилища на р. Москве), и водоемы, создающие стабильный режим в нижнем бьефе, но вызывающие ежедневно в определенные часы снижение уровня в верхнем бьефе в силу того, что их пропускная способность больше объема резервируемого стока (водохранилища на р. Свири). В эту группу входят также водохранилища, имеющие объем значительно больший, чем нужно для работы гидроузла, который рассчитан лишь на суточное регулирование стока реки или на регулирование расходов вышележащего гидроузла. В первом случае эти водохранилища имеют почти постоянный уровень верхнего бьефа и неравномерные колебания его в нижнем бьефе. Во втором случае, если такие гидроузлы работают синхронно с вышележащими, уровень водохранилища также остается почти неизменным и, напротив, он очень резко меняется при несовпадении сроков пиковых сбросов (Усть-Каменогорское водохранилище на р. Иртыше).

Водохранилища с сезонным регулированием стока наполняются за счет аккумуляции части весеннего половодья. Эти водохранилища спо-

способны поддерживать повышенный летне-осенний уровень на нижележащих участках реки, обеспечивая гарантированные для судоходства и большие, чем были раньше, глубины при часто значительных суточных колебаниях уровня в нижнем бьефе, связанных с выработкой электроэнергии. Уровень воды в водохранилищах с сезонным регулированием снижается в течение лета и осени и зимой может оказаться на отметках незарегулированной реки (Иваньковское водохранилище).

Водоохранилища с годичным регулированием стока задерживают, как правило, весь сток весеннего половодья, незначительно снижают уровень в летне-осенние месяцы и довольно резко — в зимние. Однако к началу весны в большинстве таких водохранилищ остается резервная призма воды, часто значительная по объему, необходимая (в интересах энергетики и судоходства) для гарантированного наполнения водохранилища на следующий год в случае меньшего по величине паводка.

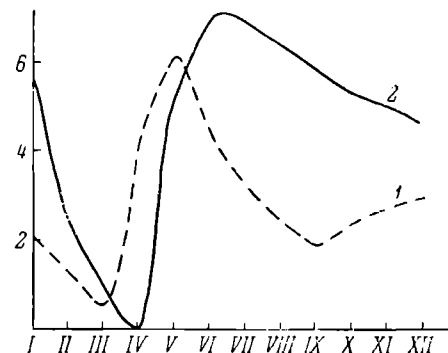


Рис. 1. Режим уровней.

1 — оз. Ильмень; 2 — Рыбинское водохранилище. По оси ординат — высота уровня, м.

Водоохранилища с многолетним регулированием стока строятся на реках с резкими колебаниями объема стока. Уровненный режим в них крайне непостоянен. В маловодные годы уровень воды в таких водохранилищах может быть на несколько метров ниже проектного (например, в Цимлянском — на 4 м). Эксплуатация водохранилищ этого типа весьма сложна. Наиболее распространены на судоходных реках водохранилища с сезонным и годовым и многолетним регулированием стока (Кусков, 1957).

Однако при каскадном расположении и согласованной совместной работе большинство водохранилищ осуществляет регулирование стока, близкое к годичному. Пределы колебаний уровня и его сезонная динамика зависят от объемов чаши водохранилища и поступающей в него воды. По характеру изменений уровня и его воздействию на фауну и флору равнинные водохранилища могут быть сгруппированы следующим образом (Тюрин, 1961б).

1. Водоохранилища с максимальными уровнями весной и значительной летне-осенней сработкой. Для этой группы типичны Рыбинское, Цимлянское, Мингечаурское и Кременчугское водохранилища. Режим наполнения и сработки в этих водохранилищах близок к режиму оз. Ильмень (рис. 1), однако летняя сработка в них начинается позднее, а зимняя оказывается значительно более глубокой. В результате осыхающая прибрежная полоса в них не успевает, как в оз. Ильмень, зарости наземной растительностью — субстратом для икры и источником пополнения трофических ресурсов на будущий год, а зимой создаются заморные зоны, неблагоприятные для существования рыбы.

2. Водоохранилища со стабильными высокими уровнями в течение открытого периода и значительной зимней сработкой. К числу таких водоемов относятся Куйбышевское, Горьковское, Угличское, Камское, Каховское, Новосибирское и Бухтарминское водохранилища. По условиям они резко отличаются от естественных водоемов необеспеченностью ценных фитофильных рыб нерестилищами, малой продуктивностью донной фауны кормовых беспозвоночных, гибелью или вынужденными перемещениями рыб при зимнем падении уровня (Мордухай-Болтовской, 1959; Гусева, Шаронов, 1962; Шаронов, 1962).

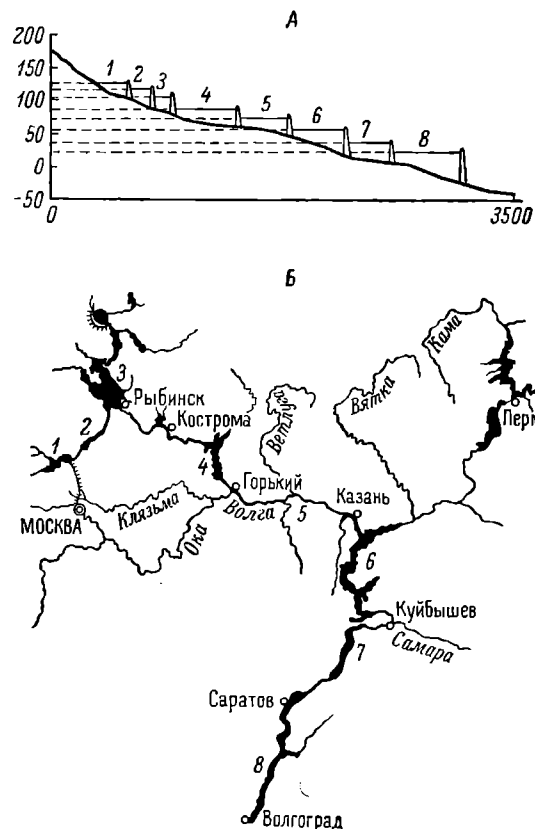
3. Водохранилища с относительно стабильными уровнями в течение года (Саратовское, Волгоградское, Днепродзержинское, Днепровское). Колебания уровня в этих водохранилищах аналогичны наблюдаемым в озерах Ладожском и Балхаше. Условия для существования фитофильных рыб в перспективе здесь наиболее благоприятны (Пирожников, 1961; Яковлева, 19616).

Положение водохранилища в каскаде несколько, а иногда значительно, меняет индивидуальный ход его наполнения и сработки, и эти изменения необходимо учитывать при оценке возможного влияния уровня на особенности размещения и поведения рыб, их миграции и структуру группировок. Поскольку наши основные работы проводились на Волжском каскаде (рис. 2, А, Б), рассмотрим регулирование его стока более подробно.

Главное и самое старое в Волжском каскаде Верхневолжское водохранилище существует с 1843 г., представляет собой систему из четырех озер (Стерж, Вселуг, Пено и Волго Нижнее), соединенных протоками, и исполь-

Рис. 2. Водохранилища Волжского каскада.

А — вертикальный план; Б — карта-схема. 1 — Ивановское водохранилище; 2 — Угличское; 3 — Рыбинское; 4 — Горьковское; 5 — Чебоксарское (строится); 6 — Куйбышевское; 7 — Саратовское; 8 — Волгоградское. По оси ординат — высота уровня, м (Балтийская система); по оси абсцисс — расстояние от устья Волги, км.



зуется для поддержания судоходных глубин на участке реки от г. Ржева до г. Калинина. В работе Верхневолжской плотины (бейшлота) ежегодно наблюдаются накопление воды во время весеннего половодья, навигационные пуски на спаде половодья, перерыв в пусках во время летней межени и накопление воды к осенней навигации, пуски воды в осеннюю половину навигации, сработка водохранилища до минимального уровня и поддержание его в течение зимы. В летние месяцы при обмелении протоков и уменьшении их пропускной способности водохранилище превращается в четыре озера с разными значениями уровня. Наполняется Верхневолжское водохранилище за 35—38 дней в марте и апреле, уровень за это время повышается в среднем в верхних трех озерах на 2.2, в нижнем — на 3.14 м. Плавный и небольшой спад уровня в зимние месяцы, а также наличие четко выраженного весеннего половодья способствуют зарастанию прибрежной полосы и определяют наряду с другими факторами высокую кормность водоема и обеспеченность обитающих в нем рыб благоприятными условиями воспроизводства. На нижележащие водохранилища Верхневолжское практически влияния не оказывает.



Интенсивное наполнение до наивысшего проектного уровня в Ивановском водохранилище после зимней сработки начинается в конце марта—начале апреля, продолжается в среднем 15 дней и идет очень бурно, со скоростью 0.42—2.28 м/сутки. В течение навигационного периода уровень водохранилища колеблется незначительно и к началу ледостава обычно близок к наивысшему проектному. Продолжительность стояния уровня на отметке НПУ — 35% летне-осеннего времени. Примерно с момента установления ледового покрова начинается зимняя сработка, которая продолжается до конца марта. Максимальная величина сработки уровня водохранилища 6.35, средняя 5.57 м. Основной по объему сброс воды происходит в марте (0.13—0.28 м/сутки). В верховье водохранилища, находящемся в зоне переменного подпора, в отличие от его нижней части четко выражен пик половодья, превышающий летний уровень (НПУ) в среднем на 4 м. При интенсивной зимней сработке здесь постепенно восстанавливается речной режим. При сравнении хода уровня водохранилища с его колебаниями в реке до зарегулирования обращает на себя внимание совпадение сроков весеннего подъема уровня и неестественно резкое понижение его после зарегулирования в предвесенний период. В отличие от реки уровень водохранилища испытывает суточные колебания зимой на 1—4, летом на 10—15 см в связи с выработкой электроэнергии и пусками воды в канале им. Москвы.

В Ивановском водохранилище развиты обширные заросли прибрежной растительности (Шошинский плес) и фитофильные рыбы всегда обеспечены субстратом для нереста, а их потомство — достаточным количеством пищи. Однако при глубокой предвесенней сработке уровня в результате подсоса обедненных кислородом вод с поймы на места зимовки почти ежегодно в той или иной степени возникают заморы, вызывающие массовую гибель рыбы (Ильина и Поддубный, 1963).

В Угличском водохранилище уровень в навигационный и зимний периоды поддерживается близким к наивысшему проектному или равен ему. Основная сработка производится в марте—апреле. Всего за зиму уровень сбрасывается в среднем на 5.12 м (колебания 4.08—6.23 м). Полезный объем Угличского водохранилища по сравнению с годовым стоком реки незначителен, водообмен его равен 8.9 объема в год. За счет интенсивного сброса воды через турбины и водосливную плотину Ивановской ГЭС в верховьях Угличского водохранилища весной также наблюдается пик половодья, хотя и меньший, чем в вышележащем водоеме. Однако отсутствие хорошо развитой поймы и достаточных по площади зарослей водной растительности, а также частичные заморы, возникающие при пусках вод из Ивановского водохранилища, неблагоприятно влияют на развитие ихтиофауны. Отличия уровня режима Угличского водохранилища от режима реки на этом участке до зарегулирования примерно такие же, как и в Ивановском водохранилище, но пик весеннего подъема уровня наступает здесь несколько раньше.

Следующим в Волжском каскаде расположено Рыбинское водохранилище, сток из Угличского в которое составляет только 35—37% общего притока, а остальная вода поступает из Шекснинского водохранилища (38—57%) и р. Мологи (26—27%).

Уровень Шекснинского водохранилища с мая по октябрь поддерживается на проектной отметке с колебаниями  $\pm 20$  см, а в осенне-зимний период сбрасывается на 1.2 м. Весной (в апреле) водохранилище вновь наполняется до НПУ, при этом значительная часть воды сбрасывается через водослив, так как полезный объем водоема меньше среднего-летнего объема половодья его притоков. Суточные колебания уровня в речной (нижней) части Шекснинского водохранилища  $\pm 0.78$  м. В определенные периоды в связи с работой ГЭС уклоны поверхности воды

здесь могут быть направлены и вверх, и вниз, что вызывает возвратно-поступательные движения водных масс. Динамика уровня в верхней части водохранилища (оз. Белое) практически не изменилась по сравнению с бытовым периодом, а в нижней речной части исчезли характерные предполоводное и зимнее падения уровня воды.

Рыбинское водохранилище при внутрисезонном перераспределении поступающих в него объемов воды через Угличский и Шекснинский гидроузлы и частично многолетнем регулировании собственного стока имеет весьма непостоянный и резко меняющийся в отдельные годы уровеньный режим. Н. В. Буторин (1963б) выделяет для Рыбинского водохранилища четыре характерных типа режима наполнения и сработки.

I тип — уровень водохранилища в конце весеннего наполнения достигает или несколько превышает НПУ. В конце мая—начале июня начинается его понижение, увеличивающееся осенью и зимой. Иногда осеннее понижение сменяется кратковременным повышением за счет увеличения приточности в период осенних дождевых паводков. Это позволяет другим авторам (Гущин, 1968) выделять такой режим в особый V тип.

II тип — уровень достигает НПУ в конце мая—начале июня и в течение всего летне-осеннего периода поддерживается около максимальной отметки весеннего наполнения. Понижение уровня происходит только в зимнее время.

III тип — уровень весной не достигает наибольшей проектной отметки, в течение всего летне-осеннего периода находится ниже ее и резко падает во второй половине зимы.

IV тип — уровень весной также ниже наибольшего проектного, относительно стабилен или падает в течение лета, а осенью наблюдается значительный подъем за счет дождевых паводков до максимальных весенних отметок или даже с превышением их.

Повторяемость указанных типов режима уровня за 27 лет существования Рыбинского водохранилища следующая: I тип — 10, II — 6, III — 8 и IV — 3 раза. В среднем для режима всех типов минимальный уровень наблюдается в марте, максимальный — в июне. Наиболее резкое понижение имеет место от января к февралю, а повышение — от апреля к маю. Общая сработка уровня в среднем составляет 4.0 м, годовой сток равняется 1.2 объема водохранилища. В период открытой воды в Рыбинском водохранилище резко проявляются локальные изменения уровня под влиянием сгонно-нагонных явлений, при которых перекоп водной поверхности достигает 1—1.5 м (Белых, 1959). Основное отличие от речного режима — более раннее начало и более позднее окончание весеннего подъема уровня, отсутствие наблюдавшегося до зарегулирования осенне-зимнего подъема.

Условия обитания рыб в Рыбинском водохранилище очень неравноценны на отдельных участках водоема. Общими являются необеспеченность фитофильных рыб субстратом, массовая гибель молоди в остаточных водоемах осушной зоны (Поддубный, 1960б), вынужденные перемещения рыб в зимнее время и локальные заморы (Ильина и Поддубный, 1963).

Горьковское водохранилище, осуществляющее сезонное регулирование стока Рыбинского водохранилища, являющегося по объему основным, имеет более простой режим уровня. Оно ежегодно к концу первой декады мая наполняется до наивысшей проектной отметки. По среднемноголетним данным, летом и осенью 40% времени уровень соответствует проектным отметкам, остальную часть навигационного периода колеблется в пределах 0.34—0.70 см, а затем срабатывается не более чем на 2 м к началу следующего весеннего наполнения. Вышележащая Рыбинская ГЭС вызывает резкие суточные колебания уровня на участке

Горьковского водохранилища от Рыбинска до Ярославля с амплитудой у Рыбинска более 1.5 м. С меньшим размахом, но достаточно отчетливо эти колебания прослеживаются еще и на расстоянии 120 км от Рыбинска (Буторин, 1963в).

Уровень нижней озерной части Горьковского водохранилища находится под преимущественным воздействием режима работы Горьковской ГЭС. Суточный ход уровня у плотины Горьковской ГЭС имеет два максимума — в 10 и 19 час. В зимнее время вечерний подъем наблюдается несколько раньше (в 18 час.). Кроме суточного, на Горьковском водохранилище

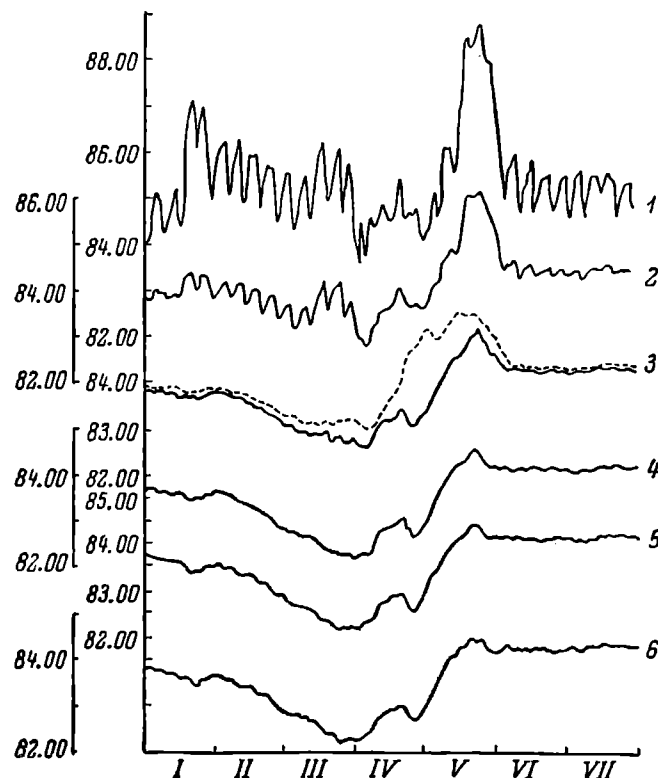


Рис. 3. Ход волны пуща на различных участках Горьковского водохранилища.

1 — Рыбинск; 2 — Ярославль; 3 — Кострома; 4 — Кинешма; 5 — Столпино; 6 — Чкаловск. По оси ординат — высота уровня, м.

хорошо заметен недельный цикл хода уровня с величиной порядка  $\pm 5$  см, связанный с частичной или полной остановкой ГЭС в выходные дни. Сгонно-нагонные явления в озерной части развиты меньше, чем в Рыбинском водохранилище, но все же могут приводить к повышению уровня у наветренного берега на 30—40 см (Ярославцев, 1968). Костромское расширение, расположенное в верхней речной части Горьковского водохранилища, играет роль регулятора, сглаживающего суточные и недельные колебания уровня, вызванные работой Рыбинской ГЭС, уменьшая их амплитуду с 200 до 20 см. Это достигается тем, что при повышении уровня во время прохождения рыбинской сбросной волны вода устремляется в расширение, а при понижении его обратным течением вновь направляется в русловую часть (Эдельштейн, 1964). Особенно четко регулятивная роль Костромского расширения проявляется в летний период. Сглаживание колебаний уровня при движении по водохранилищу сверху вниз хорошо иллюстрируется графиками совмещенных уровней (рис. 3). Изменения режима уровня водохранилища по сравнению с речным до зарегулирования заключаются в резком сокращении величины весеннего подъема, запаздывании его начала в верхней части почти на 2 недели

и появлении здесь позднеосеннего паводка в результате повышения расходов воды Рыбинской ГЭС. Условия воспроизводства рыб в Горьковском водохранилище крайне неблагоприятны, плотность его рыбного населения значительно ниже, чем в вышележащих водоемах каскада (Гордеев, 1966).

Куйбышевское водохранилище, так же как и Горьковское, ежегодно наполняется весной до проектной отметки или с небольшой форсировкой, а затем сбрасывается к следующей весне до заданной минимальной отметки. Как и в других водохранилищах, изменение уровня происходит здесь: 1) при естественных колебаниях объемов стока и искусственного его регулирования, 2) в связи с ветровыми сгонами и нагонами, 3) при разности атмосферного давления на отдельных участках, 4) после резких изменений величин пусков через гидроузлы. Кроме того, на ход уровня влияют длина водохранилища и его гидравлический уклон. Сезонные изменения запасов воды в Куйбышевском водохранилище определяют те же, что и в Рыбинском, три характерных периода колебаний уровня — весенний, летне-осенний и зимний (Буторин, 1963а), но продолжительность их иная. Куйбышевское водохранилище отличается большей длительностью периода наполнения, так как в нем одновременно с наполнением идет сброс воды через водосливную плотину, что дает возможность формировать в нижнем бьефе волну половодья, немногим отличающуюся от волны естественного паводка в средние по водности годы. В период наполнения отмечаются локальные отклонения в ходе уровня предустьевых участков притоков и озерных плесов. В притоках паводок наступает раньше и мало отличается от бытового, поскольку к весне они обычно освобождаются от регулирующего влияния водохранилища. Общая сработка Куйбышевского водохранилища значительно больше,

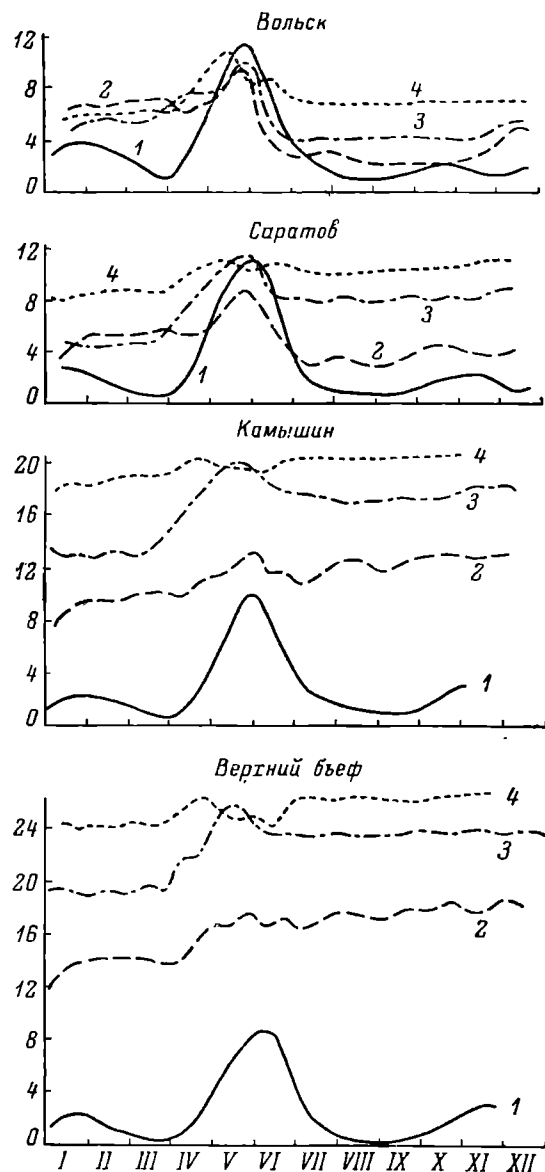


Рис. 4. Уровни Волгоградского водохранилища. (По: Яковлева, 1962).

1 — бытовой; 2 — в 1959 г.; 3 — в 1960 г.; 4 — в 1961 г.  
По оси ординат — высота уровня, м.



горизонтах. Наиболее сложный режим течений наблюдается здесь в подледный период в местах слияния потоков воды, идущих из речных плесов.

На рис. 5 показаны основные направления течения в месте слияния идущего с юга потока сбросных вод Угличской ГЭС с водами р. Молога. Для этого участка характерны смена направления течения и перемещение границы соприкосновения вод разного генезиса, зависящие от режима сброса. Воды, идущие от ГЭС, как бы оттесняют воды притока при прохождении прямых волн попуска и, наоборот, способствуют их стоку при собственном возвратном движении, возникающем во время прохож-

дения отраженных обратных волн (Литвинов, 19686). В период открытой воды весной, летом и осенью система стоковых течений в еще более значительной степени усложняется наложением на них дрейфовых и компенсационных течений, вызванных воздействием ветра. Перемещение воды становится очень неустойчивым в отношении направления и скорости. В Рыбинском водохранилище дрейфовые течения при ветре 5—10 м/сек. и небольших глубинах водоема охватывают поверхностный горизонт и имеют скорость 1—1.5% от скорости ветра, т. е. не превышают 15—17 см/сек. Ком-

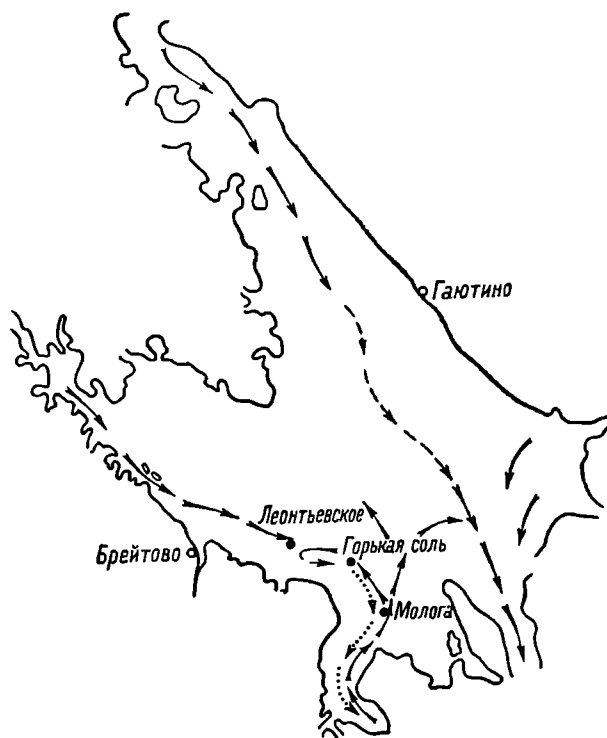


Рис. 5. Возвратно-поступательные движения воды в Рыбинском водохранилище. (По: Литвинов, 19686).

пенсационное течение обычно наблюдается в придонных и средних горизонтах, но часто, особенно при ослаблении ветра, и во всей водной толще. Скорость его в центральной части водоема обычно значительно меньше, чем у дрейфового течения (порядка 1—5 см/сек.), однако она может заметно увеличиваться в плесовых участках в результате взаимодействия со стоковыми течениями.

Перемещение водных масс Главного плеса в районах с резким перепадом глубин при переходе с затопленной поймы на русло имеет очень важное значение в жизни свободно плавающих гидробионтов (беспозвоночных и рыб), совершающих суточные вертикальные миграции. Находясь в светлое время суток в толще и придонных слоях воды, животные перемещаются против компенсационного течения или сносятся им. Поднимаясь ночью к поверхности, они перемещаются в обратном направлении. В результате образуется замкнутый цикл движения в вертикальной плоскости, препятствующий разносу животных, обитающих в пелагиали, за пределы определенного участка. Аналогичный цикл движения, но уже за счет возвратно-поступательных движений воды в желоба русла, оказывается характерным для придонных обитателей. В результате под воздействием комплекса течений и особенностей рельефа дна на таких

участках создаются условия для образования устойчивых скоплений животных.

Течения на береговой отмели принято делить на вдольбереговые и направленные под углом к линии берега. Среди них выделяют однородный возвратный поток и разрывные течения. Эти течения направлены от берега в открытую часть водоема и вызывают отток нагонных вод. Максимальные скорости вдольбереговые течения имеют вблизи уреза воды. Эти скорости всегда превышают 10 см/сек., а при значительной высоте волны (1 м) составляют 0.5—0.8 м/сек. (Ярославцев, 1961).

В случае, когда на берег обрушивается прямая волна, наиболее сильными становятся разрывные течения (рис. 6). Возникающие в этой зоне циркуляции имеют важное значение в жизни молоди ряда видов рыб, спасающихся здесь от хищников: они препятствуют выносу их на берег. Не меньшая роль, видимо, принадлежит и вдольбереговым потокам, которые способствуют ориентации рыб во время перемещений, так как, несмотря на то что за зоной разрушения волн скорости этих течений значительно уменьшаются, сами течения отчетливо выражены даже на расстоянии 10—20 м от этой зоны.

На участках мелководий, более удаленных от берега, перемещения водных масс подчиняются закономерностям, описанным выше для речных и озерных плесов.

### ТЕРМИКА

Для всех гидробионтов, в том числе и рыб, температурный режим водоема — один из главных факторов, определяющих процесс жизнедеятельности. Влияние температуры окружающей среды на ход жизненных циклов рыб весьма многообразно. Так, в зависимости от температурных условий зимовки находится физиологическое состояние производителей и потомства фитофильных рыб прошлых лет. От сроков, скорости весеннего прогревания и степени прогрева воды на нерестилищах зависят темп созревания производителей, сроки нереста, продолжительность инкубации икры, развитие кормовых организмов и урожайность молоди данного года в целом. Продолжительность периода оптимальных температур для питания и усвоения пищи при наличии ее определяет эффективность роста особей. С температурным расслоением водной массы по вертикали и горизонтали в разные сезоны года часто бывает связано распределение рыб и наличие или отсутствие у них вертикальных миграций. За суточными и сезонными изменениями температуры следуют соответствующие

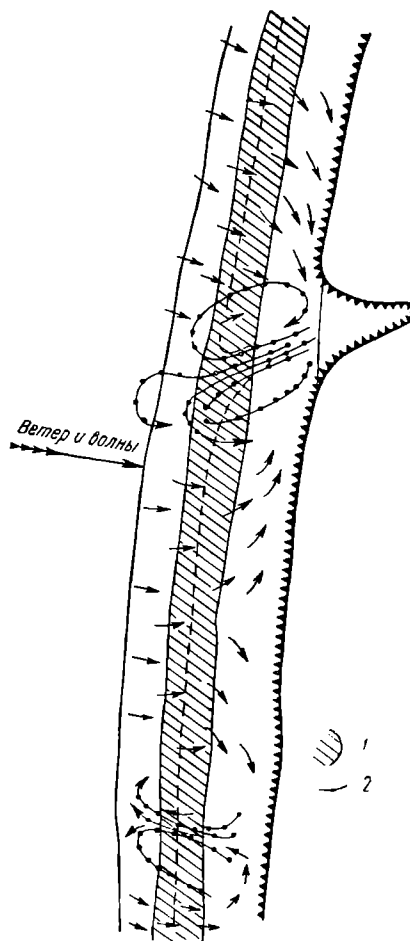


Рис. 6. Вдольбереговые разрывные течения в Горьковском водохранилище. (По: Ярославцев, 1961).

1 — зона разрушения волн; 2 — направление течений.

изменения в ритмике двигательной активности, обмене веществ и других процессов у рыб.

Географическое положение, морфометрия и динамика вод обуславливают различия в температурном режиме конкретных водохранилищ. В отдельные сезоны наблюдаются четкие различия в температуре воды даже на отдельных участках одного и того же водоема. Совершенно своеобразным оказывается температурный режим нижних и верхних бьефов и водохранилищ в целом при их каскадном расположении.

Главным в Волжском каскаде водохранилищ, как уже говорилось, является Верхневолжский бейшлот — система частично или полностью зарегулированных озер. Однако эта система не оказывает существенного влияния на термический режим нижележащих водохранилищ. За бейшлотом следуют Ивановское, Угличское, Рыбинское, Горьковское. Чебоксарское (строится), Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское водохранилища. Кроме того, на боковом притоке Рыбинского водохранилища, р. Шексне, создано Шекснинское водохранилище, а на р. Каме, впадающей в Куйбышевское водохранилище, еще два искусственных водоема — Воткинское и Камское, строится Чистопольское. Камское и Воткинское водохранилища на термике нижележащих искусственных водоемов волжской системы влияния практически не оказывают, поэтому их рассматривать нет необходимости, а Шекснинское в этом отношении представляет интерес.

Температурный режим каждого из плесов Ивановского водохранилища имеет свои особенности. Вскрытие водоема происходит одновременно. В средней части водохранилища вскрывается на 5—14 дней позднее, чем в верхней, и последним освобождается от льда приплотинный участок. В начальный период весеннего прогрева водоема наиболее теплые воды бывают в верхнем участке, наиболее холодные — в глубоководном и наименее проточном нижнем Ивановском плесе.

С уменьшением проточности в конце весны особенности термики вод отдельных плесов проявляются более четко. В глубоком озеровидном Ивановском плесе наблюдается температурное расслоение вод по вертикали. Разности между поверхностными и придонными температурами достигают 7—9°. Максимальные значения температуры воды в водохранилище достигают 20—25° и наблюдаются в зависимости от погодных особенностей лета в конце июня—начале августа. Наибольшим колебаниям в летний период подвержена температура воды Волжского плеса, где водохранилище переходит в реку, а наиболее плавные изменения ее наблюдаются в верхнем бьефе ГЭС.

В период осеннего выхолаживания различия в температуре вод отдельных участков водоема вновь уменьшаются. Водные массы находятся в стадии осенней гомотермии. Выхолаживание вод приплотинной части верхнего бьефа идет медленнее, чем в зоне выклинивания подпора. Термические различия между отдельными участками водохранилища в зимний период отсутствуют. Выделяются лишь впадины затопленных озер, где прослеживается обратная стратификация с температурой у дна 2—3° при близкой к 0 температуре на смежных участках.

Таким образом, ранней весной и зимой температурные условия Ивановского водохранилища приближаются к речным, тогда как летом с установлением температурной стратификации и осенью при выхолаживании они близки к озерным.

В связи с перестройкой хозяйственного использования вод того или иного водохранилища в процессе его эксплуатации отдельные характеристики режима водоема могут существенно изменяться. Это прослежено в Ивановском водохранилище после сооружения на его берегу Конаковской ГРЭС (Буторин и Курдина, 1968; Буторин, 1969). Резкое повы-

шение температуры в районе поступления подогретых вод ГРЭС заметно влияет на жизнедеятельность местной флоры и фауны.

Сбрасываются из Ивановского водохранилища ранней весной, в апреле (Тачалов, 1966б), более теплые воды, а в мае—июне — значительно более холодные, чем поступающие в него. По расчетам В. И. Рутковского (1963), температура воды в нижнем бьефе Ивановской ГЭС в июне 1961 г., например, оказалась на  $2.5^{\circ}$  ниже температуры поперечного сечения верхнего бьефа. Летом температура одинакова, а осенью вновь сбрасываются более теплые воды. Причины температурных различий объясняются особенностью расположения входных отверстий водоводов ГЭС, принимающих на сброс преимущественно воду придонных слоев руслового участка (Буторин, 1969). В связи с увеличением теплового сброса ГРЭС расположенное ниже Угличское водохранилище во все сезоны года получает из Ивановского сравнительно более теплую воду.

Ввиду хорошей проточности Угличского водохранилища существенных различий в температуре вод отдельных участков его не наблюдается. Весной температура и характер ее распределения определяются в значительной степени более ранним очищением от льда верхнего участка водохранилища и переносом льда в приплотинный участок. Влияние сбросного потока из Ивановского водохранилища ощущается только на верхнем участке протяженностью 55 км (Тачалов, 1966б). Угличское водохранилище сбрасывает в Волжский плес Рыбинского водохранилища в течение зимы и весны более холодную воду, а осенью — более теплую (Рутковский, 1964).

Температурный режим Рыбинского водохранилища в значительной мере определяется его морфологическими и гидрологическими особенностями. Весеннее повышение температуры здесь начинается еще подо



Рис. 7. Весенние температуры воды в Рыбинском водохранилище. (По: Буторин, 1969).

А — у поверхности; Б — у дна.

льдом. Положительные температуры воздуха во второй половине марта (а в отдельные годы в начале апреля) сопровождаются снеготаянием в бассейне и на акватории водоема, увеличением притока талых вод, разрушением ледяного покрова и повышением температуры воды водохранилища. Наиболее раннее вскрытие водохранилища наблюдается между 18 и 29 апреля, а наиболее позднее — от 28 апреля до 8 мая. Очищение водоема от льда происходит не одновременно: раньше лед разрушается в речных участках, позже — в центральной части. Различная температура воды по акватории водоема сохраняется длительное время



Рис. 8. Температура воды в Рыбинском водохранилище в период замерзания. (По: Буторин, 1969).

и после полного его очищения. В это время наиболее теплые паводочные воды заполняют подпертые речные участки крупных и малых рек (рис. 7). По мере продвижения к центру водохранилища температура их быстро понижается. Центральная часть водоема ранней весной занята холодными зимними водами.

В процессе прогрева водохранилища обычно наблюдается температурное расслоение его водной толщи. В отдельных случаях стратификация ее весьма значительна. Так, С. Н. Тачалов (1959) отмечает, что с 1947 по 1958 г. разность температуры по вертикали достигала  $15^{\circ}$ , а градиент ее в слое скачка —  $7^{\circ}$  на 1 м глубины. Температурное расслоение вод водохранилища, как правило, явление непродолжительное. При обширной акватории водоема оно нарушается ветром. Наступление максимальных температур воды в водоеме колеблется от конца июня до первой половины августа, а значение их на поверхности — от  $21^{\circ}$  до  $27^{\circ}$ . За два осенних месяца температура воды водохранилища снижается в среднем

от 16—17 до 3—5°. Горизонтальное распределение температуры в начале осени характеризуется гомотермией по всему водоему, но уже в это время намечается некоторое понижение ее к речным участкам Шексны, Мологи и малых рек. В дальнейшем в результате выхолаживания мелководий горизонтальная неоднородность температуры увеличивается. Температура воды центральной части водохранилища и волжского потока в конце осени на 1—2.5° выше, чем на остальных участках водоема. В озерной части водохранилища в период замерзания обнаруживаются два пятна теплой воды — у западного побережья и в устье сбросного плеса (рис. 8).

Общей закономерностью изменения температуры воды в водохранилище зимой является систематическое понижение ее на проточных участках и повышение на слабопроточных (Бакастов, 1960, 1965). Представление о характере распределения температуры воды зимой в центральной части водохранилища и придонных температур по акватории водоема можно получить по изотермам на рис. 9, А, Б. После образования в 1963 г. Шекснинского (Череповецкого) водохранилища температурный режим Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища изменился довольно существенно. Весной в плес стала поступать более холодная вода, снизились зимние температуры воды и несколько повысились осенние. Рыбинское водохранилище сбрасывает в течение всей зимы, весны и начала лета более холодные воды, чем те, что поступают в него или имеются в нижележащем Горьковском водохранилище, а осенью до ледостава из него поступают воды со значительно более высокой температурой. Воздействие своеобразного Рыбинского водохранилища на температурный режим значительно меньшего по объему и проточного Горьковского очень велико.

Основным источником поступления тепла в Горьковское водохранилище весной перед вскрытием являются воды половодья боковых притоков, которые в это время имеют температуру на несколько градусов выше, чем воды водохранилища. При относительно высокой температуре речных вод и высокой проточности речная часть водохранилища очищается от льда раньше озерной. Несмотря на это, в отличие от Рыбинского водохранилища приплотинный участок Горьковского весной имеет температуру на 8—10° выше речной части, поскольку в речную часть Горьковского водохранилища ранней весной сбрасываются холодные воды из Рыбинского, а в озерную — половодные воды притоков. При относительно небольшом объеме Горьковского водохранилища в период весеннего наполнения значительная часть зимних холодных вод его приплотинной части вытесняется и замещается водами половодья притоков, особенно таких, как Немда и Унжа. Естественно, что температура вод половодья притоков, особенно во второй его фазе, значительно выше холодных вод Рыбинского водохранилища.

К концу весны темп и характер прогрева вод определяются в основном погодными условиями. Если погода холодная и ветреная, прогрев вод идет медленно, в условиях, близких к гомотермии. В жаркую и безветренную погоду уже в мае возникает стратификация водной толщи с хорошо выраженным слоем температурного скачка. При этом температура воды в поверхностном слое может достигать 20—25°. Максимальные значения температуры воды в водохранилище достигают 18—24° в конце июля — начале августа.

Выхолаживание вод водохранилища начинается с середины августа и продолжается до ледостава. Характерная особенность этого периода — наличие гомотермии по всему водохранилищу. Наиболее интенсивно процесс выхолаживания идет в прибрежье и в мелководных участках, где в середине октября температура воды на 2—3° ниже, чем в глубоковод-



Рис. 9. Зимние температуры воды дна. (По: Бакастов, 1965).  
А — в 1961; Б — в 1962 г.

ных районах водохранилища. С образованием ледяного покрова на водохранилище начинается зимний прогрев вод. В малопроточных участках температура придонного слоя воды постепенно возрастает и к февралю— началу марта достигает  $1-2^{\circ}$ .

Сезонный ход температуры сбросных вод из Горьковского водохранилища не отличается от описанного выше для Угличского. Влияние их на режим нижнего бьефа, в настоящее время еще не зарегулированного, выражается весной в большем, чем раньше, охлаждении руслового потока на участке до его слияния с водами р. Оки. Воды Горьковского водохранилища на термический режим Куйбышевского водохранилища не влияют.

Весеннее повышение температуры воды в самом большом из волжских водохранилищ — Куйбышевском — также начинается задолго до вскрытия и происходит сначала очень медленно, так как значительная часть тепла от солнечной радиации расходуется на таяние льда. Все же к концу вскрытия водохранилища и стаивания льда (конец апреля) температура воды повышается до  $5-7^{\circ}$ . При дальнейшем прогреве вод водохранилища повышение температуры в прибрежье идет значительно быстрее, чем в глубоководных участках. Как и в Горьковском, в Куйбышевском водохранилище летом температура воды на поверхности в речном участке выше, чем в приплотинном.

В период интенсивного прогрева в озеровидных расширениях водохранилища часто наблюдается ясно выраженная прямая стратификация температуры с разницей на поверхности и у дна, достигающей  $7.5^{\circ}$  и более. Наибольший прогрев вод (до  $24-25^{\circ}$ , а в отдельные годы до  $27-28^{\circ}$ ) обычно отмечается в конце июля—начале августа (Боровкова и др., 1962). Примерно со второй половины августа начинается выхолаживание вод водохранилища. Зимнее распределение температур в Куйбышевском водохранилище ничем не отличается от такового в других водохранилищах подобного типа.

Сброс воды из Куйбышевского водохранилища в значительно меньшее по объему ( $13.4 \text{ км}^3$ ) и сильнопроточное Саратовское превышает  $255 \text{ км}^3$  в год и оказывает существенное влияние на его термический режим. Саратовское водохранилище залито в 1968 г. и фактические данные по его режиму еще отсутствуют. По проектным материалам, для него по сравнению с бытовыми условиями участка Волги до зарегулирования должны быть характерны более высокая средняя температура воды (на  $1-2^{\circ}$ ), более ранний ледостав и позднее вскрытие. Как и в других относительно меньших по объему русловых водохранилищах, расположенных в каскаде после крупных, вода здесь весной должна быть холоднее, а осенью теплее, чем была в реке. Зимой на сильнопроточных участках температура по всей толще воды будет колебаться в пределах  $0-1^{\circ}$ . Подобная картина должна быть характерна и для стока Саратовского водохранилища в Волгоградское.

Общая схема изменения температуры воды в Волгоградском водохранилище полностью совпадает с таковой Куйбышевского. Распределение ее по длине водоема в летне-осенний период довольно однородно. Основная масса вод, поступающая из Куйбышевского водохранилища в начале июля, имеет температуру порядка  $19-21^{\circ}$ . В сентябре температура этих вод ниже на  $2-3^{\circ}$  по сравнению с июлем. По ходу водной массы температура ее постепенно повышается и достигает максимальных значений в верхнем бьефе Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС. Изменения температуры воды в сбросном потоке Волгоградской ГЭС подчинены закономерностям, характерным для вышележащих гидростанций в каскаде. Однако в связи с расположением Волгоградского водохранилища в аридной климатической зоне они выражены еще более резко (рис. 10).



Таким образом, даже краткий анализ температурных условий в каскаде водохранилищ указывает на то, что при зарегулировании стока реки они существенно изменились. В бытовых условиях в период открытого русла температура воды реки определялась температурой воздуха и по всей толще потока была близка к ней. Относительно высокая скорость течения и хорошее перемешивание обеспечивали медленное и равномерное повышение температуры воды. В водохранилищах сразу же произошла дифференциация водной массы по горизонтали вследствие задержки и неравномерного распределения речного стока на отдельных участках и по вертикали в связи с уменьшением проточности и увеличением глубины. По характеру вертикального распределения температур участки замедленного водообмена всех водохранилищ Волги и Камы стали близки к озерам смешанного типа с переменной стратификацией по временам года (Чеботарев, 1955), а по абсолютной величине температуры — к умеренным озерам (Зернов, 1949).

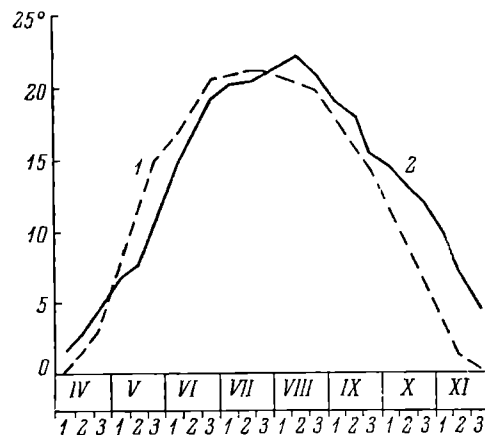


Рис. 10. Температура воды.

1 — в Волге; 2 — в Волгоградском водохранилище.

Проточные участки крупных водохранилищ озерного типа и более мелкие водохранилища каскада с интенсивным водообменом приобрели ряд особенностей, отличающих их и от реки, и от озера. К таким особенностям, по мнению Тачалова (1966), относятся быстрое истощение теплозапасов в грунтах и низкие придонные температуры под ледяным покровом в результате зимних сбросов воды через гидроузлы и образование полыней в нижних бьефах; нарушение зимнего состояния водоемов еще до наступления половодья в результате предполоводной сработки воды; распластывание паводочной волны и, как следствие, неравно-

мерное распределение температуры по длине водоема; понижение температуры воды в период ледохода в верхних бьефах за счет скопления льда, принесенного сверху.

Общим для всех водохранилищ Волжского каскада оказывается, во-первых, образование в них большого теплозапаса за счет больших, чем в реке, объемов водной массы и в результате преобладания периода охлаждения воды над периодом весенне-летнего прогрева, во-вторых, смещение сроков начала и конца периодов весеннего подъема температур, не зависящее от широтного положения водохранилища, а связанное с характером регулирования его водообмена гидросооружением. Определившиеся закономерности не являются спецификой только Волжского каскада.

Более медленный прогрев воды в нижних бьефах характерен также для водохранилищ Днепровского каскада (Владимиров и др., 1963). Запаздывание смены температурных сезонов года отмечается в Дубоссарском водохранилище на Днестре, одном из наиболее южных искусственных водоемов европейской части СССР (Бызгу и др., 1964). Очень близкие к волжским изменения температурного режима произошли и на Цимлянском водохранилище (Баранов, 1954; Лапицкий, 19616).

Нужно признать условия термиче водохранилищ в сравнении с естественными водоемами в большинстве случаев неблагоприятными. За-

паздывание наступления нерестовых температур и частая несогласованность их хода с ходом наполнения водохранилища, чего не наблюдалось в незарегулированных водоемах, воздействуют на нерестовые популяции весеннемечущих рыб, приводя к ухудшению физиологического состояния производителей, перерождению икры, гибели ее во время инкубации.

Низкие температуры воды в подледный период вызывают переохлаждение зимующей рыбы (Гудков, 1940) и вынужденные перемещения ее в поисках более теплых зон, связанные с непредусмотренным расходом энергии. Более высокие температуры осенью, способствуя в какой-то степени продлению периода нагула, одновременно вызывают нежелательное дозревание половых продуктов, а это, видимо, сказывается на результатах последующего размножения (Емельянов, 1957; Кошелев, 1961а).

### ХИМИЗМ

Влияние химических компонентов водной массы на рыб может быть прямым или косвенным. К числу факторов прямого химического воздействия следует отнести газовый состав воды, и прежде всего содержание в ней растворенного кислорода, наличие повышенной концентрации угнетающих жизнедеятельность химических элементов минерального или органического комплексов. Прямое воздействие этих факторов вызывает повышенную смертность особей популяции или приводит к их массовым вынужденным перемещениям, связанным с непроизводительной затратой энергии. К этой же категории факторов следует отнести и наличие в водоеме локализованных химических веществ, преимущественно органического происхождения, служащих рыбам ориентирами при нахождении своих нерестилищ, мест нагула и зимовки.

Вторая группа химических факторов воздействует на рыбу через систему трофических связей, определяя в биологическом круговороте веществ исходный уровень обеспеченности пищей водорослей, бактерий и животных, служащих в свою очередь пищей рыбе. Гидрохимический режим водохранилища резко отличается от режима исходного водоема и в целом оказывается ближе к озерному, чем к речному. И. В. Баранов (1961б) различает три фазы формирования режима водохранилища. Начальная фаза — вспышка трофии, характеризующаяся интенсивным ходом биохимических процессов в связи с распадом затопленной растительности и высвобождением значительного количества фосфора и азота, идущего на построение тела планктонных водорослей и бактерий. В водоеме на этой фазе резко выражены заморные явления. Вторая фаза трофической депрессии наступает после затухания процесса распада растительности в результате ее заиления продуктами разрушения берегов и размыва ложа водоема. На этой фазе резко сокращается развитие бактериальной микрофлоры и снижается биомасса планктона и бентоса. Третья фаза характеризуется новым постепенным повышением трофии по мере формирования иловых планктоногенных отложений. Длительность и характер смены фаз в водохранилищах разных ландшафтно-географических зон и в водохранилищах разных типов (речные и озерные) существенно различаются. Дополнительный отпечаток на процесс смены фаз и характерный для каждой фазы уровень трофии накладывает местоположение водохранилища в каскаде.

По ландшафтно-географическому признаку выделяются северные водохранилища зоны низкоминерализованных вод подзолисто-болотных почв (например, Выгозерское и Туломское), водохранилища средней полосы

зоны среднеминерализованных дерново-подзолистых почв (почти все водоемы Волжского и Камского каскадов), южные водоемы зоны средне- и повышенноминерализованных вод черноземных и каштановых почв (Днепроовское, Цимлянское, Дубоссарское), южные водоемы зоны высокоминерализованных вод (например, Веселовское и Пролетарское водохранилища) и, наконец, водохранилища на горных реках юга (Храмское, Мингечаурское).

Положенная в основу этой классификации степень минерализации воды водохранилища в известной степени коррелирует с его биопродукционными свойствами, поскольку известно, например, что наибольшая рыбопродуктивность при прочих равных условиях достигается в водоемах с содержанием солей в воде 200—500 мг/л (Schäperclaus, 1933), тогда как воды с минерализацией меньше 100 мг/л являются слабоабуференными, в них происходит значительное колебание pH, часто наблюдается недостаток углекислоты, необходимой для развития водорослей, и т. д. (Баранов, 1961а). Сильносоленые воды (свыше 7—18 г/л) вообще мало пригодны для жизни рыбы, так как вызывают повышенный отход икры и молоди (Коновалов, 1950; Привольнев, 1959). Однако степень минерализации еще не отражает полностью условий продуцирования органического вещества. Эти условия определяются сложным комплексом факторов, основными из которых оказываются световые и температурные, степень водообмена, химический состав питающих водохранилища вод, их минерализация, характер изменения компонентов солевого состава в самом водохранилище, содержание биогенных веществ и их регенерация в процессе малого или биогенного цикла круговорота. В некоторых случаях существенное значение имеет твердый сток, а химический состав питающих вод во многом определяется качеством почвенного покрова и растительностью площади водосбора. Среди равнинных водохранилищ лучшими условиями для биопродуцирования обладают головные в каскаде или единственные на реке водохранилища аридной и в меньшей степени семиаридной зоны, так как в последней сильно буферное воздействие на низшие звенья круговорота гумификации вод (Гусева, 1955; Фортунатов, 1959).

В незагрязняемых районах водохранилищ снижение содержания кислорода в воде до сублетальных для рыб пределов может наблюдаться летом у дна в периоды массового развития фитопланктона и зимой при падении уровня и подсосе вод из притоков с болотным водосбором и с участков поймы, где находится отмирающая водная растительность. Типичные картины летних заморов наблюдались на Цимлянском водохранилище (Лавицкий, 1961а), а зимних — на Ивановском (Ильина и Поддубный, 1963). Заморные явления проявляются в той или иной степени на большинстве водохранилищ преимущественно на первом этапе их существования. Так, в течение ряда лет они регистрировались, кроме уже перечисленных, на Рыбинском (Киреева, 1955; Аничкова, 1959; Безлер и Трифонова, 1960), Куйбышевском (Лукин, 1958в; Шаронов, 1963а), Каховском (Сальников, 1961) и Новосибирском (Петкевич, 1961) водохранилищах.

В большинстве водохранилищ, принимающих воду из нескольких рек, довольно четко выделяются по химическому составу локальные водные массы (Буторин, 1969; Безлер и Кожара, 1969). В этом отношении водохранилища значительно отличаются от рек, очень схожи с озерами и закрытыми морями, являясь как бы миниатюрными моделями последних.

Некоторые рыбы при отыскании «домашних» участков широко используют свою способность различать химические градиенты водной массы (Hasler, 1957, 1960, 1966). По наблюдениям Хаслера и Уизби (Hasler,

Wisby, 1950), любая речная вода имеет свой специфический и устойчивый запах, который рыбы запоминают после вылупления из икры и пребывания в домашней воде некоторое время до ската в море или озеро и по градиентам которого они отыскивают обратный путь при возвращении через несколько лет в эти же воды на нерест.

Наблюдения на Рыбинском водохранилище (Поддубный, 1965) показали, что направление и скорость фактического пути леща во время миграции хорошо коррелируются с электропроводностью воды, градиенты которой, как известно, определяются количеством и качеством растворенных в воде солей. Способность пресноводных рыб ориентироваться с помощью органов химического чувства, несмотря на их, видимо, очень существенную роль, изучена мало (Флеров, 1962).

Нужно думать, что в водохранилищах с их своеобразным химическим режимом ориентации рыб по химическим градиентам водных масс принадлежит далеко не последняя роль.

## ГРУНТЫ

Грунты представляют интерес в трех отношениях: 1) как субстрат кормовых для донных рыб беспозвоночных животных, видовой состав, распределение и обилие которых в значительной степени определяются качеством, местоположением в водоеме и мощностью грунтовых комплексов; 2) как подстилающая поверхность на местах зимовки рыб; 3) поскольку отложение ила — результирующее звено целого ряда гидрофизических и химических процессов, идущих в водоеме, то и как отражение этих процессов, косвенным образом указывающее на степень стабильности или динамичности условий обитания животных на том или ином биотопе.

Исходными материалами для грунтообразовательных процессов в водохранилищах служат комплексы грунтов затопленной суши, болот, озерных и речных водоемов, залитая наземная растительность, все виды водорослей, продукты жизнедеятельности животных, населяющих водоем, и вещества, образующиеся при минерализации находящейся в воде органики.

В Иваньковском водохранилище мелководность, большое количество островов и изрезанность береговой линии ослабляют воздействие волнения на берег и дно водоема. Это одновременно с установившимся уровнем режимом ограничивает поступление в водоем грунтообразующего материала за счет размыва. Вместе с тем приток аллювиальных наносов в водоем велик (Зиминова, 1959), 16.7% общей площади зеркала занимает прибрежно-водная растительность (Экзерцев, 1958) и недостатка в грунтообразующем материале не наблюдается. Дно озерных слабопроточных плесов водохранилища занято в основном песчанистыми серыми и серыми илами и различного типа почвами. Пески и илистые пески расположены в основном в узких участках речного Волжского плеса и в верховьях притоков, 4% дна водохранилища занято отложениями из макрофитов (Курдин, 1961). В целом площади, занятые продуктивными илами, составляют более половины площади водохранилища (табл. 2).

В результате высокой проточности (13.6 объемов в год) и глубокой предпаводковой сработки уровня часть отложений ежегодно выносится из Иваньковского водохранилища в нижележащее Угличское. Вместе с тем и в Шопинском, и в Иваньковском плесах водоема имеются обширные участки со стабильным режимом и малой гидродинамической активностью, дно которых покрыто сплошным слоем ила одинаковой толщины. В грунтах Иваньковского водохранилища содержание общего азота в 2—2.5 раза

выше, чем, например, в грунтах того же типа Рыбинского водохранилища.

В Угличском водохранилище, состоящем из двух отличающихся по режиму участков (верхнего руслового — от Иваньковского гидроузла до плеса р. Медведицы, и нижнего — долинного), интенсивное илообразование возможно, за исключением времени паводка, только в приплотин-

Таблица 2

Распределение грунтов в водохранилищах, %

Тип грунта	Иваньков- ское	Углич- ское	Рыбин- ское	Горьковское	Куйбышев- ское
Песок и илистый песок . .	6	17	20	33	6
Почвы незаиленные и почвы с плацом из песка . . .	45	19	55	10	20
Песчанистый и серый илы	45	64	8	57	60
Торфянистый ил . . . . .	—	—	13	—	Нет данных
Переходный ил . . . . .	—	—	4	—	» »
Отложения из макрофитов	4	—	—	—	» »

ном плесе. Грунты аккумулярующей части Угличского водохранилища формируются в основном за счет аллювиальных наносов, поступающих из Иваньковского водохранилища, верхнего участка Угличского водохранилища и притоков. Заросли макрофитов составляют всего 5.3% площади зеркала водоема, продукция органического вещества за счет прибрежно-водной растительности здесь в пять раз меньше, чем в Иваньковском водохранилище (Экзерцева, 1961а, 1961б). Несмотря на то что серые и песчанистые серые илы занимают здесь 64% (табл. 2) площади дна, органического вещества в них примерно в три раза меньше, чем в Иваньковском водохранилище (Курдин, 1963). Сток наносов из Угличского водохранилища в Рыбинское в десятки раз меньше, чем из Иваньковского в Угличское.

В отличие от других водоемов ведущая роль в формировании грунтового комплекса Центрального плеса и долинных участков речных плесов Рыбинского водохранилища принадлежит волнению и ветровым течениям. В верхних руслового типа участках речных плесов, так же как и в целом для рассмотренных выше Иваньковского и Угличского водохранилищ, основным грунтообразующим стимулом является стоковое течение. Граница илистых отложений, определяющаяся глубиной размывающего действия волны, в Волжском, Шекснинском и Моложском плесах лежит на глубине около 6 м, а в Центральном плесе — 10—11 м от НПУ (Курдин, 1965).

Для долинных участков речных плесов и Центрального плеса водохранилища характерна интенсивная переработка грунтов прибрежных мелководий и подводных возвышений, резко усилившаяся в период массового разрушения массивов затопленных лесов, ранее занимавших 55% площади (Тачалов, 1965), в значительной степени гасивших действие волн. Примерно за 8-летний период после разрушения лесов грунты открытых плесов Рыбинского водохранилища претерпели резкие изменения. В настоящее время наиболее интенсивный период переформирования мелководий уже закончился.

В 1956—1960 гг. основная часть площади дна Рыбинского водохранилища была занята незаиленными или слегка заиленными почвами. В настоящее время этот тип грунта почти полностью погребен под более или менее значительным слоем пылеватого или мелкого песка. Наряду с об-

разованием песчаных грунтов на площадях дна, занятых почвами, происходит погребение торфянистого и переходного илов серым илом. В недалеком будущем, по мнению В. П. Курдина и Н. А. Зиминской (1968а, 1968б), дно ложа Рыбинского водохранилища в основном будет занято песками, а на больших глубинах — серым илом. В настоящее время грунты Рыбинского водохранилища содержат большое количество органического вещества из размытых торфяных залежей и сплавин. Однако биологическая продуктивность этих илов по сравнению с серыми илами других водоемов из-за преобладания лигнино-гумусового комплекса очень низка (Сперанская, 1935).

Заросли прибрежно-водной растительности в водохранилище ничтожны (менее 1% от площади водоема) и практически никакой роли в обогащении илов органическим веществом не играют. Некоторое количество органики в многоводный год поступает с прибрежных мелководий при затоплении луговой растительности, образовавшейся на них в год с низким уровнем. Однако эта органика далеко в глубь водоема не проникает (Мордухай-Болтовской, 1963). В целом удельный вес продуктивных илов в Рыбинском водохранилище значительно меньше, чем в Иваньковском и Угличском.

По составу грунтов и их зависимости от гидрологического режима на Рыбинском водохранилище можно выделить три типа.

К первому типу относятся участки по плесам, образовавшиеся при затоплении долин рек и расположенные до границы их с Центральным плесом. Границы крупных участков проходят в Волжском плесе у дер. Легково, в Моложском — у впадения р. Себлы, в Шекснинском — у с. Мякса. Для более мелких рек границами плесов можно считать линии, которые отделяют их от Центрального плеса.

Ко второму типу относится район северной и северо-восточной части Центрального плеса, отделенный границей по линии Центральный мыс — Рожновский мыс от третьего района, занимающего западную и юго-западную часть этого плеса и представляющего третий тип участков.

Для участков первого типа характерно отсутствие переходного и торфянистого ила, расположение серого ила на глубине от 6 до 8 м и песчанистого — на глубинах больше 8 м. Пески развиты слабо, почвы занимают значительные площади. Серые илы здесь образовались главным образом за счет аллювиальных наносов. Их распределение на малых глубинах и увеличение крупнозернистости осадка с увеличением глубин объясняются наличием стоковых течений, совпадающих с линией наибольших глубин и величиной волн, ограниченных существующими в плесах разгонами и мелководьями; последнее определяет также слабое развитие песчаных отложений и способствует сохранению почв.

Район второго типа характеризуется большой площадью, занятой торфянистым илом, и отсутствием серого ила. В этом районе два участка: у всплывших торфяников близ Центрального мыса и к северо-востоку от него, где как исключение для Центрального плеса торфянистые илы залегают на глубине 4—7 м. Это объясняется близостью источников грунтообразующего материала и малой гидродинамической активностью, обусловленной защищенностью участков берегов торфяной сплавной.

Пески в Центральном плесе обычно начинаются от уреза воды, простираясь до глубины 6 м. Распространению песков, кроме интенсивного волнения, способствует положение уровня в навигационный период. При более низком уровне размывается абразионная терраса прошлого года, отчего перемиываемые пески перемещаются в глубину, постепенно распространяясь на площади, занятые почвами, которые в свою очередь медленно размываются при волнении, обеспечивающем глубину размы-

вающего действия волны до границы залегания илистых отложений (10—11 м).

Почвы в Центральном плесе в основном еще сохраняются выше изобаты 10 м (ниже они погребены под илистыми отложениями), где энергия волны недостаточна для интенсивного размыва первичных грунтов, но достаточна для удаления с их поверхности отлагающихся взвешенных наносов. Переходный ил занимает небольшие площади на участках, где в определенном соотношении одновременно отлагаются материалы, образующие торфянистые и серые илы.

Район третьего типа характеризуется преобладанием серых илов. Последние в отличие от илов на участках первого типа образуются не за счет аллювиальных наносов, а в результате отложения автохтонных грунтообразующих материалов.

В период зимней сработки водохранилища в результате резкого увеличения скоростей течения на бывших руслах рек часть отложений, образовавшихся за слабопроточный летний период, вновь переходит во взвеси и сбрасывается в нижележащее Горьковское водохранилище. По объему этот сброс больше, чем поступающий из Угличского водохранилища в Рыбинское (Зиминова и Курдин, 1968). Распределение грунтов в Горьковском водохранилище очень близко к описанному для Угличского.

Горьковское водохранилище имеет ясно выраженную русловую часть на протяжении 330 км (от Рыбинского гидроузла до плеса р. Елнать). Нижняя часть водоема, от плеса р. Елнать до Горьковского гидроузла, примерно на расстоянии 95 км представляет собой затопленную долину Волги. В соответствии с этими морфометрическими особенностями, определяющими гидродинамическую активность водохранилища, грунты от гравия и песка в русловой части сменяются серым илом в долинной части водоема. Смена песчанистых грунтов илистыми происходит в районе г. Плеса. Выше по течению илистые грунты встречаются на затопленных поймах и в Костромском расширении. Дно долинной части водохранилища начиная с глубины 2—3 м покрывается илистыми отложениями. На глубинах меньше 2 м под воздействием волнения наблюдается размыв грунта с возникновением песчаных отложений, которые, смешиваясь с илом, образуют песчанистый серый ил. В приплотинной части водохранилища песчанистый серый ил появляется и на максимальных глубинах, что, очевидно, является следствием воздействия на грунты взвеси течений, возникающих здесь при сбросах воды через гидросооружение.

Химический состав грунтов Горьковского водохранилища почти не исследован, однако можно предполагать, что количество легкоусвояемых органических веществ в них не ниже, чем в Рыбинском водохранилище, а относительная площадь, занятая серыми илами, даже больше (табл. 2).

Грунтообразование в самом крупном из долинных водохранилищ — Куйбышевском идет при участии всех видов течений как за счет продуктов размыва берегов (рис. 11) и мелководных участков поймы, так и в результате перераспределения аллювиальных наносов, поступающих из притоков. При этом продукты размыва оказываются основным грунтообразующим материалом (Широков, 1964). Интенсивное илоотложение идет в водохранилище на углублениях пойм и русел нижней части водоема и только на пойме в верхней его части, где русла ежегодно промываются сильными стоковыми течениями весной при проходе паводка и осенью во время интенсификации работы ГЭС и падении уровня.

Своеобразная конфигурация средней и нижней части водохранилища, выраженная в чередовании суженных руслового типа участков и озеровидных расширений, определяет большое разнообразие в распределении

грунтов. Практически на каждом комплексе «сужение—расширение» можно встретить все типы грунтов, характерных для водоема в целом. Большая часть площади дна на седьмой год существования водохранилища оставалась занятой заиленными или слаботорфовыми почвами, а в Волжском речном плесе преобладали пески. В грунтах водохранилища по мере увеличения его возраста идет накопление мелких фракций, и можно ожидать увеличения площадей серых илов, однако органическое вещество в илах накапливается очень слабо (Широков, 1965).



Рис. 11. Размываемый берег — один из источников грунтообразующего материала.

Как субстрат для донных беспозвоночных, являющихся кормовыми объектами рыб, грунты разного типа резко различаются и продуцируют разное количество биомассы. Наиболее продуктивны серые илы, за ними следуют песчанистые илы. Условия существования беспозвоночных на затопленных почвах хуже, и плотность их заселения здесь значительно ниже. Еще менее заселены обедненные органикой пески (Мордухай-Болтовской, 1961). Сопоставляя величины суммарных биомасс хирономид, олигохет и мелких моллюсков на характерных грунтах Волжских водохранилищ, можно увидеть следующую картину (табл. 3).

Биомасса бентоса на грунтах всех типов выше в русловых водохранилищах и ниже в долинных водоемах озерного типа. Биомасса в вышележащих водохранилищах каскада выше, чем в нижележащих, несмотря на их более южное положение. В целом средняя биомасса выше в Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах, т. е. в головном водохранилище каскада и в русловых. Выделяется своей бедностью Рыбинское водохранилище, значительные площади дна которого заняты почвами и песками, заселенными очень скудно (Мордухай-Болтовской, 1955, 1961; Поддубная, 1958). Величины биомассы на песке, песчанистом иле и почве в Рыбинском водохранилище ниже, чем в Куйбышевском, но выше, чем в последнем, на серых илах. Не различаются по обилию животных пески и почвы Ивановского и Куйбышевского водохранилищ.



Средние биомассы бентоса на типичных грунтах, г/м<sup>2</sup>

Водохранилище	Тип грунта				Средняя биомасса для водоема	Литература
	серый ил	песчанистый серый ил	почва	песок		
Иваньковское	10.7	4.8	1.8	1.0	10.3	Фенюк, 1959; Поддубная, 1968
Угличское . . .	10.0	10.0	—	—	10.1	Фенюк, 1959; Мордухай-Болтовской, 1959;
Рыбинское . . .	8.9	2.7	0.8	0.3	—	Поддубная, 1958; Митропольский, 1963
Горьковское . .	10.6	8.5	2.9	—	—	} Мордухай-Болтовской, 1961
Куйбышевское	6.1	3.6	1.6	1.0	—	

Табл. 3 дает лишь самое приближенное представление о величинах фактически учтенной продукции бентоса на разных грунтах водохранилищ каскада. Однако, несомненно, основой замеченных различий являются пока слабоизученные сложные процессы поступления и трансформации органического вещества, дающего пищу беспозвоночным, и вариации гидродинамических условий, определяющие чисто физически возможность существования этих беспозвоночных на грунтах того или иного типа при существующих гидрологических и химических особенностях каждого из рассматриваемых водохранилищ. Значительно выше оказываются биомасса и численность донных животных в Цимлянском (Липицкий, 1967а) и Дубоссарском (Бызгу и др., 1964) водохранилищах, лежащих в аридной области (Фортунагов, 1959), являющихся головными и принимающих в себя весь органический сток рек. В Цимлянском водохранилище площади дна, занятые продуктивными илами и заиленными почвами, значительно больше, чем в волжских.

В Рыбинском водохранилище первичная продукция органического вещества за счет фотосинтеза планктонных водорослей в различные годы колеблется от 30 до 100 г С на 1 м<sup>2</sup> за вегетационный период (Сорокин, 1958; Кузнецов и др., 1966; Романенко, 1966; Пырина, 1966). Она наиболее бедна среди волжских водохранилищ, что обусловлено гидрологическими и метеорологическими условиями. Небольшие глубины и частые штормы приводят к тому, что здесь все органическое вещество под воздействием бактерий быстро окисляется в водной массе в аэробных условиях и в иловые отложения его попадает очень мало. Поэтому бедны иловые отложения, беден зообентос и в результате мало корма для бентосоядных животных. В последние годы средняя численность бактерий Рыбинского водохранилища колеблется в пределах 1.4—1.7 млн в 1 мл воды, а продукция их биомассы за вегетационный период равна 20—40 г С на 1 м<sup>2</sup>.

Значительно богаче проточные, расположенные несколько южнее, Иваньковское и Горьковское водохранилища. В первом из них фотосинтез за летний период 1958 г. с мая по сентябрь был равен 110 г С на 1 м<sup>2</sup> (Пырина, 1966), во втором в 1956 г. — 73 г С на 1 м<sup>2</sup> за период с мая по октябрь (Сорокин и др., 1959). Численность бактерий в Горьковском водохранилище колеблется в пределах 1.5—2.0 млн на 1 мл воды.

В Куйбышевском водохранилище фотосинтез фитопланктона за вегетационный период колеблется от 65 до 140 г С под 1 м<sup>2</sup> (Салманов, Сорокин, 1962), т. е. от года к году продукция органического вещества сильно меняется, но, как правило, она выше, чем в остальных волжских водохранилищах. В последние годы, по данным А. В. Иватина (1968), числен-

ность бактерий в Куйбышевском водохранилище колеблется в пределах 1.5—3.0 млн в 1 мл воды, а интенсивность их размножения (время генерации) равна 9—27 час. В Волгоградское водохранилище поступают воды, трансформированные в Куйбышевском водохранилище. Здесь не наблюдается сильного цветения, но число бактерий высокое ввиду того, что водохранилище относится к речному типу (Кудрявцев, 1968).

В большинстве волжских водохранилищ в течение вегетационного периода деструкция органического вещества несколько превышает продукцию фитопланктона (Романенко, 1967). Для характеристики донного населения водохранилищ Днепровского каскада по грунтовым комплексам, к сожалению, нет необходимых материалов, однако и здесь наибольшее обилие донных животных в выпележащих Киевском и Кременчугском водохранилищах и меньшее — в Каховском (Лубянов, 1957).

РАЗМЕЩЕНИЕ  
СООБЩЕСТВ РАСТЕНИЙ  
И ЖИВОТНЫХ

Экологическому подразделению арены жизни в гео- и гидросфере посвящено значительное число работ. Основной единицей арены жизни, по Гессе (Hesse, 1924), является биотоп. Этим названием обозначаются участки, сходные по основному признаку жизненных условий и по населению, отличающемуся от населения других мест. Сходные биотопы объединяются Гессе в биохоры, или жизненные округа, а последние — в высшие единицы, биоциклы, или жизненные области.

Д. Н. Кашкаров (1945) подразделяет биосферу на зоны жизни (пространственно выраженный комплекс климатических факторов, дающий приют определенным группировкам растений и животных), биотопы (подразделения зоны жизни, различающиеся комплексом геохимических признаков, населением, соотношением или составом форм) и местообитания (участки биотопа, наиболее благоприятные для существования данного вида растений или животных).

И Гессе, и Кашкаров объединяют термином «биотоп» два понятия: биотоп Даля (Dahl, 1903), впервые применившего это слово для обозначения участка с определенными условиями существования, и биоценоз Мёбиуса (Möbius, 1877) — сообщество, вся совокупность видов которого взаимосвязана и подвергается селективному воздействию средних внешних условий существования. Конкретизируя понятие «биоценоз», П. Д. Резвой (1924) определяет его как подвижно-равновесную систему населения, устанавливающуюся в данных экологических условиях. Иначе говоря, биоценоз — население биотопа, и его сущность выражается в функциональной зависимости между экологическими свойствами среды и ее населением. Биоценоз и биотоп взаимно влияют друг на друга.

Г. Ю. Верещагин (1923) употребляет понятие «станция», подразумевая под этим участок водного пространства с однородным на всем его протяжении комплексом физико-химических условий и характерными периодическими изменениями факторов среды. В каждом участке водоема по положению в столбе воды можно различать несколько типов станций, например, станции дна, зарослей макрофитов, толщи воды, поверхностного слоя воды и т. д. В горизонтальном направлении группы станций каждого типа могут быть объединены в зоны. С. А. Зернов (1949) вновь предлагает использовать прежний термин «биотоп», понимая под ним то же самое, что Г. Ю. Верещагин называет станцией. Биоценоз же в его определении — термин для обозначения любых сообществ или комбинаций животных и растений, на которые распадается все население данного бассейна.

Биоценоз в природе представляет собой сообщество растений, животных и микроорганизмов. Группы биоценозов представляют, по мнению В. Н. Сукачева (1964, 1965), биогеоценоз — единицу более высокого порядка.

Биогеоценоз «совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы, гидрологических условий), имеющая особую специфику взаимодействий составляющих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении и развитии» (Сукачев, 1965, стр. 252). Сухопутные и водные биогеоценозы в сумме составляют биосферу.

Биоценоз — сообщество популяций разных видов. Определение понятия сообщества исходит, по мнению Э. Макфедьена (1965), из четырех представлений. Первое — совместное присутствие ряда животных как единственное хорошо установленное и несомненное свойство сообществ. Второе — повторяемость определенных групп видов в пространстве и во времени, дающая основание признавать существование определенных типов сообществ, отличимых от других. Третье — представление о существовании сообществ в динамической стабильности с определенным нормальным или обычным составом и численностью и способности к восстановлению свойств после окончания того или иного искусственного или естественного воздействия. Четвертое — более высокий и своеобразный уровень организации, чем организация отдельных особей или их видовых популяций.

Уровни изучения органического мира соответствуют таковым его организации. Обычно говорят о молекулярном, клеточном, организменном, популяционно-видовом и биоценоотическом, или мультипопуляционном, уровнях исследований (Лавренко, 1964; Сукачев, 1965). Изучение живого на уровне организма как целого — одно из наиболее традиционных направлений в биологии. Особое значение на этом уровне принадлежит, по мнению Е. М. Лавренко (1949), всестороннему исследованию групп морфологически и физиологически разнокачественных особей, называемых в ботанической литературе экобиоморфами, или жизненными формами.

Исследования на популяционно-видовом уровне направлены на познание стереотипов внутривидовых топографических структур, биоценоотические, или мультипопуляционные, — на изучение систем взаимодействия межвидовых сообществ растений и животных на уровне популяций в целом или их частей (Работнов, 1950; Гиляров, 1954; Арнольди, 1957). Детализируя представление о задачах биоценологии, Э. Макфедьен (1965) выделяет два главных направления: исследования в области взаимоотношений организмов внутри сообщества и в области взаимоотношений между сообществами (биоценозами).

Изучение взаимоотношений организмов внутри биоценоза может или ограничиваться исследованиями пар видов, их сопряженности, коррелятивного или комплементарного распределения, или направляться на исследование отношений вида с сообществом в целом. Успешно исследуются биотические взаимоотношения по линии пищевых связей в системе троффа, где каждая видовая популяция рассматривается в плане ее адаптаций к питанию и выеданию (Мантейфель, 1961).

Пользуясь в дальнейшем существующей биоценоотической терминологией, мы будем понимать под биогеоценозом все население определенного водоема, представляющего в ландшафтно-географическом плане комплекс биотопов растений и животных разных видов. Под биоценозом — часть этого населения, обитающую на участке водоема, гидрографически или экологически изолированному от соседних. Под микроценозом — малоподвижное население конкретной станции (биотопа), отличающейся от со-

седних стадий суммой важных для жизнедеятельности гидрофизических и химических признаков.

Одним из основных исходных элементов исследований на популяционно-видовом и биоценологическом уровнях является определение границ тех или иных выделяемых ассоциаций. Обширный фактический материал по этому вопросу накоплен ботаниками и зоологами, работающими с мало-подвижными животными. Значительно меньше сведений имеется о сообществах мигрирующих форм.

Выявление границ устойчивых группировок видов неизбежно сопряжено со взятием большого числа выборок; для учета растений обычно используют квадраты, а для учета животных, обитающих в твердых или жидких средах, — монолиты или какие-либо аналогичные единицы. Эти выборки анализируют для выявления степени прерывистости распределения фауны или флоры. Прямой анализ сводится к выявлению наличия или отсутствия видов. Его результаты могут выражаться в показателях обилия, доминирования, частоты. При более сложных методах анализа для описания ожидаемых изменений зависимости между количеством видов и численностью особей по мере расширения области взятия выборок используются различные, характеризующиеся математически, распределения, выведенные из наблюдений в природе или из моделей.

Выйдя в поле, ботаник, как правило, с уверенностью распознает и характерные ассоциации растений, многократно встречающиеся на больших пространствах, и границы между ними. По мнению Лаусли (Lousley), «Опытный полевой ботаник во многих случаях может с одного взгляда заметить, что он перешел с каких-то иных почв на известняк; нередко он может в пределах одного-двух метров показать место, где происходит эта смена, но его заключения основываются скорее на ассоциациях различных видов растений, которые он видит, чем на наличии или отсутствии каких-либо отдельных видов. Попытки использовать в качестве индикаторов отдельные виды обычно бывают успешными лишь в том случае, если выбрать в качестве индикаторов какие-либо редкие цветковые растения, потребности которых более специфичны. Старания показать, что какие-либо широко распространенные растения произрастают только на известковых почвах, обычно оказываются тщетными, так как при накоплении данных неизбежно выявляются многочисленные исключения» (цит. по: Макфедьен, 1965).

Примеры животных, играющих роль индикаторов определенных сообществ, приводит Рейнольдсон (Reynoldson, 1958), связывающий различные виды трикладид с определенными типами озер, а также Мэкен (Macan, 1963) и Армитедж (Armitage, 1958), изучавшие с той же целью фауну литорали. Убедительные примеры в этом отношении приводят М. С. Гиляров (1944) на почвенных беспозвоночных и Д. А. Ласточкин (1947, 1949), исследовавший донные и зарослевые биоценозы озер и водохранилищ и установивший четкую приуроченность ряда видов олигохет, хирономид и моллюсков к конкретным участкам внешне одного биотопа.

Таким образом, проблема состоит в том, чтобы распознать и разграничить ассоциации, несмотря на то что редкие виды не могут служить критерием для такого разграничения, а более обычные виды распространены слишком широко и потому тоже не могут быть использованы как показатели четких различий.

Решению этой проблемы посвящено большое число исследований. Существуют разнообразные методы определения границ сообществ с помощью вариационно-статистического анализа или с помощью построения математических моделей. Однако, как совершенно справедливо отмечает Макфедьен (1965), почти всегда возникает сомнение, могут ли эти методы дать

лучшие результаты, чем выводы натуралиста-практика, и существует ли реальная необходимость в применении более объективных методов.

Экологи Элтон и Миллер (Elton, Miller, 1954) считают, что накопление материалов, на основании которых может быть определена структура сообществ, потребует работы многих поколений исследователей. Поэтому они предлагают на протяжении многих периодов собирать данные, относящиеся к какой-либо ограниченной территории. Такие сведения могут поступать от натуралистов, наблюдающих изменения в природных комплексах, от специалистов, изучающих жизненные циклы и вопросы общей экологии, а кроме того, подобные сведения можно извлекать и из литературы. Все эти данные следует систематизировать и анализировать применительно к отдельным видам, а также в соответствии с определенной системой структуры местообитания, причем последняя должна быть очень четко очерченной, понятной и удобной для практического использования. С помощью соответствующих перфокарт и системы регистрации можно получить сведения как по экологии отдельных видов, так и по составу фаун характерных элементов местообитаний. Предложенная система имеет ряд преимуществ: она дает возможность использовать обширный материал, полученный натуралистами, отсеивать случайные явления от явлений, действительно имеющих экологическое значение на протяжении длительного времени, и свободна от каких-либо предвзятых теорий о природе и структуре сообществ. В будущем она даст материал и для проверки таких теорий, и для определения границ сообществ, и для выявления экологических взаимоотношений между видами.

Обзор проблемы в целом и анализ входящих в нее вопросов сделал Феджер (Fager, 1963). В своей очень ценной работе он собрал все, что касается выявления и разграничения сообществ, а также их продуктивности, энергетического баланса и эффективности. Многие другие авторы, в частности Маргалеф (Margalef, 1958), Престон (Preston, 1962) и Мак-Артур (R. H. Mac Arthur a. I. W. Mac Arthur, 1961), использовали для анализа сообществ идеи теории информации и признаки разнообразия. Во многих из этих работ приведены данные о зависимости между числом видов, входящих в сообщество, с одной стороны, и числом особей, принадлежащих к каждому виду, — с другой. Зависимости, устанавливаемые эмпирически, сопоставляются с теми, которых можно ожидать на основании различных теоретических моделей.

В отечественной гидробиологии наиболее распространены способы выявления сообществ на основе сравнительного анализа многолетних материалов, собираемых на закрепленных за характерными биотопами станциях-площадках соответствующих размеров (Вайнштейн, 1968), и определения границ сообществ по видам-эдификаторам (Ласточкин, 1949). В последние годы осуществляются разнообразные попытки кибернетического моделирования биоценетических связей внутри сообществ беспозвоночных и их пространственных связей (Виленкин, 1965).

Обширный материал по динамике сообществ рыб и документации их биотопов как за рубежом, так и в Советском Союзе накоплен промысловой (преимущественно морской) ихтиологией (Бенинг, 1935; Никольский и Жуков, 1940; Маслов, 1944; Лебедев, 1950, 1967; Бердичевский, 1954а, 1954б; Мантейфель, 1955, 1960). Однако этот материал, как правило, не обобщен в биоценологическом плане, а представляет собой в значительной степени разрозненные данные, характеризующие различного ранга группировки особей видовых популяций. Определение границ межвидовых сообществ, оценка их связей со средой в местах постоянных скоплений часто, несмотря на наличие многолетних сведений о среде, остается до настоящего времени делом второстепенным. За редкими исключениями

не проводятся даже элементарные наложения карт распределения отдельных видов с целью определения их совмещенных биотопов.

Принципиально новым является энергетический подход к изучению сообществ живых организмов, при котором сообщество рассматривается как система переходов энергии между отдельными компонентами (Винберг, 1956, 1960, 1965).

Пространственная ограниченность сообщества может быть резкой и пережкой в зависимости от степени различий условий соседних биотопов и видовых особенностей состава населения на них. В фитоценологии различаются резкие, мозаичные, каемчатые и диффузные границы сообществ (Ниценко, 1948). Резкие границы возможны как при резкой смене внешних условий, так и без нее. В последнем случае в сообществе должен быть вид-эдификатор, без которого другие виды ценоза существовать не могут. Наиболее распространенные мозаичные границы отличаются от резких взаимопроникновением соседних сообществ сравнительно небольшими включениями. Каемчатые границы отличаются от мозаичных наличием между ценозами переходной зоны, занятой качественно отличными сообществами. Диффузные границы характеризуются постепенной пространственной сменой одного ценоза другим. Они всегда связаны с отсутствием резких изменений внешних условий на занятом пространстве. Границы естественных фитоценозов подвижны и изменчивы во времени.

Сообщества растений имеют различную величину, но обычно не превышают нескольких десятков километров. Минимальный по размеру фитоценоз (микроценоз) Б. А. Быков (1957), исходя из среднеобразующего влияния его членов, определяет как увеличенную в пять раз среднюю высоту растений главного яруса. Размеры фитоценозов в океанической части биосферы, по мнению данного автора, исчисляются сотнями и тысячами километров, меньше они в морях, где условия жизни более разнообразны. и, естественно, еще меньше во внутренних водоемах.

Сообщества прикрепленных растений являются средой обитания. субстратом для прохождения отдельных жизненных фаз и источником пищи многих видов активно перемещающихся животных. Фактор свободы перемещения, возможность поэтапного или случайного пребывания животного на том или ином биотопе и временное участие его в связях различных сообществ значительно усложняют представление о биоценозах, ставя под сомнение саму реальность их существования в том виде и качестве, как это принято в отношении прикрепленных форм.

Вместе с тем можно сузить спектр различий между сообществами прикрепленных и мигрирующих форм в силу того, что последние перемещаются в пределах какой-то определенной территории, поскольку они обладают ограниченной двигательной активностью и определенными реакциями на те или иные изменения факторов среды, особенно в пограничных районах территории или акватории, где эти изменения имеют большие градиенты.

Мечение или инструментальные и визуальные наблюдения позволяют в большинстве случаев довольно точно определить ареал той или иной видовой группировки и исследовать ее дальше в плане задач биоценологии.

Методически значительно более сложным и многогранным оказывается учет посещаемости мигрантами разных сообществ и их участия в жизни этих сообществ. Применительно к водным животным, и в частности к рыбам, представляется необходимым различать в этих исследованиях несколько этапов.

1. Исследование физических и химических свойств среды в районе, занятом сообществами, выявление типов и комплексная характеристика участков, включающая данные о качестве грунта, составе и численности его населения, гидродинамической активности водной массы над ним,

о взаимоположении в ярусе участков разного типа, их соотношений по площади и степени резкости границ.

2. Определение величин ареалов группировок в разные периоды жизненного цикла составляющих их особей. Оценка показателей их приуроченности к участкам водоема, отличающимся набором признаков от популяции в целом.

3. Сопоставление ареалов популяций разных видов, определение участков и зон с повышенной взаимовстречаемостью и плотностью особей, исследование трофико-энергетических и симфизиологических связей.

## УЧАСТОК

В водохранилищах выделяются верхние, средние и нижние участки. Верхний участок образуют незарегулированная или слабозарегулированная часть реки или бывшие озера с их притоками в водохранилищах (типа Череповецкого и Бухтарминского), созданных на озерах. Несмотря на прямо противоположные особенности морфометрии верхних участков тех и других водохранилищ (обычных и «перевернутых»), они в отношении биологического режима имеют основное общее свойство: на них сохраняются условия, близкие к исходным материнским водоемам. Целый ряд водохранилищ, регулирующих сток не одной, а нескольких рек, имеет несколько верхних участков.

Средний участок объединяет основную часть ложа и объема воды водохранилища и наиболее резко уклоняется по условиям от исходных водоемов, а нижний участок является зоной формирования сбросного потока воды и расположен непосредственно вблизи от плотины, в верхнем бьефе водохранилища. По условиям нижний участок сочетает в себе ряд особенностей верхнего и среднего, но одновременно резко отличается от них нестабильностью режима.

Как правило, средние участки водохранилищ по морфометрии — озеровидные водоемы, но могут представлять собой (например, в Куйбышевском и Камском водохранилищах) чередование расширений и сужений. Нижние участки могут быть по форме как озеро-, так и рековидными.

## ЯРУС

По глубине, пользуясь терминологией М. А. Фортунатова (1959), в водохранилищах можно выделить три экологические зоны: литораль, сублитораль и батталь с имеющейся над каждой из них толщей воды — пелагиалью. Уточняя представления М. А. Фортунатова, мы определяем литораль как прибрежную зону водохранилища, простирающуюся от уреза воды при НПУ до линии минимального горизонта после летне-осенней и зимней сработок, т. е. литораль — это зона временного затопления. Следующая за ней сублитораль находится под водой весь год. Границы ее простираются от нижней границы литорали до глубин, ниже которых не сказывается механическое и размывающее действие волны. Такой максимальной глубиной в крупных озерных плесах равнинных водохранилищ оказывается обычно 6—10 м (Кусков, 1957; Кондратьев, 1960). Нижняя граница сублиторали, поскольку она прямо зависит от высоты волны и уровня режима, резко различается в разных водохранилищах и на отдельных участках одного водоема и изменяется под воздействием летне-осенних колебаний уровня на величину этих колебаний (Курдин, 1965). За сублиторалью следует батталь. Нижняя граница ее — максимальные глубины водохранилища. Батталь — зона илонакопления.

Для водохранилищ с переменным уровнем (а таких большинство) в литорали четко выделяются подзоны летне-осеннего и зимнего осушения.



Неодинаковы также условия и на разных ярусах сублиторали — ее верхняя более мелководная часть активно размывается в течение всего периода волнений, а на более глубоководной в это время происходит временное отложение продуктов размыва, которые затем смещаются на большую глубину (в батиналь) при осеннем снижении уровня. Наиболее нестабильными условиями летом отличаются подзона зимнего осушения литорали и верхний ярус сублиторали. В пелагиали водохранилища также, видимо, целесообразно различать две зоны по горизонтали — прибрежную и открытую, и две по вертикали — верхнюю, подверженную действию ветровых волнений (до глубин проникающего действия волны), и нижнюю с малоподвижной массой воды. Граница между последними большей частью будет определяться как слой температурного скачка (Рутковский, 1963). Намеченное зональное районирование характерно для всех выделенных выше участков водохранилища — верхнего, среднего и нижнего, но соотношения площадей и объемов воды отдельных зон сильно варьируют, находясь в зависимости от морфометрии и глубин участка. В пределах каждой зоны расположено несколько типов местообитаний животных и растений.

### СТАЦИЯ

Выделенные выше экологические участки и ярусы еще не могут быть определены как местообитания отдельных сообществ. Они дают лишь общее представление о степени ландшафтно-экологической разнокачественности водоема. Ясно, что в их пределах условия обитания могут резко различаться, и эти различия окажутся решающим фактором распределения тех или иных видов животных и растений. Рассмотрим в этом плане верхний и средний участки Рыбинского водохранилища, отличающиеся большей пестротой условий и содержащие все основные местообитания, в целом характерные для большинства равнинных водохранилищ руслового и озерного типа.

В Волжском речном плесе Рыбинского водохранилища во все времена года четко прослеживается стоковое течение, возникающее в результате сбросов вышележащей Угличской ГЭС. Скорость этого течения на различных участках плеса колеблется в пределах 5—50 см/сек., направление может меняться на обратное в связи с прохождением возвратно-поступательных волн попуска (Литвинов, 1968б).

Наиболее четко стоковое течение проявляется в зимний и предвесенний периоды при низком уровне водохранилища. Поток воды идет в это время не только в старом русле Волги, но и над поймой. В районе больших изгибов русла вправо на близлежащих участках поймы возникают циркуляционные течения или в результате резкого уменьшения скорости потока образуются слабопроточные участки. Меньшая проточность характерна зимой также и для левобережной поймы нижней расширенной части плеса после выхода сюда потока и его расплывания (рис. 12).

В летний период при сгонных ветрах (рис. 12, А) стоковое течение наблюдается и в районах прибрежных мелководий, однако скорость его здесь меньше, чем на русле. Сохраняются участки пониженной проточности вблизи искривлений русла. В нижней части плеса на пойме в результате напора вод на островной массив происходит раздвоение потока на два: один уходит на север через пролив между материком и островным массивом, а второй сливается с потоком, идущим вдоль бывшего русла. В месте напора образуется временная циркуляция вод и заметно ослабление течения.

При нагонных ветрах (рис. 12, Б) водная масса прибрежных ярусов до глубин 3—4 м движется в направлении верховья плеса, вдоль русла

у дна, а чаще и по всей толще воды наблюдается стоковое течение, компенсирующее возникающий нагон воды в плес и выравнивающее уровень. Понижение скорости течения наблюдается во всех отмеченных районах циркуляций, которые при этом типе потока сохраняются. Меньшие скорости также наблюдаются в средней части поймы низовьев плеса, где встречаются потоки воды противоположного направления. В верхнем сужении, в месте поворота нагонных вод плеса, возникает новая зона малых циркуляционных течений. При штилевой погоде летом заметное течение прослеживается только в районе старого русла. Воды поймы и прибрежья в этом случае остаются малоподвижными.

Локальные особенности динамики потока воды над участками с характерными элементами рельефа дна определяют неравномерность распределения в плесе седиментированных взвесей. На рассматриваемом участке водоема встречаются пять типов грунта (рис. 12, В), каждый из которых занимает различную площадь и местоположение в ярусе. Дно батиаля плеса заполнено серыми илами (97%), а в приостровных участках и на подводных банках — песками (3%). Дно литорали в основном покрыто нетронутыми размывом почвами (92%) с вкраплениями участков торфянистого ила (8%). В сублиторали преобладают обнаженные размываемые почвы (82%) и пески (18%). В отношении стабильности грунтовых комплексов выделенные ярусы характеризуются следующим образом: литораль — зона динамического равновесия со сбалансированным притоком и оттоком взвешенных частиц, сублитораль — зона размыва, батиаль — зона аккумуляции (Курдин, Зимина, 1968б). Илонакопление на отдельных участках батиаля плеса идет неравномерно. Мощность слоев ила резко повышается в местах со сложным рельефом дна и наблюдаемыми поворотами или в местах со сложным взаимодействием струй течения, приводящих к ослаблению скорости потока.

На относительно застойных участках гранулометрический и химический состав ила отличается большим преобладанием фракций органического происхождения (Курдин, 1965). Наибольшая толщина ила наблюдается в нижней и средней частях плеса на пойме и склонах русла у правобережных прирусловых островов (46 и 63 см) и в зоне зимнего выклинивания подпора притоков (29 см). На прямых промываемых отрезках русел ила практически нет (1 см), а величина его слоя на разных участках бывшей поймы меняется в пределах от 3 до 20 см (рис. 12, Г).

Распределение придонных температур воды связано с местными особенностями рельефа дна и динамикой скорости потока. В зимнее время, когда основная масса воды в сбросном потоке имеет температуру, близкую к 0 (Рутковский, 1963), в углублениях дна поймы и в заостровных застойных участках образуются микрзоны повышенных температур. Прогрев придонного слоя происходит здесь в основном за счет поступления грунтовых вод и действия инсоляции (Бакастов, 1965). Зоны зимних повышенных температур почти полностью совпадают с участками интенсивного илонакопления. Газовый режим плеса благоприятен во все времена года (Безлер и Трифонова, 1960). Содержание растворенного кислорода в придонных слоях здесь, за редкими исключениями, всегда выше 5 мг/л. Заморные явления отсутствуют. Плес заселен сообществами различных видов планктонных растений и животных, а также зоо- и фитобентосом. Все рассматриваемые ярусы активно посещаются различными видами рыб.

В батиаля представлены два основных типа грунтов — пески и серые илы. Пески имеются только в верхней части, а по мере движения вниз и уменьшения проточности замещаются сначала заиленными песками и песчанистыми илами (переходные типы) и, наконец, серыми илами с седиментированным слоем разной толщины.

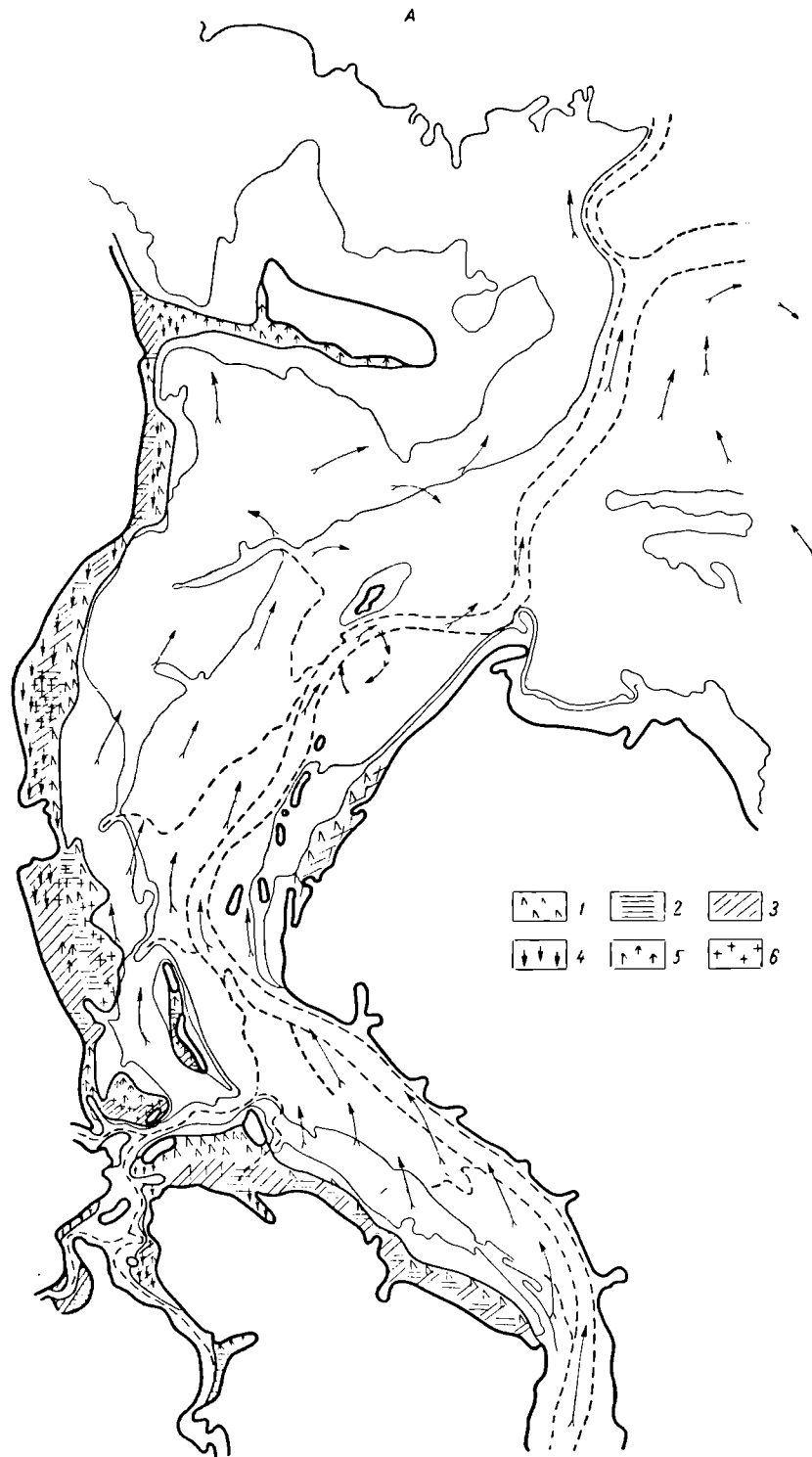


Рис. 12. Стации обитания в речном плесе водохранилища.

А — зоны растительности и течения при сгонном ветре: 1 — формация лисохвоста, 2 — полевичника, 3 — осочника, 4 — манника, 5 — тростника, 6 — деревьев и кустарников.

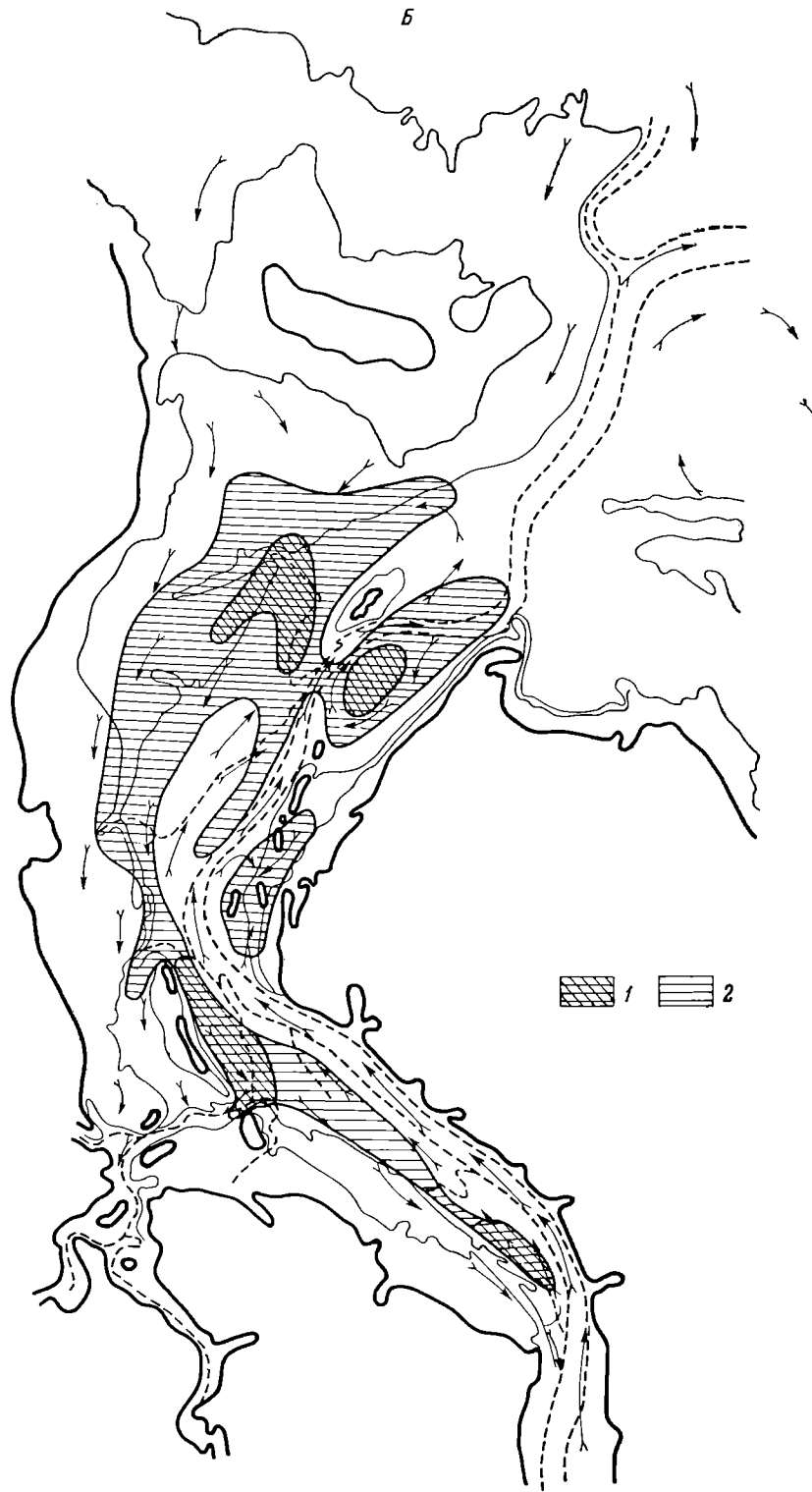


Рис. 12 (продолжение).

Б — скопления планктона и течения при нагонном ветре: 1 — наибольшая биомасса зоо- и фитопланктона, 2 — средняя биомасса зоо- и фитопланктона.

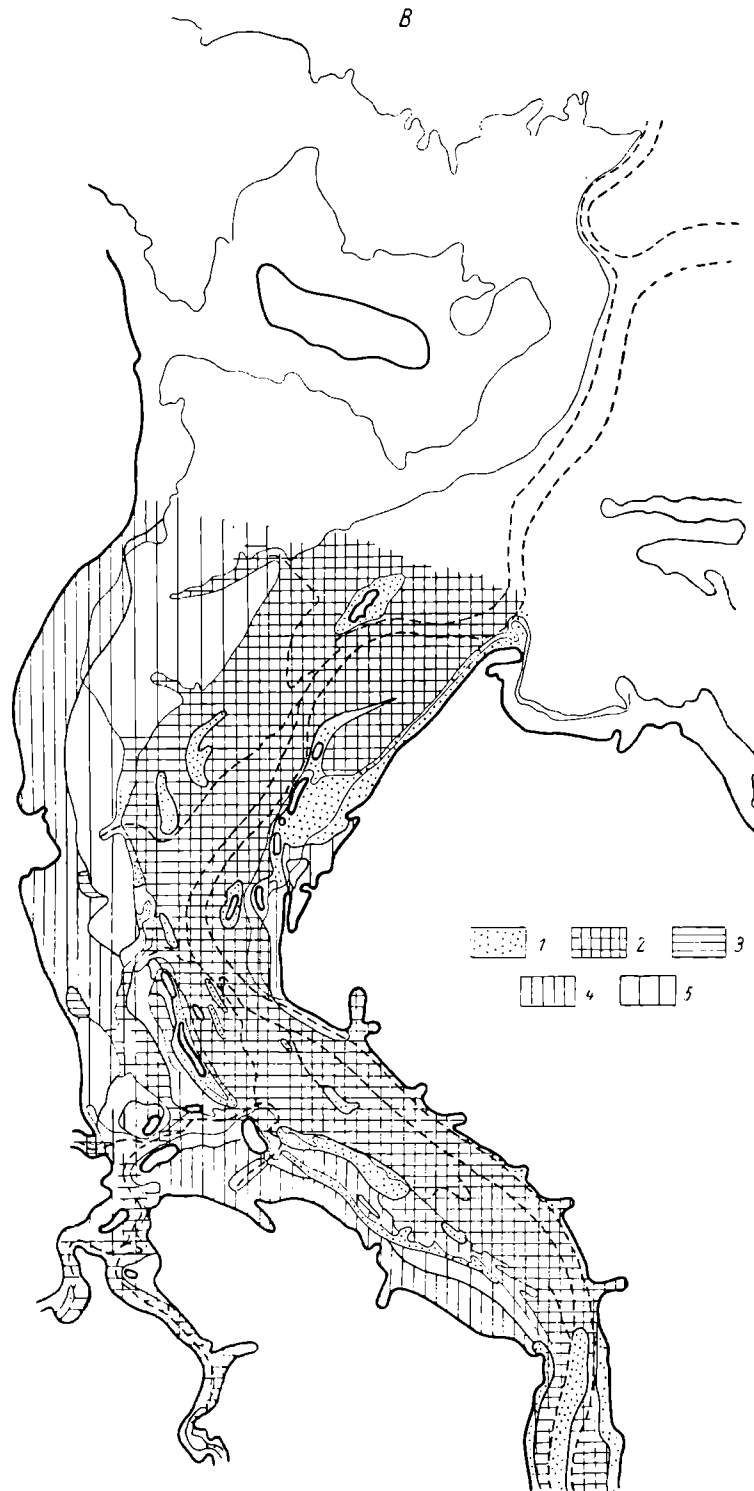


Рис. 12 (продолжение).

В — типы и распределение грунтов (по: Курдин, 1961): 1 — песок, 2 — серый ил, 3 — торфянистый ил, 4 — нетронутые почвы, 5 — размытые почвы.

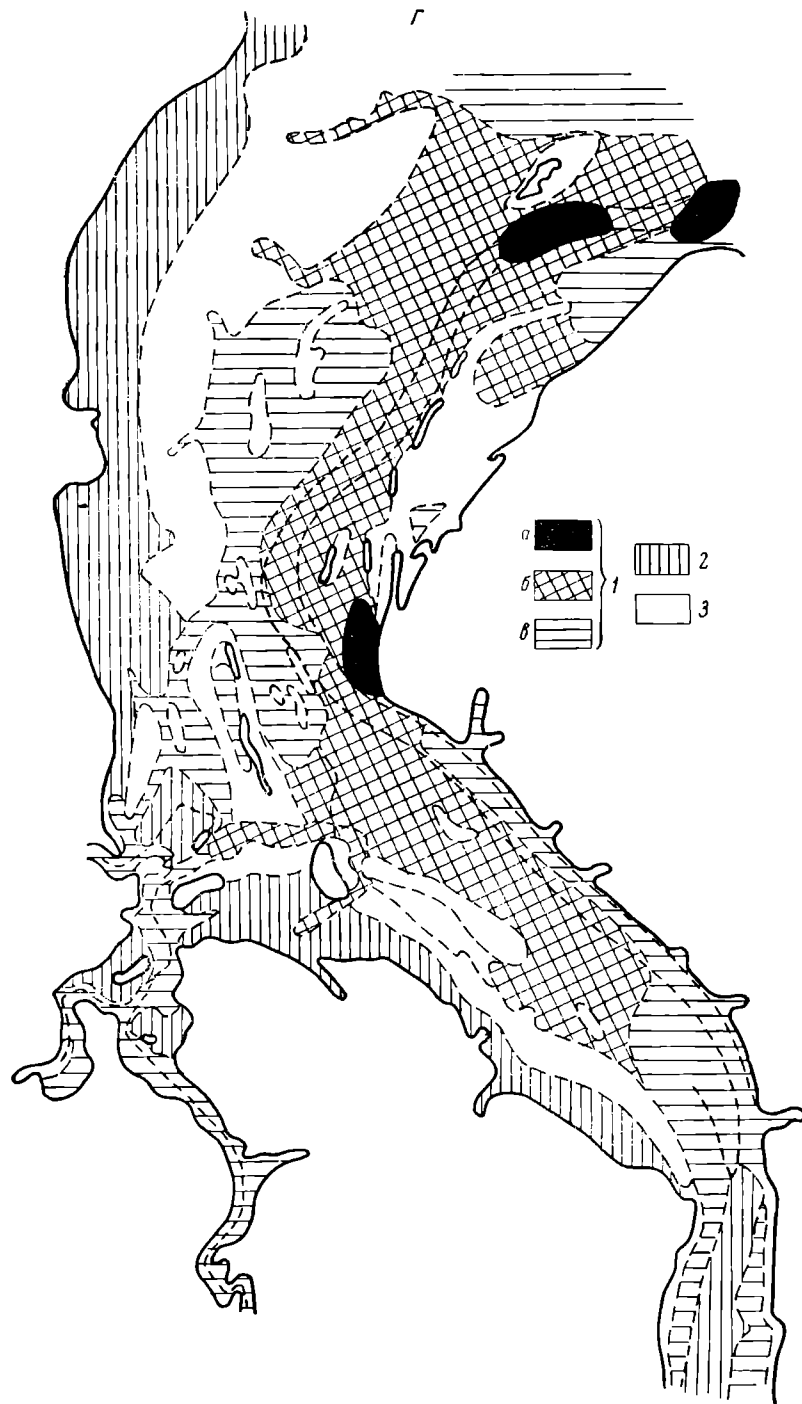


Рис. 12 (продолжение).

Г — гидродинамическая активность водной массы и илонакопление: 1 — зона аккумуляции (а — слой ила больше 30 см, б — от 10 до 30 см, в — от 1 до 10 см), 2 — зона равновесия, 3 — зона размыва.

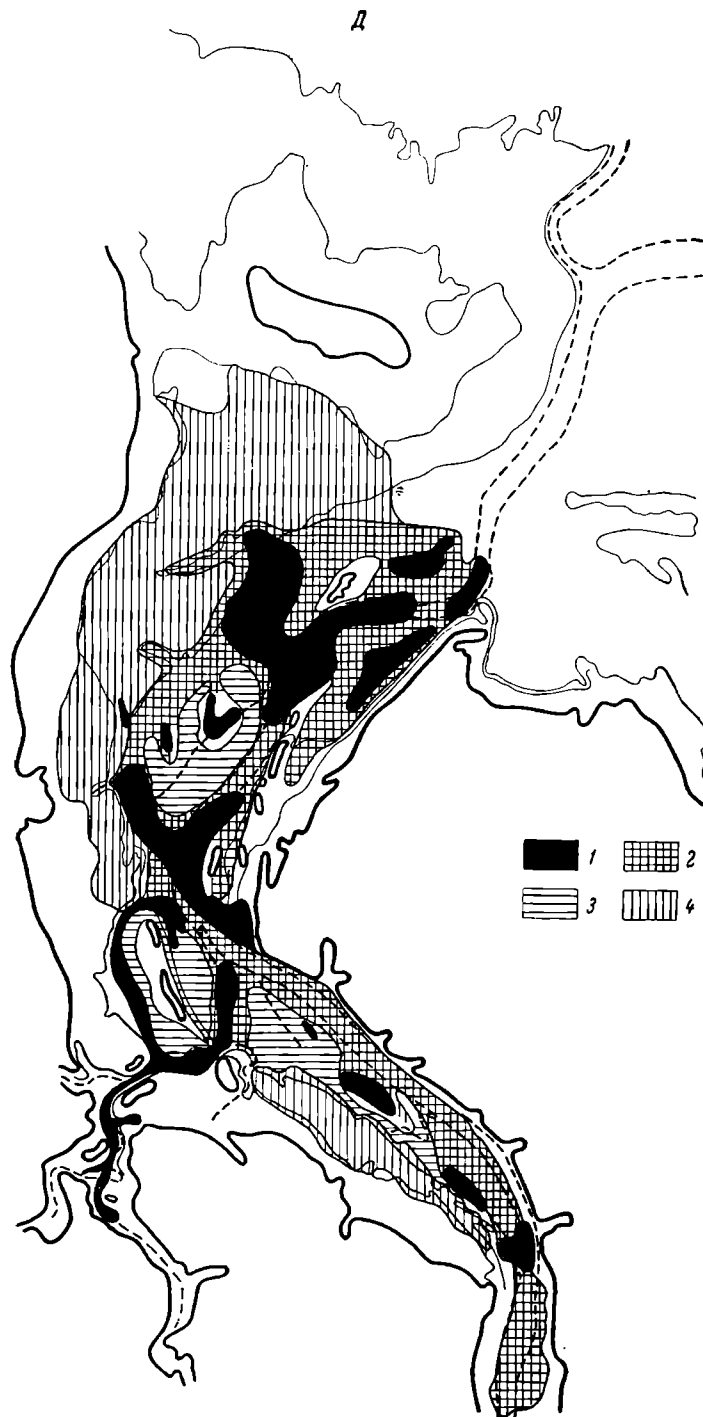


Рис. 12 (продолжение).

Д — распределение бентоса (г/м²): 1 — биомасса (без крупных моллюсков) 10—30, 2 — биомасса 5—10, 3 — биомасса 2—5, 4 — биомасса 0.1—2.

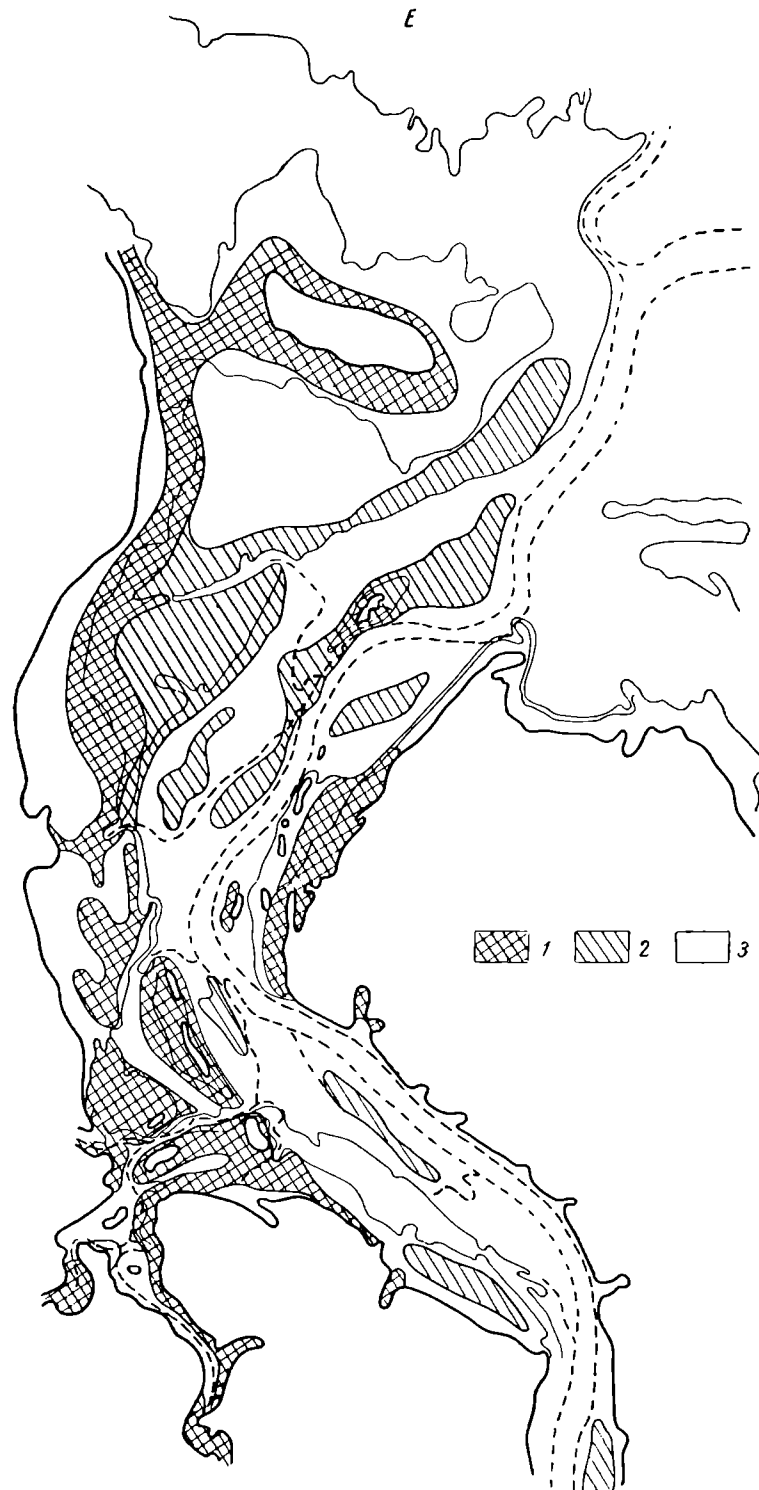


Рис. 12 (продолжение).

Е — нерестовые скопления рыбы: 1 — максимальные уловы, 2 — средние уловы, 3 — случайные уловы.



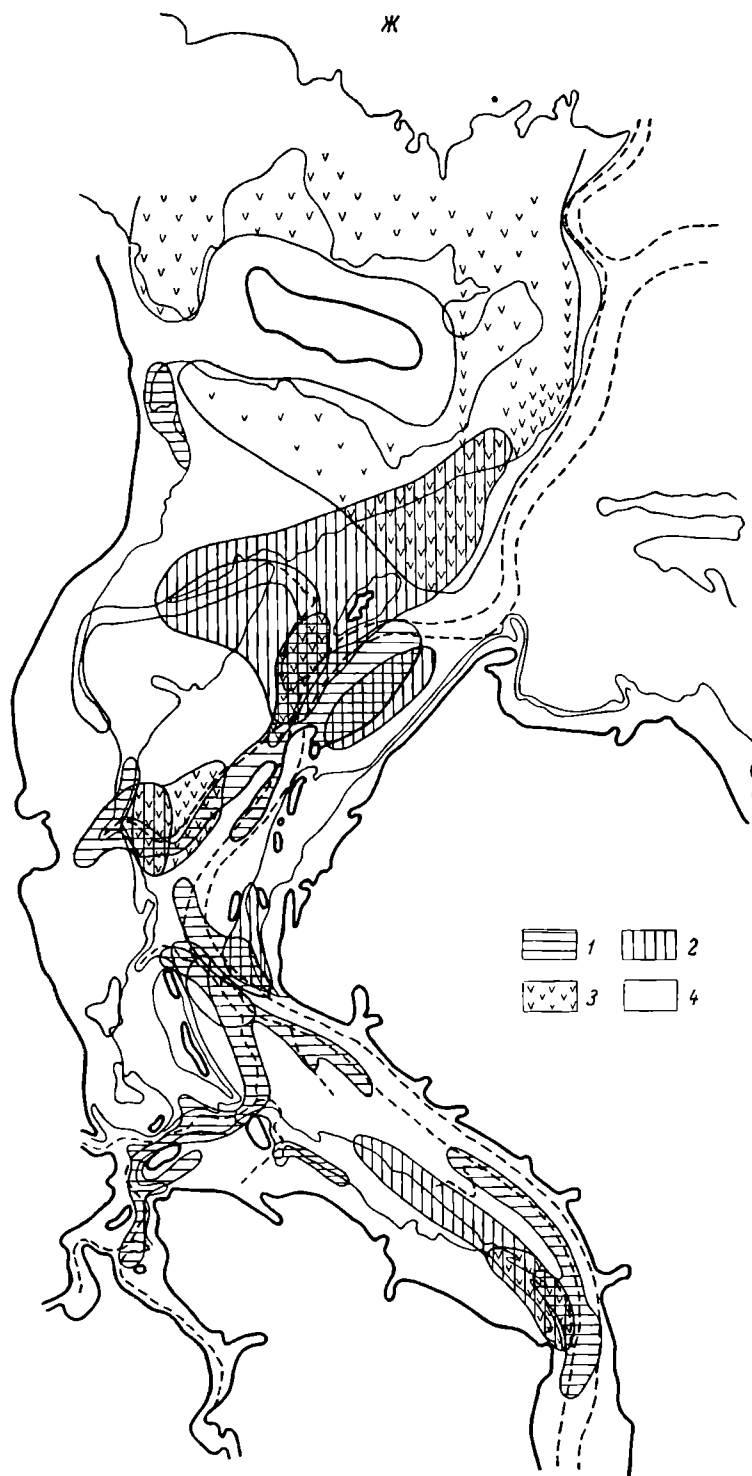


Рис. 12 (продолжение).

Ж — нагульные скопления рыб: 1 — бентофаги (лещ), 2 — планктофаги (синец),  
3 — моллюскоеды (плотва), 4 — случайные стаи разных видов рыб.

Численность и биомасса донных беспозвоночных батиаля резко различается на смежных участках (Митропольский, Луферов, 1966), и в распределении бентоса здесь проявляется определенная закономерность. Пятна максимальной биомассы (рис. 12, Д) как на пойме, так и на русле довольно строго приурочены к участкам интенсивного илонакопления. В серых илах батиаля встречаются 6 видов хирономид, 7 видов малощетинковых червей, 4 вида моллюсков. Видовой состав донного населения серых илов на участках активной седиментации ила и на более проточных не различается. Вместе с тем соотношение разных групп по численности неодинаково (Поддубная, 1958).

Пески батиаля имеют несколько иной состав населения при меньшем числе видов. Частью они одинаковы с сообществами серых илов, но 4 вида животных характерны только для этого типа грунта (*Stylodrilus herungianus*, *Stylaria lacustris*, *Stictochironomus histrio*, *Tanytarsus* gr. *gregarius*). Весьма характерно также распределение фито- и зоопланктона, высокое обилие которого в период вегетации постоянно отмечается в узкой полосе над поймой, вдоль русла, в средней части плеса и отдельными пятнами — в низовьях плеса, там, где гидродинамическая активность потока воды еще больше понижается и меняется его направление (рис. 12, Б).

В пелагиали в пробах обнаружены 10 видов кладоцер, 8 видов копецод, 12 видов коловраток, а в фитопланктоне преобладают несколько видов протококковых, синезеленых и диатомовых водорослей (Приймаченко, 1960).

Основные типы грунтов сублиторали — размываемые почвы с уже сорванным верхним дерновым слоем. Размыву здесь подвергаются нижележащие пласты. Донное население размываемых почв сублиторали исключительно бедно. Биомасса бентоса здесь никогда не превышает 2 г/м<sup>2</sup>, что определяется малым количеством пищи для детритофагов и илоедов, механическим воздействием на грунт водной массы при волнениях и выносом животных в другие зоны с массой взвесей.

На нетронутом размывом почвах сублиторали обитает всего 6 видов донных животных. На песках сублиторали обитают те же виды, что и в батиалях на этом типе грунта, за исключением чисто реофильных форм. Численность населения здесь оказывается наименьшей.

Распределены сообщества донных беспозвоночных в сублиторали также неравномерно, однако оценить эту неравномерность (пятнистость) при низкой численности фауны в целом и отсутствии видов-индикаторов почти не представляется возможным.

Специфично для населения толщи воды над сублиторалью непостоянство видового состава и численности планктона и полная зависимость распределения тех или иных форм от характера динамики потоков воды. Здесь можно встретить все виды планктонных растений и животных, отмеченных для пелагиали в целом.

От вышеописанных экологических зон мелководный ярус литорали отличается наличием прикрепленной растительности, распределенной очень неравномерно и образующей характерные станции, дающие приют сообществам животных, заметно отличающимся от населения сублиторали и батиаля. Растительность литорали по отношению к условиям обводнения делится на четыре экологические группы (Белавская и Кутова, 1966).

Гидрофиты, или настоящие водные растения. К ним относятся 28 видов, или 18% от общего состава флоры. Однако широко распространены только 3 вида рдестов и роголистник.

Гелофиты, или земноводные растения, представлены 33 видами, что составляет 21% от всего состава флоры литорали. Это процветающая группа растений, присутствующая практически во всех ценозах. Основ-

ными производителями биомассы являются 6 видов (полевица, горец земноводный, поручейник, частуха, рдест разнолистный и жерушник).

Гигрофиты, или растения переувлажненных местообитаний. Группа включает 63 вида (40% общего числа видов, обитающих в литорали водохранилища). Наиболее распространены и играют в травостое ведущую роль несколько видов осок (горец малый, кипрей болотный и ситники). В эту же группу А. П. Белавская и Т. Н. Кутова (1966) включают и несколько видов ив, хорошо переносящих длительное затопление.

Мезофиты — растения умеренно влажных местообитаний представлены 33 видами (21% всех видов). За исключением двух видов череды, растения этой группы встречаются единично на фоне гигрофитов. Затопление они переносят в виде семян, корневищ или сильно угнетенных вегетативных побегов и заселяют литораль при ее осушении после падения уровня воды в водохранилище.

За время существования водохранилища состав и численность отдельных формаций прибрежно-водной растительности претерпели целый ряд резких изменений. Первыми представителями новой флоры были гидрофиты, для которых в первые годы после затопления создались благоприятные условия среди больших массивов затопленных лесов и в местах, защищенных островами, грядами и всплывшими торфяниками. Позднее в самой мелководной части литорали стали формироваться сообщества воздушно-водных растений сначала с очень пестрым видовым составом, а затем по мере отбора гелофитов — наиболее приспособленные к условиям меняющегося обводнения корневищных растений с преобладанием вегетативного способа размножения. Заросли гидрофитов постепенно сокращались в результате неблагоприятного воздействия частых межгодовых смен высокого и низкого уровня, сокращения площадей, занятых затопленными лесами, и размыва защитных островов и гряд. В настоящее время почти полностью исчезли глубоководные заросли и вся растительность сосредоточена в узкой прибрежной полосе до глубин 1—1.5 м. Из гигрофитов широко распространены лишь несколько видов осок, которые заняли верхний пояс литорали. Известное место в защищенном от волны верхнем ярусе занимают также древесные и кустарниковые породы — ивы, береза и сосна, приспособившиеся к почти ежегодно повторяющемуся частичному затоплению с мая по июль—август.

Зона растительности на рассматриваемом участке Волжского плеса занимает 8% его общей акватории при НПУ. Резко преобладают над другими по массовости четыре растительные формации: манника с сопутствующими видами — полевицей, ситнягом, поручейником, частухой и ежеголовником; осочников, среди которых поселяются полевица, частуха, горец, рдест разнолистный, подмаренник, а после спада воды жерушник, кипрей лапчатка и другие растения-временники; полевичников с сопутствующими им рдестами, ежеголовником и горцом земноводным; тростников. Основные местообитания тростника — заболоченные приостровные участки литорали с торфянистым грунтом. Полевичники и осочники заселяют верхнюю часть яруса литорали с различным грунтом, а манник — преимущественно бывшие луговые почвы с разной степенью заиленности.

Для песчаных отмелей характерны очень разреженные ценозы лисохвоста и ситняга игольчатого, который в связи с продолжающимся расширением соответствующих субстратов получает все более широкое распространение. Распределение отдельных растительных формаций в литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища показано на рис. 12, А. Можно видеть, что основную часть площади литорали в настоящее время занимают смешанные осочно-полевичные формации и ценозы лисохвоста, и только в нижней части плеса, у торфяного массива, преобладает тростник.

Видовой состав и обилие фитопланктона в литорали водохранилища четко определяются местоположением станции и развитием на ней высшей водной растительности (Приймаченко, 1960). Наибольшим разнообразием видов характеризуются мелководья с зарослями высшей водной растительности, а наименьшим — песчаные и песчано-каменистые участки, лишенные растительности и подверженные активному воздействию волнения. Наибольшей численностью и биомассой, напротив, отличаются участки литорали вне зарослей или с очень разреженной растительностью и заиленным дном. Для прибрежной зоны в целом характерно значительное развитие протококковых, эвгленовых, десмидиевых, вольвоксовых и пиррофитовых водорослей, тогда как в открытых участках преобладают диатомовые и синезеленые (Гусева, 1955). Всего для литорали зарегистрировано 555 видов планктонных водорослей, дающих в июле и в августе среднюю биомассу порядка 1000—3700 мг/м<sup>3</sup> (Приймаченко, 1959).

На наиболее богатых фитопланктоном участках с разреженной водной растительностью биомасса достигает 4.2 г/м<sup>3</sup>, причем 84.3% общего состава видов дают типично литоральные формы зеленых водорослей. Как правило, никогда не наблюдается преобладание какой-либо одной формы, биомасса одной группы водорослей редко превышает 50% общей биомассы. Участки литорали с густыми зарослями заселены фитопланктоном крайне слабо. Биомасса его здесь никогда не превышает 500 мг/м<sup>3</sup>, основу (96.5%) составляют типичные обитатели луж и болот.

Зоопланктон литорали уже через три-четыре недели после весеннего затопления прибрежных мелководий дает над остатками прошлогодней растительности и среди них биомассу 2.5 г/м<sup>3</sup> в основном за счет коловратки *Asplanchna*. Позже руководящими формами становятся кладоцеры. Максимального развития зоопланктон прибрежья достигает в зарослях водной растительности в августе (средняя биомасса 3.6 г/м<sup>3</sup>), а затем начинается его постепенное обеднение с распространением по всему побережью придонных циклопов *Macrocyclus albidus* и хидорид, особенно *Eurycercus lamellatus* (Мордухай-Болтовской и др., 1958). На участках литорали, прилегающей к зоне открытой пелагиали в многоводные годы, и на литорали в целом в маловодные годы, когда растительность оказывается незалитой, зоопланктон развивается медленнее и ведущими по численности и биомассе формами в нем оказываются типично пелагические виды, и в первую очередь *Bosmina coregoni*.

Видовой состав и численность зоопланктона на разных растительных формациях литорали плеса различны. Осочно-манниково-полевичные заросли населены наиболее обильно. Здесь обитают 20 видов кладоцер, 21 вид коловраток, 21 вид копепоид, а также личинки хирономид. Общая численность беспозвоночных в июле достигает 400—1000 экз./л. Из кладоцер резко преобладает *Polyphemus pediculus* (Буторина, 1969), а из копепоид *Mesocyclops dybowskii* и *Eucyclops serrulatus* (Монаков, 1968).

Богатый видовой состав и высокая численность зоопланктона наблюдаются на защищенных от волнения и заросших участках литорали независимо от того, какие гелофиты преобладают в тех или иных формациях (Мордухай-Болтовской и др., 1958). Исключение составляют заросли тростника, где количество видов и численность зоопланктона значительно ниже, чем в открытых участках пелагиали (Фенюк, 1958). Преобладают здесь *Sida crystallina* и *Cyclops vicinus* (Монаков, 1958). Вместе с тем внутри формаций осоки, манника и полевичника на рдестах, гречихе и хвоще, заполняющих свободные от основных видов микроучастки, различия в видовом составе зоопланктона могут быть существенными. Особенно это относится к фауне циклопов: в зарослях одного типа доминируют 2 или 3 вида циклопов, другие виды здесь не встречаются. Такими видами-индикаторами являются на хвоще *Acanthocyclops viridis*, *Microcyclops bi-*

*color*, *M. varicans*, на гречихе — *Eucyclops macrurus*, на рдестах — *Mesocyclops oithonoides* (Монаков, 1968).

Участки литорали, занятые разреженными ценозами с преобладанием лисохвостов (Белавская и Кутова, 1966), заселены формами зоопланктона, свойственными пелагиали открытого водохранилища (Мордухай-Болтовская, 1955; Мануйлова, 1956). В целом зоопланктон в литорали, особенно в те годы, когда заливаются летовавшие земли, заметно богаче, чем в открытых участках водохранилища. В заселении литорали водохранилища зообентосом различают два этапа.

По мере осушения мелководий в период летне-осеннего падения уровня обнажающиеся переувлажненные грунты заселяются личинками насекомых (в основном различных мух), олигохетами (дождевые черви и энхитреиды) и некоторыми хирономидами (ортокладинины). Весной следующего года, после очередного затопления осушной зоны, это население погибает и в грунтах мелководий начинается формирование собственно бентоса (Мордухай-Болтовской и др., 1958). В первую очередь расселяются личинки хирономид: в мае *Chironomus* f. l. *thummi*, *Tanytarsus* gr. *gregarius*, *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Psectrocladius* gr. *psilopterus*, в июне — *Chironomus plumosus*, в начале июля — *Psectrocladius* и *Cricotopus* как формы, фитофильные в массе, мигрируют от дна на растения. Одновременно на грунтах появляются брюхоногие моллюски — *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis*, *Radix ovata*, *Volvata pulchella* и др. В августе более 90% биомассы бентоса дна литорали составляют мотыли, а 10% — почти полностью моллюски. Подобный состав зообентоса сохраняется до момента осушения. Биомасса бентоса на заросших заиленных участках литорали достигает 15—24 г/м<sup>2</sup>, а вместе с фитофильной фауной зарослей составляет 25—60 г/м<sup>2</sup>. Состав фитофильной фауны, по мнению Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955), на различных растительных формациях очень сходен. Как правило, здесь развивается и существует все лето один и тот же фитофильный биоценоз катушек-хидорид. Однако в зарослях омежника, например, моллюски развиваются слабо и фауна в целом всегда в четыре-пять раз беднее, чем в соседних зарослях. Песчаные грунты литорали заселены значительно беднее. Здесь обитают отдельные личинки хирономид, олигохеты и моллюски с общей биомассой не более 1 г/м<sup>2</sup> (Поддубная, 1958). Очень невелика также численность донного населения галечно-валунных гряд. Наиболее часто здесь встречаются хирономиды родов *Glyptotendipes* и *Endochironomus* и два вида тубифицид (*Limnodrilus michaelsoni* и *Psammoryctes barbatus*).

В целом для литорали речного плеса бентос нижних осыхающих и промерзающих зимой горизонтов всегда беднее бентоса верхнего яруса, осушаемого во время летне-осенней сработки уровня, что объясняется условиями питания беспозвоночных (Мордухай-Болтовской и др., 1958). Высыхание грунтов осушной зоны полностью исключает ее заселение многими формами ракообразных, олигохет и моллюсков. Фауна этой зоны неполноценна в видовом отношении, однако те виды, которые легко перемещаются (хирономиды) или имеют стойкие к высыханию стадии (некоторые моллюски и кладоцеры), быстро заселяют ее и находят здесь чрезвычайно обильный источник пищи в виде растительности и развивающейся на ее остатках бактериальной флоры.

Ихтиофауна на описанном участке Волжского плеса Рыбинского водохранилища постоянно представлена 21 видом рыб, а в резервациях верховьев его притоков (нижний бьеф Угличской ГЭС) встречаются еще 5 реофильных видов. Кроме того, очень редко в уловах регистрируются ранее вселенные в водоемы бассейна Верхней Волги чудской сиг, угорь и кубенская нельма. В промысловом количестве встречаются 12 видов рыб, из них ценных — 7. Во все сезоны года могут быть пойманы в том или

ином количестве особи 11 видов, а остальные проводят в плесе только определенную часть жизненного цикла. Основными местообитаниями отдельных видов рыб являются следующие.

Лещ размножается в литорали в основном на осочно-полевичных растительных формациях. Нагуливается в районе нерестилищ, на слабо-проточных участках поймы и русла и в притоках. Зимует на пойме и в притоках.

Густера размножается в литорали на тех же местах, что и лещ. Нагуливается здесь же, а также на открытом побережье, в притоках и на пойме, преимущественно на участках, граничащих с сублиторалью. Зимует на пойме и в зоне уреза воды.

Синец размножается на растительных формациях осоки, манника, лисохвоста. Нагуливается вдали от берегов, в пелагиали, над сублиторалью и батией. Зимует на песчаных пляжах поймы.

Плотва имеет две формы — прибрежную растительноядную и мигрирующую моллюскоядную (Поддубный, 1966а). Размножаются обе формы в литорали на любом негниющем растительном субстрате, включая остатки деревьев. Нагуливается литоральная плотва на мелководьях в районе нерестилищ и в притоках, моллюскоядная — на участках поймы плеса с сохранившимися остатками затопленных лесов, заселенных колониями дрейссены. Зимует на пойме и в притоках.

Язь размножается в литорали водохранилища и притоках на участках с сухой негниющей растительностью. Нагуливается в побережье и на пойме, там же где и плотва. Зимует в притоках и в углублениях дна сублиторали с плотными грунтами.

Уклея размножается в литорали и сублиторали. Нагуливается в пелагиали над поймой и в притоках. Зимует на песчаных пляжах поймы.

Елец размножается в притоках и на песчаных пляжах поймы. Нагуливается и зимует здесь же.

Ряпушка размножается там же, где уклея и елец. Нагуливается в пелагиали, над сублиторалью и батией, зимует на песчаных пляжах поймы. Теплые летние месяцы малой активности проводит на глубоких слабо-проточных участках русла.

Снеток по местоположению нерестилищ имеет две формы — озерную и речную (Чиркова, 1960). Речной снеток размножается в притоках плеса выше зоны выклинивания подпора на хорошо промытых песчаных грунтах. Озерный снеток откладывает икру на песчаных пляжах поймы (участки с повышенной гидродинамической активностью). Нагуливается в пелагиали, постепенно скатываясь из плеса в озерную часть водохранилища, зимует на пойме.

Налим размножается на песчаных пляжах сублиторали. Нагуливается здесь же и на склонах русла. Летует в углублениях дна на пойме и русле.

Окунь размножается на любом растительном субстрате литорали. Потомство резко дифференцируется по крайней мере на две формы — факультативные хищники и планкто-бентофаги (Ильина, 1969). Хищники нагуливаются в притоках — в пелагиали, над сублиторалью и батией, планкто-бентофаги в массе — несколько ближе к берегу, в притоках плеса. Зимуют на склонах углублений дна в сублиторали и батии.

Судак имеет, как и снеток, две формы по местоположению нерестилищ — речную и озерную. Речной судак поднимается в верховья притоков, где использует для откладки икры корневища тростника и прибрежной древесной и кустарниковой растительности. Озерный судак размножается в сублиторали и батии в районах с остатками затопленных деревьев и размытых торфяных сплавин. Нагуливается и зимует над поймой и склонами русла, в придонных слоях пелагиали.

Щука размножается в литорали, откладывая икру преимущественно на осоку. Нагуливается до спада воды в районе мест размножения и в притоках. Осенью и зимой обитает в сублиторали и батии, ближе к урезу воды. Много молоди и взрослых особей щуки, так же как и язя, не успевает уйти из литорали при медленном падении уровня и погибает (Поддубный, 1960в).

Жерех размножается на песчаных пляжах проточных участков притоков. Нагуливается в пелагиали над сублиторалью и батией. Зимует здесь же. Численность молоди очень мала, условия размножения крайне неблагоприятны.

Ерш размножается в сублиторали и на слабозаросших участках литорали с плотным грунтом. Нагуливается во всех зонах плеса и в притоках, предпочитая слабопроточные участки. Зимует в районе мест нагула.

Щиповка — типичный обитатель защищенных и заросших участков литорали. Наиболее многочисленна в притоках. При осушении литорали частично перезимовывает в заболоченных углублениях дна, зарываясь в ил.

Линь — типичный обитатель литорали. Численность его очень мала. Ежегодное пополнение ничтожно в результате гибели молоди и взрослых особей на местах зимовки в остаточных водоемах осушной зоны.

Карась также обитает только в литорали и в притоках водохранилища и не адаптируется к условиям переменного уровня. Гибнет при зимних сработках воды, будучи не в состоянии скатиться на более глубокие участки.

Сом встречается единично, в основном в районе старых русел рек и поймы, в ярусе батии. Биология не изучена.

Стерлядь сохранилась только в верховьях плеса, где на участках русла и поймы с повышенной гидродинамической активностью единично встречаются взрослые особи и молодь.

Используя результаты контрольных и промысловых уловов, можно ориентировочно наметить в плесе участки с повышенной плотностью ихтиофауны в определенные сезоны года.

Весной, после окончания массовых преднерестовых перемещений, высокие уловы рыбы (больше 50 экз. за притонение 50-метрового невода, больше 10 особей на одну жаберную сеть длиной 25 м за ночь лова и больше 50 экз. за 30-минутное траление разноглубинным тралом, проходящим за это время расстояние 1.5 км), исключая годовиков, распределяются в плесе следующим образом (рис. 12, Е).

Основная масса производителей фитофильных рыб оказывается сосредоточенной в притоках плеса, по внешней границе и в средней части литорали, между остатками прошлогодней растительности и среди затопленных деревьев и кустарников. Здесь же концентрируется и большинство половозрелых особей леща, густеры, окуня, щуки, язя и других рыб, вышедших в более прогретую мелководную зону в поисках пищи. Старые русла в это время практически безрыбны — на их склонах остаются единично больные или яловые особи фитофильных рыб и небольшое количество молоди и взрослого ерша. В батии, за пределами русла и местами над углублениями дна сублиторали, концентрируются псаммофилы — озерный снеток, уклея, ряпушка и батипелагофил чехонь. В этих же местах скапливаются ерш, налим и судак.

Летом, в июле, после окончания икрометания и в период активного жора масса рыб устремляется внутрь водоема, скатываясь в низовья плеса и озерную часть водохранилища. Однако значительная часть взрослых особей и молодь большинства видов остаются на нагул в плесе. Облов различных экологических участков в это время набором разноячейных и кольцевых сетей, неводами и тралами показывает (рис. 12, Ж), что в нижней части плеса на пойме возникают большие скопления синца и

плотвы. В литорали остается большое количество молоди и взрослых особей щуки, окуня, густеры, леща, растительноядной плотвы и молоди синца и плотвы. Основные по величине скопления крупной моллюскоядной плотвы и крупного окуня оказались в низовьях плеса. Здесь же в сублиторали, кроме плотвы и окуня, часто облавливались стаи крупного синца. На старом русле Волги и прилежащих участках поймы образовали устойчивые скопления лещ и ерш. Наиболее крупные особи леща, а также судак отлавливались в самой нижней эстуарной части плеса. Временные смешанные скопления леща и синца часто обнаруживались и на выходе из плеса. На пойме в средней части плеса образовывались временные смешанные скопления особей разных видов рыб с преобладанием в уловах окуня, леща, плотвы и щуки.

Размерный, возрастной и видовой состав рыб и их численность в уловах на большинстве отмеченных участков на протяжении периода нагула неоднократно меняются в связи с постепенной откочевкой части стад в озерную часть водохранилища и подходом новых стай и групп взрослых рыб и подростов молоди из литорали по мере ее осушения и из притоков. Вместе с тем районы повышенной плотности, отмеченные в начале периода нагула, продолжают сохраняться. Основными видами рыб здесь остаются лещ, плотва, синец, окунь и ерш. Распределяются скопления отдельными пятнами на участках батии и сублиторали с понижениями дна (русла притоков и озера затопленной поймы) и вдоль склонов старого русла Волги, в основном в районах пониженной гидродинамической активности.

Зимой основная масса закончившей нагул и оставшейся в плесе рыбы концентрируется вдоль склонов русел, в крупных притоках и по урезу воды на границе литорали и сублиторали. Отдельные скопления отмечаются над углублениями дна затопленной поймы Волги. Продолжающие хищничать судак, окунь, щука и налим обитают на участках, где образовались скопления молоди и взрослых мирных рыб.

Таким образом, в зависимости от морфометрии ложа и активности водной массы в верхнем экологическом участке водохранилища достаточно четко выделяются несколько стаций. В литорали — защищенное прибрежье с растительностью и без нее (сравнительно слабопроточная зона) и открытое прибрежье с песками и галечно-валунным грунтом (высокая проточность). В сублиторали — станции размываемых почв и песков (высокая проточность) и неразмываемых почв (ослабленная проточность). В батии — станции песков с высокой гидродинамической активностью пелагиали над ними и серых илов с повышенным и слабым илонакоплением и, соответственно, повышенной и пониженной гидродинамической активностью пелагиали.

Стация защищенного прибрежья литорали с растительностью существует часть сезона года и не ежегодно. В оптимальных условиях затопления отличается обилием нерестового субстрата и кормовых для рыб беспозвоночных и водорослей. Наибольшая плотность населения отмечается здесь весной и летом. Постоянные элементы сообщества — растительные формации осок, полевичника, манника и тростника, ассоциации фитофильных беспозвоночных с преобладанием хидорид, полифемусов, катушек и обильной фауны коловраток, молодь и взрослые рыбы с преобладанием плотвы, окуня и леща.

Стация защищенного прибрежья литорали без растительности существует временно, как и предыдущая. Дно занято заиляемыми почвами и песками. Имеет ограниченные ресурсы нерестового субстрата, но достаточно обильную фауну. Постоянные элементы сообщества в планктоне — зеленые водоросли, коловратки, босмина и дафния с сопутствующими видами, в бентосе — мотыль и мол-



люски. Из рыб преобладают молодь синца, плотвы, окуня, взрослые плотва и окунь.

Стация открытого побережья литорали с песчаным грунтом существует временно. Донное население резко обеднено (немногочисленные виды хирономид и моллюсков). Обильны фито- и зоопланктон с преобладанием зеленых и диатомовых водорослей и босмин. Рыбное население разреженное. Преобладает молодь пелореофильных рыб и окуня.

Стация открытого побережья литорали с галечно-валунным грунтом существует временно. Для донного населения характерны несколько видов хирономид и два вида тубифицид. Часты случаи заноса скоплений живого и отмирающего фито- и зоопланктона. Основное местообитание молоди налима.

Стация размываемых почв сублиторали существует постоянно, но имеет исключительно бедное донное население хирономид и отдельные колонии дрейссены. Скопления фито- и зоопланктона и рыб — синца, плотвы и окуня случайны. Место зимовки молоди, концентрирующейся в небольших углублениях дна типа бочагов, образующихся в результате неравномерного размыва почв. Зимой зона охоты хищников — окуня, щуки, налима.

Стация песков сублиторали. Очень разреженное и однородное население дна. Редкие, проносимые течением, скопления фито- и зоопланктона и стаи молоди окуня, синца, снетка. Повышенная встречаемость ельца, ряпушки, ерша.

Стация неразмываемых почв сублиторали. Задернованные, заиляемые летом и промываемые осенью почвы, плотные коренные породы и обилие древесных остатков, являющихся субстратом для моллюсков-фильтраторов. Постоянное наличие колоний дрейссены, грушировок некоторых эпхионтных хирономид и мшанок. Фито- и зоопланктона меньше, чем на открытом побережье, резкие колебания его численности, пятнистость распределения в связи с приносом и уносом отдельных скоплений. Из рыб преобладают плотва и окунь. Часто облавливаются стаи синца.

Стация песков батiali (в верховьях речных плесов).

Местообитание остатков реофильной речной фауны. Резко обедненный фито- и зоопланктон. Единичные особи стерляди, бычка, речной плотвы (серушки), случайное попадание молоди и взрослых лимнофильных рыб, скатившихся из вышележащего водохранилища.

Стация батiali с активным илонакоплением занимает углубления дна и другие непромываемые стоковыми течениями участки батiali. Высокая биомасса донных животных с преобладанием мотыля, а из тубифицид — *Limnodrilus hoffmeisteri*. Высокая численность фитопланктона (синезеленые и диатомовые) и зоопланктона (озерные массовые виды босмин и дафний). Меньшая амплитуда колебаний численности беспозвоночных. Постоянное преобладание в уловах леща, обилие ерша, молоди различных видов рыб и хищников — окуня, судака, налима.

Стация батiali со слабым илонакоплением — плато батiali, промывающееся в зимний период при падении уровня и увеличении проточности. Донное население довольно обильно. Сообщества мотылей и олигохет с преобладанием *L. newaensis*. На древесных остатках мощные друзы дрейссены.

Состав и численность фито- и зоопланктона те же, что и на предыдущей станции, но распределение их более неравномерное. Основные по встречаемости виды рыб — синец, ерш, густера, плотва, молодь леща и окунь.

В озерном плесе водохранилища характерными элементами подводного ландшафта являются затопленные русла и озера, плато поймы, открытые побережья, заливы, торфяные сплавины и галечно-валунные гряды. Сгонно-нагонные перемещения воды резко преобладают над постоянными стоковыми течениями (Литвинов, 1968б). Глубина проникающего действия волны велика (порядка 8—10 м), что при средней глубине плеса 5.6 м определяет высокую эффективность гидродинамического воздействия на его дно. Поступление автохтонных взвесей ограничено, так как они в основной массе оседают в эстуарных участках речных плесов, но в результате волнового взмучивания и ветровых течений происходит активное перераспределение грунтовых материалов (Зиминова и Курдин, 1968).

Батталь как таковая — это озерные котловины и русла рек с прилегающими к ним понижениями поймы. Батталь интенсивно, особенно в последние годы, заполняется продуктами размыва сублиторали (Курдин, 1965). Литораль, за исключением глубоко вдающихся в сушу заливов, практически лишена растительности. Основной стацией литорали оказывается открытое побережье с песками и галечно-валунными грядами, по составу населения и условиям ничем не отличающееся от соответствующих стаций руслового плеса.

Своеобразными экологическими участками яруса литорали озерного плеса являются постепенно разрушаемые торфяные массивы, представляющие собой группы из торфяных островов и остатков сплавин, пространство между которыми заполнено древесным хламом и торфяной крошкой. С внешней стороны массива местами образовался береговой вал из уплотненного торфа, защищающий его внутреннюю часть от разрушающего действия волны и способствующий возникновению в защищенной зоне обильной земноводной растительности. Торфяные острова покрыты зарослями сосны и кустарников, а их плавающие кромки при высоком уровне — гелофитами. Основные растительные формации здесь образуют тростник и осочки. Зимой сплавины оседают на грунт, примерзая к нему, а весной следующего года заливаются, образуя удобный нерестовый субстрат, привлекающий фитофильных рыб. Однако эффективность размножения рыб здесь невелика, так как основная масса икры, личинок и молоди погибает после всплывания торфа. Фауна беспозвоночных резко обеднена. Донные животные представлены 6 видами хирономид и 5 видами моллюсков. В фитопланктоне преобладают ацидофильные формы рода *Closterium* (Кузьмин и Елизарова, 1967). В зоопланктоне наиболее часто встречаются типичные формы заболоченных водоемов (Фенюк, 1958). Несколько более населена внешняя кромка массивов, в основном хирономидами (мотыль) и моллюсками (катушки).

Пелагиаль озерного плеса заселена 20 массовыми видами планктонных водорослей, 3 видами копепод, 4 видами кладоцер и 6 видами коловраток (Гусева, 1958; Луфорова и Монаков, 1966; Кузьмин и Елизарова, 1967). И фито- и зоопланктон имеют довольно высокую численность при резко выраженной неравномерности распределения. Устойчивые скопления планктонных организмов обнаруживаются только на определенных участках района бывших русел крупных рек и в эстуариях притоков (Поддубный и др., 1968). На большей части акватории местоположения скоплений планктона неустойчивы (Мордухай-Болтовская, 1955; Монаков и Семенова, 1966). За исключением участков торфяных массивов, озерный плес постоянно имеет благоприятный газовый режим. Содержание растворенного кислорода никогда не снижается здесь до сублетальных величин и обычно колеблется в пределах 4.0—11.0 мг/л (Безлер, 1963).

Донное население грунтов сублиторали (песков и размываемых почв) отличается исключительной бедностью (Мордухай-Болтовской, 1955,

1958; Поддубная, 1958). Однако участки, засоренные упавшими деревьями, независимо от качества грунта под ними, обильно заселены дрейссеной (Митропольский, 1963).

Донное население батiali обильно, но биомасса бентоса здесь все же меньше, чем в эстуариях речных плесов, где илы содержат большее количество органики (Курдин и Зиминова, 1968а).

В озерном плесе водохранилища обитает большая часть популяций чехони, налима, ряпушки, судака и снетка. Ежегодно выходят сюда из речных плесов для нагула и зимовки активно мигрирующие особи из локальных стад леща, синца, плотвы, окуня, имеющие нерестилища в речных плесах.

Наиболее плотные скопления рыба, за исключением моллюскоядной плотвы, образует летом в батiali на руслах, озерах и в устьях притоков. На основной по площади сублиторальной части плеса встречаются только отдельные стаи синца и чехони, меняющие места нагула, а на скоплениях дрейссены в районах затопленных лесов (сублитораль и нижний ярус литорали) нагуливается плотва. В начале зимы начинается откочевка рыбы из речных плесов и одновременно по мере падения уровня отход ее из прибрежья и притоков озерного плеса вглубь. Скопления зимующей рыбы образуются в основном над нижней частью сублиторали. В верхнем ее ярусе в декабре—январе размножается налим, а раньше, в октябре—ноябре, — ряпушка. Весной на большей части акватории озерного плеса — в его сублиторали и батiali численность взрослого рыбного населения резко падает. На склонах русел остается молодь леща, синца, судака, единично 2—5-летние особи леща, озерная часть популяции снетка, ряпушка и налим. Повышенная плотность молоди налима отмечается на каменисто-галечных грядах. Только здесь встречается бычок-подкаменщик.

Таким образом, в озерном плесе водохранилища имеются все типы стаций, характерных для верхнего (речного) участка, за исключением песков батiali, и добавляется одна стация торфяных славин. Их основные гидрофизические характеристики в озерном плесе близки описанным для речного участка, но есть и различия как в грунтах (химический со-

Таблица 4

Стации Рыбинского водохранилища (в % площади при НПУ)

№ станции	Стация	Суммарная площадь, %	
		станции	ярусы
	Л и т о р а л ь		
1	Защищенное побережье с растительностью . . .	1.66	39.29
2	Защищенное побережье без растительности . . .	3.86	
3	Песчаные пляжи открытого побережья . . . . .	30.67	
4	Галечно-валунные гряды . . . . .	1.72	
5	Торфяные сплавины . . . . .	1.28	
	С у б л и т о р а л ь		
6	Размываемые почвы . . . . .	25.90	38.20
7	Песчаные плато . . . . .	Нет данных	
8	Нетронутые размывом почвы . . . . .	12.30	
	Б а т и а л ь		
9	Пески бывших русел и поймы . . . . .	15.25	22.51
10	Серые илы в зоне слабого илонакопления . .	Нет данных	
11	Серые илы в зоне активного илонакопления . .	7.37	

став и температура), так и, особенно, в толще воды над ними (отклонения в сроках прохождения биологических сезонов, нестабильный режим проточности, несколько иной химический состав водных масс). Эти различия при сходных с речным плесом составе и соотношениях руководящих форм в сообществах животных и растений определяют более низкую численность населения и его меньшее видовое разнообразие в озерном плесе.

Отдельные станции занимают в водохранилище далеко не равноценную площадь (табл. 4). Очень малы участки защищенного побережья, еще меньше внутри них станции растительности (30%). Разбросаны отдельными пятнами и в целом невелики по площади наиболее богатые беспозвоночными станции батиаля. Основную площадь дна водохранилища занимают песчаные пляжи открытого побережья литорали и участки с размываемыми почвами.

Итак, 11 станциями дна с пелагиалью над ними исчерпывается разнообразие типичных местообитаний водного населения Рыбинского водохранилища (рис. 13). 5 из них (защищенное побережье с растительностью и без нее, песчаные пляжи мелководий, галечно-валунные гряды и торфяные сплавины) расположены в ярусе литорали, 3 (размываемые почвы, песчаные плато и нетронутые размывом почвы) — в сублиторали и 3 (крупнозернистые пески русел, зоны слабого и интенсивного илонакопления) — в батиалях.

### БИОТОП

Рассмотренные выше станции дна — постоянные местообитания вполне конкретных сообществ донных беспозвоночных животных и прикрепленных растений, поэтому понятия «станция» и «биотоп» применительно к характеристике поселений данного типа являются синонимами. Иной смысл приобретают эти понятия при характеристике планктонных сообществ растений и животных. Хотя водоросли и не обладают способностью к активному движению, но в результате пассивных переносов течениями одни и те же их группировки могут постоянно находиться над какой-нибудь одной станцией или попеременно над несколькими в зависимости от того, какие направления перемещения водных масс преобладают в пелагиали рассматриваемого участка акватории водоема. Поэтому фактическим местообитанием, биотопом фитопланктонных сообществ, оказывается суммарная площадь этих станций, определяемая площадью цикла возвратно-поступательных движений слоев водной массы района. Вместе с тем фитопланктон обладает способностью к вертикальным суточным миграциям от поверхности ко дну, поэтому для его конкретных биотопов необходимо указывать и третье измерение — объем. В значительной степени все сказанное будет справедливо и для зоопланктона, так как, несмотря на способность к плаванию в толще воды, возможности рачков и коловраток активно противостоять потоку и перемещаться в противоположном ему направлении очень ограничены. Известно, что подавляющее большинство видов планктонных животных практически во всех водоемах совершает четко выраженные вертикальные миграции, связанные с суточной ритмикой подводной освещенности и имеющие важное для вида значение при размножении, питании и защите от хищников (Кожов, 1947; Николаев, 1950; Мантейфель, 1958, 1959, 1960, 1961). Обитая в разных слоях пелагиали и в батипелагиали водоема, планктон непосредственно, за исключением изолированной и своеобразной зоны защищенного побережья, не связан с дном, и его отдельные скопления являются временными компонентами сообществ донных животных. Однако встречаемость крупных скоплений растительного и животного планктона, особенно

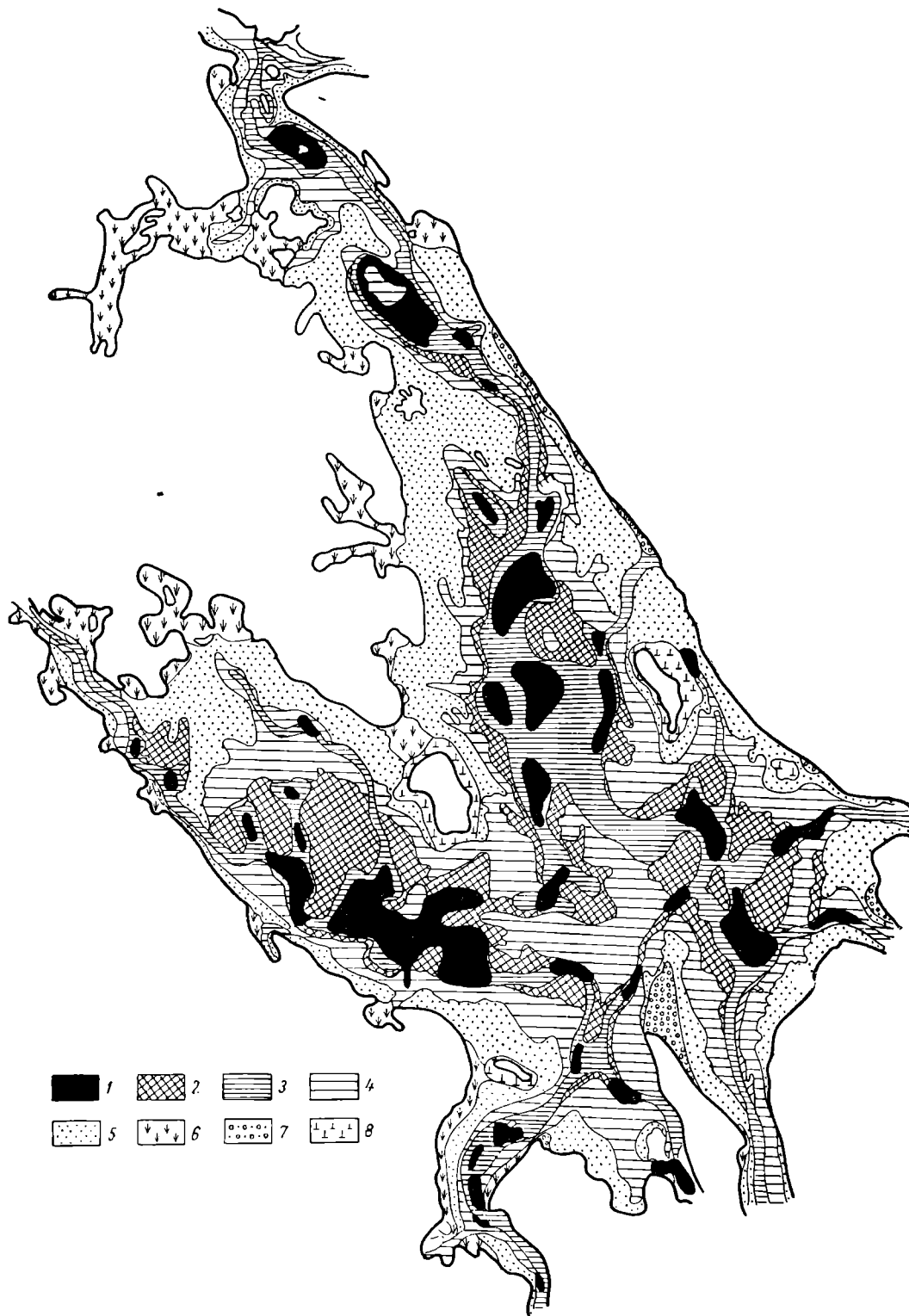


Рис. 13. Стации обитания в озерном плесе Рыбинского водохранилища.

1 — серые илы в зоне активного илонакопления; 2 — неразмываемые почвы сублиторали; 3 — илы в зоне слабого илонакопления; 4 — размываемые почвы сублиторали; 5 — песчаные пляжи открытого побережья; 6 — защищенное побережье с растительностью; 7 — галечно-валунные гряды литорали; 8 — торфяники литорали.

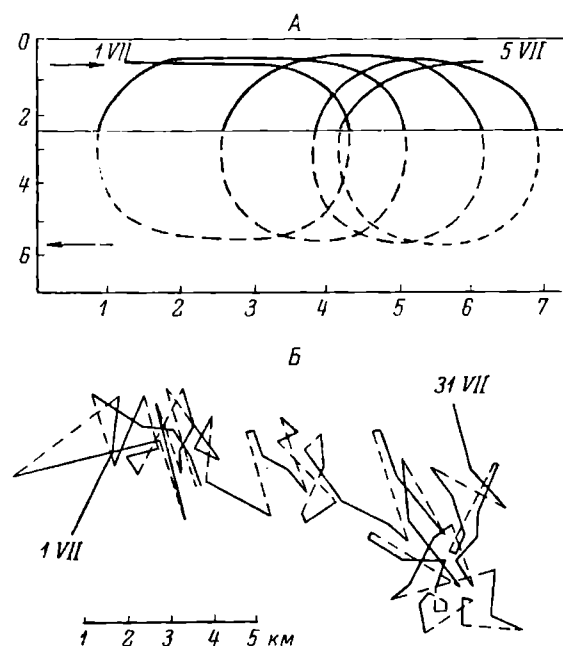
в периоды его массового размножения, почти всегда оказывается выше в батии озерного плеса с интенсивным илонакоплением и в предустьевых районах речных плесов и других притоков водохранилища (Мануйлова, 1958; Мордухай-Болтовская, 1960), т. е. в основном над выделенной нами стацией 11 (табл. 4) и смежными с ней участками.

Образование и в целом для сезона повышенная встречаемость здесь плотных скоплений планктона определяются взаимодействием двух групп факторов: лучшими условиями питания и размножения растений и животных в зонах активной седиментации и минерализации водных взвесей (Гусева, 1958; Сорокин, 1958; Монаков и Семенова, 1966) и спецификой выноса групп особей из скоплений при характерных сочетаниях сгонно-нагонных и стоковых течений. Рассмотрим взаимодействие этих групп факторов более детально, учитывая их принципиальное значение для определения типов взаимосвязей между населением пелагиали и дна. Ясно, что в наиболее простом случае, при отсутствии сильного волнения и всех видов течений, скопления планктонных организмов над участком седиментации будут территориально устойчивыми и их плотность здесь в каждый конкретный момент определится соотношением пополнения и убыли особей в популяциях руководящих видов. При наличии в районе только одного постоянного стокового течения вынос организмов может быть сколько-нибудь эффективным лишь на периферии скопления, так как в зонах седиментации, о которых идет сейчас речь, это течение ослабевает или создает циркуляцию (Эдельштейн, 1961; Литвинов, 1965; Буторин, 1969).

При сильных нагонных ветрах, направленных в приток или русловый плес, скопления вместе с нагнетаемой водой должны продвинуться вверх, в более суженную часть речного плеса, а затем с придонным компенсационным течением или после прекращения ветра со стоковым постепенно, за несколько часов или суток вернуться на первоначальное местообитание. При сильных сгонных ветрах в ночное время, когда планктон находится в поверхностных слоях пелагиали, его нижележащие скопления в речных притоках и русловых плесах должны распадаться, а водоросли и рачки отдельными группами постепенно выносятся в предустьевые участки рек и в озерный плес водохранилища. Их место займут группы особей из скоплений, ранее располагавшихся над вышележащими зонами седиментации. После прекращения ветра в каждой из зон седиментации начнется образование нового скопления в основном за счет размножения особей из остатков прежнего скопления, так или иначе не вынесенных течением (например, при смещении или нарушении в этот период ритма суточных вертикальных миграций), и особей, принесенных сверху. Планктон, попавший из притока в озерный плес, в основном, видимо, рассеивается и мелкими группами переносится в толще воды над литоралью и сублиторалью. Часть этих групп, однако, обязательно должна оказаться в районе бывших русел рек и озер, т. е. в озерных зонах седиментации, пополнив своими особями имеющиеся там скопления.

Озерные скопления фито- и зоопланктона при сильных ветрах одного направления, дующих несколько дней подряд, должны выноситься из своего местообитания. Скорость и направление их переноса зависят от направления и силы ветра. Так, при преобладающем над Рыбинским водохранилищем западно-северо-западном ветре (таких дней за навигационный период в среднем 20) поверхностные слои воды сносятся на юго-юго-восток, а придонное компенсационное течение перемещает воду в обратном направлении вдоль бывших русел. При скорости ветра 10 м/сек. поверхностный 2—4-метровый слой должен двигаться со скоростью 15—17 см/сек., а придонный — в 2 раза медленнее (Литвинов, 1965). При средней продолжительности светового дня в июне—июле

15 час. и темного времени суток 9 час. планктон в сумеречные и ночные часы может быть снесен поверхностным течением от основного местообитания на 6.49 км, а днем вновь должен приблизиться к нему на 3.70 км. Таким образом, фактический снос скопления за сутки составит 2.79 км. Допуская самый неблагоприятный случай, когда сильный ветер сохраняет постоянное направление в течение трех суток (7% времени, по среднесуточным данным Рыбинской гидрометеорологической станции, для периода открытой воды), получим фактический снос скопления планктона максимум на 3.6 км. Если учесть высокую повторяемость ветров противоположных направлений в интересующий нас период интенсивного развития



планктонных водорослей и животных, то окажется, что конкретная группировка особей в 70% случаев будет перемещаться над зоной седиментации, не выходя в каждой точке ее за пределы окружности диаметром 7.2 км.

В связи с изложенным представляют особый интерес расчетные данные С. С. Бакастова и А. С. Литвинова (1969), исследовавших перемещение микрообъемов воды в поверхностном и придонном слоях пелагиали раз-

Рис. 14. Возможные циклы ветрового переноса планктона.

А — вертикаль; Б — план. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — расстояние, км.

ных районов водохранилища в июне—августе в разные годы при фактических направлении и скорости течений и условиях конкретного рельефа дна, над которым эти течения развиваются. Их данные показывают, что прямолинейный перенос воды как поверхностным, так и придонным течением — явление исключительно редкое и характерное только для определенных районов. Как правило, направление течения в толще воды очень часто и быстро меняется в результате сложного взаимодействия отдельных слоев потока между собой и с дном. Поэтому планктон, влекомый этим потоком, имеет не простую траекторию возвратно-поступательного движения, а перемещается по более сложному пути (рис. 14), рассеиваясь на мелкие группы и вновь соединяясь. Сложные переломы в направлении потока четко проявляются в основном в пограничных зонах между литоралью, сублиторалью и батиналью. Над сравнительно ровными по рельефу дна и глубине участками изменения направления потока менее часты (только при резкой смене ветра), а скорость течения возрастает. Поэтому скопление над зоной седиментации почти всегда сохранит ядро более высокой плотности, а рассеиваться и уноситься будут только его периферийные группы особей, и то это произойдет далеко не в каждом районе. При сильных ветрах над участками с глубиной меньше 4—5 м, как уже отмечалось, компенсационное течение не образуется, а сплошное поверхностное течение захватывает всю толщу воды. Если ветер направлен к берегу по нормали или под острым углом, то в зоне гашения волн

возникает мощное вдольбереговое течение (Ярославцев, 1961). И тем и другим течением планктон может уноситься на большие расстояния от первоначального местообитания, но как только он попадет в зону больших глубин (старое русло или озеро), его движение неизбежно замедлится, так как уменьшится скорость потока и изменится его направление, а новое место окажется не чем иным, как зоной образования скопления.



Рис. 15. Расчетные данные ветрового разноса планктона в июле—августе.

1 — движение планктона при вертикальных суточных миграциях; 2 — то же, только у поверхности; 3 — то же, только у дна; 4 — изобаты 3 м.

На рис. 15 изображен перенос скоплений летнего фито- и зоопланктона, определенный по результатам стандартных синхронных съемок течений 1963 г. Можно предполагать, что группы особей циркулируют вместе с водной массой по определенному циклу. Это наряду с сезонными изменениями в темпах размножения должно определять динамику плотности скоплений планктонных организмов и молоди рыб.

Каждое летнее скопление обитает, таким образом, в водных массах двух категорий: в перемещаемой над разными по качеству станциями дна и циркулирующей над зоной активной седиментации. Эти водные массы и будут являться для него биотопом. Размер таких биотопов для отдельных скоплений будет в разных районах зависеть от подверженности ветровым течениям. В Рыбинском водохранилище максимальные зоны разноса (до 10 км<sup>2</sup> при исходной площади 1 км<sup>2</sup>) имеют скопления фито- и зоопланк-



тона в юго-восточном секторе Центрального плеса, минимальные — в эстуариях русловых плесов (2 км<sup>2</sup>). Зимой зоопланктон находится в углублениях дна со слабым течением или полностью застойных, т. е. в зонах илонакопления (Монаков, 1959), и именно здесь следующей весной начинается его интенсивное размножение.

Рыбы, в отличие от планктона обладающие способностью активно преодолевать встречные потоки воды и свободно перемещаться как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях, посещают большее, чем планктон, число стаций, временно включаясь в систему взаимоотношений, образованных на них сообществ животных. Воздействие рыб на население стаций определяется в подавляющем большинстве случаев особями массовых, руководящих по численности видов, а его эффективность зависит от того, сколько долго обитают эти особи на данной стации и какой этап жизненного цикла они здесь переживают.

Поскольку основными связями, возникающими между рыбами и другими членами биоценозов на тех или иных стациях, в подавляющем большинстве случаев будут трофические (Константинов, 1967), естественно, что прежде всего целесообразно, исходя из времени активного нагула рыб, определить те стации или их сумму, где эти связи проявляются наиболее резко в силу повышенной плотности и длительности пребывания питающихся особей.

Основными участками, используемыми взрослыми бентосоядными рыбами для нагула, оказываются зоны активного илонакопления батиаля (табл. 4, стация 11). В большинстве равнинных водохранилищ эти стации заселены типичным лимнодрило-мотылевым биоценозом, а по ведущему виду рыб могут быть названы нагульными стациями крупного леща. Взрослые особи этого вида рыбы держатся на указанных стациях ежегодно с июня по ноябрь, поедая особей популяций ведущих видов беспозвоночных. Сопутствующими лещу видами рыб на стации 11 являются ерш и питающиеся им взрослые хищники — налим и сом.

Другой категорией участков оказываются стации сублиторали, занятые колониями *Dreissena polymorpha*, которые вполне можно считать нагульными стациями крупной плотвы. Сопутствующие плотве виды рыб здесь язь и густера.

Третьей категорией участков, выделяемых по плотности основных видов рыб, находящихся в активном состоянии, являются стации 6—7 сублиторали, где с июня по апрель происходит нагул судака и крупного окуня и где размножается, летует и нагуливается налим. Основными объектами питания для них служат вышедшие на зимовку молодь и взрослый снеток, молодь судака и окуня, ряпушка и уклей. Эти участки для Рыбинского водохранилища могут быть охарактеризованы как нагульно-зимовальные стации крупных хищников.

Близки по указанным признакам и песчаные пляжи открытого побережья (стация 3), однако соотношение видов на них несколько иное. Здесь разрозненными группами обитает молодь многих видов рыб, потребляемая в основном окунем. Эти участки могут быть названы нагульными стациями крупного окуня.

Мелкая растительная плотва, язь и щука наиболее многочисленны в прибрежной защищенной от ветров мелководной зоне (стация 1 и 2), где они обитают с момента затопления до осушения. Сопутствующими массовыми видами для них является молодь фитофильных рыб (прежде всего окунь, плотва и густера). Сюда же, как уже отмечалось, приходят производители фитофильных рыб и неполовозрелые особи леща. После ухода взрослых рыб молодь леща остается в прибрежье до спада воды на нагул в основном на свободных от растительности участках. Заросшие участки наиболее правильно называть в дальнейшем стацией размно-

жения и нагула мелкой щуки, а свободные от растений — нагульной стацией мелкого леща. В рассматриваемом плане участки литорали с каменисто-галечными грунтами могут быть названы стациями нагула молоди, а зона батiali со слабым илонакоплением — нагульно-зимовальной стацией ерша и густеры.

В торфяных массивах литорали и около них после падения уровня встречаются взрослые щука, густера, плотва, окунь и их молодь. Численность их невелика, соотношение видов в уловах непостоянно. Поэтому дать конкретное определение стации 5 по руководящему виду рыб затруднительно. Планктоноядные пелагические рыбы — синец, снеток и чехонь нагуливаются в районах скоплений фито- и зоопланктона, которые, как уже отмечалось выше, образуются над участками с замедленным водообменом и илонакоплением и перемещаются в пределах зоны возвратно-поступательных или циркуляционных течений, возникающих здесь (станции 8—11).

Таким образом, в период интенсивного питания разные виды рыб распределены по вполне конкретным и ограниченным по числу стациям, наилучшим образом обеспечивающим их пищевые потребности. Группировки особей вида, отличающиеся спектром и ритмикой питания, могут занимать разные стации. Нагульные перемещения в целом оказываются довольно ограниченными и заключаются при пятнистости размещения в водоеме однотипных стаций в переходах с одной из них на другую. В ряде случаев для нагула используются попеременно две-три разнотипные стации и рыба регулярно посещает каждую из них один раз в определенное время суток (Поддубный, 1965).

Аналогичным образом можно достаточно четко выделить и перечислить стации, используемые каждым видом рыб для размножения и зимовки, и после этого определить общую сумму стаций, посещаемых особями вида во все сезоны года, т. е. их биотоп. Так, например, в состав биотопов у фитофилов-бентофагов (лещ) обязательно войдут стации 1 и 2 побережья как место размножения взрослых рыб и нагула их молоди, стация 11 — нагула взрослых особей и стация 8, используемая для зимовки. У фитофилов-моллюскоедов (плотва) вместо стации 11 основными для нагула и зимовки будут стации 6 и 8, а остальные окажутся общими с лещом. Фитофилы-планктофаги (синец), имея общие с бентофагами и моллюскоядами стации размножения и нагула ранней молоди, в старшем возрасте приурочены к стациям 7, 8, 10 и 11, в пелагиали которых они нагуливаются, и к стациям 6—8 сублиторали, где они зимуют. Фитофилы — прибрежные хищники (щука, прибрежный окунь) — с весны до глубокой осени обитают на стациях 1, 2 литорали, а зимуют в основном на границе сублиторали и литорали над стациями 7 (пески сублиторали). Фитофилы — пелагические хищники (судак, глубинный окунь) — после размножения на стации 1 сравнительно быстро перемещаются в сублитораль и обитают ближе к ее границе с батией над стациями 6—8 и над стациями 10, 11 батiali. Псаммофилы-бентофаги (ерш), размножающиеся весной на стациях 3, 6, остальное время обитают в основном здесь же и на стациях 10, 11 батiali. На стациях 3—8, 10, 11 проводят большую часть жизни псаммофилы-планктофаги (снеток, ряпушка), летом в пелагиали, а зимой в батипелагиали.

Количество стаций, составляющих биотоп, у разных рыб колеблется от трех до шести. Пользуясь данными табл. 4 и перечнем посещаемых локальной группировкой вида стаций, можно определить площадь ее биотопа в целом.

Рассмотренные примеры показывают, что некоторые стации являются общими для разных видов рыб и их особи совместно обитают здесь длительное время, находя наиболее благоприятные условия для отправления

основных жизненных функций. Наложение биотопов отдельных видов рыб показывает, что совместно используемыми большую часть сезона и дающими наиболее высокую биомассу в целом являются в основном две категории участков: заросшее побережье литорали со смежной зоной и батияль с «центром плотности» в зонах илонакопления. На стациях заросшего побережья максимум плотности рыбного населения приходится на начало вегетационного периода за счет производителей фитオフィльных рыб и незрелых особей, приходящих сюда для питания, ибо в это время пищевые ресурсы здесь значительно больше, чем в открытых плесах.

Несколько иные условия аккумуляции свойственны участкам водоема с резкими перепадами глубин, где в результате взаимодействия стоковых и сгонно-нагонных ветровых перемещений воды возникают и, как уже отмечалось, длительное время сохраняются зоны со слабой гидродинамической активностью водной массы. Эти зоны отличаются повышенной седиментацией влекомых органических и минеральных взвесей, способствующей более интенсивному, чем за их пределами, заилению дна. Сюда же, кроме минеральных и органических частиц, вносятся водой бактерии в виде спор и взрослые, находящиеся на различных стадиях развития, фито- и зоопланктон, яйца и пелагические личинки хирономид и моллюсков. Вынос отсюда всех этих форм значительно меньше их приноса. Условия вегетации здесь вследствие большей концентрации пищи и наличия на глубине убежищ от волнения оказываются значительно лучшими, а численность и биомасса планктона более высокой, чем на соседних более мелководных и проточных участках.

Разнообразие илового субстрата, включающего разные по величине фракции с повышенным общим содержанием органики, определяет предпочтению к участку со стороны разных видов донных беспозвоночных, плотность поселений которых здесь выше, чем на соседних. Наличие пищи привлекает в зону аккумуляции молодь и взрослых особей различных рыб. За мирными рыбами — планктофагами и бентофагами следуют питающиеся ими хищники.

Типичными зонами аккумуляции в озерном плесе водохранилища являются районы, где бывшее русло реки или старое озеро образует резкий изгиб, охватывающий более высокий участок. В таком районе располагаются станция 11 илонакопления батияли, станция 8 неразмываемых и временно заиляемых грунтов сублиторали, станции 6, 7 размываемых грунтов сублиторали (на участке, окруженном руслом) и станция 10 слабого илонакопления батияли. Центр зоны используется для нагула крупным лещом, на склонах углубления обитают молодь и мелкие взрослые особи ряда видов рыб и питающиеся ими придонные хищники. На сублиторальной пойме находят благоприятные условия плотва, мелкий лещ, ряпушка. В пелагиали нагуливаются стаи снетка, синца и молоди окуня, совершающие вместе с планктоном суточные вертикальные миграции. Наиболее высокая плотность рыбного населения сохраняется здесь с начала лета до глубокой осени. Однако и зимой, после ухода озимых групп половозрелых рыб, оставшаяся здесь на зимовку часть летнего скопления разных видов заметно больше, чем на соседних участках сублиторали и батияли. Резко беднее рыбное население озерных зон аккумуляции бывает только в период нереста (в апреле-мае), но уже в июне скопление возникает вновь и устойчиво поддерживается за счет подхода новых стай все лето.

Наибольшее число зон аккумуляции возникает в местах распыления потоков воды, поступающей в озерную часть водохранилища из притоков, и непосредственно в них на участках выклинивания подпора. Наличие этих зон объясняет резко выраженную неравномерность рас-

пределения нагульных скоплений рыб в любом водохранилище и естественном водоеме со сложными рельефом дна и режимом течений.

Выделенные станции, объединенные затем в биотопы по принципу преобладающего использования теми или иными видами животных, а также группы смежных станций в зонах аккумуляции биомассы обнаруживаются во всех искусственных водоемах равнинного типа. Общей для всех этих водоемов является резко ограниченная площадь зон аккумуляции биомассы, прибрежных станций растительности и батимальных станций активного илонакопления. В ряде водохранилищ отсутствуют или, напротив, занимают большие площади, чем в Рыбинском, станции галечно-валуных гряд и торфяных сплавин. Специфичны для каждого водоема соотношения всех станций по площади и их топография в отдельных районах. Столь же существенно в этих районах на одних и тех же станциях может различаться обилие населения, несмотря на возможное полное совпадение его видового состава. Это объясняется местными геохимическими и гидрофизическими особенностями, связанными с морфометрией района, биогенными качествами поступающих в него вод, характером их сезонного регулирования и гидродинамической активностью. Поэтому обобщенная схема распределения основных местообитаний растений и животных в аренах жизни равнинных водохранилищ будет сложнее простого перечня размещения сумм станций. Эта схема должна учитывать особенности условий жизнедеятельности по крайней мере в трех характерных районах любого водохранилища: в приплотинном участке нижнего бьефа вышележащей плотины и в устье речного плеса (верхний участок водоема), в озерном плесе (средний участок) и в приплотинной части верхнего бьефа собственной ГЭС (нижний участок).

Нижний бьеф отличается сильным течением, резкими внутрисуточными колебаниями уровня, высокой промываемостью бентали во всех ярусах. Зоны илонакопления могут здесь встречаться только в виде исключения в глубоко врезаемых в берег затонах или на руслах мелких притоков. На основной части дна преобладают крупнозернистые пески. Нижний бьеф — резервация псаммореофилов, участок временного пребывания фауны, сбрасываемой с потоком воды из вышележащего водохранилища. Литораль и сублитораль здесь уступают по площади батииали. В состав биотопов локальных группировок животных входит меньшее, чем на других участках, число станций, фауна их более однообразна и малочисленна. В пелагиали преобладают потоки воды одного направления, участки со стабильно повторяющимся возвратно-поступательным движением водной массы отсутствуют, но вблизи от плотины в одной или нескольких точках периодически возникают зоны циркуляционных меньших по скорости потоков в связи с неравномерностью работы гидроагрегатов. Наиболее велики они обычно на границе водосливной и турбинной частей плотины при их смежном расположении и сбросе воды только через меняющие нагрузку агрегаты. В таких зонах наблюдается временная аккумуляция биомассы за счет отдыхающей молодежи и взрослых рыб, скатившихся через турбины, и приспособившихся питаться ими пелагических (судак, жерех) и донных (сом, налим) хищников. Здесь же оказывается несколько выше концентрация планктона и потребляющей его чехони или других планктоноядных рыб, способных к жизни в сильнопроточных водоемах. Пески сублиторали и батииали могут быть заселены речными бокоплавами, а из рыб, как уже отмечалось, типичными реофилами — стерлядью, сьомом, подустом. Условия зимовки рыб неблагоприятны, так как вся толща воды от поверхности до дна имеет в подледный период температуру, близкую к 0.

На участках нижнего бьефа образуется своеобразный биоценоз, не повторяющийся в других районах водохранилища и изолированный

от них, так как составляющие его животные не могут жить в условиях слабой проточности.

Устьевые части речных плесов, на которых в результате распластывания речного потока и резкого ослабления его скорости осаждаются основная часть влекомых сверху взвесей, являются наиболее продуктивными участками водохранилища. Специфика их биотопов и население показаны выше на примере Волжского речного плеса Рыбинского водохранилища.

В озерных плесах малопродуктивные участки дна и пелагиали резко преобладают над продуктивными. Собственно они своей бедностью и определяют характерные для водохранилищ в первые десятилетия их формирования низкие показатели общей биомассы.

Своеобразны в некоторых отношениях приплотинные участки верхнего бьефа. В результате периодических сбросов воды из водохранилища в нижний бьеф здесь наблюдаются очень неустойчивые по режиму течения. Скорость потока, однако, достаточна для смыва со дна образующихся или приносимых из водохранилища взвесей. Поэтому донная фауна батинали здесь так же бедна, как пески литорали и почвы сублиторали озерного плеса. Большие скопления фито- и зоопланктона в этой части водохранилища, напротив, явление обычное. Однако существуют эти скопления временно и обречены на вынос в нижний бьеф. Собственная ихтиофауна малочисленна, плотность рыбного населения непостоянна и определяется подходом сюда скатывающихся стай. Наибольшей величины скат взрослых особей достигает летом, в начале нагульного периода, а молоди — в конце его, во время переходов на места зимовки.

УСЛОВИЯ  
РАЗМНОЖЕНИЯ  
И ПИТАНИЯ РЫБ

Условия размножения рыб в естественных водоемах зависят в большинстве случаев от метеорологических и гидрофизических ситуаций текущего и предшествующего пересту года. В предыдущий год в результате определенных условий переста, пагула и зимовки подготавливается определенное физиологическое состояние производителей. В год переста важную роль в обеспечении необходимых условий для эффективного размножения всех видов играют время вскрытия водоема, наступление, величина, интенсивность и продолжительность паводка (Дементьев, 1941), температурный режим на местах зимовки, в районе преднерестовых скоплений и на нерестилищах, наличие субстрата, погодные условия во время переста и инкубации икры.

В результате создания любого водохранилища в первую очередь резко меняются условия размножения всех без исключения видов рыб, ранее населявших исходный водоем. Все факторы изменения среды, вызванные образованием нового водоема, по динамике во времени можно разделить на три группы.

1. Единовременные, связанные непосредственно с постройкой плотины и регулированием стока реки. Это прежде всего сама постройка плотины, затрудняющая или полностью прекращающая обмен между ихтиофауной верхнего и нижнего бьефов, и факторы, связанные с увеличением объема водной массы верхнего бьефа (большая площадь зеркала, глубина, снижение проточности и скорости течения, сдвиги в наступлении естественных температурных фаз и т. д.) и определяющие генеральное направление формирования нового водоема. Установившись сразу после заполнения водохранилища, эти факторы в дальнейшем могут резко измениться только после нового вмешательства человека (изменение типа эксплуатации водохранилища).

2. Циклические, вызываемые периодическими (сезонными, годовыми или многолетними) колебаниями условий. Сюда относятся в основном факторы тепло- и водообмена, определяющие эффективность отправления функций жизнедеятельности у особей одного или нескольких смежных поколений рыб. С циклическими изменениями связаны флуктуации численности популяций. Эта группа факторов по характеру воздействия имеет в водохранилищах свои особенности, так как часть из них регулируется человеком (уровень).

3. Факторы многолетнего формирования, связанные с постепенным, измеряемым многими десятилетиями, «старением» водохранилища. Эти изменения, происходящие за счет перераспределения грунтообразующих материалов и жизнедеятельности растений и животных, постепенно меняют облик водохранилища, приближая его по условиям среды к тому или иному типу озер. Условия жизнедеятельности рыб зависят, таким образом, не только от местоположения и особенностей режима водохранилища, но и от его возраста.

Лучшие жизненные условия в водохранилищах создаются для рыб, способных в стоячей или слабопроточной воде откладывать икру на растительные остатки и песок. Псаммофилы по численности, как правило, уступают фитофилам, так как для нормальной инкубации их икры все же требуется определенный режим постоянной проточности. Поэтому нерестилища псаммофилов располагаются обычно в верхних речных участках водохранилища и они сравнительно невелики по площади. По мере формирования ложа водохранилища обширные песчаные пляжи образуются и в нижних озерных участках. Это несколько расширяет нерестовый ареал псаммофилов, но выживаемость икры и личинок на озерных перестилищах ниже и к резкому увеличению численности соответствующих популяций их появление не приводит.

Площадь нерестилищ фитофильных рыб в реке прямо зависит от качества речной поймы и высоты паводка, последняя в свою очередь определяется метеорологическими условиями предшествующего нересту зимне-весеннего периода. В равнинных реках фитофильные рыбы почти всегда с избытком обеспечены нерестовым субстратом в виде свежезалитой луговой растительности поймы (Лукин, 1948; Владимиров, 1955; Владимиров и др., 1963), но не условия размножения сдерживают рост их численности. Площадь нерестилищ фитофильных рыб в водохранилищах, кроме качества прибрежных мелководий и объема половодья, в значительной мере зависит еще и от режимов пуща воды гидросооружениями. Как уже отмечалось, в водохранилищах с постоянным уровнем паводковые воды полностью сбрасываются и подъема уровня воды весной почти не наблюдается. При сезонном регулировании сработка уровня происходит в основном в подледный период, наполнение до проектной отметки — в паводок. Излишки паводковых вод, так же как и в водохранилищах с постоянным уровнем, сбрасываются в нижний бьеф. Крупные водохранилища в большинстве случаев имеют многолетнее регулирование стока. В этих водохранилищах, помимо колебаний уровней в течение года, не всегда достигается наполнение во время половодья до проектных отметок.

И в тех и других водохранилищах ежегодно все мелководье весной находится под водой, тогда как в водохранилищах с многолетним регулированием стока оно периодически летует. Казалось бы, в водохранилищах с сезонным регулированием и постоянным уровнем фитофильные рыбы имеют высокую обеспеченность нерестилищами. На самом деле это далеко не всегда так. Прежде всего мелководье — еще не нерестилище, так как фитофильным рыбам для нереста необходим растительный субстрат. В зависимости от размера водохранилища, изрезанности его береговой линии и величины мелководной зоны образуются различные по площади прибрежные заросли высших водных растений (Экзерцев, 1963). В малых по площади водохранилищах, имеющих узкие плесы или сильно изрезанную береговую линию с большим количеством защищенных мелководных заливов, зарастание побережья высшими растениями происходит гораздо быстрее, чем в больших и широких водоемах (рис. 16). Зарастание побережья в последних задерживается в результате сильного воздействия волнобоя на незащищенную прибрежную зону водохранилища. Водная растительность, как правило, проникает в глубь водоема только до двухметровой изобаты, поэтому чем больше площадь, ограниченная этой изобатой, тем вероятней можно ожидать, при прочих равных условиях, большего развития прибрежных зарослей.

В водохранилищах с сезонным регулированием на образование зоны зарослей отрицательно влияет падение уровня, особенно во время ледостава и зимой. Образовавшаяся растительность вмерзает в лед или придав-

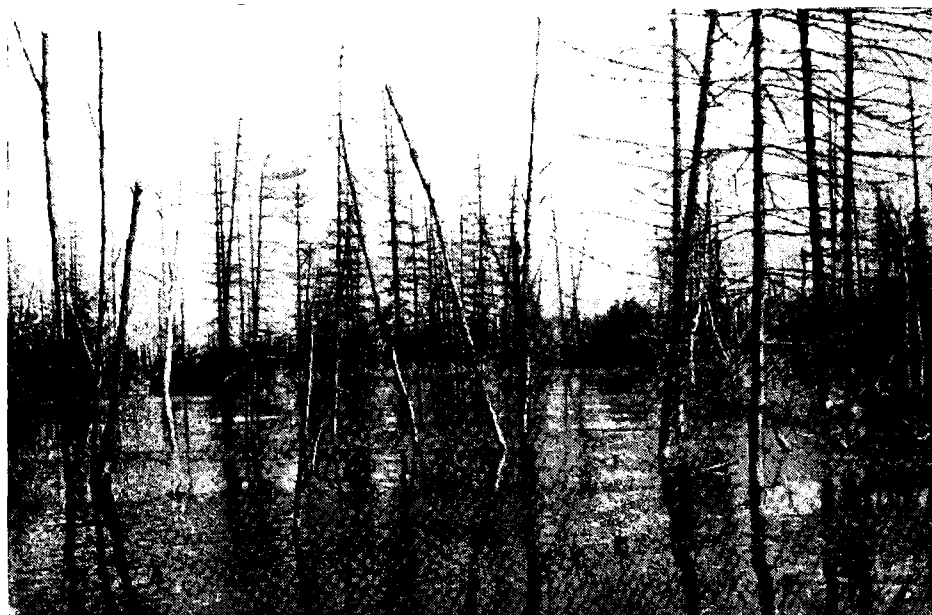


Рис. 16. Нерестилища в защищенном от волнения заливе (А); нерестилища за барьером из затопленного леса (В). [Фото В. А. Экзерцева.]



ливается им ко дну при снижении уровня. Во время ледохода зачатки и корневища растений уносятся на более глубокие участки водохранилища и обычно погибают (Ильина 1963б). Особенно задерживается развитие водной растительности в водоемах со слабо развитой береговой линией и крутыми берегами. При наличии большой зоны мелководий и хотя бы при частичной сработке уровня перед ледоставом растительность лучше сохраняется, так как образовавшийся тонкий слой льда (при промерзании мелководий) успевает обычно растаять весной еще до подъема уровня. Сохраняется растительность и в глубоко вдающихся в сушу мелководных заливах, откуда лед не выносится, а также тает на месте.

В водохранилищах с многолетним регулированием стока создаются наиболее неблагоприятные условия для развития водной растительности. В год низкого уровня воды растительность совсем отсутствует или площадь, занятая ею, значительно сокращается. Обычно водная растительность в осушенной зоне погибает, но в течение лета часть этой зоны успевает зарости наземными растениями. При высоком уровне на следующий год осушенная зона заливается и может быть использована фитофильными рыбами как нерестилище. Однако строгое чередование высоких и низких уровней — явление редкое. Чаще в водоемах этого типа сохраняются неблагоприятные условия для развития и наземной, и водной растительности (Ильина и Поддубный, 1963). При оценке обеспеченности того или иного вида фитофильных рыб нерестилищами необходимо также учитывать, что далеко не все гидрофиты используются ими для откладки икры. По данным Л. К. Захаровой (1958), прямостоящие стебли тростника, камыша и рогоза непригодны как субстрат. В. С. Ивлев (1950) указывает на ядовитость этих растений для икры рыб. Также мало пригодны как субстрат побеги гречихи, многих видов рдестов, роголистника и элодеи, которые на зиму почти полностью перегнивают. Лучший субстрат для икры фитофильных рыб — осока и манники.

Язь и синец откладывают икру на лисохвост и манник, плотва и лещ — на осоку, щука — на любой из этих видов растений. Охотнее рыбы используют для нереста разреженную растительность, а не сплошные заросли, в которых резко повышается выедание икры беспозвоночными (Ильина, 1966). Наконец, на ряде прибрежных участков в процессе формирования растительных сообществ и их смены при определенных гидрологических условиях происходит заболачивание (Экзерцев и Соколова, 1963) и они теряют значение как места размножения.

На острый недостаток нерестилищ фитофильных рыб в водохранилищах Волжского каскада указывают Г. П. Кожевников (1957, 1961), И. В. Шаронов (1960), А. П. Яковлева (1962), Л. К. Ильина (1963а). Только в головном Ивановском водохранилище, где мелководья с глубинами до 2 м составляют 46% всей площади зеркала (Экзерцев, 1963) и большую часть года ежегодно поддерживается постоянный уровень, заросли макрофитов обильны и рыбы вполне обеспечены нерестилищами (Биск, 1939; Себенцов и Мейснер, 1947; Никаноров, Никанорова, 1968). Очень сходные условия наблюдаются в водохранилищах Днепровского каскада. В. И. Владимиров, П. Г. Сухойван и К. С. Бугай (1963) указывают, что во вновь созданном Каховском водохранилище отмирание залитой растительности идет более интенсивно, чем заселение новыми видами участков мелководья. При этом площади, пригодные для заселения макрофитами, особенно в пижме и среднем участках водохранилища, ограничены вследствие их глубоководности и наличия высоких, крутых и обрывистых берегов. В верхнем, наиболее мелководном участке, на развитие высшей водной растительности отрицательно влияют большая волна, взмучивание воды, прибой, стонно-нагонные явления и колебания уровня.

В Ленинском водохранилище на Днестре площади, занятые гидрофитами, также очень ограничены, и они еще сократятся после сооружения плотины Днепродзержинской ГЭС. В Цимлянском водохранилище на Дону прибрежная водная растительность почти полностью погибла в первый год заполнения, а процесс формирования новых сообществ шел очень медленно и только в верхней мелководной части водохранилища и в вершинах затопленных балок. Развитие высшей водной растительности задерживается резкими колебаниями уровня, которые достигают в отдельные годы 7 м, а в среднем составляют 3 м (Лапицкий, 1967а).

Дубоссарское водохранилище на Днестре по морфометрическим и гидрологическим особенностям — проточный русловый водоем. Проектом предусматривалось 3—4-метровое снижение уровня только в зимние месяцы. На самом деле наблюдаются неоднократные резкие колебания уровня в течение всего года. Слабое развитие прибрежной зоны с глубинами до 2 м и неблагоприятный уровеньный режим ограничивают расселение макрофитов, заросли которых имеются только в заливах (Бызгу и др., 1964).

В Новосибирском водохранилище условия формирования макрофитов также неблагоприятны. Основными факторами, сдерживающими развитие водной растительности, являются ежегодная сработка уровня до 5 м, вмерзание льда в грунт, волнобой, разрушение берегов и трансформация грунтов в прибрежьях (Петкевич, 1961).

Таким образом, высокая обеспеченность фитофильных рыб нерестовым субстратом наблюдается в водохранилищах только в период заполнения, когда эти водоемы в первый раз переживают стадию задержанного паводка (Поддубный, 1959а). Эта стадия может продолжаться ряд лет, если процесс заполнения растянут и ежегодно заливаются новые участки вышележащих пойменных террас. Длительность заполнения существующих водохранилищ варьировала в пределах 1—7 лет, и почти в каждом из них эти годы были исключительно благоприятными для нереста. Если во время последующих этапов формирования водохранилища фитофилы находят нерестилища, как правило, только в прибрежье до глубин не более 2 м, то в период образования водохранилища, кроме луговой растительности, хорошим субстратом могут быть свежезалитые деревья и кустарники (особенно хвойные). В результате для нереста может использоваться значительно более широкая полоса залитой суши не только у берега, но и на глубине (Белый, 1962, 1963).

Нерест на глубине снижает возможность гибели отложенной икры от случайных причин, так как условия здесь более стабильны (снижается воздействие гидродинамической активности волн и влияние сгонно-нагонных колебаний уровня). Начавшийся на более глубоких участках нерест не прерывается, как это имеет место на мелководье, при временных изменениях погодных условий. На мелководьях при изменениях температур воздуха и воды обычно наблюдаются задержка или перерыв в нересте, он отодвигается на более поздние сроки, к этому моменту часть самцов уже успевает израсходовать сперму и оплодотворяемость откладываемой икры снижается (Михеев, 1953). Кроме того, наблюдается гибель икры при временных колебаниях уровня, вызванных случайными сбросами воды гидростанцией или сгонно-нагонными явлениями.

Таким образом, возможность нереста на различных глубинах, помимо всех прочих условий, обеспечивает более устойчивые урожаи молоди рыб на первом этапе формирования водохранилища. Для второго этапа характерно ухудшение условий размножения, но продолжительность его в разных водохранилищах различна. Так, в Рыбинском водохранилище не было резкого перехода от хорошей обеспеченности нереста к плохой. Большой защитный пояс из затопленных лесов долгое время задерживал

размыв берегов и препятствовал сокращению площади нерестилищ. По мере разрушения затопленных лесов размыв мелководий усиливался и озерные нерестилища постепенно исчезали. Однако в течение этого переходного периода, продолжавшегося более 10 лет, часто наблюдалось чередование высоких и низких уровней, обнаженные участки прибрежья зарастали наземной растительностью и после залития на следующий год в изобилии обеспечивали фитофильных рыб субстратом. Урожайные поколения в это время чередовались с неурожайными, численность популяций продолжала увеличиваться.

В Ивановском водохранилище после первых благоприятных лет ухудшение условий нереста было очень недолгим, так как вследствие бурного зарастания мелководий здесь быстро сформировались новые нерестилища. В Горьковском и Куйбышевском водохранилищах этап хороших условий воспроизводства был очень непродолжительным (1—2 года), затем сразу же наступило резкое ухудшение, сохраняющееся и поныне. В Цимлянском водохранилище после урожайного 1952 г. (год залития) также наблюдалось катастрофическое ухудшение условий воспроизводства фитофильных рыб (Гинзбург, 1956, 1961), но в настоящее время условия начинают улучшаться, так как увеличиваются нерестовые площади в верхних участках плесов (Лапицкий, 1965). То же самое происходит и в Каховском водохранилище (Владимиров и др., 1963). Для Угличского (Себенцов и Мейснер, 1947), Волгоградского (Яковлева, 1962) и Череповецкого (Ильина, 1970) водохранилищ в силу специфики режима их наполнения и регулирования характерно отсутствие первого продуктивного этапа формирования. Эти водоемы начали развиваться сразу со второго этапа, одной из отличительных черт которого является низкая обеспеченность фитофильных рыб нерестовым субстратом.

#### ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ НЕРЕСТА

Сроки залития нерестилищ, температурные условия в целом и наличие нерестового субстрата еще не полностью определяют эффективность размножения рыб. Не менее важное, а в ряде случаев решающее значение приобретают прогрев нерестилищ и его связь со сроками весеннего наполнения водохранилища.

В начале весеннего половодья общее повышение температуры воды в водохранилище идет гораздо медленнее, чем могло бы идти в реке при тех же погодных условиях, вследствие того, что объем водной массы с низкими зимними температурами здесь во много раз больше. Для повышения температуры воды в реке во время половодья требуется более короткий промежуток времени, чем в водохранилище. Головные водохранилища каскада весной получают более теплые паводковые речные воды, а в ниже лежащие обычно сбрасывают собственные холодные.

Глубокие участки водохранилищ во время начала паводка прогреются меньше защищенных прибрежных. Однако под действием сгонно-нагонных явлений в открытые озерные участки на мелководья часто выносятся глубинные холодные воды, а начавшие прогреваться прибрежные воды сгоняются в центральные районы (Яснор, 1962). К концу паводка по мере прогревания всей массы воды водохранилища вынос глубинных вод охлаждает прибрежную зону уже в значительно меньшей степени. Таким образом, весенний прогрев воды в водохранилище отличается медленным повышением температуры в начале паводка, быстрым — в конце его, на мелководьях и сохранением высоких температур более продолжительное время.

Сроки начала икрометания определяются не только температурой

воды на нерестилищах, но и изменением ее на местах преднерестовых скоплений рыбы (Штейнфельд, 1948). Различия прибрежных и глубинных температур воды в водохранилище выражены более резко, чем в реке, где идет сильное перемешивание водных масс. В связи с этим влияние колебаний температур на сроки нереста и весь процесс икрометания сильнее выражено в водохранилищах. Очень важным отличием весеннего режима реки, обеспечивавшего успех нереста фитофильных рыб, было совпадение сроков прохождения фронта паводковой волны с повышением температуры воды по всему периметру потока. Это обеспечивало производителям активный выход на мелководья, быстрое созревание икры, дружный и короткий нерест, проходивший в более раннее время, и, как правило, при более низких температурах воды, чем в водохранилище. После зарегулирования четкая ежегодная синхронизация залития нерестилищ и прогрева воды на них нарушается и в отдельные годы создаются условия, резко ухудшающие процесс воспроизводства ихтиофауны. Наиболее часты следующие сочетания этих факторов.

1. Температура воды на местах преднерестовых скоплений гораздо ниже, чем на нерестилищах. Наступление пороговых температур здесь значительно запаздывает. Мелководья прогреты, нерестилища залиты, имеется достаточно субстрата для икры. В этом случае нерест наступает при более высоких температурах воды, чем оптимальные, и протекает в очень сжатые сроки. Создаются неблагоприятные условия для инкубации икры.

2. Наступление пороговых температур на местах преднерестовых скоплений совпадает с оптимальными на нерестилищах. К этому времени нерестилища залиты и имеется достаточно необходимого субстрата (синхронизация уровня и температуры). В этом случае сроки нереста и условия для инкубации икры оптимальны.

3. Те же температурные условия, что и во втором случае, но отсутствует субстрат для икры (запаздывает залитие мелководья). Нерест идет при высоких температурах. Производители долгое время находятся на нерестилищах, поэтому происходят перезревание икры, резорбция или большие отходы при оплодотворении.

4. При частых снижениях температуры воздуха и сильных ветрах пороговые температуры на местах преднерестовых скоплений наступают раньше, чем прогреется вода на нерестилищах:

а) субстрат для икры еще не залит, наблюдаются длительное нахождение производителей на мелководье и растянутый нерест, часть самок остается с невыметанной икрой;

б) субстрат для икры залит, но нерест идет при сравнительно низких температурах и значительная часть отложенной икры погибает.

Все указанные сочетания в крупном водохранилище могут ежегодно проявляться на разных участках, создавая, даже при равноценном субстрате, различия условий размножения рыб. Многолетними наблюдениями на Рыбинском водохранилище (Захарова, 1955) установлено, что амплитуда колебаний сроков и продолжительности икрометания у целого ряда видов рыб в водохранилище выше, чем в притоках (табл. 5).

Различия в сроках начала и продолжительности икрометания резко выражены и в пределах других водохранилищ. Например, в верхнем (речном) участке Волгоградского водохранилища синец нерестился в начале мая 7—8 дней при температуре воды 12—13°, в среднем участке начиная со второй половины мая — уже 20—25 дней при температуре 9—12°, а в нижнем, озерном плесе — только в конце мая—начале июня (Шпилевская, 1965). Заметно изменились нерестовые температуры и у плотвы: от 5—6 в верхнем участке до 10—12° в озерном плесе с задержкой здесь сроков икрометания почти на месяц (Роевко, 1965б). Увели-

Начало и продолжительность нереста рыб в Рыбинском водохранилище

Вид	Водохранилище		Участок реки — протока водохранилища	
	начало нереста	продолжительность нереста, дни	начало нереста	продолжительность нереста, дни
Лещ . . . . .	2 —28 V	2—35	2 —15 V	2—10
Синец . . . . .	26 IV—18 V	5—22	26 IV—10 V	5— 8
Судак . . . . .	27 IV—10 V	6—36	15 IV— 5 V	5—12
Щука . . . . .	17 IV— 6 V	10—18	15 —25 IV	2—10
Плотва . . . . .	28 IV—17 V	3—15	28 IV—10 V	3— 5
Язь . . . . .	17 IV— 4 V	2—16	15 —25 IV	2— 5
Густера . . . . .	23 V—16 VI	2—24	25 V—15 VI	2— 7
Окунь . . . . .	27 IV— 7 V	3— 8	20 IV— 5 V	3— 8
Чехонь . . . . .	11 V—13 VI	7—25	11 V—13 VI	7—20
Слеток . . . . .	29 IV	9	26 IV— 1 V	4— 8

чение продолжительности нереста и сдвиг его начала на более поздние сроки служат показателем отсутствия нормальных условий для икротетания.

В течение одного и того же сезона и даже на одном участке различные виды рыб имеют далеко не одинаковые условия нереста. Более благоприятны они для видов с поздним икротетанием, так как к моменту их нереста, особенно в многоводные годы, подъем уровня уже заканчивается, температура воды на участках более или менее выравнивается и близка к той, при которой эти виды нерестились в реке.

#### НЕРЕСТ И ВЫЖИВАНИЕ ПОТОМСТВА

Хорошие условия питания, создающиеся благодаря бурному развитию кормовой фауны в период заполнения большинства водохранилищ, способствуют ускорению созревания рыб и увеличению их плодовитости. Эти условия сохраняются в течение ряда лет и иногда характерны не только для первых, но и для последующих поколений рыб, родившихся в новых условиях. Ускорение созревания на 1—2 года зарегистрировано в Горьковском водохранилище у плотвы, щуки и судака (Кожевников, 1965), а в Куйбышевском — у плотвы (Поддубный, 1959а), леща, густеры (Чикова, 1966а), синца и щуки (Аутко, 1960; Егерсва и Махотин, 1960).

В Цимлянском водохранилище значительно раньше начали созревать щука, синец, густера и лещ (Маркелова, 1958; Доманевский и др., 1964), а в Каховском — большинство лимнофильных рыб и чехонь (Владимиров и др., 1963).

У целого ряда рыб одновременно с ускорением созревания увеличилась плодовитость, например, у синца и у впервые созревающих самок щуки в Куйбышевском и у чехони в Каховском водохранилище. Не изменилось время созревания, но увеличилась плодовитость у судака в Куйбышевском водохранилище (Чикова, 1966а) и, наконец, ускорилось созревание, но уменьшилась плодовитость у ряда порционно и единовременно нерестующих рыб Каховского водохранилища (сазан, линь, карась, густера, щука, лещ, синец) и у густеры, леща и крупных самок щуки в Куйбышевском водохранилище.

Различия в сочетаниях созревание—плодовитость могут служить хорошим индикатором условий как в разных водохранилищах, так и на раз-

ных экологических участках одного водоема. В последнем случае эти различия указывают также на локализацию группировок внутри формирующейся популяции вида и отсутствие значительного обмена между ее особями, обитающими на разных участках водоема. Это хорошо иллюстрируется на примере Волгоградского водохранилища. Ускорение на год созревания и увеличение почти в два раза плодовитости у синца наблюдалось здесь только в среднем и нижнем (озерном) участках, где условия для его питания и роста в первые годы оказались значительно более благоприятными (Шпилевская, 1967). В верхнем, речном, участке водохранилища темп роста синца изменился незначительно и увеличения потенциальной плодовитости этой части популяции не произошло. Известно, что увеличение потенциальной плодовитости популяции за счет ускорения полового созревания или увеличения плодовитости особей, являясь следствием лучших условий питания и роста, приводит в конечном счете, как правило, к увеличению численности популяции (Северцов, 1944; Никольский, 1953). Анализ условий формирования водохранилищ показывает, что это положение в чистом виде может быть применено только к естественным водоемам, а в искусственных является скорее не правилом, а исключением. Дело в том, что пик плодовитости в водохранилищах совпадает с началом периода депрессии, или вторым этапом формирования, для которого, как уже указывалось, характерна низкая обеспеченность рыб нерестилищами. Недостаток нерестилищ вынуждает рыбу откладывать икру на нетипичном субстрате, не вовремя или полностью пропускать нерестовый сезон.

При вынужденной откладке фитофилами икры на нетипичный субстрат гибель ее от выедания, обсыхания и заиления, например, у щуки, сазана и линя в Каховском водохранилище, составляет 70—100% (Владимиров и др., 1963). Очень высока гибель икры и у псаммофилов, откладывающих икру за неимением крупно-зернистого песка на заиленный (Сергеев, 1959), а также у речных форм судака (Доманевский, 1961) и чехони (Поддубный, 1958в), размножающихся в условиях слабой проточности.

Нарушение хода прогрева нерестилищ и отсутствие нужного субстрата приводят к массовой атрезии и резорбции икры. Ежегодное перерождение икры у рыб Каховского водохранилища наблюдается в следующих масштабах: щука — 42—68, лещ — 4—26, густера — 3—12, карась — до 48, линь — до 31 и синец — до 100% (Сухойван, 1962; Владимиров и др., 1963). От 20 до 50% самок синца и до 35% самок щуки резорбируют икру в Куйбышевском водохранилище (Чикова, 1966а), 20% самок леща — в Волгоградском (Елизарова, 1968). Массовый характер принимает резорбция икры у сазана, синца, щуки и леща в маловодные годы в Цимлянском водохранилище (Никулин, 1963; Лапицкий, 1967а) и в водохранилище им. Ленина на Днепре (Пергат, 1965). В еще большем масштабе резорбция проявляется у проходных рыб, так или иначе пересаживаемых в водохранилища из нижних бьефов (Сакун, 1957; Баранникова, 1967). Многолетние исследования резорбции икры у фитофильных рыб (Гордеев, 1968) позволили установить, что количество самок с резорбирующейся икрой, учтенное по уловам в посленерестовый период, прямо зависит от трех факторов: фактической площади нерестового субстрата, температурных условий весны и числа производителей, резорбировавших икру в предыдущий год и пропускающих нерест в этом году. Определение количества самок леща и синца с резорбированной икрой в Рыбинском водохранилище показывает, что в последние годы оно заметно увеличилось (см. ниже), и это увеличение по времени совпадает с резким сокращением площади защищенных участков побережья, занятых зарослями гидрофитов. В отдельные, особо неблагоприятные годы число ре-

зорбирующих икру самок достигает в популяции леща 44, а у синца 60% (Гордеев, 1968):

	1953—1958 гг.	1959—1965 гг.
Лещ . . . . .	17.7	25.3
Синец . . . . .	16.7	31.1

Таким образом, значительное и в большинстве водохранилищ (находящихся на втором этапе формирования режима) почти ежегодное сокращение численности нерестовой части популяции по причине резорбции и гибели икры, отложенной на не обеспечивающих ее нормальное

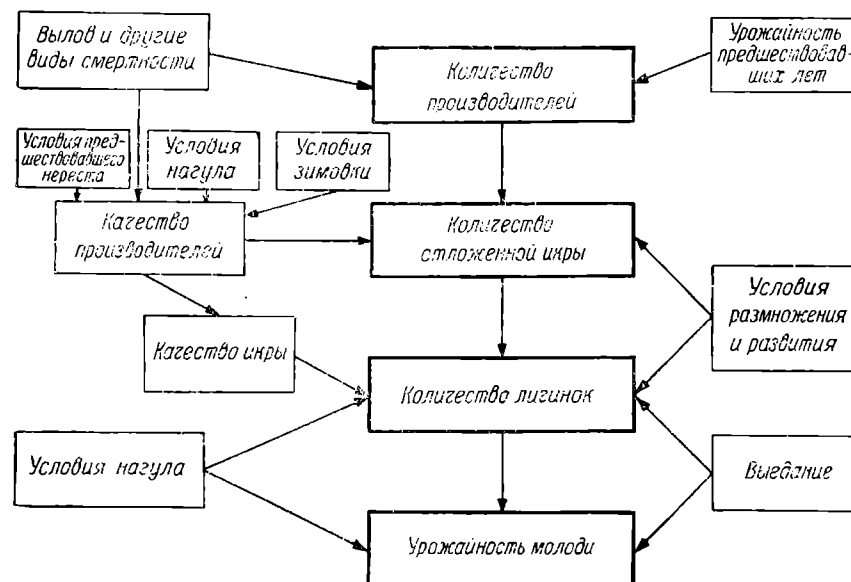


Рис. 17. Факторы, определяющие урожайность молоди рыб.

развитие субстратах, резко снижает эффект воспроизводства. И убыль численности популяции от указанных причин не может быть компенсирована в существующих условиях взрослой плодовитостью. Одновременно необходимо отметить, что и выживание потомства определяется в водохранилищах большим числом весьма динамичных факторов, чем в естественных водоемах, к условиям которых популяции приспосабливались в процессе длительного развития. Сумма факторов, определяющих урожайность молоди рыб в водохранилищах и эффективность размножения их популяций в целом, показана на рис. 17.

#### УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ И РОСТ

Обычный эталон при оценке условий обитания рыб в водохранилище — то или иное хорошо изученное озеро, лежащее в одной климатической зоне с данным водохранилищем. Не исключая допустимости такого сравнения, следует строго учитывать при этом различия в возрасте сравниваемых водоемов. Одновременно значительно более важным представляется сравнение хода биологических процессов в водохранилищах не с озерами вообще, а с конкретными водоемами (озерами и реками), давшими исходный фонд населения водохранилищ. Подобные сравнения показывают, что эффективность воспроизводства рыб в реке выше, чем в водохранилище.

Высокий производительный потенциал у рыб, населяющих реки, обеспечивается большой площадью нерестилищ, наличием необходимого субстрата для откладки икры, оптимальными условиями питания и роста молоди на ранних стадиях развития и главное — адаптацией местных рыб к характеру и срокам паводка и изменениям других факторов. В то же время в реках в результате более низкой, чем в озерах или морях, кормности при высокой численности молоди быстро происходит снижение обеспеченности ее пищей. Уход молоди от мест рождения в более кормные водоемы, где ей обеспечено нормальное питание и рост, — одна из форм приспособления многих рыб. Реки в основном используются для размножения проходными или полупроходными видами. Молодь этих рыб, достигнув определенной стадии развития (различной для каждого вида и реки), скатывается в более крупные водоемы, озера или моря в зависимости от того, куда впадает данная река.

Численность туводных рыб в реках всегда очень мала. В образованных на реках водохранилищах в первые годы заполнения очень резко повышается уровень кормности. Почти все виды рыб в этот период обеспечены питанием и хорошо растут. Высококормный период совпадает в большинстве случаев с хорошими условиями размножения лимнофильных рыб. После короткого периода исключительно благоприятных условий существования в ходе продолжающегося формирования водохранилища наступают резкие изменения в худшую сторону. Более или менее стабильными остаются только запасы зоопланктона, сохраняющего длительное время высокую численность (Дзюбан, 1959). Поэтому в большинстве водохранилищ у планктофагов продолжительное время сохраняется высокая обеспеченность пищей, поддерживаются хороший рост и упитанность.

Иное наблюдается в динамике численности донных беспозвоночных. После их обилия в первые годы наступает длительная депрессия, снижается плотность населения беспозвоночных на ряде основных по площади биотопов (Мордухай-Болтовской, 1955, 1958, 1963; Иоффе, 1961). Объясняется это общим снижением трофического уровня водоема. В результате снижения плотности скоплений донных беспозвоночных ухудшается темп роста бентофагов. Исключение, хотя и не везде, составляют моллюскоеды, которые в результате расселения дрейссены и бурного увеличения ее численности в водохранилищах достаточно обеспечены пищей, чем и обуславливается их хороший рост.

Подростая молодь фитофильных рыб, потребляющая зоопланктон, как правило, почти всегда более или менее обеспечена пищей. В ином положении оказываются личинки и ранняя молодь. Д. А. Панов (1966а), проводивший наблюдения на Рыбинском водохранилище, считает, что личинки леща бывают полностью обеспечены пищей лишь в редкие годы. Гораздо чаще обеспеченность недостаточна и составляет не более 15—20 и даже 10% необходимой. Обеспеченность пищей зависит от плотности населения зоопланктона, которая в первую очередь определяется режимом наполнения и сработки уровня воды водохранилища. Более стабильные, а часто и лучшие условия питания создаются в водохранилищах для малоценных видов: плотвы, густеры (Панов, 1966б), окуня (Шентякова, 1959) и ерша (Подаруева, 1960). У личинок синца обеспеченность пищей в отдельные годы, как и у леща, сильно варьирует и может различаться в шесть раз (Панова, 1966). Зависит это не столько от общей численности зоопланктона, сколько от плотности его скоплений и их доступности для личинок. Совместными работами Д. А. Панова и Ю. И. Сорокина (1966) было установлено, что нижним оптимальным пределом концентрации пищи, например, для леща, надо считать 1000 экз. беспозвоночных животных в 1 л воды. Для других видов оптимальными могут быть иные концентрации (Ивлев, 1946, 1955). Поскольку в водохранилищах уровень



ный режим часто подвержен случайным изменениям, условия питания и роста рыб могут быть различными, что по-разному сказывается на возрастных группах отдельных видов. Для более ясного представления об изменениях в условиях питания и роста рыб после зарегулирования стока целесообразно рассматривать эти вопросы отдельно по водохранилищам на примере нескольких видов рыб, являющихся по ответным реакциям своего рода индикаторами.

По типу и преобладающим объектам питания среди массовых рыб, постоянно населяющих большинство водохранилищ европейской зоны, можно выделить типичных бентофагов с хирономидно-олигохетным питанием (лещ, ерш), моллюскоедов (озерная плотва, язь, густера), хищников — факультативных бентофагов (окунь, налим), эпифитофагов (прибрежная плотва, карась, линь), типичных планктофагов (синец, снеток, ряпушка, укляя, тюлька), факультативных планктофагов (чехонь), типичных хищников (щука, судак, сом, озерный окунь) и факультативных хищников (чехонь, корюшка). Перечисленные категории в известной степени условны, так как большинству рыб свойственны значительные сезонные и возрастные изменения в составе пищи, определяемые их физиологическими потребностями и численностью кормовых организмов. Вместе с тем такое деление полезно, поскольку позволяет лучше оттенить отклонения в питании рыб, вызванные жизнью в новых условиях. Основным же показателем условий питания в целом служит темп роста.

Лещ. Линейный рост в Ивановском водохранилище в первые годы был несколько ниже, чем в Волге и Верхневолжском водохранилище (бейшлоте), но выше, чем у леща из Петровских озер. Весовой рост леща в Ивановском водохранилище был ниже, чем в оз. Ильмень (Себенцов и др., 1940). Более поздние исследования показали, что темп роста особей этого вида остался почти таким же, каким он был в первый год заполнения водохранилища. В Ивановском водохранилище лещ растет лучше, чем в Рыбинском (Остроумов, 1959). По наблюдениям Т. С. Житеневой (1958а), условия питания вида в Ивановском водохранилище вполне благоприятны. Основной пищей взрослым особям служат личинки хирономид, олигохеты и моллюски.

Б. М. Себенцов и Е. В. Мейснер (1947) отмечают, что темп роста леща с образованием Угличского водохранилища стал значительно ниже, чем был на этом участке Волги. Отставал лещ Угличского водохранилища в росте и от леща озер Ильмень и Селигер. В последующие годы он стал расти лучше и особенно увеличил весовой прирост (Остроумов, 1959). В питании его осенью несколько повысилось значение хирономид.

Темп роста рыбинского леща за период существования водохранилища снизился (Остроумов, 1955) и стал значительно ниже, чем был до зарегулирования в рр. Волге, Шексне и Мологе. В кишечниках взрослого леща обнаружен следующий состав пищевого комка (по весу компонентов): детрит, олигохеты, хирономиды, моллюски, ракообразные, ручейники, клещи и высшая водная растительность (Житенева, 1958б). Основную массу, не считая детрита, составляют олигохеты и хирономиды. Роль детрита в питании этого вида так и остается до настоящего времени невыясненной (Ананичев, 1959), но очевидно, что в основные месяцы роста лещ испытывает недостаток в концентрированном корме (Житенева, 1958б). А. А. Остроумов (1957) считает, что ухудшение роста леща началось сразу же после образования водохранилища и продолжалось до момента его наблюдений (1955 г.). Более длительное время сохранялся относительно хороший рост молоди на первом году жизни, затем он начал постепенно снижаться (Вовк и Моисеев, 1958). Замедление роста молоди леща в Рыбинском водохранилище, по-видимому, объясняется сокраще-

нием площади типичных нагульных участков (защищенной литорали), выходом на смежные станции и связанной с этим задержкой в переходе от несвойственного молоди потребления зоопланктона к питанию донной фауной.

Сеголетки леща питаются в основном ракообразными рода *Alona*. Двухлетки всю первую половину нагульного периода вынуждены потреблять босмин и дафний, т. е. планктонные организмы, и только во второй половине лета (август), после подрастания личинок первой генерации хирономид, они получают возможность питаться типичной для вида донной пищей.

В результате острого недостатка пищи степень накормленности молоди леща чрезвычайно низка (Житенева, 1959). К этому же выводу можно прийти и в отношении большей части популяции взрослого леща (Остроумов, 1959). Резкие различия условий питания и роста на различных экологических участках проявились у леща в Горьковском водохранилище (Захарова-Ильина, 1959; Ильина, 1960, 1963б; Кожевников, 1965; Гордеев, 1966). Различия в росте заметны даже в пределах одного экологического участка у группировок леща, населяющих предустьевые пространства разных рек — притоков водохранилища (Лесникова, 1965). Основная причина различия в росте леща — особенности питания. Так, в августе 1957 г. в среднем участке водохранилища пища крупных рыб состояла из мотыля. В нижнем участке в том же месяце мотыль в пище рыб данного размера встречался в сравнительно небольшом количестве (его было примерно в пять раз меньше, чем в среднем участке). Третью часть по весу пищевого комка составлял зоопланктон. В августе 1958 г. мотыль из пищи леща на среднем участке исчез совершенно. Основными в пище леща стали олигохеты и моллюски. На нижнем участке в том же месяце из пищи леща почти исчез зоопланктон. Возросло значение хирономид и несколько увеличилось потребление олигохет. Неблагоприятные условия питания леща были в 1957—1958 гг. в прибрежье и в открытых частях верхнего участка. Здесь лещ питался только олигохетами и моллюсками (Житенева, 1960). А. П. Гладких (1965) для тех же лет (1956—1958) в общем дает довольно сходную картину питания леща в первые годы существования водохранилища. Крупные лещи питались моллюсками, олигохетами, личинками хирономид и ручейниками, а в районе плотины в питании леща преобладал зоопланктон. Сеголетки и, отчасти, двухлетки в это время потребляли зоопланктон и в меньшем количестве — личинок и куколок хирономид. Различия в темпе роста леща на верхнем, среднем и нижнем участках водохранилища сохранились до последних лет (Гордеев, 1966). Наиболее плохо растет лещ в нижнем озерном плесе водохранилища и лучше всего — в среднем экологическом участке. Различия в росте указывают на четкую топографическую дифференциацию популяции вида и отсутствие значительного смешения между особями ее местных группировок.

Молодь леща в первые годы существования Куйбышевского водохранилища росла лучше, чем в реке. К концу вегетационного периода размер сеголетков по сравнению с их размером в тот же период в реке увеличился в два раза (Васянин, 1958). Темп роста молоди был разный на отдельных участках водохранилища; в Камском плесе он был хуже (Поддубный, 1959а). Несмотря на ухудшение условий питания в последующие годы, рост молоди леща еще и в 1960—1962 гг. был лучшим, чем в р. Волге (Чикова, 1966б). В эти годы также четко наблюдалось различие в интенсивности роста и упитанности сеголетков леща, взятых из разных районов водохранилища. В годы заполнения летом и осенью молодь питалась в основном ветвистоусыми ракообразными. Хирономиды в кишечниках сеголетков встречались редко (Егерова, 1958а, 1960, 1962), тогда как в реке

у рыбков с длиной тела от 2 до 7.5 см они уже играли большую роль (Аристовская, 1954).

В последнее время положение не изменилось: по-прежнему в питании молоди леща доминируют планктонные ракообразные (Егерева, 1964). Рост взрослого леща очень неравномерен на разных экологических участках (Лукин, 19586). Различия обнаруживаются и в пределах одного участка. Так, лещ, растущий замедленно, держится у берега, а растущий хорошо, населяет более глубокие места (Лукин, 1960а). С 1958—1960 гг. линейные и весовые приросты у рыб старше 3 лет начали резко падать. Это явление Э. П. Цыплаков (1964) объясняет тем, что лещ в Куйбышевском водохранилище в течение трех лет (до длины 15 см) питается планктоном, которого много, а с переходом его к бентосному питанию обеспеченность пищей резко снижастся. Изменения в составе пищи леща определяются сезонными, многолетними и локальными вариациями численности и состава донных беспозвоночных (Ляхов, 1965). Маловероятна связь между снижением темпа роста бентофагов и выеданием корма, хотя подобное объяснение приводят в своих работах А. В. Лукин (1960б) и И. В. Егерева (1964).

Темп роста леща в первые годы после заполнения на всех участках Волгоградского водохранилища был выше, чем в реке. Наиболее высокие приросты дали рыбы среднего и приплотинного участков (Елизарова, 1962). В последующие годы (1962—1964) темп ежегодных приростов, особенно в младших возрастных группах, стал заметно снижаться. Происходящие изменения тесно связаны с состоянием запасов кормовых объектов и их распределением в водохранилище (Елизарова, 1965). В верхнем участке лещ питается моллюсками и хирономидами и в меньшей степени — гаммаридами. В среднем участке основной пищей ему служат моллюски, но значительную часть содержимого кишечника составляют нитчатые и синезеленые водоросли, олигохеты и хирономиды. В нижнем озерном плесе основной корм леща — хирономиды и олигохеты, но часто встречаются также моллюски (дрейссена) и веслоногие рачки. В первые годы по всему водохранилищу в пищевом рационе леща летом преобладали хирономиды (35.8%), олигохеты (22.4%) и моллюски (16.6%). Осенью основной пищей были моллюски, олигохеты и растительность (Небольсина, 1962). Впоследствии (1962—1964) условия откорма леща стали значительно хуже. В 1964 г. основными компонентами в летней пище леща были моллюски (69.3%), хирономиды (26.1%) и зоопланктон, а с августа — ракообразные, олигохеты и частично хирономиды (Небольсина, 1965). Различен состав пищи у лещей, обитающих у левого и у правого берегов водохранилища.

Рост леща в Камском водохранилище, по данным А. А. Остроумова (1958), улучшился у всех возрастных групп и сохранялся на высоком уровне в течение ряда лет, следующих за периодом заполнения. Однако А. И. Букирев и Г. Ф. Костарев (1961) считают, что А. А. Остроумовым была допущена ошибка: по их мнению, лещ в Камском водохранилище не отличается по средним линейным размерам и весу от леща в р. Каме. По определениям В. И. Троицкой (1961), в течение первых лет жизни лещ растет так же, как он рос в Каме, и только после четвертого года приросты несколько увеличиваются. Выше, чем на других участках водохранилища, они в заливах Яйвинском и Чусовском. Различия в росте леща на отдельных участках водохранилища объясняются разным происхождением отдельных стад леща, составивших его популяцию после зарегулирования стока Камы.

В Камском водохранилище более интенсивно питаются лещи младших возрастных групп. Потребляют они в начале и в конце лета донных и придонных беспозвоночных, планктонных и зарослевых рачков и, реже,

личинки ручейников и поденок. Взрослый лещ (6+ и 7+) питается теми же организмами, но более крупными по размеру, зоопланктон потребляет реже (Грандильевская-Дексбах, 1961).

В Цимлянском водохранилище, по определениям ряда авторов, в первые годы резко увеличилась приросты длины и веса леща. Затем, с 1953 по 1958 г., темп роста его постепенно снижался, оставаясь все же относительно более высоким, чем в реке (Маркелова, 1958), и после этого временного снижения в 1963—1965 гг. вновь заметно повысился (Трифонов, 1967). Изменения роста леща четко согласуются с динамикой продукции бентоса. После вспыха в 1952 г. (год заполнения) биомасса бентоса стала снижаться. Это снижение прекратилось в 1958 г. после заселения водохранилища моллюском монодактной, быстро проникшим во все плесы (Мирошниченко, Коган, 1965; Мирошниченко, 1967). В первый год существования водохранилища осенью в питании сеголетков леща преобладали планктонные организмы, а у двухлеток — личинки хирономид (Гладких, 1954). В 1954 г. в связи с обеднением бентоса неполовозрелый лещ питался преимущественно зоопланктоном и только достигнув длины 23—25 см стал переходить на потребление хирономид (Лапицкая, 1958).

Более чем в полтора раза увеличился темп роста днепровского леща после сооружения Дубоссарского водохранилища (Бызгу и др., 1964). Состав пищи леща в этом водохранилище очень разнообразен. Питается он в равной мере планктонными и донными животными, преобладающими в гидрофауне на данном участке водохранилища и в настоящее время. Всего в содержимом кишечника леща обнаружено 49 животных и растительных форм и отсутствуют только моллюски (Ярошенко и др., 1960).

Густера, не будучи столь массовой рыбой, как лещ, все же была широко распространена в бассейне Верхней Волги. По темпу роста в реке она отставала от густеры в озерах Церо, Галичское и Ильмень (Кулемин, 1944). В. В. Васнецов (1950) считает, что темп роста густеры в Рыбинском водохранилище в первый год залития стал выше, чем был в реке. В. Э. Беккер (1958), изучавший темп роста густеры в более позднее время (1954 г.), оспаривает это мнение.

Пищей молодой густеры (1+—3+) в Верхней Волге служили личинки хирономид, ракообразные, личинки ручейников, водяные клещи, личинки поденок, высшие растения, водоросли, олигохеты, водяные клопы, жуки и воздушные насекомые (Кулемин, 1944).

В Рыбинском водохранилище в устьях рек и в речных плесах густера питается в настоящее время в основном моллюсками, которые составляют до 90% веса пищевого комка. В озерном плесе густера питается растительными остатками и зоопланктоном (Болдина, 1960). Л. К. Ильина (1960) отмечает резкое увеличение роста густеры в первый год заполнения Горьковского водохранилища и падение — в последующие. Так же как и у леща, наблюдается различие в росте на отдельных участках водохранилища в разные годы. Различия условий обитания на этих участках отразились на питании густеры (Болдина 1960). Для средних и старших возрастных групп в течение всего летнего периода 1956—1958 гг. основным кормом были моллюски *Viviparus*, *Sphaeriidae* и *Dreissena*, за исключением верхнего участка, где в большом количестве поедалась личинка реофильного ручейника *Hydropsyche ornatula*. В озерном плесе в связи с изменением проточности эта личинка быстро выпала из состава фауны дна, а до зарегулирования она играла здесь существенную роль в питании леща, стерляди и густеры (Гулько, 1955). В районе плотины даже у крупной густеры в содержимом кишечника преобладал зоопланктон (Гладких, 1965).

Темп роста густеры в первые годы заполнения Куйбышевского водохранилища резко возрос, а затем несколько снизился, но в целом по водохранилищу остался выше, чем был в Волге. Во всех участках водохранилища он примерно одинаков (Хузеева, 1960, 1964). По данным И. В. Егерева (1958а), сеголетки в первый год после зарегулирования стока питались в основном зоопланктоном и воздушными насекомыми. Планктонное питание в последующие годы сохранялось и у двухлеток густеры. С возрастом густера постепенно переходит на питание бентосом, главным образом моллюсками (дрейссеной). В предплотинном плесе мелкие рыбы (до 15—20 см) в 1958 и 1959 гг. питались планктонными водорослями, кладоцерами, хирономидами, макрофитами и бокоплавами. Моллюсков поедали более крупные рыбы. Состав пищи густеры из разных районов водохранилища отличается по соотношению компонентов (Егерева, 1960).

В условиях Волгоградского водохранилища в первые годы заполнения наблюдалось значительное повышение темпа роста густеры, но в верхнем участке оно началось только на второй год, так как в первый год здесь полностью сохранялись речные условия. В среднем и предплотинном плесах темп роста увеличился сразу. В верхнем участке рост густеры стал снижаться на четвертом, в нижних — на третьем году существования водохранилища (Роснко, 1965а). В летний период 1960 г. во всех трех зонах водохранилища интенсивность питания густеры была очень высокой. В верхней зоне она потребляла растительность, хирономид и других насекомых, в средней и нижней — исключительно моллюсков. Основным кормом густеры в осенний период по всему водохранилищу были моллюски, и лишь в верховьях — еще хирономиды и личинки ручейников (Небольсина, 1962). В 1964 г. по всему водохранилищу в русловой части основное место в питании густеры занимала дрейссена (56—85 % веса пищевого комка), а в прибрежье — главным образом гаммариды, хирономиды, зоопланктон и, частично, моллюски (Небольсина, 1965).

В Цимлянском водохранилище молодь густеры растет не менее интенсивно, чем в Северном Каспии, и гораздо быстрее, чем в Средней Волге. Густера на первом году жизни потребляет планктон и бентос, а на втором и третьем переходит на питание только бентосом (Гладких, 1954; Гинзбург, 1958).

Ерш, несмотря на то что не является промысловым объектом, имеет большое значение в жизни большинства водосмов вследствие своей высокой численности. Ершом питаются многие хищники, а сам он в массе потребляет беспозвоночных, составляющих основу пищи ценных бентофагов. К сожалению, для большинства водохранилищ биология этого очень важного компонента ихтиофауны слабо изучена. Из работы З. С. Подаруевой (1960) известно, что в Рыбинском водохранилище ерш и лещ питаются в большинстве случаев одними и теми же формами донных беспозвоночных. Молодой ерш длиной менее 5—6 см в значительном количестве потребляет зоопланктон, затем переходит на питание личинками хирономид. Крупные самки ерша часто питаются икрой, личинками и молодь ценных рыб.

В Горьковском водохранилище ерш очень интенсивно питается исключительно донными беспозвоночными.

Молодь ерша в первый год заполнения Куйбышевского водохранилища, особенно в его центральной части, питалась в основном зоопланктоном (Егерева, 1958а). В заливах взрослый ерш питался хирономидами, а в Волжском и Камском речных плесах наряду с хирономидами большое значение в его рационе имели амфиподы. Резких различий в питании по сезонам у ерша здесь не наблюдалось.

Плотва была широко распространена в бассейне Верхней Волги. Наиболее высокий темп роста у плотвы в мелководных озерах поймы

р. Мологи (Кулемин, 1944). В реках взрослая плотва питалась двусторчатками моллюсками и личинками хирономид (*Polypedium*, *Microchironomus*, *Glyptotendipes* и др.). В меньшем количестве потреблялись личинки ручейников, поденок, веснянок, имаго водяных насекомых, зарослевый зоопланктон и тубифициды. У плотвы, обитавшей в озерах, в питании преобладали высшие водные растения и питчатые водоросли, на втором месте стояли моллюски, за ними — хирономиды и прочие животные.

В Рыбинском водохранилище численность плотвы резко возросла в первые же 5—6 лет его существования. О. А. Ключарева (1951) по материалам 1950 г. делает заключение, что кормовые условия для плотвы в Рыбинском водохранилище неблагоприятны. Здесь у нее плохой темп роста и низкие показатели упитанности. Плотва в водохранилище в основном питается растительностью и в небольшом количестве потребляет фитобентос. Положение резко изменилось после того, как в 1952 г. началось бурное расселение дрейссены из Воляжского плеса водохранилища. Часть популяции плотвы (особенно старшие особи) быстро перешла на питание этим моллюском, причем резко возросли ее темп роста, упитанность и продолжительность жизни (Поддубный, 1966а).

В Горьковском водохранилище плотва наиболее многочисленна в озерной части. Условия ее обитания в этом районе гораздо лучше, чем в реке. Различия условий жизни определили и различия в темпе роста. В нижнем озеровидном участке плотва растет гораздо лучше, чем в верхних, сохранивших речные условия (Ильина, 1960; Кожесвииков, 1965). Плотва в Горьковском водохранилище в 1956—1958 гг. имела широкий спектр питания. У сеголеток в пище преобладали рачки и планктонные водоросли, у мелких двухлеток — бентос, а у более крупных двухлеток и особей старших возрастных групп — нитчатка и макрофиты (Гладких, 1965). В предплотинном участке плотва на мелководье и в русловой части водохранилища резко различается по темпу роста и составу пищи. Плотва мелководной части в летнее время питается исключительно водорослями, темп роста ее ниже, чем у рыб, населяющих более глубоководные участки, где они питаются животным планктоном и бентосом (Постнов, 1963). Несмотря на наличие в озерном плесе водохранилища дрейссены, чисто моллюсковая форма плотвы, отличающаяся резко ускоренным ростом, здесь еще не образовалась.

Рост плотвы на всех участках Куйбышевского водохранилища в 1956—1958 гг. был выше, чем в реке до постройки плотины. Однако начиная с 1958 г. интенсивность его резко снизилась. Т. И. Королева (1960а) высказывает предположение, что рост плотвы в сформировавшемся водохранилище будет очень близким к тому, какой был в Волге. Вместе с тем в целом по водохранилищу молодь плотвы растет лучше, чем в Средней Волге. Особенно это было заметно в 1960 и 1961 гг. (Чикова, 1966б).

Типичную плотву в Куйбышевском водохранилище заменяет речная морфа-серушка (*Rutilus rutilus fluviatilis* Jakowlev). В Средней Волге она обитала преимущественно в затонах и слаботочных пойменных водоемах, и численность ее была довольно высокой. Линейные приросты ее в 1956 г. превышали средние многолетние (Поддубный, 1959а). Характер питания молоди плотвы на различных участках водохранилища в первый год его заполнения был неодинаков. На Воляжском участке (район р. Сви-яги) молодь питалась синезелеными и диатомовыми водорослями, в Тетюшском плесе — кладоцерами, а в Черемшанском заливе — личинками хирономид (Егерева, 1958а).

За время существования Волгоградского водохранилища темп роста плотвы не оставался постоянным. В первых два года он значительно повысился по сравнению с ростом в реке. В последующие годы в результате ухудшения условий нагула несколько снизился, но все же был более

высоким, чем в Волге. Наиболее благоприятные условия нагула плотва находит в среднем и предплотинном участках водоема. В мелководной островной зоне водохранилища обитает тугорослая форма плотвы, а на пойме — быстрорастущая. По темпу роста эта плотва приближается к полупроходным формам — каспийской вобле и азовской тарани (Росенко, 1965б). Состав пищи быстрорастущей плотвы также изменяется по годам, участкам и в течение нагульного сезона, но основным кормовым объектом все время остается дрейссена, и только в неблагоприятные годы потребляются растительность и даже частицы грунта (Небольсина, 1962, 1965).

В пище плотвы Дубоссарского водохранилища обнаружены 46 форм различных организмов, куда входят многие представители зоопланктона и донной фауны. Из зоопланктонных организмов наибольшее значение имеют веслоногие и ветвистоусые рачки, а из донных животных — дрейссена и личинки хирономид. Обычная пища плотвы — олигохеты, моллюски, мизиды, личинки ручейников и короткоусых двукрылых насекомых.

В результате высокой обеспеченности пищей донская плотва после создания Цимлянского водохранилища дала исключительно высокие приросты во всех возрастных группах (Дрягин и др., 1954). Впоследствии в водохранилище она росла так же хорошо, как и в первый год. Молодь плотвы росла быстрее, чем в Рыбинском водохранилище, и не уступала вобле р. Волги и Каспия (Гинзбург, 1958). В июле сеголетки плотвы питались планктонными ракообразными, личинками хирономид и, частично, растительностью. В августе в их пищевом комке обнаружены водоросли и дрейссена. В июле двухлетняя и трехлетняя плотва питалась исключительно донными организмами, а в сентябре в ее рационе преобладала растительная пища и дрейссена (Гладких, 1954). На ранних стадиях личинки и молодь питаются босминой, мелкими личинками хирономид, колесовиками и молодью циклопов. По мере роста молоди в ее рационе увеличивается доля зоопланктона и водорослей (Ляпицкая, 1958).

**С и н е ц.** Рост в первые годы существования Рыбинского водохранилища значительно улучшился (Васильев, 1955а). Синец в водохранилище питается в основном рачковым планктоном, преобладают в рационе *Daphnia longispina* и *Bosmina coregoni*. В настоящее время темп роста синца несколько снизился, но все еще остается более высоким, чем в реках (Хашем, 1968). В какой-то мере у синца изменился и состав пищи. Ю. Г. Юровицкий (1962), использовавший материалы 1954 г., в пище синца отмечает только рачковый планктон. С. П. Половковой (1968), проводившей наблюдения в 1965 г., для особей из осенних уловов указывается значительное количество в пищевом комке планктонных водорослей, а также придонного зоопланктона *Alona*, совершенно не встречавшегося ранее в списке пищевых объектов синца. Данных о темпе роста и характере питания синца в реке до создания водохранилища нет, так как этот вид здесь был малочислен. По целому ряду косвенных показателей (хороший рост, высокая упитанность и жирность, а также высокая численность) можно с уверенностью сказать, что обеспеченность пищей синца в Рыбинском водохранилище высокая и не ниже, чем была в реке.

В Горьковском водохранилище темп роста синца также заметно увеличился (Кожевников, 1965). Питается он здесь, как и в Рыбинском водохранилище, руководящими формами зоопланктона. В Куйбышевском, Волгоградском и Цимлянском водохранилищах синец растет лучше, чем в реке. Линейные и весовые приросты его постоянно выше на озерных участках (Егерев, 1958б; Егерев и Махотин, 1960; Чикова, 1966б; Шпилевская, 1967). Обитающие здесь особи синца, видимо, не совершали миграций в другие плесы водохранилищ и образовали местные группы-

ровки. Основной пищей рыбам служат массовые планктонные формы. В связи с сезонной динамикой численности этих форм меняются и спектры питания (Коган, 1958; Шпилевская, 1965). В рационе синца Цимлянского водохранилища в отдельные годы существенная роль принадлежит личинкам хирономид, детриту и планктонным водорослям (Коган, 1958).

**Чехонь** до постройки плотины Рыбинской ГЭС ловилась в Волге, Шексне и Мологе. Наилучший темп роста был у моложской чехони (Кулемин, 1944). После образования водохранилища темп весового роста чехони повысился и она стала более упитанной (Поддубный, 1958б). В Рыбинском водохранилище чехонь растет значительно лучше, чем в озерах Белое и Ильмень. Приросты длины и веса здесь у нее такие же, как в Куйбышевском и Угличском водохранилищах, но ниже, чем в Горьковском. В водохранилище увеличилась продолжительность жизни особей. До зарегулирования стока в названных выше реках предельный возраст чехони в уловах был 8 лет, а в настоящее время обычны особи в возрасте 11—13 лет весом до 4.5 кг. Самцы чехони растут медленнее и менее упитаны, чем одновозрастные самки.

До создания водохранилища взрослая чехонь в рр. Волге и Мологе питалась в основном мелкой рыбой, воздушными и водными насекомыми. В пище чехони совершенно отсутствовали моллюски, черви и личинки хирономид. Местами ее обитания во время нагула были участки реки с быстрым течением и песчаным или каменистым грунтом.

В Рыбинском водохранилище молодь чехони питается зоопланктоном, имаго и куколками хирономид. Взрослые особи в мае поедают преимущественно насекомых и рыбу, в июне резко возрастает роль зоопланктона, в июле значение насекомых и зоопланктона снижается и чехонь почти целиком переходит на хищничество. В августе и сентябре потребление рыбы остается высоким (88—89%), а в октябре чехонь перестает питаться. В кишечниках чехони обнаружены снеток, синец, чехонь, плотва, судак, онуль и ерш (Иванова, 1966).

Условия питания и роста чехони в Горьковском водохранилище удовлетворительны, но высокой численности она здесь не достигла. В первые годы существования водохранилища молодь чехони (сеголетки и двухлетки) питалась в основном воздушными насекомыми и лишь в небольшом объеме — зоопланктоном. Крупная чехонь в речной части водохранилища потребляет воздушных насекомых, их куколки и рыбу, а в озерной части — почти исключительно рыбу (Гладких, 1965).

В Куйбышевском водохранилище показатели роста чехони значительно выше, чем были в речных условиях (Королева, 1960б). В Волге чехонь питалась в основном воздушными насекомыми (Аристовская, 1935). В пище водохранилищной чехони у молодых особей преобладают зоопланктон, воздушные насекомые и амфиподы. Хищничество начинается при длине тела 14 см, а при длине 20—25 см чехонь питается исключительно рыбой (Егерева, 1964).

В Цимлянском водохранилище чехонь растет лучше, чем в Аральском море и рр. Волге и Урале (Гинзбург, 1958). В первые годы чехонь здесь потребляла смешанную пищу (водные цветковые растения и их семена, босмина, воздушные насекомые и личинки водных насекомых), позднее она полностью перешла на планктон (Гинзбург, 1958; Лапицкая, 1958).

В Дубоссарском водохранилище в спектр питания чехони входят 15 форм, из них основное значение имеют веслоногие и ветвистоусые рачки, личинки и куколки хирономид. Потребляется также молодь карповых рыб (Ярошенко и др., 1960).

**Судак.** Среди молодежи Рыбинского водохранилища в конце июня выделяются две группы: одна рано переходит на рыбное питание, другая до глубокой осени питается рачковым планктоном. Первая группа особей



питаются сеголетками окуня, плотвы и собственной молодь, вторая — крупными рачками *Daphnia longispina*, *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* (Романова, 1957, 1958). Быстрорастущие хищники к осени обгоняют в росте планктофагов почти в два раза (Вовк и Моисеев, 1958). На втором году жизни вся молодь судака полностью переходит на рыбное питание, в основном молодь окуня, ерша и снетка (Романова, 1955). Наиболее интенсивно питается судак весной (конец марта—май) и во второй половине лета (август—октябрь).

Темп роста судака в значительной степени зависит от уровня режима водоема, так как им определяется биомасса зоопланктона и урожайность кормовой молоди. По данным В. В. Барсукова (1959), поколения судака 1941—1945 гг. имели одинаковый высокий темп роста. В дальнейшем началось его снижение, и поколения 1946—1954 гг. росли значительно хуже, чем предыдущие. Снижение темпа роста у поколений судака 1946—1954 гг. В. В. Барсуков объясняет временным ухудшением условий питания при увеличении численности популяции после появления высокоурожайного поколения 1946 г. Более поздние исследования позволили установить, что это снижение более правильно объяснять общим падением обеспеченности пищей хищных рыб в связи с резкими изменениями условий (Мордухай-Болтовской, 1965; Поддубный и Ильина, 1965).

Численность судака в Горьковском водохранилище мала. Несмотря на ограничения вылова, она не увеличивается. В первые годы после заполнения водохранилища темп роста судака несколько возрос в старших возрастных группах. Молодь судака росла хуже, чем в Рыбинском водохранилище (Кожевников, 1965). Питался судак вначале более разнообразной пищей, в значительном количестве поедая молодь леща и собственных сеголетков. Позднее основной его пищей стали окунь, ерш и язь (Иванова, 1965). В водохранилище в эти годы, по данным А. П. Гладких (1965), молодь судака размером 2—3 см питалась планктоном, 3—4 см — планктоном, бентосом и воздушными насекомыми, 4.5—6 см — в основном планктоном и молодь других видов рыб.

Молодь судака в первый год существования Куйбышевского водохранилища росла медленнее, чем в реке до зарегулирования ее стока. Особенно снизился ее рост во второй половине лета (Васянин, 1958; Поддубный, 1959а). Снижение темпа роста сеголетков в 1958 и 1959 гг. было более значительным в приплотинном плесе. В 1960 г. рост молоди судака улучшился, в 1961 снизился (Шаронов, 1963б), а к 1963 г. снова улучшился (Яшанин, 1968). В результате этих исследований было установлено, что темп роста молоди судака падает в годы быстрого роста молоди жертв. У рыб старшего возраста темп роста в водохранилище в первые два года был такой же, как в реке (Лукин, 1958а). Но уже в 1958—1959 гг. он стал лучше, чем в Волге (Лукин, 1960б). По данным И. В. Шаронова (1963б), для всех поколений судака в водохранилище в настоящее время характерен более высокий темп роста у особей старше трехлетнего возраста.

Молодь судака в 1956 г. в течение всего лета питалась планктонными ракообразными и не могла перейти на свойственное ей рыбное питание, так как молодь кормовых видов в создавшихся благоприятных условиях имела хороший рост и быстро стала недоступной для мелких хищников (Егерева, 1958а). В первые годы (1956—1959) более крупные судаки питались как непромысловыми, так и ценными видами рыб. Количество ценных видов составляло 17.6—33.5% (лещ и собственная молодь). Из непромысловых видов в эти годы в пище судака преобладали плотва и ерш. В 1960—1961 гг. основными кормовыми объектами становятся малоценные рыбы: окунь, плотва и укляя (Иванова, 1965). В зависимости от состава ихтиофауны и численности кормовых видов пища судака меняется

по отдельным участкам. Кроме того, наблюдаются и сезонные изменения (Шаронов, 1963б; Иванова, 1965).

В Цимлянском водохранилище в первый год его заполнения (1952) рост молоди судака в середине лета стал замедляться, а к концу лета приостановился совсем. В последующие годы (1953—1954) он не улучшился и оставался более низким, чем в реке. Наблюдаются колебания интенсивности роста по отдельным годам и районам водохранилища. Более высокий рост молоди был в Потемкинском и Чирском плесах. В целом же интенсивность роста молоди судака гораздо ниже, чем в дельте Волги (Гинзбург, 1958). Цимлянский судак превосходит в линейном и весовом росте судаков Верхней Волги, Верхней и Нижней Камы, но уступает особям из дельты Дона, Кубани и оз. Ильмень (Тюняков, 1967). Замедление роста судака в водохранилище обусловлено особенностями его питания. Личиночные стадии были обеспечены пищей, и их начальный рост достаточно высок. В дальнейшем, при переходе на питание более крупными формами планктона, молодь судака испытывала недостаток в корме, так как высших ракообразных в первые годы существования водохранилища было мало. Молодь же других видов, имеющих близкие сроки икрометания, к моменту перехода молоди судака на хищное питание вырастала настолько, что по своим размерам становилась недоступной хищнику (Гинзбург, 1958). Крупный судак в значительной степени питается молодью ценных промысловых рыб (лещ, синец, судак), а мелкий поедает в основном малоценных (Тюняков, 1967). После акклиматизации в водохранилище мизид (Иоффе, 1963; Мирошниченко, 1967), служащих важным элементом питания молоди судака на этапе перехода к хищничеству (Мордухай-Болтовской, 1963), численность отстающих в росте сеголетков уменьшилась.

Образование Дубоссарского водохранилища положительно сказалось на росте днепровского судака. Молодь его в настоящее время растет лучше, чем в Веселовском (Сыроватский, 1941) и Цимлянском (Гинзбург, 1958) водохранилищах и уступает в этом отношении лишь кубанскому судаку. Увеличение темпа роста судака в этом водохранилище объясняется лучшими условиями питания. В Дубоссарском водохранилище не наблюдается гибели молоди судака при переходе на рыбное питание, как в ряде уже рассмотренных водохранилищ (Бызгу и др., 1964). Молодь судака потребляет разнообразную пищу. В пищевом комке ее зоопланктон составляет 51.6, хирономиды — 8.5, а рыба — 20.2%. Основой пищи взрослого судака являются ерш, пескарь, уклей, бычки, окунь и собственная молодь (Ярошенко и др., 1960).

Щука а. По данным И. Е. Пермитина (1959), после зарегулирования стока рр. Волги, Шексны и Мологи и создания верхневолжских водохранилищ молодая щука росла несколько лучше, чем в Верхней Волге. Это утверждение несколько отличается от мнения В. В. Васнецова (1950), который считает, что в первый год существования водохранилища рост щуки в нем ничем не отличался от роста речной. И. Е. Пермитин отмечает также, что для щуки верхневолжских водохранилищ характерна большая амплитуда колебаний длины и веса одновозрастных особей. Наибольший вес тела может в три и даже в четыре раза отличаться от наименьшего. Основную массу пищи щуки в Рыбинском водохранилище составляет рыба. Наибольшее значение как объекты питания имеют плотва, окунь, ерш и снеток. Значение этих видов колеблется в отдельные годы от 66.3 до 94.7% от общего количества потребляемой пищи. Наиболее разнообразно питание молоди щуки (сеголетки и годовики длиной 60—200 мм). Она поедает личинок стрекоз и поденок, ракообразных, сеголетков окуня и плотвы.

В пищевой ассортимент более крупной неполовозрелой щуки входит только рыба, в основном непромысловые виды (89% от всего количества

заглоченной рыбы). В литорали щука этого возраста питается окунем, плотвой, ершом и молодькой леща (14%), а в сублиторали — снетком и ершом. В питании взрослой щуки на мелководьях преобладают окунь и ерш, а на более глубоких участках — окунь, плотва и ерш (Иванова, 1965). Данных о темпе роста щуки в Верхней Волге до зарегулирования нет.

В Горьковском водохранилище в первые годы рост щуки был выше, чем в реке, примерно в полтора раза. В дальнейшем он стал заметно снижаться (Кожевников, 1965). В нижнем участке щука росла лучше, чем в верхних, и по своим показателям была сходна со щукой Куйбышевского водохранилища. В настоящее время обеспеченность пищей щуки в Горьковском водохранилище низка. Пищевой спектр ее включает только два основных вида жертв — плотву и окуня. Малая численность кормовых объектов вынуждает щуку питаться более крупными рыбами (Иванова, 1965).

В Куйбышевском водохранилище темп роста щуки улучшился только в младших возрастных группах сеголетков и двухлеток (Лутко, 1960). Наиболее высоким темп роста был у щуки в заливах, хуже она росла в речных плесах. В первый год заполнения водохранилища (1956) в пище щуки большое значение имели ценные виды рыб: судак (46.8%), лещ (6.6%), жерех (4.4%), язь (4.4%), сазан (2.2%). В 1957 г. пищу щуки уже составляли малоценные виды рыб (92.9%), из которых половина приходилась на окуня. В 1958—1959 гг. в Волго-Камском плесе основным кормовым объектом была плотва (60%), а в заливах — окунь (56%). В 1960—1961 гг. в пище неполовозрелой щуки, обитавшей в речных плесах, возросла роль уклей (Лутко, 1964).

Условия питания и роста щуки в Цимлянском водохранилище также неодинаковы на разных экологических участках (Доманевский, 1958, 1959, 1964) и меняются по мере формирования водоема. Закономерности хода приспособления популяции к этим условиям аналогичны описанным для других водохранилищ.

**О к у н ь.** Темп роста в Рыбинском водохранилище, видимо, не изменился по сравнению с речным (Васнецов, 1950), но он выше, чем в выпележащих Угличском и Иваньковском водохранилищах (Шентякова, 1959).

Основу пищи сеголетков окуня, обитающих в открытых участках, составляют планктонные формы беспозвоночных, а в прибрежных районах, помимо зоопланктона, значительное место занимают личинки хирономид. Неполовозрелый окунь, независимо от мест обитания, в основном питается собственной молодькой. Только в прибрежье, кроме этого, он поедает ерша, плотву и снетка (Иванова, 1965). У Рыбинского окуня с первых дней жизни четко проявляется разнокачественность в отношении питания, роста и поведения (Ильина, 1969).

Темп роста окуня в Горьковском водохранилище выше, чем был в реке до ее зарегулирования, и замедления его не наблюдается (Кожевников, 1965). Сеголетки окуня питаются в основном планктонными ракообразными, меньше — личинками хирономид. По мере роста в спектре питания увеличивается доля донных организмов, которые при достижении окунем длины тела 10—13 мм постепенно замещаются рыбой.

В годы наполнения Цимлянского водохранилища рост сеголетков окуня был разным в различных участках. В верхнем речном плесе у сеголетков окуня рост был замедлен, в остальных плесах, наоборот, они росли очень интенсивно. В каждом участке индивидуальные колебания роста были значительны. В целом для водоема в 1952 г. особи имели исключительно большие весовые приросты (Дрягин и др., 1954). В последующие годы (1953—1955) темп роста молоди окуня снизился. В Цимлянском водохранилище окунь рос медленнее, чем в дельте Волги (Гинзбург, 1958).

В летнее время молодь окуня питалась бентосом (преобладали личинки хирономид) и зоопланктоном (*Moina*, *Eurycerus*, *Sida* и др.). В сентябре зоопланктон в пище сеголетков окуня отсутствовал. Более крупная молодь перешла к хищному образу жизни, а мелкая продолжала питаться бентосом (Гладких, 1954). В 1954 г. окунь размером до 25 мм питался исключительно планктоном, а более крупная молодь (от 25 до 100 мм) потребляла смешанную пищу, состоящую из планктона и бентоса (Гинзбург, 1958).

В Дубоссарском водохранилище численность окуня быстро возрастает. В пищу его встречаются 36 видов растений и животных. Из рыб он поедает пескаря, бычков, горчака, ерша, а также молодь окуня, судака и некоторых карповых (Ярошенко и др., 1960).

Н а л и м в Рыбинском водохранилище имеет высокий темп роста, уступая только популяции Обь-Иртышского бассейна и озерно-речной форме Онежского озера (Сергеев, 1959). В Рыбинском водохранилище налим переходит на рыбное питание уже на первом году жизни. По данным Е. С. Задульской (1960), в 1949—1950 гг. годовики питались исключительно рыбой. В настоящее время беспозвоночные составляют 20% пищи годовиков, остальную часть составляет рыба. М. Н. Иванова (1965), сравнивая данные Г. П. Романовой (1955) за 1953 г. со своими за 1960—1963 гг., приходит к выводу, что за истекшие 10 лет состав пищи налима не изменился. В 1953 г. окунь, ерш, снеток и плотва составляли 96.3% всей пищи налима, в 1962 г. — 98.4%. Как в первом, так и во втором случае преобладали окунь и ерш (90.2 и 90.6%). Сезонные изменения размерного состава жертвы у налима выражены слабо, в пище встречается в течение всего пагульного периода только молодь. Преобладание того или иного вида определяется местом обитания жертвы и сезонным ее перераспределением.

Г. П. Кожевников (1965) считает, что условия существования налима в Горьковском водохранилище стали лучше, чем были в Волге до зарегулирования. Численность вида начала возрастать, а темп роста повысился. По последним данным (Гордеев, 1968), уловы налима падают, что (как и для щуки) объясняется ухудшением условий обитания. В первый год в пищу молоди и неполовозрелого налима преобладали донные беспозвоночные. Более крупные особи питались мелким ершом, плотвой, пескарем, судаком и жерехом. С уменьшением в последующие годы плотности донного населения состав пищи налима изменился. Уже в 1958 г. личинки хирономид исчезли из рациона. В августе 1958 и 1959 гг. налим питался только рыбой: взрослым ершом (60%), молодью плотвы и судака (Иванова, 1965).

Численность налима в Куйбышевском водохранилище была низка, но выше, чем в реке до зарегулирования. Средняя Волга является южной границей ареала этого холодолюбивого вида. Ю. М. Махотин (1960) на основании своих наблюдений приходит к выводу, что налим в водохранилище растет гораздо быстрее, чем он рос в Волге и даже в Каме. Особенно хорошо стал расти налим в возрасте старше трех лет. Рыбы до трехлетнего возраста питаются преимущественно донными беспозвоночными, а начиная с пяти лет и старше — хищничают. Переход от одного типа питания к другому происходит в четырехлетнем возрасте (Махотин, 1964). Основные жертвы налима — ерш, плотва и укляя (Иванова, 1965).

Таким образом, условия питания и роста разных видов рыб сильно различаются в различных равнинных водохранилищах, очень динамичны и зависят не только от типа водоема, но и от его возраста — этапа формирования. Для всех водохранилищ характерно резкое улучшение условий питания большинства видов рыб в годы заполнения. Этот период исключителен и в дальнейшей истории водохранилища не повторяется. Второй этап формирования отличается прежде всего снижением численности донной фауны беспозвоночных — илоедов и детритофагов (Мордухай-Бол-

товской, 1963) при высокой численности моллюсков-фильтраторов (Ляхов, 1965). По-прежнему обилен в водохранилище и зоопланктон. Среди молоди рыб, служащей пищей хищникам, начинают преобладать по численности или очень эврибионтные обитатели литорали (плотва, окунь), или не связанные с прибрежной зоной пелагические и батипелагические виды (ерш, снеток, укляя, тюлька). Большинство водохранилищ, как уже говорилось, еще продолжает находиться на втором этапе формирования, когда наиболее высокую обеспеченность пищей имеют планктофаги, моллюскоеды и пелагические хищники. Менее обеспечены пищей типичные бентофаги, фитофаги, а в русловых водохранилищах и хищники-засадчики литорали.

В большинстве водохранилищ перемещения рыб в поисках пищи ограничены и местные различия в составе пищи и росте служат косвенным доказательством строгой локализации группировок питающихся особей. По специфике питания у большинства видов рыб выявляются с той или иной определенностью три основных типа группировок: 1) возрастные, объединяющие близковозрастных особей вида на данном этапе жизненного цикла, они занимают одну экологическую нишу, отличающуюся по условиям приема пищи и составу кормовых организмов от ниш, занимаемых группами особей другого возраста; 2) половые, объединяющие разно- или одновозрастных самцов или самок, часть нагульного сезона проводящих изолированно от особей противоположного пола и использующих в пищу население определенных биотопов; 3) смешанные группы, состоящие из рыб разного пола и возраста, в течение одного или нескольких нагульных периодов населяющих одну экологическую нишу.

Возрастные пищевые группы достаточно четко и разнообразно представлены у молоди многих видов рыб. Таковы прибрежные сеголетки плотвы, окуня, леща и других рыб, большую часть лета обитающие среди зарослей водной растительности и питающиеся здесь зоопланктоном, а также молодь, выходящая на нагул в сублитораль и потребляющая здесь придонный зоопланктон и мелких личинок хирономид. Это молодь чехони, питающаяся почти исключительно воздушными насекомыми, и чехонь, поедающая только зоопланктон. Сюда же относятся молодь судака и снетка — чистые планктофаги и их годовики и двухгодовики — типичные хищники. Это, наконец, 3—5-летние лещи, большую часть года в течение нескольких лет подряд обитающие в сублиторали и питающиеся здесь мелкими хирономидами и планктоном (Житенева, 19626).

Несколько реже встречаются и менее длительное время существуют половые пищевые группы, например, скопления самцов окуня в возрасте 2—5 лет в литорали водохранилища, тогда как самки этого вида обитают в сублиторали водоема, далеко уходя от берега (Шентякова, 1959). Образуются половые группы в период размножения в результате одновременного подхода и ухода самок и самцов. У плотвы самцы длительное время обитают после икрометания на нерестилищах, где ими интенсивно питается щука (Иванова, 1965), а самки (особенно крупные моллюскоядные) быстро уходят в сублитораль (Поддубный, 1966а). В результате меньшей продолжительности жизни самцов у целого ряда рыб группировки старшевозрастных особей представлены почти исключительно самками (Поддубный, 19596).

Смешанные внутрипопуляционные пищевые группировки, включающие особей вида разного пола и возраста, образуются на характерных экологических участках водоема, комплекс стаций на которых отличается от соседних обилием и составом кормовой фауны, глубиной ее обитания и условиями поиска пищи (Арнольди и Фортунатова, 1937). К числу разных группировок смешанного типа следует отнести, например, лещей, нагуливающих у правого и левого берега в Волгоградском водохра-

нилище (Небольсина, 1965), синцов — пелагического и батипелагического (Юровицкий, 1959; Половкова, 1968), щуку — прибрежного зарослевого засадчика, питающуюся в основном плотвой и окунем (Иванова, 1965), и щуку открытых плесов, обитающую на склонах углублений дна озерного плеса водохранилища и питающуюся здесь снетком, уклейей, тюлькой, т. е. ведущую батипелагический и даже пелагический образ жизни.

К сожалению, изучению пищевых и других экологических группировок рыб до настоящего времени уделялось недостаточно внимания, поэтому придется ограничиться приведенными примерами. Пищевые группы, осваивающие определенный комплекс нагульных стаций, позволяют наиболее полно реализовать возможные кормовые ресурсы водоема.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ РЫБ

Распределение рыб в каждом сезоне года зависит от суммы абиотических и биотических факторов. Изменения в распределении возникают после цикла массовых перемещений особей, стимулом для которых служит комплекс изменений среды, вызывающий при определенном физиологическом состоянии рыбы повышение ее активности (Васнецов, 1939, 1944).

Начало нерестовых перемещений регулирует гормональная деятельность организма рыбы, отвечающая определенному состоянию ее половых продуктов и совпадающая по времени с периодом резких изменений факторов среды (повышение или понижение температуры, освещенности и проточности воды) на местах зимнего или летнего (для генеративно-холодно-водных рыб) переживания (Гербильский, 1947, 1957а, 1957б, 1958, 1962; Гаранникова, 1957, 1964, 1965, 1967).

Нагульные перемещения определяются потребностью повышенного энергообмена, стимулируемого более высокими, но определенными для каждого вида температурой и освещенностью. Предзимовальные перемещения стимулируются теми же двумя физическими факторами (температура и освещенность), приобретающими сигнальное значение при достижении рыбой определенного состояния упитанности и жирности.

Распределены рыбы в водохранилищах так же неравномерно, как и в естественных водоемах, что определяется пятнистостью распределения стадий, обладающих комплексом условий, необходимых для отправления их жизненных функций. Участки с повышенной и относительно стабильной плотностью рыбного населения чередуются с резко обедненными районами. Крайние варианты имеют между собой серию переходов. В отличие от естественных, давно существующих водоемов водохранилища, особенно на первых этапах формирования, отличаются большей динамичностью условий на всех без исключения стадиях. Поэтому распределение рыб необходимо рассматривать в динамике, отдельно, по основным этапам периода формирования режима и населения нового водоема.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ

## ГОЛОВНОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ КАСКАДА

Схема сезонного распределения рыб в головном Ивановском водохранилище Волжского каскада сравнительно проста и может служить эталоном для некоторых других водохранилищ и их отдельных участков, сходных по сумме гидрофизических условий с рассматриваемым. Ивановское водохранилище — мелководный водоем с близким к постоянному уровню в период открытой воды, глубоким его падением в зимне-весеннее время и средним по величине водообменом (8.6 объемов в год). Площади с глубинами до 2 м составляют в нем 43%, а до 5 м — 78.3% всей площади водохранилища. Величина зимней сработки уровня может достигать 5.5 м, так что более 3/4 дна водоема представляет собой зону временного затопления.

Лимнофильные рыбы имеют в избытке нерестовый субстрат (Экзерцев, 1963; Ильина, 1965), достаточно обеспечены пищей, как показывает темп их роста (Себенцов и др., 1953; Остроумов, 1959), но обитают в очень неблагоприятных условиях зимовки, так как при осенне-зимнем осушении водоема они вынуждены уходить с мелководий, бедных кислородом, в притоки и приплотинную зону (Денисов и Мейснер, 1961; Ильина и Поддубный, 1963).

В промысловых уловах на водохранилище постоянно встречаются 9—10 видов рыб (из 25 до затопления), но только 4 вида массовые — лещ, плотва, щука и окунь. Запасы окуня и плотвы в водоеме очень велики, осваиваются в основном спортивно-любительским ловом, который трудно поддается учету, но составляет по объему не менее 3—4 тыс. ц в год при промысловом вылове в 3—6 тыс. ц (Никаноров, Никанорова, 1968). Велика численность в водохранилище и непромысловых ерша и уклей (Себенцов и др., 1940). Очень ограничены запасы судака, и не дало эффекта вселение в водоем сазана, гибридов карпа с серебряным карасем, снетка и стерляди (Денисов и Мейснер, 1961). Малоценные виды рыб в водохранилище по численности резко преобладают над ценными.

По характеру распределения в водоеме четко дифференцируются две категории рыб, включающие примерно одинаковый набор видов, — зимующие в притоках и в нижнем (приплотинном) участке. Рассмотрим особенности циклов перемещений этих рыб на ряде примеров.

Основные нерестилища леща расположены в мелководном Шошинском плесе водохранилища, где воспроизводится большая часть популяции (рис. 18, А). Однако, кроме этой группы нерестилищ, места, пригодные для икрометания, в виде изолированных вкраплений обнаруживаются в каждом мелководном заливе и на других участках водоема. Мелкие нерестилища также эффективно используются лещом. Весной практически все особи популяции, независимо от того, зрелые они или нет, устремляются на эти нерестилища, где, помимо наличия субстрата, необходимого для икрометания, раньше, чем на глубине, и более обильно развивается кормовая база.



После окончания нереста часть производителей и большинство молоди остаются на мелководьях для нагула, но основная масса переходит на более глубокие прирусловые участки с большим количеством донных беспозвоночных (Фенюк, 1959) и в процессе нагула постепенно смещается по течению. Основные по плотности скопления леща в возрасте старше 2—3 лет обнаруживаются летом на среднем участке водохранилища от устья Верхневолжского речного плеса до устья р. Созь (рис. 18, Б). К осени в связи с частичным осушением и сильным зарастанием мелководий основная масса особей популяции сосредоточивается на прирусловой пойме и в старых руслах, а молодь концентрируется на границе зоны зарослей. Плотность скоплений леща резко возрастает в низовьях всех плесов и на значительной части прируслового участка Шошинского плеса (рис. 18, В). В начальный период зимовки распределение леща в целом очень походит на осеннее, за исключением одной важной детали. В это время четко обособляются мелкие зимовальные скопления в устьях, в среднем течении мелких притоков водохранилища и в Волжском плесе, а основная масса зимующей рыбы скапливается в узкой прирусловой полосе (рис. 18, Г).

Распределение леща в середине и конце зимы в значительной степени зависит от характера сработки уровня воды гидростанцией, которая в свою очередь определяет локализацию или тотальное распространение заморных вод (Трифенова, 1958). Поэтому при сравнительно малых объемах и глубинах водохранилища даже небольшие вариации в сроках увеличения стока воды через турбины в зимнее время резко влияют на поведение рыбы.

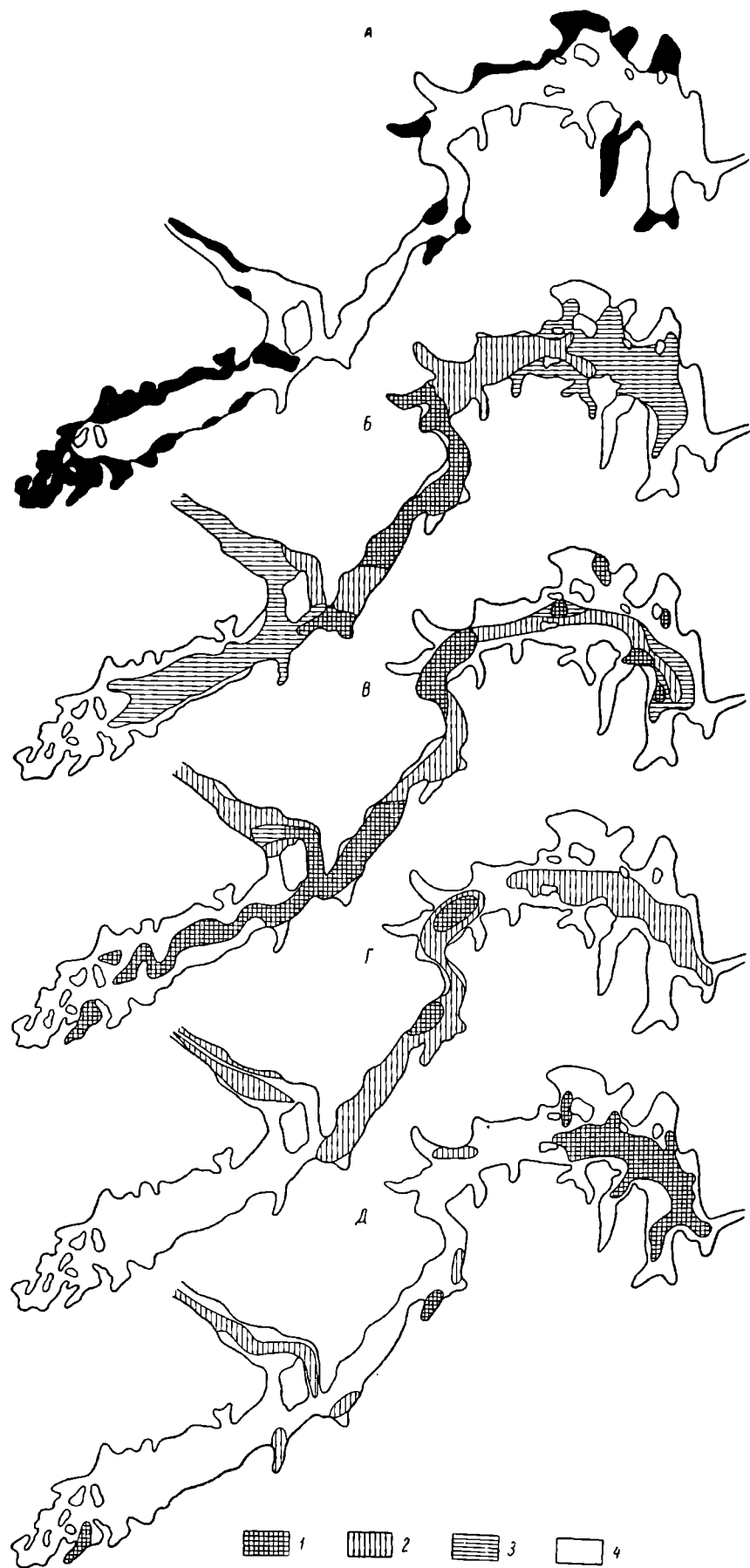
В годы, когда в течение всей зимы уровень снижается плавно и интенсивное его падение происходит только в последней декаде марта, т. е. перед самым началом поступления в водохранилище паводковых вод, заморы не бывает. Зимой в водохранилище зона прибрежных зарослей бывает частично осушена. В годы с подобным режимом зимовальные скопления сохраняются до весны почти на всех указанных выше (рис. 18, Г) участках или они лишь незначительно смещаются вниз по течению.

Неблагоприятные условия возникают при замерзании водохранилища до начала посленавигационной сработки уровня, при постоянном и более значительном падении его в течение зимы и ранних предпаводковых сбросах. Заморные явления вынуждают рыбу покидать места зимовки и в массе скатываться к плотине или мелкими группами подниматься выше по течению притоков (рис. 18, Д). Значительная часть особей при заморах погибает (Ильина и Поддубный, 1963) и сбрасывается в нижний бьеф.

Результаты работ по мечению леща и других рыб водохранилища, проводившиеся в последние годы, подтверждают справедливость обрисованной схемы распределения и позволяют говорить о существовании здесь множества мелких местных группировок вида, весной привязанных к отдельным нерестовым участкам, а летом обитающих на определенных местах нагула, большей частью вблизи нерестилищ, и имеющих также каждая свой район зимовки. Эти мелкие группировки четко выделяются на фоне крупных локальных стад, имеющих нерестилища в Шошинском плесе водохранилища. Они нагуливаются на старом русле Волги, значи-

Рис. 18. Распределение рыб в Ивановском водохранилище.

А — нерестилища фитофильных рыб; Б — летние места нагула леща; В — осенние места нагула леща; Г — места зимовки рыб в незаморный год; Д — места зимовки рыб в заморный год. 1 — максимальные, 2 — средние, 3 — низкие, 4 — случайные уловы



тельно ниже своих нерестилищ, где они появляются уже в начале лета, а зимуют в приплотинном плесе. Цикл перемещений особей мелких группировок очень ограничен, а крупные ведут себя как активные мигранты.

Распределение плотвы и окуня в значительной степени совпадает с описанным для мелких локальных группировок леща. После нереста особи этих видов большую часть лета обитают на мелководьях и в прирусловой пойме, зимуют в притоках. В годы сильного развития заморных явлений часть плотвы и окуня (преимущественно крупная рыба) совершает перемещения в приплотинный плес.

Щука ведет еще более оседлый образ жизни: даже в неблагоприятные годы массового зимнего ската ее вниз не наблюдается; видимо, с повышенной гибелью молоди и взрослых особей в условиях дефицита кислорода связана сравнительно малая численность этого вида в водохранилище.

Судак в Иваньковском водохранилище малочислен. Для нагула он использует средний и нижний плесы, а в зимнее время при ухудшении газового режима, так же как и другие рыбы, уходит в предплотинную зону. Шошинский плес водохранилища судаком практически не заселен.

Описанные схемы распределения рыб, основанные на материалах исследований 50-х годов, характерны для второго этапа формирования этого самого старого из волжских водохранилищ. В ближайшие годы следует ожидать некоторых изменений в условиях обитания особей крупных локальных стад леща, популяций судака и ряда других рыб, посещающих или постоянно живущих в среднем и нижнем участках водохранилища в связи со сбросом сюда подогретых вод Конаковской ГЭС. Не имея пока возможности оценить весь комплекс предстоящих изменений, мы можем, однако, отметить, что образование значительной по площади полыньи в районе зимовальных скоплений ушедшей от замора рыбы и более высокое содержание кислорода в потоке теплых вод (Курдина, 1969) должны сократить объем гибели от удушья молоди и взрослых рыб.

#### ВОДОХРАНИЛИЩА ОЗЕРНОГО ТИПА

Из водоемов этой категории лучше других изучено Рыбинское водохранилище. Рыбное население формировалось здесь на основе исходной местной фауны залитых водоемов и мигрантов из вышележащих озер и притоков. На участке Волги до зарегулирования стока в 1941 г. А. А. Кулемин (1944) зарегистрированы 29 видов рыб. Из них встречались редко и не имели промыслового значения 11 видов (осетр, белорыбица, синец, берш, линь, карась золотой, карась серебряный, сазан, пескарь, подкаменщик и голец), 6 видов встречались постоянно, но не использовались промыслом (уклея, жерех, голавль, сом, ерш, налим) и 12 видов (стерлядь, лещ, белоглазка, густера, плотва, чехонь, елец, язь, подуст, щука, окунь и судак) отлавливались в промысловых количествах.

В настоящее время наибольшую численность из промысловых рыб водохранилища имеют 7 видов (лещ, синец, плотва, судак, налим, окунь, снеток), а из малоценных — ерш. Среднюю численность имеют популяции щуки, густеры, язья, чехони, уклей, ряпушки. За исключением снетка и ряпушки, это виды местных водоемов.

Лещ имел промысловое значение в рр. Мологе, Шексне и Волге до образования Рыбинского водохранилища, составляя до 40% в уловах (Кулемин, 1944). Формирование стад леща в водохранилище началось сразу после зарегулирования стока рек. Первые урожайные поколения

появились в 1942 и 1946 гг. (Васильев, 1955б; Остроумов, 1957). К 1947 г. в этом водоеме уже имелась довольно многочисленная популяция леща и вылов его составил 4.4 тыс. ц, или 17.6% от общего вылова всех видов. Характерной особенностью распределения взрослых особей вида была приуроченность их основных скоплений к средним и эстуарным участкам речных плесов (рис. 19, А). Наибольшие уловы давали прирусловая пойма и русла. Однако значительные скопления образовывались летом и в прибрежной полосе, где рыбу отлавливали неводами. Озерная часть водохранилища лещом практически заселена не была, что объясняется прежде всего исключительной бедностью здесь донного кормового населения (Овчинников, 1950). Имели, видимо, значение также недостаточная для активного расселения численность группировок (Антипова, 1961б), наличие в озерной части труднопроходимых преград из массивов затопленного леса, большая подверженность волнению. Все это определило четкую пространственную обособленность группировок особей разных плесов. По величине занятого ареала самой крупной была группировка леща северного Шекснинского плеса, а наибольшую плотность имела южная волжская группировка.

В 1953—1955 гг. после пополнения взрослой части популяции особями урожайного поколения 1946 г. общая картина распределения леща в водохранилище резко изменилась (рис. 19, Б). Образовались значительные по площади скопления в озерном плесе водохранилища, расположившиеся вдоль старых русел рек в местах с развитой поймой или там, где старые русла имели изгибы и принимали притоки. По сравнению с 1947 г. ареал популяции леща увеличился почти в два раза.

Специфика распределения молоди леща в 1953—1954 гг. (рис. 19, В) указывает на ее происхождение как из речных плесов, так и из прибрежий озерной части водохранилища. Наибольшее обилие молоди наблюдалось в южной части водоема.

Распределение леща в 1965—1967 гг., т. е. через 10—12 лет после предыдущего обследования, указывает на еще большее расширение ареала популяции (рис. 19, Г) и освоение ею всех стаций илонакопления озерного плеса, в том числе и удаленных от старых русел крупных рек. Одновременно происходит уменьшение ареалов скоплений, отличавшихся ранее повышенной плотностью особей и увеличение мелких скоплений. Резкие изменения в количестве и качестве перестилищ фитофильных рыб привели к сокращению численности целого ряда местных группировок леща, начавших формироваться в собственно озерной части водохранилища вдоль западного и восточного побережий. Полностью исчезли локальные стада леща, приуроченные ранее к ряду участков южного побережья.

Распределение ранней молоди леща в 1967—1968 гг. показывает, что размножение этого вида происходит только на хорошо защищенных участках заливов и в устьях впадающих в водохранилище рек. Наибольшее значение для воспроизводства популяции имеют средние части прибрежий Моложского, Шекснинского и Волжского плесов. Молодь леща, особенно в первый год жизни, оказывается строго локализованной в районе перестилищ и в открытый плес водохранилища в том количестве, как в 1953—1954 гг., уже не выходит.

Динамика промысловых уловов леща отражает изменение численности популяции вида в водохранилище. Как абсолютный, так и относительный вылов этого вида бурно возрастал до конца 50-х годов за счет поступающего пополнения урожайных лет, обеспеченных условиями размножения. Затем началось снижение, и в последние годы уровень вылова примерно в 1.5—2.0 раза ниже имевшего место в наиболее благоприятный период. Резко менялись в процессе формирования промысловых стад и соотноше-

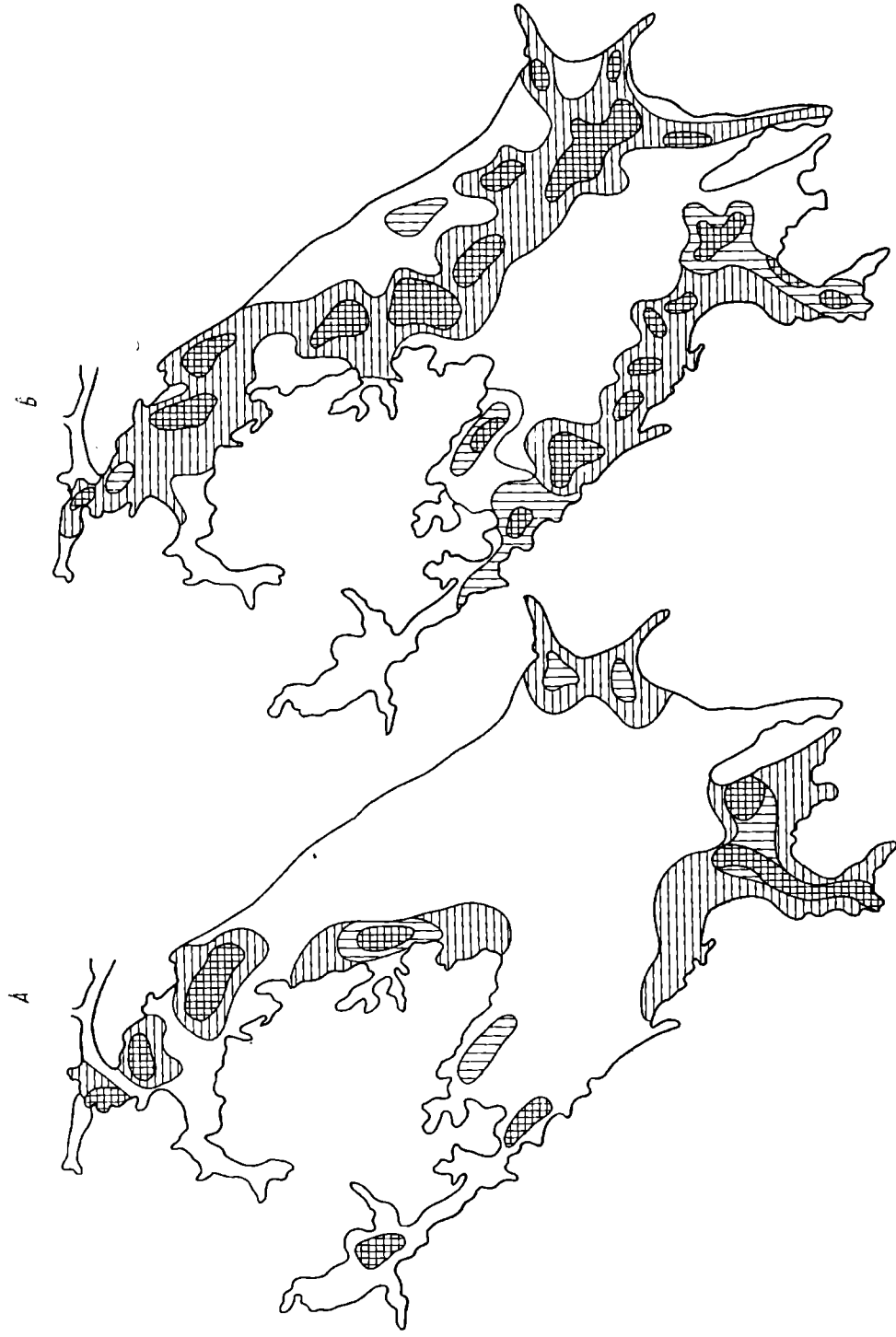


Рис. 19. Распределение леща в Рыбинском водохранилище.  
А — первый этап формирования ихтиофауны; Б — второй этап; В — распределение молоди в 1953—1954 гг.; Г — распределение молоди в 1967—1968 гг. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 18.



Рис. 19 (продолжение).

ния отдельных возрастных групп в уловах. В 1947 г. популяция леща в Рыбинском водохранилище на 30% состояла из рыб речного происхождения (Васильев, 1950), но уже наметились урожайные поколения первых лет после залития. В 1953—1955 гг. 60% уловов леща составили особи этих первых урожайных поколений (Остроумов, 1955), но численность старших возрастов еще оставалась сравнительно высокой. В 1965—1968 гг. вследствие чрезмерной интенсивности промысла и ухудшения условий воспроизводства наблюдается омоложение стад.

Перемещения в поисках пищи, образование скоплений в местах, богатых бентосом, рассеянный поиск и нагул в одиночку или небольшими группами на малокормных участках определяют характер летнего распределения леща в Рыбинском водохранилище. Анализ траловых и сетных уловов леща, ежегодно проводимых в Рыбинском водохранилище исследовательскими орудиями лова, позволяет наметить районы массовых скоплений этой рыбы во время нагула и оценить степень устойчивости отдельных скоплений. Ниже приведены вычисленные по многолетним данным соотношения уловов леща стандартными порядками ставных сетей с ячеей от 14 до 70 мм и встречаемость его в сетных порядках на различных по типу участках Рыбинского водохранилища в июне—сентябре, %:

	Старое русло	Затопленная пойма и открытое побережье	Защищенное побережье
Уловы леща . . . . .	32	7	27
В том числе:			
зрелые рыбы . . . . .	86	54	62
незрелые рыбы . . . . .	14	46	38
Встречаемость леща в сетных порядках . . . . .	89.4	29.3	67.8

Основная масса леща во время нагула ловится на затопленных руслах рек и в прибрежной мелководной зоне, защищенной от волнения. Количество леща на пойме в это время значительно ниже. На русловых участках нагуливается преимущественно крупный половозрелый лещ, тогда как в других районах заметную роль играют молодые незрелые особи в возрасте не старше 6—7 лет (начало созревания). Наиболее высокая численность неполовозрелого леща на пойменных участках, причем здесь, в сравнительной удаленности от берега, нагуливается рыба не моложе 2—3 лет, а 1—2-годовалая молодь придерживается побережья. Уловы леща на руслах остаются сравнительно высокими до глубокой осени, и скопление его здесь можно считать устойчивым. На пойме скопления отсутствуют. Лещ здесь ловится единичными экземплярами, и лишь изредка обьются небольшие проходящие его стаи, видимо, меняющие места нагула. Продолжительность пребывания жирующего леща на прибрежных мелководьях и величина его скоплений здесь определяются степенью защищенности участка от ветрового воздействия. Зависит она также от высоты уровня воды в отдельные годы и от характера его летней сработки: в маловодные годы и при быстром падении уровня воды летом площади мелководий, богатые кормовыми беспозвоночными, сокращаются и используются меньшим числом рыб.

По данным Рыбинской гидрометеобсерватории (Курдина, 1958), для 70% времени навигационного периода на водохранилище регистрируются продолжительные ветры силой до 5 баллов и более. Штилевых периодов мало. Уловы леща на прибрежных участках оказываются выше при нагонном ветре средней силы (3—5 баллов) и достаточной продолжительности или при штилевой погоде, установившейся после сильного волнения, и слабом ветре с берега, не вызывающем сгона воды. При сильных про-

должительных ветрах, вызывающих сгон воды или ее сильное перемешивание и взмучивание, величина уловов резко падает.

Анализ траловых уловов леща, нагуливающегося на руслах затопленных водохранилищем рек, показывает, что здесь находятся рыбы различного размера — от 100 до 480 мм, относящиеся к разным возрастным группам, достигшие половой зрелости и незрелые. Соотношение их в уловах заметно меняется в течение года:

	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Незрелые рыбы, 100—290 мм	8	3	2	2	33	80	12
Зрелые рыбы, 290—480 мм . .	2	18	12	24	35	44	1

Весной половозрелый лещ устремляется в прибрежную зону на нерестилища. Первые преднерестовые подвижки его и соответственное увеличение уловов в прибрежье отмечаются в конце марта—начале апреля, а максимум хода в зависимости от температурных условий года — в середине мая — начале июня. На русле в это время преобладает начавший питаться молодой незрелый лещ. После нереста, в конце мая—начале июня, на русле появляются отнерестовавшие производители, а количество незрелых рыб заметно снижается. Мелкий лещ к этому времени постепенно рассеивается по пойме и выходит на мелководные участки. Изменения в распределении рыбы прямо связаны с обеспеченностью ее пищей.

По данным А. И. Шиловой (1958), у *Chironomus plumosus*, обитающего на руслах и составляющего там более половины биомассы всего бентоса, наблюдаются один массовый вылет в июне и не каждый год повторяющийся второй вылет в конце июля—начале августа. Биомасса мотыля, по наблюдениям в 1957 г., в русле Волги в мае—июне заметно снижается, а в июле практически почти равна нулю (3 июля — 0.005 г/м<sup>2</sup>). Максимальной численности и биомассы на руслах мотыль достигает в августе—сентябре за счет личинок новых генераций. В июле в пище леща преобладают детрит и олигохеты. Часть рыб временно покидает русло и держится разреженно на прилегающих участках поймы, где питается детритом, олигохетами и моллюсками. В августе количество крупного леща на руслах вновь увеличивается, а в сентябре здесь появляется мелкий лещ, причем количество того и другого продолжает увеличиваться и в октябре достигает максимума с преобладанием в уловах мелкого леща. Массовый подход последнего на русла связан с заметным улучшением здесь условий питания в результате осеннего повышения численности и биомассы мотыля и олигохет. Увеличение количества леща на руслах в октябре может быть связано также с падением уровня и обсыханием части мелководий, а также с понижением температуры воды у побережья. По данным Т. Н. Курдиной (1958), на русле у дна температура воды в это время на 3—5° выше, чем в прибрежье. Таким образом, переместившись осенью на русло, лещ имеет возможность несколько продлить нагульный период.

В конце октября—ноябре после резкого понижения температуры воды перед ледоставом лещ прекращает питаться и покидает русла. Лишь небольшая часть мелкого леща еще задерживается на русле и, видимо, зимует на его склонах и на прилегающих участках поймы.

Описанная схема распределения леща характерна для тех участков водохранилища, где места нереста расположены в сравнительной близости от русел (юго-западная и западная части водоема). В центральной части водоема посленерестовые скопления леща на руслах образуются позже по причине большей разобщенности мест размножения и нагула, а количество незрелых рыб в группировках относительно ниже. Так, на-



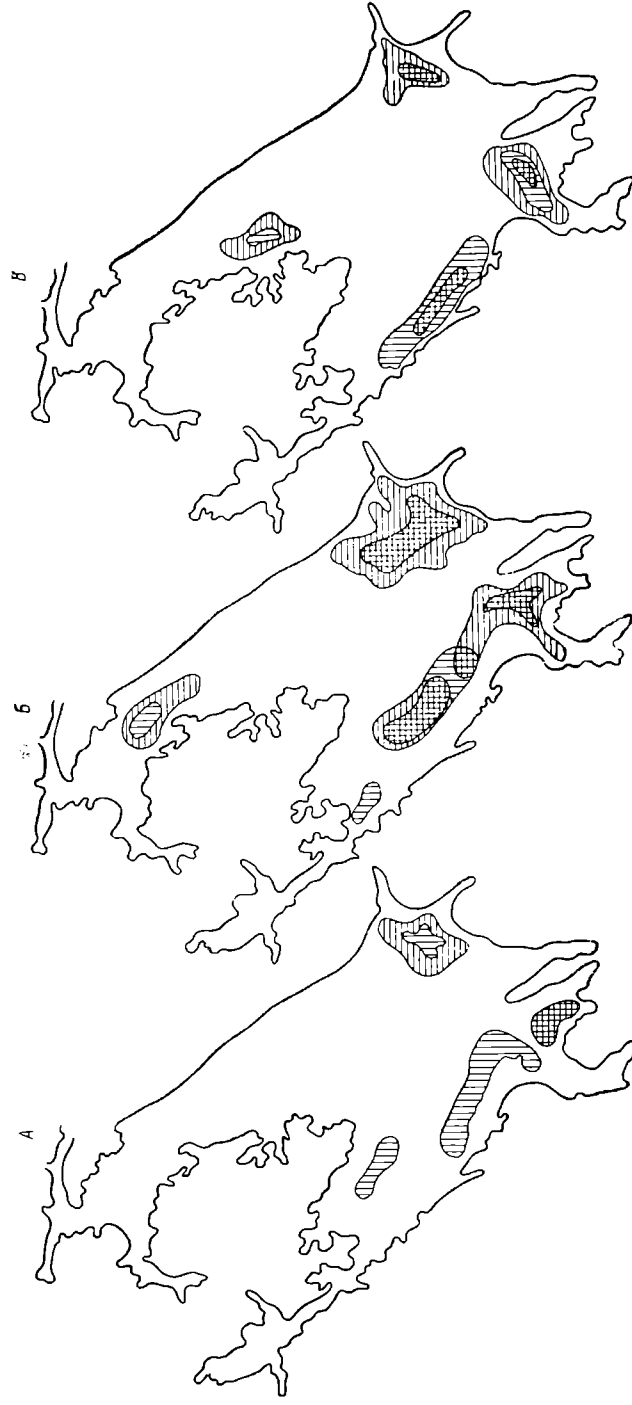


Рис. 20. Распределение сига в Рыбинском водохранилище.

А — первый этап формирования ихтиофауны; В — второй этап; В — распределение молоди в 1953—1954 гг.; Г — третий этап формирования ихтиофауны; Д — распределение молоди в 1963—1967 гг.

Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 18.

пример, первые посленерестовые скопления леща на русле Шексны в нижней части Шекснинского плеса были обнаружены в 1954—1957 гг. 5—15 июня, тогда как в Волжском плесе они имелись в эти годы 25—30 мая. Незрелый лещ на русле Шексны в сентябре—октябре 1958 г. составил только 5.6% от улова против 37.6% в это же время на русле Волги и 67.6% на русле Мологи, в нижней части Моложского плеса.

Синец до образования водохранилища в уловах встречался постоянно, но не имел высокой численности (Кулемин, 1944). В 1947 г. синец имел относительно большую плотность скоплений в эстуарии Волжского плеса, на кромке затопленных лесов в юго-восточном секторе водохрани-

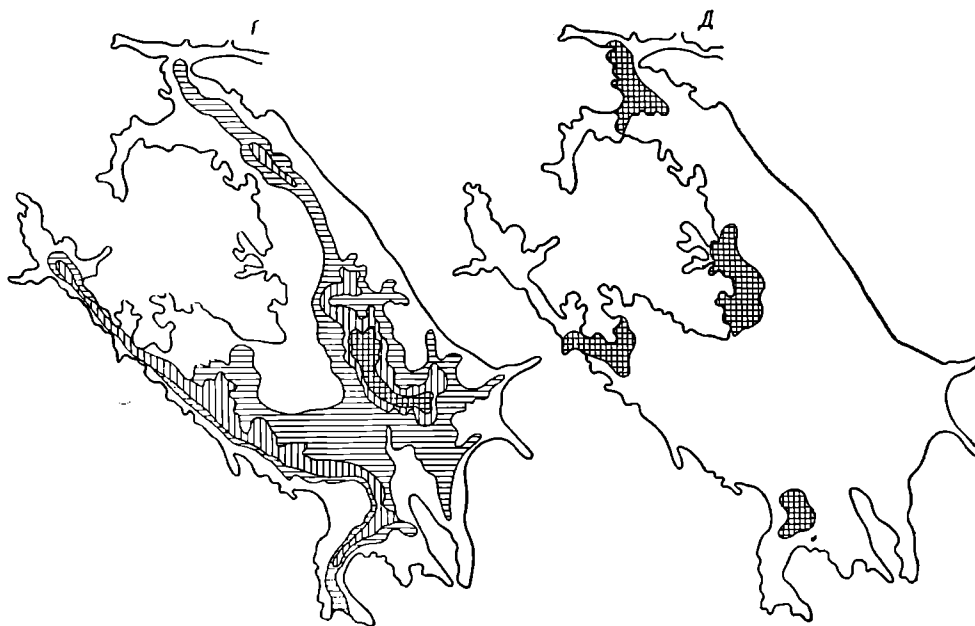


Рис. 20 (продолжение).

лища и на северо-западе, вдоль северного побережья эстуария Моложского плеса (рис. 20, А). В Шекснинском плесе водохранилища он отсутствовал совершенно.

К 1953—1955 гг. синец начал активно расселяться в озерном плесе водоема, образовав обширные скопления в юго-восточной части и на выходе из Моложского плеса в северо-западном секторе водоема (рис. 20, Б). Появился он и в Шекснинском плесе, заменив обитавшую здесь ранее белоглазку. Однако основные скопления молоди синца всю вторую половину лета и осень обнаруживались в эти годы только в эстуарных участках Волжского и Моложского плесов и лишь единично сеголетки ловились в озерной части водохранилища (рис. 20, В). К 1965—1967 гг. синец полностью освоил озерный плес водоема, его численность резко увеличилась и он стал наиболее часто встречаемой в пелагиали рыбой (рис. 20, Г). Основные скопления его в западной части водохранилища остались приуроченными к старому руслу и пойме Мологи, что было отмечено уже и 10 лет назад (Благовидова и Световидова, 1960). Участки повышенной

численности синца в восточном секторе водохранилища оказались теперь значительно дальше от берегов (рис. 20, Г). Полностью освоил синец всю северную часть водохранилища, проникнув в верховья Шекснинского плеса. Скопления молоди синца, по данным съемок 1967 и 1968 гг., в отличие от предыдущего периода резко разобщены территориально (рис. 20, Д): уменьшилось число участков с повышенной плотностью молоди, совершенно исчезли они в озерной части водохранилища. Связано это с отмеченным выше резким сокращением нерестовых площадей фитофильных рыб. Наибольшие по плотности скопления молоди обнаруживаются теперь в эстуарном районе Моложского плеса, в устьях крупных заливов северного побережья и в средней части Шекснинского плеса, т. е. там, где в настоящее время сосредоточены основные нерестилища. Заметно снизилось значение для воспроизводства этого вида прибрежных мелководий западного побережья водохранилища, обеспечивающих в предыдущее десятилетие наряду с Волжским плесом основное поступление молоди.

Промысловой численности синца в Рыбинском водохранилище достиг на 8—9-м году существования водоема. Уловы его начали резко возрастать с 1953 г. и сохраняются на высоком уровне в настоящее время. Возрастная структура популяции синца, вида с более коротким, чем у леща, жизненным циклом, в связи с появлением урожайных или неурожайных поколений меняется очень резко. В последние годы, так же как и в начальный этап формирования популяции, основное значение по численности принадлежит одному урожайному поколению, тогда как в период бурного роста численности популяции этих поколений было несколько.

Основными периодами в жизни популяций синца Рыбинского водохранилища за истекшую четверть века нужно считать: 1) период роста численности нерестовой популяции, 2) расселение особей урожайных поколений из речных плесов в озерную часть водохранилища, освоение ими новых нерестовых и нагульных ареалов, 3) укрупнение местных группировок в результате выпадения ряда нерестилищ, перемещение основных нерестовых скоплений в северо-западный и северный секторы водохранилища.

**П л о т в а.** Популяция ее, населяющая Рыбинское водохранилище, сформировалась и достигла высокой численности на 4—5-м году существования водоема. В это время, т. е. в 1945—1946 гг., в уловах плотвы преобладали половозрелые особи, появившиеся на свет уже в водохранилище и принимавшие участие в размножении (Васильев, 1955б).

Промысловое освоение запасов плотвы началось в первые годы путем интенсивного прибрежного неводного лова. В период с 1945 по 1951 г. удельный вес ее в уловах составлял 13—16%. Позднее, после перехода промысла на лов крупнейшими сетями и ориентации его на преимущественное использование стад леща и судака, достигших к этому времени (1952—1953 гг.) высокой численности, значение плотвы как промыслового объекта вначале резко снизилось (3,7% в 1955 г.), а затем вновь стало быстро возрастать. Одновременно заметно улучшилось качество добываемой рыбы. В 1957—1963 гг. плотва составляла в уловах 10—15%. Добывается ее сейчас по весу, несмотря на отсутствие специализированного лова, примерно вдвое больше, чем в первые годы при направленном промысле (Лузанская, 1965), что свидетельствует о новом значительном увеличении численности популяции вида в водохранилище. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют дать анализ причин этого явления и тем самым детализировать некоторые общие представления об ответных реакциях вида на изменения окружающей среды, учиты-

вать которые необходимо при направленном формировании популяции рыб.

В последние годы на Рыбинском водохранилище закончилось заселение твердых субстратов дна моллюском *Dreissena polymorpha*. В начальный период существования водоема колонии дрейссены обнаруживались только в речной части Волжского плеса (рис. 21). К 1952 г. моллюск заселил этот плес полностью (Овчинников, 1954), а в последующие два года проник в центральную часть водохранилища (Поддубная, 1958),

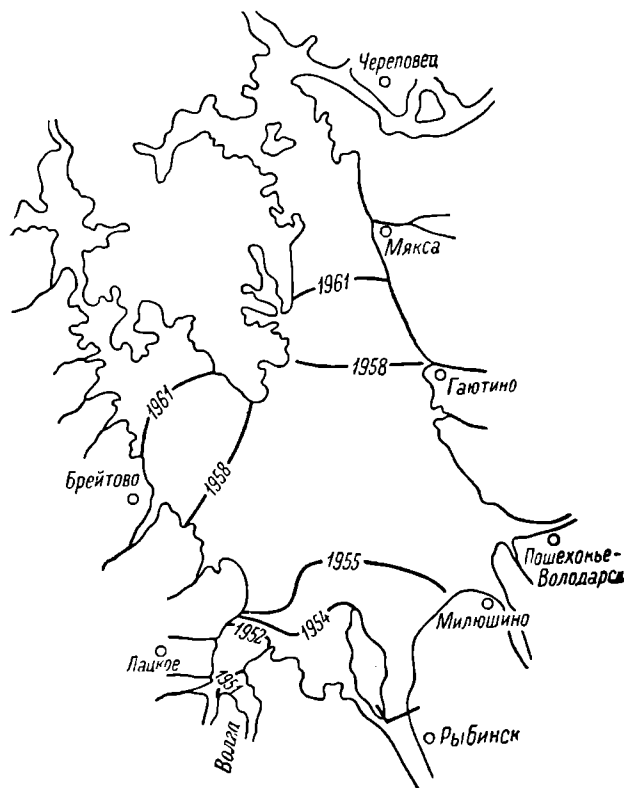


Рис. 21. Расселение дрейссены в Рыбинском водохранилище.

начал активно заселять ее, освоил к 1961 г. и затем продолжал подниматься дальше на север (Митропольский, 1963). Расселение дрейссены совпадает по времени с активизацией процесса разрушения затопленных лесов и засорения древесными остатками ранее чистых участков дна (Поддубный, 1963б). В настоящее время не заселенными дрейссеной остались только прибрежные мелководные участки водохранилища (зона временного затопления), где условия для обитания этого моллюска крайне неблагоприятны (Михеев, 1963).

Плотва, обладающая мощными глоточными зубами, является потенциальным моллюскоедом. Поэтому вполне естественно, что она одной из первых начала осваивать новую кормовую базу.

При рассмотрении схемы распределения уловов плотвы в 1947 г. (рис. 22, А) видно, что основным местом обитания ее были прибрежная мелководная зона и прилегающие к ней участки затопленной поймы. Устойчивые скопления плотвы обнаруживались в это время только в устьях мелких рек, в зоне торфяных массивов и в прибрежных затоплен-



Рис. 22. Распределение плотвы в Рыбинском водохранилище.

А — первый этап формирования ихтиофауны; Б — второй этап; В — распределение молоди в 1954 г.; Г — третий этап формирования ихтиофауны; Д — распределение молоди в 1967 г. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 18.

ных лесах. В открытых участках водохранилища плотва отсутствовала совершенно. Такое положение сохранялось вплоть до 1953—1954 гг. (рис. 22, Б), а уже в следующие два года плотва встречалась в Центральном плесе водохранилища в значительном количестве, быстро освоив весь его юго-западный сектор. Несколько расширился ареал взрослых особей вида также в районе торфяных островов. Увеличилась численность молоди плотвы, и она начала в массе встречаться не только в прибрежье, но и в эстуариях речных плесов и в озерной части водохранилища перед устьями притоков (рис. 22, В). К 1967 г. плотва освоила все основные биотопы дрейссены в Центральном и речных плесах водохранилища

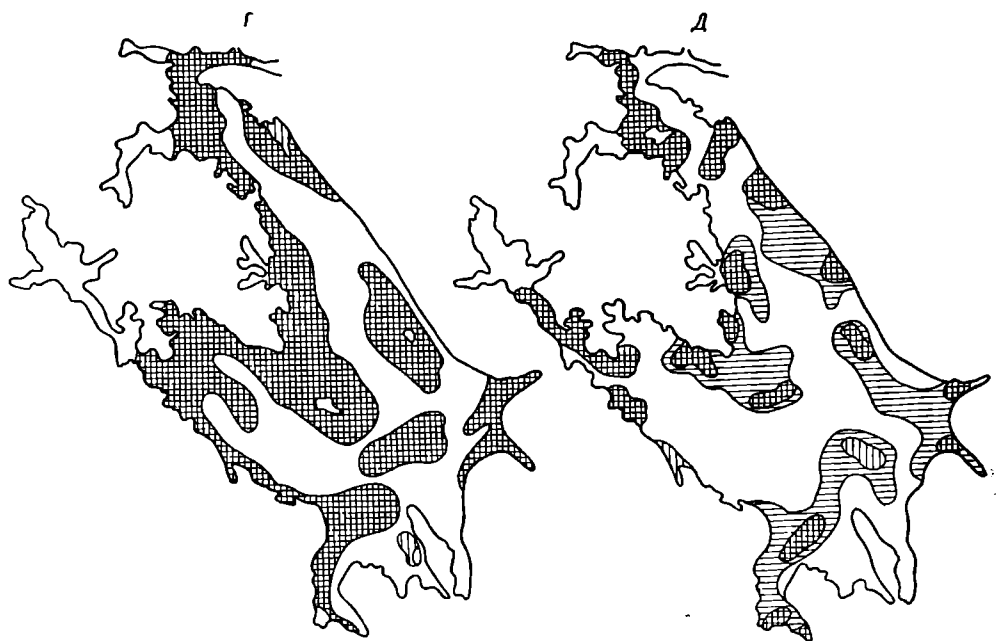


Рис. 22 (продолжение).

(рис. 22, Г). Еще больше возросла численность молоди плотвы и увеличился ее вынос в озерную часть водоема (рис. 22, Д).

Одновременно с расширением ареала произошли заметные изменения и в биологических показателях популяции плотвы водохранилища. Сравнение темпа линейного и весового роста плотвы в прибрежье и в открытых плесах (рис. 23) показывает, что в последние годы вдали от берегов обитают более быстрорастущие особи. Особенно заметно улучшение роста у рыб старше 5—6 лет.

Столь же показательны данные по упитанности плотвы из разных районов (табл. 6). Как видно из приведенных данных, упитанность плотвы в 1961 г. выше, чем в 1953. Значительно более упитаны рыбы открытых плесов. Коэффициент упитанности у старших рыб выше, чем у молодых особей.

Расхождения в темпе роста и упитанности плотвы, выловленной в прибрежной зоне и в озерных плесах водохранилища, свидетельствуют о процессе распада популяции, ранее бывшей единой, на две экологические группы. Эти группы достаточно легко различаются и по содержи-

Коэффициент упитанности плотвы (по Фултону) в августе 1953 и 1961 гг.

	Возраст, годы													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	1953 г.													
Водохранилище в целом	—	1.6	1.6	1.65	1.7	1.76	1.73	1.8	1.81	1.83	1.86	1.91	1.9	1.9
1961 г.														
Открытые плесы	1.7	1.9	1.91	2.03	22.03	2.06	2.08	21.6	2.23	2.24	2.24	2.27	2.30	2.40
Прибрежье	1.61	1.65	1.69	1.76	1.73	1.81	1.9	1.9	1.95	1.95	1.95	1.94	1.96	

тому кишечников. Плотва, встречающаяся вдали от берегов, питается преимущественно дрейссеной, а особи, продолжающие жить в прибрежной зоне, потребляют низшие растения и зарослевую фауну. Переход плотвы на питание моллюском быстро приводит к значительному улучшению товарных качеств рыб. Это наблюдалось на ряде естественных водоемов М. В. Желтенковой (1949) и характерно также для водохранилищ (Спановская, 1963).

Перемещения плотвы происходят следующим образом (на основании анализа ее уловов в различных участках водохранилища). Весной (май) все половозрелые особи популяции устремляются в прибрежную зону на икрометание. Вскоре после нереста (начало июня) часть особей выходит в открытые плесы, и, начав нагул, постепенно проникает все дальше в глубь водохранилища. Нагульные скопления плотвы сохраняются

в Центральном плесе до глубокой осени. Встречается она здесь и в подледный период, но основная масса моллюскоядных рыб зимует на участках затопленной водохранилищем поймы рек, ближе к прибрежной полосе, куда и устремляется с началом весеннего паводка. Взрослые растительноядные особи и большая часть потомства обитают в прибрежной зоне. Перемещения их ограничены.

Интересные изменения произошли в соотношении полов плотвы. Обычно у этой рыбы в старшем возрасте самки резко преобладают над самцами (Лукин, 1949; Дрягин, 1953а). А. В. Лукин объясняет это более ранним и быстрым отмиранием самцов. В рыбинской популяции плотвы самки в нерестовом стаде также преобладают над самцами, но в последние годы самцы живут дольше (%):

Заметно увеличилась продолжительность жизни у самок. Так, если

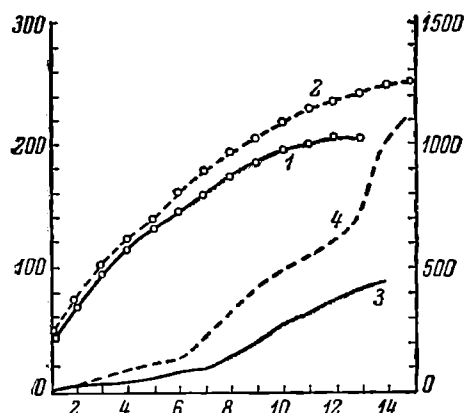


Рис. 23. Темп роста плотвы.

1 — линейный рост в прибрежье; 2 — в открытых плесах; 3 — весовой рост в прибрежье; 4 — в открытых плесах. По оси ординат: слева — длина тела, мм, справа — вес тела, г; по оси абсцисс — возраст рыбы.

	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1960 г.	1961 г.
Самки . . . . .	94	88	90	89	74	93.5	80.6
Самцы . . . . .	6	12	10	11	26	6.5	19.4
Из них рыб старше 5 лет . . . . .	12.5	14.7	28.4	40.0	44.2	68.4	

в первые годы существования водохранилища предельный возраст плотвы в уловах не превышал 11 лет (Васильев, 1950), то в настоящее время постоянно встречаются особи этого вида, имеющие 14—16 годовых колец. Рыбы старше 11 лет составляют в уловах от 6 до 17%. Изменились и сроки наступления половой зрелости. Известно, что плотва относится к категории сравнительно скороспелых рыб. Самцы ее в речных условиях Средней Волги созревают, по данным А. И. Шмидтова (1952), в возрасте 2—3 лет, самки — 3—5 лет. В популяции рыбинской плотвы, по наблюдениям 1953—1954 гг., массовое наступление половой зрелости происходило в возрасте 3+ у самцов (72%) и 4+ у самок (79%). Зрелыми были все шестилетние самцы и семилетние самки. Все двухгодовики оставались незрелыми. Аналогичные наблюдения в 1961 г. показали, что 50% самцов плотвы в возрасте от 1+ до 2+ и 60% четырехлетних самок (3+) имели половые продукты в III—IV стадии зрелости. Созревание популяции ускорилось в среднем на год.

Изучение динамики плодовитости плотвы Рыбинского водохранилища, произведенное В. М. Володиным (1963), позволило установить, что быстрорастущие самки из озерных участков водоема продуцируют значительно больше икры, чем тугорослые прибрежные особи.

Чехонь, имеющая широкое распространение в Верхней Волге и большой удельный вес в речном промысле — до 10—15% общего вылова рыбы (Кулемин, 1944), в первые годы после заполнения Рыбинского водохранилища обладала достаточным для массового размножения резервом производителей. Поэтому численность популяции вида в водохранилище сразу же начала повышаться (Васильев, 1955б). Основными местообитаниями чехони в первое время оставались участки речных плесов, сохранившие более высокую проточность. Но уже в 1947 г. она стала образовывать промысловые скопления в эстуариях (рис. 24, А), а к 1953—1954 гг. широко распространилась в озерной части водохранилища, в юго-восточном секторе водоема, на выходе из Моложского плеса и в ряде мест на границах затопленных лесов в прирусловых районах Центрального плеса (рис. 24, В).

К этому времени относится начало активного промыслового освоения чехони (Поддубный, 1955, 1958б, 1958в). Резко улучшились биологические показатели особей популяции: увеличились темп их весового роста, упитанность, продолжительность жизни. Изучение распределения ранней молоди наряду с полевыми экспериментами по инкубации икры чехони позволило установить наличие в популяции вида двух экологических форм — озерной и речной (Поддубный, 1958в). Основные нерестилища озерной чехони были обнаружены в значительном удалении от берегов, в зонах со сложными возвратно-поступательными движениями водной массы, обеспечивающими слабую проточность, необходимую для нормального развития батицелагической икры этой формы. Здесь же первое время концентрировалась и молодь чехони. Наиболее эффективно нерест озерной формы происходил в восточном секторе озерного плеса и в эстуариях речных плесов (рис. 24, В).

Существенную роль в питании чехони на определенных этапах развития играют насекомые. В первые годы больше насекомых было в районах полузатопленных мертвых лесов, что и привлекало сюда нагуливающуюся рыбу. После выпадения лесов картина распределения популяции



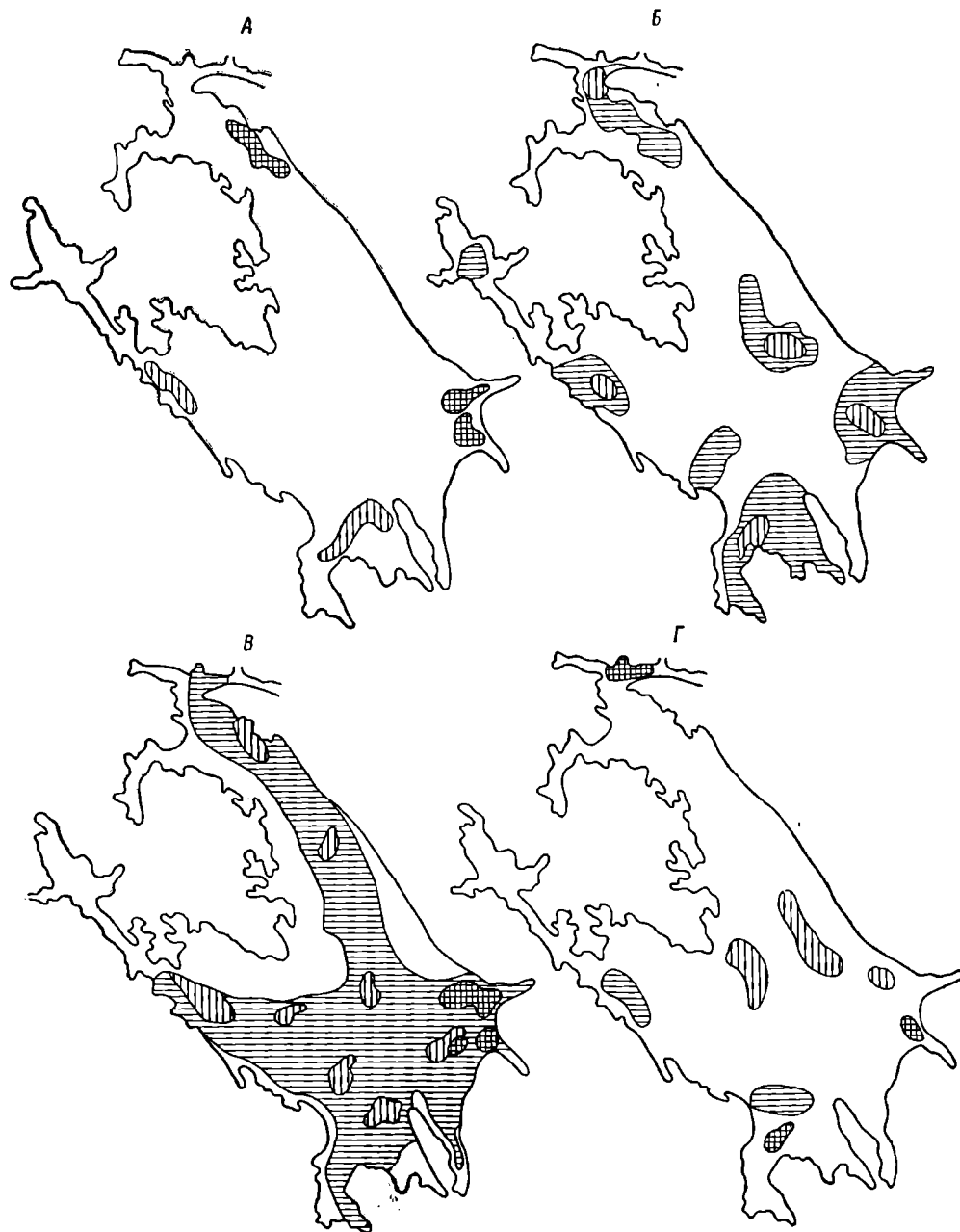


Рис. 24. Распределение чехони в Рыбинском водохранилище.  
 А — первый этап формирования ихтиофауны; Б — места размножения и распределение молоди в 1953—1954 гг.; В — второй этап формирования ихтиофауны; Г — третий этап. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 18.

вида в водохранилище вновь резко изменилась (рис. 24, Г). Часть озерных скоплений распалась, уменьшилась здесь и численность молоди. Одновременно увеличилась плотность производителей чехони в верховьях речных плесов, что, видимо, связано с проникновением сюда взрослых особей, в предыдущие годы размножавшихся и нагуливавшихся в центральной части водохранилища. Естественно, новую перестройку популяции чехони нельзя целиком объяснить изменением условий питания насекомыми, так как основу ее рациона составляют все же планктон и молодь рыб (Иванова, 1961).

Выпадение затопленных лесов привело к резкому увеличению размыва ложа водоема и трансформации взвешенных частиц с последующим их осаждением в зонах возвратно-поступательных и циркуляционных перемещений водных масс (Зиминова и Курдин, 1968), где проходил нерест озерной чехони. Видимо, увеличение гибели икры от заилиения, имевшей место даже в наиболее благоприятный период (Поддубный, 1958в), привело к снижению эффективности воспроизводства озерной части популяции в 1957—1963 гг. (годы наиболее интенсивного размыва), что позднее определило и падение ее численности. Представляется, однако, возможным рассматривать это снижение как явление временное, поскольку процесс трансформации взвесей уже стабилизируется и в ближайшем будущем условия размножения озерной чехони должны вновь улучшиться.

Основную роль в уловах чехони 50-х годов играли ее поколения, родившиеся в исключительно благоприятных условиях 1946 г. и смежных лет. В последние годы урожайных поколений у этого вида не зарегистрировано. Максимальные уловы чехони в Рыбинском водохранилище отмечены в 1955—1956 гг. (2300—2600 ц, или 5.6—6.0% от общего вылова). В последние годы они резко снизились, но фактически, видимо, все же выше указываемых официально, поскольку чехонь, обладающая в водохранилище исключительными вкусовыми качествами и достигающая здесь веса 1—1.5 кг, предпочитается рыбаками как объект личного потребления.

С у д а к до образования водохранилища наиболее часто встречался в уловах в районе впадения в Волгу Шексны и Мологи, где обитала довольно многочисленная популяция уклей, служившая ему основной пищей (Кулемин, 1944). После зарегулирования стока численность судака начала быстро увеличиваться. Уже в 1944 г. на долю речных поколений в уловах этого вида приходилось не более 1%, а основными по численности были особи 1942 года рождения. Резко увеличилась численность популяции после появления исключительно урожайного поколения 1946 г. (Барсуков, 1959).

В 1947 г. небольшие по занятой площади скопления взрослого судака были приурочены к старым руслам в нижних и эстуарных участках речных плесов (рис. 25, А), а молодь его, в основном двухлетки предыдущего года рождения (Васильев, 1955б), в огромном количестве ловилась в прибрежье и на пойме всей южной части водохранилища. Очевидно, она выносилась сюда из речных плесов и притоков, тогда как нерестилища Центрального плеса, за исключением сравнительно небольшого участка северного побережья на границе с Шекснинским плесом, судаком, видимо, освоены не были.

В 1953—1954 гг., после расселения и массового созревания особей урожайного поколения 1946 г., судак освоил практически все биотопы открытых участков водохранилища (рис. 25, Б), образовав устойчивые скопления вдоль старых русел рек. Наибольшие по величине уловы его ежегодно отмечались на выходе из Волжского и Моложского плесов и вдоль восточного побережья водохранилища на тех участках, где русла имели сложную систему поворотов и изгибов и принимали в себя притоки.

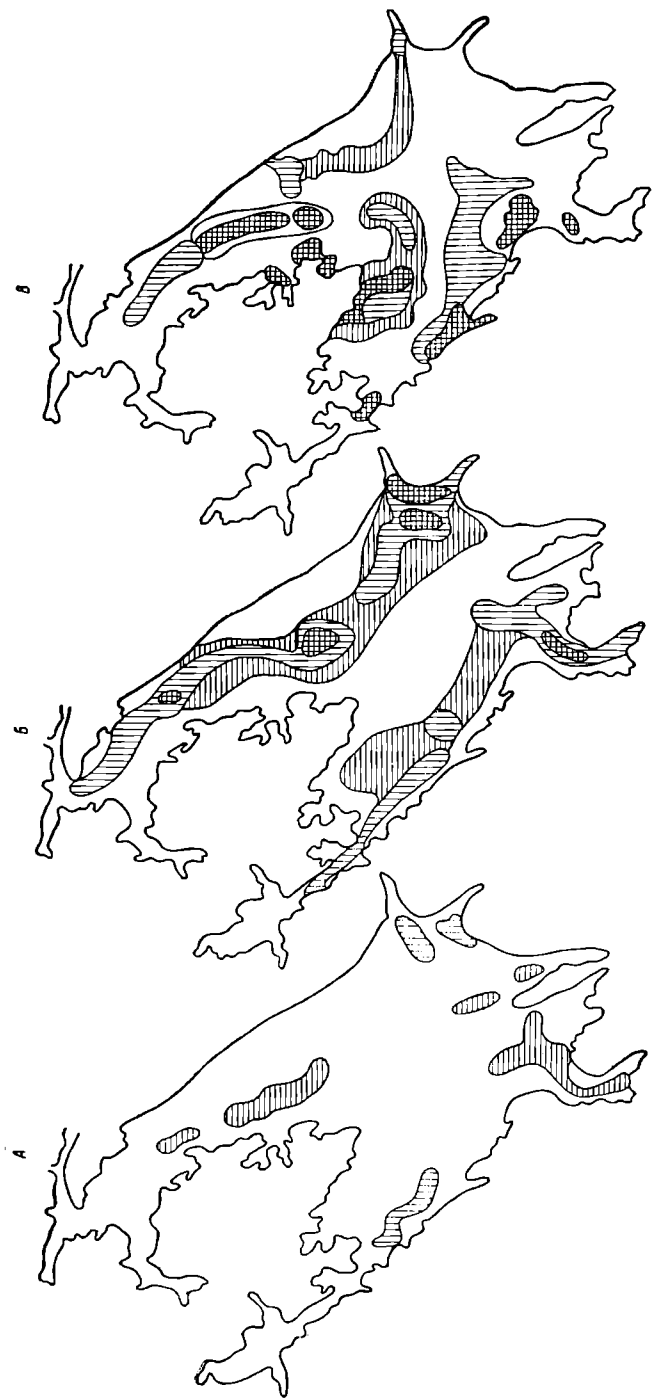


Рис. 25. Распределение судака в Рыбинском водохранилище.

А — первый этап формирования ихтиофауны; Б — второй этап; В — распределение личинок в 1953—1954 гг.; Г — распределение молоди в 1953—1954 гг.; Д — третий этап формирования ихтиофауны; Е — распределение молоди в 1967—1968 гг. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 16.

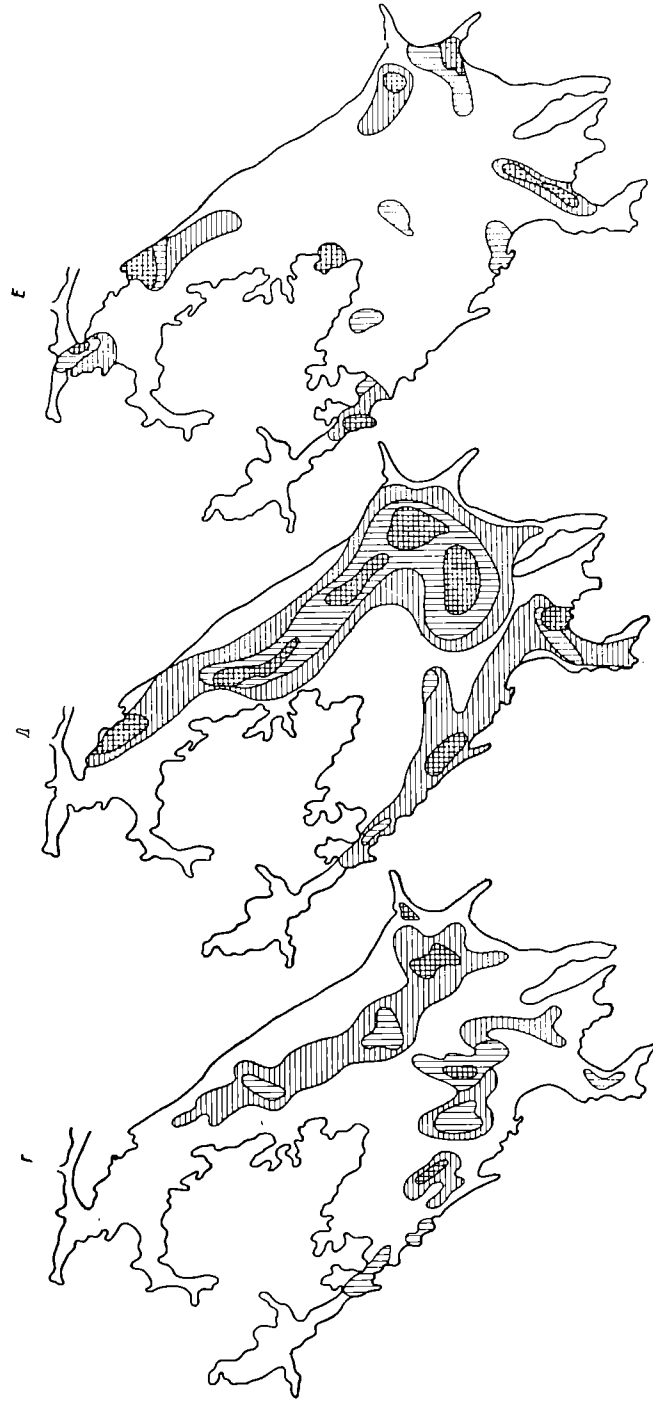


Рис. 25 (продолжение).

ние половозрелых особей вида и связанное с ним повышение уловов наблюдались в речных плесах и притоках водохранилища.

Исключительно резкие и несколько неожиданные изменения в образе жизни и распределении этого вида начались после 1960 г., явившегося кульминационным в процессе разрушения затопленных лесов и размыва более мелководных участков дна Центрального плеса водохранилища. В течение 2—4 лет (1961—1964 гг.) популяция налима почти полностью ушла из речных плесов, резко сократила протяженность нерестовых миграций и сейчас ведет оседлый образ жизни в озерном плесе водоема. В настоящее время взрослый налим обитает, образуя скопления, практически в районе всех углублений дна озерного плеса, размножается вблизи них на образовавшихся после смыва верхнего слоя грунта песчаных пляжах бывшей прирусловой террасы, летует на склонах русел, нагуливается здесь же и на прилегающих участках сублиторали (рис. 26, В). Основные по величине скопления налима поддерживаются вдоль старого русла Шексны, имеющего еще и сейчас наибольшие глубины (Фортунов, 1959) и сохраняющего значительную часть года участки со сравнительно более низкой температурой воды у дна (Бакастов, 1968).

Уловы налима заметно увеличивались с 1950 г., достигли максимума в 1961 г. (5.1 тыс. ц, или 17.1% общего вылова рыбы), а затем начали снижаться и в последующие годы стали примерно в два раза ниже максимальных. В. М. Володин (1967) объясняет это не снижением численности особей вида после ухода их с речных нерестилищ, а недостаточной лабильностью промысла, недоиспользующего запасы рыбы после замены более эффективных вентерных орудий лова жаберными сетями. Это в целом подтверждается и анализом динамики возрастной структуры уловов. В последние годы увеличилась продолжительность жизни налима. Чтобы получить определенное представление о состоянии условий воспроизводства налима и численности его популяций после переселения в озерную часть водохранилища, необходимо иметь материалы по его размножению и выживанию молоди, родившейся на новых нерестилищах, что особенно важно, так как для старшего возраста, как убедительно показано в ряде работ (Сергеев, 1959; Иванова, 1965; Остроумова, 1966), условия жизни налима достаточно благоприятны. Однако при изучении биологии молоди налима мы сталкиваемся с целым рядом пока непреодолимых трудностей, поскольку личинки и мальки налима ведут чрезвычайно скрытный и малоактивный образ жизни и не образуют больших скоплений, свойственных молоди других видов рыб. Поэтому сведения о ранних этапах жизни налима ограничены.

В озерах Северо-Запада СССР, по наблюдениям В. Г. Мельянцева (1946), ранние личинки налима держатся у нерестилищ на мелкопесчаном грунте или в толще воды недалеко от берегов, питаясь обрастаниями. В озерах Швеции (Nordquist, 1914) находили личинок налима только у берега, в поверхностных слоях воды, и никогда не обнаруживали их в открытых частях озера, что отмечается Б. И. Понеделко (1954) для оз. Ильмень и Д. Г. Вебер (1962) для Сямозера. В реках во время весеннего половодья личинки налима разносятся с нерестилищ по залитой пойме. На это, в частности, можно найти указание у В. Мюллера (Müller, 1960), который вылавливал личинок налима на залитом лугу поймы, а затем при спаде паводка — в р. Шпрее. Как сообщает Мюллер, личинки постоянно ловились у кромки воды среди затопленной растительности.

Наблюдениями в целом ряде озер показано, что личинки налима, достигшие длины 7—14 мм, активно перемещаются в прибрежную зону (Nordquist, 1914; Vallin, 1942; Müller, 1960; Вебер, 1962). Однако известны и другие факты. Так, Г. Альму (Alm, 1917) удалось поймать ли-

чинок на глубине 20 м, а Е. П. Радченко (1935) в Телецком озере — даже на глубине 120 м. В Рыбинском водохранилище в период активного использования налимом нерестилищ в речных плесах Л. К. Захарова (1955) ранней весной обнаружила личинок в заросшем прибрежье на нерестилищах щуки. По наблюдениям В. М. Володина (1967), на нерестилищах налима в юго-восточном секторе Центрального плеса водохранилища, где в апреле была найдена масса развивающейся икры, через месяц удалось поймать только одну личинку. Гибель или выедание икры и выклюнувшихся здесь эмбрионов допустить трудно. Вероятней всего, личинки были вынесены течением в другие районы. Весенние штормовые ветры и вызванные ими сгонно-нагонные течения, несомненно, играют решающую роль в распределении личинок. Одновременно они могут быть одними из основных отрицательных факторов, влияющих на численность поколения, вызывая гибель личинок от механических повреждений при встречах со взвешенными частицами или от заноса их в места, непригодные для обитания.

Оказавшиеся в прибрежье личинки налима обитают в зарослях до стадии малька, а затем начинают перемещаться на большие глубины (Сергеев, 1959), отыскивают себе убежища среди древесных остатков или в каменно-валунных россыпях и, ведя еще более скрытный образ жизни, оседло обитают здесь до достижения годовалого возраста. Это же явление наблюдается и в других водоемах. Так, А. В. Лукин (1935) описал случай поимки сеголетков налима в устье р. Свияги среди валунов, где имеет место выход грунтовых вод. На каменисто-валунном грунте собраны пробы молоди налима в р. Бирсая, притоке р. Урала (Шапошникова, 1964), и Карельских озерах (Герд, 1951), тогда как двухлетние налимики уходят жить на более глубокие и иловатые места (Мельянцев, 1946).

Сложность биологии развития личинок и молоди налима и зависимость их выживания от результатов пассивного сноса течением с мест рождения на новые станции обитания определяют сравнительно низкий уровень численности популяции этого вида в большинстве водоемов. Резкое увеличение численности популяции налима в Рыбинском водохранилище в 50-х годах — явление в известной степени исключительное. Если рассматривать это увеличение и следующее за ним падение уловов с точки зрения происшедших в водохранилище изменений условий воспроизводства вида, а не только промысла, то вырисовывается следующая картина. В первые 10—15 лет существования водоема в результате высокой обеспеченности личинок и молоди налима в многоводные годы прибрежными станциями обитания (защищенное заросшее прибрежье и затопленные леса) эффективность размножения этого вида в речных плесах резко возросла вследствие оседания большого числа личинок близ нерестилищ, в местах расплывания речных потоков. Подростая молодь, откочевывая из зарослей на открытые участки литорали и сублиторали плеса, находила себе прекрасные убежища среди затонувших деревьев и кустарников. Близкие к созреванию и зрелые особи начали активно заселять озерный плес, концентрируясь на его сравнительно более холодных участках.

В 1961—1962 гг. двух- и трехлетки в уловах налима практически не встречались, так как соответствующие поколения оказались исключительно малоурожайными. Численность большинства локальных стад налима, имевших речные нерестилища, резко сократилась. Одновременно, как уже отмечалось, в озерном плесе вскрылись песчано-галечные субстраты, пригодные для нереста налима. На их базе в периоды массового расселения молоди из речных группировок начали формироваться новые локальные стада с более низким темпом воспроизводства, так как вероятность попа-

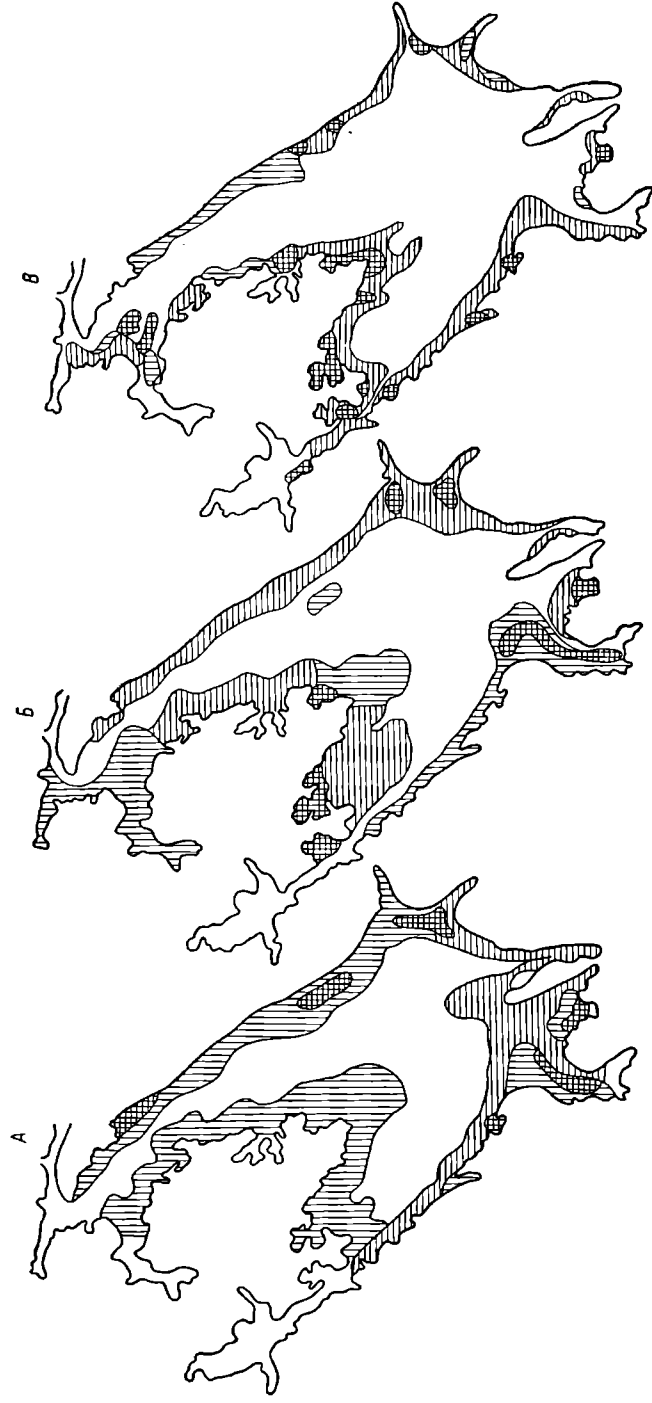


Рис. 27. Распределение щуки в Рыбинском водохранилище.

А — первый этап формирования ихтиофауны; Б — второй этап; В — распределение молоди в 1953—1954 гг.; Г — третий этап формирования ихтиофауны; Д — распределение молоди в 1967—1968 гг.

Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 18.

дания личинок с удаленных от берега нерестилищ на защищенные участки побережья, где эти личинки подрастая были бы обеспечены пищей, резко уменьшилась. Основной стацией обитания молоди, как и в других водоемах, становятся наряду с еще сохранившимися древесными остатками прибрежные каменистые обнажения, площадь которых возрастает. Не случайно поэтому и увеличение численности налима в последние годы у восточного и юго-восточного побережий водоема, где этих обнажений больше, а преобладающие весенние западные и северо-западные ветры способствуют ежегодному заносу сюда личинок (рис. 26, Г). В результате численность ежегодных пополнений налима стабилизировалась, все поколения

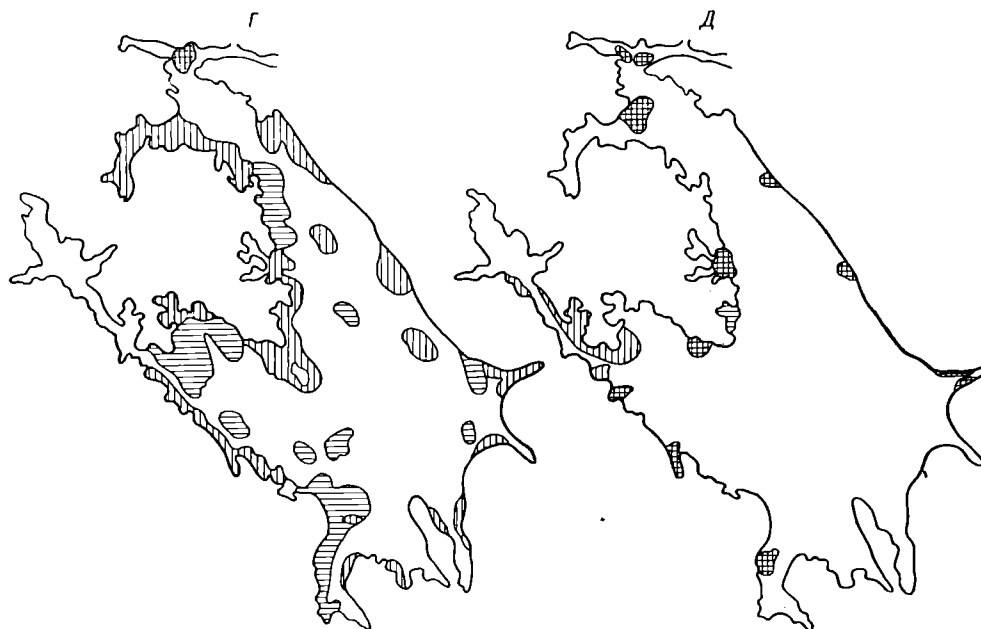


Рис. 27 (продолжение).

последних лет в какой-то мере урожайны, но уровень численности оказывается значительно более низким, чем был в особо благоприятные годы. Интенсивность промысла в озерном плесе водохранилища в последние 8—10 лет предельна и уловы, на наш взгляд, объективно отражают численность популяции, свидетельствуя о ее снижении.

Щука до образования Рыбинского водохранилища имела существенное промысловое значение во всех без исключения водоемах зоны затопления (Кулемин, 1944). Запасы ее речным промыслом недоиспользовались, верное представление об их величине отсутствовало (Васильев, 1955б). Уже в первый год существования Рыбинского водохранилища уловы щуки относительно вылова других видов резко возросли (до 21 против 10% в реке, по: Васнецов, 1950). Это объяснялось выходом массы рыб из водоемов зоны затопления и концентрацией ее в речных плесах и в прибрежье озерной части образовавшегося водохранилища. Подобное явление имело место в подавляющем большинстве равнинных водохранилищ (Себенцов и др., 1940; Доманевский, 1958; Лукин, 1958в, 1960б; Кожевников, 1961, 1965; Яковлева, 1962; Владимирова и др., 1963). Одновременно в период заполнения водохранилища появляются первые



высокоурожайные поколения молоди. В 1947 г. щука обитала во всей прибрежной полосе литорали озерного плеса водохранилища, в низовьях речных плесов и в устьях притоков (рис. 27, А). Наибольшие скопления разновозрастных особей отмечались на эстуарных участках мелководий, за защитной стеной из затопленного леса. Уловы щуки в это время составляли около 30% от общего вылова рыбы в водохранилище (Васильев, 1955б). Ареал ее в это время был наибольшим за всю историю существования водоема. К 1953—1954 гг. в связи с начавшимся сокращением площади защищенного побережья ареал щуки заметно сократился (рис. 27, Б), но уловы ее оставались еще довольно высокими.

Молодь встречалась в сравнительно большом количестве практически на всех участках защищенного побережья с сохранившейся зоной растительности (рис. 27, В). Однако темп воспроизводства щуки в целом в этот период уже был значительно ниже, чем в годы заполнения водохранилища. Причина этого — неспособность молоди щуки как стенобионта литорали активно реагировать на осенне-зимние изменения уровня.

Осушная зона Рыбинского водохранилища используется рыбами для размножения и нагула. Здесь расположены нерестилища всех основных весенненерестующих рыб — щуки, окуня, язя, плотвы, синца, леща, густеры, и размножающихся в начале лета карася и линя. После окончания нереста производители покидают мелководья, но какая-то часть их, различная у разных видов, остается в прибрежье для нагула. Здесь к этому времени создается довольно обильная кормовая база, более высокая, чем в открытых участках водохранилища (Мордухай-Болтовской и др., 1958). Раньше всех уходят с нерестилищ крупные производители леща, синца, плотвы, язя и щуки. С началом летней сработки уровня (июль) начинается интенсивный скат молоди синца, леща и густеры. На мелководьях с глубинами до 1.5 м, зарастающих к этому времени водной растительностью, продолжают нагуливаться молодь и среднеразмерные особи окуня, плотвы, щуки и некоторых других рыб. Если уровень падает медленно или несколько повышается после дождей и под воздействием нагонных ветров, на мелководьях могут возникать кратковременные скопления крупного леща и других рыб.

Продолжающаяся сработка уровня в августе—октябре приводит к возникновению в зоне временного затопления массы отшнурованных пересыхающих водоемов площадью в несколько десятков, а иногда и сотен квадратных метров и глубиной от нескольких сантиметров до 1 м. Водоемы эти полностью обсыхают к моменту ледостава или промерзают в течение зимы до дна. Наблюдения показали, что в значительной части отшнурованных водоемов остается рыба. Контрольные обловы, произведенные нами осенью 1958 г., позволили установить, что в таких водоемах гибнет молодь-щуки (65.3%), окуня (19%), плотвы (9.6%), налима (1.4%) и некоторые другие рыбы, как молодь, так и взрослые (4.7%). Количество молоди в отдельных водоемах различно. В среднем для 42 обследованных водоемов в осушной зоне Волжского плеса молодь составляет 4 экз./м<sup>2</sup> (сеголетки щуки 2.6, окуня 0.8, плотвы 0.4, налима 0.04 и прочих рыб 0.2 экз./м<sup>2</sup>). Подобные водоемы образуются при падении уровня по всему побережью Рыбинского водохранилища, и количество погибающей в них молоди значительно. Так, по примерным подсчетам в 1958 г. к ноябрю обнажилось 700 км<sup>2</sup> мелководий. Остаточные водоемы занимали  $\frac{1}{20}$  часть площади осушной зоны, около  $\frac{1}{3}$  из них содержали рыбу. Погибло в остаточных водоемах сеголетков щуки 30 млн 160 тыс., окуня 9 млн 280 тыс., плотвы 4 млн 640 тыс. и других рыб 2 млн 320 тыс. штук. Несмотря на то что эти цифры лишь грубо приближенные, они дают нам какое-то представление о размерах ущерба, приносимого стаду, если

учесть при этом, что от обсыхания гибнут уже подростки жизнестойкие сеголетки. Как видно из приведенных подсчетов, особенно много погибает молоди щуки.

При изучении биологии щуки Рыбинского водохранилища было обнаружено, что нерест ее, как правило, проходит успешно (Захарова, 1955), икра нормально развивается даже при значительных колебаниях температуры (Володин, 1960). Щука растет довольно быстро, что указывает на достаточную обеспеченность ее пищей. Стадо имеет нормальную возрастную структуру, в уловах преобладают половозрелые особи (Пермитин, 1959). Все это показывает, что снижение численности щуки нельзя относить полностью за счет чрезмерной интенсивности промысла или неблагоприятных условий размножения и развития на разных стадиях. По-видимому, гибель молоди в остаточных водоемах осушной зоны — один из отрицательных факторов, который в сочетании с некоторыми другими может оказать решающее влияние на изменение численности отдельных поколений щуки в водохранилище. Величина осушной зоны и, следовательно, количество остаточных водоемов зависит от характера работы уровня воды. Высокоурожайные или средние по численности поколения щуки, окуня и плотвы в Рыбинском водохранилище появлялись преимущественно в годы сравнительно малой работы и небольшого падения уровня в зимнее время (табл. 7). Особенно показателен в этом отношении 1952 г. Очень маловодный в отличие от других лет, он характеризовался значительным подъемом уровня воды в водохранилище осенью после сильных дождей. Отпущенных водоемов практически не было, и численность поколений щуки, окуня и плотвы, несмотря на крайне неблагоприятные условия нереста (низкая температура, необеспеченность нерестилищами), оказалась высокой. Следует отметить, что для тех рыб, молодь которых быстро покидает прибрежные мелководья, 1952 г. был неурожайным (Остроумов, 1961).

После выпадения затопленных лесов и значительной нивелировки дна прибрежной осушной зоны количество водоемов-ловушек сократилось, но одновременно произошло резкое сокращение нерестового ареала щуки и мест нагула ее молоди, и к 1967 г. — основным местообитанием ее стали только защищенные от волнения речные плесы и мелкие заливы озерной части водохранилища (рис. 27, Г). Плотность скоплений значительно снизилась. Распределение молоди щуки, по данным съемки 1968 г., произведенной Л. К. Ильиной, показывает, что в том или ином объеме эффективный нерест щуки возможен в настоящее время только на очень ограниченных участках (рис. 27, Д). Это привело к новому сокращению численности стада щуки, ценнейшего биомелиоратора.

Одной из интересных деталей поведения щуки после сокращения у нее как у хищника-засадчика охотничьих укрытий стало увеличение концентрации взрослых особей на склонах углублений дна сублиторали и батии, еще не тронутых заилением. Перемещаясь вдоль склонов старых русел, крупная щука теперь значительно дальше выходит в озерную часть водохранилища (рис. 27, Г).

С е т о к в Рыбинское водохранилище проник из оз. Белого Вологодской обл. по р. Шексне. Скат сетка — озерной формы, производной от проходной корюшки, проходил, видимо, в Волгу и до образования водохранилищ (Кучин, 1902; Арнольд, 1925), но натурализация его в речных условиях была невозможна. Заметный рост численности сетка в Рыбинском водохранилище, установленный по его встречаемости в неводных уловах, начался на третий год существования нового водоема, т. е. в 1944 г. (Васильев, 1950), а в конце 40-х годов сеток уже ловился в значительном количестве. Отсутствие в первые годы сетного и тралового пелагического лова исключает возможность оценки распределения нового вида вскоре

**Относительная численность молоди щуки, окуня и плотвы и режим сработки  
уровня воды в Рыбинском водохранилище**

	1944 г.	1945 г.	1946 г.	1947 г.	1948 г.	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.
Годовая амплитуда колебаний уровня, м . . .	3.7	2.7	3.2	3.3	2.0	3.3	2.5	5.2	1.9	3.2
Амплитуда колебаний уровня с ноября по май, м	1.6	2.7	2.1	1.8	0.9	2.1	1.8	3.3	1.9	2.9
Площадь осушной зоны в ноябре, км <sup>2</sup> . . . . .	640	73	280	527	400	389	231	615	78	
Возрастной состав рыб (% от общей численности вида в уловах):										
щука . . . . .	1.1	1.5	2.7	11.3	21.2	19.9	19.3	10.6	11.7	0.7
окунь . . . . .	3.0	12.5	18.8	22.5	15.2	8.6	7.4	1.8	4.0	0.2
плотва . . . . .	13.8	12.8	9.2	4.6	5.6	4.1	8.7	6.6	7.0	3.5

после его натурализации. Ясно, однако, что снеток быстро вышел за границы шекснинского потока воды и проник во все речные плесы. Почти одновременно начав осваивать расположенные в них нерестилища, снеток уже в 40-х годах давал локальные выбросы молоди во все основные секторы озерного плеса водоема.

Детальное исследование популяции рыбинского снетка началось в 1952—1953 гг. Распределение личинок снетка в мае 1953 г., т. е. вскоре после рождения (Щетинина, 1954) и в самом начале периода ската с нерестилищ (Ляпин, 1955), позволяет определить местоположение основных нерестилищ снетка: ими являлись притоки нижних и средних участков речных плесов (наибольшая плотность молоди) и мелкие реки, впадающие в озерную часть водохранилища. Вполне возможно, однако, что уже в этот период часть популяции снетка освоила более глубоководные озерные нерестилища, так как еще в 1952 г. Л. А. Щетинина (1954) находила икру снетка на глубине 5—6 м. Личинки снетка пассивно сносятся водой из притоков в водохранилище. Скорость выноса различна для разных рек и лет (Иванова и др., 1969) и определяется в основном сроками нереста, уровнем и динамикой потоков воды в реке и плесе, куда эта река впадает.

Если в речных плесах в период ската личинок в большинстве случаев еще преобладают стоковые течения (Кренке, 1958), то в озерной части водохранилища господствуют ветровые. В результате взаимодействия этих течений на разных участках водохранилища, как уже отмечалось при рассмотрении типичных биотопов водоема (см. стр. 72), образуются зоны аккумуляции. В эти зоны и попадают личинки снетка. Подобный перенос личинок удалось проследить в 1954 г. (рис. 28, Б). При господствовавших в первую половину периода ската (20 мая—5 июня) ветрах южного и юго-восточного направлений выходящая из рек западного побережья и Волжского плеса молодь сносила на север, образуя скопление в районе центрального мыса. Эти же ветры вызвали перенос личинок, родившихся в реках восточного побережья, в эстуарий Шекснинского плеса, приостановив одновременно скат вниз личинок с расположенных в нем нерестилищ. Во вторую половину периода ската (с 9 по 19 июня),

при северном и северо-западном ветрах, стонными течениями молодь снетка начала переноситься в обратном направлении. Таким образом, в северо-западной части водохранилища личинки совершили циркуляцию и оказались у западного побережья, несколько выше первоначального места. Личинки, вышедшие из реки позднее, не успели совершить весь цикл движения, начав после изменения ветра обратное перемещение в сторону устья родной реки (рис. 28, В). На рис. 28, В обращает на себя внимание скопление личинок снетка в центре водохранилища, против расположенного на южном берегу полуострова. Вероятно, эта молодь появилась на свет вблизи от места обнаружения, на нерестилище озерного типа. Взрослый снеток, видимо, также в значительной степени меняет местонахождение во время нагула под воздействием ветровых течений, не стремясь или будучи неспособным противостоять им. В результате основные скопления сеголетков и половозрелого снетка (рис. 28, А) также оказываются приуроченными к уже неоднократно упоминавшимся выше зонам аккумуляции.

За последнее десятилетие популяция снетка Рыбинского водохранилища вступила в новую фазу существования. Об этом свидетельствуют заметное увеличение продолжительности жизни и уменьшение амплитуды ежегодных флуктуаций численности вследствие резкого увеличения числа производителей (Иванова и др., 1969). В предыдущем десятилетии в составе популяции этого вида преобладали одно- и двухгодовалые рыбы размером от 50 до 90 мм:

		Длина тела, см					
		30 — 50	— 70	— 90	— 110	— 130	— 150
1953 г.	. . .	—	85	802	25	—	—
1965 г.	. . .	52	253	188	149	32	1

В настоящее время возрастной и размерный ряды (мм) заметно сдвинулись вправо:

		Возраст (годы)					
		1	2	3	4	5	6
1953 г.	. . .	81	72	26	4	—	—
1956 г.	. . .	47	210	65	68	9	1

Появившиеся в составе популяции старшевозрастные рыбы имеют более высокий темп роста. Уже в 1959 г. в водохранилище зарегистрирована поимка гигантских снетков длиной 158—165 мм и весом 37—50 г. Крупные снетки (т. е. корюшка) в годы обилия собственной молоди перешли на хищное питание (Половкова, 1968). Об увеличении численности популяции свидетельствует неуклонный рост уловов снетка мальковыми тралами в 1955—1966 гг. (число экземпляров за одно 5-минутное траление):

1955—1956 гг.	15
1957—1958 гг.	28
1959—1960 гг.	55
1961—1962 гг.	160
1963—1964 гг.	300
1965—1966 гг.	300

Распределение снетка в последние годы по сравнению с предыдущим десятилетием изменилось незначительно. Однако плотность и ареалы его нагульных скоплений увеличились заметно (рис. 28, Г). Более существенную роль в последнее время, видимо, приобрели озерные нерестилища снетка. Известно (Петров, 1940; Берг, 1948; Федорова, 1953; Лапин, 1955),

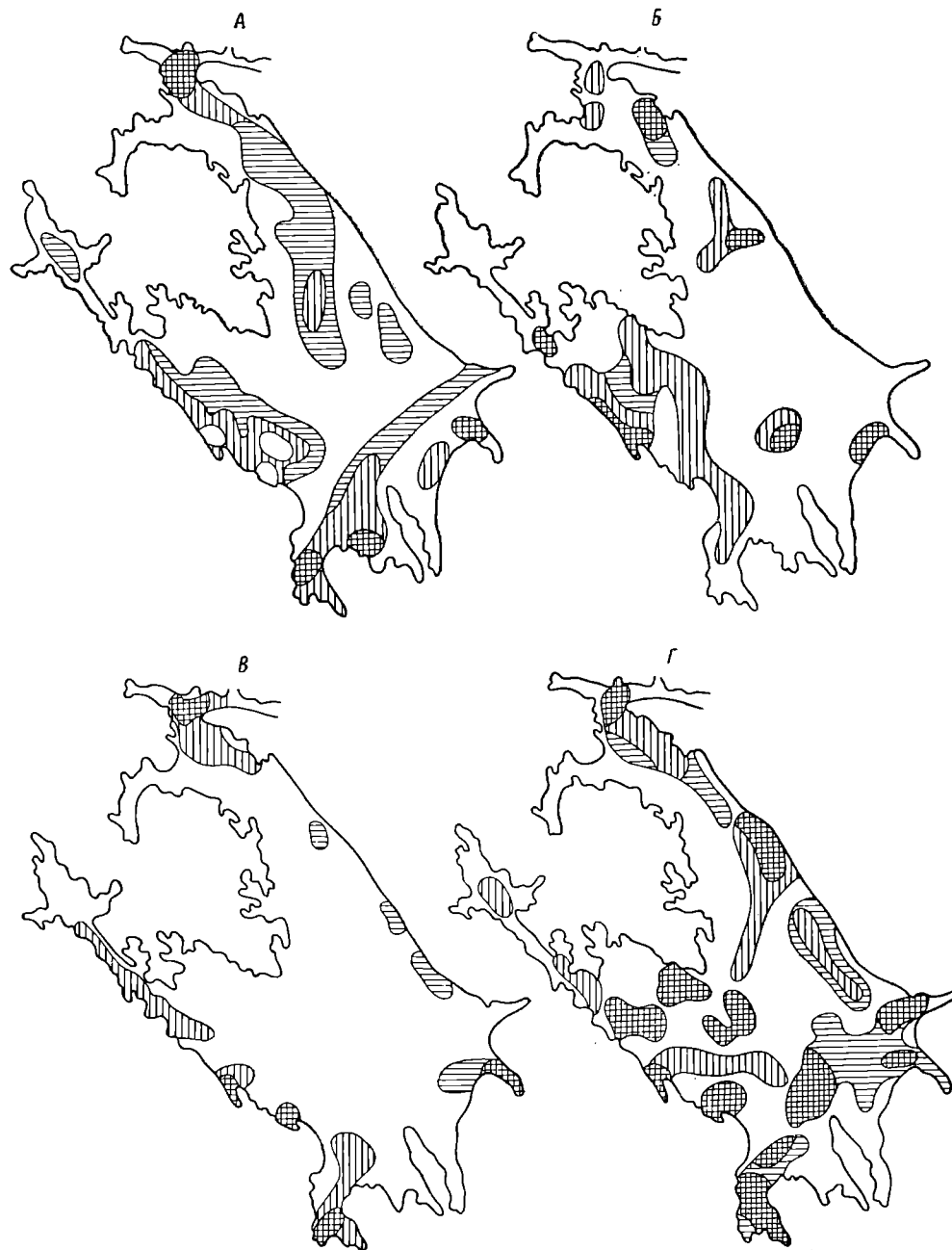


Рис. 28. Распределение сметки в Рыбинском водохранилище.

А — второй этап формирования ихтиофауны; Б, В — ветровой дрейф личинок в 1954 г.; Г — третий этап формирования ихтиофауны. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 18.

что популяции корюшки в различных условиях обитания образуют большое число форм, различающихся между собой по морфологическим и биологическим признакам. Высказывается, в частности, предположение, что корюшка представляет собой всего один вид, весьма пластичный и способный в различных экологических условиях давать сильно различающиеся формы. Не имея пока возможности подробно рассматривать этот интересный вопрос, мы можем, однако, отметить, основываясь на изложенных материалах, что популяция рыбинского снетка находится на пути к образованию или уже образовала особую форму, отличающуюся от исходной (белозерского карликового снетка) и стоящую ближе к типичной озерной корюшке. Морфологическая дифференциация популяции рыбинского снетка началась, видимо, уже в первые годы после его натурализации в водохранилище. Об этом свидетельствует, в частности, факт поимки в районе Горького скатывавшихся из Рыбинского водохранилища крупных снетков, отнесенных Н. В. Кузнецовым (1951) к типичной корюшке. Ускорение процесса дифференциации в последние годы заметно по обособлению в нерестовой популяции снетка крупных производителей, использующих только высоколежащие в плесах речные нерестилища и по характеру миграционных циклов уже ничем не отличающихся от полупроходной корюшки (Иванова и др., 1969).

О к у н ь до образования водохранилища имел исключительно широкое распространение в водоемах будущей зоны затопления и, будучи весьма эврибионтным, заселял даже сильно дистрофные торфяные озера Молого-Шекснинского междуречья, где другие виды рыб отсутствовали совершенно (Кулемин, 1944). Бурное нарастание численности окуня в новых и более благоприятных для существования этого вида условиях началось сразу же после зарегулирования. Встречался окунь в первые годы существования Рыбинского водохранилища практически на всех биотопах, кроме батииали (Васильев, 1950; Васнецов, 1950).

Окунь очень нетребователен в отношении нерестового субстрата (Захарова, 1955) и в водохранилище до последнего времени, несмотря на уменьшение площади защищенного побережья и затопленных лесов, обеспечен нерестилищами. В июле 1953 г., за исключением двух районов в Центральном плесе, молодь окуня встречалась повсеместно (рис. 29, А). В прибрежной полосе молодь ловилась неводами как среди зарослей, так и на песчаных пляжах, а в открытых участках — пелагическими тралями у поверхности и по всей толще воды (Чиркова, 1955), где она совершает суточные вертикальные миграции, свойственные стайным пелагическим рыбам. Основными районами ее скоплений были нижние участки речных плесов, торфяные острова, побережье и прирусловая пойма западного побережья водохранилища. Распределение ранних личинок окуня в 1954 г. (рис. 29, Б) показывает, что вынос их в открытую часть водоема происходит течениями практически из всех притоков и заливов прибрежной зоны. Наиболее благоприятные нерестилища расположены в нижних участках речных плесов и в районе торфяных сплавин центрального мыса на северном побережье водохранилища, наиболее засоренном древесными остатками. Однако, кроме прибрежных нерестилищ, особенно до исчезновения затопленных лесов, по мнению Л. К. Захаровой (1958), окунь использовал для откладки икры и лежащий на дне растительный мусор. В 1967—1968 гг. в распределении молоди окуня при сохраняющейся высокой ее численности (уловы до 2000 сеголетков за 5 мин. траления) произошли некоторые изменения. Основные ее скопления в озерной части водохранилища оказались в большей степени приуроченными к руслам бывших рек и устьям притоков. В значительной части акватории, удаленной от берега и подверженной сильному волнению, окуня не оказалось (рис. 29, В).

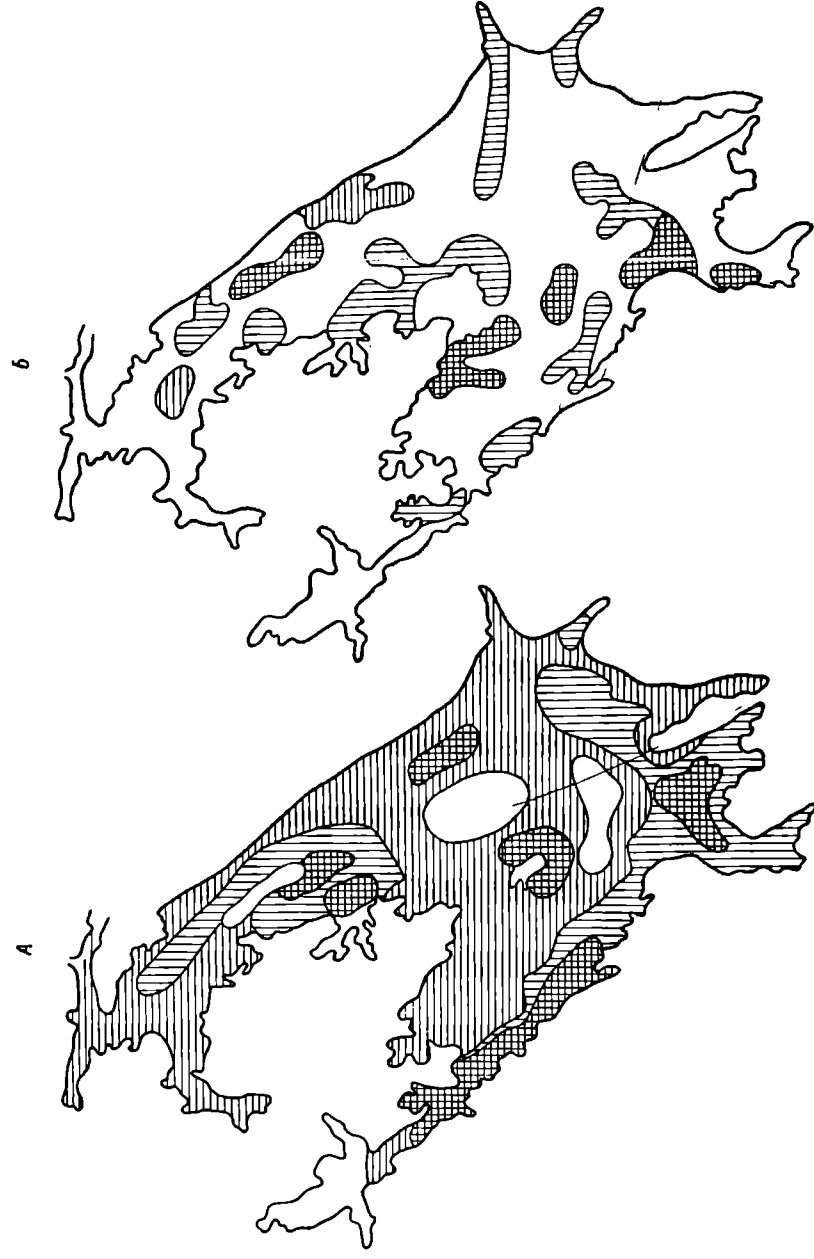


Рис. 29. Распределение окуня в Рыбинском водохранилище.

А — молодь в 1953 г.; Б — личинки в 1954 г.; В — молодь в 1968 г.; Г — биологические группировки молоди. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 18.

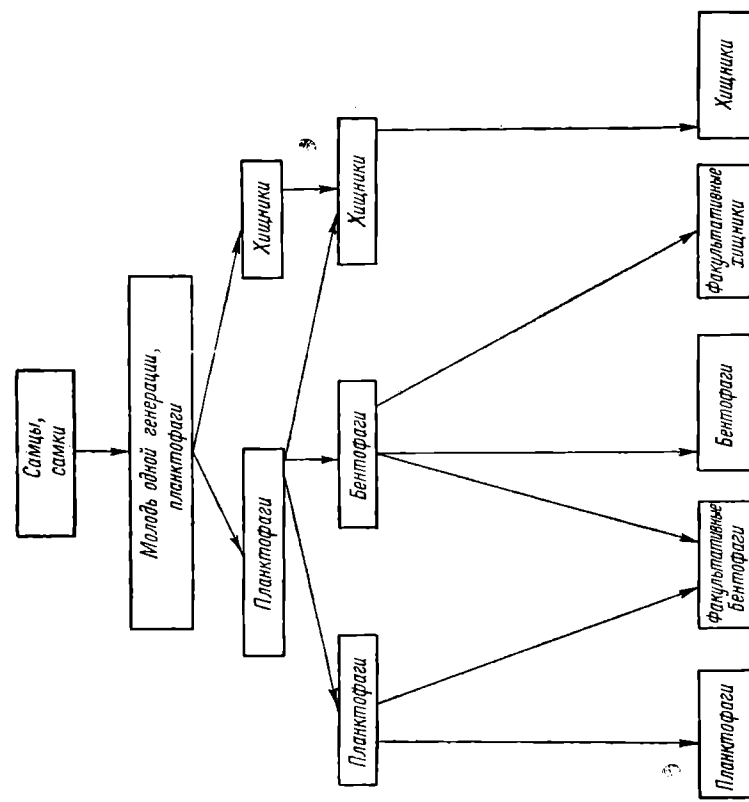
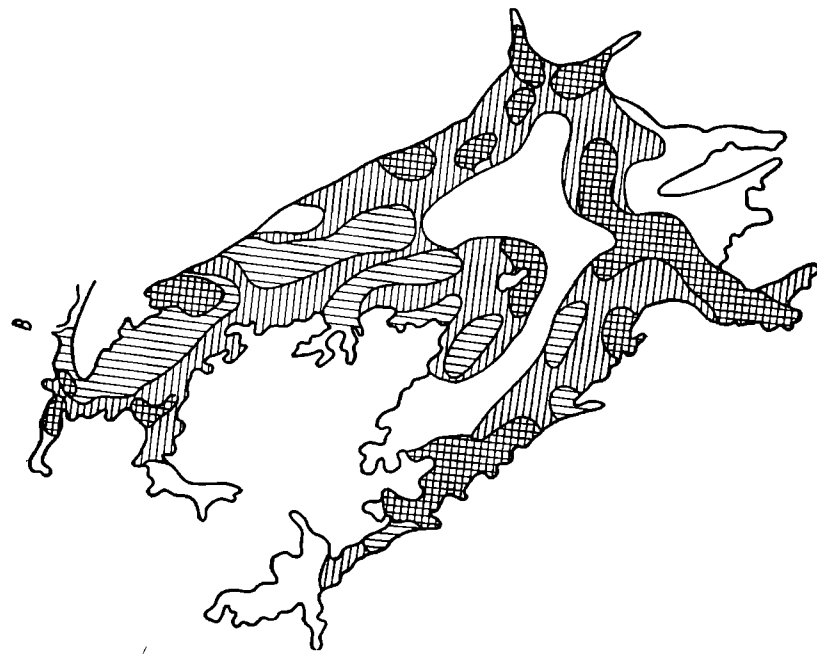


Рис. 29 (продолжение).



Окунь в водохранилище является преимущественно объектом спортивного рыболовства. Промысловые уловы его сравнительно невелики и при преобладающем на водоеме сетном лове, малоэффективном для этого вида, не отражают динамики его фактической численности. Спортивный лов, изымающий из водоема в последние годы, по нашим ориентировочным подсчетам, от 3 до 5 тыс. ц окуня ежегодно, указывает, что численность популяции еще остается на высоком уровне, хотя, видимо, и сократилась по сравнению с первыми периодами после затопления. В результате большой исходной разнокачественности потомства (рис. 29, Г) по характеру питания и поведению (Ильина, 1969) в популяции окуня четко дифференцируются две категории рыб — прибрежная и глубинная. Значительная часть молоди, мелкие самки и основная масса самцов постоянно обитают в литорали и в пограничной с ней зоной сублиторали. Удаленную от берега сублитораль заселяют в основном крупные самки окуня, приходящие в прибрежье только на икрометание. Судьба молоди, ежегодно выносимой из речных плесов в центральную часть водохранилища, неизвестна.

#### ВОДОХРАНИЛИЩА РУСЛОВОГО ТИПА

Типичные водоемы этой категории в Волжском каскаде — Угличское и Горьковское водохранилища.

В Угличском водохранилище наибольшее число заливов, образованных долинами впадающих рек, находится в среднем участке. Верхний плес узкий, вполне речного типа, а предплотинный участок наиболее широкий и глубоководный. В первые годы существования водохранилища (1941—1945) летом наблюдались сравнительно большая сработка уровня и повторное наполнение (Себенцов и Мейснер, 1947). Позднее летние сработки уровня были менее значительными, исключение составляли маловодный 1952 и 1955—1956 гг., когда заполнялось Горьковское водохранилище и сброс воды из вышележащих водоемов был выше нормального (Курдина, 1959). Угличское водохранилище сравнительно мелководное, средняя его глубина 5 м. Площадь дна с глубиной до 5 м составляет 56% площади водохранилища при НПУ. Ранняя зимняя сработка уровня на 4—5 м приводит к осушению большинства заливов, поэтому уже в начале зимы водохранилище превращается в глубокий канал с относительно высокой проточностью. Несмотря на большую подледную сработку уровня воды, даже в первые годы существования водохранилища заморных явлений в нем не наблюдалось. Б. М. Себенцов и Е. В. Мейснер (1947) объясняют это отсутствием в водоеме залитых болотных массивов. Единственный значительный источник вод, бедных кислородом, — вышележащее Иваньковское водохранилище (Ильина и Поддубный, 1963), но сбросные воды отсюда распространяются очень медленно и не успевают до весны заполнить всю чашу Угличского водохранилища. Кроме того, большинство притоков благоприятно по газовому режиму и рыба, уходя от фронта заморных иваньковских вод, может найти спасение в этих реках или скатиться в нижний плес водохранилища.

Лучшие условия размножения благодаря наличию мелководий создаются в среднем и, отчасти, в верхнем экологических участках, где в период нереста и оказывается сосредоточенной основная масса взрослых особей основных видов (рис. 30, А). Состав ихтиофауны Иваньковского и Угличского водохранилищ сходен. Так же как и в вышележащем водоеме, массовыми видами здесь являются лещ, плотва и щука. Нагул этих рыб происходит в районе мест икрометания — на бывших пойме и русле. Основные скопления летом и осенью постоянно обнаруживаются в эстуарных участках боковых притоков (рис. 30, Б). Здесь же и в нижнем течении

этих притоков размещается большая часть зимующей рыбы, и только в годы тотальных заморов в Иваньковском водохранилище рыба скатывается в приплотинный плес.

Отдельные участки Горьковского водохранилища резко отличаются по условиям, и это в значительной степени определяет особенности распределения рыб. От Рыбинска до Юрьевца на участке протяженностью 345 км водохранилище представляет собой вытянутый в широтном направлении рекообразный водоем, а в нижней части, занимающей 60% площади, оно больше похоже на озеро. Очень своеобразно по условиям Костромское расширение, возникшее на месте обширной низменности в пойме р. Костромы и ее притоков и в настоящее время соединяемое с основным водоемом узким искусственным протоком. В результате сравнительно невысокой кормности, слабого развития прибрежной растительности и неблагоприятного уровня режима (Кожевников, 1961; Стругач, 1965) плотность рыбного населения водохранилища невысока, а фактическая рыбопродуктивность ниже, чем в Рыбинском (Гордеев, 1966), но примерно в 20 раз выше, чем в реке до зарегулирования (Кожевников, 1965).

Промысловое значение имеют только 10 видов рыб: лещ, судак, щука, язь, стерлядь, линь, плотва, окунь, густера и красноперка. Вселение в водоем сазана, рипуса, сига и осетра оказалось безрезультатным. Не принесли значительного эффекта и пересадки сюда стерляди из Оки и Волги. Наибольшие скопления рыбы во все времена года наблюдаются в так называемом Юрьевецком разливе, образовавшемся на выходе из среднего речного участка, в месте слияния рр. Немды, Елнати и Унжи (рис. 31, В). В речных плесах, как и в реке до зарегулирования, нагульные и зимовальные скопления рыб располагаются в устьях мелких притоков и в затопленных старицах (рис. 31, А, Б). Плотность этих скоплений значительно ниже, чем в Юрьевецком разливе. В озерном плесе несколько выше уловы в приплотинной зоне и устьях мелких рек. Заметные различия в темпе роста рыб, пойманных на разных участках, указывают на отсутствие значительных миграций особей и существование популяций большинства местных видов локальными стадами.

Рыбное население Костромского расширения (рис. 31, Г) в значительной степени изолировано от основного водоема, имеет благоприятные условия размножения и нагула, но вынуждено уходить на зимовку в реки, так как при падении уровня значительная часть расширения обсыхает, а на оставшейся акватории происходят заморы (Кожевников, 1961). Лещ является основным по численности компонентом всех указанных скоплений (рис. 31). Судак также распространен по всему водохранилищу. Наибольшие скопления молоди отмечены в предплотинной зоне, и, видимо, вынос ее в нижний бьеф значителен (Кожевников, 1965). В речной части водохранилища судак старшего возраста концентрируется на среднем участке, где он придерживается старых русел рек. Иногда во время нагула судак выходит на мелководную пойму. Наименьшая численность его стада в Костромском разливе. Для нереста судак широко использует впадающие реки, по которым подымается вверх на значительные расстояния, а молодь летом и осенью выносится в водохранилище. Густера, как лещ и судак, распространена по всему водохранилищу, но наибольшие (по численности) скопления ее найдены в среднем участке речного плеса.

Плотва в водохранилище обитает в основном на мелководных хорошо прогреваемых участках. Наиболее благоприятные условия обитания она находит в приплотинном плесе, где, видимо, достаточно обеспечена нерестилищами и пищей. Много плотвы также в Костромском расширении. В речных плесах она образует небольшие скопления в устьях притоков и прилегающих к ним мелководьях. Больших перемещений плотва не со-

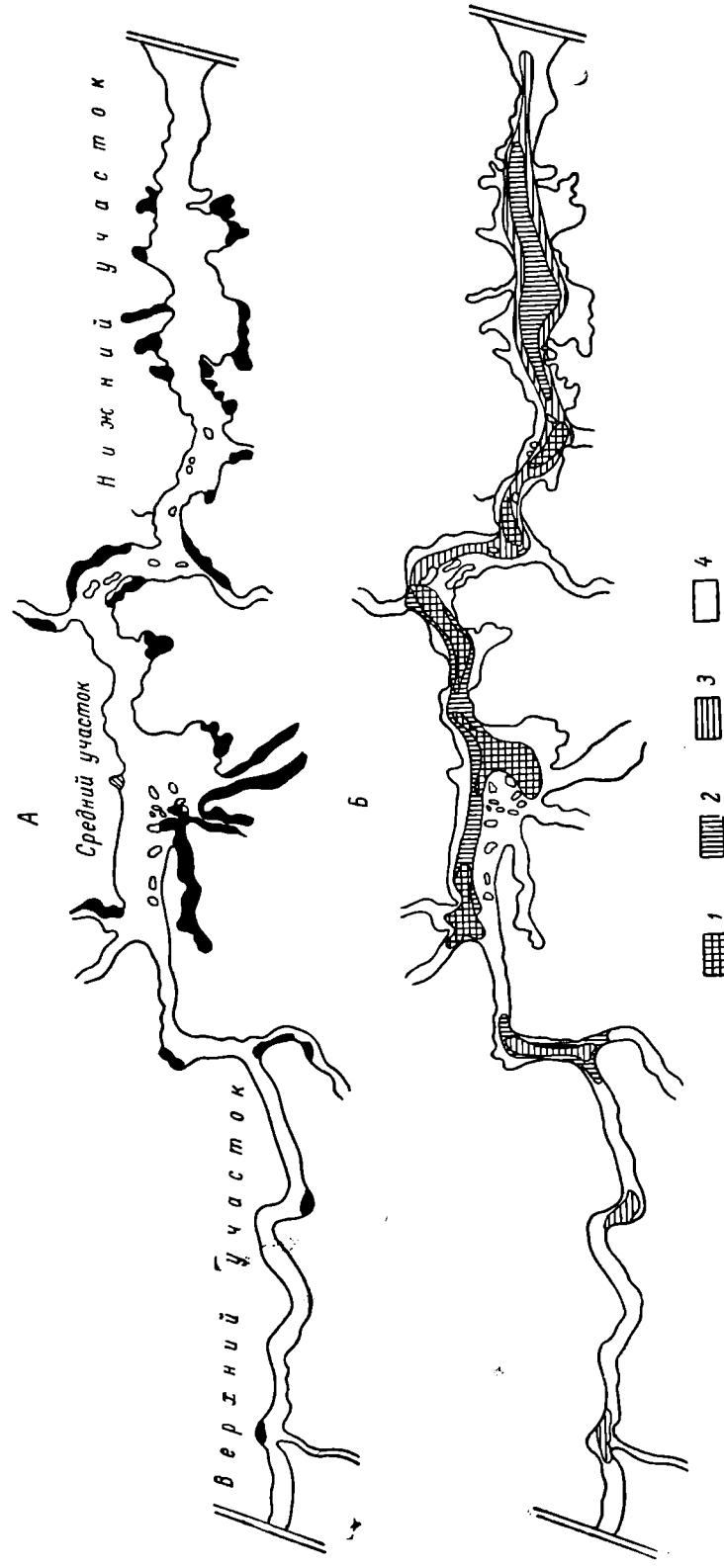


Рис. 30. Распределение рыб в Угличском водохранилище.

А — нерестилища, распределение щуки; Б — распределение леща и плотвы. 1 — максимальные уловы; 2 — средние; 3 — низкие; 4 — случайные.

вершает. Щука и окунь, как и плотва, обитают главным образом на мелко-  
водьях с хорошо развитой водной растительностью. После кратковремен-  
ного увеличения в первые годы залития водохранилища численность щуки

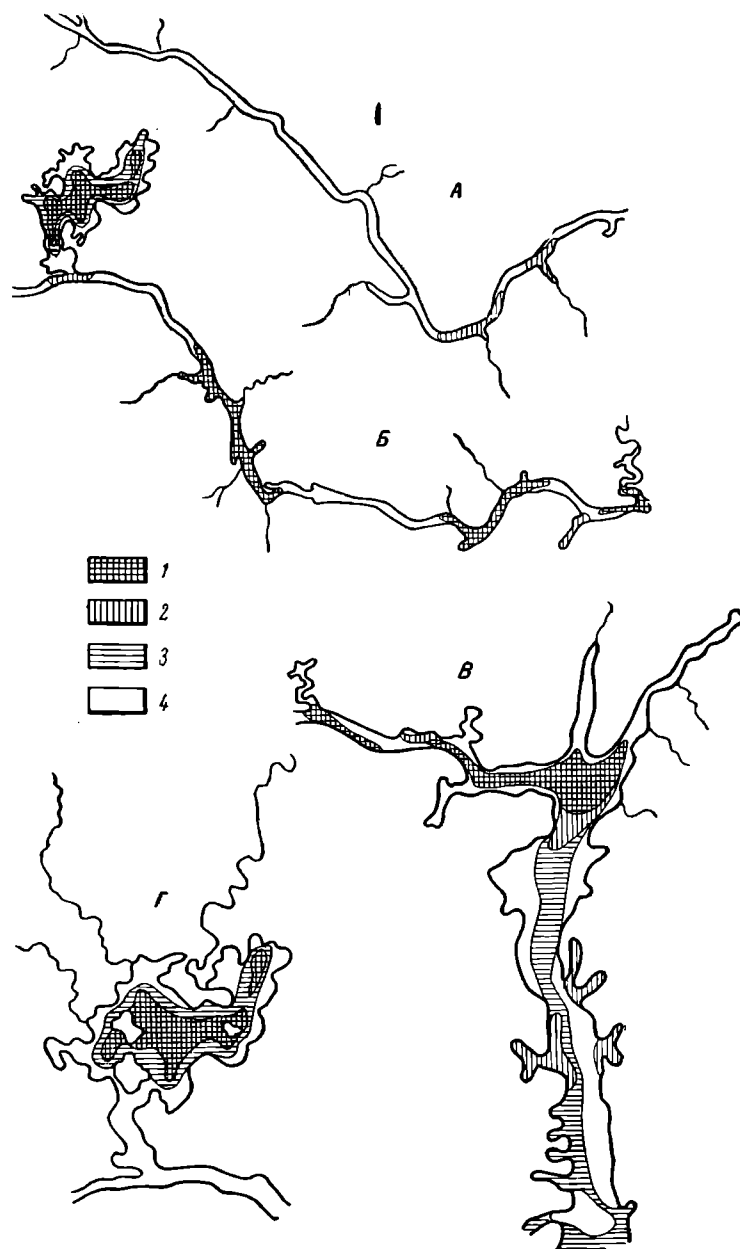


Рис. 31. Распределение рыб в Горьковском водохранилище.  
А — верхний участок; Б — средний участок; В — нижний участок; Г — Ко-  
стромское расширение. 1 — максимальные уловы; 2 — средние; 3 — низкие;  
4 — случайные.

стала снижаться. Наиболее подходящие для нее условия существования  
создались в Костромском расширении и в устьях рр. Унжи и Немды.  
Запасы чехони в водохранилище небольшие, и нарастание ее численности

идет очень медленно, несмотря на отсутствие других планктофагов и благоприятные условия для размножения. Распространена она по всему водохранилищу, но в речных плесах придерживается русел рек и только изредка выходит на пойму. В озерном плесе численность чехони выше, чем в других, зимует основная ее масса в Юрьевецком разливе, нагуливается она повсеместно, а размножается в притоках.

Белоглазка обитает только в речных участках водохранилища, придерживаясь главным образом старого русла Волги. В Костромском разливе она встречается в р. Костроме. Синца и красноперки больше в озерном плесе. Численность стерляди в Горьковском водохранилище сравнительно невысока, но продолжает сохраняться на постоянном уровне. Популяция этого вида также образует здесь несколько локальных стад. Собственно водохранилищная стерлядь обитает в среднем речном участке от Костромы до Юрьевца, используя для нагула, нереста и зимовки сохранившиеся типичные биотопы русла Волги (Болдина, 1961). Более мелкие группировки стерляди обнаруживаются в среднем и верхнем течении притоков водохранилища, откуда отдельные особи выходят на нагул в эстуарии притоков. В верхнем речном участке численность стерляди мала из-за сильного загрязнения водоема промышленными стоками.

В целом распределение рыб в Горьковском водохранилище типично для большинства русловых водохранилищ.

МИГРАЦИОННЫЕ  
ЦИКЛЫ

Первое представление о характере массовых перемещений рыб в водохранилищах мы уже получили, рассматривая в гл. 4 закономерности распределения особей разных видов на основе данных по динамике уловов и их состава на отдельных экологических участках и биотопах. Однако это лишь приближенная схема, еще не дающая оснований для сколько-нибудь глубоких суждений о специфике миграционного процесса у осваивающих водохранилища популяций рыб. Поэтому важным этапом исследований миграций является массовое мечение особей разных видов на местах их основных скоплений в периоды икрометания, нагула и зимовки.

Мечение рыб с целью изучения их миграционных циклов производилось на Рыбинском водохранилище с 1955 по 1968 г., на Горьковском водохранилище и в оз. Белом Вологодской обл. в 1962—1963 гг., и на Куйбышевском водохранилище в 1960—1962 гг. Для мечения в первые годы использовались жаберные метки Гильберта, а затем более долговечные дисковые пластмассовые метки, прикрепляемые к рыбе с двух сторон тела, за спинным плавником (Поддубный, 1960а, 1960в). Метили в основном лещей. Кроме того, объектами мечения были судак, синец, налим, щука, берш, язь и густера, попавшие в улов одновременно с лещом (табл. 8).

Мечение рыб во всех перечисленных водоемах, кроме Куйбышевского водохранилища, производилось сотрудниками лаборатории ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР, а в Куйбышевском водохранилище — ихтиологической группой Куйбышевской станции в г. Тольятти.

Кроме мечения, существенную помощь при определении степени подвижности рыб оказал паразитологический анализ (Изюмова, 1959а, 1959б). Было установлено, что личиночные формы некоторых паразитов, способные находиться в рыбах несколько лет, обнаруживаются лишь в определенных участках водоема. Так, личинки и половозрелые формы *Viscerhalus polymorphus* встречаются у леща Рыбинского водохранилища только в северном Шекспинском плесе и отсутствуют в других районах. Поскольку условия существования паразита в отдельных районах одинаково благоприятны, то стерильность рыб объясняется отсутствием взаимопроникновения зараженных и стерильных особей на «чужие» участки.

Наконец, в целом ряде случаев при анализе промысловых и исследовательских уловов попадались меченые особи, уже сбросившие метки, от которых на их теле или жабрах остались характерные шрамы (Поддубный, 1960а). На основе данных прудовых экспериментов по сохранности меток (Поддубный, Ильина, 1966) оказалось возможным довольно точно установить время мечения таких рыб и частично использовать данные по их возврату для последующего анализа перемещений.

## Объем мечения и возврат меток

Год мечення	Число рыб	Возврат, шт.			
		лещ	синец	судак	прочие виды
Рыбинское водохранилище					
1955	1585	11	7	—	—
1957	654	1	1	—	—
1958	2471	30	1	1	8
1959	1885	6	1	—	—
1960	2114	190	1	—	2
1961	814	22	—	—	—
1962	1074	68	—	3	—
1964	189	19	—	1	—
1966	1110	37	7	22	—
1967	1768	21	53	6	2
1968	458	2	26	2	—
Всего . . .	14122	407	97	35	12
Горьковское водохранилище					
1962	1419	360	—	—	—
1963	211	13	—	—	—
Всего . . .	1630	373	—	—	—
Куйбышевское водохранилище					
1960	2518	12	—	—	—
1961	1285	38	—	—	—
1962	4096	221	—	—	—
Всего . . .	7899	271	—	—	—
Оз. Белое					
1962	264	16	—	16	3
1963	271	—	—	18	—
Всего . . .	535	16	—	34	3
Итого . . .	24186	1057	97	69	15

Массовые направленные перемещения рыб могут быть трех основных типов: преднерестовыми, нагульными и предзимовальными (Meek, 1916; Смирнов, 1924; Roule, 1929; Scheuring, 1930; Мейснер, 1933; Никольский, 1961). Последовательный во времени ряд этих перемещений между смежными периодами размножения составляет миграционный цикл взрослой особи. Миграционный цикл молоди включает в себя только два типа перемещений—нагульные и предзимовальные. В ряде водоемов, особенно пресных, регулируемых или загрязняемых человеком, естественные миграционные циклы на любом из этапов могут сильно искажаться за счет вы-

нужденных перемещений, носящих характер бегства. В целом, однако, в пресноводных системах озеро—река в миниатюре создаются те же условия миграций, что и в морях (Шмидт, 1947). Не представляют в этом отношении исключения и водохранилища с их притоками.

#### МИГРАЦИИ ПРИДОННЫХ РЫБ (ЛЕЩ)

На рис. 32 приведены данные о вторичной поимке групп меченых рыб с длиной тела 250—480 мм (возраст 5—15 лет), выпущенных в разные сезоны 1955—1968 гг. каждая в одном из шести крупных районов Рыбин-

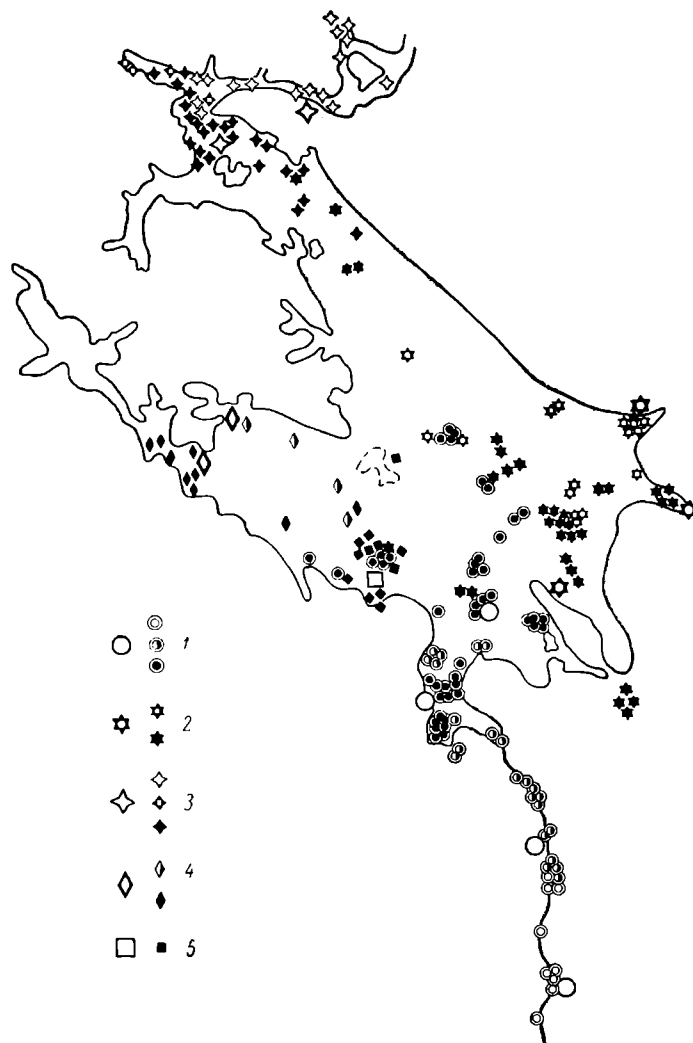


Рис. 32. Распределение меченых лещей в Рыбинском водохранилище.

1—5 — районы выпуска и места вторичной поимки.

ского водохранилища и пойманных также в разные сезоны в течение последующих 1—4 лет после мечения. Можно видеть, что основная масса рыб во всех случаях была вторично поймана в районе выпуска. Эти районы



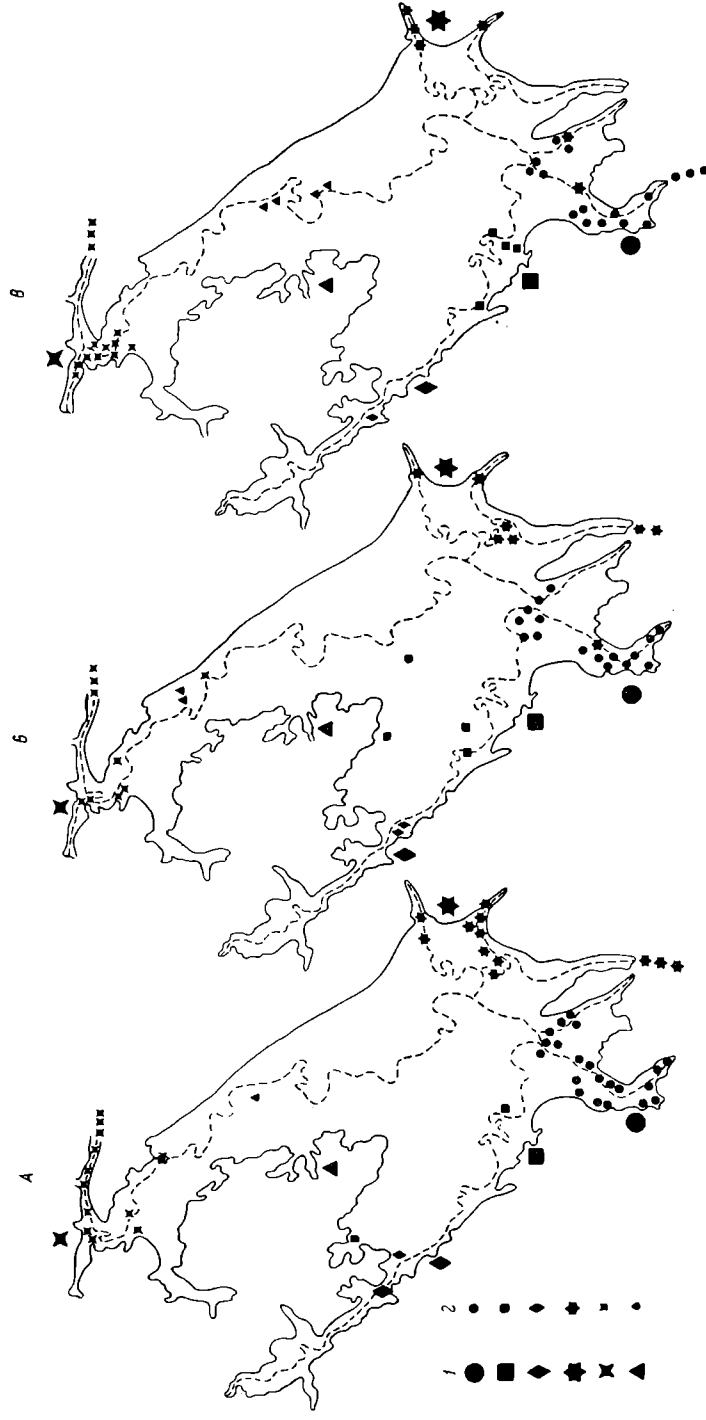


Рис. 33. Сезонное распределение меченых рыб.

А — в июне—июле; Б — в августе—сентябре; В — в октябре—ноябре; 1' — в январе—феврале; Д — в марте; Е — в апреле—мае. 1 — места выпуска; 2 — места поимки.

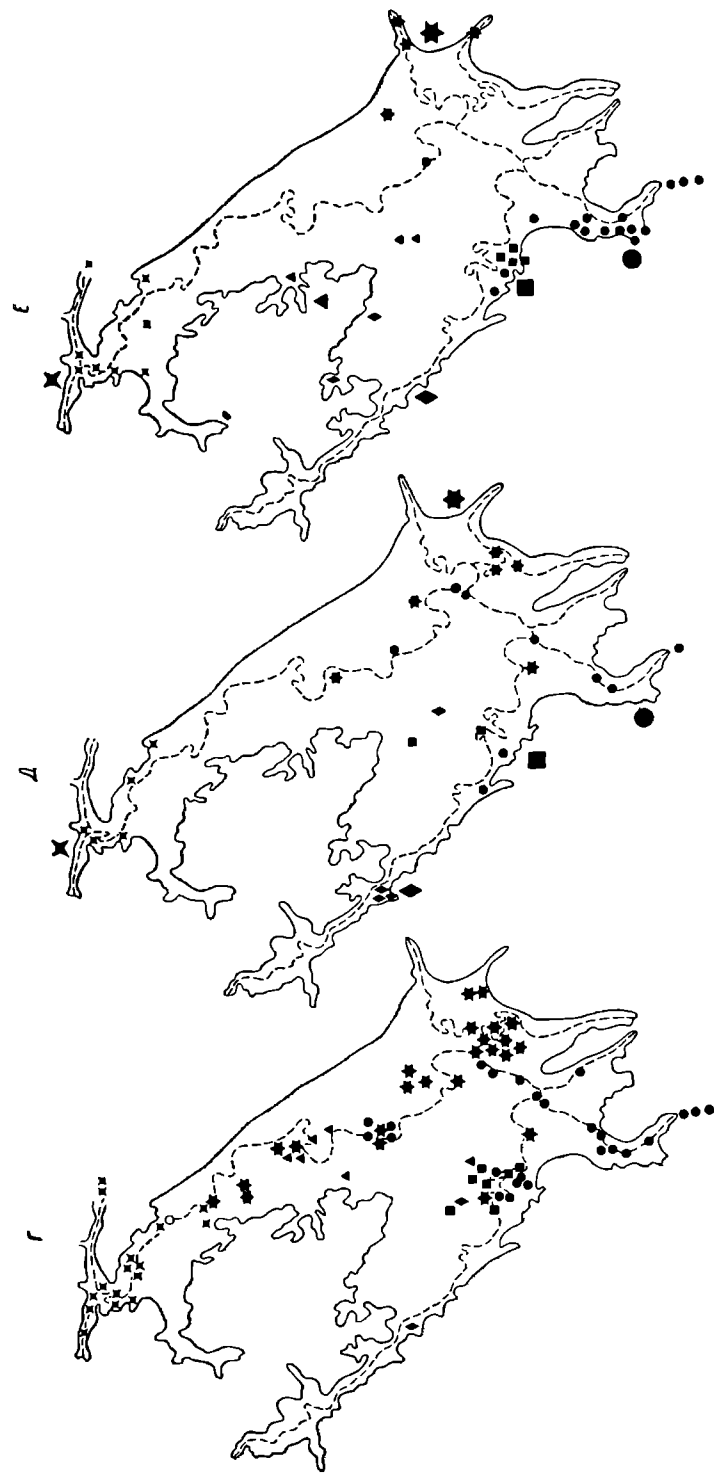


Рис. 33 (продолжение).

были выбраны в соответствии с крупными экологическими зонами, которые М. А. Фортунатов (1959) положил в основу географического районирования водохранилища. Видно также, что часть особей довольно далеко уходит от района мечения и это удаление различно в разных районах.

Наибольшей «привязанностью» к району выпуска, как оказалось, обладают лещи Шекснинского (3) и Моложского (4) плесов и западного побережья (5). Волжские особи (1), пойманные и выпущенные в верхнем речном участке, не выходят из плеса, а размножающиеся в низовьях довольно далеко проникают в озерную часть водохранилища. На значительное расстояние перемещается лещ, пойманный и выпущенный вблизи от устьев мелких притоков в юго-восточной части водохранилища (2).

Удаленность от места выпуска существенно меняется в течение года, что хорошо иллюстрируется данными мечения на нерестилищах. В июне—июле (рис. 33, А) после икрометания и по мере прогрева водных масс низовьев речных плесов начинается откочевка части особей в глубь водоема для нагула. Наиболее активно этот процесс происходит на участках руслового типа в верховьях Шекснинского и Волжского плесов. Столь же регулярен выход части отнерестившихся рыб и среднеразмерной молодежи из притоков в их эстуарные участки и прилегающие районы Главного плеса. Вместе с тем большинство взрослых рыб и молоди леща в июне—июле еще остается на нагул в районе нерестилищ. Скатившиеся в эстуарные участки рыбы далеко в глубь Главного плеса водохранилища не проникают. Основные скопления леща Волжского плеса приурочены к району старого слияния Волги и Мологи, а в Шекснинском плесе — к району выше устья р. Суды и к выходу из Коротовского залива. Рыба западного побережья группируется на старой прирусловой пойме Мологи, а восточного — в районах торфяных славин, а также вдоль стариц старого русла Шексны. У особей юго-восточного сектора водохранилища четко проявляется тенденция к скату в нижний бьеф Рыбинской ГЭС.

Если в предыдущие месяцы нагульные скопления только начинают формироваться и активность поисковых пищевых перемещений рыб еще довольно высока, то в августе—сентябре (рис. 33, Б) местоположение этих скоплений определяется достаточно четко. В распределении рыб заметно проявляется прерывистость. Устойчивые крупные скопления леща обнаруживаются в верховьях и низовьях речных плесов и в Главном плесе на участках с развитой системой затопленных озер и стариц рек. Несколько выше в эстуарий Шекснинского плеса поднимаются особи, размножавшиеся в районе центрального мыса и у восточного побережья Главного плеса. На кромке массива торфяных славин центрального мыса оказывается часть рыб, находившихся весной в прибрежной зоне северо-западного и западного берегов. Четко дифференцируются на две группировки (верхнюю и нижнюю) особи Шекснинского плеса. В юго-восточном секторе водохранилища продолжается скат рыб в нижний бьеф Рыбинской ГЭС. В октябре—ноябре резкое похолодание, осенняя сработка уровня воды с частичным осушением прибрежной полосы, повышение проточности речных плесов и притоков и ледостав вызывают вторую волну ската особей, нагуливавшихся в плесах, в центральную часть водохранилища (рис. 33, В). Нагульные скопления рыб в Главном плесе распадается, рыба выходит с кормовых участков русел и стариц на близлежащую пойму. Она здесь в это время очень малоактивна и ставными орудиями не улавливается. В плесах и притоках, напротив, в ставные сети в это время ловится лещ, спускающийся в эстуарии. Скатываются в Главный плес рыбы, поднимавшиеся из него в июле—сентябре вверх по Шексне, и, напротив, поднимаются вверх и концентрируются в устье р. Суды и на прилегающих к нему участках лещи, нагуливавшиеся в районе Коротовского залива.

В январе—феврале (рис. 33, Г) по мере дальнейшего падения уровня и наступления импульсного режима проточности водохранилища в результате работы ГЭС начавшийся в октябре—ноябре скат рыбы из плесов и притоков значительно увеличивается, достигает максимума в январе и заканчивается в феврале. Масса особей популяции леща оказывается смещенной в Главный плес водохранилища, где образует отдельные очаговые зимовальные скопления. Одновременно не менее значительная часть особей, включающая не только молодь, но и взрослых рыб, продолжает находиться в речных плесах и притоках, образуя здесь на пригодных участках поймы и русла скопления типа зимовальных ям. Эти скопления легко обнаруживаются при подледном неводном лове.

Зимовальные скопления леща в Главном плесе и в эстуарных участках речных плесов образуются на прирусловой пойме в основном в тех же местах, где летом и осенью ловились пагуливающие особи. Наиболее далеко от своих перестилищ проникают в подледный период рыбы Воляжского плеса и юго-восточного сектора Главного плеса. Очень ограничен выход леща из Шексинского плеса. Скопления зимующих рыб в Главном плесе составляют группы особей, пришедших сюда из разных районов, и «местные» рыбы, нерестилища которых расположены в притоках центральной части водохранилища. Последние, как это можно проследить во все сезоны года, перемещаются на значительно меньшие расстояния. В начале марта в большинстве районов Центрального плеса Рыбинского водохранилища еще сохраняется зимнее распределение рыб (рис. 33, Д). В конце месяца, и особенно в момент первых попусков талых вод, зимующий лещ резко активизируется и начинает преднерестовые перемещения в речные плесы и притоки. Раньше других начинают эти перемещения рыбы, зимовавшие в эстуариях.

В апреле—мае, перед вскрытием водохранилища и вскоре после его освобождения ото льда, подавляющее большинство особей леща (как половозрелые, так и неполовозрелые), меченных в прошлом году, оказывается в районе тех перестилищ, где они были выпущены (рис. 33, Е). За весь 14-летний период мечения не было зарегистрировано ни одного случая поимки взрослых рыб этих участков на другом перестилище. С удивительным постоянством все производители, меченные весной в той или иной части прибрежной полосы речного плеса или в устье притока, возвращаются весной следующего года именно на этот участок прибрежья или в этот приток. После выхода рыбы из глубины на мелководья движение ее происходит вдоль старых русел рек, а также вдоль прибрежной полосы. Для дальнейшей проверки этого явления весной 1961 и 1962 гг. в начале икрометания на одном небольшом по площади нерестилище леща в Воляжском плесе Рыбинского водохранилища было помечено и выпущено 2067 экз. половозрелых и близких к созреванию особей. Самцов, имевших брачный наряд, среди них оказалось 73%, рыб, не достигших половой зрелости, 5.3%, а остальную часть составляли самки с половыми продуктами на IV—VI стадии зрелости. Данные возврата этих рыб приводятся ниже:

	шт.	%
Выпущено меченых рыб на нерестилище . . . .	2067	100
Вторично поймано за 4 года (1961—1964) . . .	216	10.1
Из них:		
весной 1962 г. . . . .	63	29.2
в радиусе 50 м от точки первого выпуска	16	25.5
в радиусе 1000 м от точки первого выпуска	47	74.5
Выпущено из числа особей первого возврата повторно весной 1962 г. . . . .	16	100
Поймано весной 1963 г. в радиусе 100 м от точки первого выпуска . . . . .	8	50

Выпущено из числа особей второго возврата весной

1963 г. . . . .	8	100
Поймано весной 1964 г. в месте первого выпуска . .	1	12.5

144 меченые особи попались в сети летом, осенью и зимой на различном расстоянии от мест нереста. Очевидно, основная масса меченых особей во время нагула и зимовки вылавливалась в двух районах водоема, на очень небольшом (0—10 км) и значительном (25—30 км) расстоянии от нерестилищ:

Расстояние от нерестилища, км	0	5	10	15	20	25	30	35	40
Улов меченых рыб, шт.	58	30	11	6	4	12	15	6	2

Интенсивность промыслового облова всех участков Воляжского плеса в годы наблюдений была примерно одинакова, поэтому уловы меченых особей, отражая их фактическое распределение, указывают на наличие в составе нерестовой группировки двух категорий рыб, обладающих различной миграционной активностью. Соединив последовательно точки, смежные по времени возврата меченых рыб, можно в первом приближении воспроизвести их миграционные циклы. Вначале этот прием был применен только к наиболее хорошо изученной группировке леща Воляжского плеса (Поддубный, 1966б, 1966в), а в настоящее время, после накопления дополнительного материала за счет очередных мечений, подобные схемы могут быть построены и для остальных популяций леща, синца и судака.

В целом схема миграционных циклов в популяциях леща Рыбинского

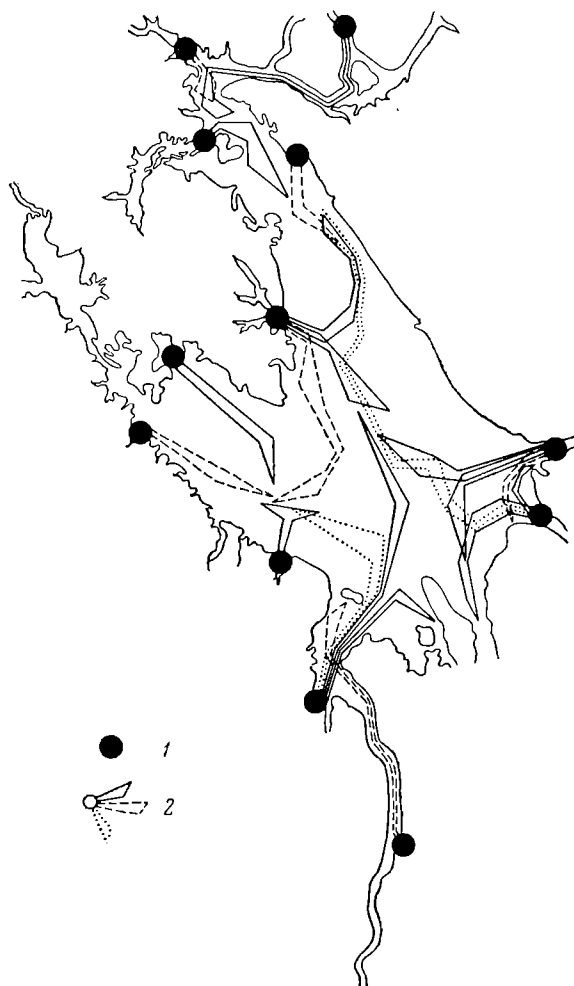


Рис. 34. Миграционные циклы разных стад леща в Рыбинском водохранилище.

1 — нерестовые участки; 2 — годовые циклы движения.

водохранилища приведена на рис. 34. В верхних речных участках особи, размножающиеся на наиболее высоколежащих нерестилищах, в процессе нагула и зимовки скатываются в лежащие ниже расширения плеса, а весной (или частично осенью, после нагула) вновь поднимаются в район тех нерестилищ, где они были выпущены. Рыбы, помеченные на нерестилищах

в притоках речного участка, кроме времени икрометания, остальную часть года обитают вблизи эстуария этого притока. Особи, выпущенные после поимки на нерестилищах в пограничном участке речного и озерного плесов, проникают на то или иное расстояние в озерную часть водохранилища. При этом рыбы со смежных нерестилищ оказываются в период нагула и зимовки на разных участках озерного плеса. Лещ, размножающийся в каком-либо из мелких притоков озерного плеса, также большей частью нагуливается и зимует в эстуарии этого притока или в районе его старого впадения в основную реку. Весной, как уже говорилось, все особи каждого участка возвращаются на свои нерестилища, где они были помечены и выпущены. Скаты рыб с нерестилищ происходит в основном вдоль старых русел рек. В каждом случае в период нагула и зимовки разные особи из одной группы меченых рыб ловятся и вблизи нерестилищ, и на известном расстоянии от них, т. е. группа в целом неоднородна и включает две категории рыб, имеющих разные миграционные циклы. Более наглядно это видно при рассмотрении перемещений рыб, взятых со смежных нерестилищ участка водоема (рис. 35).

Часть меченых лещей, в основном из группировок, нерестилища которых расположены у сбросного плеса приплотинного участка водохранилища, в период нагула скатывается в нижний бьеф. В отдельные годы этот скат может достигать значительных размеров (Володин, 1958). Скатившиеся меченые

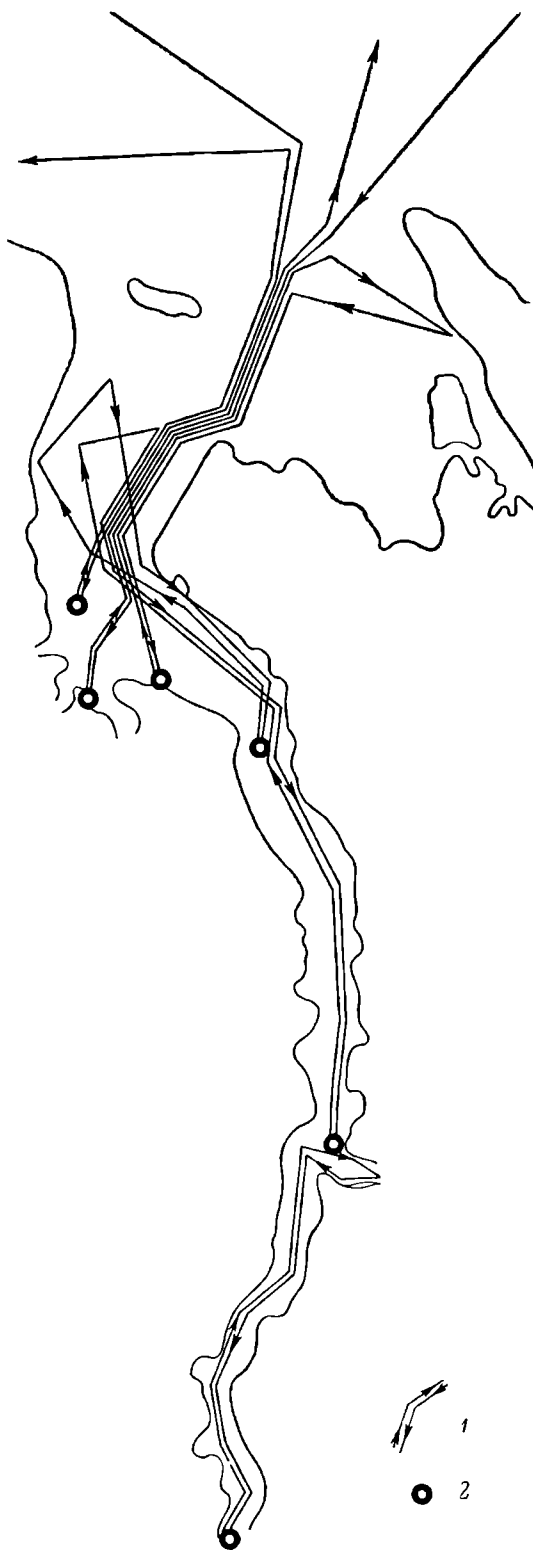


Рис. 35. Миграционные циклы возжской группы стад леща.

1 — циклы мигрирующих особей; 2 — ареалы оседлых особей.

рыбы встречались в верхнем речном участке нижележащего Горьковского водохранилища в районе гг. Рыбинска, Ярославля, Костромы. Некоторые из скатившихся через турбины рыб, по сообщению поймавших их рыбаков, были сильно травмированы.

Горьковское водохранилище занимает участок Волги от Рыбинска до Городца протяженностью 434 км. Экспедиционные обследования реки перед заполнением водохранилища позволили установить здесь четкую приуроченность основных скоплений леща к устьям притоков и к другим участкам с хорошо развитой пойменной системой. На смежных участках русла Волги с малоразвитой поймой устойчивые уловы отсутствовали. В районе каждого скопления можно было найти места, пригодные для нереста, нагула и зимовки рыбы, т. е. все основные элементы экологического комплекса, необходимые для осуществления нормального цикла воспроизводства.

После зарегулирования стока и образования водохранилища в имевшихся экологических комплексах произошли резкие изменения; многие из них, особенно в нижней озерной части нового водоема, распались полностью. Сложившиеся связи популяции со средой оказались нарушенными, началось формирование новых связей.

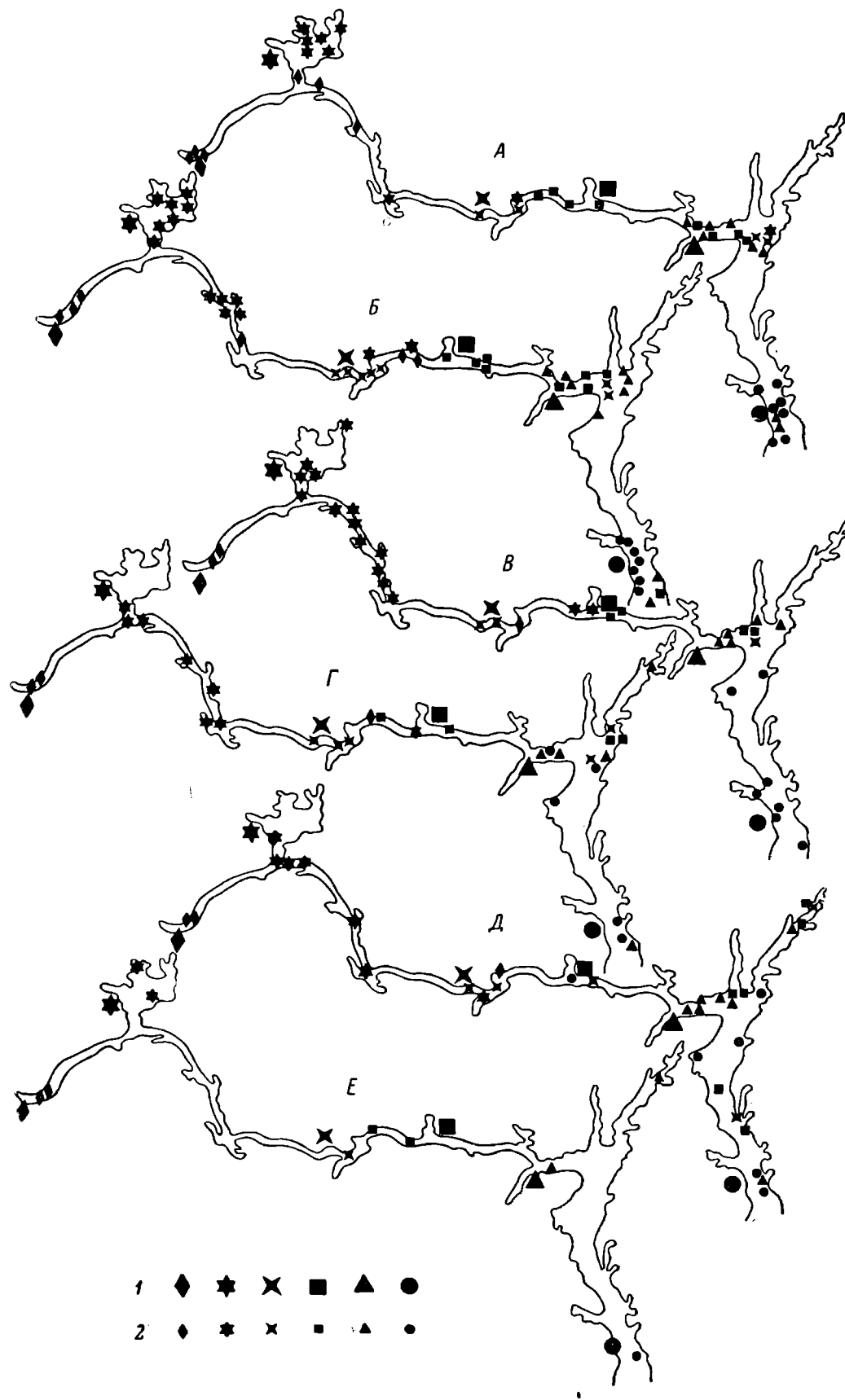
Первые три года с начала заполнения водохранилища рыб, обитавших в трех различных по кормности участках — нижнем, среднем и верхнем, можно было легко различать по темпу роста (Ильина, 1960). Это показывает, что процесс освоения новых экологических комплексов в каждом районе водохранилища проходил изолированно от соседних и не сопровождался значительным взаимопроникновением особей. Известные различия в биологических показателях, отражающих специфику условий обитания леща и указывающих на территориальную обособленность его группировок в этих трех крупных районах, сохраняются до последнего времени (Ильина, 1963б).

Возникает вопрос, являются ли обнаруженные группировки едиными образованиями или они представляют собой сумму более мелких обособленных групп, так как очевидно, что отдельные участки водоема, отвечающие требованиям автономного существования, могут быть при этом близкими по условиям и заселившие их особи, будучи обособленными территориально, не приобретают биологических различий. Для выяснения этого вопроса весной 1962 и летом 1963 г. в нескольких районах Горьковского водохранилища было проведено мечение. Отлов и выпуск меченых особей производился в семи участках водоема, известных по многолетним наблюдениям рыбаков и нашим исследованиям как места устойчивых и достаточно крупных скоплений нерестующей или начавшей нагул рыбы.

Было выпущено 1630 меченых рыб, достигших размера, при котором наблюдается массовое созревание (300 мм). Возврат на 1 мая 1964 г. составил в среднем 23% (371 экз.) с колебаниями для отдельных мест выпуска от 15.4 до 48.4% (Поддубный, 1966). На схемах возврата меченых рыб можно видеть, что в июне—июле (рис. 36, А), как и в Рыбинском водохранилище, лещ находится у перестилищ или несколько ниже по течению. В озерной части водоема особи отходят от берега и располагаются над склонами и подошвой старого русла Волги. В августе—сентябре (рис. 36, Б) часть рыб из каждой группы, использованной для мечения, оказывается еще ниже по течению, а остальные продолжают находиться

Рис. 36. Распределение меченых рыб в Горьковском водохранилище.

А — в июне—июле; Б — в августе—сентябре; В — в октябре—ноябре; Г — в декабре—январе; Д — в марте; Е — в апреле—мае. 1 — места выпуска; 2 — места поймы.





в районе нерестилищ. В октябре—ноябре (рис. 36, В) большая часть рыб, начавших после нереста скат, еще ловится в эстуарии речного плеса водохранилища, на так называемом Юрьеveckом разливе, но уже намечается тенденция, особенно у рыб с верхних нерестилищ, к подъему против течения. Лещ, окончивший нагул, начинает подниматься из приплотинного участка в район Юрьеveckого разлива.

В декабре—январе (рис. 36, Г) подвижки рыб на всех участках, кроме Костромского расширения, прекращаются. Зимует лещ близ нерестилищ (особи, не скатывавшиеся во время нагула) и в отдалении от них, в том и другом случаях в устьях притоков или на пойме Волги около этих устьев. В марте (рис. 36, Д), особенно в озерном плесе водохранилища, сохраняется

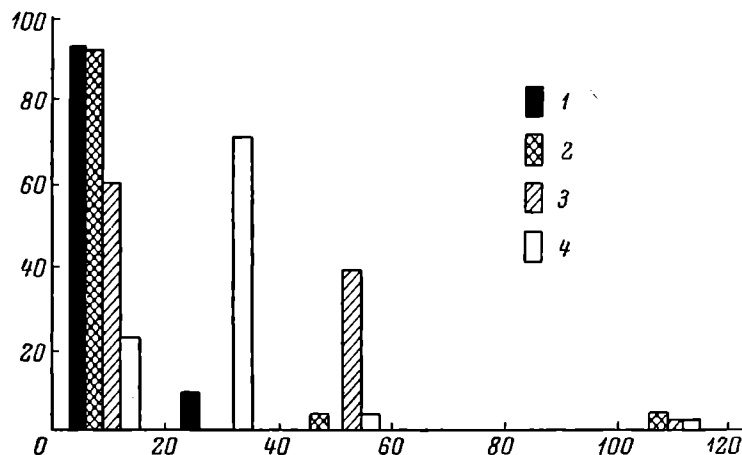


Рис. 37. Возврат рыб, меченных в районе г. Юрьевца.

1 — весной; 2 — летом; 3 — осенью; 4 — зимой. По оси ординат — число вторично пойманных рыб, экз.; по оси абсцисс — расстояние от нерестилищ, км.

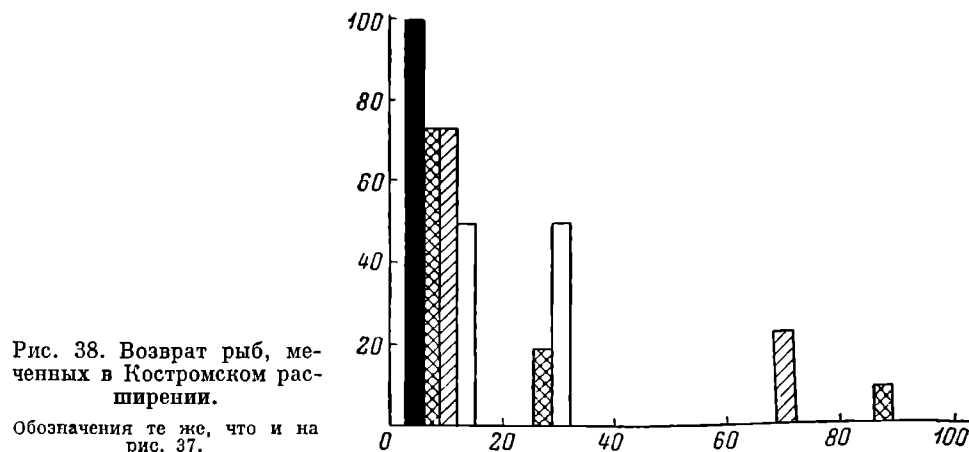
зимнее распределение, а в апреле—мае (рис. 36, Е) происходят быстрое перемещение рыб и выход их на свои нерестилища.

Типичное для большинства обловленных скоплений распределение возврата меченых особей можно показать на примере 287 экз. рыб, выпущенных в районе г. Юрьевца в мае 1962 г. Вторично пойманными из них через 22 мес. оказались 88 экз. (30.6%). Основная масса рыбы была вторично выловлена в районе выпуска и значительно меньшая ее часть — в 20—40 и 60—100 км от него (рис. 37). Весной и в начале лета (май—первая половина июня) в год выпуска меченая рыба ловилась только в районе нерестилищ. Летом (вторая половина июня—август) 19% ее оказалось на расстоянии 20—40 км и 9% — в 80—100 км от места выпуска. Осенью (сентябрь—ноябрь) вылов у нерестилищ составил 73%, а на расстоянии от них, но уже меньшем, чем летом, — 27%. Зимой (декабрь—март) улов меченых особей распределился на участке протяженностью 40 км. Рыба, выловленная вторично в апреле—мае, через год (2 экз.) и через два года с момента выпуска (1 экз.) была обнаружена в районе нерестилищ.

Несколько отличаются миграционным поведением особи леща, использующие для икрометания Костромское расширение, образованное затоплением обширной поймы, изобиловавшей мелководными озерами и мелкими реками (Зеликман, 1965). До зарегулирования в этих озерах и реках обитали местные группировки леща, не совершавшего значительных миграций. Но во время половодья сюда же приходила менее многочислен-

ная группировка речного волжского леща для размножения. На спаде половодья лещ скатывался в Волгу, а местный озерный и молодь волжского леща нагуливались и зимовали в этих озерах и впадающих в них мелких реках.

После зарегулирования в Костромском расширении резко улучшились условия размножения и нагула леща и увеличилась численность группировок за счет потомства как озерной, так и речной форм. Однако условия зимовки в расширении весьма неблагоприятны, так как основная часть его акватории осушается и рыбы вынуждены, уходя от заморных вод, подниматься довольно высоко в рр. Соть и Костромку или скатываться в Волгу. Оба типа перемещений хорошо регистрируются мечением. Из 403 экз. леща, меченных в Костромском расширении, через



18 мес. вторично выловлены 196 (48.4%). Улов распределился на участке водохранилища протяженностью 120 км (рис. 38). Если весной, летом и в начале осени большинство рыб ловилось вблизи места выпуска (рис. 39, А), то после осеннего похолодания и зимой меченая рыба ловилась на участках Волги, отстоящих от расширения на 20—40 и 60—80 км, и верхних притоках расширения (рис. 39, В).

Вследствие слабой залесенности ложа и удовлетворительной подготовки его перед заполнением Горьковское водохранилище доступно облову на большей части акватории. Здесь хорошо развит промысел с широким использованием как пассивных, так и активных орудий лова, поэтому результаты мечения отражают, на наш взгляд, действительное распределение особей внутри популяции. Полученные материалы свидетельствуют о том, что популяция леща в Горьковском водохранилище состоит по крайней мере из семи, а не из трех, как показал анализ морфобиологических признаков, обособленных группировок. Каждая из этих группировок имеет свои определенные места размножения, нагула и зимовки, способна осуществлять замкнутый цикл воспроизводства и представляет собой локальное стадо (Поддубный, 1966в).

Центром ареала стада являются места размножения, где ежегодно происходит икрометание, и здесь же или в непосредственной близости первое время живет потомство. Расселение начинается у леща после достижения 5—6-летнего возраста. В этот момент, видимо, происходит смена этапов развития, сопровождающаяся изменениями в обмене и пищевых потребностях (Житенева, 1962б). Рыба начинает более активные поиски пищи, постепенно включаясь в нагульные перемещения, свойственные всем старшим возрастным группам. В Горьковском водохранилище, так же

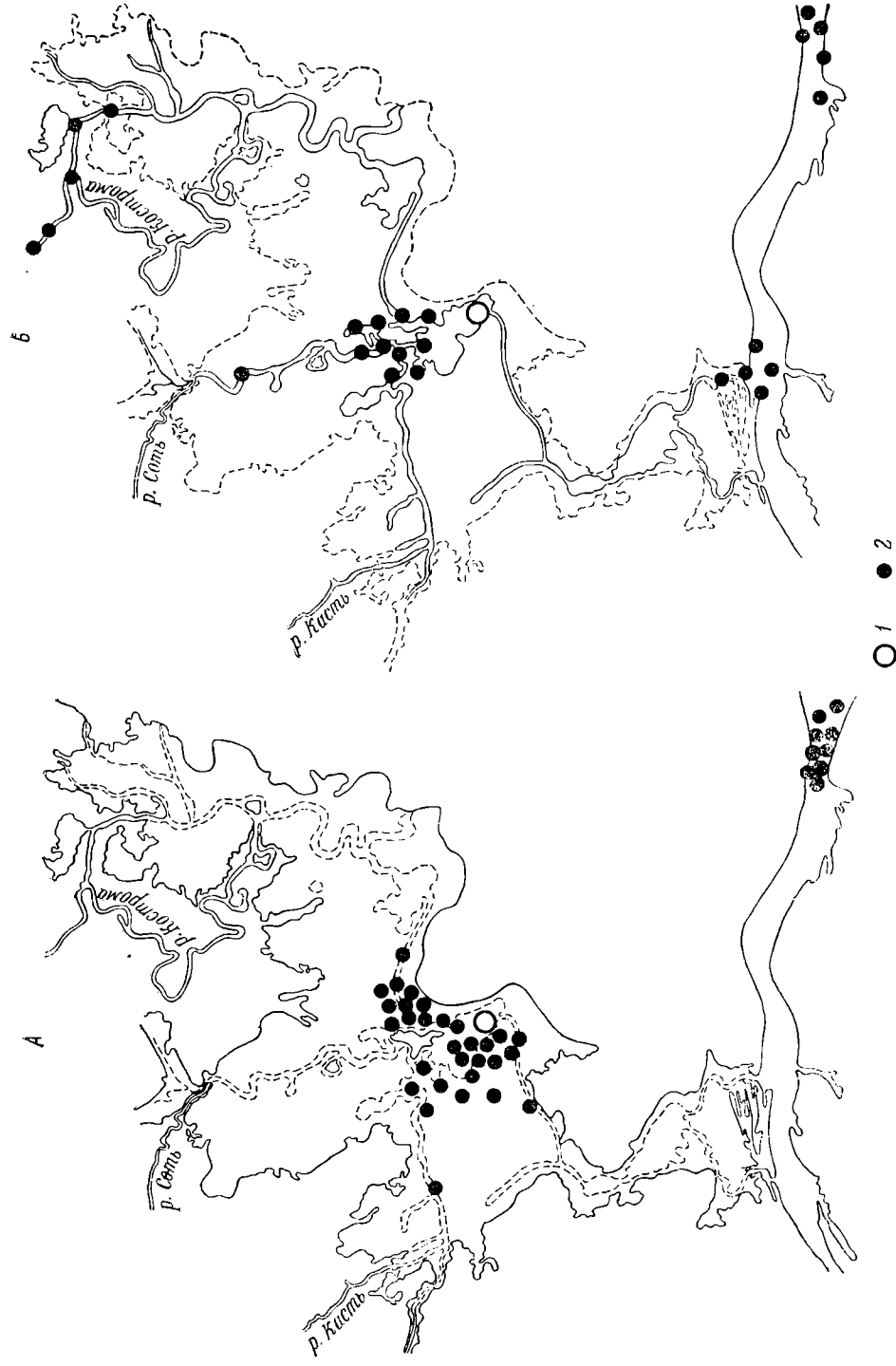


Рис. 39. Распределение рыб, меченых в Костромском расширении.

как и в Рыбинском, по поведению после нереста среди меченых рыб старшего возраста на каждом участке выделяются две категории особей — оседлые и мигрирующие. Перемещения оседлых особей, составляющих основную часть каждого локального стада, в большинстве случаев оказались ограниченными расстоянием 0—20 км, и только на Костромском расширении они превысили это расстояние после вынужденных зимних перемещений из заморной зоны. Мигрирующие особи вскоре после нереста и в сыкатые сроки совершают переход на места нагула, всегда расположенные ниже по течению и удаленные от мест икрометания на 60—120 км. В целом ряде случаев мигрирующие особи вышележащего стада используются для нагула участки водоема, занятые оседлыми особями другого

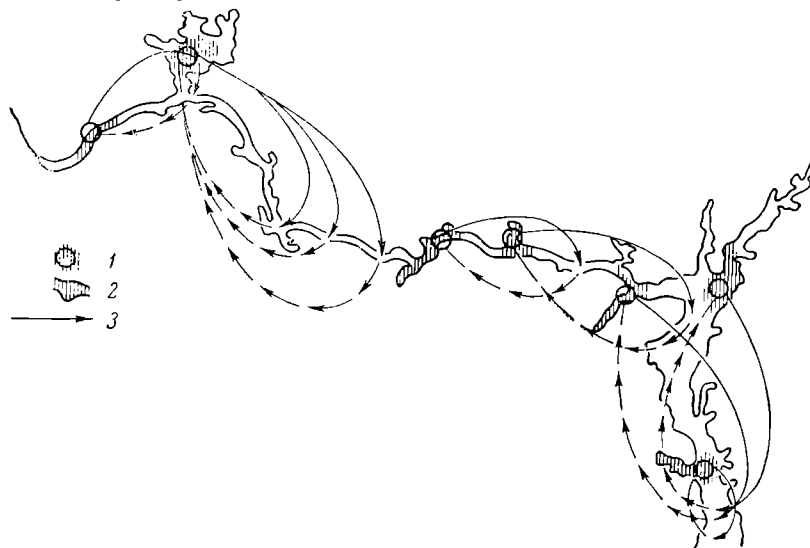


Рис. 40. Размещение локальных стад леща в Горьковском водохранилище.  
1 — перестилища; 2 — места обитания оседлых рыб; 3 — распространение мигрирующих особей.

стада. В озерном плесе местом нагула мигрантов из ближайших стад служит приплотинный участок. При этом какая-то часть рыб скатывается в нижний бьеф. Два леща из числа меченных в озерном плесе были пойманы в районе Горького в устье р. Оки.

Протяженность миграционного пути и характер нагульного участка у мигрантов из разных стад различны (рис. 40). Наименее удалены от нерестилищ мигранты стад, размножающихся в устьях мелких притоков. На значительное расстояние смещаются особи из Костромского расширения и Юрьевецкого разлива. В отличие от озерного Рыбинского водохранилища в речном Горьковском, видимо, большее число окончивших нагул мигрирующих особей совершает предзимовальные перемещения вверх по течению в сторону своих нерестилищ. Однако значительная часть их остается зимовать на местах нагула, а весной быстро поднимается вверх, совершая нерестовую миграцию, типичную для проходных и полупроходных рыб.

Из 7899 рыб, меченных в Куйбышевском водохранилище в течение трех лет, вторично поймана 281 особь. Сравнительно небольшой возврат И. В. Шаронов (1966) объясняет слабым освоением озерных плесов водохранилища промыслом, а также недостаточной информированностью рыбаков. Вместе с тем, несмотря на малый возврат, полученные материалы представляют большой интерес прежде всего потому, что мечение в Куй-

бышевском водохранилище производилось на 4—7-й год существования водоема, тогда как в других водохранилищах оно началось позднее: в Горьковском на 7—8-й, а в Рыбинском на 14-й год после зарегулирования стока.

В Средней Волге, в районе современного Куйбышевского водохранилища, популяция леща, видимо, также состояла из большого числа мелких локальных стад, каждое из которых освоило сравнительно небольшой участок реки. Наиболее оседлый образ жизни вели группировки мелких притоков Волги. В речных плесах водохранилища, где изменения условий были не столь резкими, как показывает распределение воз-

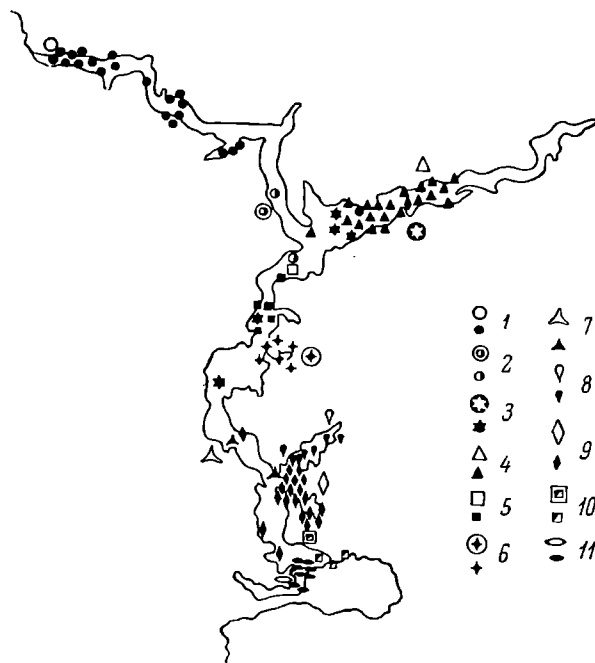


Рис. 41. Распределение рыб, меченных в Куйбышевском водохранилище.

1—11— районы выпуска и места возврата.

врата меченых рыб (рис. 41), локальные группировки сохранили четкую приуроченность к небольшим участкам акватории. Размножаются особи этих группировок в верхнем и среднем участках притоков, а нагуливаются преимущественно в эстуариях и на прилегающих к ним русловых участках Волги. В составе группировок, как и в Горьковском водохранилище, четко выделяются оседлые и мигрирующие рыбы. Последние во время нагула скатываются по течению из Волжского плеса (1) в Волго-Камский. Малую миграционную активность сохранил лещ, размножающийся в заливе на границе Тетюшского и Ундорского плесов (6) и в Усинском заливе (11). Сравнительно небольшие перемещения совершают правобережные группировки Волго-Камского, Тетюшского и Ульяновского плесов. Только в район старого устья р. Б. Черемшан скатываются на нагул лещи, размножающиеся в верховьях Черемшанского залива (8), и сюда же выходит основная масса особей из Сусканского залива (9), который подвержен сильным заморам в зимнее время (Шаронов, 1966).

Мигрирующие особи из группировки Сусканского залива выходят в Новодевиченский и даже приплотинный плесы (рис. 42). Очень резко различается протяженность миграционных путей у леща из группировок правого и левого берегов Волго-Камского плеса. Лещ, обитающий весной и в начале лета у левого берега, зимой оказывается в Ундорском и Тетюшском плесах, тогда как особи правобережных группировок не выходят

за пределы верхней трети Волго-Камского плеса. Основной причиной этого, возможно, является большая загрязненность камских вод (Лукин, 19586), распространяющихся преимущественно вдоль левобережной поймы водохранилища (Никулин, 1963) и вызывающих вынужденный скат обитающих здесь рыб в те участки, где воды в результате разбавления теряют токсичность и обогащаются кислородом. Особи правобережных группировок, не совершая больших миграций, видимо, находят благоприятные условия для зимовки в местных заливах.

В отличие от Рыбинского и Горьковского водохранилищ в Куйбышевском, более молодом, оказалось несколько выше число «бродячих» рыб. Так, И. В. Шароновым (1966) зарегистрированы уход одного леща, помеченного 23 июня в Сусканском заливе, на 300 км вверх в Волго-Камский плес, подъем лещей из приплотинного плеса в Черемшанский залив и скат рыб в нижний бьеф не только из приплотинного, но и из вышележащих плесов.

В сравнении с рассмотренными водохранилищами, имеющими сложную морфометрию, перемещения меченого леща в блюдцеобразном оз. Белом носят совершенно иной характер (рис. 43, А, Б). Мелкие груп-



Рис. 42. Миграционные циклы леща в Куйбышевском водохранилище.

Кривые — места выпуска; стрелки — распространение мигрирующих особей.

пировки особей, размножающиеся здесь в устьях притоков, во время нагула постепенно смещаются вместе с круговыми потоками воды озера. Окончив нагул, основная масса особей каждой группировки, видимо, остается зимовать там, где ее застал ледостав, а весной совершает быстрый переход на свои нерестилища. Основная масса леща обитает в западном секторе водоема, наиболее богатом кормовой донной фауной (Поддубная, 1968).

Течения, развивающиеся на озере, имеют важное значение в жизни рыб. К сожалению, специального изучения течений на этом водоеме не проводилось, но здесь выполнены некоторые телеметрические наблюдения над поведением рыб, обязательным элементом которых является определение направления движения потоков воды на пути следования рыбы (Поддубный и др., 1966). Используя данные поплавочных определений направления течения в разных районах озера и траектории движения рыб, для которых, как убедительно показывают данные мечения на большинстве водоемов, в нагульный период характерны устойчивое пребывание в одном участке вблизи нерестилищ или пассивный скат вместе с потоком воды, можно представить себе основные элементы схемы летних течений Белого озера (рис. 43, В). Под воздействием преобладающих над озером ветров южного и западного направлений происходит сгон воды в северо-восточный сектор, где возникает обширная зона циркуляции с движением потока по часовой стрелке. Одновременно или несколько позднее в юго-западном секторе начинает проявляться своя зона циркуляции с направлением движения потока тоже по часовой стрелке.

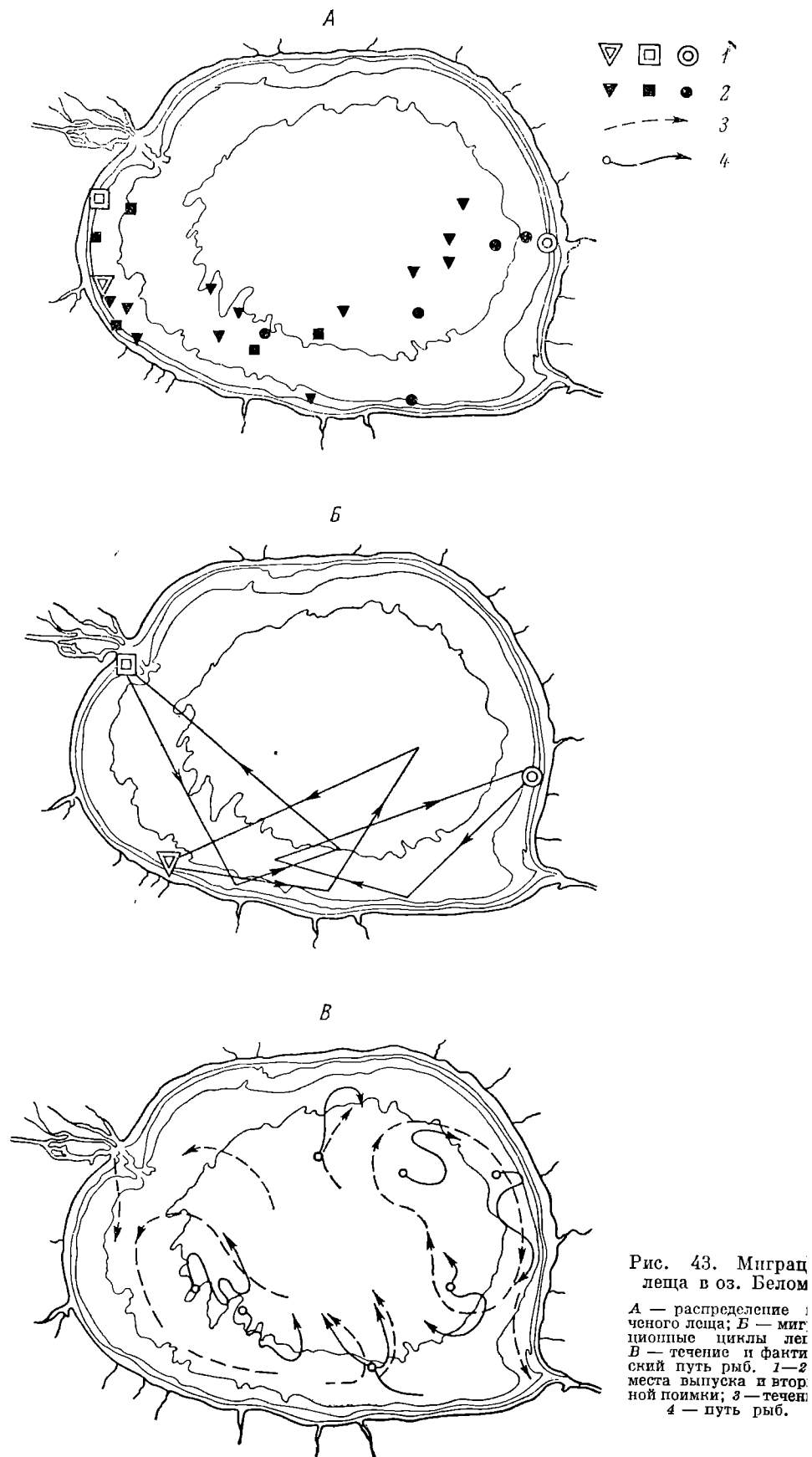


Рис. 43. Миграция  
леща в оз. Белом

А — распределение  
ленного леща; Б — миг-  
рационные циклы леща;  
В — течение и факти-  
ческий путь рыб. 1—2  
места выпуска и втор-  
ной поимки; 3 — тече-  
ние; 4 — путь рыб.

Таким образом, для популяций леща во всех рассмотренных водоемах характерно наличие территориальных группировок, обособленных в период икрометания от соседних группировок, но имеющих общие с ними места нагула и зимовок. Каждую группировку составляют группа оседлых рыб, не уходящих далеко от нерестилищ, и группа мигрирующих особей. Миграционная активность их четко выражена только в период преднерестовой миграции ранней весной или (у части рыб) во время предзимовальной миграции — осенью. Нагульная миграция представляет собой до известной степени пассивный скат, во время которого направленное движение вниз чередуется с длительными остановками на местах скопления пищи. Численное соотношение оседлых и мигрирующих рыб довольно сильно варьирует в разных группировках и, видимо, не является постоянной величиной ни для одной из них, находясь в зависимости от урожайности отдельных поколений и условий их воспитания.

#### МИГРАЦИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ (СИНЕЦ)

В отличие от леща, ведущего придонный образ жизни, синец большую часть года обитает в толще воды. Производители после нереста быстро покидают литораль и выходят в озерную часть водоема, где и находятся до следующей нерестовой миграции. Молодь синца также более активна.

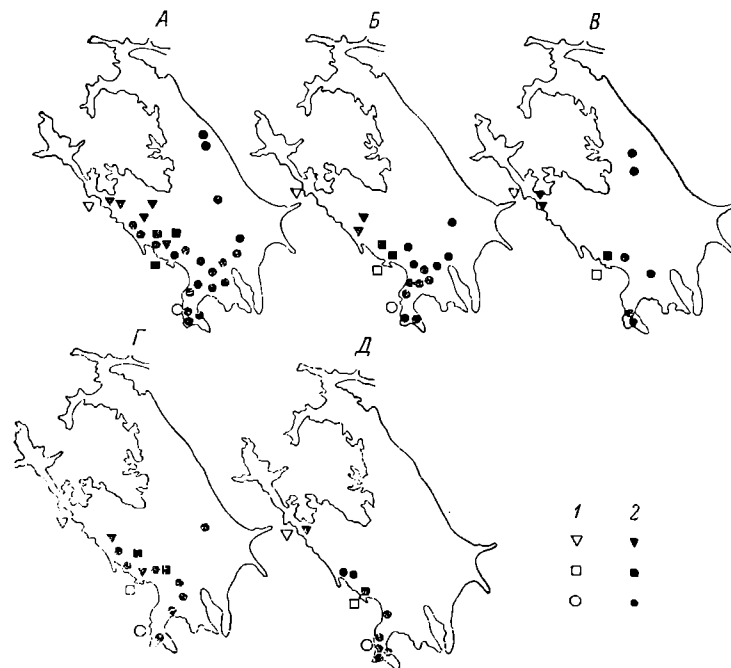


Рис. 44. Распределение меченого синца в Рыбинском водохранилище.

А — общий возврат за год; Б — возврат в июне—августе; В — в сентябре—ноябре; Г — в декабре—марте; Д — в апреле. 1 — места выпуска; 2 — места вторичной поимки.

Она быстрее покидает заросшие участки побережья (Ильина, 1968) и, образуя стаи, выходит в пелагиаль над открытой литоралью и сублиторалью. Рассматривая перемещения трех нерестовых группировок синца в Рыбинском водохранилище (рис. 44, А), можно убедиться, что и у этого вида, несмотря на стайный пелагический образ жизни, четко проявляется



локализация особей на определенной части акватории, а величины осваиваемых ареалов в значительной мере определяются гидрофизическими особенностями участков водоема, прилегающих к нерестовому. Если в мае все половозрелые особи вида находятся у своих нерестилищ или непосредственно на них, то в июне—августе (рис. 44, Б) рыбы группируются в двух районах — в эстуариях притоков нерестилищ (меньшая часть) и в озерных зонах аккумуляции биомассы над старыми руслами рек. Отдельные особи скатываются в нижний бьеф. В сентябре—ноябре (рис. 44, В) часть синцов, закончивших нагул, поднимается против течения в речные плесы или подходит к берегу. Движение против течения в этот период очень характерно для группировок синца в различных плесах водохранилища (Поддубный и др., 1968); оно может приводить к заходу особей в чужой участок, что, видимо, произошло с указанными на рис. 44, В двумя синцами волжской группировки, удалившимися «от дома» в период нагула и начавших предзимовальный подъем в потоке шекснинской, а не волжской воды. В декабре—марте (рис. 44, Г) часть рыб, зашедших в плесы, по мере падения уровня, видимо, вновь скатывается в озерный плес и отходит на глубину, в районы, наиболее благоприятные для зимовки. Скатываются сюда и рыбы, зашедшие в чужие плесы, с тем, чтобы в апреле (рис. 44, Д) начать нерестовую миграцию в свои притоки. Эта миграция может происходить не только вдоль старых русел рек, но и по мелководью. О последнем свидетельствует перемещение двух особей вдоль западного побережья в сторону Волжского плеса и поимка еще одного синца волжского стада ранней весной в прибрежном проливе эстуария плеса.

Миграционные циклы различаются у рыб, нагуливавшихся в эстуариях, и далеко вышедших в озерную часть водоема, и имеют несколько иной вид, чем у леща, который не совершает массовых кратковременных осенних подъемов против течения в плесы и притоки с последующим, видимо, вынужденным скатом подо льдом.

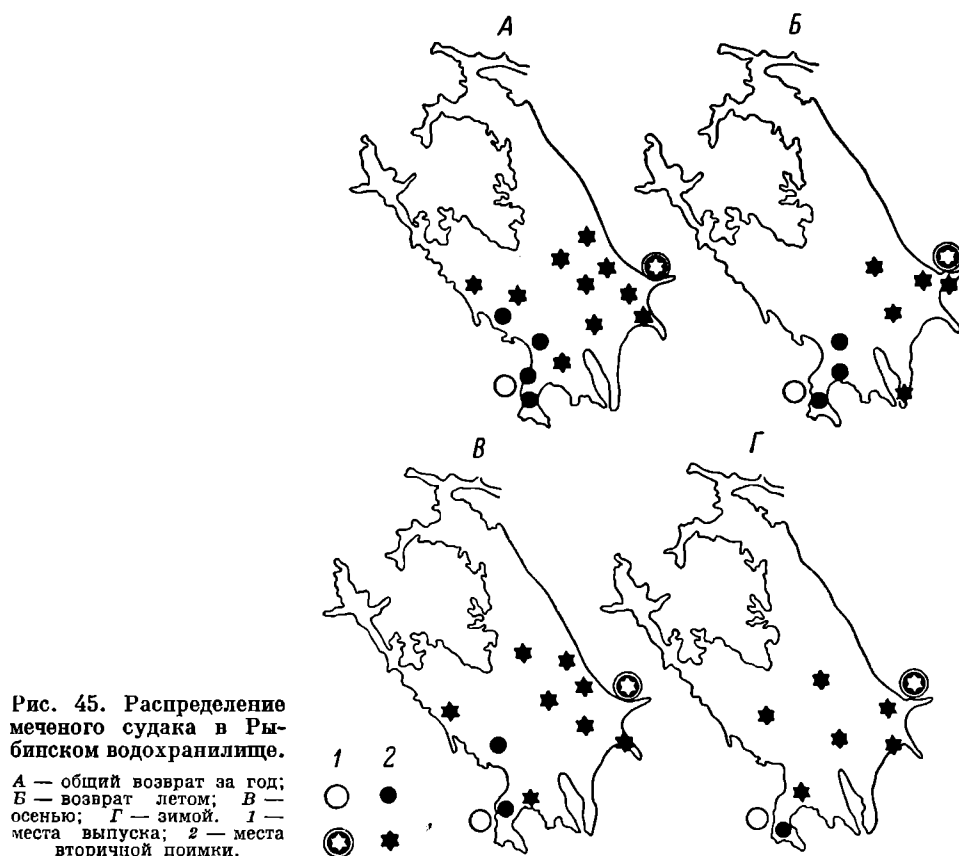
#### МИГРАЦИИ ХИЩНИКОВ (СУДАК)

Массовое мечение судака в Рыбинском водохранилище производилось в устьях двух притоков: р. Сутки в Волжском речном плесе и р. Согожи в юго-восточном секторе озерного плеса (рис. 45, А). Таким образом, были помечены особи, заходящие в эти притоки на нерест, т. е. типичная речная форма судака.

После икрометания в верховьях и среднем течении притоков производители скатываются в эстуарии и в течение большей части лета здесь нагуливаются (рис. 45, Б). Выход рыбы из Волжского плеса значительно более ограничен, чем у группировки, меченной в притоке озерной части. Для нагуливающегося судака, как и для рассмотренных выше видов, характерен довольно пассивный скат в пределах одной водной массы вместе с влекомыми ею планктоном и молодь рыб. Часть особей из озерного притока, попадая при скате в поток воды, идущей к плотине, сбрасывается в нижний бьеф. Перемещается судак во время нагула и в речном, и в озерном плесе вдоль старых русел. Основная масса меченых рыб поймана летом в рассмотренных выше зонах аккумуляции биомассы.

Осенью часть особей судака, нагуливавшихся в озерном плесе, мигрирует в притоки, перемещаясь против течения, которое в это время после первых сработок уровня проявляется вдоль старых русел довольно четко и улавливается приборами даже за пределами эстуариев. У судака, как и у синца, осенний подъем может происходить в чужие притоки (рис. 45, В). Задерживается судак в реках дольше, чем синец, — до конца

декабря—января. Дольше, видимо, продолжается и осенний подъем у рыб, идущих против течения вдоль русел в озерной части, и они в результате поднимаются выше, чем синец. В отличие от синца судак в течение зимы питается, хотя и не так интенсивно, как летом (Иванова, 1965). Местами его зимней охоты являются участки сублиторали на границе с литоралью (в начале зимы) и ближе к батии (в конце зимы), где, как уже указывалось, концентрируются зимующие снеток, окунь, ерш и ряпушка, слу-

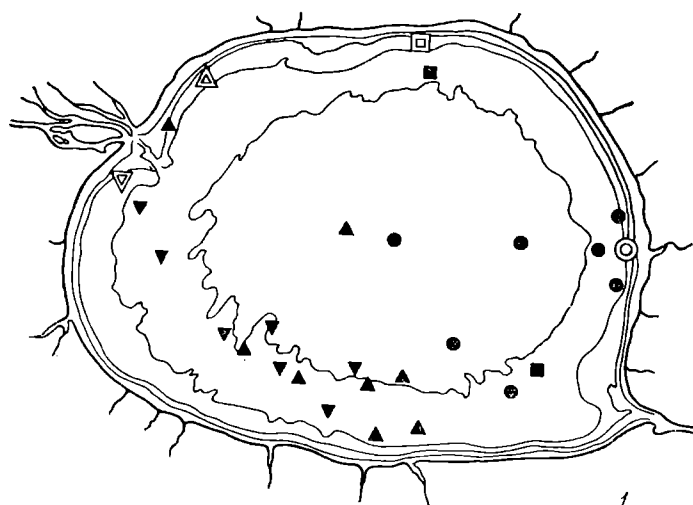


жащие судаку пищи. В процессе зимнего нагула и под воздействием ухудшения газового режима в плесах и притоках наблюдается постепенное смещение судака в южную часть водохранилища, происходящее как вдоль старых русел, так и вдоль береговой полосы (рис. 45, Г).

Весной особи из разных группировок судака вновь оказываются на своих нерестилищах, о чем свидетельствует возврат меченых рыб в мае в места их первоначального выпуска. Для судака в Рыбинском водохранилище характерна большая, чем у других рыб, протяженность миграционных путей вследствие большей длительности активного периода. При этом простая схема перемещений вдоль русел или побережья обеспечивает чередование типов движения скат—подъем, исключает потерю рыбами ориентации и позволяет каждой группировке особей осваивать большой нагульный ареал. Миграционные циклы судака в Рыбинском водохранилище такие же, как и у синца. Мечение судака в Белом озере (рис. 46, А) полностью подтверждает схемы его перемещений в водохранилище, показывая, что они определяются общим для этого вида типом

поведения. После нереста белозерский судак медленно смещается вместе с циркуляционными потоками воды, остается для зимнего нагула там, где его застало похолодание, или совершает быстрый подъем против течения в сторону нерестилищ и продолжает питаться в этих районах до не-

А



Б

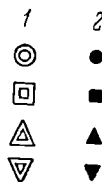
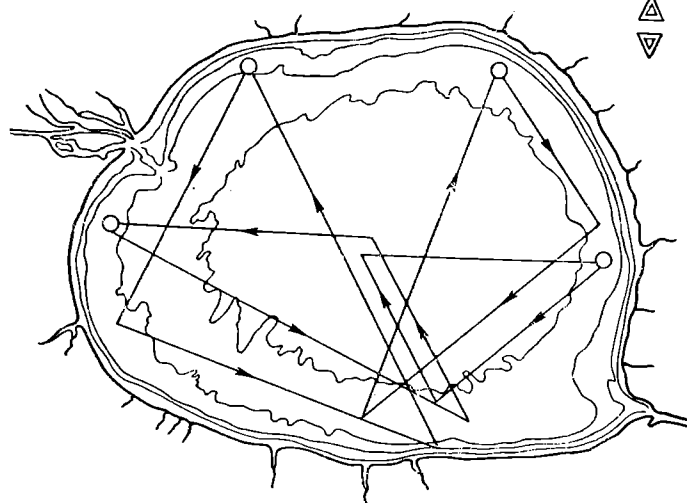


Рис. 46. Миграции судака в оз. Белом.

А — распределение меченых рыб; Б — миграционные циклы. 1 — места выпуска; 2 — места вторичной поимки.

реста. Миграционные пути рыб, взятых из разных нерестовых группировок (рис. 46, Б), несколько различаются в зависимости от типов циркуляционных течений, но характер сезонных перемещений у всех группировок остается одинаковым.

ФАКТИЧЕСКИЙ  
ПУТЬ И РИТМЫ  
ДВИГАТЕЛЬНОЙ  
АКТИВНОСТИ РЫБ

Рассмотренные в предыдущих главах данные массового мечения в сочетании с результатами изучения биологии видов и распределения особей на участках с конкретными параметрами среды составляют необходимый фон для следующего, более сложного и ответственного этапа наших исследований, конечной целью которого является изучение природы и механизмов территориального обособления популяций. Важным звеном этого нового этапа оказалось изучение элементов поведения рыб в природной обстановке. Основным методическим приемом исследований были дистанционные наблюдения, осуществляемые с помощью различной телеметрической аппаратуры, специально разработанной для этой цели.

Изучение элементов естественного поведения рыб с помощью телеметрических методов позволяет подойти к решению целого ряда важных теоретических и практических вопросов, возникающих: 1) при изучении структуры популяций (обнаружение территориальных группировок, детальное картирование миграционных путей, регистрация скорости движения, определение ритмики двигательной активности); 2) при проектировании рыбопропускных и рыбозащитных сооружений (выявление эффективных способов привлечения рыбы в заданные точки или отпугивание от других точек); 3) при оценке эффективности существующих орудий рыболовства и разработке бессетевых способов лова (документация реакций рыб на сетное полотно, подбор оптимальной окраски и условий постановки орудия лова и т. п.); 4) при регулировании рыболовства (определение мест концентрации охраняемых видов рыб, размещение лимитов вылова и запретных участков).

Естественно также, что телеметрические исследования поведения рыб представляют интерес не только для рыбохозяйственной практики, но одновременно через выявление общих принципов ориентации и навигации водных животных и изучение каналов — переносчиков информации они могут послужить серьезной основой разработок, направленных на бионическое моделирование навигационных систем.

Основными способами дистанционных наблюдений, применяемыми в разных странах и усиленно разрабатываемыми в настоящее время, являются визуальные наблюдения с помощью аквалангов, батискафов, подводных лодок и телевидения, гидролокация и мечение рыбы механическими, химическими или электронными метками, позволяющее в течение длительного времени регистрировать ее фактический путь. Не все из перечисленных приемов одинаково эффективны и универсальны. Обязательным условием визуальных наблюдений, несмотря на их простоту, бывает высокая прозрачность воды, поэтому они нашли широкое применение только на морских водоемах. Бурное развитие рыбопоисковой гидролокационной техники привело к созданию ряда совершенных при-

боров, одинаково хорошо работающих как в прозрачной, так и в мутной воде. Наиболее интересным применительно к дистанционным наблюдениям оказался, по нашему мнению, сканирующий гидролокатор, близкий описанному Кушингом и Харденом-Джонсом (Cushing, Jones, 1966).

Первые экспериментальные работы с метками новых типов были начаты 12 лет назад Хаслером (Hasler a. Wisby, 1958), осуществившим проследивание пути рыб, буксирующих легкие поплавки. Затем Хорролом (Horrall, 1961) были предложены всплывающие баллоны, а Хаслером и Гендерсоном (Hasler a. Henderson, 1963) — метки, заряженные таблетками флуоресцина, который примерно через 3 часа после выпуска рыбы оставлял на поверхности воды хорошо заметное с самолета окрашенное пятно. Почти одновременно в США, ФРГ и СССР начались интенсивные разработки ультразвуковых меток (Trefethen et al., 1957; Johnson, 1960; Novotnev a. Esterberg, 1962; Miller, 1963; Baldwin, 1965; Поддубный и др., 1966; Henderson et al., 1966; Поддубный и Спектор, 1967).

Поплавки и флуоресцирующие метки могут быть применены лишь в условиях отсутствия волнения при небольшой глубине водоема. Ультразвуковые же метки-передатчики применяются в разных условиях.

На первом этапе изучения поведения рыб, несущих ультразвуковые передатчики, было признано целесообразным исследовать взаимосвязь между естественными поведенческими реакциями рыб и изменениями основных гидрофизических показателей в районе миграции (глубина, температура, электропроводность, освещенность, содержание растворенного кислорода, рН, направление и скорость течения) с тем, чтобы позднее подойти к определению коррелятивных связей в системах ориентации и, пользуясь данными о порогах чувствительности тех или иных видов рыб к изменениям среды, оценить хотя бы гипотетически эти системы в целом. Исследования производились в водохранилищах, озерах и реках на типичных проходных рыбах — осетровых и лососевых во время их нерестовых миграций и на туводных особях леща, судака, налима и щуки в периоды, предшествовавшие нересту, и во время перемещений на местах нагула и зимовки. Районы работ подбирались с учетом охвата возможно большего числа участков со стандартным набором естественных или искусственно созданных параметров среды, образующих различные экологические ситуации.

#### ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ВОЛЖСКОГО ОСЕТРА К МЕСТАМ ЗИМОВКИ И НЕРЕСТА

В полевых наблюдениях проводилось непрерывное проследивание пути свободноплавающих рыб, несущих малогабаритные ультразвуковые передатчики (рис. 47, А—В). В работе использовались передатчики типа «Сигнал» и приемные устройства «Пеленг 2 Б-П» конструкции Физико-механического института АН УССР (Поддубный и Спектор 1967). Длительность работы передатчика в зависимости от целевого назначения опыта составляла 1200 час. (Сигнал-1), 250 час. (Сигнал-2), 50 час. (Сигнал-3 и Сигнал-4). Вес передатчиков разной длительности работы в воздухе колебался в пределах 30—100 г. Передатчики по параметрам сигналов были сгруппированы в серии по 9 штук, отличающиеся комбинациями несущей частоты и продолжительности импульса, что давало возможность производить не только индивидуальное, но и групповое проследивание рыб достоверным различением одновременно поступающих сигналов разных меток (Поддубный и др., 1966).

Приемное устройство составляли поворотная антенна, укрепляемая на носу или на борту судна-спутника таким образом, чтобы приемные

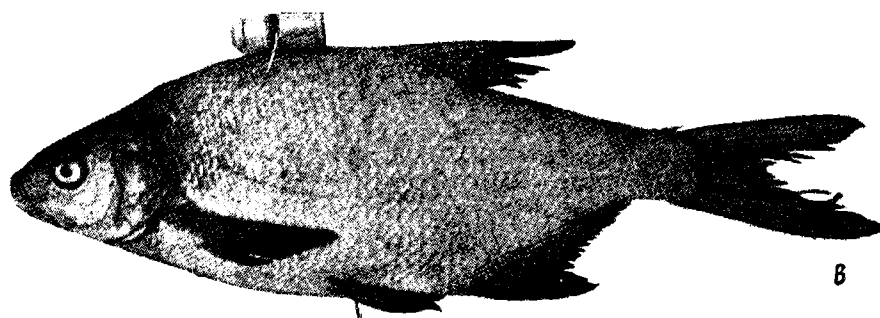
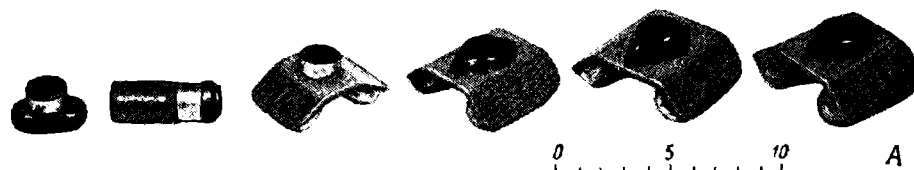


Рис. 47. Мечение рыб ультразвуковыми передатчиками.  
 А — типы передатчиков-меток; Б — установка метки на осетре; В — меченый лещ.

головки были заглублены в воду не менее чем на 50—100 см, индикаторный и усилительный блоки, устанавливаемые в рубке или внутреннем помещении судна, и источник постоянного тока напряжением 12 в (рис. 48).

Приемная аппаратура типа «Пеленг-2» позволяет регистрировать сигналы передатчика меченой рыбы на расстоянии 2.5—3 км. Сигнал передатчика, поступающий на приемные головки антенны, после усиления и преобразования подается на электронно-лучевую трубку индикаторного блока по градуированной сетке, с помощью которой можно (с точностью  $\pm 3^\circ$ ) определить направление на источник сигнала, с помощью

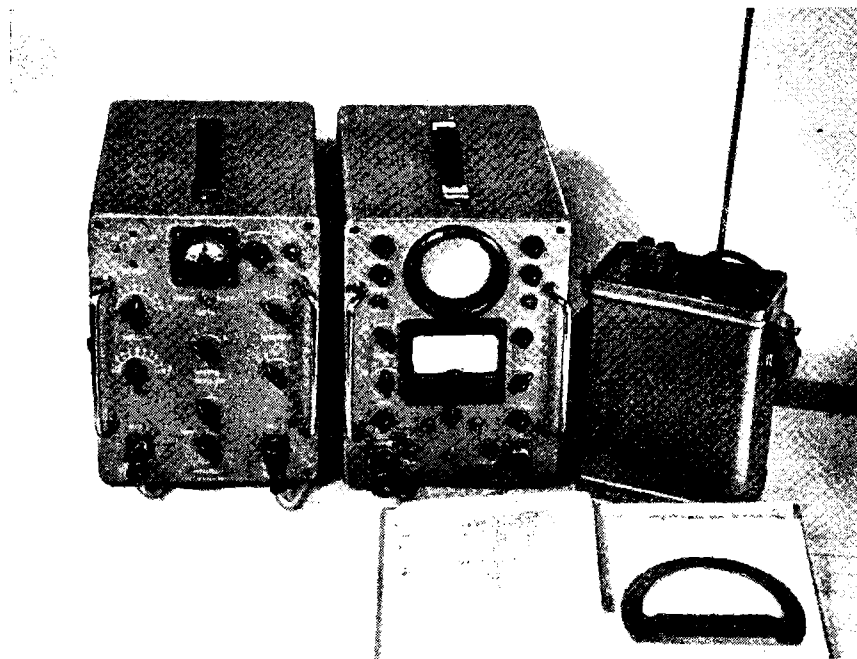


Рис. 48. Приемная аппаратура.

указателя усиления можно узнать расстояние от антенны до рыбы, несущей передатчик.

Для измерения параметров водной массы на пути следования рыбы применялись промерный эхолот и гидроизмерительный комбайн конструкции Института биологии внутренних вод АН СССР, позволяющий одновременно регистрировать температуру, электропроводность, содержание растворенного кислорода, рН и подводную освещенность. Направление и скорость течения замерялись гидрологическими вертушками типа ВММ, поплавками и фототермографами. Работы производились с помощью судов-спутников разного типа (рис. 49).

Процесс наблюдения за отдельно идущей рыбой заключался в следующем. После выпуска рыбы с передатчиком и появления сигнала на приемном устройстве оператор направлял подводную антенну, укрепленную на носу судна, точно на рыбу и регистрировал расстояние до нее. Механик-водитель, ориентируясь по стрелочному приспособлению, дублирующему положение антенны, соответственно поддерживал курс судна, не приближаясь к рыбе ближе чем на 100—150 м, чтобы не исказить ее поведения. Штурман определял местоположение судна, в нужные моменты времени замерял параметры водной массы и глубину на пути следования

рыбы, вел прокладку курса судна и рыбы. Работы велись круглосуточно, в 4 вахты, по 3 человека каждая.

При прослеживании группы меченых рыб направление на каждую из них одновременно определялось с двух судов. Прокладка пути рыб при этом значительно упрощалась, так как для определения местоположения рыбы было достаточно найти точки пересечения соответствующих курсовых углов. Во время массовых выпусков меченых рыб в верхнем бьефе ГЭС одно из судов-спутников находилось в нижнем бьефе и круглосуточно регистрировало скат рыб через турбины и путь этих рыб в приплотинной зоне. Перед началом работ в новом районе производилась подробная батиметрическая и гидрофизическая съемка. Уточнялись и

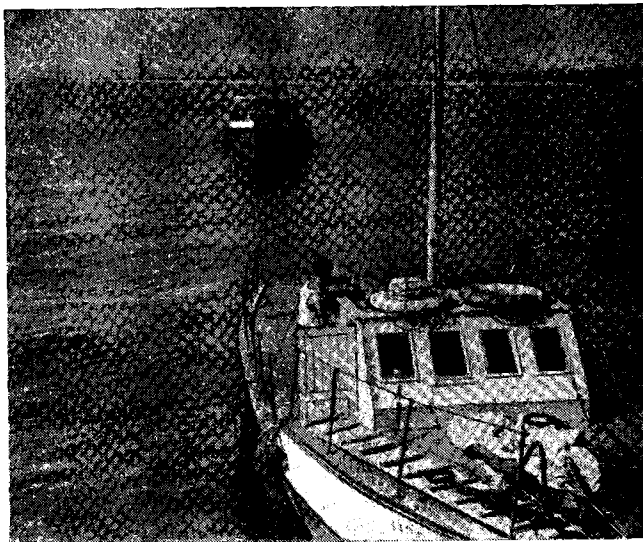


Рис. 49. Суда-спутники для дистанционного прослеживания рыб.

наносились на карту постоянные ориентиры, необходимые для навигационных определений, устанавливались дополнительные светящиеся буи, различавшиеся цветом ламп и частотой мигания.

В опытах на Волге и Волгоградском водохранилище использовались только крупные (весом не менее 10—20 кг) особи озимого и ярового волжского осетра. Примененные метки составляли не более 0.2—0.5% от веса тела рыбы и имели небольшое лобовое сопротивление. На осетре они крепились проволокой с мягкой изоляцией за проделанные тонким сверлом отверстия в двух соседних спинных жучках (рис. 47, Б). Для каждого типа меток во время специального эксперимента в прудах и бассейнах Волгоградского осетрового рыбоводного завода в хроническом опыте были проверены надежность крепления и механическое воздействие метки на рыбу.

Прудовые опыты показали, что меченые рыбы тотчас после выпуска совершают хаотические движения и ведут себя беспокойно. Однако уже через 15—25 мин. их поведение ничем не отличается от поведения контрольных особей. Сближение рыб, несущих передатчики, с контрольными не вызывало у последних сколько-нибудь заметных реакций. Можно полагать, что ультразвуковые колебания выбранной частоты и интенсивности, если и воспринимаются рыбой, то не являются сильным раздражителем, способным отразиться на комплексе ее навигационных приспособлений и существенно исказить ритмы двигательной активности. Скорость движения меченых и контрольных особей была одинакова. Не наблюдалось по истечении 10 дней и разрушений в местах прокола спинных жучек.



Очень существенно, особенно при высокой температуре воздуха, на последующей активности рыбы сказывалось продолжительное пребывание вне воды во время мечения. Период шока и пониженной активности мог в этих случаях продолжаться несколько часов. Поэтому во время всех последующих экспериментов метка устанавливалась на рыбу без извлечения ее из воды. После приобретения элементарных навыков мечение одной рыбы занимало не более 1—2 мин.

При работах с семгой в Кольском заливе Баренцева моря и на Туломских водохранилищах, с севрюгой на Кубани, туводными рыбами на Рыбинском водохранилище использовались только малогабаритные метки весом до 30 г, составлявшие не более 0.5% от веса тела рыбы и имевшие еще меньшее лобовое сопротивление. Всего за время работ в 1964—1969 гг. был прослежен миграционный путь 273 осетров, 121 севрюги, 63 семг и 60 особей туводных рыб в среднем для каждой рыбы на расстоянии 6.2 км (колебания 1.0—63 км). Вторично пойманные рыбаками меченые рыбы после окончания наблюдения за ними проходили значительные расстояния. Так, осетр скатившийся из приплотинного участка Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС и прослеженный вниз по реке на 33.9 км, был пойман через сутки в районе Волгограда, т. е. после ската он начал вновь подниматься вверх и уже преодолел более 15 км. Три особи из помеченных в рыбоподъемнике и вышедших в Волгоградское водохранилище были пойманы через 2—6 суток на различном расстоянии от плотины у с. Дубовка (30 км), у с. Горный Балыклей (100 км) и у г. Камышин (150 км). Один осетр из числа выпущенных у г. Волгограда, прошедший в приплотинную зону, был выловлен там через двое суток. Одна из 9 севрюг, выпущенных в начале июня 1969 г. в верхнем бьефе Федоровского узла на Кубани, через 20 дней была поймана в 120 км выше по реке, видимо, уже во время посленерестового ската. 5 особей из числа помеченных в нижнем бьефе этого гидроузла в мае были обнаружены в июне—сентябре в устье Кубани и одна — в Азовском море в 40 км западнее устья, т. е. ниже выпуска на 150—190 км. Несколько меченых семг, прослеженных в Кольском заливе Баренцева моря, зашли в рыбоход Нижнетуломской ГЭС и были отловлены при выходе оттуда в водохранилище. Длительное время, не менее 3—4 мес., сохраняются ультразвуковые метки и на туводных рыбах (Малинин, 1970).

Структура нерестовой популяции локальных стад каспийского осетра, заходящих для икрометания в Волгу, достаточно сложна, и о ней имеются различные представления (Абакумов, 1961). Л. С. Берг (1953) выделяет у осетра две расы — озимую и яровую. А. Н. Державин (1947) считает реальными только локальные стада, привязанные к нерестовым рекам, и отрицает существование рас. Нерестовая популяция рассматривается им как единая структура. Н. Л. Гербильский (1957а, 1957б, 1958) и И. А. Баранникова (1957, 1962, 1964) выделяют у волжского осетра четыре биологические группы: яровую, позднюю яровую, озимую летнего хода и озимую осеннего хода. В. З. Трусов (1961) и Ф. И. Вовк (1966) считают, что стадо волжского осетра настолько сильно дифференцировано биологически, что трудно поддается разграничению на какие-либо внутривидовые группы или наследственно закрепленные расы и представляет собой единое крупное сообщество, состоящее из разноразмерных и разновозрастных особей с присущими им особенностями поведения.

Мы рассматривали популяцию волжского осетра как сложно взаимодействующую группу локальных стад, каждое из которых имеет свой зимовальный и нерестовый участок в реке и определенный район нагула в море. Половозрелый осетр заходит в Волгу с ранней весны и до поздней осени. В Куру, расположенную южнее, он заходит круглый год в разной стадии зрелости (Державин, 1947). За начало хода в реку принимается (Вовк,

1966) время появления первых производителей со слабо развитыми половыми железами, которые именуются озимыми и относятся к третьей биологической группе (Баранникова, 1957). В дельте Волги он появляется в мае, ход его постепенно нарастает, достигает максимума в середине лета, затем наступает спад, перерыв зимой, окончание его — весной следующего года. Весеннего осетра относят к яровому первой и второй биологических групп. Все осетры, озимые и яровые, несмотря на то что они заходят в реку в разное время, нерестуют в один и тот же год, но в разной обстановке. После нереста производители сразу же скатываются, по пути они смешиваются, попадают в море в один и тот же сезон и вместе нагуливаются. Небольшая часть осетров может задержаться в реке на более длительный срок. В среднем цикл миграции всей нерестовой популяции волжского осетра длится неполных два года — с весны первого до осени второго года.

Поведение осетров в реке и водохранилище изучалось с мая по октябрь. Были исследованы все основные биологические группы этого вида.

*Трассы и скорость движения осетра в реке  
и в водохранилище*

Осетры выпускались на участках Волги в районе Поповицкий пережат — с. Булгаков (82—92 км ниже ГЭС) и у Волгограда (17 км ниже створа плотины Волжской ГЭС им XXII съезда КПСС). Первый из этих участков (рис. 50) простирается с юго-запада на северо-восток. Русло реки имеет S-образную форму. Наибольшие глубины (10—15 м) отмечены вдоль высокого правого коренного берега. В месте окончания яра расположена

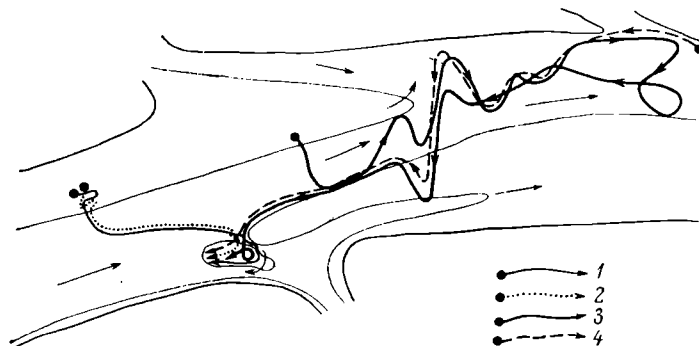


Рис. 50. Фактический путь осетров в Волге.  
1—4 — номера подопытных рыб.

озерообразная впадина, имеющая глубину 18 м. Ниже по течению находится обширная песчаная отмель, и русло в этом месте приближается к левому берегу реки, а со стороны левобережной поймы впадают две воложки. Уровень воды на участке имеет суточные колебания  $\pm 0.4$  м, связанные с режимом работы ГЭС (максимум в 4—7 час., минимум в 14—18 час.). Скорость течения на русле в период наблюдений (конец августа) изменялась у дна в пределах 1.0—0.3 м/сек., а на выходе из воложек не превышала 27 см/сек. Основной поток воды направлен вдоль русла, но в районе песчаной отмели он дает ответвление. В озерообразной впадине прослеживается сложное циркуляционное течение на глубине 6—14 м. Вода участка, за исключением озерообразного углубления, имеет довольно однородные горизонтальные и вертикальные показатели температуры ( $19.3\text{--}21.9^\circ$ ), электропроводности ( $0.10\text{--}0.16 \cdot 10^{-3}$  ом/см), pH (7.7—8.0) и содержания кислорода (3.8—4.25 мг/л). В углублении температура в придонных слоях

(17.5°) оказалась ниже, чем у поверхности (21.3°) и в толще воды (20.8°) на смежных участках русла с глубинами 7—10 м.

Выпуск осетров с передатчиками был произведен в 3 точках (рис. 50). Две особи, №№ 1 и 2 (самка длиной 140 см, весом 18 кг и самец длиной 107 см, весом 12 кг), выпущенные в 19 ч. 40 м. 21 VIII и в 21 ч. 40 м. 22 VIII у левого берега на участке с глубиной 4—6 м, первые 15—20 мин. стояли без движения, в течение последующих 40—50 мин. совершали круговые перемещения в районе выпуска, затем сместились ближе к руслу на глубину 10 м, а в утренние часы следующего дня (в 4 ч. 30 м. и в 6 ч. 30 м.) пересекли русло и вдоль его правого берега скатились в озеровидное углубление. Третья особь (самка длиной 127 см), выпущенная также у левого берега, но ниже ямы, в которую перешли первые две рыбы, в 13 ч. 10 м. 27 VIII, сразу перешла к правому берегу и до 16 ч. 10 м. скатывалась по течению. В 17 ч. 10 м. она начала медленный подъем вверх и в 6 ч. 10 м. следующего дня зашла в яму, где уже находились первые две особи. Четвертый осетр (самец длиной 110 см) был выпущен в нижней точке участка в 19 час. 28 VIII. После 30-минутного затаивания он начал подъем вверх, четко повторил траекторию подъема предыдущей рыбы и через 10.5 часа (в 5 ч. 30 м.) также оказался в яме. Тенденции к выходу из ямы и дальнейшему движению вверх ни одна из четырех подошпытных особей не обнаружила. Опыт был прекращен. Можно предположить, что взятые для работы осетры относились к местной группировке особей, уже пришедших в район зимовки.

Первое представление о двигательной активности и возможных ориентирах осетров в речных условиях можно составить, рассматривая скорость движения двух последних особей. Скорость движения осетра № 3 во время ската колебалась в пределах 0.3—0.9 м/сек. и только в конце периода ската, являвшегося, видимо, следствием шока, превысила 2 м/сек. (время движения с этой скоростью 10 мин., пройденный путь 1500 м). Таким образом, скат рыбы проходил большую часть времени со скоростью течения, т. е. носил пассивный характер. Путь рыбы довольно строго совпадал с направлением руслового потока воды. В месте, где этот поток раздвоился, рыба сделала галсовидный поиск, а затем продолжала скат в основном потоке. Вверх осетры также шли с неравномерной скоростью — 4—125 м/мин.

Сопоставляя трассы и скорость движения осетров, можно заметить ускорение движения при следовании рыбы вдоль русловой кромки (изобаты) и замедление его при проходе над меняющимися глубинами под значительным углом к течению. Рыба при движении вверх избегает участков, где скорость течения превышает 0.4—0.5 м/сек.

Рыба мигрирует по сложной траектории, проходя на каждом участке путь, значительно превышающий спрямленное расстояние между точками начала и конца движения. Наиболее высока скорость рыбы при движении вдоль участков с одинаковой глубиной и слабонарастающей скоростью течения. Резко замедляется движение при проходе над изменяющимися глубинами и в сторону убывающих градиентов течения.

Второй речной участок (рис. 51) представляет собой 17-километровый отрезок Волги от створа плотины Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС до средней части Волгограда. Непосредственно за приплотинной зоной река разбивается на три рукава: центральный, несущий основную массу воды (старое русло Волги), правобережный, сравнительно мелководный (Денежная воложка), и левобережный, используемый для прохода судов в плузовый канал. Разделяют рукава острова Денежный и Зеленый. Примерно на 13-м километре от створа плотины рукава Волги вновь соединяются, образуя единый русловый поток. Центральный рукав направлен строго с севера на юг.

Уровень воды и скорость течения на участке меняются под воздействием режима сброса воды через турбины ГЭС. Суточные колебания уровня достигают 2.0 м. Минимальный уровень наблюдается в 6—8, а максимальный — в 20—23 часа. В воскресные дни колебания меньше (до 1.0 м). Скорость течения в районе Волгограда, замеренная утром и

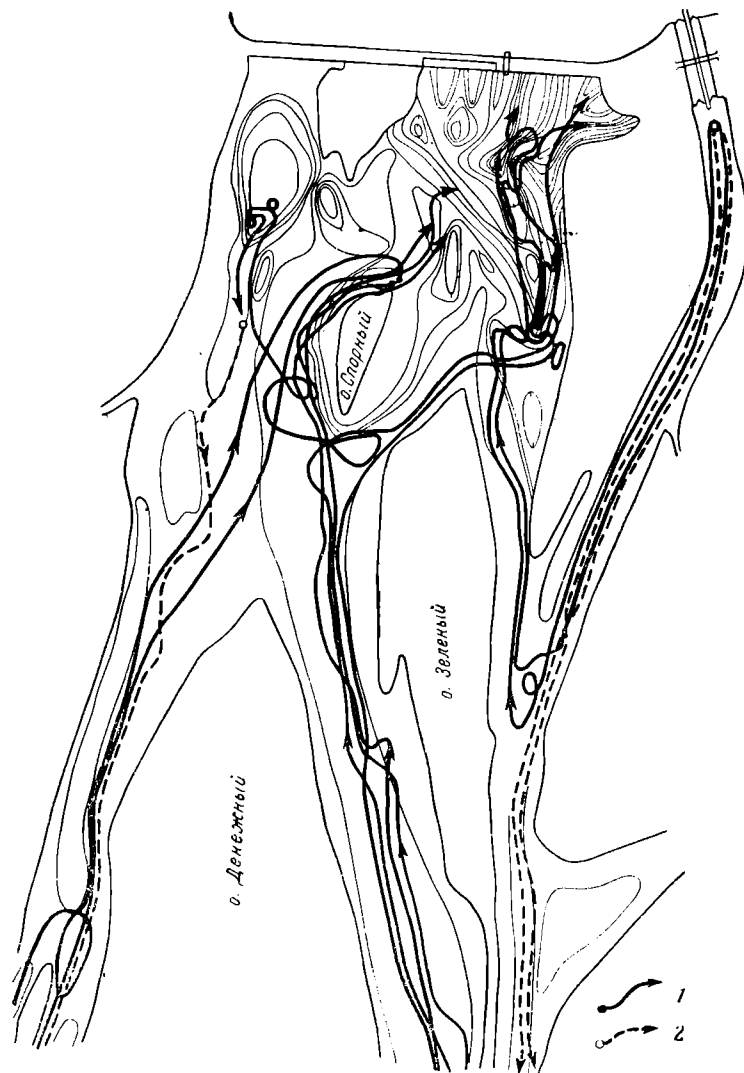


Рис. 51. Фактический путь осетров в районе Волгограда.

1 — подъем, 2 — скат.

вечером, составляет у поверхности 0.70—1.20, у дна 0.45—0.80 м/сек. Скорость потока, особенно в поверхностных слоях, оказывается меньшей при низком уровне.

Основной поток воды поступает по центральному рукаву. В июле—августе в районе Волгограда он занимает почти все русло и только у правого берега в 100-метровой полосе прослеживается вода Денежной воложки, которая более загрязнена промышленными сбросами и имеет более высокую, чем на русле, электропроводность и низкую рН (270 обр. ом и 6.5 ед.). Весной, когда работает водосливная плотина, поток воды из во-

ложки занимает примерно  $\frac{1}{4}$  ширины реки, и уже в это время для него характерны высокая электропроводность вследствие иного солевого состава и низкая рН (300—400 обр. ом и 7.2—7.3 ед. против 250—350 обр. ом и 7.7—7.9 ед. на русле).

Скорость потока, выходящего из воложки, местами достигает 0.75—0.80 м/сек., а в центральном рукаве она ниже (0.50—0.60 м/сек.). В месте слияния потоков на ухвостье Денежного острова образуется циркуляционное течение. Эта циркуляция существует постоянно, но в период паводка зона, охваченная ею, более растянута и простирается примерно на 1000—1500 м ниже.

Осетры, несущие ультразвуковые передатчики, выпускались в 1 км ниже пересекающей Волгу воздушной линии электропередачи. В июле и в августе 1966 г. среди выпущенных 16 рыб преобладали самцы со средней

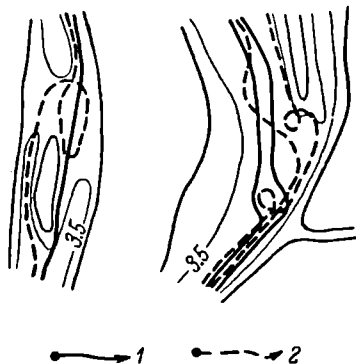


Рис. 52. Путь осетров в реке.  
1 — днем, 2 — ночью.

длиной тела 111 см и самки длиной 125 см. 12 осетров после кратковременного периода ската или затаивания прошли вверх и были прослежены до плотины ГЭС. Большинство рыб (рис. 51) прошло центральным рукавом, и только 4 особи поднялись по Денежной воложке. Левобережный проток рыбой не использовался совершенно. Можно видеть, что степень сложности трасс движения осетров находится в прямой зависимости от морфометрии проходимого участка и направления потока воды на нем. Ближе всего к спрямленной линии оказываются пути рыбы на сравнительно простых по рельефу отрезках рукавов, и наиболее сложны они в местах слияния потоков и резкого перепада глубин. Несмотря на частные

отклонения, можно говорить о значительном совпадении трасс движения отдельных рыб на характерных для реки русловых участках и однотипности здесь их реакций на изменение глубины места и направления потоков воды.

Существенных различий в трассах движения рыб на простых по условиям ориентации отрезках пути ночью и днем не обнаружено. Однако днем осетры сложные участки проходят по спрямленному пути, а в темное время суток сильно отклоняются, например, в местах слияния потоков воды (рис. 52). Сопоставление пути следования рыб с рельефом дна на различных отрезках второго участка показывает (рис. 53), что большая часть осетров прошла в местах с глубиной 7—8 м, вдоль склонов подводных углублений или возвышений дна, т. е. двигалась рыба, видимо, только в придонном слое воды. Максимальная скорость движения отдельных рыб варьировала в пределах 10—130 м/мин., средняя — от 3.1 до 42.5 м/мин., среднечасовая скорость всей группы подопытных осетров составляла 18.4 м/мин. (1.1 км/час), т. е. оказалась такой же, как и на первом участке. Скорость движения испытывает резкие колебания. Движение с «крейсерской скоростью», т. е. с той, которую рыба может поддерживать в течение часа или более, чередуется с замедленным движением, необходимым для отдыха и ориентации, или сменяется резким кратковременным броском.

В начале июня 1968 г. в этом же районе было помечено 10 осетров (7 самцов и 3 самки). Пять осетров после длительного затаивания в месте выпуска (от 5 до 10 час.) прошли вверх и были прослежены до плотины ГЭС. Три особи поднимались центральным рукавом, 2 рыбы прошли к плотине по Денежной воложке. Как и в июле—августе, левобережный проток

поднимающейся вверх рыбой не использовался, что наблюдалось и осенью 1969 г.

Таким образом, направление пути и траектории движения осетров, выпущенных в разные сезоны и годы, совпадают на всех характерных

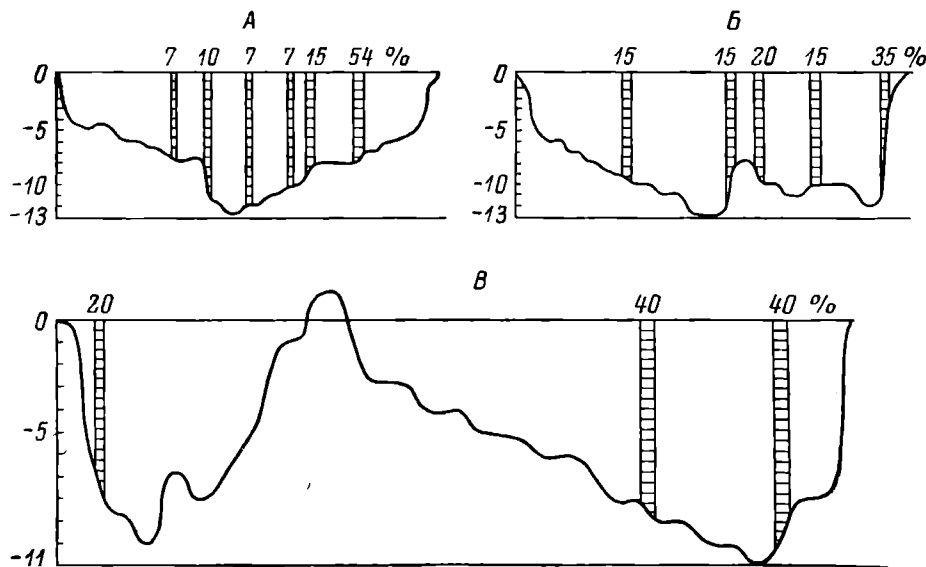


Рис. 53. Рельеф дна и места хода осетров.

А—В — разные участки. В процентах дано количество осетров, прошедших в данной вертикали.

участках трассы и на каждом из них прямо зависят от рельефа дна, направления потока воды и скорости течения. Только в зонах сложных циркуляционных течений и резких перепадов глубин наблюдаются большие вариации поведения отдельных рыб. Так, при прохождении ямы на ухвостье Денежного острова два осетра весной задержались, причем один из них долгое время стоял неподвижно, а другой постоянно перемещался вдоль склонов. Третий осетр прошел эту яму, не задерживаясь.

Средняя скорость весенних (яровых) осетров оказывается выше, чем озимых, в вечернее и ночное время при освещенности меньше 1—10 лк. В местах слияния потоков осетры не меняют направления движения даже в ночное время. При сопоставлении пути следования рыб с рельефом дна можно видеть, что осетры строго следуют вдоль склонов русла, которые являются для них основными ориентирами, и проходят в придонном слое воды. Средняя же скорость яровых осетров в дневное время примерно в полтора раза ниже, чем у озимых в июле—августе. Среднесуточная скорость у 5 осетров, выпущенных весной в районе Волгограда и поднявшихся к плотине, составила 9 м/мин. Движение всех рыб было очень неравномерным. Пять осетров, выпущенных в районе Волгограда в июне, скатились вниз. Судя по внешнему виду, это были отнерестившиеся или абортировавшие икру производители. Скат проходил в основном по руслу

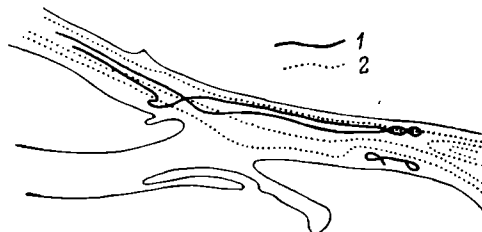


Рис. 54. Путь покатных осетров.

1 — ход рыб; 2 — изобаты.

(рис. 54), причем рыбы часто переходили от его правого склона к левому и наоборот. Одна особь, видимо, случайно попала во время ската в небольшую ложбину на мелководе, около часа искала выход из нее и, попав, наконец, вновь на русло, продолжила скат, резко увеличив скорость.

Наибольшее число расхождений в трассах и скорости движения отдельных рыб наблюдалось в районе высоковольтной линии и после достижения ими плотины. Эти случаи рассматриваются нами особо.

Трассы и скорости движения осетра в приплотинной зоне нижнего бьефа. Рельеф дна приплотинного участка нижнего бьефа достаточно сложен (рис. 55). Характерным для него (по данным эхолотных съемок) является чередование участков с резким перепадом глубин.

Направление и скорость течения воды в нижнем бьефе полностью зависят от режима работы гидроагрегатов и рельефа дна. Скорость течения в поверхностном слое 0.5 м на отдельных участках нижнего бьефа варьирует в пределах 2.0—0.1 м/сек. (данные инструментальных и поплавочных наблюдений экспедиции). Максимальные скорости в двух основных сбросных потоках (рис. 55, А), разделенных возвышением дна. Эти скорости (2.0—1.5 м/сек.) еще прослеживаются на расстоянии 500—800 м от плотины, а затем, после прохождения зоны островов и отмелей, снижаются до 1.5—0.5 м/сек. При неработающей водосливной плотине в левобережной части акватории нижнего бьефа за пределами ближайшего основного потока образуются зоны локальных циркуляционных течений, а на участке между берегом и отмелью, расположенной около него, четко выражено обратное течение к ГЭС. Скорость этих течений нигде не превышает 0.5 м/сек. и обычно колеблется в пределах 0.3—0.1 см/сек.

Весной через водосливную плотину ежегодно сбрасываются паводковые воды. Сброс производится через все или часть секций водослива при полностью или частично открытых затворах. В нижнем бьефе против водосливных секций, на расстоянии 50 м от них, на дне, в шахматном порядке, расположены бетонные зубцы, имеющие высоту 1.5 м и служащие для гашения скорости потока. При работе водосливной плотины в левобережном секторе нижнего бьефа, который летом представляет собой застойную зону, возникает сильное течение порядка 1.5—2.5 м/сек. По мере удаления от плотины оно ослабевает до 0.5—1.0 м/сек. У закрытых секций возникают обратные течения (рис. 55, Б). На участке между работающими секциями и берегом образуется циркуляционное течение со скоростью 0.3—0.7 м/сек. После закрытия водосливных секций и при интенсивной работе большей части турбин аналогичные течения возникают и постоянно прослеживаются поплавочными наблюдениями во всех углублениях дна (рис. 55, А). По визуальным наблюдениям, с плотины они заметны также и внутри потока у неработающих турбин.

Поток воды из рыбоподъемника, используемый для привлечения рыбы на выходе из лотка, имеет скорость 0.5—0.8 м/сек. и прослеживается во время интенсивной работы агрегатов ГЭС максимум на 100—150 м. Затем он включается в ближайшее циркуляционное течение и исчезает.

Направление и скорость потоков воды в нижнем бьефе зависят, как уже говорилось, от объема стока из верхнего бьефа, а последний в свою очередь определяется интенсивностью работы гидроагрегатов электростанции и попуском воды через водослив. Режим работы турбин резко меняется в течение суток и дней недели. Наибольшее число вариаций в июне—августе 1966 г. наблюдалось в рабочие дни недели (с понедельника по пятницу), более однообразен режим по субботам и воскресеньям. В нормальные рабочие дни недели в 25% случаев с 7 до 22—23 час. агрегаты работают с большой нагрузкой, которая довольно равномерно со-

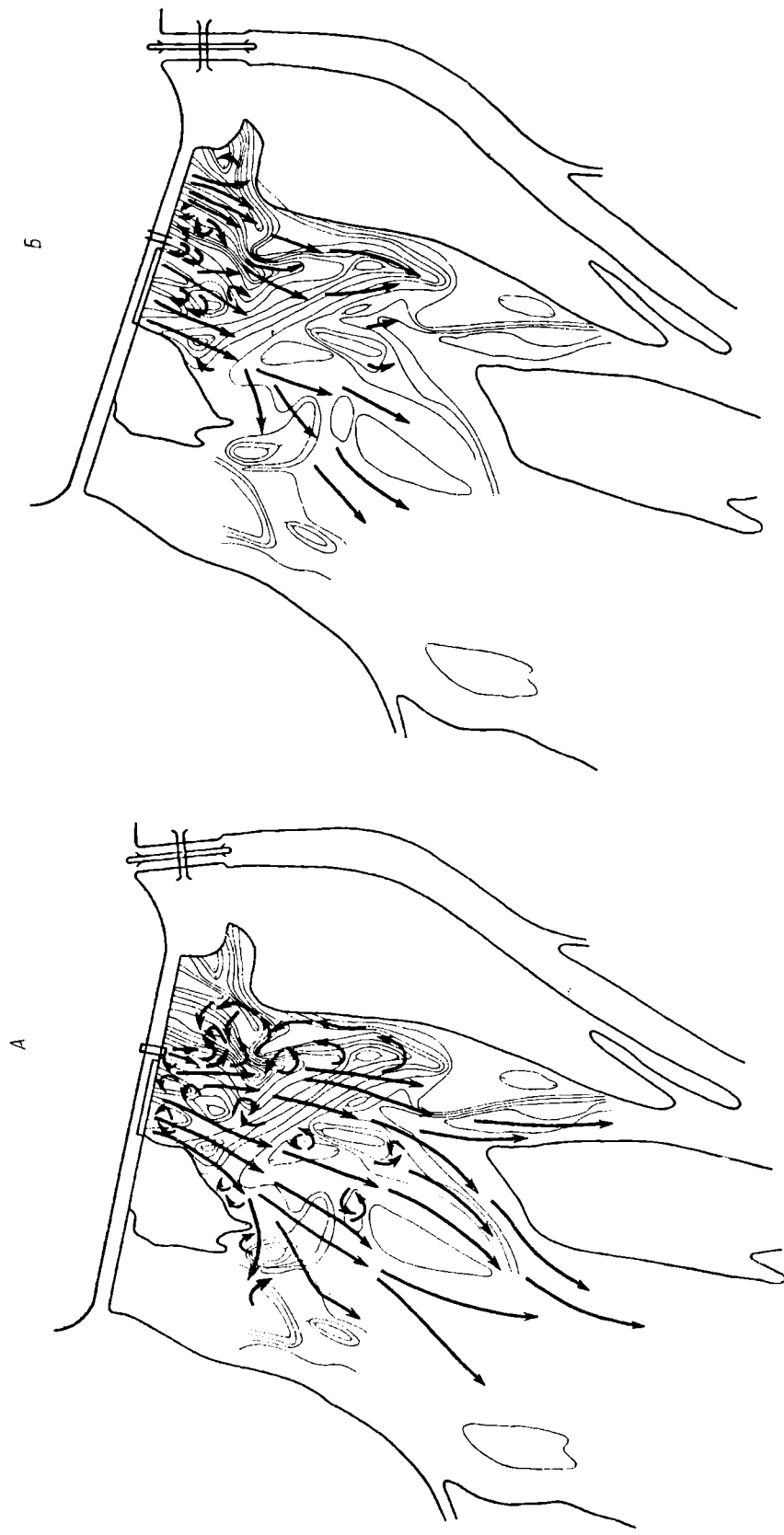


Рис. 55. Рельеф дна и течения в нижнем бьефе.  
А — летом, Б — весной.



храняется весь период. В 22% случаев после утреннего пика, приходящегося на 7—10 час., происходит неравномерный спад нагрузок с двумя характерными подъемами в дневные часы и одним вечерним. В 53% случаев в течение дня наблюдаются три активных периода и два спада. Для субботы характерен один пик (с 7 до 13—14 час.), когда агрегаты работают с максимальной нагрузкой, а затем следует резкое падение. В воскресные дни вырабатывается энергии меньше, прослеживаются два пика — дневной с 8—9 до 12—15 час. и вечерний с 21 до 23 час., и два спада — в 3—5 и 17—20 час. Весной, в период сброса паводковых вод, режим работы турбин меняет суточную и недельную ритмику.

Соответственно изменению выработки электроэнергии (нагрузок на агрегаты) меняется и объем сброса воды в нижний бьеф. Объем стока воды через турбины ГЭС за сутки в период летних работ колебался в пределах 2870—6810 м<sup>3</sup>/сек. В воскресные дни сбрасывалось в среднем 3980, по субботам 4380, а в остальные дни недели 4650—5480 м<sup>3</sup>/сек.

Во время проведения телеметрических исследований весной объем стока воды из верхнего бьефа возрастал до 16—17 тыс. м<sup>3</sup>/сек. через турбины и до 7—8 тыс. м<sup>3</sup>/сек. через секции водослива. После полного закрытия водосливных секций примерно еще до 15 июня через турбины сбрасывалось воды от 7 до 16 тыс. м<sup>3</sup>/сек., и только после 15 июня сброс снизился до 5000—5500 м<sup>3</sup>/сек. и стабилизировался. Как правило, только в воскресные дни создавалось такое положение, когда большая часть агрегатов левой половины ГЭС работала с минимальными нагрузками, была отключена или находилась на холостом ходу. Это резко меняло направление потоков воды в нижнем бьефе. Значительно увеличивалась зона левобережного циркуляционного течения, и в ней довольно четко и дальше, чем в другие дни недели, прослеживалась струя воды, поступающая из рыбоподъемника. Поток между Спорным и Зеленым островами оказывался слабее, а основной сброс шел ближе к правому берегу.

С изменениями объема стока были связаны резкие колебания уровня воды, достигавшие в отдельные сутки 2.7 м и проявлявшиеся очень быстро после того или иного изменения режима работы гидроагрегатов. Минимальный уровень отмечался в 3—7, максимальный — в 20—23 часа.

Благодаря интенсивному перемешиванию для воды нижнего бьефа характерны очень однородные по горизонтали и вертикали показатели температуры (амплитуда колебаний  $\pm 0.3^\circ$ ), электропроводности (0.13—0.15·10<sup>-3</sup> ом/см), рН (7.7—8.1), содержания у дна растворенного кислорода (3.60—4.25 мг/л). Летом 1966 г. в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС были прослежены перемещения четырех групп осетров: поднявшихся вверх из района Волгограда (12 экз.), выпущенных в зоне плотины у правого и левого берегов (7 экз.), у судоходного шлюза (4 экз.) и скатившихся из верхнего бьефа (25 экз.). Всего достоверно документирован путь 33 рыб (9 самок, 19 самцов, у 5 рыб пол неизвестен). Для 15 осетров из числа скатившихся через турбины было отмечено время и место появления в нижнем бьефе и прослежено поведение в течение первого часа. Как уже отмечалось, осетры, выпущенные у Волгограда, заходят в приплотинную зону двумя путями (рис. 51): между островами Зеленым и Спорным и выше о. Спорный. Рыбы, скатившиеся из судоходного канала, поднимались по левобережному рукаву. По времени подхода в приплотинную зону меченые особи распределились следующим образом: в 4—9 час. — 10 экз., 9—12 час. — 4 экз., в 19—23 час. — 2 экз. 2 осетра, прошедших между островами вечером в субботу и утром в воскресенье при минимальной работе ГЭС, легко достигли левого берега и поднялись вдоль него к плотине, где начали поиск прохода в верхний бьеф. Также сравнительно быстро достигли плотины и 2 осетра, выпущен-

ных в судоходном канале и поднявшихся утром по левобережному рукаву (рис. 51).

Значительно более сложным оказалось поведение осетров, прошедших в разные дни недели по центральному рукаву выше о. Спорный. Те из них, которые подошли перед утренним пиком сброса воды агрегатами ГЭС, значительно продвинулись влево и в период активного сброса залегли в ближайших к плотине ямах. В вечерние часы этого же дня они начали



Рис. 56. Перемещения осетров в нижнем бьефе ГЭС.

1—2 — пути рыб.

активно перемещаться вдоль водосливной части плотины. Осетры, подошедшие позднее (днем и вечером), достигнув углубления, расположенного за головной частью о. Спорный, сконцентрировались, находились здесь, совершая незначительные перемещения, до следующего дня и только на рассвете начали активно продвигаться вперед.

Ни одна из прошедших вверх рыб не пыталась проникнуть в правобережный сектор приплотинной зоны или подойти к турбинам. Все осетры стремились обойти потоки воды слева. Из 2 осетров, перевезенных к правому берегу и выпущенных здесь в 15 час. (рис. 51), одна рыба сразу начала скат и за 12 час. сплыла по реке к г. Красноармейску. Пройдя путь в 33 км 900 м, этот осетр, как уже отмечалось, был вторично пойман рыбаками на следующие сутки при подъеме вверх в районе Волгограда у лесосплава. Второй осетр сразу после выпуска начал подниматься вверх вдоль правого берега, достиг участка с глубинами 14—16 м, остановился

там до 7 час. утра следующего дня, а затем после непродолжительного ската поднялся вдоль о. Спорный и прошел в левобережный сектор.

Путь рыб, подошедших к левобережной части плотины и оказавшихся в зоне постоянного циркуляционного течения, также необычайно сложен (рис. 56). Характерными элементами поведения всех осетров в этом районе являются чередующиеся во времени кратковременный подъем к плотине, последующий скат и отстаивание на глубоких участках или за подводными

возвышенностями. Основными местами отстаивания после очередной неудачной попытки прохода вверх служат ближайшие углубления. Движение осетров вверх после отстаивания происходило двумя путями: вдоль характерных изобат левого берега и по границе между левым потоком воды из агрегатов ГЭС и зоной циркуляционного течения. Скатывалась рыба к местам отстаивания в потоках воды. Подъем и скат представляли собой в целом замкнутое круговое движение. Если рассмотреть двигательную активность рыб, прошедших в приплотинную зону в разное время суток, то выявляется интересная зависимость. Осетры, ночью поднявшиеся снизу и без остановки прошедшие в левобережный сектор, без промедления подходили к плотине и неоднократно пытались найти проход в верхний бьеф, проявляя при этом высокую двигательную активность не только на рассвете и после захода солнца, но и в течение всего дня (рис. 57, А). Рыбы, день находившиеся на удаленных от плотины участках, как уже говорилось, подходили в левобережный сектор ниж-

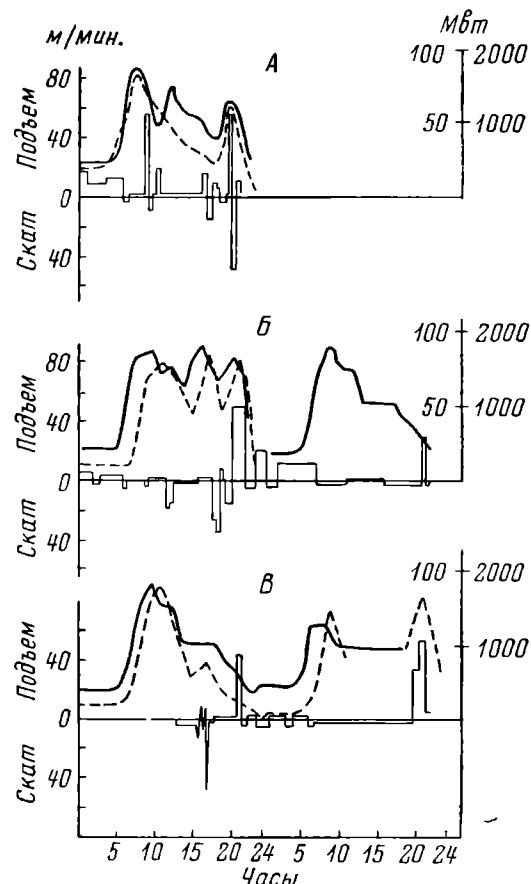


Рис. 57. Двигательная активность осетров и работа турбин.

А — только что подошедшие рыбы; Б, В — особи, стоявшие на ямах.

него бьефа ночью и активные перемещения в поисках прохода вверх начинали не сразу, а только в вечерние часы, вновь простояв день на ямах (рис. 57, Б). Не делали дневных перемещений и осетры, пойманные и после мечения выпущенные в непосредственной близости от плотины (рис. 57, В). На вторые сутки безуспешных попыток пройти вверх активность рыб резко снижалась. На рис. 57 двигательная активность рыб сопоставлена с интенсивностью работы ГЭС в целом (сплошная линия) и ближайшего к рыбоподъемнику агрегата (прерывистая линия). Активные перемещения осетров совпадают с периодом падения общей интенсивности работы ГЭС, и они более длительны, если на фоне этого падения ближайшие турбины продолжают вечером работать с полной нагрузкой.

Поведение осетров, скатившихся в нижний бьеф после массовых выпусков в верхний бьеф из камеры рыбоподъемника, отличалось сле-

дующими особенностями (рис. 58). 2 рыбы сразу пошли на скат, 2 другие, скатившись в район описанных углублений, остановились и через несколько часов начали продвигаться в левобережный сектор. Одна рыба вскоре после выхода из турбины поднялась и остановилась у входа в рыбоподъемник, остальные, скатившись в углубление дна, продолжали

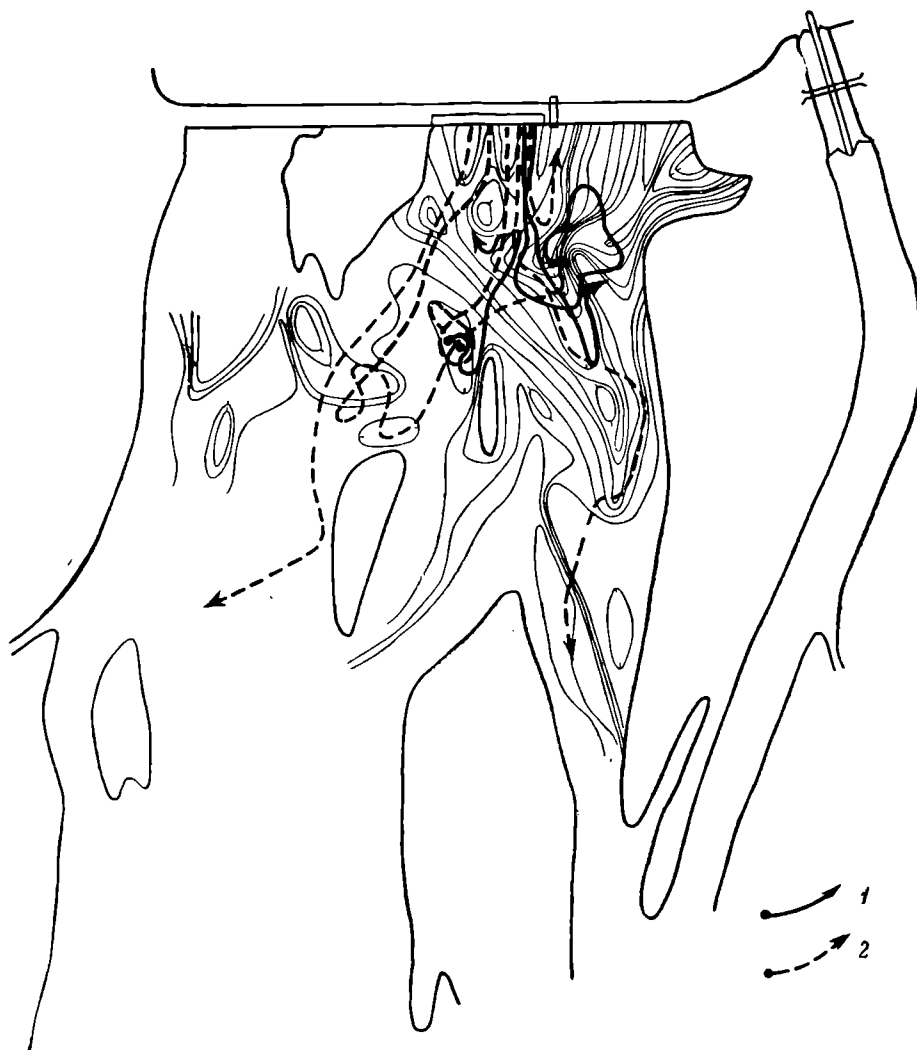


Рис. 58. Поведение осетров, скатившихся из верхнего бьефа.

1—2 — пути рыб.

оставаться там без движения до конца наблюдений за ними (в течение 1—2 суток). Возврата осетров, начавших активный скат и пришедших в центральный рукав и левобережную воложку, не зарегистрировано.

В 1968 г. в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС прослежено поведение 15 осетров (10 из них были выпущены в черте Волгограда, 5 взяты из числа прошедших водосливную плотину). Как и в 1966 г., заход осетров в приплотинную зону происходил двумя путями:

по воложке и по центральному рукаву. Рыбы, выпущенные у плузов и скатившиеся вниз по судоходному каналу, к плотине поднялись по левобережному рукаву. Основной подход происходил в вечернее и ночное время. К сожалению, наблюдение за подходящими к плотине осетрами проводилось только в рабочие дни недели, когда нагрузка на гидроагрегаты днем максимальна, поэтому не было возможности сравнить поведение рыб при разном режиме работы ГЭС в одно и то же время суток.

Наиболее простой путь отмечался у рыб, поднимающихся вверх по воложке, а также подошедших к плотине после ската из судоходного канала. Все осетры, которые успели к утру достичь приплотинного участка, на весь день залегли в ямы, при этом некоторые из них не двигались вплоть до 18—20 час. Один осетр, пришедший к плотине по центральному рукаву в 11 час. дня, некоторое время перемещался против секции водослива с открытыми затворами, а затем также залег в яму. 2 осетра, поднявшихся к плотине по воложке, сразу за о. Спорный свернули в левобережную часть нижнего бьефа.

Если при полностью закрытых затворах секций водослива осетр имеет значительную площадь для перемещений (практически весь участок против водослива), то при открытых — рыбы большую часть времени проводят между двумя потоками (от турбин и от водослива). Одна рыба, сброшенная в водослив, оказавшись в нижнем бьефе, сразу же свернула вправо от потока и скатилась вниз по Денежной воложке, пройдя за 2.5 часа более 5 км.

Во все сроки и годы наблюдений скорости движения осетров в нижнем бьефе оказались очень небольшими (до 12 м/мин.). При этом у рыб, только что подошедших снизу, скорость движения в 1.2—1.4 раза выше, чем у рыб, прошедших водослив или выпущенных в приплотинном участке. Ни одна из 52 прослеженных в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС рыб в рыбоподъемник не вошла.

Трассы и скорость движения осетра в приплотинной зоне верхнего бьефа. Акватория верхнего бьефа ограничена справа коренным берегом Волги, а слева — ограждающей дамбой аванпорта (рис. 59). Рельеф дна в приплотинной зоне сложный. Как раз напротив рыбоподъемника находится ряд небольших впадин с перепадом глубин в 1.5—2.0 м. Ширина водохранилища здесь 2.5—3.5 км. Участки с наибольшими глубинами (32—39 м) расположены у правого берега на бывшем русле Волги. Примерно в 4 км выше створа плотины от основного русла ответвляется влево рукав Волги (бывшая р. Ахтуба) с глубинами порядка 30—32 м. На левобережной пойме сохранились русла двух воложек, впадавших ранее в р. Ахтубу. Участок бывшего междуречья имеет несколько возвышений с глубинами над ними в 6—20 м. Направление потоков и скоростной режим в них очень сложны и определяются суммой факторов, из которых основные — величина и сроки сброса воды в нижний бьеф через гидротехнические сооружения.

А. С. Литвинов (1968а) дает следующую схему движения потоков воды. Основной поток воды перемещается по руслу Волги, ближе к коренному берегу (рис. 59, А). Скорости течения в 4 км к северу от ГЭС в июле—августе в период сбросов воды через турбины изменяются от 0.10 до 0.25—0.30 м/сек. Приближаясь к ГЭС, основной поток в соответствии с конфигурацией русла разбивается на два. Один из них продолжает перемещаться вдоль правого берега водохранилища и затем поворачивает к ГЭС, второй огибает с восточной стороны мелкий участок (бывший остров) и далее подходит к турбинной части плотины. Скорости течения в потоках по мере приближения к плотине возрастают до 0.4—0.5 м/сек. Кроме основных потоков, в левобережной части приплотинной зоны отчетливо прослежи-

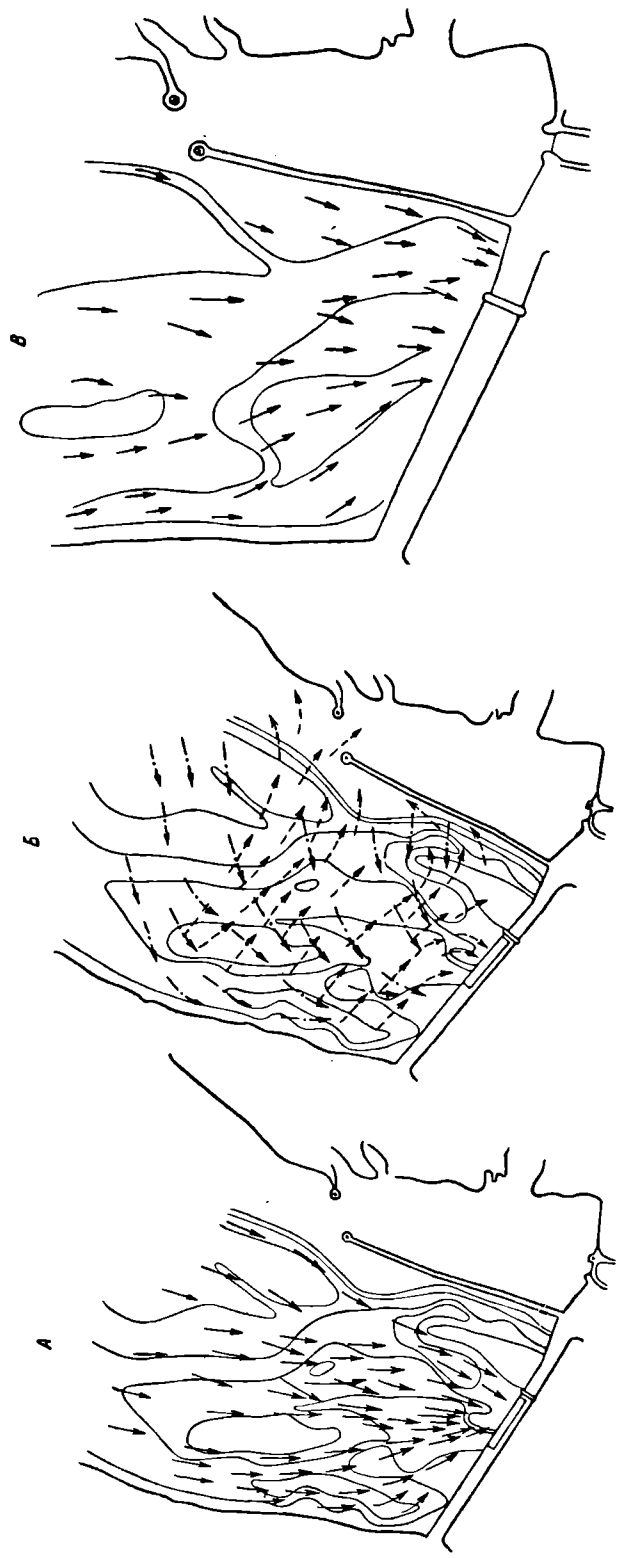


Рис. 59. Течения в верхнем бьефе.

А — придонные течения летом и осенью; Б — поверхностные течения при западных и восточных ветрах; В — придонные течения весной.

там до 7 час. утра следующего дня, а затем после непродолжительного ската поднялся вдоль о. Спорный и прошел в левобережный сектор.

Путь рыб, подошедших к левобережной части плотины и оказавшихся в зоне постоянного циркуляционного течения, также необычайно сложен (рис. 56). Характерными элементами поведения всех осетров в этом районе являются чередующиеся во времени кратковременный подъем к плотине, последующий скат и отставивание на глубоких участках или за подводными

возвышенностями. Основными местами отставивания после очередной неудачной попытки прохода вверх служат ближайшие углубления. Движение осетров вверх после отставивания происходило двумя путями: вдоль характерных изобат левого берега и по границе между левым потоком воды из агрегатов ГЭС и зоной циркуляционного течения. Скатывалась рыба к местам отставивания в потоках воды. Подъем и скат представляли собой в целом замкнутое круговое движение. Если рассмотреть двигательную активность рыб, прошедших в приплотинную зону в разное время суток, то выявляется интересная зависимость. Осетры, ночью поднышавшие снизу и без остановки прошедшие в левобережный сектор, без промедления подходили к плотине и неоднократно пытались найти проход в верхний бьеф, проявляя при этом высокую двигательную активность не только на рассвете и после захода солнца, но и в течение всего дня (рис. 57, А). Рыбы, день находившиеся на удаленных от плотины участках, как уже говорилось, подходили в левобережный сектор ниж-

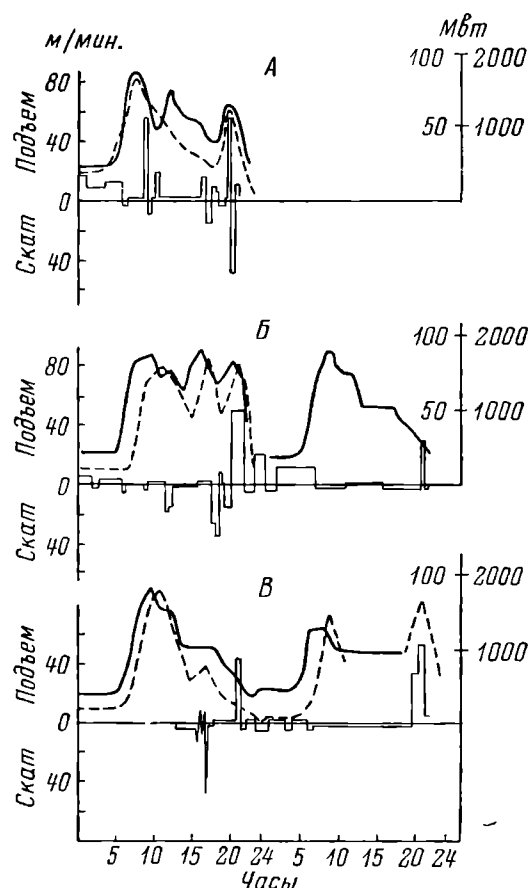


Рис. 57. Двигательная активность осетров и работа турбин.

А — только что подошедшие рыбы; Б, В — особи, стоявшие на ямах.

него бьефа ночью и активные перемещения в поисках прохода вверх начинали не сразу, а только в вечерние часы, вновь простояв день на ямах (рис. 57, Б). Не делали дневных перемещений и осетры, пойманные и после мечения выпущенные в непосредственной близости от плотины (рис. 57, В). На вторые сутки безуспешных попыток пройти вверх активность рыб резко снижалась. На рис. 57 двигательная активность рыб сопоставлена с интенсивностью работы ГЭС в целом (сплошная линия) и ближайшего к рыбоподъемнику агрегата (прерывистая линия). Активные перемещения осетров совпадают с периодом падения общей интенсивности работы ГЭС, и они более длительны, если на фоне этого падения ближайшие турбины продолжают вечером работать с полной нагрузкой.

Поведение осетров, скатившихся в нижний бьеф после массовых выпусков в верхнем бьефе из камеры рыбоподъемника, отличалось сле-

дующими особенностями (рис. 58). 2 рыбы сразу пошли на скат, 2 другие, скатившись в район описанных углублений, остановились и через несколько часов начали продвигаться в левобережный сектор. Одна рыба вскоре после выхода из турбины поднялась и остановилась у входа в рыбободъемник, остальные, скатившись в углубление дна, продолжали

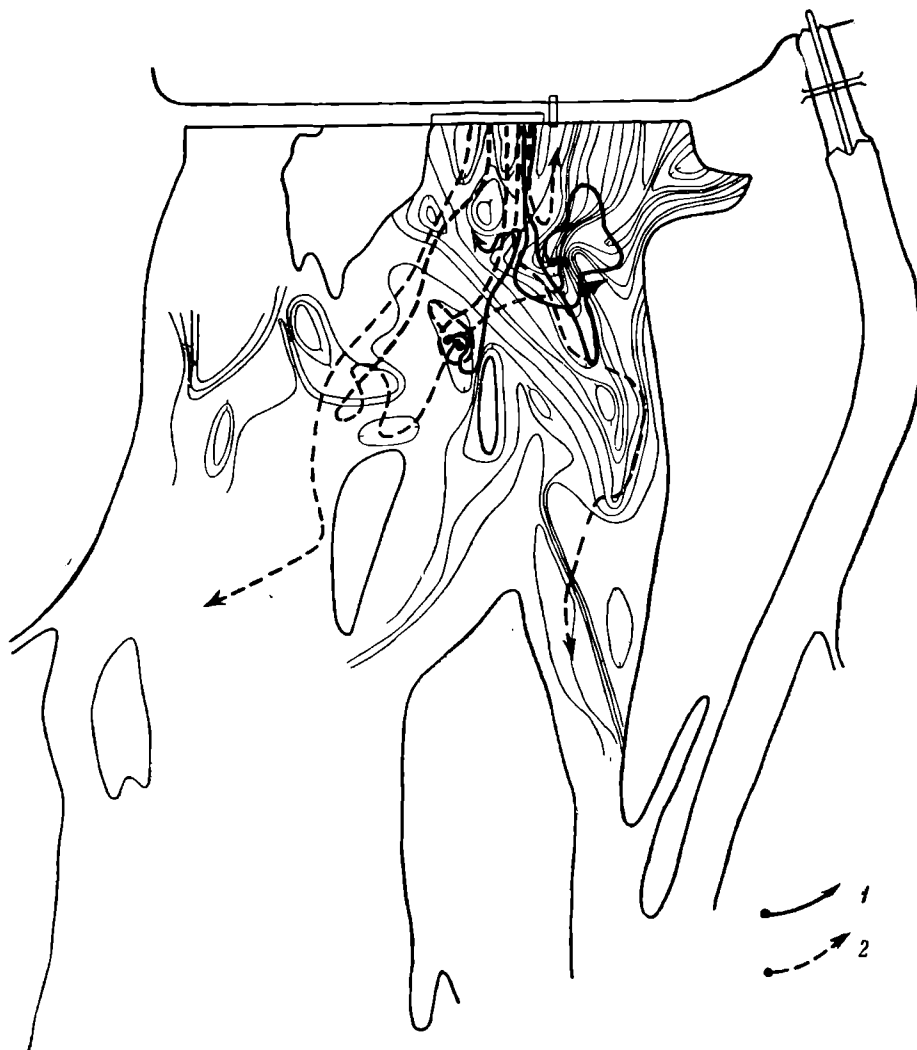


Рис. 58. Поведение осетров, скатившихся из верхнего бьефа.

1—2 — пути рыб.

оставаться там без движения до конца наблюдений за ними (в течение 1—2 суток). Возврата осетров, начавших активный скат и пришедших в центральный рукав и левобережную воложку, не зарегистрировано.

В 1968 г. в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС прослежено поведение 15 осетров (10 из них были выпущены в черте Волгограда, 5 взяты из числа прошедших водосливную плотину). Как и в 1966 г., заход осетров в приплотинную зону происходил двумя путями:



по воложке и по центральному рукаву. Рыбы, выпущенные у плюзов и скатившиеся вниз по судоходному каналу, к плотине поднялись по левобережному рукаву. Основной подход происходил в вечернее и ночное время. К сожалению, наблюдение за подходящими к плотине осетрами проводилось только в рабочие дни недели, когда нагрузка на гидроагрегаты днем максимальна, поэтому не было возможности сравнить поведение рыб при разном режиме работы ГЭС в одно и то же время суток.

Наиболее простой путь отмечался у рыб, поднимавшихся вверх по воложке, а также подошедших к плотине после ската из судоходного канала. Все осетры, которые успели к утру достичь приплотинного участка, на весь день залегли в ямы, при этом некоторые из них не двигались вплоть до 18—20 час. Один осетр, пришедший к плотине по центральному рукаву в 11 час. дня, некоторое время перемещался против секции водослива с открытыми затворами, а затем также залег в яму. 2 осетра, поднявшихся к плотине по воложке, сразу за о. Спорный свернули в левобережную часть нижнего бьефа.

Если при полностью закрытых затворах секций водослива осетр имеет значительную площадь для перемещений (практически весь участок против водослива), то при открытых — рыбы большую часть времени проводят между двумя потоками (от турбин и от водослива). Одна рыба, сброшенная в водослив, оказавшись в нижнем бьефе, сразу же свернула вправо от потока и скатилась вниз по Денежной воложке, пройдя за 2.5 часа более 5 км.

Во все сроки и годы наблюдений скорости движения осетров в нижнем бьефе оказались очень небольшими (до 12 м/мин.). При этом у рыб, только что подошедших снизу, скорость движения в 1.2—1.4 раза выше, чем у рыб, прошедших водослив или выпущенных в приплотинном участке. Ни одна из 52 прослеженных в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС рыб в рыбоподъемник не вошла.

Трассы и скорость движения осетра в приплотинной зоне верхнего бьефа. Акватория верхнего бьефа ограничена справа коренным берегом Волги, а слева — ограждающей дамбой аванпорта (рис. 59). Рельеф дна в приплотинной зоне сложный. Как раз напротив рыбоподъемника находится ряд небольших впадин с перепадом глубин в 1.5—2.0 м. Ширина водохранилища здесь 2.5—3.5 км. Участки с наибольшими глубинами (32—39 м) расположены у правого берега на бывшем русле Волги. Примерно в 4 км выше створа плотины от основного русла ответвляется влево рукав Волги (бывшая р. Ахтуба) с глубинами порядка 30—32 м. На левобережной пойме сохранились русла двух воложек, впадавших ранее в р. Ахтубу. Участок бывшего междуречья имеет несколько возвышений с глубинами над ними в 6—20 м. Направление потоков и скоростной режим в них очень сложны и определяются суммой факторов, из которых основные — величина и сроки сброса воды в нижний бьеф через гидротехнические сооружения.

А. С. Литвинов (1968а) дает следующую схему движения потоков воды. Основной поток воды перемещается по руслу Волги, ближе к коренному берегу (рис. 59, А). Скорости течения в 4 км к северу от ГЭС в июле—августе в период сбросов воды через турбины изменяются от 0.10 до 0.25—0.30 м/сек. Приближаясь к ГЭС, основной поток в соответствии с конфигурацией русла разбивается на два. Один из них продолжает перемещаться вдоль правого берега водохранилища и затем поворачивает к ГЭС, второй огибает с восточной стороны мелкий участок (бывший остров) и далее подходит к турбинной части плотины. Скорости течения в потоках по мере приближения к плотине возрастают до 0.4—0.5 м/сек. Кроме основных потоков, в левобережной части приплотинной зоны отчетливо прослежи-

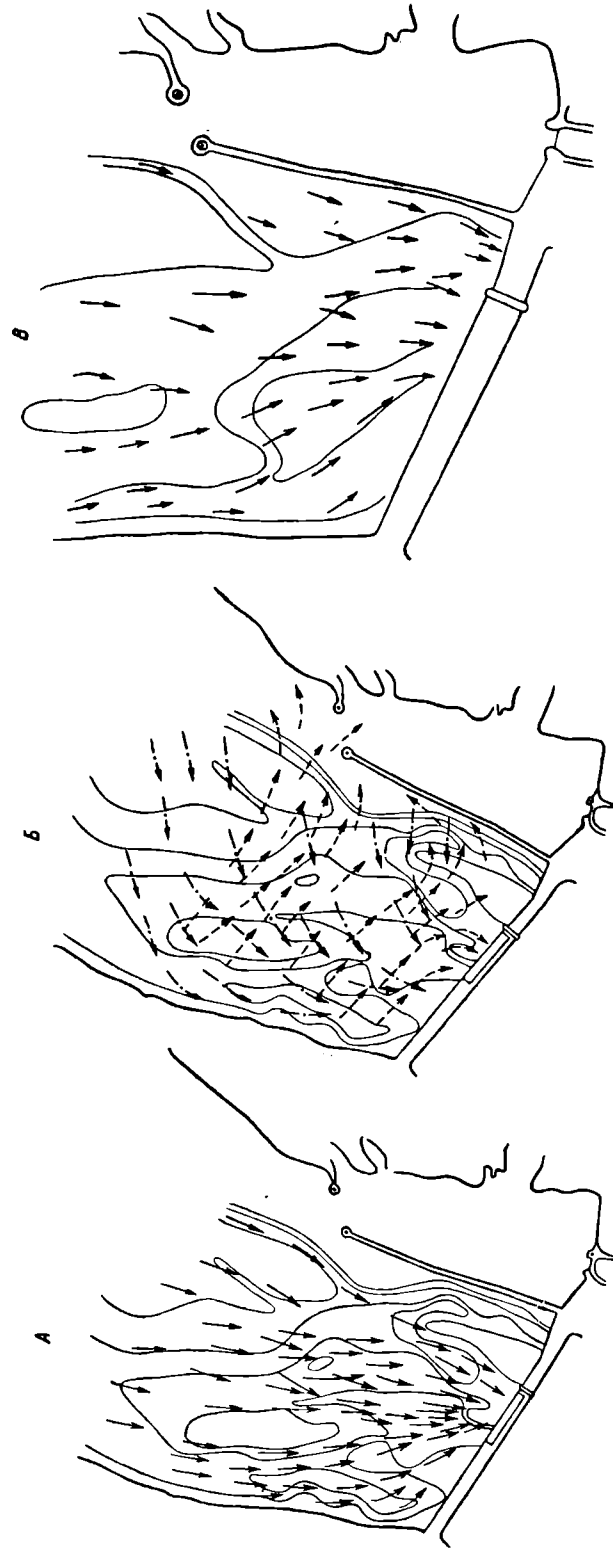


Рис. 59. Течения в верхнем бьефе.

А — придонные течения летом и осенью; Б — поверхностные течения при западных и восточных ветрах; В — придонные течения весной.

вается движение придонных слоев воды в сторону ГЭС по старому руслу волжки.

Поверхностные слои воды (до горизонта 5 м) при отсутствии ветра перемещаются в соответствии с глубинными и в 3—4 км выше ГЭС имеют скорость, изменяющуюся в разные часы суток в пределах 0.06—0.15 м/сек. При ветрах западной четверти в 5-метровом слое наблюдается восточный перенос воды (рис. 59, Б) со скоростями до 0.15—0.20 м/сек. В этом случае



Рис. 60. Пути осетров в верхнем бьефе перед скатом.

в юго-восточном секторе приплотинной зоны всегда возникает довольно обширная замкнутая циркуляция. Наибольшее развитие она получает через некоторое время после уменьшения расходов воды турбинами и захватывает не только поверхностные, но и придонные слои воды. Очень часто эта циркуляция сохраняется при отсутствии ветровых переносов и скорость движения воды достигает 0.9—0.14 м/сек. Имеется также, правда меньшее по площади захватываемой акватории и не всегда проявляющееся, циркуляционное течение в правобережном секторе приплотинной зоны (в районе поворота струй основного потока).

При ветрах восточной четверти наблюдается западный перенос поверхностных слоев, которые, достигнув правого берега, вовлекаются в основной надрусловой поток. При большой нагрузке на правобережных турбинах, как правило, наблюдается усиление потока, идущего по основному руслу Волги вдоль западного берега водохранилища. При уси-

лении расходов воды через левобережные турбины несколько усиливается поток, идущий в центральной части плеса и по руслу воложки. Максимальные скорости течения по всему участку отмечены на глубинах 15—20 м, а к поверхности и дну они снижаются. Вертикальные изменения скоростей течения в потоках в 3—4 км выше ГЭС могут составлять 0.15—0.25 м/сек. При сбросе паводковых вод через водослив в приплотинной зоне верхнего бьефа образуются течения вдоль дамбы аванпорта, которые по мере приближения к водосливу достигают скорости 2—3 м/сек. (рис. 59, В).

Температура воды с 15 июля по 26 августа в приплотинной зоне существенно изменялась (18.2—27.4°), а в мае—июне 1968 г. разнялась 13—18.5°. Почти повсеместно и во все сроки наблюдений прослеживалась вертикальная стратификация температуры, достигавшая на слабопроточных участках поймы в периоды интенсивного прогрева поверхностных слоев (5—15 августа) 7—8°. Изменения температуры в придонных горизонтах были менее значительны (не более 1—3°). Содержание растворенного кислорода колебалось в придонных слоях в пределах 3.0—4.7 мг/л, рН — 7.75—8.00, электропроводность — 0.13—0.17·10<sup>-3</sup> обр. ом/см. При нагонных ветрах северного направления в приплотинную зону приносились огромные скопления синезеленых водорослей, и, видимо, с их появлением были связаны резкие кратковременные падения электропроводности (до 0.08·10<sup>-3</sup> обр. ом/см) и повышение концентрации водородных ионов до 9.1 ед. рН.

В приплотинной зоне верхнего бьефа прослеживались осетры, вышедшие из рыбоподъемника. Передатчики устанавливались на рыбу в камере рыбоподъемника в момент окончания очередного цикла шлюзования (после подъема горизонтальной решетки в крайнее положение). Меченые осетры оставались в камере, а затем после ее наполнения и открытия шандоры верхнего бьефа вместе с немечеными выходили через верхний лоток в водохранилище. Всего с 29 августа по 12 сентября 1965 г., с 19 июля по 26 августа 1966 г. и с 1 по 20 июня 1968 г. было помечено и выпущено из рыбоподъемника 105 осетров.

Из общего числа подопытных рыб 65 успешно прошли сложную по режиму приплотинную зону и стали подниматься вверх. Путь большинства этих рыб был прослежен в водохранилище на значительном расстоянии. Сразу после выпуска или некоторое время спустя 29 осетров прошли между решетками сороудерживающего сооружения (СУС) и через турбины ГЭС скатились в нижний бьеф, где были зарегистрированы. 2 осетра скатились через водослив, судьба других осетров точно не установлена. Все они были потеряны в непосредственной близости от плотины.

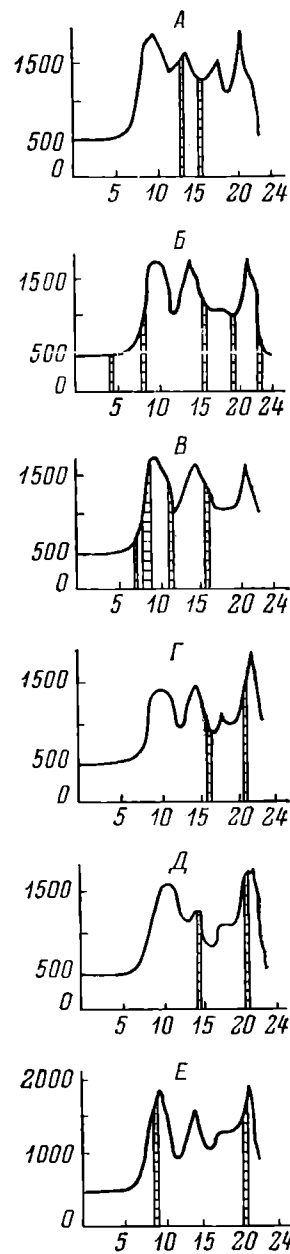


Рис. 61. Время ската осетров и режим работы ГЭС.

А—Е — вариации в разные дни. По оси ординат — режим работы ГЭС, мвт; по оси абсцисс — время ската, часы.

Скат осетров в нижний бьеф через турбины. Основная масса осетров после выхода из рыбоподъемника и небольшого круга в левой водосливной части плотины (рис. 60) резко поворачивала вправо и, пройдя между прутьями сороудерживающих решеток, исчезала в районе водоразборных отверстий ближайших к выходу из рыбоподъемника турбин. Почти все эти рыбы скатились не позже чем через 75 мин. после выхода из верхнего лотка рыбоподъемника. 2 осетра находились в верхнем бьефе несколько часов. Один из них, выпущенный 22 VII 1966 в 4 ч. 30 м., долго перемещался в левобережной части плотины, пытался пройти вверх вдоль дамбы аванпорта, а затем начал скатываться и в 20 ч. 20 м. 23 VII исчез в ближайшей к рыбоподъемнику турбине. Вторым осетр, быстро пройдя после выпуска в 15 ч. 30 м. 25 VIII к правому берегу, дважды оказывался у верхней границы зоны правобережного циркуляционного течения, примерно в 1 км выше плотины, но после этого в 3 часа 26 VIII скатился через ближайшую к правому берегу турбину.

Соотношение полов у скатившихся рыб было близко к 1 : 1, длина тела у самок варьировала в пределах 124—140 см, а у самцов — 106—120 см. Сопоставление времени ската осетров с режимом работы агрегатов ГЭС (рис. 61) показывает, что почти все рыбы попадали в турбины только в те из рабочих дней недели, когда в дневное время резко менялся объем стока воды. Скат происходил в равной мере на подъемах и спадах стока, через 1—2 часа после соответствующего изменения режима работы турбин.

В рабочие дни с режимом типа А (равномерно высокие нагрузки), а также по субботам и воскресеньям (после утреннего пика равномерно низкие нагрузки) ската не было. Скат основной массы осетров в июле—августе был зарегистрирован с 8 до 20 час. Процентное соотношение прошедших, скатившихся и потерянных здесь осетров следующее:

	Время выпуска, часы суток						Всего за сутки
	0 — 4	4 — 8	8 — 12	12 — 16	16 — 20	20 — 24	
Прошло вверх . .	91.7	72.7	0.0	41.2	50.0	89.0	58.7
Скатилось в ниж- ний бьеф . . .	8.3	18.2	90.9	41.2	22.2	5.5	28.8

Таким образом, из общего числа прослеженных рыб в 1966 г. примерно  $\frac{3}{5}$  преодолели приплотинную зону и начали подниматься вверх по водохранилищу. Основная масса этих рыб вышла из рыбоподъемника ночью и рано утром. Около  $\frac{1}{3}$  осетров скатилась в нижний бьеф и была там обнаружена. Часть этих рыб после выхода из турбины продолжала сноситься течением, но на отдельных участках активно меняла курс, шла под углом к потоку, останавливалась и убыстряла движение. Эти рыбы, по нашему мнению, прошли турбины без существенных повреждений, остались живыми и скатывались, находясь в шоковом состоянии. Часть особей быстро прекратила скат, вновь поднялась в левобережный сектор нижнего бьефа и проявляла там довольно высокую двигательную активность. Эти рыбы также прошли турбины не травмированными.

Более близкие к реальным соотношения скатившихся в нижний бьеф осетров следующие: всего скатилось во время наблюдений 1966 г. в нижний бьеф 36 осетров из выпущенных 89. Выпущенные из рыбоподъемника 16 меченых осетров (4 самки, 4 самца, у 8 рыб пол не определен) в июне 1968 г. длительное время (5—20 час.) стояли в зоне плотины. Затем 2 рыбы начали движение в направлении к СУС и скатились в нижний бьеф через турбины. 2 других осетра также скатились в нижний бьеф в момент, когда был временно открыт затвор ближайшей к рыбоподъемнику секции водослива для пропуска мусора. Все 4 осетра по внеш-

нему виду могут быть отнесены к категории покатных рыб, отнерестившихся или абортировавших половые продукты в нижнем бьефе и лишь случайно попавших в рыбоподъемник в результате потери ориентации.

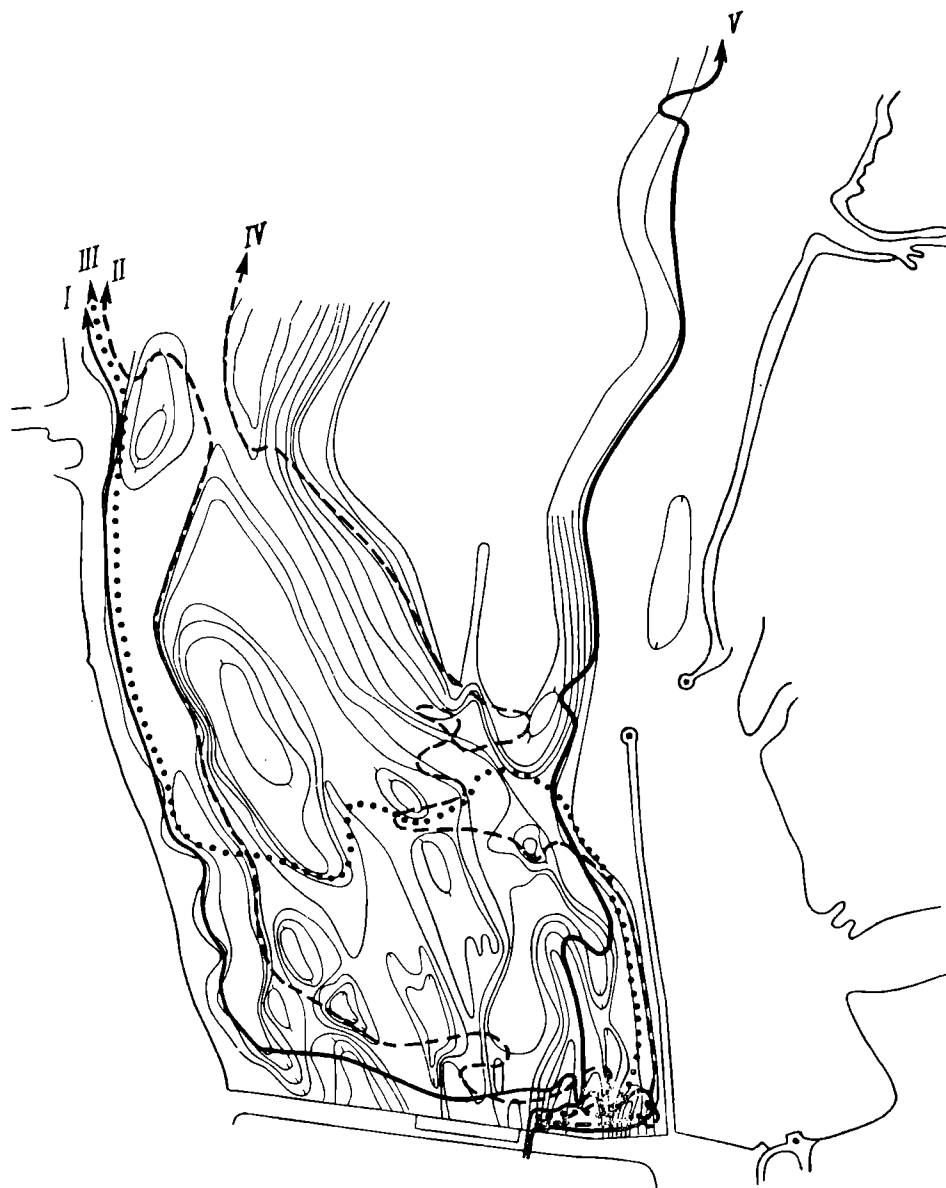


Рис. 62. Путь осетров в верхнем бьефе после выхода из рыбоподъемника.

I—V — варианты трасс.

В период пуска паводковых вод идет интенсивный скат осетров через секции водосливной плотины. Сбрасываются в нижний бьеф рыбы, только что проплюзованные из него рыбоподъемником, и производители, поднявшиеся в верхний бьеф раньше, а сейчас совершающие посленерестовую миграцию в море. Для определения возможности ската осетров через водослив брали рыбу из рыбоподъемника, где ее метили и с помощью козлового крана опускали в поток воды. Суда с приемной аппаратурой в нижнем бьефе тотчас же после выпуска осетров определяли местона-

хождение рыбы и следили за ее поведением. Все меченые особи после ската через водослив при открытии затвора на 2 или 4 м сразу же уходили из зоны больших течений. При этом 8 особей в 100—150 м от плотины свернули вправо, в зону циркуляционных течений, которая находится между двумя потоками. Другие 3 особи залегли в яму, где находились длительное время. Затем одна из них стала скатываться вниз в сторону воложки, а 2 другие стояли в этой яме до утра. В водослив были сброшены 4 осетра при полностью открытом (на 8 м) затворе. Сигнал от 2 меченых рыб исчез через 2—7 сек. после выпуска, у других метки работали нормально. Один из этих осетров поплыл вниз со скоростью течения, т. е. скат был пассивный, другой около суток находился вблизи той секции водослива, куда был сброшен. Чтобы определить, как сильно травмируется рыба при прохождении водослива, в нижнем бьефе производился контрольный отлов меченых рыб. Вторично поймали 5 осетров: 3 особи, сброшенные при затворе, открытом на 2—4 м, и 2 — при полностью открытом затворе. Первые 3 рыбы не имели никаких внешних повреждений. После вторичного выпуска их поведение было таким же, как у других рыб, выпущенных в приплотинном участке, только двигательная активность была несколько ниже.

П о в е д е н и е р ы б ы, и д у щ е й в в е р х. Траектории движения рыб в июле—августе, после выхода из рыбоподъемника, имели пять основных вариантов (рис. 62). Часть осетров вначале устремлялась влево, в район водосливной плотины, затем делала резкий поворот в обратную сторону, проходила параллельно линии турбин к правому берегу водохранилища и начинала подниматься вверх, следуя вдоль изобат правобережного склона прежнего русла Волги (*I* вариант). Часть особей имела траекторию, очень сходную с первыми, но после достижения правого берега довольно долго поднималась вдоль левобережного склона прежнего русла (*II* вариант). Несколько рыб начали движение вдоль водосливной плотины и дамбы аванпорта, следуя над изобатами 15—20 м, достигли места ее поворота, пересекли водохранилище и далее прошли вверх у правобережного склона русла Волги (*III* вариант) или после поворота вправо продолжали подниматься вдоль руслового склона р. Ахтубы (*IV* вариант). Наконец, часть рыб, начав движение также в левобережном секторе приплотинной зоны, далее поднималась вверх вдоль русла воложки — притока р. Ахтубы (*V* вариант).

Соотношение рыб, прошедших разными трассами, варьировало довольно сильно (табл. 9), однако основная масса особей начинала движение вверх, придерживаясь правого и левого склонов русла Волги и основного потока воды.

Таблица 9

Соотношение осетров, прошедших приплотинную зону верхнего бьефа разными трассами

Варианты трасс	1968 г., июнь		1966 г., июль		1966 г., август		1965 г., сентябрь		Всего рыб		Средняя скорость движения рыб, м/мин.
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	
<i>I</i>	5	50	2	20	3	8.3	2	40	12	19.7	18.8
<i>II</i>	—	—	2	20	15	41.7	3	60	20	32.8	13.2
<i>III</i>	3	30	—	—	7	19.4	—	—	10	16.4	12.7
<i>IV</i>	—	—	4	40	5	13.9	—	—	9	14.7	11.9
<i>V</i>	2	20	2	20	6	16.7	—	—	10	16.7	13.0
Всего ..	10	—	10	—	36	—	5	—	61	—	—

Трассами *I* и *II* прошли приплотинную зону все осетры, выпущенные в сентябре, 40% особей из июльских и 50% из августовских. Интенсификация прохода осетров по основному миграционному пути по времени совпадает с понижением температуры воды после окончания летнего максимума и с падением уровня водохранилища. Наиболее высокие средние скорости движения рыб наблюдаются на *I*, *II* и *V* трассах, т. е. на тех участках водоема, где осетры идут в пограничных зонах основных потоков воды и над простым по рельефу дном.

Весьма интересные результаты дало сравнение поведения осетров перед началом активного движения вверх по одной из указанных трасс вскоре после выпуска):

	Время выпуска, часы суток						
	0 — 4	4 — 8	8 — 12	12 — 16	16 — 20	20 — 24	
Средняя продолжительность малоактивного состояния, часы . . . .	1.6	3.0	1.0	3.0	0.8	8.8	
Число рыб:							
самки	3	4	5	3	9	5	
самцы	3	5	3	2	3	1	

Из приведенных данных можно видеть, что пониженная активность наблюдается у рыб, выходящих из камеры рыбоподъемника перед началом утреннего пика сброса воды (4—8 час.), во время дневного минимума нагрузок (12—16 час.) и после вечернего максимума работы агрегатов (0—24 часа). Замедление движения, связанное с поисковыми подъемами в разных направлениях, последующим скатом и отстоем на прежнем участке, более свойственно самкам осетра, продолжительность малоактивного состояния у которых почти в три раза больше, чем у самцов (среднее соответственно 2.2 и 0.8 час.). Сокращение малоактивного периода у всех без исключения рыб происходит при выпуске их в те часы высоких нагрузок на агрегаты ГЭС, которым предшествует резкое сокращение объема стока. Удлинение этого периода в 80% случаев совпадает паузами в работе турбин (в первую очередь левобережной, ближайшей рыбоподъемнику части агрегатов). Наилучшие условия прохождения вверх после выхода из камеры рыбоподъемника в водохранилище для молоков осетра создаются при равномерно высоких нагрузках в самом начале утреннего (8—12 час.) и в конце вечернего (16—20 час.) максимумов.

В июне в верхнем бьефе было прослежено 10 осетров (4 самки, 4 самца и 2 особи неизвестного пола). Из них 5 рыб прошли вверх трассой *I* варианта (рис. 62), 3 — по трассе *III* варианта и 2 — по воложке вдоль дамбы аванпорта (*V* вариант). Скорость движения рыб, которые пошли по трассам *I* и *V* вариантов, несколько выше, чем у рыб, идущих по *III* трассе. Все рыбы, меченные в рыбоподъемнике, около 8—15 час. находились близ выходного лотка. Особенно долго находились здесь осетры, которые поднялись вверх от рыбоподъемника на 50—100 м. Затем эти рыбы пошли дальше вверх по *III* трассе. Как и в июле—августе, продолжительность малоактивного состояния у самок больше, чем у самцов (соответственно 13 и 9 час.). Интерес представляет сравнение поведения рыб 5—8 июня, когда объем стока воды в нижний бьеф был выше 10 000 м<sup>3</sup>/сек., и 21—23 июня после его уменьшения до 5500 м<sup>3</sup>/сек. 5—8 июня осетры при выходе из рыбоподъемника больше времени проводили вблизи от выходного лотка, и в этот период не наблюдалось никакой связи между временем выпуска и активностью. 21—23 июня рыба была более активна в 4—10 и 16—20 час., при внутрисуточных увеличениях и уменьшениях объемов стока воды.



Трассы и скорость движения осетра в Волгоградском водохранилище. Исследовалось поведение осетров на прилегающем к приплотинной зоне верхнего бьефа участке водохранилища длиной 55 км. Ширина водоема составляет здесь 3—9 км. Старое русло Волги расположено у правого берега. Глубины на русле 25—37 м, на затопленной пойме 15—20 м. Имеются узкие заливы, образовавшиеся на месте бывших степных балок. Наиболее крупные заливы правого берега расположены у сел Ерзовка, Пичуга, Дубовка, Песковатка и Оленье (рис. 63).

Вдоль русла, а в узких местах и по всей пойме, постоянно прослеживается течение. Подробной съемки течений на описываемом участке не было, однако отдельные измерения показывают, что как направление так и скорость движения воды на пойме сильно меняются под воздействием ветра, а на русле придонное течение более постоянно, направлено к плотине вдоль коренного берега и имеет скорость 0.1—0.2 см/сек в верхней части плеса и 0.1—0.3 м/сек. в его низовьях. Во все сроки наблюдений отмечалась вертикальная стратификация температуры с падением ее у дна на пойме до 2—3 и на русле до 1—5°. В периоды интенсивного цветения воды значения pH в поверхностных слоях в левобережной зоне повышались до 8.5 ед. против 7.7 на русле. Показатели электропроводности воды всегда были выше над руслом, а закономерных изменений содержания растворенного кислорода на отдельных участках плеса не обнаружено.

В водохранилище велись наблюдения за перемещениями двух групп осетров: выпущенных из рыбоподъемника, поднимающихся вверх, и перевезенных в буксируемых живорыбных баржах через судоходные шлюзы и выпущенных в различных точках за пределами 3-километровой приплотинной зоны.

Можно видеть (рис. 63), что по мере подъема вверх траектории движения рыб, прошедших наиболее сложную по условиям ориентации приплотинную часть водоема, значительно упрощаются. Все особи, начавшие после выхода из рыбоподъемника движение по IV трассе (рис. 62) и большая часть осетров, поднимавшихся по левобережной воложке (V трасса), переходят к правому берегу. I и II трассы сливаются, и на расстоянии 7—10 км от плотины подавляющая масса рыб (94%) в июле-августе идет вверх вдоль правобережного склона русла Волги. Путь осетров протекает здесь в узкой 100—300-метровой полосе, ограниченной изобатами 18—25 м. 3 осетра, избравших в начале пути V трассу, продолжили движение вверх вдоль левого берега водохранилища. Наблюдения за двумя из них были вскоре прекращены, а путь третьего удалось проследить на расстоянии 63 км. Первые километры эта рыба шла вдоль левобережного склона русла воложки, затем на излучине его сделала большой поисковый бросок вправо, вновь возвратилась к левому берегу, вышла на прибрежную пойму и далее поднималась на различном удалении от берега в полосе между береговой кромкой и руслом воложки, на участках с преобладающими глубинами 15—17 м. Достигнув сужения водохранилища (55-й километр судоходной трассы), осетр повернул вправо, двигаясь в сторону нарастающих градиентов течения, пересек русло Волги и далее поднимался по его правобережному склону, т. е. по основной миграционной тропе. Скорость движения отдельных рыб в водохранилище варьировала довольно сильно (от 0.3 до 3.3 км/час). Основная масса их сразу после выхода из приплотинной зоны у правого берега шла со скоростью 0.9, у левого — 1.7 км/час. Затем по мере подъема особи, идущие вдоль русла Волги, ускоряли движение до 1.5 км/час, а у одной, проходившей около левого берега, скорость снизилась до 1.3 км/час.

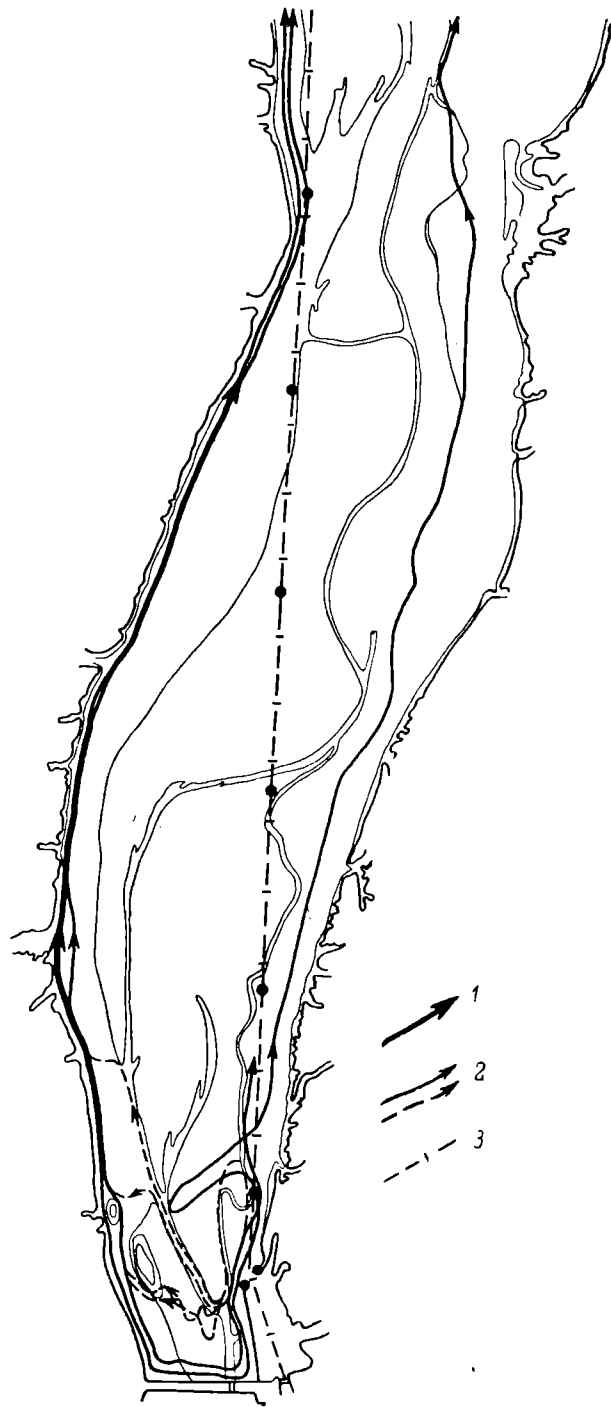


Рис. 63. Перемещение осетров в Волгоградском водохранилище.

1 — путь основной массы рыб; 2 — путь отдельных особей;  
3 — судовой ход, км.

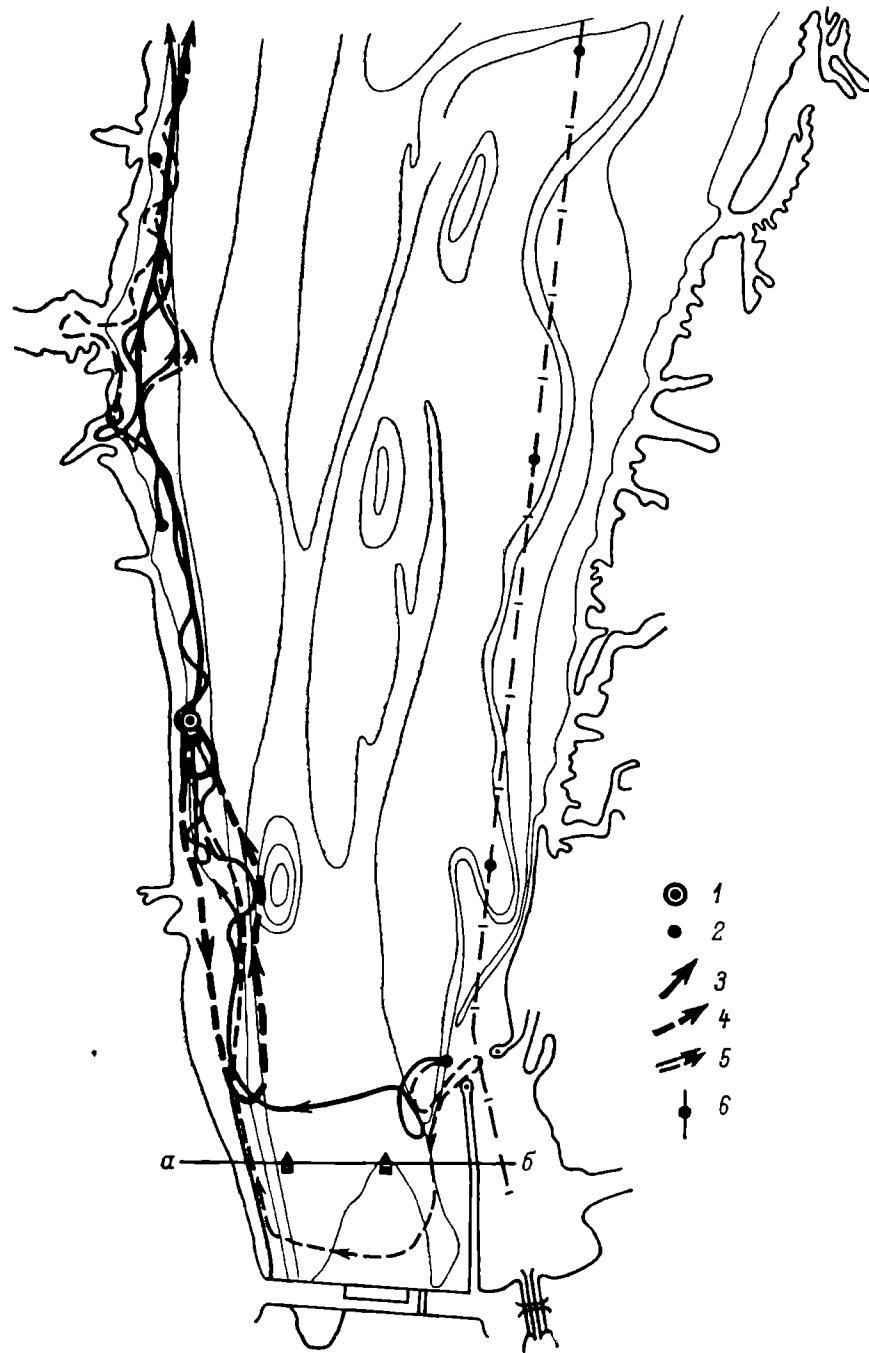


Рис. 64. Путь группы осетров, выпущенных из живорыбного судна.  
*a-b* — линия стоянки судов-спутников. 1, 2 — места основного и контрольного выпусков; 3, 4 — трасса ската и подъема массы рыб; 5 — путь контрольных рыб; 6 — судовой ход.

Несколько иная картина наблюдалась в июне. После выхода из рыбоподъемника, как уже отмечалось, рыба только через 8—15 час. начинала двигаться вверх. В ближайшем от рыбоподъемника районе происходила частая смена направлений движения, отмечались скаты рыб. 5 осетров, пройдя вдоль плотины ГЭС, вышли на I трассу и быстро продвигались вверх. 3 особи, которые пошли от рыбоподъемника строго на север, двигались по траектории, близкой к трассе III варианта. Эти рыбы примерно на траверзе выхода из аванпорта (около 3 км от плотины) свернули к правому берегу и вышли на I трассу. Таким образом, слияние этих трасс весной происходит почти вдвое ближе к плотине, чем летом. Это можно объяснить тем, что проточность воды весной и в начале лета выше. У особей, которые вверх прошли по руслу воложки, поведение очень сходно с наблюдавшимся в августе. Скорость движения рыб небольшая: на I трассе 1.2, на III 0.8—0.9 и над воложкой — 1.2—1.3 км/час. В августе был проведен еще один интересный эксперимент с выпуском группы из 30 меченых осетров в Волгоградском водохранилище за пределами нижнего (приплотинного) участка (рис. 64).

Длина тела и соотношение полов в партии одновременно выпущенных осетров оказались следующими:

		Длина тела, см							
		80 — 90	— 100	— 110	— 120	— 130	— 140	— 150	
Самки	. . . . .	—	—	3	2	2	1	1	
Самцы	. . . . .	1	8	8	3	1	—	—	

Характер движения рыб массового выпуска показан на рис. 65. Можно видеть, что через час основная масса осетров еще довольно компактно размещалась в районе места выпуска. Но уже в 22 час., т. е. через 3 часа после выпуска, группировка распадается на две. В последующие часы расстояние между ними увеличивается: часть рыб продвигается вверх, другие продолжают скатываться или стоят ниже места выпуска. Между 24 и 2 час. ночи часть скатившихся рыб активизируется, начинает подъем вверх и, видимо, сливается с особями, первыми начавшими движение и к этому времени уже находящимися в 6—8 км выше места выпуска. Основная масса скатившихся осетров начинает подъем позднее, в 6—8 час. утра. Первая группа особей в это время уже покидает пределы рассматриваемого участка, пройдя 10—12 км от места выпуска, и продолжает движение вверх. Последние осетры из второй группы преодолевают это расстояние только к 16 час.

При сравнении индивидуальных характеристик сигналов передатчиков выпущенных рыб оказалось возможным установить, что в группе осетров, сразу после выпуска прошедших вверх (примерная численность этой группы 15—18 особей), резко преобладали самцы, а среди скатившихся и вначале малоактивных рыб — самки. Одна особь, находившаяся на нижней границе зоны ската малоактивных рыб до 4 час. утра, вверх не прошла. В 6 ч. 20 м. сигнал метки этого осетра был обнаружен в нижнем бьефе.

После отстаивания подъем у всех рыб происходил вдоль правобережного склона русла. Скорость движения на отдельных отрезках пути довольно резко менялась. Для первой группы осетров изменение скорости (по расчетам на спрямленный путь) следующее:

		Часы суток					
		18 — 20	— 24	— 4	— 8	— 10	
Скорость рыбы, км/час	. . .	1.25	0.9	0.5	1.17	2.6	

Замедление движения происходило при прохождении рыбами залива со сложным рельефом дна и замедленным течением.

В контрольных опытах выпускались 1—2 рыбы в точках I—V. Траектории движения этих осетров показаны на рис. 64, 5. Можно видеть, что особи, выпущенные у левого берега в июле—августе 1966 г., так или иначе идут на скат, а затем переваливают к правому берегу и

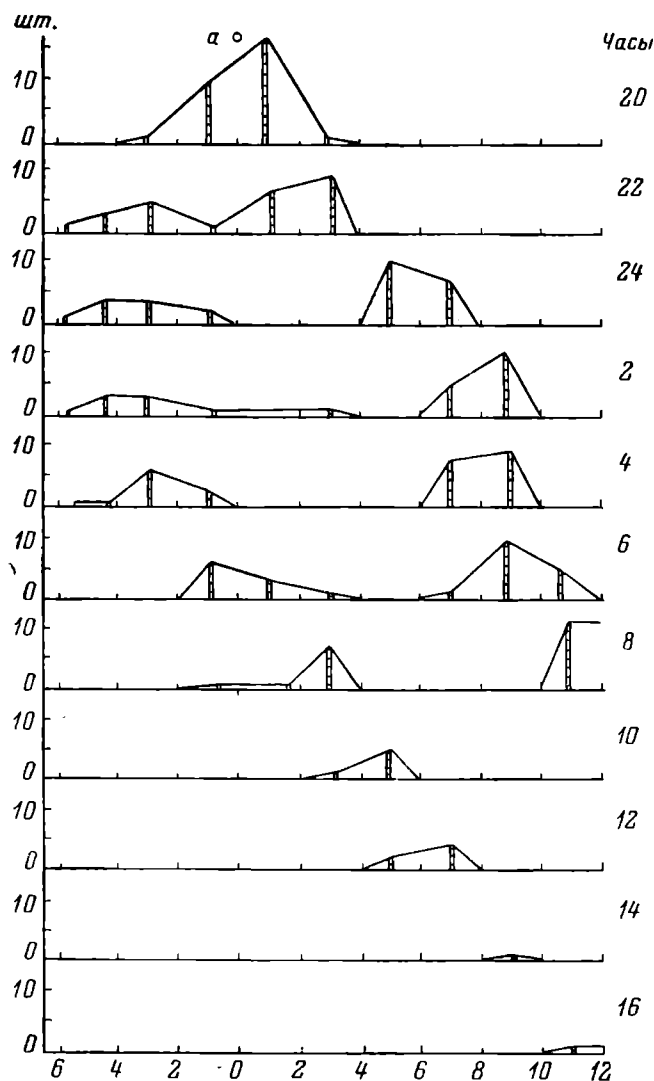


Рис. 65. Характер движения группы одновременно выпущенных рыб.

*a* — точка выпуска рыб. По оси ординат: слева — число рыб, шт., справа — время суток, часы; по оси абсцисс — расстояние от места выпуска, км.

поднимаются вверх по основной трассе. Характерным в поведении контрольной самки, выпущенной в вечерние часы 15 VIII 1966 в точке I, был длительный скат вдоль берега с заходом в залив и нижележащую балку, продолжавшийся около 8 час. В 6 час. утра осетр начал подъем вверх, шел со скоростью 5—10 м/мин. до 10 час., имел замедленное движение с 10 до 18 час., а затем резко увеличил скорость и сохранил ее

до 4 час. утра следующего дня, уверенно поднимаясь вдоль руслового склона и не заходя больше в заливы.

Вторая контрольная самка, выпущенная 2 VIII в 0 час., после кратковременного ската начала подниматься вверх со скоростью 10—15 м/мин., прошла простой по условиям ориентации участок, но, достигнув в 7 час. утра залива, резко замедлила движение и вновь увеличила скорость только после того, как миновала его. Наконец, самец, выпущенный 17 VIII в 17 час., сразу начав активный подъем вверх, также замедлял движение в районе залива и вновь увеличивал скорость, пройдя его. Из числа контрольных рыб ни один осетр в нижний бьеф не скатился, в целом скат рыб при выпуске их в водохранилище на 5—7 км выше приплотинной зоны и в районе аванпорта составил 2% (1 особь из 50).

Трассы и скорость движения осетра в районе Саратовской ГЭС. На 14-километровом отрезке Волги в районе Балакова (рис. 66) изучалось поведение осетров до перекрытия реки и после сооружения плотины Саратовской ГЭС. Река в районе наблюдений образует два рукава — Балаковский и Девушкину воложку, с юга и севера огибающих Девушкин остров. Оба рукава имеют глубину 6—14 м, примерно одинаковую ширину русловой части и несложный рельеф дна. Скорость потоков воды на глубине 5 м 0.4—0.8 м/сек. Через верхнюю часть острова и над обоими рукавами проходила высоковольтная линия электропередачи. Створ строившейся в то время плотины располагался выше острова.

В точках I—III (рис. 66, А) 1—2 сентября 1966 г. было выпущено 10 осетров — 6 самок и 4 самца, отловленных в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС и перевезенных в район наблюдений на борту живорыбного судна. После выпуска все рыбы некоторое время шли на скат, видимо, находясь в шоковом состоянии, а затем, за исключением одной, начали активно продвигаться вверх. Из 9 осетров, выпущенных в точках II и III, 3 поднялись по воложке и 5 по Балаковскому рукаву. 7 из них продвигались вдоль правого берега, а одна рыба вначале шла по левобережному склону русла, а затем у высоковольтной линии, пройдя параллельно ей, также завернула на правобережную трассу. На месте слияния потоков (выше острова) рыбы продвигались в узкой полосе вдоль правого берега над изобатами 6—10 м.

Индивидуальная скорость движения рыб на отдельных участках пути варьировала в пределах 0.3—4.0 км/сек., а в среднем для 9 прошедших вверх особей составила 0.9 км/час. В течение суток скорость движения менялась следующим образом:

	Часы суток													
	0	— 2	— 4	— 6	— 8	— 10	— 12	— 14	— 16	— 18	— 20	— 22	— 24	
Скорость рыбы, км/час	0.6	0.6	0.8	1.6	1.6	0.7	0.8	1.6	2.0	1.7	0.8	0.6		

Наиболее активной рыба была в утренние и вечерние часы.

После зарегулирования стока в 1968 г. скорость течения на участке наблюдений увеличилась до 1.0—1.4 у поверхности и 0.7—1.2 м/сек. у дна. Начались суточные колебания уровня и глубины, связанные с работой ГЭС. Больше изменился гидрологический режим левого рукава Волги, куда сейчас направляется основной поток воды. В правобережной части нижнего бьефа образовалась обширная зона циркуляционных течений (рис. 66, В).

С 22 августа по 4 сентября 1969 г. на данном участке был прослежен путь 7 осетров. Из них 5 после сложного движения в месте слияния потоков на ухвостье острова поднялись к плотине по воложке и только 2 — по Балаковскому рукаву навстречу основному потоку воды (рис. 66, В).

Средняя относительная скорость движения осетров в связи с возросшей скоростью течения уменьшилась по сравнению с 1966 г. почти вдвое и вместо 15 составила 9.1 м/мин.

Основной подход рыбы к створу плотины наблюдался в пограничной зоне главного потока, почти точно в направлении к входу в рыбоподъ-

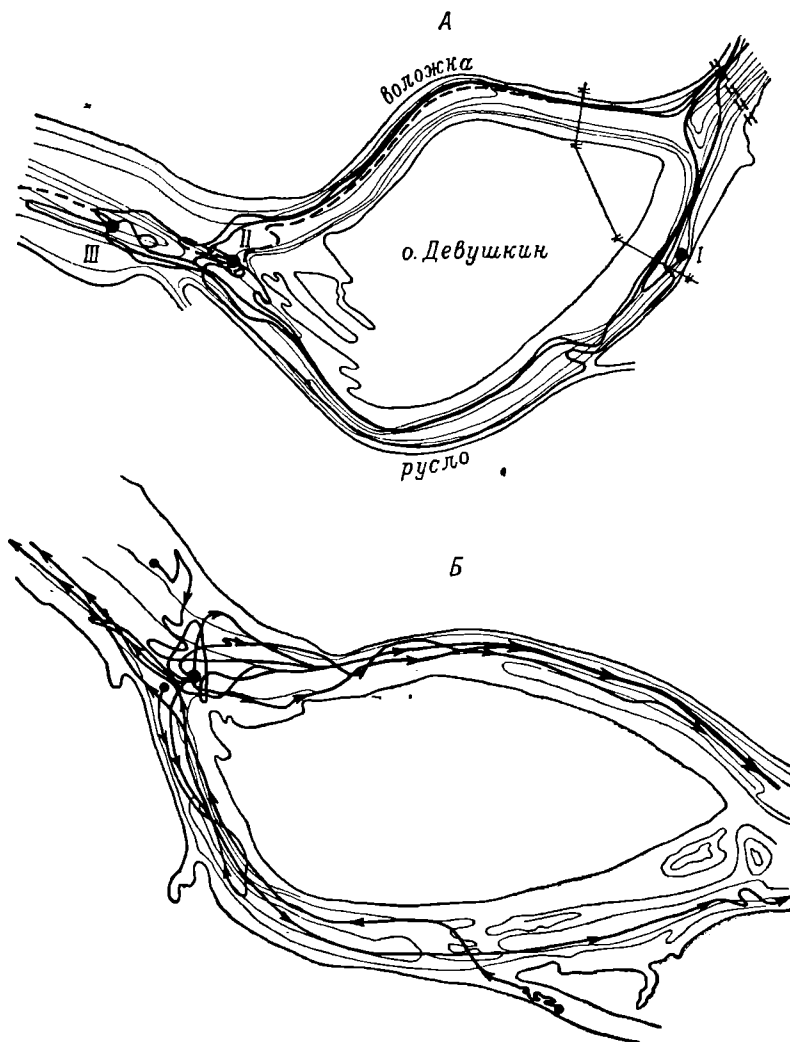


Рис. 66. Перемещения осетров в районе Саратовской ГЭС.

А — путь рыб в реке до зарегулирования; Б — после зарегулирования; В — течения и путь рыб в нижнем бьефе; Г — путь рыб в верхнем бьефе. I—III — точки выпуска рыб в реку.

емник (рис. 66, В). Все меченые осетры подошли к рыбоподъемнику на расстояние 10—15 м и стремились попасть в него, но этому в период наблюдений мешали сбои в ритмах шлюзования, посторонние строительные шумы, а в дневные часы еще и резкое затемнение входных лотков. На вторые сутки пребывания меченых рыб у входа в рыбоподъемник количество попыток пройти вверх у них заметно снизилось, а на 3—4-й день все осетры отошли вниз и распределились в зонах циркуляционных течений над углублениями дна. Подобный тип поведения характерен в аналогичных ситуациях и для других осетровых. Так, например,

кубанская севрюга, по наблюдениям 1969 г., образует скопления в нижнем бьефе Федоровского гидроузла тоже только в зонах циркуляционных или возвратно-поступательных движений воды и избегает резко проточных участков.

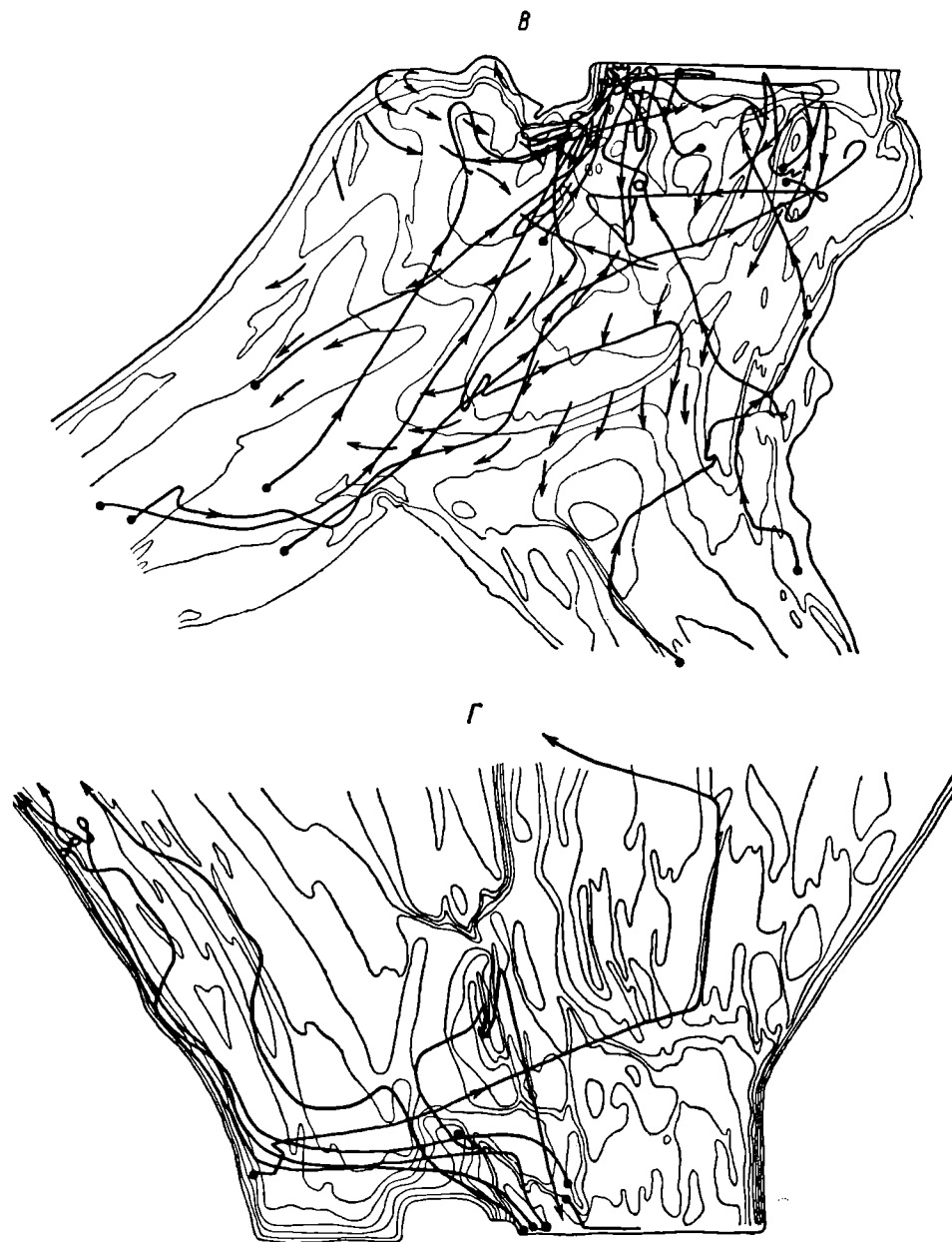


Рис. 66 (продолжение).

Условия выхода осетров из рыбоподъемника Саратовской ГЭС в верхний бьеф при левобережном расположении турбин значительно благоприятнее (рис. 66, Г), чем на Волгоградском гидроузле, а трассы движения рыб очень сходны, и, видимо, этим определяется успешный проход в водохранилище 8 меченых осетров из 9 выпущенных у рыбоподъемника.



Трассы и скорость движения осетра в судоходном канале и камерах шлюза. Выпуск меченых осетров в судоходном канале нижнего бьефа Волгоградского шлюза производился 1 и 15 августа 1966 г. в первый срок при стоявшей, а во второй — при работающей межшлюзовой ГЭС. Прослежен путь 10 осетров (5 самок и 5 самцов), из которых 9 были выпущены в судоходном канале в 200 м от низовых ворот, а один — непосредственно в нижней камере левой нитки шлюзов. Путь этой рыбы показан на рис. 67. Сразу после выпуска, совпавшего с началом наполнения камеры, осетр начал совершать беспорядочные броски в стороны и неоднократно выпрыгивал из воды. После окончания наполнения камеры рыба затаилась, а затем начала продвигаться в сторону верхнего бьефа. Дойдя до вертикальной стенки, раз-

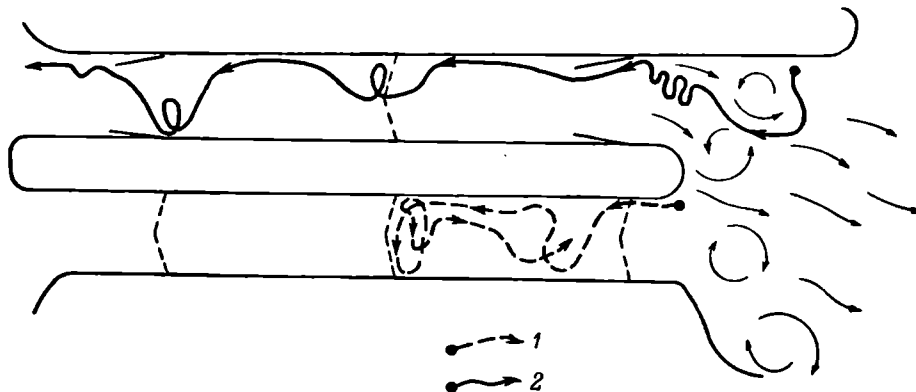


Рис. 67. Поведение осетров в судоходном шлюзе.

1 — путь рыб в камере шлюза летом; 2 — весной.

деляющей верхнюю и нижнюю камеры, осетр длительное время перемещался вдоль нее, так и не сумев перейти в верхнюю камеру. За время опыта были неоднократно повторены все циклы шлюзования, и ни один из режимов не стимулировал проходы рыбы, которая, напротив, вскоре стала совершать перемещения вдоль разделительной стенки менее активно, а в ранние утренние часы во время очередного осушения камеры пошла на скат и исчезла в районе донных водоспусков шлюза. В судоходном канале нижнего бьефа сигнал метки этого осетра, несмотря на тщательное обследование, обнаружен не был. По всей вероятности, рыба не вышла из камеры шлюза через ворота, а скатилась еще до открытия их по одной из осушительных магистралей, имеющих выход не в судоходный канал, а в водоем, оставшийся слева от шлюзов на месте р. Ахтубы.

Все 9 осетров, выпущенных перед входом в шлюзовые камеры со стороны нижнего бьефа, вверх не поднялись, начали скатываться по судоходному каналу и вышли из него. 5 рыб после выхода в воложку начали подниматься против течения и 2 из них утром достигли района водосливной плотины ГЭС, а 4 особи, наблюдения за которыми были вскоре прекращены, продолжали скатываться, следуя по судовому ходу в сторону Волгограда. Трассы осетров в судоходном канале сравнительно просты (рис. 51). Почти все рыбы перемещались в полосе наибольших глубин, следуя вдоль нижней кромки бетонной облицовки правого берега. Характерным в поведении рыб сразу после выпуска было длительное затаивание и отсутствие попыток, хотя бы безуспешных, войти в шлюзы. Скорость ската осетров по каналу варьировала в пределах 0.3—1.4 км/час и в среднем оказалась равной 0.68 при остановленной межшлюзовой ГЭС и 0.75 км/час во время работы турбины.

Сопоставляя полученные данные со скоростью течения воды в канале (0.05—0.2 м/сек.), можно заключить, что все осетры большую часть времени пассивно сплывали по течению. После выхода из канала и попадания в поток воды, идущей по воложке, активность рыб сразу же возросла у скатывающихся особей до 1.8—9.6, у начавших подъем к плотине — до 1.6—3.6 км/час. Это показывает, что данная партия осетров не отличалась пониженной жизнеспособностью и причины малой активности особей при движении их в судоходном канале нужно искать в другом. Наиболее существенное отличие этого района работ — необычайно интенсивное движение судов, создающих при сравнительно небольшой глубине (4.5—5.0 м) и ширине (250 м) канала сложный фон акустических и оптических помех, видимо, оказывающих сильное воздействие на рыбу.

18—20 июня 1968 г. в судоходном канале были прослежены еще 8 рыб. Межшлюзовая ГЭС в это время еще не работала. Все осетры были выпущены в 200—500 м от низовых ворот. Глубина в судоходном канале во время весенних работ 1968 г. при более высоком уровне в нижнем бьефе оказалась на 2 м больше, чем в предыдущее обследование (1966 г.). Этим и, видимо, иным, чем осенью, физиологическим состоянием осетров определялись особенности поведения части рыб. Из осетров, выпущенных в 400 м ниже камер левой нитки шлюзов, самцы (4 экз.) сразу начали скатываться вниз со средней скоростью 0.3—0.5 км/час, а затем, после выхода из канала в основное русло, повернули вверх к плотине и резко повысили скорость движения. Поведение их в целом ничем не отличалось от поведения в предыдущих наблюдениях.

Крупные икравые самки (4 экз.), видимо, недавно подошедшие в зону ГЭС из дельты Волги, после выпуска у шлюза длительное время перемещались вдоль ворот шлюзов, а затем перед рассветом проникли в камеры левой нитки. Через 2 часа 1 меченый осетр был обнаружен в аванпорте верхнего бьефа. (В 1966 г. летом и осенью ни одна из рыб в верхние камеры шлюзов не попала). Путь этой самки в нижнем бьефе показан на рис. 67.

#### *Двигательная активность осетра и ее факторы*

**Суточная ритмика двигательной активности.** На рис. 68 представлена серия кривых, иллюстрирующих изменения среднечасовых скоростей движения осетров (без поправки на скорость течения) на различных участках реки и водохранилища в течение суток. Можно видеть, что эти скорости очень сильно варьируют, а их суточный ход специфичен для каждого района наблюдений.

Кривая I отражает суточные вариации среднечасовой скорости движения 2 осетров, выпущенных в 82—92 км ниже плотины Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС 27 и 28 августа 1965 г. Осетры, как уже отмечалось, прошли очень сходными трассами один и тот же участок реки, а затем прекратили подъем и по этой причине были предположительно отнесены нами к местной группировке рыб, уже пришедших в район зимовки и закончивших предзимовальную миграцию. Обе особи проявили резко повышенную двигательную активность в ночные и ранние утренние часы, совпадающую по времени с подходом в район наблюдений сбросной волны от утреннего максимума работы ГЭС в предыдущие сутки. Затем они, правда незначительно, увеличивали скорость в 7—8 и в 16—17 час. вне связи с изменениями объема стока воды.

Кривая II показывает изменения средней скорости 9 осетров, перемещавшихся 1—3 сентября 1966 г. в районе г. Балакова на сравнительно простом по рельефу и стабильном по гидрологическим условиям участке реки. В движении рыб четко проявляются два пика активности — в 7—9 и 16—19 час. Резко выраженный утренний пик активности в 2—5 час.

(кривая *III*), совпадающий по времени с уменьшением стока после дневного максимума сброса воды турбинами, и вечерний пик в 17—19 час.,

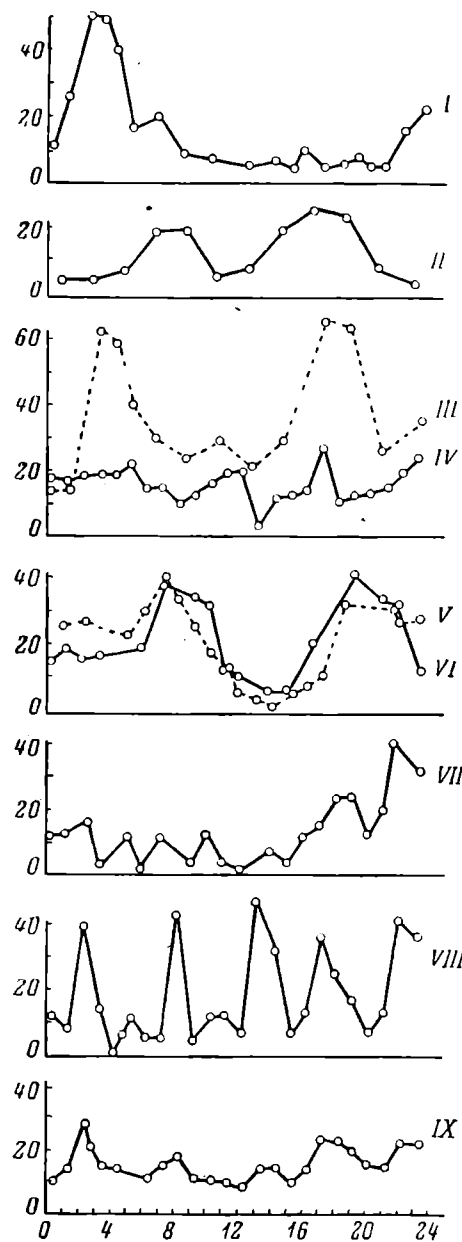


Рис. 68. Суточная ритмика двигательной активности осетров.

I—IX — скорость рыбы, м/мин. По оси абсцисс — часы суток.

во время вечернего увеличения объема стока, наблюдались у 16 осетров при прохождении прямого участка русла Волги между островами Денежный и Зеленый. Однако, если сравнить (кривая *IV*) скорость на всем пути этих рыб, включающем и сложные по ориентации участки, характерная для простых участков ритмика сглаживается, средние скорости варьируют в меньших пределах и в целом оказываются ниже. Такая же картина наблюдается в приплотинном участке верхнего бьефа. У осетров, избравших правобережную русловую трассу, и у рыб, проходящих вдоль дамбы аванпорта, четко проявляются утренний и вечерний пики активности (кривые *V* и *VI*), совпадающие с соответствующими максимумами стока при интенсивной работе турбин, и резкое падение скорости движения в дневные часы спада или стабилизации нагрузок на агрегаты ГЭС.

Совершенно иную конфигурацию имеет кривая *VII* средних скоростей движения всех осетров (61 экз.), выпущенных из рыбоподъемника и прошедших вверх различными по условиям ориентации трассами, указанными на рис. 62. Характерны для этого района в целом пониженная активность осетров в дневные часы и увеличение скорости движения вечером, особенно в периоды подъема и спада вечерних нагрузок ГЭС.

Очень отличается от всех проведенных кривая *VIII* (рис. 68), отражающая изменения двигательной активности 3 осетров, прошедших нижний плес Волгоградского водохранилища вдоль левого берега над слабопроточными участками с одинаковой глубиной, где суточные изменения скоростей течения не столь регулярны, невелики по величине и в меньшей степени синхронизируются с изменениями объема стока воды

через турбины ГЭС. В течение суток у этих рыб зарегистрированы 5 пиков и следующих за ними спадов активности, видимо, необходимых только для отдыха и меньше связанных с ориентацией.

Интересно отметить, что здесь же в водохранилище у группы рыб, прошедших плес вдоль правого коренного берега над русловым склоном

Волги, ритмика суточной активности оставалась близкой к изображенной на кривых I и VI (рис. 68). Объясняется это прохождением основного сбросного потока по руслу и сохранением в нем, даже на значительном расстоянии от турбин, заметных колебаний скорости течения, связанных с суточными изменениями объема стока воды в нижний бьеф.

Общими для рыб всех районов оказываются средние по величине или высокие скорости движения в утренние (7—9 час.) и вечерние (17—19) часы, что отражает и суммарная кривая IX на рис. 68, представляющая изменения средних скоростей осетров, прослеженных в верхнем и нижнем бьефах в июле—августе 1966 г. и в июне 1968 г.

Анализ индивидуальных и групповых изменений скорости движения осетров в разное время суток на различных по условиям участках реки и водохранилища позволяет систематизировать основные факторы ритмики двигательной активности этих рыб. На простых по условиям ориентации участках трассы мигрирующие осетры имеют типичную для большинства рыб умеренных широт суточную ритмику двигательной активности с характерными для нее двумя максимумами в утренние и вечерние часы. Эта ритмика отражает, таким образом, закономерно повторяющиеся суточные вариации комплекса физических элементов. На участке трассы с резко изменчивыми, нестандартно повторяющимися или ранее не встречавшимися сочетаниями элементов среды, используемых рыбой в навигационных целях, типичная для вида суточная ритмика двигательной активности претерпевает существенные изменения. К первопричинам этих изменений, связанных у рыбы с потерей ориентации, испугом или физической невозможностью продолжать движение, на основании проведенных наблюдений следует прежде всего отнести изменения направления и скорости течения, рельефа дна, изменения характеристик или перемещение источника шума, искусственно наведенные электромагнитные поля и вариации подводной освещенности.

В июле—августе оптимальной для движения поднимающегося вверх осетра с крейсерской скоростью порядка 30—40 м/мин. (1.8—2.4 км/час) во всех наблюдавшихся случаях оказалась скорость течения, не превышающая 0.4—0.6 м/сек. Весной в связи с увеличением проточности проходимых осетрами участков скорость течения возросла до 0.7—0.8 м/сек. В реке рыба активно отыскивает оптимальные по условиям участки с помощью поступательного галсовидного поиска под углом 45—60° к фронту потока воды. Когда этот поиск прекращается, рыба начинает сплывать под тем же углом к потоку, если скорость его составляет 1.7—2.0 м/сек.

При движении строго против течения вдоль четко выраженного руслового склона прямого участка русла постепенное ускорение или замедление потока, связанное с соответствующими изменениями объема стока воды через турбины, вызывает синхронное изменение крейсерской скорости рыбы на 10—20%, что неоднократно было зарегистрировано как в светлое, так и в темное время суток. Постепенное замедление потока сначала вызывает уменьшение скорости движения рыбы, а затем, если скорость течения снижается до 0.15—0.25 см/сек., осетр переходит на галсовидный поиск.

Резкое изменение направления потока воды, и особенно возникновение на пути следования различного типа циркуляционных течений, для осетра всегда связано с потерей ориентации и замедлением движения. При прохождении таких зон возникают основные изменения скорости движения, ведущие к искажениям типичного ритма двигательной активности. Осетры, потерявшие ориентацию, начинают двигаться по кругу против циркуляционного течения, затем сплывают по нему и останавливаются. Начав затем движение, осетры, как правило, строго придерживаются изобат, а выйдя из зоны циркуляции, заметно увеличивают ско-

рость. Часто после остановки рыба делает поисковые броски в разные стороны и лишь после этого начинает движение вверх.

Только в зонах циркуляции можно было наблюдать выпрыгивание рыб из воды. На меченых осетрах в момент прыжка были хорошо заметны передатчики, корпуса которых изготавливались из ярко окрашенного полистирола. За время наблюдений зарегистрировано 8 подобных случаев — 6 в реке и 2 в водохранилище. Рыбы выпрыгивали только вблизи крутых обрывистых или залесенных берегов водоема и в районе плотины ГЭС. Документация поведения этих рыб показала, что прыжок совершается после неоднократно повторенных поисковых перемещений в стороны ската и остановок. Скорость движения после прыжка резко возрастает, траектория пути рыб приближается к прямой, параллельной берегу, а в приплотинной зоне — параллельной плотине.

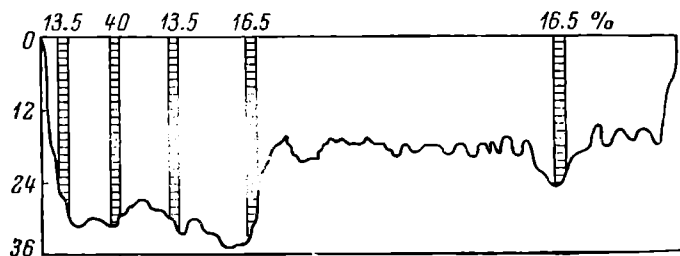


Рис. 69. Рельеф дна и места прохождения осетров в водохранилище.

В процентах дано количество осетров, прошедших в данной вертикали.

Определение влияния рельефа дна на двигательную активность рыб представляет значительную трудность, так как этот фактор тесно связан с изменениями направления и скорости потоков воды и большей частью является их причиной. Вместе с тем не вызывает сомнений тот факт, что для осетра как донной рыбы корректировка движения по рельефу дна часто оказывается не только вспомогательным, но и основным элементом ориентации. Ряд данных, указывающих на это, уже был приведен в предыдущих разделах работы. Наиболее четко движение вдоль изобат, повторяющее все их отклонения от прямой, проявляется у осетров при прохождении слабoproточных участков водохранилища с однородной на данном горизонте скоростью течения. Скорость движения у этих рыб всегда невелика и на сравнительно простых по рельефу участках даже в период активности не превышает 30—55 м/мин. Возможны длительные остановки и значительные отклонения от генерального направления, особенно частые при резком повороте изобат в заливах и у подводных возвышенностей. После выхода на участок с ровным рельефом дна осетры уже на первых километрах пути могут резко увеличивать скорость движения до 100—200 м/мин.

Как в реке (рис. 53), так и в водохранилище (рис. 69) основная масса осетров прошла над склонами русла и возвышенностей, минуя ровные по рельефу участки ложа и подводных плато и не выходя на прибрежные мелководья. Скорости движения рыб, идущих над разными глубинами, при прочих равных условиях не различались.

Судить о механизме ориентации осетра, плывущего вдоль изобаты, пока трудно. Очевидно, он обладает способностью длительного сохранения заданной глубины следования. В процессе прослеживания оказалось возможным неоднократно наблюдать изменения поведения осетров при встречах с идущими судами и определить характерные реакции затаива-

ния, быстрого ухода в сторону и броска на глубину. Как показали наблюдения в условиях интенсивного судоходства, все эти реакции проявляются только в момент приближения идущего судна на несколько десятков метров к рыбе или прохода над ней. Реакции возникали преимущественно при встрече с глубоко сидящими судами, имеющими несколько двигателей, а также с колесными пароходами. Затаивание наблюдалось в судоходном канале, имеющем малую глубину (4—5 м), при движении в районе нахождения рыбы нескольких судов и в реке на участках с глубиной 8—10 м в тех случаях, когда судно нагоняло рыбу и проходило над ней.

Уход в сторону — характерная реакция на приближение встречного судна, идущего вниз, проявлялся вне зависимости от глубины места, на котором в данный момент находилась рыба. Броски на глубину под проходящее судно были зарегистрированы только в ночное время и в своеобразной ситуации, когда рыба преодолевала русловой перекат, поднимаясь вдоль пологого берегового склона. Скорость рыбы во время кратковременных 1—2-минутных бросков достигала 172, а при уходе от встречного судна не превышала 30—35 м/мин. Продолжительность затаивания или резко замедленного движения в шлюзовом канале составляла 2—3 часа, в реке — не больше 5—10 мин. Весной реакция рыб на проходящие рядом суда более замедленна.

На простых по условиям ориентации участках трассы рыба легко восстанавливала прежнюю скорость и направление движения, прерванные помехой; в зонах со сложным рельефом дна и течением помеха часто приводила к повторению поискового цикла и длительной задержке, способствуя также искажению ритма суточной двигательной активности.

Сравнение скорости движения осетров в водохранилище в ясные и пасмурные дни (рис. 70) дает основание говорить о влиянии вариаций подводной освещенности на двигательную активность рыб в светлое время суток. Обращают на себя внимание не только меньшие величины скорости движения рыб в пасмурные дни, но также отсутствие в эти дни утреннего максимума двигательной активности.

Отсутствие резких градиентов температуры, электропроводности, рН и содержания растворенного кислорода на пути следования большинства рыб и явная недостаточность, как сейчас стало ясно, соответствующих измерений исключают возможность выявления достоверных связей между изменениями этих элементов среды и поведением осетров. В тех же немногих случаях, когда заметные колебания указанных характеристик воды имели место (речной участок, верхний бьеф), им сопутствовали изменения рельефа дна и течения, играющие основную роль при ориентации рыбы. В летний период для озимого осетра наиболее вероятна связь поведенческих реакций с изменениями температуры воды, которая во время подъема рыбы может служить дополнительным ориентиром при выборе места отдыха.

Двигательная активность при скате. Для рыб, скатывающихся вниз по течению, характерно чередование периодов активного движения и пассивного сноса в потоке. У отдельных рыб среднечасовая скорость во время бросков достигала 135 м/мин. и в 2—3 раза превышала скорость течения. В среднем же для скатившихся рыб она не превосходила 40 м/мин. Наибольшее число бросков наблюдалось в ночные часы, а минимум активности — в дневные. Наибольшая из

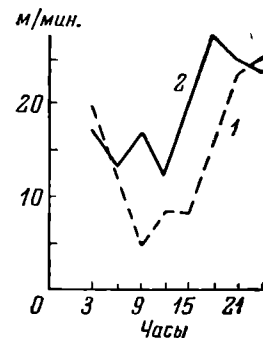


Рис. 70. Скорость движения осетров.

1 — в ясные дни; 2 — в пасмурные дни.

наблюдавшихся среднесуточная скорость ската составила 49 м/мин. (около 3 км/час), а в среднем для всех рыб, проявивших подобное поведение, оказалась равной 15.4 м/мин. (0.9 км/час), т. е. была значительно более низкой, чем скорость течения в районе наблюдений. Объясняется это тем, что скат для подопытных рыб являлся следствием временного шокового состояния, его нельзя считать характерным поведенческим актом для этого периода миграции осетров. Скорость движения отнерестившихся покатных производителей должна быть значительно выше, что подтвердилось последующими наблюдениями. Так, в октябре 1967 г. в районе Мужичьей тони (50 км выше Астрахани) прослеживалось движение рыб перед выходом в море, а в июне 1968 г. в районе Волгограда наблюдался скат отнерестившихся производителей. На участке протяженностью 10—15 км были прослежены 5 рыб. Скаты происходили с неравномерной скоростью: 30—60 мин. рыба активно шла вниз примерно в 2.0—2.5 раза быстрее течения, а затем останавливалась или сплывала со скоростью течения. Этот период длился от 20—30 мин. до 3—7 час. (рис. 71). Среднечасовая скорость ската оказалась равной 50—60 м/мин. Днем она была в 1.5 раза ниже, чем ночью. Отмечались случаи, когда покатный осетр для отдыха выходил на мелководья, где совершал незначительные перемещения. Среднесуточная скорость ската с учетом скорости встречного течения была достаточно высока — более 40 км за сутки.

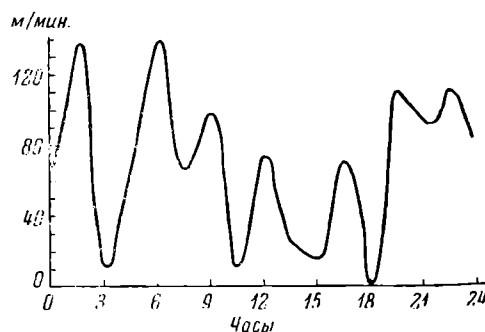


Рис. 71. Двигательная активность покатных осетров.

При выходе в море были прослежены 6 рыб, но только за тремя из них наблюдения велись непрерывно. Скорость ската в этом районе небольшая — 10—12 м/мин. В некоторых местах осетр задерживался на сутки и более. Ночью скорость ската выше, чем днем.

Сезонные изменения ритмики двигательной активности. Сравнивая среднесуточные скорости осетров, прослеженных в районе Волгоградского гидроузла в различные дни июля—августа 1966 г., можно убедиться, что этот показатель подвержен сезонным изменениям (рис. 72). Кривая 1 имеет сложную конфигурацию в результате нерегулярного чередования величин двигательной активности рыб в разных сериях наблюдений. Заметны, однако, 3 ясно выраженных пика — 18—19, 29—30 июля, 22—23 августа (скорость рыб 19—26 м/мин.) и общая тенденция к уменьшению активности в июне и некоторому увеличению ее во второй половине августа. Обращает на себя внимание хорошая корреляция между сезонными изменениями скорости движения рыб и количеством осетров, пропущенных через рыбоподъемник (кривая 2). Почти во всех случаях рыбы, взятые для наблюдений в то время, когда заход осетров в камеру рыбоподъемника был больше, чем в предыдущие или последующие дни, обнаруживали повышенную скорость движения. При этом не имело значения, были осетры помечены в рыбоподъемнике и затем перемещались в водохранилище или рыбу отлавливали аханами в нижнем бьефе и здесь же выпускали после мечения. Двигательная активность осетров в нижнем бьефе, как уже отмечалось, резко снижается после ряда безуспешных попыток найти проход в верхний бьеф. Было замечено также, что большая вероятность попадания в рыбоподъемник

должна быть у рыб, которые подходят к ГЭС в периоды минимальных нагрузок на турбины и, не задерживаясь на периферии приплотинной зоны, сразу поднимаются в район рыбоподъемника.

Таким образом, возвращаясь к корреляции между скоростью движения и величиной пропуска осетров через рыбоподъемник, следует отметить, что она не случайна, одной из основных причин резкого увеличения двигательной активности рыб в определенные дни является подход к плотине в эти дни новых их партий. В свою очередь низкая активность и малые величины пропуска рыб в верхний бьеф должны быть более часты в те дни, когда массовый подход рыбы снизу отсутствует или подбедшие рыбы не сразу находят путь в левобережный сектор приплотинной зоны вследствие ухудшения условий ориентации.

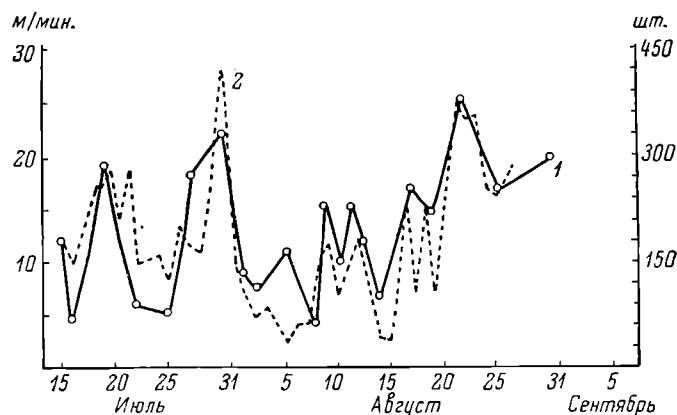


Рис. 72. Скорость и сроки подхода осетров к плотине.  
1 — скорость осетров; 2 — пропуск осетров рыбоподъемником.

При рассмотрении возможных связей между двигательной активностью рыб и факторами среды, влияющими на условия ориентации рыб, кроме уже показанного выше влияния вариаций объема стока, направления и скорости течения, следует обратить внимание на сезонные изменения атмосферного давления, облачности, температуры воды и на общий ход погоды. Наиболее высокая активность наблюдалась у рыб в безоблачные дни в периоды резкого подъема или падения атмосферного давления, связанного 27—31 июля с образованием, а 20—25 августа — с разрушением антициклональной воздушной массы. Минимальная активность отмечена у рыб в период стабилизации антициклона и при повышенной температуре воды (6—7 и 15—17 августа).

Влияние погоды на условия ориентации и в целом на физиологическую активность рыб, одним из регистрируемых проявлений которой является скорость перемещения, наиболее вероятно во время миграции осетров в относительно стабильных гидрофизических условиях, тогда как в приплотинной зоне гидросооружений оно почти полностью перекрывается воздействием нестандартных изменений гидрологического режима, связанных с суточными и сезонными изменениями в работе гидроагрегатов. Попытаемся детализировать представление об этом воздействии с учетом уже изложенных материалов и на основе анализа вариации пропуска рыбы рыбоподъемником.

Рыбоподъемник Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС расположен примерно посредине бетонной части плотины, между 1-й и 2-й секциями водослива. С одной стороны от него находится водосливная плотина, работающая только весной, в период пропуска избыточных паводковых



вод, с другой — за небольшой разделительной стенкой расположены агрегаты ГЭС. Рыбоподъемник состоит (Нусенбаум и Лапицкая, 1961) из 4 сдублированных элементов: входного лотка нижнего бьефа, шахты шлюза, выходного лотка верхнего бьефа и блока гидротурбинного агрегата (рис. 73). Поток воды, прошедший через турбину, направляется во входной лоток и привлекает рыбу. Расход воды при напоре 24 м 36—40 м<sup>3</sup>/сек., скорость течения во входном лотке — 0.7—0.8 м/сек. В нем установлены

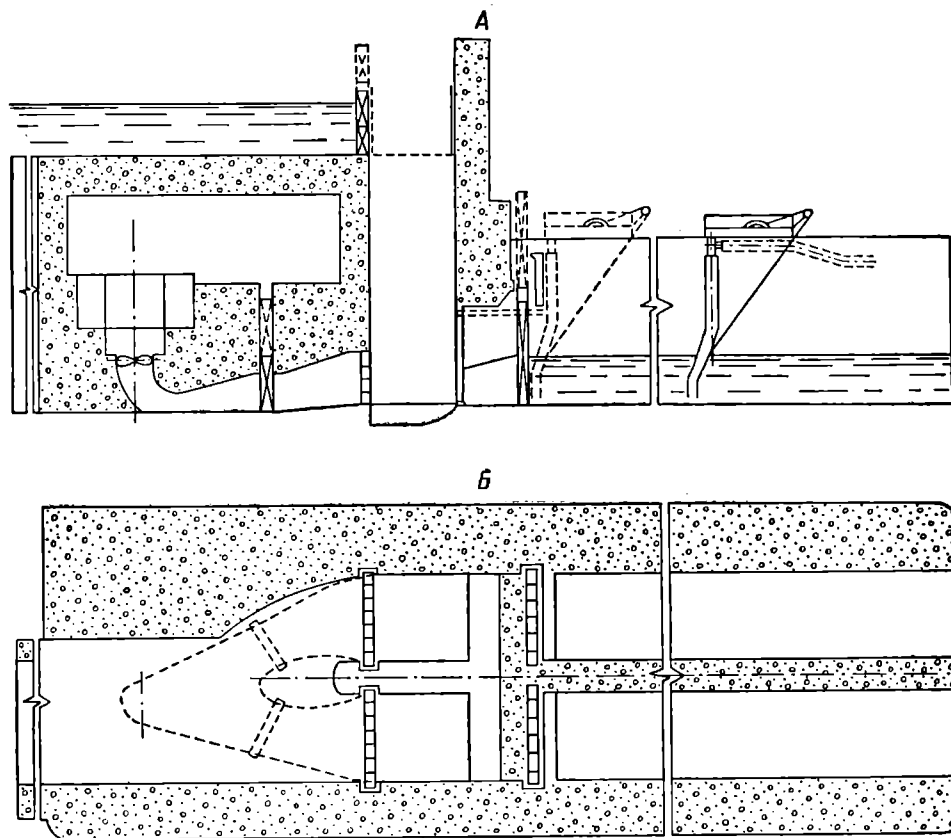


Рис. 73. Схема рыбоподъемника. (По: Нусенбаум и Лапицкая, 1961).

А — продольный разрез, Б — план

побудительные решетки, способствующие заходу привлеченной сюда рыбы в шахту рыбоподъемника. После заполнения шахты до уровня верхнего бьефа рыба под воздействием горизонтальной подъемной и вертикальной побудительной решеток переходит в верхний лоток. В выходном лотке имеются 3 окна, через которые рыба попадает в водохранилище.

Рыбопропускное сооружение работает с мая по октябрь в постоянном режиме. Шлюзования проводятся каждые 2 часа попеременно правым и левым подъемниками. В то время как в одном из подъемников идет шлюзование, в другой направляется весь поток воды из турбины для привлечения следующей партии рыбы. В рыбоподъемник заходят несколько видов рыб, но по численности преобладают осетр, сом, жерех и сельдь. В 1966 г. впервые наблюдался довольно регулярный пропуск в верхний бьеф 2-летних особей белого амура. Сезонные вариации величин пропуска разных видов рыб рыбоподъемником не совпадают (рис. 74), что

объясняется различным воздействием на них факторов среды, различиями в экологии видов и ритмах подхода их особей в нижний бьеф. Различное поведение этих рыб и в течение суток. Данные о заходе осетров в камеру рыбоподъемника указывают на большую изменчивость его в дни как различного, так и однотипного режима работы ГЭС. Различен заход и в разные часы суток, хотя по средним величинам за весь период наблюдений можно отметить некоторое увеличение пропуска в ранние утренние часы, его снижение в 5—9 час. и постепенное нарастание во второй половине дня с максимумом в июле в 19—21 час. и в августе — в 17—19 час. (рис. 75, А, В).

Такая же в среднем ритмика пропуска, только с максимумом в более поздние вечерние часы, наблюдается у сома, также ведущего придонный образ жизни, и, видимо, у осетра, реагирующего на изменения ряда факторов. В отличие от этих видов жерех как типичный реофил, способный перемещаться и ориентироваться в толще воды при высокой скорости потока, в массе заходит в рыбоподъемник преимущественно в первой половине дня (рис. 75, В). Примерно в

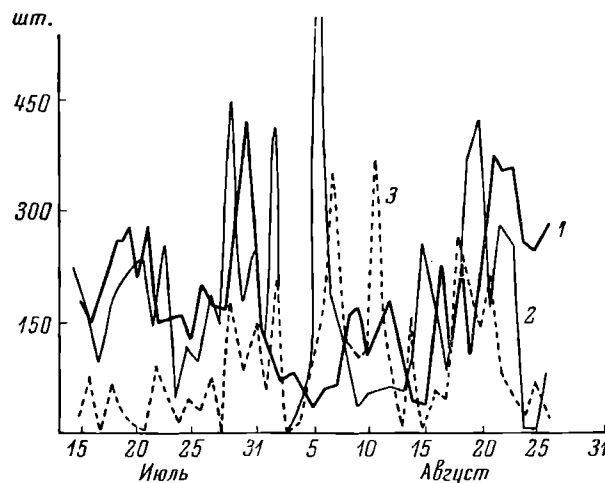


Рис. 74. Пропуск рыб рыбоподъемником.

1 — осетр; 2 — сом; 3 — жерех.

это время (с 5 до 15 час.) наблюдался и основной пропуск белого амура.

Заход осетра в правый и левый подъемники происходит неравномерно. В период сброса паводковых вод (май) заход осетров в правый подъемник в 2—5 раз больше, чем в левый. При нормальном стоке воды, когда водосливная плотина закрыта, различие захода рыб в подъемники не так заметно. Во время же сброса паводковых вод через водослив с левой стороны от рыбоподъемника образуется сильное течение, зону которого, как показано выше, осетры избегают. Привлеченные струей воды из крайних турбин, осетры поднимаются вверх к плотине с правой стороны и здесь находят струю из рыбоподъемника. Интересно отметить, что сельдь, напротив, в большом количестве заходит в левый подъемник, что объясняется спецификой ее стайного поведения. Суточная ритмика пропуска осетров в мае—июне менее подвержена изменениям, чем в августе, когда в вечерние часы происходит резкое увеличение захода рыбы в рыбоподъемник.

Рассмотрим величины пропуска рыб по 5-часовым интервалам времени в связи с характерными вариациями режима работы ГЭС: 1) подъемом нагрузок после ночного или дневного минимума, 2) устойчиво высокими нагрузками, 3) спадами в работе после прохождения максимумов и 4) минимальными нагрузками на агрегаты. Повторяемость этих элементов за 62 дня июля и августа 1966 г. была следующей:

	Часы суток						Всего
	0 — 5	5 — 10	10 — 15	15 — 20	20 — 24		
Подъемы . . . . .	Нет	51	6	10	5	72	
Спады . . . . .	10	Нет	36	39	42	127	
Максимумы . . . . .	Нет	11	18	10	10	49	
Минимумы . . . . .	52	Нет		3	5	60	

В одни и те же отрезки времени в зависимости от типа вариации режима значительно меняются средние величины пропуска осетров (шт.):

	Часы суток					
	0 — 5	— 10	— 15	— 20	— 24	
Подъемы . . . .	—	15	59	81	85	
Спады . . . .	12	—	38	62	31	
Максимумы . .	—	9	25	11	11	
Минимумы . . .	12	—	—	16	10	

Наиболее значителен заход осетров при увеличении стока в периоды подъемов нагрузок на агрегаты ГЭС. Увеличение объема стока приводит к локальным изменениям в гидрологическом режиме нижнего бьефа: на какое-то время увеличивается скорость течения и перераспределяются его струи, что оказывает, видимо, воздействие на рыбу. Так, скорость течения стимулирует двигательную активность, а перераспределение потоков ориентирует рыбу на подход к створу плотины. С увеличением числа подходов к плотине возрастает вероятность обнаружения рыбой автономного потока воды из рыбоподъемника. Наиболее высок заход при подъемах нагрузок в вечерние и ночные часы, т. е. в то время, когда максимально нагружены ближайшие к рыбоподъемнику агрегаты.

Менее значительным, но выше, чем в периоды стабильно высокой или низкой интенсивности работы ГЭС, оказывается заход осетров в рыбоподъемник во время спада нагрузок. Характерным изменением гидрологического режима в это время является уменьшение скорости потока и, как и при подъеме нагрузок, перераспределение его струй. Стимуляции двигательной активности при этом варианте режима не наблюдается, но число подходов рыб к плотине возрастает в результате их способности корректировать направление движения по убывающим градиентам скорости потока. Наибольшим заход осетров в рыбоподъемник при спаде нагрузок оказывается между 15—20 час., т. е. в период вечернего пика активности.

Спады нагрузок, как и их подъем, больше способствуют заходу осетров в рыбоподъемник, если они связаны с остановкой ближайших к нему агрегатов. В периоды стабильного стока условия для захода осетров в рыбоподъемник неблагоприятны. При существующей повторяемости типичных вариаций режима работы турбин основная масса осетров заходит в рыбоподъемник при спадах нагрузок (%):

	Часы суток					
	0 — 5	— 10	— 15	— 20	— 24	
Подъемы . . . .	Нет	8.1	3.8	8.6	4.5	
Спады . . . .	1.3	Нет	14.4	25.7	13.8	
Максимумы . .	Нет	1.1	4.6	1.2	1.2	
Минимумы . . .	10.6	Нет	—	0.4	0.6	

Пропуск осетров в наиболее благоприятные по условиям периоды кратковременного вечернего увеличения объема стока оказывается меньше возможного из-за малой повторяемости в это время соответствующих вариаций нагрузок на агрегаты. Сравнение величин захода осетров в рыбоподъемник с объемами сброса воды за сутки в апреле—мае показывает, что первый максимум активности рыбы приходится на период наиболее интенсивных сбросов (26—27 тыс. м<sup>3</sup>/сек.), а второй проявляется уже после их резкого уменьшения и стабилизации на уровне 5—6 тыс. м<sup>3</sup>/сек. Наиболее вероятно, что в начале мая активизируются и в результате этой активизации лучше заходят в рыбоподъемник осетры, зимовавшие в нижнем бьефе, а во второй половине этого месяца под плотину в массе подходит яровой осетр, зимовавший в дельте и нижнем течении Волги.

Аналогичные сопоставления для других видов рыб показывают, что

сом попадает в рыбоподъемник преимущественно при спадах нагрузок и в период их стабильного минимума вечером и ночью, а жерех и белый амур активны только во время первого утреннего пика. Наблюдения за мечеными сомами после выпуска их в верхний бьеф (два наблюдения 15 VIII 1966 продолжительностью 24 часа каждое) показали, что этот вид отличается исключительно низкой двигательной активностью. Наибольшая скорость (8 м/мин.) отмечалась у сомов между 20 и 2 час. Все остальное время суток рыбы перемещались в районе рыбоподъемника и водосливной части плотины со скоростью меньше 1 м/мин. или стояли без движения у неплотно закрытых секций водослива, где через небольшие щели происходила утечка воды. Создалось впечатление, что сомы стремились вновь уйти в нижний бьеф, где они обитали перед попаданием в рыбоподъемник. Низкая двигательная активность взрослых особей и отсутствие среди скатывающихся рыб молоди сома позволяют утверждать, что в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС обитает местная группировка этого вида, использующая приплотинную зону только в целях нагула. Особи, составляющие группировку, большую часть времени проводят на ямах в зонах замедленного циркуляционного течения. Заход сомов в рыбоподъемник, видимо, не определяется стремлением их пройти в верхний бьеф и подниматься далее в вышележащие районы, а происходит в известной степени случайно в периоды повышенной пищевой активности вида, что указывает одновременно на большую численность особей в приплотинных скоплениях.

Этот же вывод может быть справедлив применительно к жереху, который перед заходом в рыбоподъемник активно питается и в нижнем бьефе находит для себя участки с благоприятными условиями. Очень интересен факт прохода в верхний бьеф растительноядного белого амура, поднимающегося вверх против течения после выпуска из нерестово-выростных хозяйств. Это, по всей вероятности, миграция в поисках кормовых угодий, и она может способствовать натурализации нового вида в Волгоградском водохранилище.

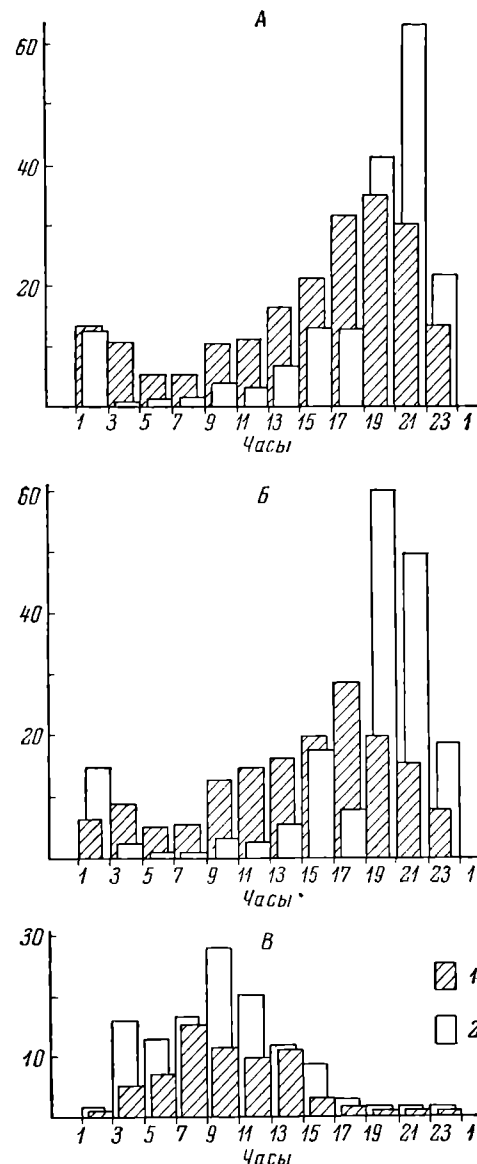


Рис. 75. Суточная ритмика пропуска рыб. А — осетра (1), сом (2) в июле; Б — осетра (1), сом (2) в августе; В — жереха в июле (1) и августе (2). По оси ординат — количество рыб.

# ПЕРЕМЕЩЕНИЯ СЕМГИ К МЕСТАМ НЕРЕСТА

Нерестовая миграция атлантического лосося состоит, как и любой другой типично проходной рыбы, из двух фаз — морской и речной. Перемещаясь в море в сторону своей нерестовой реки, лосось может проходить расстояние в несколько тысяч километров, например, от западного побережья Гренландии до юго-западного побережья Швеции (Carlin, 1962). Рассматриваемая нами популяция туломской семги нагуливается в Баренцевом и Северном морях (Азбелев, 1959), а на нерест заходит в притоки р. Туломы (Керча, Пах, Гремяха, Ковжа, Улита, Шовна и Печа), впадающей в Кольский залив.

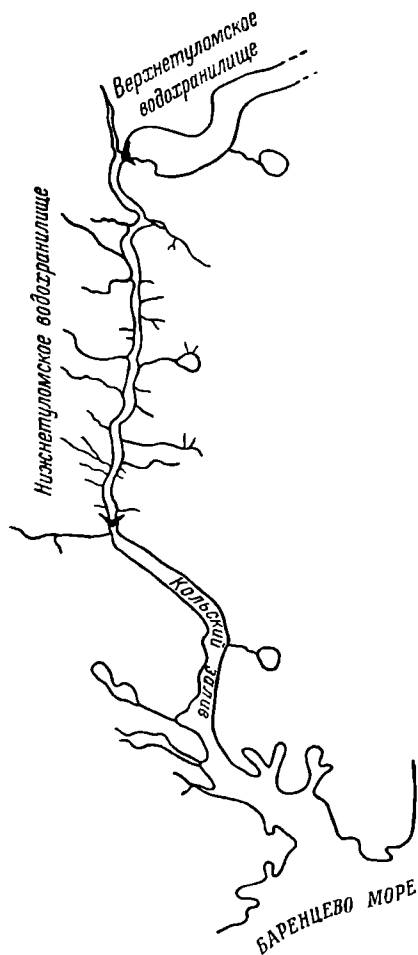


Рис. 76. Район телеметрических наблюдений за поведением семги.

После сооружения Нижнетуломской ГЭС в 1937 г. все нерестилища оказались отрезанными от залива и производители семги проходят на них, преодолев рыбоход и затем участок водохранилища. Популяция сохраняет довольно высокий уровень численности (Тихий и Виктор, 1940).

Часть отнерестившихся производителей семги в отличие от дальневосточных лососей не погибает, а скатывается в море (Ильин, 1940). Обычно одна самка нерестится 2—3 раза, в течение зимы оплодотворенные икринки развиваются, и к весне вылупляются личинки. Молодь семги проводит в реке от 2 до 5 лет (Sjöthne, 1941), хотя отмечаются случаи, когда скат в море происходит только через 7 лет после выхода из икры. Путь идущих на нерест производителей туломской семги прослеживался в июле—августе. Основной район работ: верховья Кольского залива (нижний бьеф Нижнетуломской ГЭС), Нижнетуломское водохранилище и нижний бьеф Верхнетуломской ГЭС (рис. 76).

## *Трассы и скорость движения семги в заливе моря, в реке и водохранилище*

Участок наблюдений имеет несложный рельеф. От плотины вниз идет небольшая ложбина с глубиной 6—8 м и шириной около 15—20 м. В 200 м от плотины она сходит на нет. Дно отводящего канала — гранитное с наносом из песка. На расстоянии 35—40 м от плотины участок имеет ширину немногим более 50 м. Крайя ложа отводящего канала выстланы камнем, перепад глубины здесь достигает 1.5—2.0 м, а затем происходит ее постепенное уменьшение. Отводящий канал еще на расстоянии 1 км от плотины имеет ровное дно.

Направление и скорость течения в нижнем бьефе зависят от режима работы ГЭС. Скорость течения в поверхностном слое воды против работающих агрегатов достигает 2.0—3.5 м/сек., а примерно через 80—100 м уменьшается до 1.0—1.5 м/сек. В течение суток нагрузка на агрегаты изменяется, но в отличие от Волжской ГЭС мало зависит от световой периодики дня и дней недели. Во время наблюдений наибольшую нагрузку нес 1-й агрегат, который расположен на противоположной от входа в рыбоход стороне. Здесь наблюдался и наибольший объем сброса воды в нижний бьеф. В августе 1968 г. объем сброса достигал 290 м<sup>3</sup>/сек. при 4 работающих агрегатах, при этом на 1-ю турбину приходилось до 100 м<sup>3</sup>/сек.

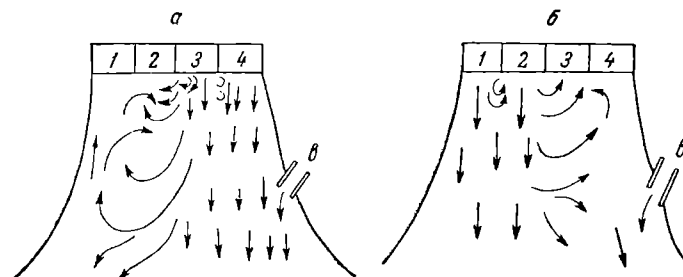


Рис. 77. Направление потоков воды в нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС.

а — при работе 3-й и 4-й турбин; б — при работе 1-й и 2-й турбин;  
в — вход в рыбоход.

Так как 2-я турбина не работала, то между двумя потоками из 1-й и 3—4-й турбин образовывалась зона с циркуляционными течениями, исчезающими только в 50—100 м от плотины. По нашей просьбе дирекция ГЭС отключала временно первый и второй агрегаты, и тогда вдоль правого берега образовалась зона с обратными течениями, имевшими скорость 0.4—0.6 м/сек. (рис. 77, А). Когда работали ближайшие к правому берегу турбины, а левобережные стояли, такая зона образовывалась у левого берега (рис. 77, Б). Объем сброса воды через рыбоход 1 м<sup>3</sup>/сек., а через ближайшую к нему турбину — 90 м<sup>3</sup>/сек. Это значит, что струя из рыбохода (рис. 78) значительно слабее и при работе 1-й и 2-й машин прослеживается на небольшом расстоянии (30—50 м). Струя из рыбохода проходит вдоль берега. Когда 3-й и 4-й агрегаты отключены, она видна на еще более коротком расстоянии (10—20 м), так как обратное течение, возникающее в этой зоне, поглощает ее.

Колебания уровня воды нижнего бьефа в зависимости от объема стока невелики и определяются приливами и отливами. Минимальный уровень наблюдается в 0—3 и в 12—15 час., а максимальный — в 6—9 и 18—21 час. Разница в колебаниях уровня достигает 3.0—3.5 м. Во время прилива скорости приплотинных течений несколько меньше. В нижнем бьефе нет участков с застойной или слабопроточной водой, поэтому температура, электропроводность и рН однородны по всей толще. В 200 м от плотины река расширяется до 1 км. Примерно на середине реки имеются возвышения, которые обнажаются во время отлива.

В нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС были прослежены перемещения 18 семг (6 самок и 12 самцов). 12 особей (8 самцов и 4 самки) взяты из ловушки после прохождения рыбохода, а остальные 6 рыб (4 самца и 2 самки) пойманы сетями, поставленными у входа в рыбоход вдоль левого берега. Выпускалась рыба в 3 точках: у входа в рыбоход (8 экз.), у правого берега (4 экз.) и в 200 м ниже плотины (6 экз.). 9 меченых рыб

скатились вниз по течению сразу же после выпуска. Скат их проходил как по ложу отводящего канала, так и в стороне от него. Через 10—30 час. все скатившиеся рыбы вновь поднялись под плотину.

Подход семги в приплотинную зону совершался как по руслу, так и со стороны мелководий. При этом одна рыба подходила к плотине со стороны каменистых гряд, которые обнажаются в отлив. По времени подхода к плотине меченые особи распределились таким образом: 18—22 час. — 4, 22—04 час. — 2, 8 час. — 1, 10—13 час. — 2 экз. Все поднимавшиеся особи сравнительно легко достигали приплотинной зоны. При этом на рас-



Рис. 78. Рыбоход Нижнетуломской ГЭС.

стоянии 100—150 м от плотины 7 рыб перешли в мощную струю от турбины, несшей наибольшую нагрузку. Особи, подошедшие к плотине днем, останавливались в 50—100 м от нее или, подойдя к плотине вплотную, скатывались вниз по течению. 3 рыбы, которые пришли в приплотинную зону в 8—13 час., сделали не более 2 попыток отыскать проход в верхний бьеф. В то же время особи, пришедшие к плотине в вечерние и ночные часы, длительное время пытались отыскать выход в верхний бьеф, двигаясь вдоль берегов.

На рис. 79 представлены характерные типы поведения семги в нижнем бьефе. При работе 3-й и 4-й машин в ночное время все меченые рыбы переходили в зону исходящих от них потоков (рис. 79, Б) и здесь все время перемещались. Лишь изредка рыба заходила в зону циркуляционных течений, но, как правило, тотчас же вновь возвращалась в поток. Одна из рыб (рис. 79, А), находясь на расстоянии 10—15 м от правого берега в струе воды, идущей от 1-го и 2-го гидроагрегатов, которые работали в это время с наибольшей нагрузкой, совершала медленные движения, поднимаясь вверх вплотную к турбине и скатываясь вниз на 50—70 м. В 1 ч. 30 м. по нашей просьбе эти турбины на некоторое время отключили, и сразу же рыба пошла вдоль плотины и вошла в струю воды, исходящей от крайней к рыбоходу турбины. Близ нее поток имел большую скорость

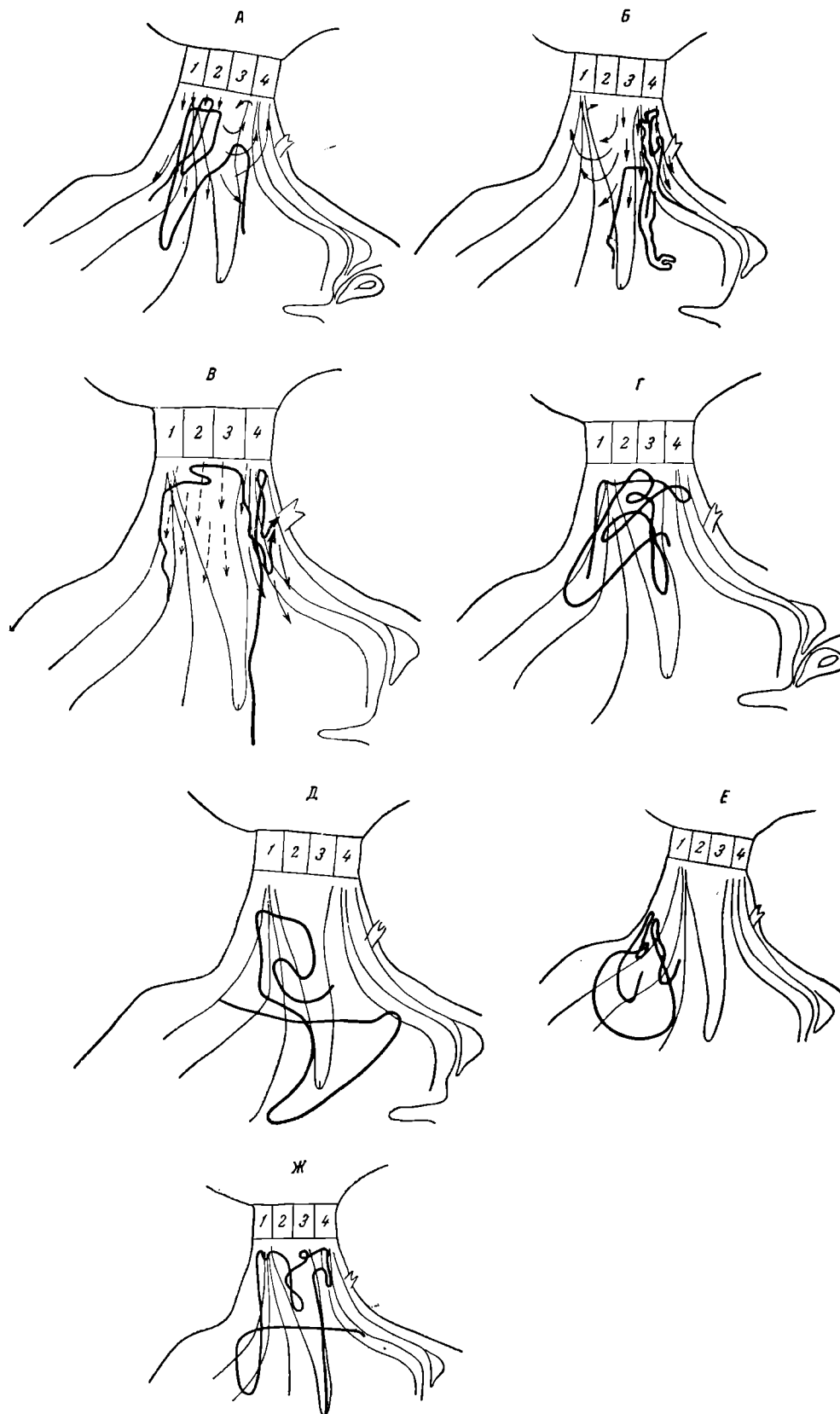


Рис. 79. Варианты движения семги перед заходом в рыбоход.  
 А — при работе 1-й и 2-й турбин; Б — при работе 3-й и 4-й турбин; В — при остановленных 1—3-й и работе 4-й турбины; Г — ночной подход семги; Д — дневной подход семги; Е — поведение уставших рыб; Ж — поведение впервые подошедших рыб.



(до 3.5 м/сек.), и рыба, зайдя в этот поток, начала скатываться по нему. Скотившись на 20—30 м ниже входа в рыбоход, семга вновь стала подниматься вверх, но уже у берега, и, попав в струю из рыбохода, через несколько минут зашла в него. Потом рыба несколько раз выходила из рыбохода и вновь заходила в него и только через 40 мин. после первого захода стала подниматься вверх. Через двое суток эта семга зашла в ловушку, установленную на выходе из рыбохода в верхний бьеф.

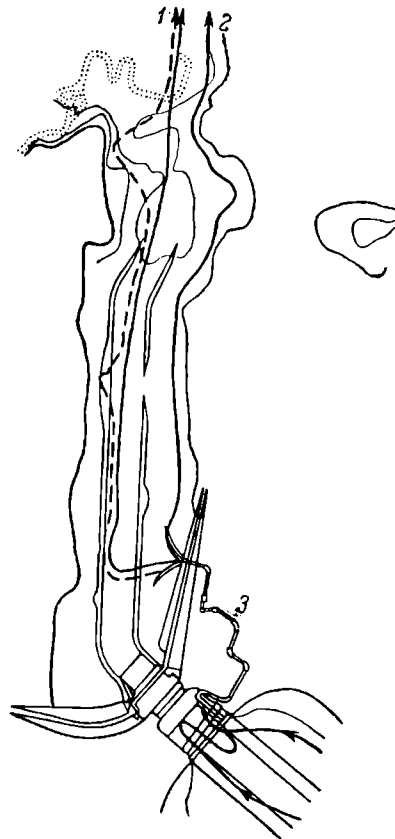


Рис. 80. Перемещение семги в верхнем бьефе Нижнетуломской ГЭС.

1, 2 — путь рыб; 3 — рыбоход.

Поведение другой семги (рис. 79, В), также быстро зашедшей в рыбоход, несколько отличалось. Эта рыба подошла к плотине со стороны мелководья левого берега, сразу попала в поток от 4-й турбины и стала подниматься вверх. Пройдя в 10—15 м от рыбохода, рыба поднялась вплотную к турбине, но тотчас скатилась вниз и, сместившись ближе к берегу, прошла всего в 5—7 м от входа в рыбоход. Затем остановилась на несколько минут, вновь начала подъем прямо ко входу рыбохода и зашла в него. Поднималась она по рыбоходу длиной 513 м в течение 10 суток.

В нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС наблюдалось различное поведение семги в ночные и дневные часы. Ночью рыба не удалялась далеко от плотины, а перемещалась напротив работающих агрегатов, часто меняя курс (рис. 79, Г). Утром скорость движения уменьшилась почти в 2 раза, рыба начала медленно сплывать и удаляться от плотины на 250—300 м, делая при этом частые остановки. Семга дневного подхода (рис. 79, Д) к плотине не приближалась. За пределами плотины движение ее в значительно меньшей степени зависело от работы ГЭС. Рыба уже не придерживалась струи, идущей от агрегата, несущего наибольшую нагрузку.

Интересные данные получены при сравнении траекторий движения рыб, только что подошедших к плотине, с траекториями тех, которые пришли сюда на 1—2 суток

раньше (рис. 79, Е, Ж). Особи, находившиеся в приплотинной зоне более суток, группировались ниже по течению, и так же, как у осетров, их попытки найти проход вверх были ограничены. Только что подошедшая семга с падением освещенности сразу же начинала перемещаться в непосредственной близости от турбин (рис. 79, Ж). Скорость движения у этих рыб была значительно большая. В целом скорость движения семги в нижнем бьефе невелика, порядка 1—10 м/мин. Фактическая скорость с учетом встречного течения колеблется в пределах 50—150 м/мин. Скорость ската обычно меньше скорости течения, т. е. скат не пассивный. Вероятно, рыба сопротивляется потоку, но, обессиленная после безуспешных попыток выйти в верхний бьеф, она не в силах держаться против течения. После выноса на участок с меньшей скоростью течения рыба останавливается на отдых. Как уже отмечалось, скат рыб

происходит как по руслу, так и по мелководьям. Часто местом отдыха семга выбирает мелководные участки, где скорость течения небольшая. Так, одна самка около 2 час. стояла возле каменной гряды, где глубина в прилив всего около 1 м.

Трассы и скорость движения семги в Нижнетуломском водохранилище. Приплотинная зона верхнего бьефа Нижнетуломской ГЭС ограничена с обеих сторон коренными берегами. На 200-метровом участке от плотины берег укреплен камнем. Ширина водохранилища в этом месте от 100 до 250 м. Наибольшие глубины (6—7 м) находятся в центре отводящего канала. Примерно в 2 км



Рис. 81. Туннель Верхнетуломской ГЭС.

от основного русла ответвляется проток, в котором находится водосливная плотина. Таким образом, участок бывшего междуречья после строительства плотины стал островом, соединенным с левым берегом водосливной плотиной, а с правым — плотиной ГЭС. Во время наших работ водослив был закрыт и течение в протоке отсутствовало. На подводящем капале скорость течения местами достигает 0.9—1.0 м/сек. Прибрежная зона и особенно заливы слабопроточны. Электропроводность на поверхности воды 250—280, у дна — до 350 обр. ом. Температура у дна на 0.5—0.8° ниже, чем на поверхности (соответственно 9.5° и 10.3°). Выход рыбохода пересекает левобережную земляную дамбу в 200 м от плотины. Примерно в 50 м от него расположен небольшой островок. Справа от него проходит основной поток воды к турбинам. Слева, где глубина 3—4 м, скорость течения небольшая и определяется пропуском воды через рыбоход.

В верхнем бьефе были прослежены 6 семг (4 самца и 2 самки). Метилась семга в ловушке рыбохода, после чего ей давали некоторое время (0.5—3.0 часа) отдохнуть и затем выпускали в верхний бьеф. Все 6 рыб без замедления начали движение вверх. При этом особи, которые предварительно отдыхали в ловушке 2—3 часа, первое время двигались быстрее. Траектории движения рыб в верхнем бьефе можно условно разделить на 2 варианта. 3 особи (1 самка и 2 самца) сразу же после выпуска устремились в цент-

ральную часть подводящего канала и, не сворачивая с него, быстро прошли вверх (рис. 80). Движение этих рыб происходило как по урезу воды, так и вдоль ровного дна канала. У 2 семг, прошедших правобережной трассой, ни разу не наблюдалось отклонения курса от русла. Третья семга (самка) изредка выходила на мелководья, но обычно через 20—60 мин. возвращалась вновь в русло. В местах выхода рыбы из русла скорость течения была меньше 0.3 м/сек. Примерно в 5—6 км от плотины

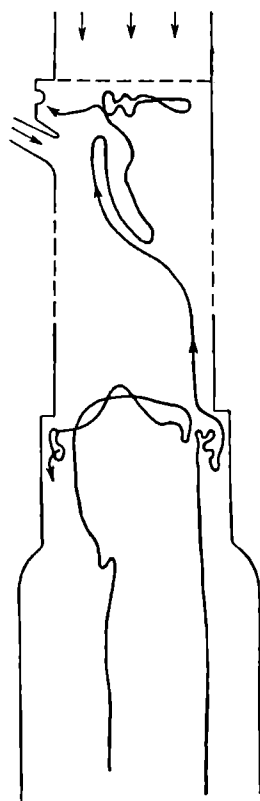


Рис. 82. Поведение семги в нижнем бьефе Верхнетуломской ГЭС.

русло р. Туломы проходит вдоль высокого коренного берега. В этом месте рыбы увеличивали скорость движения до 160—180 м/мин., а их путь четко повторял очертания берега. В местах впадения притоков или в глубоких заливах рыба снижала скорость, делая иногда круговые движения, но в притоки или заливы не заходила.

Другие 3 семги имели совсем иную траекторию движения. После выхода из рыбохода они свернули в прибрежную зону и длительное время двигались вдоль берега. Глубина на пути следования варьировала в больших пределах, от 1.5 до 6.0 м. Скорость течения также была различной. Одна из рыб (самка), дойдя до небольшого залива, расположенного в 600 м от рыбохода, около 3 час. стояла у самого уреза воды. Затем она пошла вверх, по-прежнему придерживаясь береговой зоны. 2 рыбы около 1 км шли вдоль берега, затем их путь стал более сложным. Они часто выходили на старое русло Туломы, иногда пересекали водохранилище. Скорость движения этих рыб была меньше, чем рыб, двигавшихся по правобережной трассе, и ни разу не превышала 120—135 м/мин.

На скорость движения семги в большой степени влияет скорость встречного течения. При увеличении скорости потока до 0.8 м/сек. рыба увеличивает фактическую скорость. Относительная скорость увеличивается незначительно. Если скорость потока выше 0.8 м/сек., происходит замедление скорости движения и семга часто старается обойти этот участок, а при скорости потока более 1.2 м/сек. неоднократно наблю-

дался снос рыбы течением. 2 семги (самка и самец), пройдя по левобережной трассе около 10 км, зашли в приток, который, видимо, является местом их размножения, так как в течение последующих суток эти особи не выходили обратно. Другие рыбы без остановки прошли дальше.

Скорость движения семги в верхнем бьефе может 1—2 часа держаться на высоком уровне (до 130 м/мин.). После 1.5—3.0 час. подъема происходит или полная остановка, или замедление движения. Отдых обычно длится 30—90 мин., хотя отдельные особи делают остановки и на 3—4 часа. После перехода через Нижнетуломское водохранилище те производители семги, чьи нерестилища расположены выше него, должны преодолеть еще плотину Верхнетуломской ГЭС. Вход в рыбоход здесь расположен в туннеле (рис. 81). Граница туннеля и открытой части канала оказывается очень серьезной преградой для рыбы (рис. 82). Ей требуется очень длительный период адаптации к новым условиям, и лишь после этого она начинает медленно продвигаться вдоль правой неосвещенной стенки тун-

неля, следуя при этом на глубине. Количество семги, подходящей в район Верхнетуломской ГЭС, очень мало, поэтому сделать вывод о ее реакциях на условия этого участка миграционного пути трудно. Очевидно, не изменения освещенности и течение влияют на проходимость рыбой туннеля, а высокий уровень шумов и, возможно, изменение качества воды после прохождения водохранилища.

### *Двигательная активность семги*

На рис. 83 представлены кривые, иллюстрирующие скорость движения семги в нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС в течение суток. Как видно, самки несколько активнее самцов. В приплотинной зоне нижнего бьефа скорости течений высоки (от 1.0 до 3.5 м/сек.), вероятно, поэтому скорости движения рыб здесь небольшие и не превышают 8—10 м/мин. Двигательная активность рыб возрастает к вечеру, при этом у самцов на 1.5—2.0 часа раньше, чем у самок. У последних увеличение активности происходит обычно при падении освещенности на поверхности воды до 10—500 лк. Максимум активности самцов приходится на 21—01 час и на 6—9 час., у самок активность имеет несколько пиков: в 17—20, 0—2, 3—5 и 6—8 час. Днем как самки, так и самцы обычно или за-

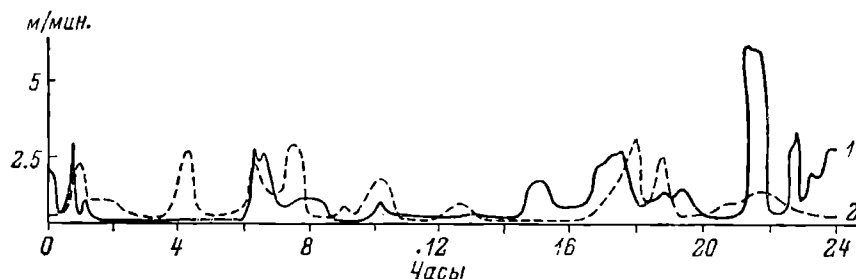


Рис. 83. Двигательная активность семги.  
1 — самки; 2 — самцы.

легают, или перемещаются на небольшом участке. В прилив скорость движения семги несколько меньше, чем в отлив, и объясняется это, видимо, снижением скорости течений. Фактическая скорость движений с учетом течений колеблется от 50 до 150 м/мин. В приплотинной зоне нижнего бьефа рыба, встретившись с преградой, вынуждена совершать движения в поисках прохода в верхний бьеф, поэтому ритмика активности, естественно, искажается. Тем не менее основные суточные изменения в двигательной активности, связанные с жизнедеятельностью рыбы, сохраняются. Днем рыба менее подвижна, а к вечеру ее активность нарастает. К вечеру активность семги увеличивается и в водохранилище, однако ночью здесь скорость движения несколько ниже.

Оптимальной для движения поднимающейся вверх со скоростью 60—80 м/мин. семги является скорость течения 0.7—0.8 м/сек. Рыба выбирает поток с большей скоростью течения, если она не превышает 1.0—1.2 м/сек. При еще большей скорости течения наблюдаются снос рыбы вниз и затем обход ею этого потока. Изменение скорости течения неизменно вызывает изменение скорости движения рыбы. При увеличении скорости потока свыше 1.2 м/сек. семга продвигается вперед рывками, а иногда и скатывается. С наибольшей скоростью — около 180 м/мин. (10.8 км/час) семга может двигаться 5—15 мин., затем следует резкое ее

снижение. При встрече с потоком, имеющим замедленную скорость течения (до 0.2—0.3 м/сек.), как зачастую наблюдалось в водохранилище, рыба снижает собственную скорость и вперед идет галсовидным поиском. У коренного берега рыба идет вверх в 20—30 м от уреза воды. В местах впадения притока семга также снижает скорость, делает круговые поисковые движения, а затем или заходит в реку, если там расположены ее нерестилища, или продолжает движение вверх.

Семга очень чутко реагирует на шум (рис. 84). При приближении к ней катера на расстояние 5—10 м (в местах, где глубина равна 1—2 м) рыба делает сильный бросок, уходя в сторону. Пройдя 10—20 м, она снижает скорость и старается выйти в зону с глубиной более 2 м. В местах с глубиной до 5—6 м семга реагирует на движущееся судно только тогда, когда оно находится прямо над ней (второй пик на рис. 84). Восстановление прежней скорости и направления движения происходит через 5—7 мин. В этих случаях ни разу не отмечалось затаивания семги, как наблюдалось

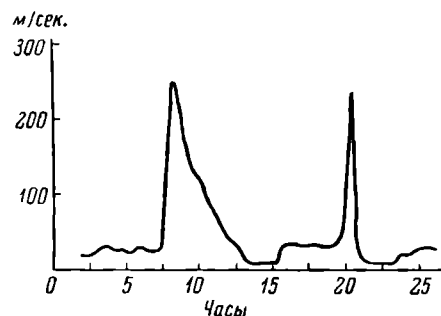


Рис. 84. Изменение скорости семги при испуге.

у осетров.

Интересно сравнить полученные нами данные с результатами прослеживаний фактического пути лососей, выполненных на других водоемах и с другими видами. В конце лета 1957 г. в районе Бонневильской плотины (США) были проведены телеметрические наблюдения за движением тихоокеанского лосося-чавычи (Johnson, 1960). Использовались звуковые метки с несущей частотой 132 кГц и продолжительностью работы около 8 час. Всего были помечены 43 чавычи, 2 кижуча и 4 стальноголовых лососей.

Выпуск рыбы производили в приплотинной зоне и в 500 м от плотины. Рыбы, выпущенные у плотины, через 1.5 часа уходили вверх, причем 62% рыб шли вверх в 15—20 м от берега со скоростью движения до 1.6 км/час, 38% рыб шли у берегов со скоростью 2.7 км/час. Все меченые особи перемещались быстрее, если после мечения им давали возможность отдохнуть в садке. В местах, сложных для ориентации (острова, смешанные течения), чавыча длительное время совершала кругообразные движения в поисках правильного направления (рис. 85). Глубина, на которой рыба следовала вверх, варьировала от 1.5 до 12.0 м. После выхода в открытое водохранилище путь рыб был поразительно однообразен и пролегал у берега. При встрече потока с небольшой скоростью течения они замедляли скорость. Фактическая скорость движения с учетом встречного потока составляла 6.0—7.2 км/час. Днем двигательная активность тихоокеанских лососей была наибольшей, а при наступлении темноты резко падала. В лунные же ночи рыба продолжала идти вверх, но скорость движения при этом уменьшалась в 3—4 раза. Отмечено, что отдельные особи заходили не в свой приток, но через несколько минут выходили вновь в водохранилище. При встрече с плотами чавыча скатывалась вниз, а затем изменяла курс и обходила опасное место.

Данные, полученные Джонсоном, частично совпадают с нашими. Если, по Джонсону, фактическая скорость чавычи 7.2 км/час, то у нашей семги — 8.0 км/час, и лишь изредка и на короткое время она достигает 10.8 км/час. Тихоокеанские лососи, видимо, как и семга, для ориентации используют рельеф дна и течения. У коренного берега семга и чавыча идут, повторяя очертания береговой линии. Сходна и реакция их на приближающиеся суда или плоты — активный уход от опасности.

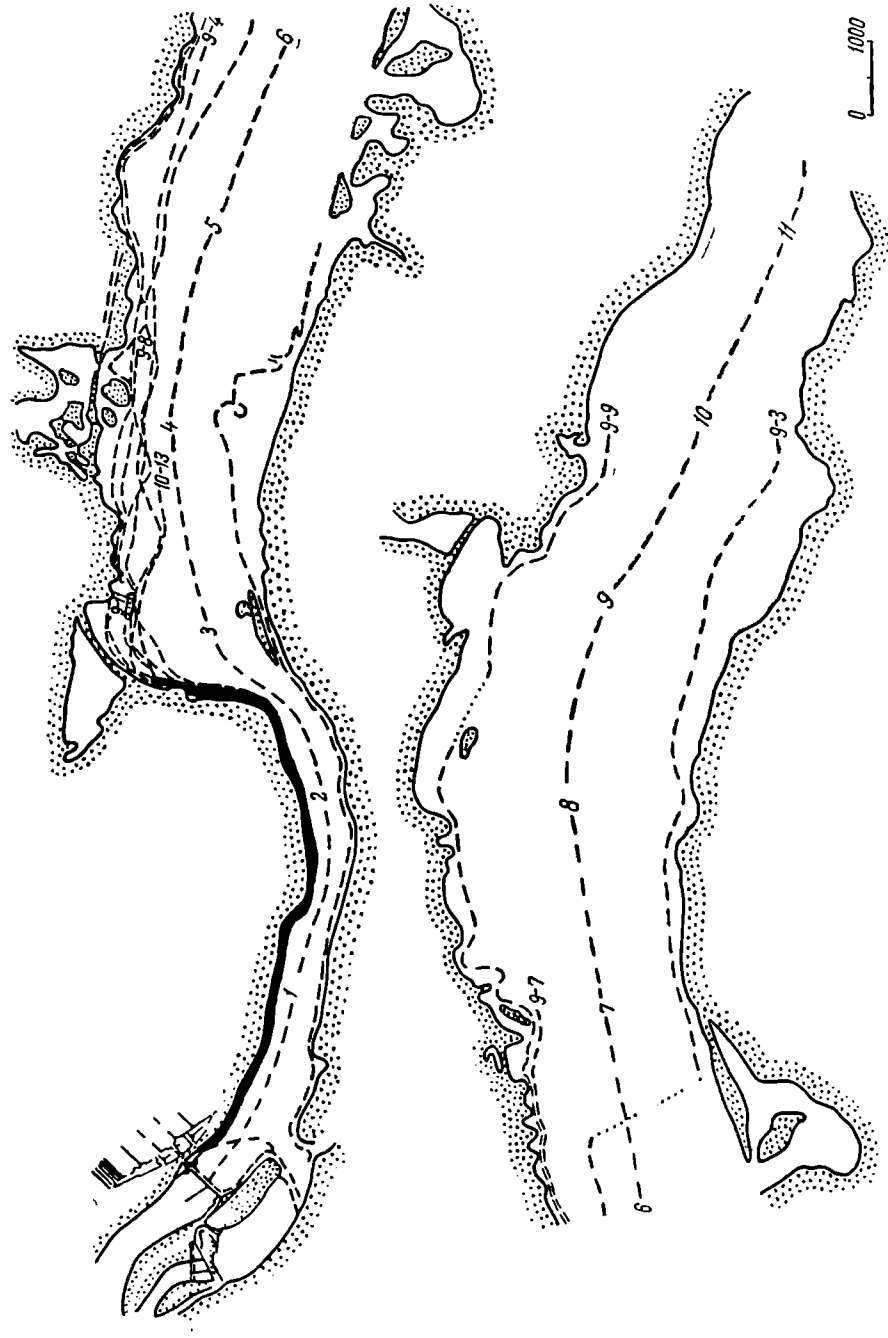


Рис. 85. Движение лососей в районе Бонневильской плотины (по: Johnson, 1960).

чем других водоемов каскада. С ноября по апрель уровень понижается в среднем на 5—5.5 м (Боровкова и др., 1962). Самое большое понижение наблюдается на участке водохранилища ниже места впадения р. Камы. Водообмен Куйбышевского водохранилища составляет 4.4 объема в год. Сгонно-нагонные колебания уровня особенно резко проявляются при направленных вдоль водоема северных ветрах, создающих перекося водной поверхности в 1 м и более. С колебаниями уровня Куйбышевского водохранилища связаны необеспеченность фитофильных рыб нерестилищами, гибель икры и молоди в прибрежной полосе весной при аварийных сбросах воды в дельту и при зимней сработке (Лукин, 1960б; Чикова, 1963; Шаронов, 1963а).

Куйбышевское водохранилище занимает участок Волжского бассейна, где заканчивается формирование стока Волги и она получает основную массу воды, поступающую в нее с водосбора. Поэтому для расположенных ниже Саратовского и Волгоградского водохранилищ при существующем режиме регулирования их стока колебания уровня, связанные с изменениями запасов воды, практически сводятся к минимуму. Гидроузлы этих водохранилищ работают на транзитном стоке, уровень их должен поддерживаться на наивысшей проектной отметке весь год. Сгонно-нагонные перекосы водной поверхности также должны быть ограничены, так как эти водохранилища имеют сравнительно простую конфигурацию и небольшую ширину. Однако в действительности режим уровня Волгоградского водохранилища, например, оказывается значительно менее стабильным. Даже в озерной приплотинной части (рис. 4) в весенний период наблюдаются более или менее значительные колебания уровня. В отличие от естественного хода весеннего половодья после зарегулирования стока максимальных отметок уровень достигает в более ранние сроки. Соответственно и спад воды стал более ранним и кратковременным. Отклонения от проектного режима связаны с необходимостью обводнения дельты Волги с целью обеспечения нереста полупроходных рыб Северного Каспия.

В связи с тем что в температурных условиях и сроках залития нерестилищ произошли неблагоприятные изменения, нарушились условия воспроизводства рыб (Яковлева, 1962).

## ТЕЧЕНИЯ

Течения как элемент гидрологического режима водохранилищ и фактор среды гидробионтов имеют в плане нашего исследования особое значение в силу их способности оказывать непосредственное воздействие на поведение особей и групп особей рыб, использующих направление и скорость потоков воды при перемещениях в конкретных ситуациях. Одновременно режим проточности участка в значительной степени характеризует качество конкретного биотопа и определяет степень его пригодности для длительного существования устойчивых группировок особей рыб.

Основными видами течений в водоемах являются стоковые, ветровые, плотностные, баро-градиентные и сейшевые. В водохранилищах макроциркуляции вод обуславливаются главным образом стоковыми и ветровыми течениями, а местные микроциркуляции представляют собой результат сложного взаимодействия всех пяти видов течений (Литвинов, 1965). В определенных ситуациях в водохранилищах возникают и длительное время сохраняются прибрежные перемещения воды, направленные вдоль берега или под разным углом к нему. В водохранилищах озерного типа, где преобладающая роль принадлежит ветровым течениям, действительна, по мнению М. А. Руффеля (1948) и А. В. Караушева (1960б), та же зависимость между скоростью ветра и течения, что и в мелководных морях. Однако в отличие от морей и озер режим течений в во-

водохранилища приобретает специфичность в результате искусственного регулирования объема их водной массы и в значительной степени усложняется под влиянием периодических попусков воды через ГЭС (Кренке, 1958; Чигиринский, 1963).

Периодические попуски воды через гидростанции обуславливают возникновение на прилегающих к ним участках длинных волн (волн попусков), при прохождении которых наблюдаются локальные колебания уровня воды, резко изменяется скорость, а при определенных условиях — и направление течения (Литвинов, 1968б). Это в одинаковой степени характерно для речных плесов — нижних бьефов вышележащего водохранилища и приплотинных участков верхних бьефов.

С началом пуска при резком увеличении расходов воды и образовании прямой положительной волны в нижнем бьефе ГЭС возникает или значительно усиливается существовавшее ранее стоковое течение. По длине участка оно появляется с некоторым сдвигом во времени, соответствующим скорости распространения волны. Так, в Волжском плесе Рыбинского водохранилища заметное течение в 30 км ниже Угличской ГЭС регистрируется через 1 час после начала пуска, а в 70 км — через 2—3 часа. Продолжительность течений при средней длительности сбросов в начале зимы 1—4 часа на более удаленном участке составляет 1.5—5 час. Весной, начиная с марта, в результате увеличения длительности попусков течения могут наблюдаться здесь 6—8 и даже 18 час. в сутки.

При прекращении пуска или сразу после резкого уменьшения расходов воды в нижнем бьефе возникает прямая отрицательная волна и скорости течения быстро уменьшаются. В месте расширения сбросного плеса на каком-то расстоянии от вышележащей ГЭС может произойти отражение этой волны от большой свободной поверхности и направление течения сменится на обратное. Подобные явления регулярно наблюдаются, в частности, на границе Волжского и Центрального плесов Рыбинского водохранилища, где смена направления течения начинается через 3—4 часа после прекращения пуска воды Угличской ГЭС, продолжается 20—60 мин., и новое течение, направленное вверх, приобретает скорость 8—12 см/сек., сохраняется несколько часов (Буторин и Литвинов, 1963). Во время длительных остановок ГЭС в воскресные и праздничные дни скорости течения резко снижаются (до 3—4 см/сек.), а перемещение воды в плесе аналогично затухающим сейшеобразным колебаниям.

В речном плесе незарегулированного притока выше зоны выклинивания подпора сохраняются обычные речные условия, для которых характерно постоянное стоковое течение со средними скоростями, превышающими на равнинных реках 0.3—0.5 м/сек. По мере продвижения вод в водохранилище вследствие увеличения площади водного сечения и уменьшения уклонов водной поверхности в результате подпора скорости течения резко уменьшаются (не менее чем в 2—3 раза). Зимой в суженных частях речного плеса незарегулированного притока могут возникать меняющие направление пульсирующие течения, вызванные проникновением сюда волн попусков при изменениях режима сброса воды через турбины ГЭС. Скорость этих течений невелика и зависит от местоположения притока по отношению к створу плотины и величины сброса.

Главный (озерный) плес водохранилища отличается меньшей проточностью; однако постоянных застойных зон в нем, как правило, не существует. Участки затопленной суши наименее проточны. Скорости течения на них вдали от бывших русел рек зимой при постоянных стоковых перемещениях воды не превышают 0.4—3.5 см/сек. в центральных участках Главного плеса и 8—12 см/сек. вблизи границы со сбросным плесом. Основной поток наблюдается обычно в среднем и реже в поверхностном



Перемещения рыбы в нагульный период или представляют собой пассивный скат в пределах «своей» водной массы с местными подвижками в сторону скоплений пищи, или состоят из двух фаз — активной миграции к участку нагула и затем местных перемещений в его пределах.

Поведение рыб в период нагула изучалось на экологических полигонах (Поддубный и др., 1968). Основной материал собран на Рыбинском и Горьковском водохранилищах в 1964—1965 гг. Как уже отмечалось, нагульные скопления рыб в открытых плесах Рыбинского водохранилища начинают образовываться в июне в связи с массовым подходом из прибрежной зоны особей, окончивших размножение, и сохраняются до осени. Величина возникающих скоплений, занятая ими площадь, местоположение, видовой, возрастной, размерный и половой состав совместно нагуливающих особей заметно отличаются на различных участках водоема, что зависит от целого ряда причин. К числу основных из них следует отнести численность и распределение кормовых организмов, степень их доступности пришедшей на нагул рыбе, условия освещенности и изменения других гидрофизических и гидрохимических элементов водной массы участка.

Для Рыбинского водохранилища характерны видовое однообразие, сравнительно небольшое обилие и значительная неравномерность распределения беспозвоночных, служащих кормом для рыб. Количество зоопланктона в открытых плесах в силу пятнистости его распределения колеблется даже в смежных районах в значительных пределах — от тысячных долей грамма до 2—3 г/м<sup>3</sup>. Господствуют в планктоне *Daphnia longispina* и *Bosmina coregoni*, в большом количестве встречаются также некоторые виды коловраток и циклопов. Средняя биомасса зоопланктона в июне составляет 0.7—1.5 г/м<sup>3</sup>. Позднее количество его уменьшается до 0.2—0.4, но осенью, а в некоторые годы и в конце лета, вновь возрастает за счет тех же рачков до 0.5—1.0 г/м<sup>3</sup> (Мордухай-Болтовской, 1965).

Донная фауна зоны постоянного затопления водохранилища необычайно бедна. Сравнительно хорошо развитый бентос (более 10 г/м<sup>2</sup>) с мотылем и моллюсками встречается только на серых илах предустьевых районов рек. За пределами этих участков биомасса бентоса составляет всего 1—2 г/м<sup>2</sup>, а на значительной площади Центрального плеса — всего доли грамма (Поддубная, 1958). После 1958 г. во многих районах водохранилища в массе появилась дрейссена, в последние годы ее количество несколько уменьшилось, но все еще остается значительным (Митропольский, 1963).

Видовой состав фитопланктона в открытых участках водоема очень однообразен (Гусева и Экзерцев, 1965). Здесь в массе встречаются лишь несколько видов диатомовых и синезеленых. Основную роль в весеннем цветении играет *Melosira*. Со второй половины июня численность диатомовых падает, но к осени они дают вторую, правда меньшую вспышку размножения. Биомасса диатомовых в Центральном плесе колеблется по годам в пределах 0.79—2.19 мг/л. Развитие синезеленых (массовый вид *Aphanizomenon*) начинается в конце июня и достигает максимума в сентябре. В октябре их численность резко снижается. Средневегетационная биомасса синезеленых колеблется от 0.40 до 1.63 мг/л. В распределении фитопланктона также необычайно четко проявляется пятнистость.

Изучение состава пищи, интенсивности питания и сравнение темпа роста и упитанности у разных видов рыб позволили установить, что взрослые планктофаги (синец, чехонь, снеток, ряпушка) и молодь большинства видов, за исключением коротких и не повторяющихся ежегодно

периодов, пищей обеспечены удовлетворительно. В достаточно хороших условиях после перехода на питание дрейссеной оказалась плотва. Обеспечены пищей (особенно хорошо в годы, урожайные для снетка) и хищные рыбы — судак, щука, налим и окунь. Для этих видов рыб пищевой фактор не лимитирует численность популяций. Более сложны трофические связи типичного бентофага — леща. Старшевозрастные особи этого вида живут в условиях плохой пищевой обеспеченности, связанных прежде всего с низким темпом воспроизводства донной фауны (Мордухай-Болтовской, 1962), а не с численностью его стада (Поддубный и Ильина, 1965).

Участками повышенной плотности кормовых объектов для планктофагов оказываются открытые плесы. Снетки и молодь привлекают сюда судака и крупного окуня. На ограниченных участках старых русел рек и в озерах затопленной поймы, где сохранились продуктивные илы (Курдин, 1965), а также в прибрежье образует очень устойчивые скопления лещ (Рыбопромысловый атлас, 1963). В затопленных лесах постоянно преобладает плотва (Поддубный, 1963б).

Многие виды рыб в силу специфики биологии (щука, растительноядная форма плотвы, значительная часть молоди фитофильных рыб, прибрежный окунь) не выходят в открытые плесы, а большую часть года обитают в литоральной зоне и на прилегающих к ней участках поймы (Гордеев и Пермитин, 1968).

Существенно влияет на местоположение, структуру, плотность, продолжительность существования и перемещения нагульного скопления наличие условий, обеспечивающих питающейся особи доступность кормовых объектов. Кроме комплекса оптических факторов, значение которых в процессе добывания рыбой пищи хорошо известно (Мантейфель, 1961), в мелководном водоеме на поведение скопления могут существенным образом влиять волнение, интенсивность цветения фитопланктона и местные течения. Не случайно поэтому все обнаруженные в Рыбинском водохранилище устойчивые нагульные скопления рыб образовались на участках, изобилующих углублениями дна, защищенных от механического воздействия волн, относительно менее проточных и лежащих ниже слоя активного фотосинтеза. Как правило, эти участки расположены вблизи от русел бывших рек, способных, видимо, в данном случае служить рыбе ориентирами при перемещениях (Поддубный и Гордеев, 1966).

Наконец, важным моментом, способным, как показали наблюдения, повлиять на степень устойчивости и поведение нагульного скопления, является местоположение его относительно нерестовых участков локальных стад и соотношение в этих стадах групп оседло живущих и мигрирующих рыб. Скопления, образовавшиеся из оседлых особей, в целом относительно малоподвижны. И наоборот, преобладание в скоплении активных рыб из группы мигрантов стада (эти скопления образуются обычно на периферии ареала) определяет динамичность его поведения.

#### *Массовые перемещения рыб на экологических полигонах*

Методика изучения местных перемещений разрабатывалась с расчетом на возможно более полный учет всей суммы факторов, способных прямо или косвенно повлиять на поведение нагуливающейся рыбы.

Было предпринято комплексное обследование отдельных нагульных скоплений рыб и занятых ими участков по системе повторяемых стандартных суточных станций, находящихся в основных биотопах массовых видов рыб, расположенных вне прибрежной зоны водоема, в сублиторали и батии. Каждая станция имела в своей основе квадрат акватории площадью 1 км<sup>2</sup>, околтуренный плавающими вехами с точно определен-

ным по показаниям радиолога местоположением, и несколько опорных точек за пределами этого квадрата на характерных по тем или иным показателям близлежащих участках.

Перед началом наблюдений в районе каждой станции производились подробные батиметрическая и грунтовая съемки. Рыба отлавливалась в нескольких точках полигона различными орудиями лова. В центре квадрата по кругу диаметром 200 м выметывалась высокостенная сеть с ячейей, подобранной для оптимального отлова тех или иных рыб. Сеть имела длину 750 и высоту около 8 м, что позволяло охватить заметом при небольших глубинах водохранилищ значительную акваторию водоема площадью около 4 га, от поверхности до дна. По длине сеть была разбита на 50 маркированных секторов, которые при постановке ориентировались по странам света. Для регистрации вертикального распределения рыбы сетное полотно в каждом секторе разделялось в свою очередь на 3 участка по высоте — верхний, средний и нижний.

При выборке сети отдельно регистрировался улов изнутри и снаружи в каждом секторе сети и слое воды. Сеть устанавливалась во второй половине дня строго по кругу и выбиралась в первой половине следующего дня. Ориентиром при замете служила центральная веха станции, установленная на пересечении диагоналей квадрата. Постановка сети занимала 20—30 мин., а выборка, в зависимости от величины улова, — 2—4 часа. Кроме кольцевой сети, в районе каждой из 4 контурных вех станции в определенном направлении в одну линию выставлялись 2—4 обычные мелко- и крупноячейные сети. Улов периферийных сетей регистрировался отдельно с одной и с другой стороны, что облегчало определение направления движения рыбы на исследуемом участке. Периферийные или угловые сети проверялись несколько раз в сутки. Кроме лова ставными орудиями, в нескольких точках района станции 4 раза в сутки производилось траление промысловым и мальковым разноглубинными тралами в 2 или 3 горизонтах в зависимости от глубины участка.

Улов всех орудий подвергался биологическому анализу. Кроме облова, на каждой станции в сеть запускалась рыба, меченная обычными метками, для определения коэффициентов уловистости и расчетов фактической численности особей в исследуемых скоплениях (Поддубный и Гордеев, 1968), а также особи, несущие ультразвуковые передатчики или привязные поплавки. Для учета изменений окружающей среды 2 раза в сутки, утром и вечером, в 9—10 точках района станции, внутри окуртуренного вехах пространства и за его пределами, в придонном и поверхностном слоях воды с помощью гидроизмерительных комбайнов определялись температура, концентрация водородных ионов, электропроводность воды и содержание в ней растворенного кислорода. С помощью поплавков и буквопечатающих вертушек ГГИ на разных горизонтах регистрировались направление и скорость течения. Сетью Джудая из газа № 61 два раза в сутки отбирались тотальные пробы зоопланктона и один раз — 5-литровым батометром Францева с трех горизонтов пробы фитопланктона. При первом и повторном обследовании каждой станции в одних и тех же точках дночерпателем Экмана-Берджа отбирались пробы бентоса. Методика измерений и сбора проб соответствовала принятой лабораториями Института биологии внутренних вод АН СССР.

В период наблюдений на каждой станции с помощью самописцев погоды регистрировались температура и влажность воздуха, атмосферное давление, направление и сила ветра.

Полученные суммарные данные об изменениях абиотической и биотической среды сопоставлялись с изменениями численности, биологического состава и направления перемещений рыб, регистрируемыми по их попаданию в определенные секторы кольцевой, вспомогательных сетей и уло-

вам других орудий. Одновременно на ряде участков с наиболее типичными экологическими ситуациями запускались рыбы, меченные поплавками (Поддубный, 1965; Пермитин, 1966) или несущие ультразвуковые передатчики (Поддубный и др., 1969). Результаты наблюдений за перемещением рыб наносились на соответствующие картосхемы. Наиболее четкие и типичные для большинства районов устойчивых нагульных скоплений результаты дало 7-кратное обследование комплекса стаций, расположенных в эстуарии речного плеса Рыбинского водохранилища (ст. 1). Эти результаты целесообразно оценить более подробно.

Орудия лова выставлялись в обширной ложбине, вытянутой с юго-запада на северо-восток, ограниченной с восточной стороны большим песчаным островом, а на западе и северо-востоке постепенно переходящей в мелководья. С запада, со стороны мелководной зоны, к центру ложбины хорошо прослеживается русло ручья. Восточнее песчаного острова расположено бывшее русло Волги, а в западной мелководной части района, у берега, находятся обширные заросли водной растительности. Дно мелководной зоны представляет собой обнаженные почвы и песок. В лож-

Таблица 10

Сезонные изменения биомассы и численности бентоса и планктона в эстуарии Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Группа организмов		21 VI	9 VII	30 VII	26 VIII	10 IX	5 X	9 XI
Зообентос								
Общая биомасса, мг/м <sup>2</sup>	минимальная	0.5	0.8	—	0.3	—	0.03	0.017
	максимальная	16.9	9.5	—	5.7	—	2.5	5.16
	средняя	14.2	4.9	—	2.7	—	1.1	2.6
<i>Chironomus plumosus</i> , мг/м <sup>2</sup>	минимальная	0.4	0.9	—	0.3	—	0.5	0.4
	максимальная	15.9	9.2	—	5.1	—	2.5	4.6
	средняя	6.2	4.7	—	2.3	—	0.7	1.1
Зоопланктон								
Общая биомасса, мг/м <sup>3</sup>	минимальная	47.7	18.9	40.3	3.4	24.4	1.8	2
	максимальная	3780.0	1660.8	994.7	913.0	3970.0	359.5	81.0
	средняя	1112.3	304.5	356.9	175.4	634.2	73.9	22.95
<i>Bosmina coregoni</i> , мг/м <sup>3</sup>	минимальная	14.5	18	2.3	0.6	7.7	1.2	0.9
	максимальная	1691.0	285.9	260.8	226.6	3900.0	276.7	80.0
	средняя	418.8	86.3	75.0	63.1	511.2	44.9	19.25
Фитопланктон								
Все виды, экз./л	минимальная	75	100	450	2250	75	75	100
	максимальная	5150	18675	4600	16925	5100	8650	13275
	средняя	839	4615	2412	5615	1529	1863	2326
<i>Melosira</i> , экз./л	минимальная	75	100	300	975	50	50	100
	максимальная	3100	15975	3350	6600	4050	7825	13175
	средняя	791	3634	1708	3481	1329	1613	1497

Колебания показателей водной массы в различных горизонтах

	21 VI	9 VII	30 VII	26 VIII	10 IX	5 X	9 XI
Температура	16.0—16.8	15.9—16.8	16.8—17.1	15.6—16.8	15.9—16.2	10.2—13.5	12.0—13.2
	16.0—16.2	15.9—16.8	16.8—17.1	15.6—16.5	15.9—16.2	10.2—12.1	11.9—14.1
	15.0—16.2	15.9—16.6	16.8—17.7	14.4—15.0	15.6—16.2	8.7—10.2	11.7—14.2
Электропроводность, ·10 <sup>-4</sup> обр. ом/см.	1.74—1.86	1.85—1.92	2.04—2.09	2.12—2.19	1.99—2.16	1.70—1.80	1.81—2.2
	1.73—1.84	1.85—1.90	2.05—2.09	2.13—2.18	1.99—2.40	1.67—1.80	1.8—2.2
	1.75—1.94	1.83—1.89	2.04—2.10	2.14—2.19	2.0—2.40	1.65—1.76	1.8—2.2
pH, дно	9.4—12.6	7.8—8.15	6.5—7.7	8.1—8.4	7.3—7.9	6.5—9.2	7.9—8.3
Содержание растворенного кислорода, мг/л, дно	7.84—9.9	8.0—8.62	7.14—8.4	7.3—9.12	7.75—8.51	9.12—10.3	Нет данных

бине залегает серый песчаный ил, а на русле Волги, в зоне аккумуляции биомассы, — серый ил. Биомасса бентоса наиболее высока в июне—июле, а затем значительно снижается (табл. 10).

В пробах постоянно преобладали *Chironomus plumosus* и *Bosmina coregoni*. Биомасса зоопланктона имела 2 четких пика — в июне и в сентябре. Наиболее низкая биомасса зоопланктона в нагульный период рыб наблюдалась в августе.

Численность фитопланктона, в основном за счет *Melosira*, была максимальной в первой половине июля и в конце августа. Температура и электропроводность в районе наблюдений в июне—июле были очень однородными (табл. 11). В августе наметилась небольшая температурная стратификация, а затем вновь восстановилась гомотермия. Наиболее высокие показатели электропроводности воды зарегистрированы в августе—сентябре, pH — в июле, а содержание растворенного кислорода — в октябре. Наибольшие колебания характеристик водной массы в отдельных точках участка наблюдались по температуре и электропроводности в конце нагульного периода, по pH — в июне, а по содержанию кислорода — в июне и августе.

Уловы молоди и взрослых поедаемых хищниками видов рыб (табл. 12) оказались наиболее высокими в сентябре—ноябре за счет подросших сеголетков снетка. В улове кольцевой сети постоянно встречались 8 видов рыб: лещ, плотва, синец, густера, чехонь, судак, окунь, щука. Резко преобладал по численности синец и примерно в одинаковом количестве объедались лещ, плотва, чехонь и густера.

Наиболее высокие уловы были получены в первое и третье посещения станции (табл. 13). Значительные уловы внутри сети, характерные, как было установлено ранее (Поддубный и Гордеев, 1966), для устойчивой местной группировки рыб, сохранялись на рассматриваемом участке только в июне—июле. Нагульное скопление рыб образовалось во второй

Средний улов молодежи рыб (шт. за 15 мин. траления)

Вид	21 VI	9 VII	30 VII	26 VIII	10 IX	5 X	9 XI
<b>Поверхностный слой</b>							
Снеток (взрослый) . . . . .	17	66	53	33	1	51	101
» (сеголетки) . . . . .	—	—	5	63	359	381	470
Ерш . . . . .	1	1	1	6	1	1	5
Окунь (сеголетки) . . . . .	—	—	8	20	219	8	16
Прочие . . . . .	1	3	26	37	31	41	20
<b>Придонный слой</b>							
Снеток (взрослый) . . . . .	231	122	55	71	3	250	42
» (сеголетки) . . . . .	—	—	1	59	22	426	209
Ерш . . . . .	1	—	12	10	3	2	12
Окунь (сеголетки) . . . . .	—	—	1	1	2	22	6
Прочие . . . . .	4	12	24	6	27	69	20
Всего . . . . .	255	204	186	306	668	1251	901

половине июня, после подхода сюда массы синца из прибрежной зоны. В августе уловы резко снизились, а в сентябре—октябре вновь возросли, но почти исключительно за счет проходящих особей. Основное попадание рыбы в это время наблюдалось в поверхностном слое, где, видимо, и проходили мигрирующие стаи.

Таблица 13

Улов сети при кольцевом замате (шт. за 14 час. лова)

	Попадание снаружи				Попадание изнутри				Весь улов сети
	поверх-ность	середина	дно	всего	поверх-ность	середина	дно	всего	
21 VI	195	245	117	557	49	29	38	116	673
9 VII	67	62	30	159	18	41	29	88	247
30 VII	158	156	79	393	26	32	58	116	509
26 VIII	22	6	17	45	2	1	3	6	51
10 IX	233	60	50	343	11	4	3	18	361
5 X	135	51	31	217	5	4	4	13	230
9 XI	21	7	14	42	—	—	—	2	44

Оценивая биологические показатели пойманных особей синца (табл. 14), следует прежде всего обратить внимание на изменение полового состава уловов. В июне среди рыб, подходящих к району наблюдений, самок было больше в полтора раза. Плотность скопления рыб в это время была высокой, все особи питались.

Уловы 9 VII снизились вдвое, причем в 2 раза больше объедались самок. Интенсивность питания резко снизилась, наполненные кишечники были только у самцов, тогда как у всех самок они оказались пустыми. Несколько увеличился средний размер рыб за счет более крупных самок, попавших во внутреннюю часть сетного кольца. Улов синца 30 VII вновь увеличился вдвое, размеры рыб внутри и снаружи сети были одинаковыми, соотношение полов — нормальным, питалось перед поимкой большинство особей. 26 VIII улов снизился почти в 10 раз, 85% его составляли самки, все они имели несколько большие размеры тела, наполненные

Таблица 14

**Биологические показатели синца в улове снаружи (1) и внутри (2)  
кольцевой сети**

	Средняя длина тела, мм		Средний возраст, лет		Соотношение полов, самки : самцы		Число питающихся особей, %		Улов, шт.		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	всего
21 VI	253	249	7	6	1.5 : 1	1 : 1	100	100	476	96	572
9 VII	254	262	6	6	2 : 1	2 : 1	17	33	111	58	169
30 VII	241	241	6	6	1 : 1	1 : 1	100	66	293	74	367
26 VIII	248	270	6	7	2 : 1	1 : 0	100	100	12	1	13
10 IX	248	250	6	7	2 : 1	1 : 1	80	100	186	6	192
5 X	248	246	6	7	2 : 1	1 : 1	40	60	145	7	152
9 XI	253	—	6	—	1 : 3	—	—	—	9	—	9

кишечники и активно перемещались, так как были объячеены наружной стороной сети. В сентябре—октябре уловы вновь увеличились, преобладание самок стало меньше, большая часть рыбы питалась, размеры особей внутри и снаружи сети были почти одинаковыми. В последний срок наблюдений (9 XI) в небольшом по величине улове преобладали самцы, попавшие снаружи сети. Все они имели пустые кишечники.

Таким образом, замеченные изменения численности нагульного скопления связаны с подходом в район наблюдений или уходом из него самцов синца. Нагуливающиеся самки этого вида, напротив, ведут менее подвижный образ жизни — собственно они и составляют основу скопления. После окончания нагула самки первыми начинают и заканчивают перемещение к местам зимовки.

Таблица 15

**Размеры, возраст и соотношение полов леща в улове снаружи (1)  
и внутри (2) кольцевой сети**

	Средняя длина тела, мм		Средний возраст, лет		Соотношение полов, самки : самцы		Улов, шт.		
	1	2	1	2	1	2	1	2	всего
21 VI	236	235	6	4	1 : 1	1 : 0	36	9	45
9 VII	232	255	5	5	1 : 1	1 : 1	11	9	20
30 VII	223	226	5	5	1 : 2	1.5 : 1	10	14	24
26 VIII	251	247	6	5	1 : 6	1 : 1	7	3	10
10 IX	237	220	5	5	1 : 2	1 : 0	39	5	44
5 X	235	234	5	5	1 : 2	1 : 0	18	2	20
9 XI	237	—	5	—	2 : 1	—	10	—	10

В уловах леща с наружной стороны сети (табл. 15) во все сроки наблюдений, кроме последнего, соотношение полов близко 1 : 1 или преобладали самцы. Внутренней же частью сетного кольца объячевались преимущественно самки. У этого вида самки в период нагула также, видимо, менее подвижны, чем самцы. Больших различий в размерах тела и возрасте рыб, пойманных в разное время, не обнаружено, а устойчивое соотношение рыб, объячевившихся снаружи и изнутри сети (1 : 1, 2 : 1), отражающее их малую активность, наблюдалось в июле и августе. Основной подход леща к местам нагула происходил в июне, а начало движения из района наблюдений — в сентябре. Следует отметить, что кольцевая сеть с шагом ячеи 40—45 мм облавливала только небольшую часть популяции леща — близких к созреванию 5—6-летних особей. Для этой группы рыб ранее

было установлено (Поддубный, 1959б), что они в июне—августе нагуливаются на удаленных от русел участках поймы и в прибрежной зоне, а в сентябре, с началом осеннего похолодания и падением уровня, перемещаются в сторону русел, на большую глубину, продолжают там питаться, а затем, уже непосредственно перед ледоставом, вновь выходят на пойму, где и зимуют. Улов 9 XI отражает предзимовальное перемещение леща, которое, как и у синца, начинают первыми самки.

Уловы густеры (табл. 16) изменялись по величине в отдельные сроки так же, как и у леща. Размеры тела особей этого вида в течение нагульного периода мало различались. В августовском улове преобладали самцы, а в остальные сроки — самки. Основной улов дала наружная сторона сети, преимущественно во второй половине лета, когда густера в массе начала покидать прибрежные мелководья.

Таблица 16

Размеры и соотношение полов густеры в улове снаружи (1) и внутри (2) кольцевой сети

	Средняя длина тела, мм		Соотношение полов, самки : самцы		Улов, шт.		
	1	2	1	2	1	2	всего
21 VI	208	190	7 : 1	0 : 2	19	2	21
9 VII	216	200	—	3 : 1	—	4	4
30 VII	200	200	1 : 1	2 : 1	8	3	11
26 VIII	196	—	1 : 4	—	5	—	5
10 IX	202	—	3 : 1	—	22	2	22
5 X	191	200	2 : 1	—	18	—	18
9 XI	210	—	2 : 0	—	2	2	2

Резкое преобладание самок до глубокой осени сохранялось в уловах плотвы (табл. 17). В районе наблюдений плотва большого нагульного скопления не образовывала, ловились здесь, видимо, только особи вида, в начале лета идущие с нерестилищ на близлежащие участки, богатые дрейссеной (затопленные леса западного побережья водохранилища), а осенью возвращавшиеся на зимовку в «свой» плес (Поддубный, 1966а). Некоторое увеличение улова в сентябре леща и густеры связано с отходом на пойму прибрежной плотвы после обсыхания части мелководий.

Таблица 17

Размеры, возраст и соотношение полов плотвы в улове снаружи (1) и внутри (2) кольцевой сети

	Средняя длина тела, мм		Средний возраст, лет		Соотношение полов, самки : самцы		Улов, шт.		
	1	2	1	2	1	2	1	2	всего
21 VI	235	242	7	7	2 : 1	1 : 0	6	5	11
9 VII	—	232	—	7	—	1 : 0	—	1	1
30 VII	226	225	7	7	1 : 0	1 : 0	22	9	31
26 VIII	234	238	7	7	1 : 0	1 : 0	4	—	4
10 IX	230	239	9	9	13 : 1	1 : 0	38	4	42
5 X	230	—	8	—	1 : 0	—	11	—	11
9 XI	265	—	8	—	1 : 1	—	6	—	6

Судак нагуливался на пойме преимущественно во второй половине лета, после выхода сюда подростшей молоди рыб. Скоплений в период интенсив-



ного питания этот вид не образовывал. Уловы судака невелики, соотношение полов изменчиво, но большую часть периода преобладали самки (табл. 18). Основная масса рыб была поймана наружной стороной сети. Заметно снижение средних размеров тела судака в уловах 30 VII и 5 X, при подходе в скопление самцов, покидающих прибрежную зону, где они до этого находились с начала весны и питались годовиками плотвы и окуня.

Таблица 18

Размеры, возраст и соотношение полов судака в улове снаружи (1) и внутри (2) кольцевой сети

	Средняя длина тела, мм		Средний возраст, лет		Соотношение полов, самки : самцы		Число питающихся особей, %		Улов, шт.		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	всего
21 VI	361	380	7	6	1 : 2	0 : 1	30	—	8	1	9
9 VII	360	386	5	6	4 : 1	2 : 1	75	43	6	4	10
30 VII	375	330	5	5	3 : 1	0 : 1	100	100	2	2	4
26 VIII	326	370	4	6	1 : 1	0 : 1	100	100	4	—	4
10 IX	388	380	5	6	9 : 1	1 : 0	100	—	8	1	9
5 X	328	320	4	3	1.5 : 1	0 : 1	77	100	12	2	14

Окунь постоянно находился в районе наблюдений, но не образовывал скоплений. Основными местами нагула крупных особей этого вида являлись, так же как и у плотвы, затопленные леса (Поддубный, 1965). Мелкие особи, среди которых резко преобладали самцы, большую часть жизни проводили в прибрежье. Размер рыб в уловах изменялся мало, только в июне он несколько снизился в результате подхода из прибрежья более мелких самцов (табл. 19).

Таблица 19

Размеры и соотношение полов окуня в улове снаружи (1) и внутри (2) кольцевой сети

	Средняя длина тела, мм		Соотношение полов, самки : самцы		Число питающихся особей, %		Улов, шт.		
	1	2	1	2	1	2	1	2	всего
21 VI	228	200	1 : 1	0 : 1	40	—	5	2	7
9 VII	—	240	—	1 : 0	—	—	1	—	1
30 VII	237	224	5 : 1	4 : 1	100	100	7	5	12
26 VIII	247	—	1 : 1	—	80	—	3	1	4
10 IX	242	—	1 : 1	—	100	—	11	—	11
5 X	242	—	4 : 1	—	100	—	7	—	7
9 XI	242	—	4 : 1	—	100	—	7	—	7

Наблюдения велись в различные по условиям погоды периоды. Различным по направлению и скорости в зависимости от направления и силы ветра и режима работы Угличской и Рыбинской ГЭС было и течение в местах постановки орудий лова. Эти факторы в известной мере определяли горизонтальное распределение зоо- и фитопланктона, содержание растворенного кислорода в придонных слоях воды и в той или иной степени повлияли на поведение рыб.

21 VI в результате сильного сгонного ветра и работы ГЭС придонные и средние слои воды перемещались в север-северо-восточном направлении (из плеса в открытую часть водохранилища) со скоростью 5—8 см/сек. Поверхностное течение под углом к ветру, направленное противоположно

придонному, имело скорость 2—3 см/сек. Переносимая этим течением прибрежная вода отличалась очень высокими показателями pH (рис. 86). Сгонные явления, ведущие к падению уровня воды в прибрежной зоне, вызывают, как было установлено ранее (Поддубный, 1959б), массовый отход рыбы на более глубокие места. Именно такого типа перемещения, видимо, и наблюдались в районе работ в конце июня у основной массы леща, густеры, судака и окуня (рис. 86, А, Б, Д, Е). Преобладающим для всех перечисленных рыб оказалось движение на север-северо-восток. Одновременно, однако, имело место и встречное движение леща и густеры из прибрежной зоны, расположенной в западном секторе участка вдоль бывшего русла ручья, к наибольшим глубинам. Эти перемещения характерны для питающихся рыб. В данном случае они связаны с нахождением в зоне повышенной плотности населения бентоса (рис. 86, Б).

Четко выраженное во всех горизонтах встречное движение наблюдалось у синца, находившегося вечером в центре (рис. 86, Г), а утром (рис. 86, В) в юго-восточной части обширного скопления зоопланктона, сносимого придонными течениями на северо-восток, а поверхностным — на юго-восток. Вся рыба перемещалась в направлении глубинных течений и против них.

В следующий срок наблюдений (9 VII) при южном ветре четко прослеживалось поверхностное течение по ветру и стоковое придонное вдоль ложбины — в северо-восточном направлении. Улов леща (рис. 87, А) в это время состоял из рыб, подошедших к сети против течения со стороны берега. Также против течения перемещалась и большая часть густеры (рис. 87, Б), но в придонном слое было и встречное движение, направленное к центру скопления бентоса. В пределах скопления зоо- и фитопланктона утром и вечером совершал перемещения также и синец (рис. 87, В, Г). Рыба двигалась во всех горизонтах строго по течению или против него. Почти не изменилось по сравнению с июньским направление движения судака (рис. 87, Д). По-прежнему в утренние часы он обьячеивался сестью у дна со стороны мелководий песчаного острова, а вечером перемещался, питаясь в среднем и поверхностном слоях воды. Окуня в улове не оказалось, а щука (рис. 87, Е) была поймана в тех же секторах сети, что и судак, только со стороны острова она подошла в поверхностном слое воды.

30 VII после значительного снижения численности донных организмов в результате вылета мотыля у леща (рис. 88, А) еще более четко, чем в предыдущие сроки, проявился тип перемещений, заключающийся в вечернем переходе на нагул в прибрежную мелководную зону (на участки, занятые растительностью или затопленным лесом) и утреннем скате в район бывшего русла и углублений поймы. Этот же тип перемещений был характерен и для густеры (рис. 88, Б). Перемещались лещ и густера в поверхностном и среднем слоях воды параллельно течению, а у дна — вдоль русла бывшего ручья. Прежним осталось направление движения синца (рис. 88, В, Г), хотя течение в придонном слое было поперек ложбины, а не вдоль, как в предыдущий срок. У судака и окуня (рис. 88, Д, Е) преобладало движение со стороны острова.

26 VIII в связи с начавшимся ухудшением условий нагула рыб на мелководьях продуктивные или ложбины вновь стали привлекать питающихся бентофагов. Особенно четко подход из прибрежной зоны в ложбину на нагул проявился у густеры (рис. 89, Б). Точно таким, как у густеры, было поведение плотвы. У леща же, видимо, только часть особей вошла в образующиеся нагульные скопления, а основная масса рыб по-прежнему продолжала совершать переходы с мелководий на глубину и обратно, руководствуясь направлением русла ручья (рис. 89, А).

Типично нагульными были перемещения и других рыб, так как в центральном секторе участка сохранилось устойчивое скопление зоо- и, осо-

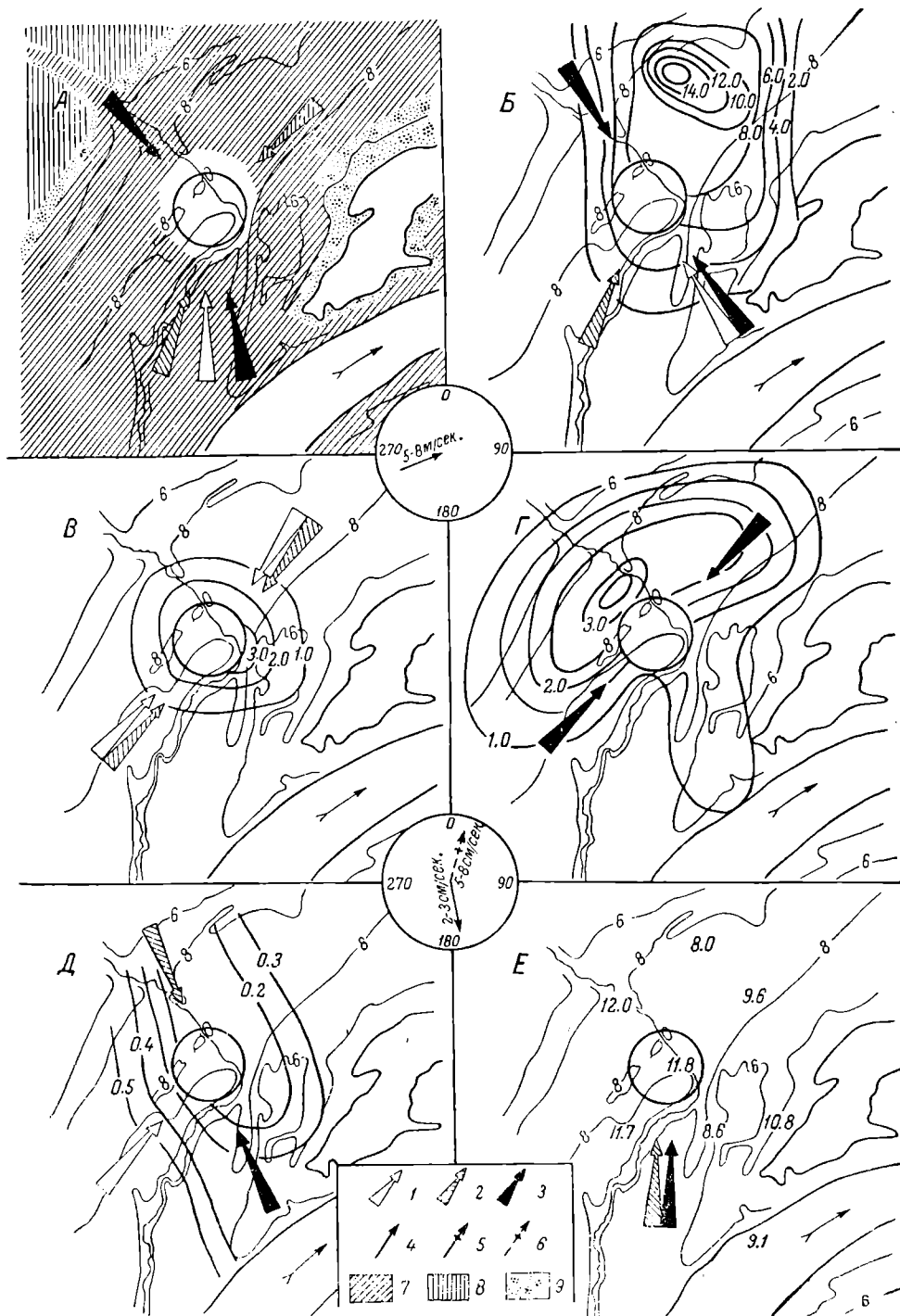


Рис. 86. Местные перемещения рыб в июне.

А — грунты, движения леща; Б — бентос, движение густеры и плотвы; В, Г — зоопланктон (утро, вечер), движения синца; Д — фитопланктон, движения судака; Е — рН, движения окуня. 1—3 — движение рыб (поверхность, середина, дно); 4 — направление ветра; 5, 6 — направление течения (поверхность, дно); 7—9 — тип грунта (7 — ил, 8 — размытые почвы, 9 — пески).

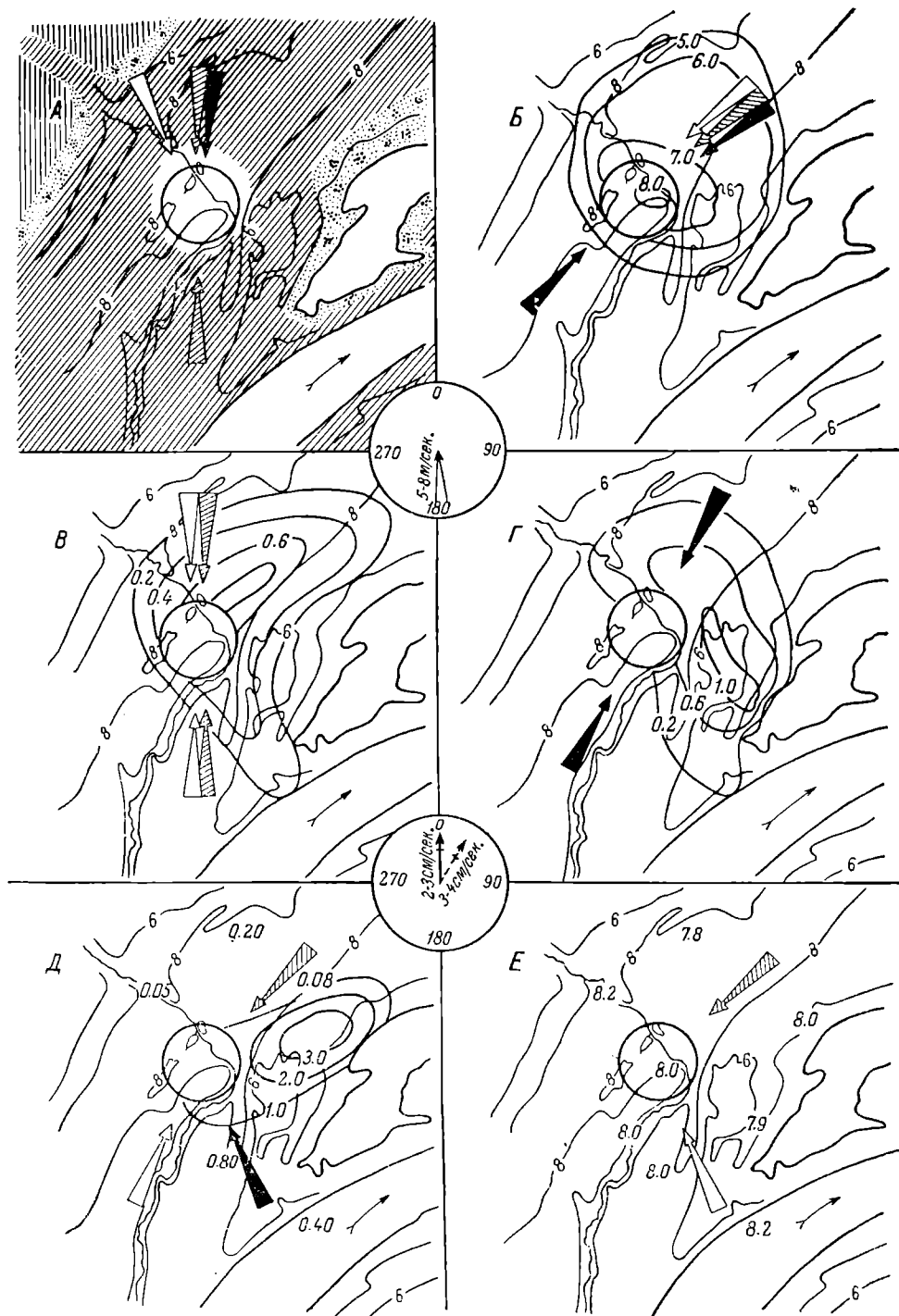


Рис. 87. Местные перемещения рыб в начале июля.  
Е — рН, движение щуки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 86.

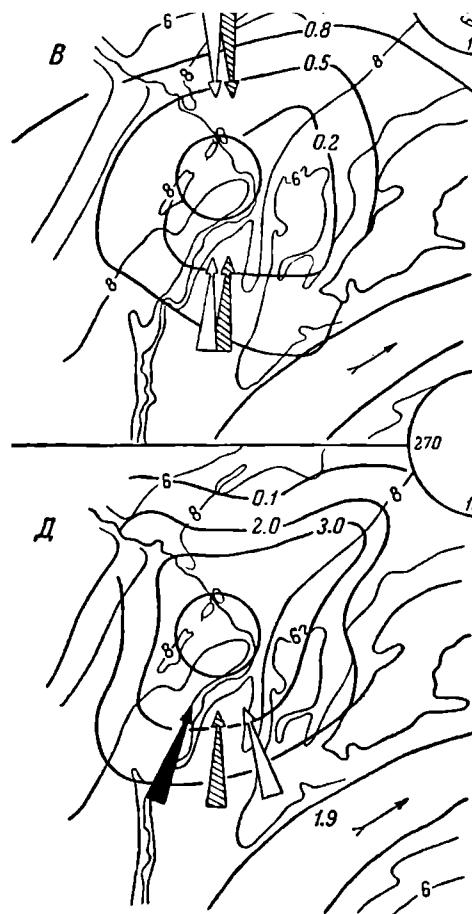
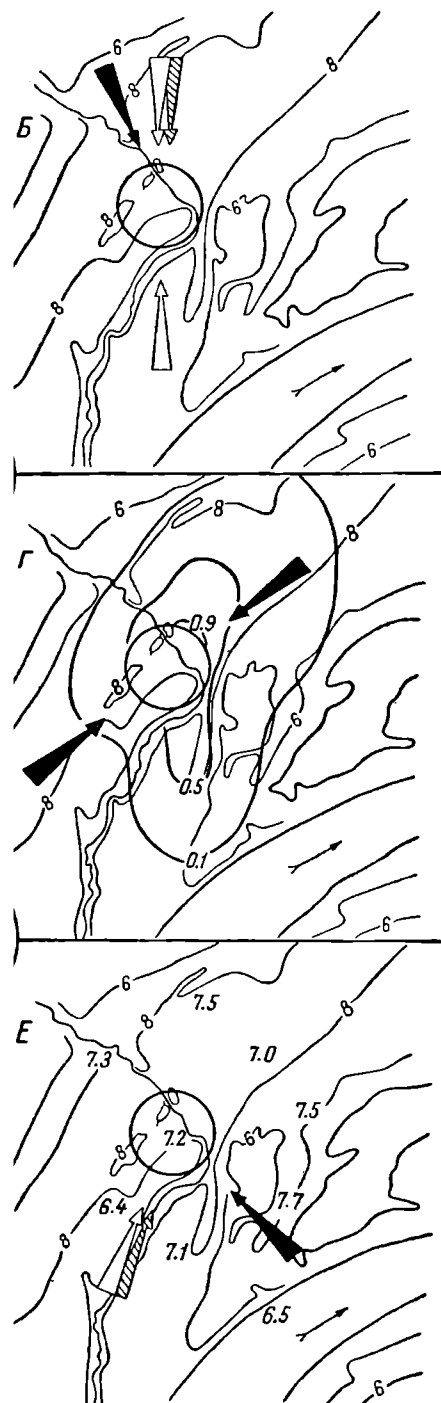


Рис. 88. Местные переме  
Обозначения те ж



рыб в конце июля.  
на рис. 86.

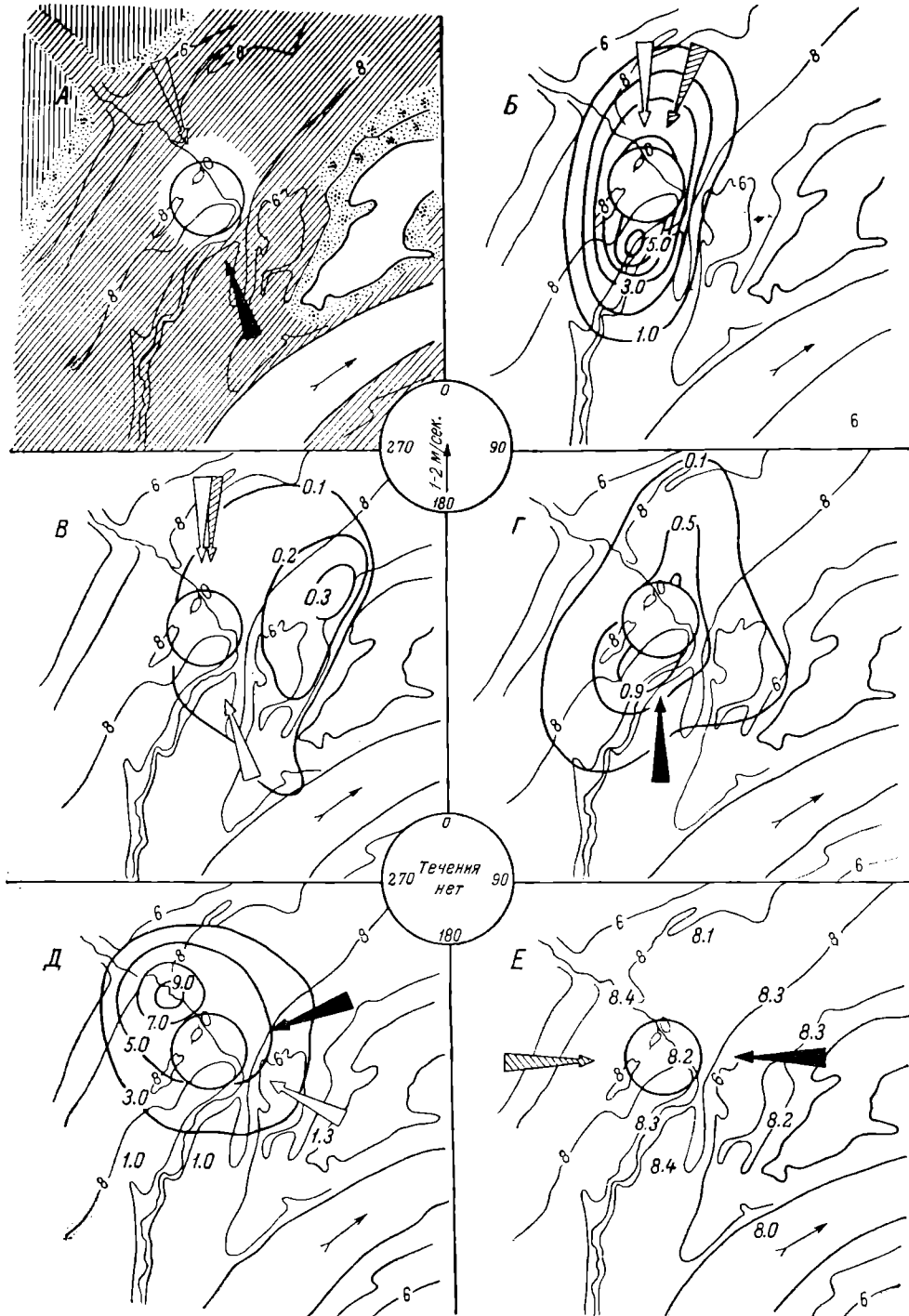


Рис. 89. Местные перемещения рыб в конце августа.  
Обозначения те же, что и на рис. 86.

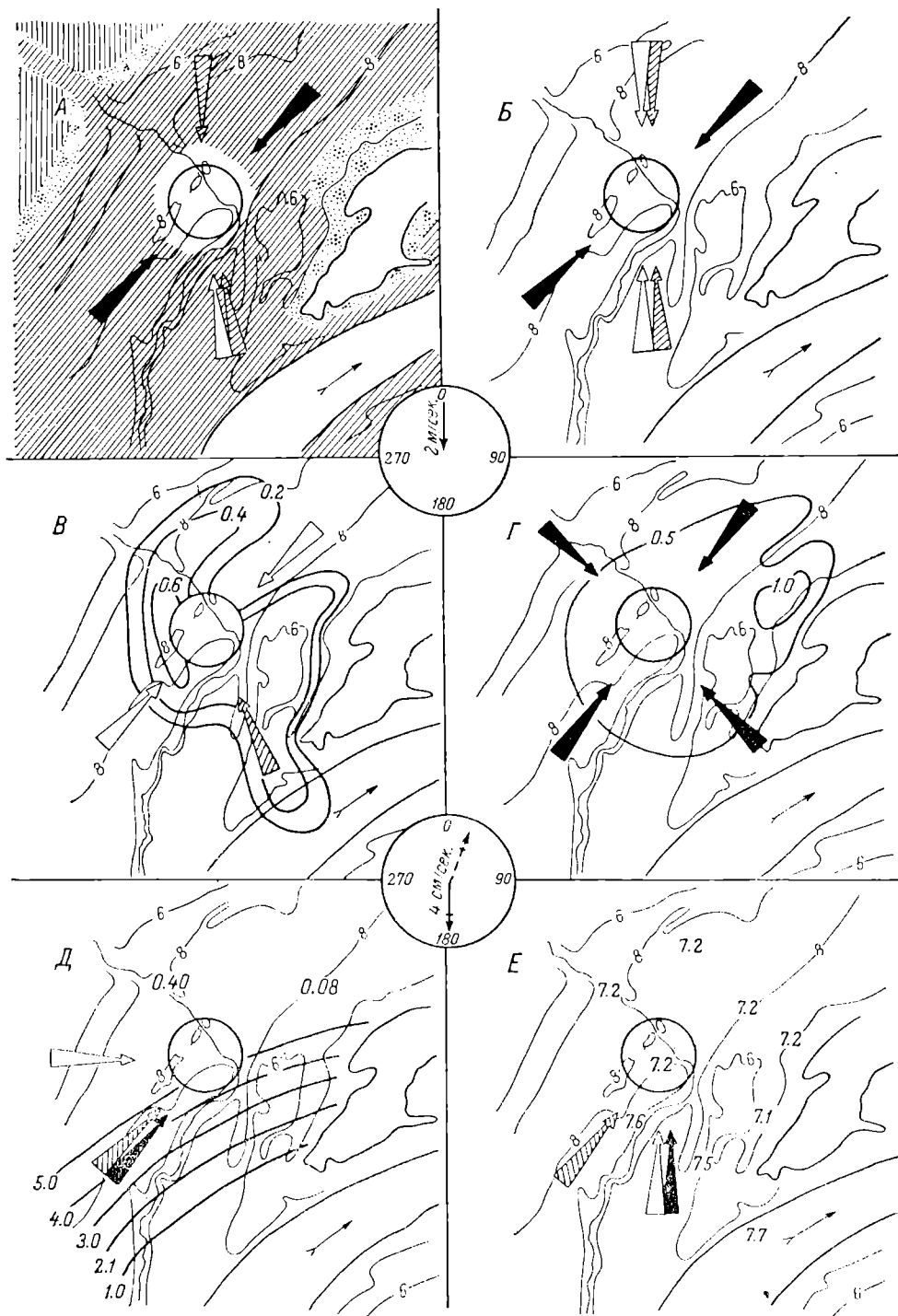


Рис. 90. Местные перемещения рыб в начале сентября.  
Обозначения те же, что и на рис. 86.

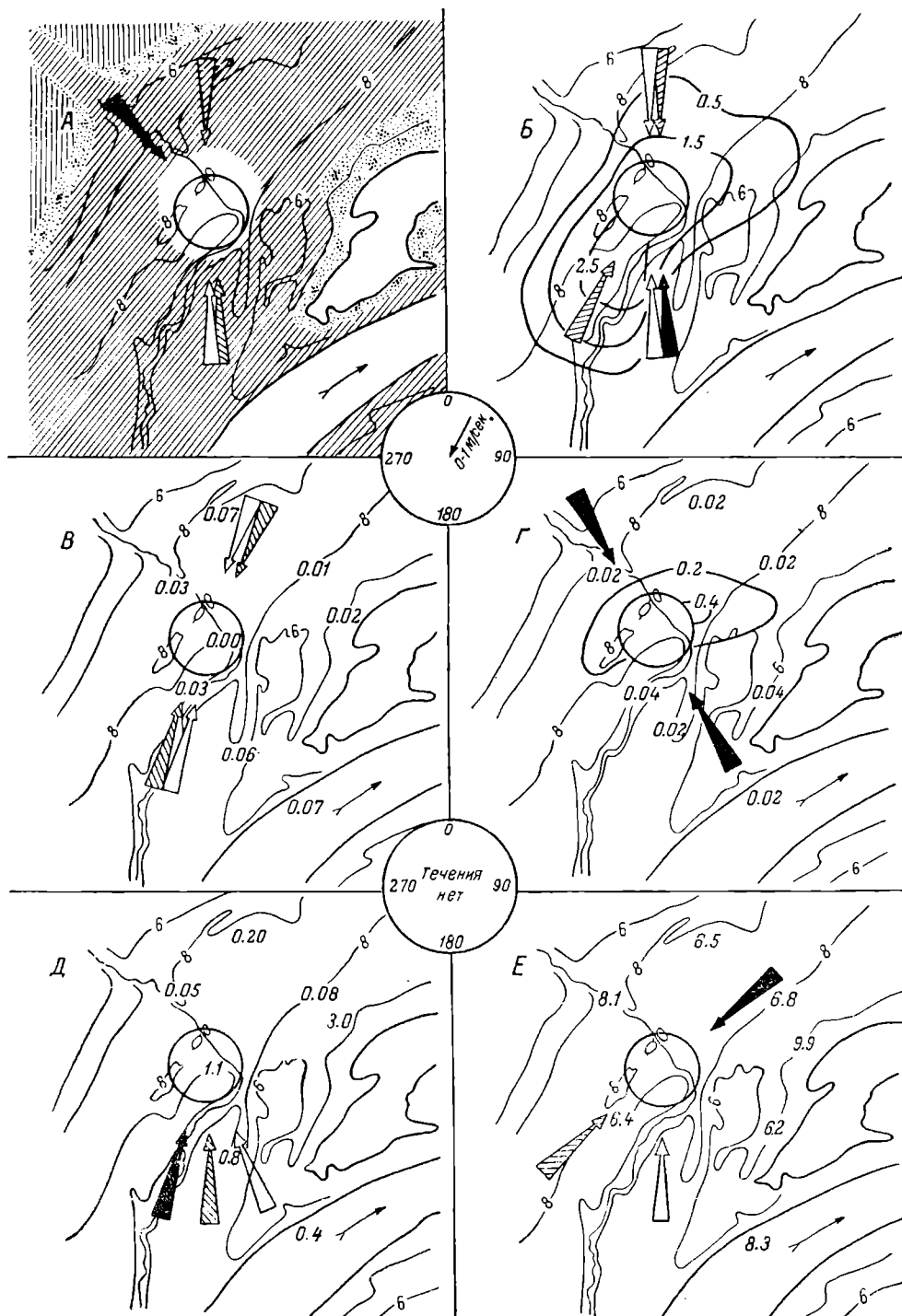


Рис. 91. Местные перемещения рыб в начале октября.  
Обозначения те же, что и на рис. 86.



бенно, фитопланктона и заметно увеличилась численность молоди рыб. Течение в период наблюдений отсутствовало у дна и было очень слабым в поверхностном слое. Улов синца в этот срок, как уже отмечалось (табл. 14), был минимальным и состоял преимущественно из самок. В поверхностном и среднем слоях воды рыба сохраняла прежнее направление движения, а в придонном слое весь синец обьязеился южной чатью сети (рис. 89, В). Судак по-прежнему подошел со стороны острова (рис. 89, Д), а окунь с той же, что судак, и с противоположной стороны (рис. 89, Е).

К 10 IX в районе наблюдений сохранилось скопление зоопланктона (рис. 90, Г), в результате сгонного течения произошел снос в ложбину массы фитопланктона (рис. 90, Д), заметно увеличилась численность молоди рыб в тралах (табл. 12) и по сравнению с предыдущим сроком наблюдений в 7 раз возросли сетные уловы (табл. 13). В перемещениях леща, густеры, плотвы и синца (рис. 90, А—Г) сохранились прежние направления движения, замеченные в июне—июле, т. е. в те периоды, когда на участке наблюдались стоковые течения. Одновременно сети зарегистрировали и начавшийся скат рыбы из мелководной зоны в ложбину, связанный, как уже говорилось, с падением уровня. Основной подход судака был вдоль ложбины в направлении придонного течения (рис. 90, Д), а окуня — со стороны мелководий пестаного острова (рис. 90, Е). Интересно, что преобладающие направления движения рыб остались такими же, как в сентябре предыдущих лет (Поддубный и Гордеев, 1966).

Характерным во время следующего обследования станции (6 X), когда течение на участке, как и в августе, практически отсутствовало, было преобладание движения вдоль углублений дна синца (рис. 91, В, Г), продолжавшего после уменьшения численности пелагических видов питаться придонными формами зоо- и фитопланктона (Половкова, 1968), активный нагул в центре района судака и окуня (Иванова, 1965, 1968) и связанный с ним подход особей со стороны острова и вдоль ложбины (рис. 91, Д, Е). В сторону богатого бентосом участка перемещались лещ, плотва и густера (рис. 91, А, Б), хотя активность их питания в связи с начавшимся падением температуры воды резко снизилась.

Улов рыбы во время последнего посещения станции (9 XI) был минимальным. Пойманные особи синца, леща, плотвы и густеры имели пустые кишечники. Они заканчивали переход к месту зимовки, которым в данном районе, судя по зимним уловам, являются русловые склоны Волги, углубления поймы и русло ручья, пересекающего ложбину с запада на восток. Окунь и щука продолжали питаться. Судак в уловах отсутствовал. У окуня и щуки сохранилось то же направление движения, что и в октябре.

#### *Фактический путь и ритмы активности контрольных рыб*

Данные прослеживания пути меченых лещей (рис. 92, А, Б) показывают, что основной приход рыбы в начале формирования нагульного скопления наблюдается в конце мая—июне со стороны русла Волги по руслу ручья. Скопления образуют особи, скатывающиеся из верховьев плеса. Идет лещ, строго повторяя конфигурацию этого русла (рис. 92, А). Особи, выпущенные с метками в июле, питаются (Поддубный, 1965), перемещаются в районе скопления мотыля, но ночью часто выходят на мелководья, а утром снова возвращаются в ложбины, придерживаясь русла ручья. Этот тип перемещений сохраняется и в августе (рис. 92, Б), а в сентябре у значительной части рыб проявляется тенденция к уходу из ложбин и с мелководий в русло Волги и подъему вверх против течения. Позднеосенние перемещения показывают, что окончившая нагул рыба ищет благо-

приятного места зимовки (рис. 92, В). Все особи, независимо от того, были они выпущены на русле или мелководной пойме, стремятся найти углубление дна в стороне от потока воды и остановиться на его склоне. Исходным элементом движения каждой рыбы в отличие от сентябрьских

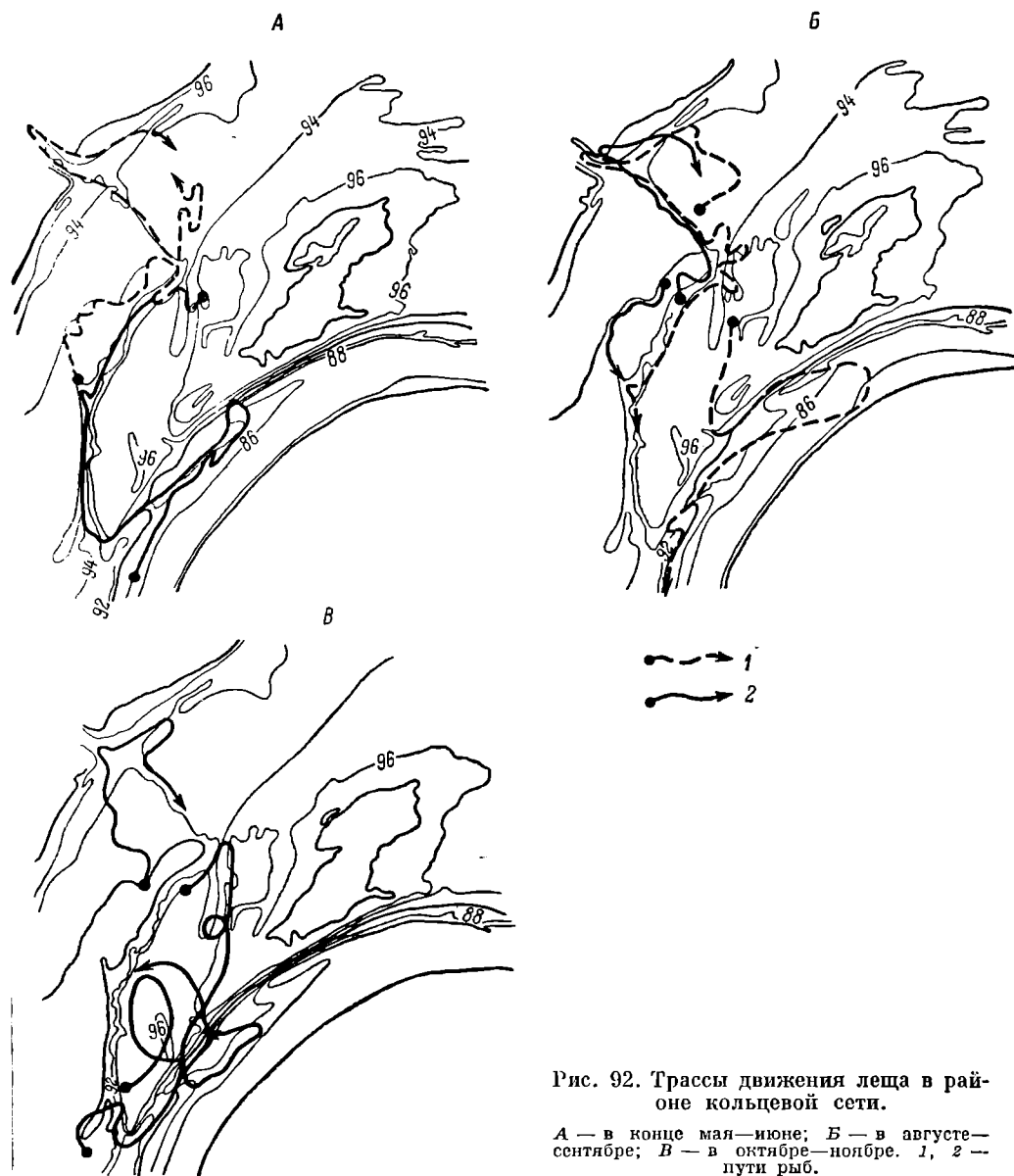


Рис. 92. Трассы движения леща в районе кольцевой сети.

А — в конце мая—июне; Б — в августе—сентябре; В — в октябре—ноябре. 1, 2 — пути рыб.

перемещений является временный скат. При перемещении меченых судака и щуки в октябре (рис. 93) обнаруживается тенденция рыб к скату по течению. Возможно, ввиду того что в период наблюдений на участке полностью отсутствовали ветровые течения, путь рыб очень сложен. У щук он оказался во всех случаях за одинаковый срок наблюдений (2 суток) короче, чем у судака. К осени, после понижения температуры воды, в плесе начал активизироваться налим. Для этого вида в октябре

характерно перемещение в пределах русел рек с кратковременными выходами на пойму (рис. 94). Рыба во время движения питается.

В поведении наблюдавшихся рыб у всех видов проявлялись четкие различия в зависимости от того, были они выпущены в своем районе или за его пределами, в другой экологической обстановке. Основным в перемещении пересаженных рыб было стремление возвратиться к месту первичной поимки, а путь их в основном пролегал вдоль склонов русел рек. Очень интересными оказались трассы движения лещей, выпущенных



Рис. 93. Фактический путь судака (1) и щуки (2) в октябре.

за пределами эстуария, в центральной части водохранилища, в начале нагульного периода — конец мая (рис. 95). Участок наблюдений на значительном пространстве имеет однородный рельеф дна и одинаковые глубины порядка 10—12 м. Через участок проходят русла рек с местом слияния в его центре. Глубины на них 18—20 м. В период наблюдений сохранялись довольно устойчивый ветер юго-восточной четверти, поверхностное течение по ветру и придонное течение почти под прямым углом к нему. Большая часть пути рыб совпадает с указанными направлениями течений, причем в движении рыб чередуются подъем и скат. Непосредственно с рельефом дна путь не связан, однако почти все точки резкого изменения направления движения находятся над руслами. Если сопоставить направление движения леща на отдельных отрезках трассы (рис. 95) с суточной ритмикой двигательной активности, то оказывается, что он трижды увеличивает скорость движения. Первый бросок в направлении с востока на запад со скоростью до 38 м/мин. рыба сделала через 2 часа после вы-

пуска, затем скорость движения резко снизилась до 3 м/мин., направление изменилось и стало соответствовать направлению поверхностного течения. При этом вода перемещалась быстрее, чем рыба. С 18 до 19 час. лещ медленно поднимался против придонного течения, затем скатился по нему и вновь начал активный подъем после кратковременного галсовидного поиска в направлении с севера на юг. Второй период активного движения закончился к 23 час. Часть пути со скоростью 14—20 м/мин. рыба шла против придонного течения, а затем — против поверхностного. Третий пик активности пришелся на 6—8 час. утра. Направление движения рыбы совпало с направлением поверхностного течения. С 9 до 11 час. лещ, видимо, скатывался у дна по придонному течению, путь его строго совпал с направлением с севера на юг. Очень близкую ритмику показали и остальные рыбы этой серии.

Совершенно иным оказалось поведение меченых лещей, относящихся к другой серии и пойманных в то же время за пределами участка, значительно западнее его, в прибрежной полосе. Эти особи были перевезены в район работ на борту судна в закрытом металлическом бассейне и выпущены там же, где и рыбы предыдущей серии, но несколькими днями позже (рис. 96). Опыты проводились в условиях штилевой погоды и меньшей проточности, направление и скорость течения были очень неустойчивы и приборами достоверно не измерялись. Генеральным направлением движения рыб было западное, в сторону места первичной поимки. Характерным элементом его был галсовидный поиск со сменой курсов на отдельных отрезках пути под углом, близким к прямому. После выхода в зону меньших глубин рыбы перешли на движение вдоль характерных береговых изобат. Ритмика активности лещей второй серии, как и весь путь, заметно отличаются от описанных выше для рыб, самостоятельно пришедших в этот район нагула. Пересаженные особи движутся с более высокой скоростью, останавливаясь, видимо, только для отдыха и ориентации. Вместе с тем периоды наиболее высокой активности (после 15 час. и в ранние утренние часы) у тех и у других рыб совпадают.

Из осредненных данных скорости движения для групп леща, судака и налима (рис. 97) можно видеть, что в эстуарии речного плеса (кривая 2) у леща в августе наблюдаются 3 пика активности (Малинин, 1969), а у рыб, нагуливающих в мелких притоках и прибрежье, их только 2 (кривая 1). В оз. Белом вдали от берегов, на участках с однородным рельефом и примерно одинаковыми кормовыми условиями, пиков активности у леща

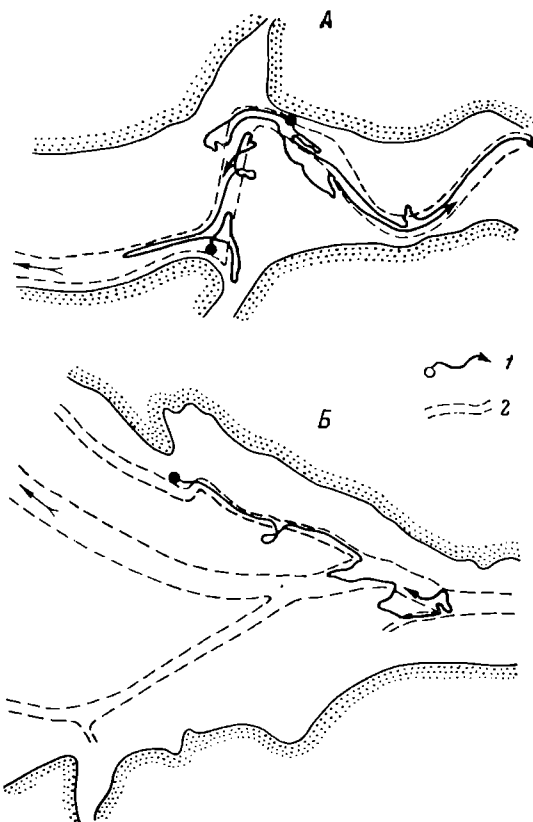
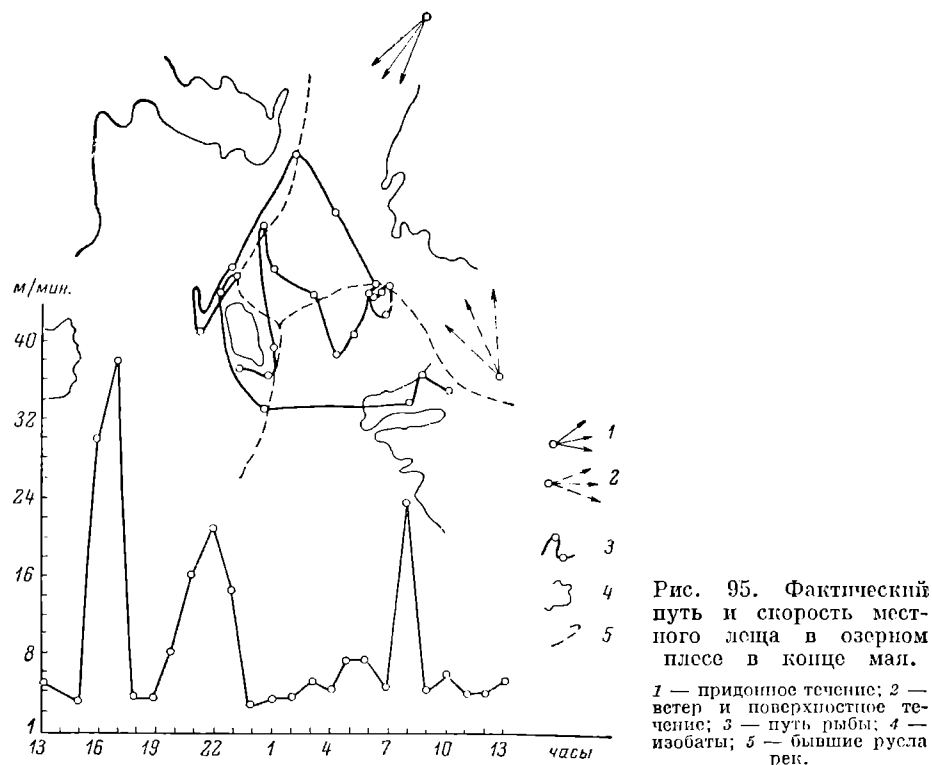


Рис. 94. Фактический путь налима в октябре.

А — в речном участке; Б — в эстуарии плеса. 1 — путь рыб; 2 — бывшее русло.

(кривая 3) также всего 2 (Пермитин, 1965). Более сложен суточный ход двигательной активности у особей, обитающих в речных плесах и использующих для нагула попеременно русловые и литоральные станции (кривая 4). Ранний утренний пик активности у них связан с переходом из прибрежья в батиналь, второй утренний пик отражает кормовые перемещения на русло реки, а третий (двойной) — обратный переход в литораль и начало там активного питания (Поддубный, 1965). Ход кривой активности у этих рыб четко согласуется с суточными изменениями наполнения их кишечника, исследованными Т. С. Житеневой (1962а). Кривая 5 пока-



зывает вариации среднечасовой скорости у групп рыб, пересаженных в июле из озерного плеса в речной. Все они очень активно стремились уйти из района пересадки, с большой скоростью перемещаясь в течение почти всего светлого времени суток. Вскрытие этих рыб показало, что они в отличие от местных не питались. Кривая 6 иллюстрирует скорость движения лещей, пересаженных в августе из речного плеса в эстуарий. Период высокой активности у них несколько короче, но все они также стремились вернуться в район первоначальной поимки. Зимой в озерном плесе водохранилища на прирусловой пойме рыба почти не перемещалась, совершенно не питалась, но в марте дважды в сутки, утром и вечером (кривая 7), при переходе подводной освещенности через порог 0.1—1.0 лк (Поддубный и др., 1969), совершала местные подвижки на несколько метров в стороны.

У судака, пересаженного из одной части озерного плеса в другую, примерно до 13 час. сохранялась равномерная высокая скорость движения, затем происходил спад активности и ее новый резкий подъем в 21—23 часа (кривая 8). Местные особи судака имели четко выраженный предрассветный пик активности, длительную паузу в дневные часы и резкое увеличение

скорости после заката солнца (кривая 9). Налим активен только раз в сутки — ночью (кривая 10).

Таким образом, суточные вариации скорости движения рыб, совершающих местные перемещения, в первую очередь связаны с особенностями экологии вида и отдельных группировок его особей и с особенностями комплекса нагульных стадий, используемых этими группировками. Зависит суточная ритмика и от двигательной активности в разные сезоны года, и от широтного расположения водоема, что связано с сезонными вариациями освещенности, при прочих благоприятных условиях играющей роль своего рода пускового механизма начала поиска пищи и пи-

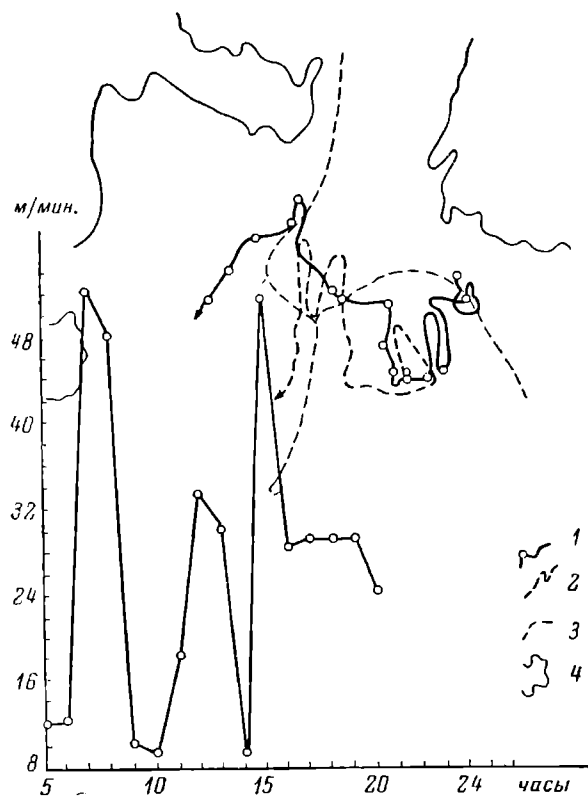


Рис. 96. Фактический путь и скорость лещей, пересаживаемых в озерный плес из прибрежья речного плеса.

1—2 — пути рыб; 3 — бывшие русла рек; 4 — изобаты.

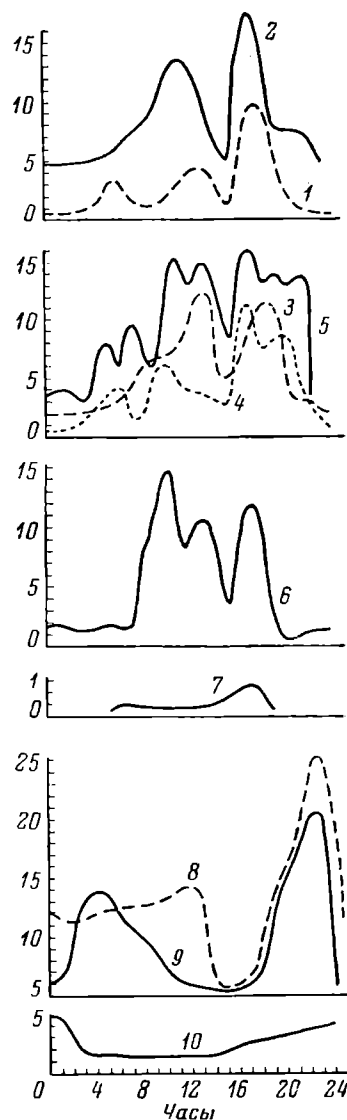


Рис. 97. Ритмы двигательной активности леща, судака и налима.

1—10 — скорость движения рыб, м/мин. По оси ординат — скорость, м/мин.

тания. Наряду с различием ритмов активности разных рыб обращает на себя внимание и интересная общая закономерность: у всех рыб, независимо от их вида, возраста, экологии и места выпуска, наблюдается в той или иной степени резкий спад двигательной активности во второй половине дня, между 14 и 16 час. Не менее характерны для большинства туводных рыб два пика активности — утренний и вечерний, как и у про-

ходных особей, видимо, связанные с особенностями их физиологической ритмики в условиях периодической смены освещенности. Естественная физиологическая ритмика является тем обязательным фоном, на котором, в известной степени нарушая его, проявляются ответные поведенческие реакции особей на специфические условия среды конкретных местообитаний.

В целом приведенные материалы достаточно наглядно показывают, что практически на каждом из рассмотренных участков одного и разных водоемов в нагульных сообществах рыб происходят существенные сезонные изменения численности, размерного и полового составов и пищевой активности. Они вызываются воздействием комплекса абиотических и биотических факторов внешней среды и одновременно отражают особенности физиологических потребностей особей в каждый конкретный отрезок времени. Ответная реакция на это воздействие — прежде всего изменение двигательной активности и переход рыб в другой район или на другой участок данного района. Длительность движения, протяженность пути мигрирующих рыб и численность их стай, помимо видовых особенностей поведения, во многом зависят, насколько можно судить по результатам проведенных наблюдений, от гидрографических особенностей района и гидрологического режима. Определяющим моментом являются рельеф дна и течения.

В районе русел рек, особенно в их излучинах, в результате взаимодействия течений, направленных вдоль русла, движения поверхностных слоев воды под воздействием ветра в одном направлении и перемещения придонной массы в противоположном возникают своеобразные динамические условия, способствующие накоплению здесь зоопланктона, приносимого из других районов. Рачки, совершая суточные вертикальные миграции в вечерние часы, сносятся поверхностным течением в одном направлении, а в светлое время суток у дна — в противоположном или дрейфуют, влекаемые круговым течением вдоль склонов русла. В том и другом случаях скопление не выносятся за пределы участка.

Условия, исключаящие снос зоо- и фитопланктона, создаются благодаря своеобразию течений также и в некоторых углублениях дна поймы. Это видно, например, на рассмотренном участке эстуария Волжского плеса Рыбинского водохранилища, где планктон приносится с юго-запада стоковым течением, а лежащие с северо-запада, севера и востока мелководья препятствуют его дальнейшему дрейфу из ложбины в открытую часть, так как течения в районе мелководий меняют направление. Таким образом, в районах русел рек и углублениях затопленной поймы в период открытой воды возникают и сохраняются благоприятные условия питания для взрослых планктоноядных рыб, молоди и хищников. Одновременно на указанных участках обнаруживаются, как уже отмечалось выше, и более высокие концентрации бентоса. Последнее связано с залеганием здесь продуктивных илов и с более интенсивной седиментацией на склонах и ложе углублений влекаемых водой взвесей минерального и органического происхождения. Большая по сравнению с другими участками открытых плесов плотность населения кормовых беспозвоночных привлекает на русла перемещающихся в поисках пищи бентосоядных рыб. В результате благоприятных условий питания здесь создается устойчивый комплекс рыб разных видов, образующих нагульное сообщество.

В отличие от прирусловых зон остальная значительно большая по площади часть дна открытых плесов водохранилищ представляет собой подводное плато со сравнительно однородным рельефом и равномерными глубинами. Пойма покрыта малопродуктивными грунтами и отличается исключительной бедностью бентоса, представляющего пищевую ценность для типичных бентофагов. Дрейссена же, в массе заселившая затопленные леса,

используется в пищу только плотвой, густерой и язем. Устойчивые по видовому соотношению нагульные комплексы рыб здесь не образуются (Гордеев и Пермитин, 1968), перемещения в поисках пищи совершают отдельные стаи синца и единичные особи других видов рыб. Все они, за исключением плотвы, постоянно обитающей в затопленных лесах, на отдельных участках поймы долго не задерживаются. Стаи синца перемещаются вслед за дрейфующими скоплениями зоопланктона и, если эти скопления не распадаются в результате естественной гибели рачков или других причин, вместе с ними попадают в зоны образования устойчивых нагульных комплексов. Последние названы нами зонами аккумуляции биомассы и подробно рассмотрены в гл. 2.

Численность синца в этих зонах постоянно увеличивается начиная с июня (после выхода его из прибрежья), в июле достигает максимума, а затем снижается, в первую очередь, видимо, в связи с падением численности зоопланктона. На более удаленных от прибрежной зоны и речных плесов нагульных участках снижение плотности скоплений наступает в августе, а уже в начале сентября увеличивается численность рыб на участках русел Центрального плеса, расположенных ближе к берегу, и на руслах, и пойме в нижней части речных плесов. Эти изменения численности отражают перемещения стай рыб на новые нагульные участки и переход их ближе к нерестовым центрам ареалов своих локальных стад.

Анализ полового состава рыб показал, что изменение численности синца, леща, судака и других рыб во всех их нагульных скоплениях связано с подходом или уходом самцов. Самки ведут менее подвижный образ жизни и составляют основу нагульного комплекса. Сравнение размерного состава уловов на разных участках позволило заключить, что наиболее далеко в центральную часть водохранилища выходят в период нагула более крупные особи (табл. 20).

Таблица 20

Средняя длина тела (мм) в уловах кольцевой сети

Вид	Речной плес, нижняя часть	Озерный плес (бывшие русла)	Эстуарий речного плеса	Центр озерной части
Лещ . . . . .	245	270	280	285
Синец . . . . .	245	263	260	272
Густера . . . . .	210	224	219	218
Плотва . . . . .	238	245	—	243
Судак . . . . .	365	390	386	390
Окунь . . . . .	239	260	—	259

Нагульные перемещения рыб заключаются, как показывают проведенные наблюдения, в подходе в район нагула, движении в пределах кормового района и уходе из него после окончания питания. Характерной особенностью поведения питающихся планктоноядных рыб и хищников на большинстве обследованных станций оказалось движение их в слое воды, несущей планктон и молодь пелагических рыб по течению или против него, с отклонениями от этого направления в сторону возрастания градиентов плотности корма.

Двигательная активность рыб, попавших в зону устойчивого скопления пищи, невелика и определяется суточной ритмикой их питания, специфичной для каждого вида. Перемещение стай питающихся особей происходит в пределах указанной зоны. Движение во время питания, судя по попаданию рыбы в орудия лова, происходит широким фронтом, но преобладает скат или подъем в слое течения.



Перемещения бентосоядных рыб, пришедших в район скопления донных животных, еще более ограничены. Рыба движется преимущественно вдоль склонов подводных ложбин. Попадание ее всегда больше в секторах сети, расположенных над более глубокими участками или около них. В районе излучин наблюдается попеременное использование лещом для нагула разделенных поймой русловых склонов и связанное с этим строго направленное движение рыбы через пойму по кратчайшему расстоянию между кормовыми участками. Плотва и густера при нагуле в открытых плесах больше, чем лещ, связаны с поймой. У них, как показали контрольные ночные подъемы угловых сетей, вечером наблюдаются переходы на меньшую глубину, а утром — скат в обратном направлении. У леща этот тип движений проявляется, как уже отмечалось, только в речных участках. Очень четко перемещение с глубины в литораль, сублитораль и обратно регистрируется у окуня.

Стандартные типы перемещений, значительно более низкие, чем весной и осенью, двигательная активность способствует четкой локализации группировок особей в освоенном ими кормовом районе.

## ОРИЕНТАЦИЯ РЫБ

Известно, что рыбы обладают хорошо развитой системой анализаторов и способны реагировать на сравнительно небольшие изменения окружающей среды. Было установлено, например, что ряд видов рыб, в частности некоторые тресковые и камбалы, с помощью кожных рецепторов улавливают колебания температуры воды в  $0.03—0.05^{\circ}$  и отвечают на них изменением поведения (Bull, 1952). Многие рыбы различают растворенные химические вещества по 2—3 молекулам их, попавшим на обонятельный эпителий (Teichmann, 1957), могут вырабатывать условный рефлекс на присутствие фенола и его производных при концентрации  $0.0005$  мг/л (Hasler, Wisby, 1950), четко улавливают изменения солености воды (на  $0.2—0.5\text{‰}$ ), концентрации водородных ионов в  $0.05—0.07$  ед. pH и примерно в 250 раз чувствительнее, чем человек, к запаху ряда веществ (Neurath, 1949).

Используя рецепторы боковой линии, рыбы воспринимают колебания воды и хорошо дифференцируют их по частоте и направлению (Дислер, 1955, 1960; Малюкина, 1958), способны улавливать слабые движения водной массы и дистантно реагировать на неподвижные твердые тела (Dijkgraaf, 1933). Рыбы могут различать движущиеся предметы при очень низкой освещенности (порядка  $10^{-7}$  лк) и обладают вдвое большим оптическим моментом, чем человек (Протасов, 1960, 1961, 1968). Внутреннее ухо рыб воспринимает звук в широком диапазоне частот — от 20 до 13 500 гц (Kleerekoper a. Chagnon, 1954) и различает колебания, близкие по тональности (Малюкина и Протасов, 1960). Это позволяет рыбам использовать для ориентации локальные шумы водоема и звуки, издаваемые другими рыбами (Протасов, 1966). Некоторые виды, в частности белуга, обладают, по-видимому, и локационными приспособлениями (Романенко, Протасов, 1963).

Рыбы обнаруживают высокую чувствительность к электрическим полям постоянного и переменного тока. Так, карповые и лососевые способны различать градиенты потенциалов поля в  $10—15$  мв/см (Бодрова и Краюхин, 1958, 1960, 1961; Шентяков, 1959; Нусенбаум и Фалеева, 1961), а электрические рыбы рода *Gymnarchus* реагируют на изменения напряженности окружающего их поля в  $10^{-6}$  в/см (Lissmann, 1963). Кроме того, они способны во время плавания периодически создавать вокруг себя диполь и по изменению силовых линий его распознавать попадающиеся на пути предметы и животных. Собственные электрические поля с потенциалом 1 мв обнаружены у миног (Kleerekoper a. Sibakin, 1957). По имеющимся данным (Миронов, 1948), высокая чувствительность сельдей к изменениям напряженности и силы естественных полей теллурических токов в море существенно влияет на их поведение во время миграций. Существует, наконец, мнение, что рыбы воспринимают магнитное поле и, видимо, могут ориентироваться на магнитные силовые линии в естественной обстановке.

новке (Холодов, 1958; Холодов и Веревкина, 1962; Поддубный, 1965). Наличие у рыб высокочувствительных анализаторов определяется спецификой их обитания в водной среде, которая по целому ряду показателей оказывается более сложной, чем воздушная среда наземных животных, надежная ориентация в ней возможна только с помощью хорошо развитой системы навигационных приспособлений. Накопленные за последние десятилетия данные позволяют предполагать наличие у рыб систем ориентации по запаху, видимым предметам, магнитному полю Земли, локальным шумам, а также способности корректировать свой путь по солнцу и звездам с использованием биологических часов.

#### ГИПОТЕЗЫ ХИМИЧЕСКОЙ, ЗРИТЕЛЬНОЙ И ЭЛЕКТРОМАГНИТНОЙ ОРИЕНТАЦИИ

**О р и е н т а ц и я п о з а п а х у.** Хорошо известно, что хищные рыбы привлекаются на запах приманки, а мирные распугиваются, если в воду добавлены выделения из кожи раненой особи (Frisch, 1941). Запахи могут предупреждать рыб о ядовитых веществах (Hasler, Wisby, 1951). Обонятельные органы рыбы весьма совершенны. Палеокортекс, получающий нервные импульсы из обонятельной ткани, — доминирующая часть мозга. Рыба легко ориентируется на распознавание вод разного качества и на длительное время сохраняет «память» на ту или иную воду, даже если она берется из реки в разные сезоны года (Hasler, Wisby, 1951). Установлено, что воспринимаются рыбой только летучие фракции органических соединений воды, набор которых очень специфичен для разных рек и отдельных водных масс и сохраняется в данной воде очень длительное время (Hasler, 1966).

Опыты с кижучами, у которых были закрыты обонятельные отверстия (Wisby, Hasler, 1954), показали, что нарушение обоняния исключило возможность обнаружения рыбами своего нерестового притока. Эти опыты подтвердили результаты исследований Крайджи на нерках и Стюарта (Stuart, 1957) на кумже. Большую серию экспериментов на 800 лососях провели в этом плане Коллинз, Трефхезен и Гровз (Collins et al., 1962). Ганнинг (Gunning, 1959) показал, что роль обоняния при отыскании нерестилища очень высока и у туводных рыб. Хартман и Ралей (Hartman, Raleigh, 1964) смещали озерных рыб в район «чужих» нерестилищ, но они скатывались и стремились зайти в свой приток, хотя он внешне и по сумме гидрофизических признаков ничем не выделялся.

Очень четкое подтверждение нашла гипотеза ориентации рыб на запах своего нерестилища в опытах Хаслера (Hasler, 1966) с озерным окунем. Фагерлюнд и др. (Fagerlund et al., 1963) полностью подтвердили выводы Хаслера об органической природе используемого для ориентации ольфакторного стимулянта. Опыты по инкубации икры проходных лососей в чужих реках (Donaldson, Allen, 1958; Carlin, 1963; Lindroth, 1963) показали, что молодь после морского периода роста и созревания возвращается в эти новые реки, а не в ту, где нерестились родители. То же произошло с потомством дальневосточных лососей, перевезенных в реки побережья Ледовитого океана (Бакштанский, 1967). Кроме «запаха» нерестилища, молодой лосось, который перед выходом в море в течение нескольких недель задерживается в эстуарии (Manzer, 1956; McInerney, 1964), видимо, запоминает сочетание запахов этого эстуария. Этим объясняется факт скопления производителей перед устьями рек, перекрытых за время пребывания рыб в море наносами (Heath, 1960), и возвращение в свою реку лососей, выпущенных в зоне влияния «своей» речной воды в море (Carlin, 1955).

К выводу о большом значении обоняния у угрей пришел Шеффер (Schäffer, 1919). Тейхман (Teichmann, 1957) и Крайцберг (Creutzberg, 1959) показали, что молодой угорь может четко дифференцировать по органическим компонентам запахи приливов и отливов. Следы запаха могут быть уловлены рыбой на большом расстоянии по течению от места его распространения. Эксперименты показали, что, несмотря на смешивание и разбавление, этот запах остается доступным для распознавания, попытки замаскировать его добавлением посторонних веществ ни к чему не приводят (Walker a. Hasler, 1949). Столь же хорошо рыба чувствует и распознает один запах через насыщенность другого. Ошибки, если они и совершаются, быстро исправляются рыбой путем скатывания назад по течению с последующим подъемом (Ricker, Robertson, 1935).

Электрофизиологические исследования поведения рыб (Hara et al., 1965) показали, что различная по происхождению вода вызывает в мозгу чавычи волновые колебания, дающие возможность четко различать эту воду. Существенной деталью механизма распознавания нужного запаха, исключая быструю адаптацию к нему, является движение рыбы по сложной траектории галсовидного поиска, когда она попеременно входит и выходит из зоны запаха. Вместе с тем, очевидно, ориентация на запах не является единственным способом распознавания домашнего участка. Известно, например, что гольян может запоминать характерные тона звуков течения своего участка на срок более 200 дней (Stetter, 1929), т. е. почти на третью часть жизни. Запоминаются рыбой также характерный рельеф местности, тактильные и звуковые вибрации от подводных отмелей в устье притока, по комбинациям большей частью неповторимые и специфичные только для данной реки (Hasler, 1956b). Эксперименты Стюарта (Stuart, 1962) показали, что лосось легко ощущает струи потока и градиенты звуковых волн падающей воды. Находясь в спокойной зоне перед водопадом, он по этим градиентам всегда выбирает наиболее удобное положение для прыжка через преграду. Таким образом, при движении рыбы на свой нерестовый участок в распознавании пути, видимо, используется комплекс ориентиров, главными из которых являются течение и запах, а вспомогательными — локальные шумы и рельеф дна русла. Значительно меньшая роль принадлежит обонянию при ориентации в море и озере, хотя рыбы, видимо, способны распознавать зоны контакта между двумя водными массами по солености, концентрации газов и запаху (Hasler, 1954, 1957). При движении в пределах одной водной массы обоняние не способно принимать химические сигналы-стимулы.

**О р и е н т а ц и я п о с о л н ц у.** Экспериментальные исследования Бремера (Braemer, 1959) показали, что рыбы способны определять свое положение по направлению источника света, пользуясь внутренними биологическими часами, чувствительными к изменениям широты и долготы места. О важной роли зрительной ориентации лососей в океане говорит их нахождение во время миграций к берегу в поверхностных слоях воды (Cleaver, 1964; Neave, 1964). Известна способность многих позвоночных (Kramer, 1950, 1952; Griffin, 1964) и беспозвоночных животных (Frisch, 1949, 1950a, 1950b; Pardi, Papi, 1952) использовать положение солнца при определении генерального направления движения. Документально подтверждена также способность большеротых окуней и солнечной рыбы широко пользоваться визуальными ориентирами при поисках пищи, домашней территории и гнезда (Hasler a. Wisby, 1958). Обычный европейский гольян легко ориентируется при движении к месту нагула даже по наземным предметам (Hasler, 1956a). Очень интересные результаты дали модельные работы с белым окунем на оз. Мендота (Hasler a. Wisby, 1958; Gunning, 1959, 1965). Эти окуни, пересаженные в центр озера, всегда очень точно приходили на свои нерестовые участки. В ясные дни они дви-

гались из точки выпуска строго на север, а затем следовали вдоль береговой линии, тогда как рыбы, выпущенные в облачные дни или снабженные непрозрачными глазными колпачками, беспорядочно рассеивались во всех направлениях от точки выпуска.

Источником света для животных в естественной среде является солнце, совершающее суточные и годовые циклы перемещений по отношению к наблюдателю. В северном полушарии в средних широтах солнце в течение суток движется с востока на запад, но его путь всегда отклоняется по направлению к югу. В средних широтах южного полушария при том же направлении движения отклонение солнца северное. У экватора отклонение направлено к северу летом, к югу — зимой и отсутствует весной и осенью (период зимней кульминации). В точке  $23.5^{\circ}$  с. ш. отклонение солнца южное во все времена года, за исключением периода летнего солнцестояния, а в точке  $23.5^{\circ}$  ю. ш. отклонение противоположное при кульминации солнца в зените во время декабрьского солнцестояния. Между экватором и  $23.5^{\circ}$  с. ш. отклонение солнца направлено к югу в течение большей части года (количество дней увеличивается по мере увеличения расстояния от экватора), но отклонение направлено к северу в течение части весенне-летнего сезона. Обратная картина наблюдается между экватором и  $23.5^{\circ}$  ю. ш. На полюсах солнце отсутствует половину года, видно на горизонте все 24 часа весной и осенью в равноденствие, а остальное время занимает определенное, параллельное горизонту, положение все 24 часа.

По мере того как солнце движется в течение дня, его азимутный угол непрерывно меняется. Скорость изменения варьирует в зависимости от широты и годового цикла.

Ориентирующееся животное, принимая свой пеленг по солнцу и делая поправку на непостоянную скорость азимутного изменения, должно знать, с какой скоростью делать поправку, чтобы поддержать постоянное компасное направление. Если животное сделает поправку при постоянной скорости  $15^{\circ}$  в час, оно будет хорошо ориентировано у полюсов в течение равноденствия, но в каком-то другом месте сойдется с курса. Если животное сделает поправку при постепенно нарастающей скорости (например, на  $5^{\circ}$  в первый час,  $6^{\circ}$  — во второй,  $8^{\circ}$  — в третий и так далее), то оно может быть прекрасно ориентировано на какой-то средней широте и только здесь. Если животное не делает поправку совсем, оно берет свой пеленг при постоянном угле к азимуту солнца утром и, изменяя пеленг на  $180^{\circ}$  при кульминации солнца, будет хорошо ориентировано у экватора в течение равноденствия.

Чтобы установить, какую скорость компенсации применять, животное должно обладать «биологическими часами», т. е. ощущать суточное солнечное время, время года и высоту солнца, необходимую для определения широты. По этой информации животное, так же как навигатор, применяющий секстан, может вычислить пеленг, который должен быть взят по солнцу. То, что животное активно способно выполнять что-то врожденно, для чего человеку нужны инструменты, карты и таблицы, совершенно невероятно, но по экспериментальным наблюдениям мы знаем, что это действительно случается. Более того, эта способность дает убедительные доказательства существования «биологических часов» (Hasler, 1966).

В дополнение к скорости компенсации животное должно использовать направление компенсации, так как отклонение солнечного пути от прямого направления может быть южным или северным в зависимости от широты, а в тропиках и от времени года.

И, наконец, водные животные должны обладать еще более сложным механизмом ориентации по солнцу-компасу в связи с необходимостью вводить поправку на рефракцию света. (Рыба видит не  $180.0^{\circ}$  солнечной

дуги, а только  $97.6^\circ$ , потому что световой день в воде в азимутных углах солнца короче утром и вечером на  $41.2^\circ$ ).

Смещение солнца поверхностными волнами на воде, кажется, могло бы также создать некоторые трудности для ориентации рыб. Однако Лейбович (Leibowitz, 1965) утверждает, что расплывчатые сигналы воспринимаются нервной системой в совершенно точном среднем положении. Более того, имеются некоторые доказательства, что дисперсия лучей волнами может делать положение солнца более восприимчивым (Henderson, 1963).

Экспериментальные исследования солнце-компасного механизма рыб проведены А. Д. Хаслером (Hasler et al., 1958) на двух видах окуней рода *Lepomis* по приспособленной для водных наблюдений методике Крамера (Kramer, 1952). Рыба тренировалась на двигательную реакцию в заранее заданном направлении в 2 разных срока дня с противоположными направлениями солнца от зенита на  $45^\circ$ . В оригинальном вращающемся круглом бассейне на берегу озера рыбе предлагался выбор одного из 16 отсеков-убежищ и пища после подхода ее к красной точке диска, соответствующей определенному компасному направлению.

В экспериментах первой серии рыбу приучали плыть из центра бассейна к южному диску. Если она делала правильный выбор, то в центре затем получала пищу. Между отдельными тренировками бассейн вращался, чтобы рыба не могла ориентироваться по каким-либо отметкам на его поверхности. Тренировки проводились между 9—10 и 15—16 час., и в каждом случае рыба выбирала южный диск, т. е. вводила коррекцию на изменение азимута солнца.

Во второй серии экспериментов рыба также выпускалась из центра резервуара и должна была зайти в единственный отсек-убежище из 16, оставленный незакрытым. Вращением бассейна открытые отсеки постоянно менялись, но всегда рыбе предлагалось для захода одно строго северное направление. Рыбу подвергали слабому электрическому удару, чтобы принудить ее искать убежище. После выработки условного рефлекса все 16 отсеков были открыты, но несмотря на большой выбор, окунь и утром и вечером в солнечные дни выбирал только одно из 3 соседних северных убежищ и разные убежища — при отсутствии солнца. Наблюдения за рыбами велись дистанционно, с помощью перископа (Hasler, Schwassmann, 1960). Аналогичные результаты дало применение искусственного солнца.

Для определения способности рыб, тренированных на одной широте ( $43^\circ$  с. ш.), компенсировать изменение азимута солнца в другом месте ( $1^\circ$  ю. ш.) их перевезли из США в Бразилию. Здесь рыба оказалась совершенно дезориентированной. Стало очевидным, что азимутные определения являются важным фактором в ориентации, а способность рыб вносить поправки в естественные изменения азимута солнца ограничена стандартным ходом этих изменений на своей жилой широте.

Бремер (Braemer, 1959) показал, что восход и заход — отправные точки, по которым рыба синхронизирует свой ритм ориентации на движение солнца при заданной долготе. Когда естественный восход и заход солнца были заменены искусственным включением и выключением электрического солнца и эти два фактора были задержаны или сдвинуты вперед, тренированная рыба сразу сдвигала свой обусловленный компас ориентации на новое направление, что соответствовало «новой широте» или «новому времени» года, который рыба установила из измененного светового ритма. Исследования Швассмана и Бремера (Schwassmann и Braemer, 1961) продемонстрировали, что ушастые окуни, тренированные и испытанные при  $43^\circ$  с. ш., меняли направление, к которому их при-

учили способом количественной корреляции, с компенсацией искусственного изменения длины дня.

Кажется вероятным, что высота солнца в этих опытах функционировала как фактор коррекции в ориентации, указывая рыбе на необходимость изменения скорости компенсаций. Была проведена еще серия экспериментов как с естественным солнцем, так и с искусственным светом для установления важности в ориентации рыб по солнцу-компасу, взаимодействия высоты и азимута и получения ответов на следующие вопросы.

Первый вопрос: плывет ли рыба по направлению тренировки в любое время дня, делает ли она это с постоянной поправкой в  $15^\circ$  в час на движение солнца или ее коррекция на азимут солнца приблизительно равна меняющейся скорости азимутного изменения? Для получения ответа на этот вопрос тренировали и испытывали рыб у экватора, где, чтобы плыть в одном направлении компаса, рыба должна отказаться от постоянной скорости компенсации.

Второй из поставленных вопросов: распознает ли рыба направление и скорость движения солнца и является ли этот условный феномен врожденным? Для его решения рыб тренировали в течение коротких промежутков времени в закрытом помещении при искусственном свете, когда они не видели естественных циклов хода солнца.

Третья серия экспериментов должна была дать ответ на вопрос: влияет ли высота солнца на ориентацию рыб по азимуту или пеленг не меняется, т. е. используют ли они при ориентации по солнцу-компасу только горизонтальную компоненту проекции солнечного света или корректируются и по вертикальной?

Исследования показали, что рыба распознает при плавании горизонтальные углы к солнцу в различное время суток и способна сохранять направление движения, близкое к компасному. Скорость углового изменения пеленга рыбы совпадает со скоростью углового изменения азимута солнца, но точность поправки зависит от высоты солнца (Schwassmann, Hasler, 1964). По мнению Бремера (Braemer, 1960), способность рыб использовать солнце для ориентации является врожденной. При перемещениях на большие расстояния, особенно в условиях дрейфа и при волнении, ориентация по солнцу позволяет рыбе грубо определить только генеральное направление движения, а для более точной коррекции ей, так же как и птице (Matthews, 1955; Adler, 1963), необходимы другие ориентиры.

Ориентация по электромагнитному полю Земли. Большой серией экспериментов Браун с сотрудниками (Brown et al., 1964a, 1964b; Barnwell, Brown, 1964) показал, что в живых организмах существуют механизмы, действующие как биологические часы. Они обеспечивают способность организмов к ориентации по электрическим и магнитным полям Земли, осуществляемой в соответствии с периодическими изменениями геофизических факторов, и в первую очередь с периодикой солнечных и лунных циклов. Эти механизмы, как заключает А. С. Пресман (1968), основаны на реакциях типа триггерных, которые настроены на слабые природные поля и действуют через фильтр других геофизических факторов и во взаимодействии с ними.

Наблюдениями Беккера (Becker, 1963a, 1963b) установлено, что некоторые насекомые ориентируются в пространстве непосредственно по магнитному полю Земли. Так, в безветренную погоду или при слабом ветре многие виды мух всегда совершают посадку в направлениях запад—восток и север—юг, независимо от солнцестояния. В состоянии покоя мухи стремятся сохранить эти направления или изменяют его скачком на  $90^\circ$ . В поле постоянного магнита, в 100 раз превышающем геомагнитное, насекомые сразу приходят в возбужденное состояние, а затем распо-

лагаются параллельно или перпендикулярно магнитным силовым линиям. Очень сильно зависят от геомагнитного поля рост растений и их пространственная ориентация (Pittman, 1962; Коряк, 1966).

Более 100 лет назад русским академиком Миддендорфом была высказана гипотеза об ориентации птиц по магнитному полю Земли. Опыты по проверке этой гипотезы, предпринимавшиеся неоднократно (Griffin, 1955), не привели пока к определенным результатам, но нет оснований отбрасывать эту гипотезу как несостоятельную (Дементьев, 1965). Исследований по влиянию на ориентацию рыб электромагнитного поля Земли почти не проводилось, но вопрос этот, несомненно, представляет большой интерес.

Электромагнитное поле Земли имеет сложную многокомпонентную структуру. В земле непрерывно текут, меняясь по величине и направлению, электрические токи (Троицкая, 1955). Происхождение этих токов, называемых теллурическими, тесно связано с изменениями земного магнитного поля, вместе с которыми они составляют единый комплекс возмущений электромагнитного поля Земли. Изменения земного магнитного поля в свою очередь оказались связанными с возникновением полярных сияний, возмущениями ионосферы и нарушениями радиосвязи. По современным представлениям все эти явления обязаны своим происхождением потокам заряженных частиц, излучаемых солнцем и проникающим в поверхность земли. Возмущения электромагнитного поля Земли часто наблюдаются одновременно на огромных площадях, охватывающих несколько материков. По спектру теллурические токи представляют собой переменные низкочастотные электрические токи с периодами от десятых долей секунды до суток. Вопрос о существовании региональных постоянных электрических токов Земли пока не решен окончательно ввиду трудности их измерения. На суше региональные постоянные теллурические токи пока никому не удалось измерить. В океане (Рыжков, 1957; Шулейкин, 1958) первые такие измерения сделаны. Постоянные электрические поля местного происхождения, напротив, весьма широко распространены на суше. Они вызваны электрохимическими и электрофильтрационными процессами (например, поля металлических тел, речных потоков и т. д.).

Для анализа влияния на поведение рыб электрического поля Земли необходимо рассмотреть его составляющие.

1. Постоянное электрическое поле. Его влияние на поведение рыб весьма естественно и подтверждается лабораторными опытами, проводимыми с сильными полями. Вопрос о том, влияют ли региональные постоянные токи на поведение рыб, упирается в измерение этих токов, что является задачей геофизиков. Локальные электрические поля могут служить для ориентации оседлых рыб, длительное время живущих в данном локальном поле. Влияние локальных полей на поведение рыб можно проверить специальными опытами.

2. Переменное электрическое поле (теллурические токи). О них идет речь в работе А. Т. Миронова (1948). Эти токи относительно хорошо изучены.

3. Постоянное геомагнитное поле, также хорошо изученное и имеющее определенную величину. Если исключить места магнитных аномалий, величина и направление постоянного (во времени) геомагнитного поля весьма слабо изменяются на больших площадях, что является хорошим условием для ориентации по нему.

4. Переменное геомагнитное поле тесно связано с переменным электрическим полем, составляя с ним единое переменное электромагнитное поле Земли. С другой стороны, переменное геомагнитное поле выступает на фоне большого постоянного геомагнитного поля, составляя ничтож-



ную часть последнего. Так, в полярных областях переменное геомагнитное поле составляет  $10^{-2}$ — $10^{-4}$  постоянного, а в средних широтах  $10^{-3}$ — $10^{-5}$  его. В связи с этим можно предполагать, что магнитные компоненты переменного электрического поля Земли не могут влиять на поведение рыб.

Величина и другие характеристики теллурических токов, естественно, зависят от времени, причем эта зависимость имеет регулярную и иррегулярную части. Под первой подразумеваются изменения, происходящие в течение суток и года, под второй — обусловленные изменениями солнечной активности, имеющей свою периодичность — 27 дней и 11 лет. Поскольку суточные и годовые изменения наблюдаются в таких важных параметрах, как температура, освещенность, давление и др., то выделить влияние регулярных изменений теллурических токов на поведение рыб в чистом виде очень трудно. Однако в 1935 г. А. Т. Миронов (1948) высказал предположение, что в морях существуют природные электрические токи и они в основном определяют пути и время массовых перемещений рыб, причем другие факторы действуют как бы на фоне этой основной причины. А. Т. Миронов и другие исследователи изучали только наличие 27-дневной и 11-летней периодичности в поведении рыб. Результаты этих исследований не дают полной уверенности в том, что 27-дневные и 11-летние изменения поведения рыб обусловлены именно изменениями теллурических токов, а не каких-либо других параметров.

Для магнитных компонентов вариаций в интервале периодов 0.1 сек. — 1 час амплитуда увеличивается с ростом на 3—4 порядка для любой точки земной поверхности. Для электрических компонентов вариаций, т. е. теллурических токов, эта зависимость осложнена влиянием местных электрических свойств Земли вблизи точки наблюдения. Для приблизительно однородного массива до глубин в десятки и сотни километров амплитуда теллурических вариаций в указанном интервале изменяется на 1—2 порядка. Однако наиболее распространенными являются массивы, верхний слой которых (море, осадочные толщи пород) лучше проводит электричество, чем нижний. В этом случае изменение амплитуды в рассматриваемом интервале будет значительно большим.

Изучение спектра теллурических токов показывает, что наиболее длинные периоды вариаций, доступных измерению, составляют примерно сутки, причем амплитуда суточных вариаций в общем меньше, чем амплитуда вариаций с периодами от 5 сек. до 1 часа, т. е. последние будут дезориентировать рыбу, если она попытается для своей ориентации воспользоваться квазипостоянным (в течение полусуток) полем суточной вариации. Кроме того, с геомагнитной возмущенностью связаны главным образом вариации этого же интервала периодов (5 сек.—1 час) — их амплитуда тем больше, чем больше геомагнитная возмущенность.

Таким образом, можно сделать предположение, что на рыбу влияют вариации теллурических токов из интервала периодов 5 сек.—1 час, которые имеют максимальную амплитуду по сравнению с другими периодами. Не исключено, что рыба обладает избирательностью, т. е. некоторые периоды вариаций воздействуют на нее сильнее. Например, существуют очень регулярные микровариации с периодами в несколько десятков секунд, которые наблюдаются почти непрерывно, достигая максимальной амплитуды в дневные часы, причем в дни с магнитными возмущениями их амплитуда больше, чем в спокойные.

Сущность электротаксиса рыбы состоит в том, что она плавает вдоль линий тока навстречу полю (к аноду). Очевидно, переменные по времени теллурические вариации не могут служить устойчивым ориентиром при длительных перемещениях рыб. Об этом свидетельствует и тот факт, что,

кроме изменения направления с прямого на противоположное, ток во многих местах (в особенности в море вдали от берегов) вращается и его направление непрерывно меняется. Кроме того, вблизи берегов и во многих местах суши направление тока резко изменяется от места к месту. Так, А. Т. Миронов в Симеизе на Черном море определил направление теллурических токов с северо-востока на юго-запад. Позднее оказалось, что в 25 км от Симеиза, в Ялте, направление тока перпендикулярно указанному А. Т. Мироновым. Полученная им на Черном море и на Мурманском побережье Баренцева моря стабильность направления теллурических токов объясняется береговым эффектом, который ориентирует ток в определенном направлении, определяемом конфигурацией берегов или формой геологических неоднородностей.

Учитывая изменчивость во времени и в пространстве теллурических токов, связанных с геомагнитной активностью, можно сделать вывод, что влияние тока на рыбу проявляется не в прямом электротаксисе, когда рыба движется по силовым линиям, а иным образом. Во время сильных геомагнитных бурь на мелководье, особенно вблизи берегов, могут наблюдаться столь высокие потенциалы теллурических токов, что возникает прямой электротаксис и рыба вынуждена двигаться по силовым линиям, следуя за всеми изменениями, которые испытывают эти токи. Вероятно, такое воздействие не является нормальным для рыбы, и она стремится избежать его, уходя при увеличении магнитной возмущенности в районы моря с большей глубиной, где теллурические токи меньше по амплитуде. Следовательно, можно предположить, что в данном случае теллурические токи являются не ориентиром, а раздражителем, заставляющим рыбу отходить от берегов. Величина теллурических токов и магнитных вариаций зависит от геомагнитной широты (Яновский, 1953), достигая максимальных значений в зоне полярных сияний, к которой, кстати, относится Мурманское побережье Баренцева моря, где А. Т. Миронов провел основные наблюдения и сопоставления. В средних и низких геомагнитных широтах средний уровень поля теллурических токов приблизительно на 1.5 порядка меньше, чем в зоне полярных сияний. Итак, чтобы геомагнитная активность влияла на миграцию, рыбы должны быть в средних и низких широтах более чувствительными к теллурическим токам, чем рыбы высоких геомагнитных широт. Последнее предположение физиологическими исследованиями еще не подтверждено.

Высказанное предположение справедливо только для морей, точнее, для водоемов с соленой водой, электропроводность которых значительно больше проводимости суши. С другой стороны, оно справедливо только для рыб, мигрирующих из глубоких частей моря в мелководные водоемы и обратно, и не распространяется на рыб, живущих постоянно в прибрежной зоне и, следовательно, не чувствительных к наблюдаемым у берегов значительным вариациям потенциалов земных токов.

В пресных водоемах (реки, озера) поле земных токов одинаково как в прибрежных, так и в центральных частях и равно полю на суше (если оно не искажено геологическими неоднородностями). Таким образом, с точки зрения высказанного предположения поле переменных теллурических токов не должно влиять на миграцию пресноводных рыб. Этого нельзя сказать о магнитных компонентах электромагнитного поля Земли.

Полевые исследования (Поддубный, 1965, 1967) показали, что направление движения свободно плавающих меченых леща и судака, если они пересекают в незнакомый район, в 87.5% случаев и у рыб, выпущенных в месте первичной поимки, в 50% случаев совпадает с направлением магнитного меридиана. Это происходит на определенных участках миграционного пути при движении рыбы в водной массе с однородными гидрофизическими показателями и проявляется тем чаще, чем больше факторов

оказываются стабильными. Число случаев движения рыбы по магнитному меридиану в среде с одним, двумя, тремя, четырьмя и пятью неизменяющимися элементами показано на рис. 98, а величины амплитуды их колебаний — в табл. 21.

Таблица 21

Число случаев движения леща по магнитному меридиану					
Участок водоема	Амплитуда колебаний факторов				Число случаев, %
	температура воды, град.	электропроводность, $10^{-4}$ ом $^{-1}$ /см $^{-1}$	глубина, м	течение, см/сек.	
1	$\pm 7.5$	$\pm 1.0$	$\pm 15.0$	20.0	18
2	$\pm 2.9$	$\pm 0.3$	$\pm 10.0$	10.0	26
3	$\pm 2.0$	$\pm 0.1$	$\pm 7.0$	Нет	54
4	$\pm 1.0$	$\pm 0.1$	$\pm 5.0$	»	57
5	$\pm 0.2$	$\pm 0.05$	$\pm 1.0$	»	70
6	$\pm 0.1$	$\pm 0.05$	$\pm 0.5$	»	87.5

Обращает на себя внимание тот факт, что число совпадений направления движения рыбы с магнитным меридианом при общем увеличении по мере стабилизации среды наиболее резко возрастает после перехода рыб из водной массы с одним стабильным показателем (температурой, электропроводностью или глубиной) на участок, где постоянными оказываются два фактора. Дальнейшая стабилизация среды таких резких изменений уже не вызывает. Двигается рыба в направлении север—юг всегда с очень постоянной скоростью (Пермитин, 1965).

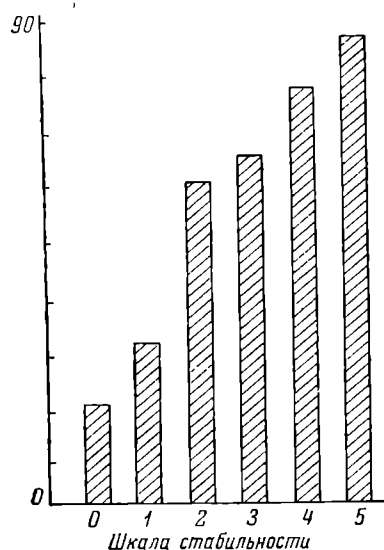


Рис. 98. Число случаев движения по магнитному меридиану, %.

Зависимость между частотой движения рыбы по меридиану и изменением гидрофизических показателей позволяет высказать предположение, что у рыб, возможно, существует способ ориентации, связанный, как и у птиц, с рецепцией магнитного поля Земли. Этот способ должен быть достаточно результативным и использоваться рыбой для нахождения границ водных масс, на стыке которых появляются новые, более простые ориентиры, позволяющие продолжить движение в нужном направлении. Серьезным подтверждением высказанного предположения могут служить результаты интересных экспериментов Ю. А. Холодова (1958, 1963) и Г. Л. Веревкиной (Холодов и Веревкина, 1962) и работы других авторов (Пресман, 1968) по выработке у рыб условных рефлексов на действие электромагнитного поля, и особенно факт повышения чувствительности к магнитному полю у животных с выключенными зрительными и обонятельными анализаторами. Окончательным, однако, ответ на этот вопрос будет только после выяснения возможностей восприятия рыбой слабых, порядка 1—2 э, природных магнитных полей и изучения соответствующих рецепторов. Вместе с тем уже и сейчас есть основание говорить о возможности косвенных реакций рыб на слабые поля. Во время прослеживания пути осетров, несущих ультразвуковые передатчики, в Волге у Вол-

гограда и Балакова эти рыбы должны были проходить участки реки, над которыми перпендикулярно руслу протянуты 3 провода высоковольтной линии электропередачи (110 квт). Изучение поведения осетров на этих участках показало, что 60.2% рыб, проходивших здесь в разное время суток в июле и августе, на расстоянии 10—50 м от линии резко изменяли траекторию и скорость движения, затем, миновав зону под проводами, возвращались на прежнюю трассу (рис. 99, А).

Характерными для всех без исключения осетров оказались падение скорости на подходе и в момент движения под высоковольтной линией и резкое увеличение ее на выше-лежащем участке (рис. 99, Б). Съемки течения и рельефа дна в районе наблюдений позволили установить, что искажающее воздействие этих факторов на поведение рыбы в данном слу-

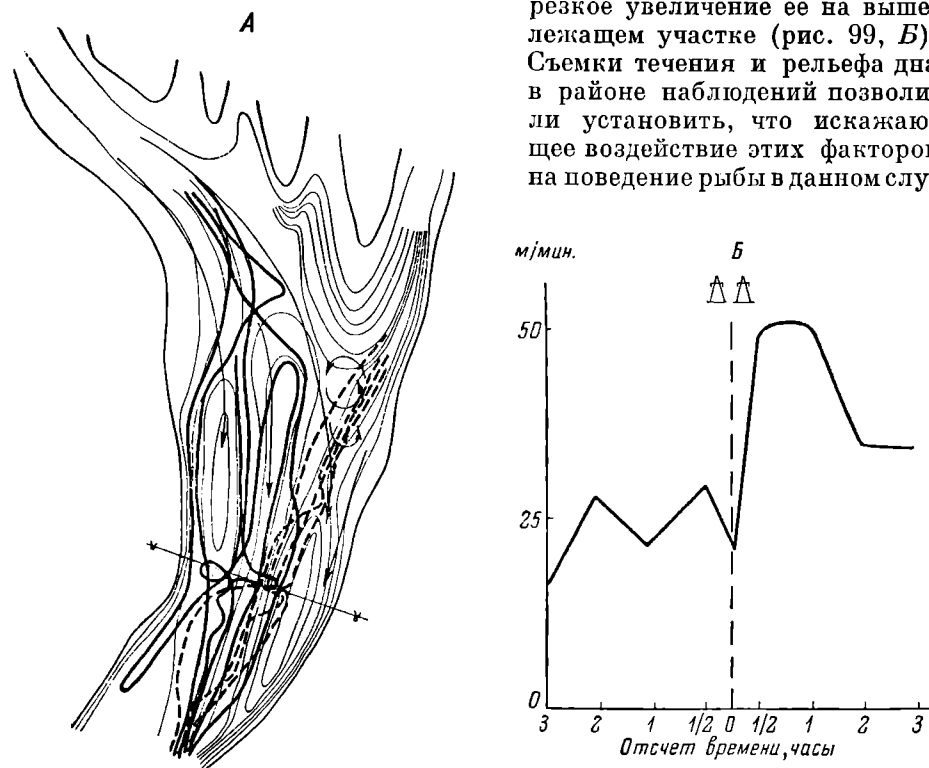


Рис. 99. Реакции осетра под линией электропередачи.

А — изменение пути; Б — изменение скорости.

чае должно быть минимальным. Реакция на прохождение линии электропередачи четко отличалась от реакции при встрече с судами. Не могло исказиться поведение осетров и под воздействием химических агентов, так как специфический по химическому составу поток воды здесь строго локализован в узкой прибрежной полосе (Волгоград) или водная масса однородна по всему периметру (Балаков). Нами высказано предположение, что природа раздражителя, вызывающего указанные реакции, электромагнитная. На основе исходных данных Р. Л. Ратниковой (сотрудника Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС) нами произведены расчеты напряженности электромагнитного поля под этой линией в периоды ее проектных нагрузок. Расчетные данные показали, что горизонтальная составляющая поля ЛЭП по вектору на  $32^\circ$  отклонена от земного и имеет всего в 3 раза большую напряженность (0.6 э), чем естественное магнитное поле Земли (0.2 э).

К сожалению, в связи с перегрузкой линии энергетики не смогли удовлетворить нашу просьбу о временном ее выключении для проведения

опытов в условиях погашенных помех. Но это удалось сделать в нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС (Кольский п-ов), где только что подошедшая под линию электропередачи меченая семга, если эта линия была под током, скатывалась вниз и, напротив, свободно проходила вверх при погашенном поле. На временную непроходимость зоны наведенного электромагнитного поля ЛЭП для рыб, пересаженных из своего района в чужой, указывают и опыты Л. К. Малинина (1970) с лещом в притоке Рыбинского водохранилища р. Согоже. Одновременно было установлено, что местные особи адаптированы к этому полю и свободно перемещаются под ним, не изменяя поведения. Совершенно очевидно, что в этом плане необходимы дальнейшие детальные исследования, так как проведенные наблюдения пока еще ставят вопросов больше, чем решают.

Помимо рассмотренных возможностей ближней ориентации рыб по запаху и дальней ориентации мигрирующей рыбы по солнцу-компасу и электромагнитному полю Земли, представляет интерес гипотеза Хольста (Holst, 1950), показавшего, что рыбы обладают большой гравитационной устойчивостью, которая в сочетании с рецепцией зрением падающего света помогает им сохранять горизонтальное направление движения. Теоретически доказано также, что рыбы могут ощущать смещение в пространстве через комбинацию визуальных и инерционных восприятий и что инерционная информация в природе существует (Barlow, 1964). Однако еще нет экспериментальной проверки порогов чувствительности рыб к этой информации. Видимо, очень широко распространена в природе ориентация животных по градиентам температуры и релактильная ориентация, необходимые как при генеральных определениях направления миграции, так и при ближней ориентации.

Дистанционные наблюдения показали, что в динамичной среде изменение направления движения рыбы совпало с изменением химизма водной массы в 83% случаев, глубины места — в 80, температуры воды — в 67, тогда как для других учтенных факторов эти совпадения никогда не превышали 12—30% (Поддубный, 1965). Если указанный признак, т. е. число совпадений изменения курса рыбы с изменением данного гидрофизического фактора, проследить при разных сочетаниях других факторов, то выявляется зависимость, в какой-то степени обратная описанной выше для корреляций с геомагнитным полем. Так, например, возможная ориентация рыбы на температуру воды увеличивается при движении на участках с постоянной электропроводностью или однородной глубиной, а затем снижается и остается почти на одном уровне, несмотря на дальнейшую стабилизацию среды. Отсутствие изменений освещенности как первого сопутствующего признака или движение в стоячей воде такого увеличения числа совпадений не вызывают. Аналогичная зависимость была получена нами при оценке возможной ориентации рыбы на изменения электропроводности и глубины: число совпадений изменений одного из этих факторов с изменением курса рыбы увеличивалось при стабилизации одного из них, и наоборот. Связь с электропроводностью, которая отражает химический состав и общую минерализацию водной массы, находясь в зависимости от концентрации активных ионов растворенных солей и от природы этих ионов, наиболее интересна, так как она допускает возможность существования у рыб нескольких способов распознавания водных масс (химического, электрохимического или электростатического).

Чтобы исключить сомнения в статистической достоверности намеченных связей и предварительно оценить роль рассмотренных факторов среды в системе ориентации мигрирующей рыбы, был проведен дисперсионный анализ собранного материала. Результаты его следующие. Степень влияния факторов на направление движения рыбы оказалась равной

для сочетаний температура воды+электропроводность — 0.80, электропроводность+глубина — 0.80 и глубина+температура — 0.91. Случайная дисперсия составила соответственно 20, 20 и 9%, а отношения факторальной девиаты к случайной — 8.65, 5.69, 14.95. Последние цифры показывают, что для первых 2 факторов вероятность превышает 95, но меньше 99%, для второй пары — приближается к 95, а для третьей — к 99%. Это значит, что наблюдавшееся в опытах влияние факторов не может быть объяснено случайными причинами, так как факторальная дисперсия оказалась достоверно больше случайной.

Таким образом, температура, электропроводность и глубина как возможные ориентиры мигрирующей рыбы взаимосвязаны, и роль каждого из них зависит от изменений другого. Из всех рассмотренных факторов эти 3, видимо, являются основными для ближней ориентации донных рыб, но при движении рыбы в однородной среде они оказываются мало надежными и заменяются другими. Совершенно очевидна ориентация рыб на течение, хотя еще недостаточно ясно, как она происходит. Наиболее доказано наличие зрительной корректировки по собственному сносу относительно неподвижных ориентиров или особей своего и других видов, идущих с другой скоростью в данном или соседнем потоке (Jones, 1968). Размер ориентира может быть очень небольшим — от 1 до 5 мм (Bainbridge, 1952; Boulet, 1958). Зрительная корректировка невозможна, однако, в мутной воде. Если поток ламинарный, возможно определение рыбой направления сравнением давления на различные группы механорецепторов правой и левой сторон тела (Lyon, 1904). Этим способом рыба может чувствовать течение со скоростью меньше 1—5 см/сек., а характерными элементами ориентации будут уже указанный галсовидный поиск и пересечение потока под углом (Поддубный, 1967). Н. Н. Дислер (1960) считает, что одновременно с рецепцией местного давления открыто расположенными чувствующими бугорками рыба способна с помощью глубоко лежащих невромастов боковой линии принимать инфразвуковые волны, исходящие от предметов дна и любых других тел, и использовать эту информацию при движении в потоке аналогично зрительной. Может осуществляться ориентация в потоке также и непосредственным осязанием дна (Jones, 1968).

#### СИСТЕМЫ ОРИЕНТАЦИИ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ РЫБ

В свете изложенных литературных и собственных данных можно предполагать наличие в навигационном комплексе волжского осетра ряда способов ориентации — от самых элементарных до весьма сложных по рецепторно-аналитическому механизму. Благодаря этому рыба обладает способностью поддерживать на протяжении всего миграционного пути к местам нереста генеральное направление движения и осуществляет ближнюю ориентацию в изменчивой среде. Вместе с тем, если в качестве критерия разрешающей способности навигационного комплекса взять отношение фактически пройденного рыбой пути к спрямленному расстоянию между точками начала и конца движения, то эту способность нельзя считать высокой даже в условиях стандартно повторяющегося режима реки, проходимой популяцией при подъеме к местам нереста в течение длительного исторического периода (табл. 22.)

Сравнивая разные по условиям районы, можно видеть, что при движении осетра в более сложной и разнообразной, чем речная, обстановке резко возрастает амплитуда индивидуальных колебаний непродуктивного пути. Это происходит как за счет роста максимальных, так и в результате снижения минимальных показателей, т. е. в сложных для ориен-

Непродуктивный путь мигрирующих осетров, %

Районы наблюдений	Максимум	Минимум	Среднее		
			самки	самцы	самки и самцы
Р. Волга . . . . .	52.8	6.2	33.5	19.7	23.2
Приплотинная зона нижнего бьефа . .	91.0	3.0	Нет различий		43.1
Приплотинная зона верхнего бьефа . .	79.0	3.9	36.5	28.7	33.2
Волгоградское водохранилище . . . .	91.0	2.6	58.6	28.0	41.6

таций условиях увеличивается элемент случайности в выборе пути. Обращают на себя внимание и различия величин непродуктивного пути у самок и самцов во время перемещений на сравнительно простых по условиям ориентации участках. Самцы обычно начинали прерванное движение быстрее самок, с большей легкостью находили выход из сложных навигационных ситуаций и в результате имели большую, чем самки, среднесуточную скорость движения. Этим, видимо, и объясняется общеизвестный факт более раннего подхода самцов в район нерестилищ.

В целом, по нашим наблюдениям, среднесуточная скорость подъема осетров невелика — 24—36 км в сутки (1.0—1.5 км/час.). Этого же порядка величины были получены Г. А. Батычковым (1963) по результатам обычного мечения. Примерно со скоростью 20 км в сутки поднимается к нерестилищам куриная севрюга (Державин, 1922). Дунайский судак проходит 17.9 (Ristic, 1959), белозерский судак — 24.0 (Пермитин, 1966), а волжский лещ — 14.4 км в сутки (Поддубный, 1965). Средняя скорость движения лососей в р. Колумбия (Johnson, 1960) составляет 44, а в р. Амуре — 47 км в сутки (Солдатов, 1912). Таким образом, небольшая скорость перемещения к местам нереста не является спецификой волжского осетра, а свойственна большинству проходных, полупроходных и озерных рыб, попавших из морских или озерных условий в речные. Не случайно поэтому и сходство в основных способах ориентации осетра, лосося (Поддубный и др., 1966) и леща (Поддубный, 1965), использующих для определения направления в сходных условиях наиболее надежные элементы среды — рельеф дна и течение. Однако, как уже отмечалось, не вызывает сомнения и наличие в навигационном комплексе осетров более сложных механизмов ориентации. Четкая дифференциация их в настоящее время невозможна из-за отсутствия необходимого количества документальных данных и ограниченности возможностей применения методов сбора информации. Поэтому приводимые ниже соображения пока нужно рассматривать как гипотетические.

Жизненный цикл осетра складывается из 4 основных фаз: речного периода жизни молоди и ската ее в море, периода интенсивного роста и созревания в морских условиях (в условиях высокой обеспеченности пищей), фазы возвращения созревших или близких к созреванию особей из моря в реку для размножения и фазы обратного посленерестового ската в море для восстановления энергетического потенциала и повторного созревания икры. Поскольку осетр обладает способностью к неоднократному повторному нересту, третья и четвертая фазы могут у него чередоваться несколько раз. Каждая фаза жизнедеятельности протекает в условиях, резко отличающихся от предыдущих. Система ориентации должна включать, следовательно, различные элементы, способствующие нормальной жизнедеятельности особи на всех этапах ее жизненного цикла.

В первый, речной период жизни, после выхода из икры и в процессе ската в море, молодь осетра, видимо, как и смолты лососей, пассивно

движется по течению. Однако в литературе известны факты, когда молодь проходных рыб проявляет способность к направленной ориентации и во время ската. Так, молодь нерки, кеты и красной (Ноаг, 1953; 1954, 1958; Neave, 1955) на ранних стадиях развития перед скатом активно и днем и ночью удерживается против течения, а затем, достигнув определенного физиологического состояния, начинает ночью дрейфовать в потоке. Дневное затаивание нужно рассматривать как средство обороны от хищников.

Исследования поведения молоди нерки при миграции из озера в реку для выхода в море (Johnson a. Groot, 1963) показали, что она может определять кратчайшее расстояние до реки и двигаться в этом направлении. Предполагается, что здесь сказывается унаследованное умение отдельных локальных стад сохранять генеральное направление относительно стран света и способность молоди к ориентации по солнцу-компасу (Враггер, 1959). Эта способность благодаря восприятию рыбой поляризованного света хорошо проявляется и в облачные дни, тогда как ночью рыба только сплывает по течению или остается на месте. Если молодь волжского осетра также умеет корректировать генеральное направление движения, т. е. в нашем случае направление север—юг, то этот тип ориентации должен оказать ей существенную помощь на выходе из эстуария. На второй фазе жизненного цикла у осетра по мере роста и проявления потребности в активных перемещениях, по аналогии с другими рыбами (Gunning, 1959; Hasler, 1966), следует прежде всего ожидать достаточно четкого проявления способности к определению азимута по солнцу-компасу. В связи с этим, вполне возможно, находится так называемая «игра» осетров, во время которой они поднимаются к поверхности моря и массами выпрыгивают из воды, т. е. кратковременно находятся в условиях оптимальной зрительной ориентации. Описанная выше способность осетров при движении чувствовать изменения напряженности слабых электромагнитных полей может быть реализована также в целях определения генерального направления движения при перемещении на большие расстояния в морских стабильных водных массах.

Данные обычного мечения показывают (Батычков, 1963), что осетры волжских стад в основной массе используют для нагула кормовые угодья Северного Каспия. Наибольший возврат особей получен из его западной части, где более заметно влияние потока волжских вод. Однако несколько рыб были пойманы в восточном секторе Южного Каспия, куда они попали, видимо, пассивно или активно сплывая вдоль западного побережья моря в границах водных масс циркуляционного течения. Это течение может служить надежным ориентиром и при возвращении рыб в Северный Каспий.

На третьей фазе жизненного цикла представляет особый интерес способность рыбы безошибочно находить устье своей нерестовой реки и совершать затем по ней анадромную миграцию в район нерестилищ. Ольфакторная гипотеза механизма «возвращения домой» А. Д. Хаслера (Hasler, 1966) может быть применена к осетровым как при объяснении распознавания ими в море водной массы своей реки, длительно сохраняющей специфичность за пределами эстуария (Скопинцев, 1947), так и при оценке стимула окончания нерестовой миграции после контакта с водной массой конкретного нерестилища.

Говоря о навигационных системах осетров, следует упомянуть также о возможности существования у них инерционного механизма сохранения прямолинейного движения и акустической способности ориентации по локальным шумам (Протасов, 1966). При оценке возможных систем ориентации, направляющих перемещение туводных рыб, также обращает



на себя внимание использование ими прежде всего и на большей части жизненного цикла самых элементарных ориентиров, надежных и наименее изменчивых в каждом конкретном ареале, а именно: рельефа дна и течений, направления и скорости которых в значительной степени определяются этим рельефом. В результате фактический путь туводных рыб, как и проходных в реке, представляет собой сложную извилистую линию значительно большей протяженности, чем кратчайшее расстояние между точками его начала и конца.

Наиболее активным периодом направленных перемещений туводных рыб является нерестовая миграция. Как уже говорилось, при этой миграции в водохранилище рыба поднимается из озерного плеса в речной, следуя вдоль русел или вдоль берега, довольно строго повторяя их конфигурацию. Иначе говоря, ее поведение в озерном водоеме ничем не отличается от аналогичного поведения в реке, что в одинаковой мере характерно для рыб разных физиологических групп: озимых, поднимающихся в район нерестилищ после окончания нагула, яровых, идущих весной, мигрантов, далеко уходящих от нерестилищ во время нагула, и оседлых рыб.

Безошибочное движение в сторону своих нерестилищ, видимо, облегчается наличием во время паводка и заполнения водохранилища наиболее сильных, чем в другие сезоны года, течений и более высокой температуры воды, поступающей в озерную часть водоема из нерестовых притоков. Отличается эта вода и рядом химических свойств как в пределах водных масс крупных речных плесов, так и внутри водной массы в местах впадения малых рек. В данной ситуации рыбой, видимо, воспринимается весь комплекс раздражителей: химических, температурных, реозрительных и реотактильных. Вряд ли на этом этапе миграции существенное значение имеет зрительная ориентация, связанная с солнце-компасным механизмом. Очевидно, мала и роль коррекций по электромагнитному полю, так как генеральное направление движения достаточно очевидно и без применения этих сложных способов навигации.

Значительно более важными должны стать зрительные ориентиры и информация по запахам после того как рыба, покинув русло, выйдет на мелководья и начнет поиск требуемого ей нерестового субстрата. О высокой разрешающей способности ольфакторно-оптической системы ближней ориентации говорит удивительное постоянство, с которым повторно избирается рыбами один и тот же нерестовый участок.

Посленерестовые перемещения на участках нагула, как уже отмечалось, нельзя в полном смысле назвать миграциями ни у типично проходных, ни у туводных рыб, так как основным элементом этих перемещений оказывается пассивное движение в каком-то хотя и динамичном, но вполне определенном для каждого района экологическом информационном канале, выход за пределы которого ничем не стимулируется. Находясь в данном канале и совершая в его пределах местные перемещения с одной нагульной станции на другую, рыба разыскивает скопления пищи, пользуясь всем комплексом средств ближней ориентации, но в первую очередь, видимо, ольфакторно-осязательным механизмом, зрением и слухом (Зуссер, 1956, 1961; Гирса, 1961, 1967; Мантейфель, 1961; Аронов, 1962; Протасов, 1966, 1968). Использование в этот период сложных механизмов дальней ориентации, скорее всего, резко ограничено и может иметь место только при резких изменениях параметров информационного канала (водной массы) или во время случайных выходов рыбы за его пределы при ветровых переносах. Очевидно использование механизма прямолинейного движения компасным курсом при первичном обследовании нового района нагула после естественного выхода рыбы

из речной в озерную часть водоема и в том случае, когда она дезориентирована попаданием в новые условия.

Предзимовальные миграции рыб в речные плесы из озерных четко ориентированы на поток и, видимо, управляются только зрительно-реотактильными механизмами, так как рыба может подниматься против течения, удаляясь от своего нерестового участка в «чужом» потоке. Представляется вероятным, что анадромная осенняя миграция является приспособлением к обитанию в чисто речных условиях. В водохранилищах, где площадь зимовальных участков в верховьях речных плесов ограничена, а режим значительно хуже, чем в озерной части, эта миграция неэффективна, так как поднявшаяся осенью вверх рыба вновь скатывается во время подледного периода.

Нельзя говорить об использовании рыбами сложных систем ориентации и в период вынужденных зимних перемещений, представляющих собой элементарное движение в фронтальной зоне обескислороженных вод (Ильина и Поддубный, 1963) или в зоне температурных градиентов и прекращающихся, как только рыба выйдет из этих зон.

Таким образом, в целом у туводных рыб, а возможно, и у многих морских видов, использование сложных систем дальней ориентации ограничено в силу отсутствия в них необходимости, так как большую часть жизни рыба пассивно перемещается в пределах локальной водной массы, а периоды повышения ее миграционной активности совпадают по времени с появлением в этой массе четких температурных и химических градиентов.

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ  
ГРУППИРОВКИ РЫБ

Одно из интереснейших явлений в природе — приспособление животных к существованию на ограниченной территории, часто значительно уступающей смежным участкам по обилию пищи, легкости перемещений, безопасности существования. Обитание на таких участках, из поколения в поколение избираемых заселившими их видами, невозможно без выработки у них приспособлений, ненужных и даже вредных в иной обстановке. Вместе с тем только благодаря такой узкой специализации группировок видовых популяций достигаются максимальное освоение ареала и в целом более высокая численность особей вида.

Обитание на относительно изолированной территории с определенными условиями способствует появлению у местных популяций физиологических особенностей, которые в дальнейшем могут привести к изменениям в признаках строения, характеризующих первые стадии дивергенции,

Из этого следует, что изучение «чувства дома» (homing) представляет первостепенный интерес с самых различных точек зрения, а главное, как важного фактора эволюции.

В отношении «чувства дома» рыбы не являются исключением среди других животных. В предыдущих главах этой работы были подробно описаны особенности жизненных проявлений различных видов рыб в различных условиях на фоне подробного описания биотопических особенностей водохранилищ.

Суммирование этих данных позволяет сделать ряд выводов теоретического и практического значения и определить некоторые закономерности, дающие материал для дальнейших обобщений. Но ранее необходимо дать хотя бы самый краткий обзор исследований, посвященных вопросу о территориальном постоянстве низших и первичных группировок вида (Никольский, 1968) как приспособлению к существованию в динамичных условиях.

ЧУВСТВО ДОМА  
И УСТОЙЧИВОСТЬ АРЕАЛА

Для удовлетворения жизненных потребностей животным необходима определенная территория с достаточным количеством пищи, убежищ, определенным микроклиматом. Размеры территории различны у популяций разных видов и связаны с особенностями их биологии и продолжительностью жизненного цикла особей одиночного или группового образа жизни. Сложность и многообразие требований к территории приводят к тому, что ее размеры всегда больше той площади, которая может удовлетворять потребности особи или группы особей в данный момент (Наумов, 1963).

Под домашней территорией в самом общем виде понимается участок жизненного пространства, на котором особь данного вида может нормально

существовать, отправляя все свои жизненные функции (Nice, 1941; Хауне, 1949). Индивидуальный участок — более ограниченная, обычно только гнездовая территория, которую особь активно защищает от вторжения других особей своего вида и животных других видов, близких по экологии.

В ихтиологии содержание этих понятий ныне несколько конкретизировалось. Под домашней территорией у рыб большинством авторов понимается место, где рыба родилась и к которому после достижения зрелости регулярно стремится для размножения (Hasler, 1966). Считается, что если меченая рыба поймана два раза или более на ограниченном участке, то, скорее всего, она обитает здесь значительный отрезок времени, а возможно, и пожизненно (Gerking, 1959). При исследовании домашних участков рыб в реках применяется метод группового мечения с последующим посекционным обловом смежных с местом выпуска районов реки (Stott et al., 1963). При использовании этого метода, если участок облова выбран достаточно большим, облов регулярен и репрезентативен, кроме оконтуривания домашней территории, можно получить интересные сведения о скорости перемещения рыб и, сопоставив их с экологической обстановкой, оценить изолирующую роль ряда физико-химических факторов (Miller, 1954; Stott, 1961; Libosvsky, 1966; McCleave, 1967). Большое значение при изучении домашних территорий, особенно в последние годы, получил метод пересадок меченых рыб из своего района в другой в разных комбинациях и на различные расстояния (Larimore, 1952; Shoemaker, 1952; Frost, 1963; Пермитин, 1966; Поддубный, 1966в; Wilkonska, 1967). Существенное дополнение к этим методам — разработка способов прослеживания фактического пути рыб на домашних участках (Henderson et al., 1966; Малинин, 1970, и др.), а также визуальные наблюдения поведения рыб.

Ньюмен (Newman, 1956), наблюдая из бокса, опущенного в р. Конвикт (Калифорния), поведение гольцов и радужной форели, убедился, что рыба в течение дня придерживается очень ограниченного участка, ночью покидает его, а к полудню следующего дня вновь возвращается на облюбованную станцию. Молодь атлантического лосося, обитая первое время у нерестилища, выбирает себе индивидуальные участки, которые охраняет от вторжения других особей (Saunders, Gee, 1964). Если плотность населения молоди в конкретном районе выше известного предела, связь с индивидуальными участками исчезает и рыба образует стаи (Keeleyside, Jamamoto, 1962). Мак Клив (McCleave, 1964) установил, что около 50% меченых особей бычка-подкаменщика, обитающего в р. Монтана (США), через 2—3 мес. оставались на месте выпуска. Индивидуальные участки этих бычков в среднем оказались равными 46 м<sup>2</sup>. Стефанич (Stefanich, 1952), выпустивший на 150-футовом участке реки большое число меченых рыб, через 2 года на этом участке обнаружил половину меченых особей кумжи и лосося, всех меченых гольцов и сегов и 33 из 35 чукучанов. Очень малоподвижна 1—3-летняя молодь судака (Anwand, Speichert, 1967), длительное время обитают на ограниченной территории озерные окунь и щука (Halme, 1958; Haberman, 1961). Столь же определенные результаты об избирании рыбами определенной территории получены Альбрехтом и Тешем (Albrecht, Tesch, 1959) при изучении популяций хариуса и форели в р. Поленц (ФРГ). Аналогичные данные получены во время наблюдений озерной форели в оз. Верхнее (Канада), неполовозрелого угря в р. Эльбе и окуней озер Америки (Buettner, 1961; Mann, 1964; Gunning, 1965).

Наиболее тщательно тяготение к своему родному участку у рыб на популяции кумжи исследовал Стюарт (Stuart, 1957). В течение 8 лет он наблюдал перемещения разновозрастных особей в системе из 3 озер и установил, что первый и второй год жизни кумжа летом обитает в притоках,

а осенью, перед началом нерестовой миграции в эти притоки взрослых рыб, скатывается в озеро. Сюда же после нереста в своих притоках в октябре—ноябре и к концу декабря скатываются отнерестившиеся производители. Только одна из 3 тыс. меченых кумж была найдена не в своем притоке. Все молодые особи кумжи отлавливались только там, где родились. Рыбы, пересаженные из северных притоков в южные и наоборот, быстро пересекли озеро и возвратились в домашний участок. Несмотря на то что у части рыб путь к домашнему участку пролегал через труднопроходимые пороги, а рядом был приток с вполне пригодными для этого вида условиями в верховьях, кумжа, родившаяся за порогами, шла в свою реку. Возвращение домой происходило независимо от времени года: все пересадки в разное время и в разные годы дали одинаковые результаты. Шук (Schuck, 1943) показал, что для кумжи представление о домашнем участке применимо в отношении не только нерестилищ, но и мест нагула, которые тоже сохраняются рыбой из года в год с большим постоянством. Последнее подтверждают и работы с гольцом *Salvelinus fontinalis* в р. Ай-Сабе (Shetter, 1937). Меченные рыбы перемещались вниз по течению зимой, а на летние места нагула возвращались весной и обитали здесь до глубокой осени. Миллер (Miller, 1954), перегораживая реку в местах перехода рыб, убедился, что стремление вернуться на домашний участок не угасает длительное время. Пытаясь преодолеть преграду, многие особи погибали, но даже не пытались уйти вниз или зайти в соседнюю реку. В то же время особи, пересаженные вверх по течению, скатились к преграде и так же активно стремились продолжить скат к своему участку, как рыбы, взятые из верховьев, пытались подняться на свой.

Подробно описано домашнее поведение американского судака (*Stizostedion vitreum*) в системе оз. Мичиган. Обнаруженные здесь локальные группировки вида практически не смешиваются (Stoudt, 1939; Eschemeyer, Crowe, 1955). Большой цикл работ в этом направлении был проведен с разными видами окуневых и лососевых рыб (Rodeheffer, 1941, 1945; Larimore, 1952; Shoemaker, 1952; Gerking, 1953; Cooper, 1953). Сохраняют свои домашние участки и многие рыбы, обитающие в приливо-отливной зоне литорали моря (Aronson, 1951; Williams, 1957), причем их поведение не зависит от размера и пола. В дневных перемещениях рыбы используют одни и те же трассы. Исключительно оседлы рыбы коралловых рифов, домашние участки их резко ограничены (Gerking, 1959). Очень четко проявляющиеся домашние перемещения, направленные против вдольберегового течения, у морских камбал (Alverson, Chatwin, 1957).

Многочисленные подтверждения территориальной обособленности внутрипопуляционных группировок рыб получены при изучении их распределения и миграций в водохранилищах. Частично результаты этих исследований уже изложены в предыдущих главах. Совершенно очевидно, что у подавляющего большинства рыб, населяющих водохранилища, пожизненно сохраняется стойкая привязанность к своему нерестовому участку, который они безошибочно избирают в сезон размножения, несмотря на возможное ухудшение здесь условий в сравнении с соседними участками. Рыба может находить участок даже после принудительного удаления ее на значительные расстояния. Показательна в этом отношении серия опытов по пересадке меченого леща из Воляжского плеса Рыбинского водохранилища в другие районы водоема (рис. 100). Рыбы для опыта отлавливались тралом в средней части Воляжского речного плеса и перевозилась 3 партиями на 3 участка Рыбинского водохранилища, расположенных в 50, 95 и 135 км от места поимки.

Первая партия лещей (308 экз.) размером 247—410 мм была выпущена в северной части Центрального плеса у торфяных островов. Место выпуска представляет собой затопленную на глубину 3.5—4.0 м пойму

с относительно ровным рельефом дна, удаленную от русла на 15 км. По химическому составу местная вода мало отличается от водной массы Центрального плеса в целом и от тех его участков, где еще хорошо заметно влияние волжского речного стока. Кроме того, всего лишь в нескольких километрах от места выпуска проходит граница зимнего ареала пересаживаемых рыб. Перед выпуском у 100 особей данной партии были удалены глаза, у 100 других гальванокаутером выжжены органы обоняния, а остав-

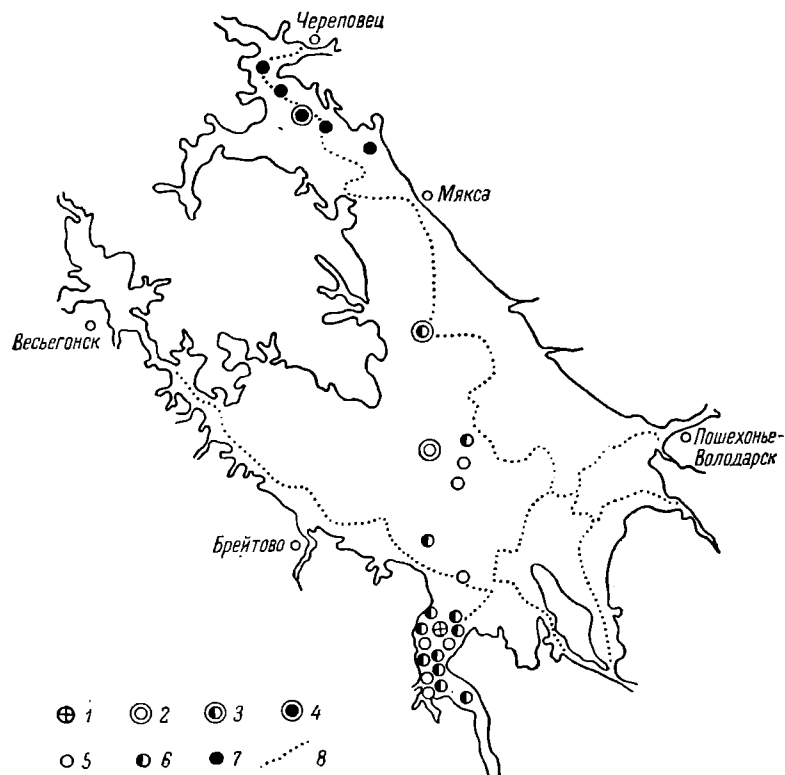


Рис. 100. Распределение меченых рыб после пересадки.

1 — место первичной поимки; 2 — место выпуска первой партии; 3 — место выпуска второй партии; 4 — место выпуска третьей партии; 5—7 — возврат из первой—третьей партий; 8 — русла бывших рек.

шие служили контролем. Вторая партия волжских рыб (100 экз.) была перевезена в пограничный район Шекснинского плеса и выпущена без выключения рецепторов над затопленным руслом реки. По химическому составу вода в месте выпуска относится к водной массе Центрального плеса, но формируется за счет речного стока Шексны, направление которого противоположно волжскому. Наконец, третья партия рыб (190 экз.) выпущена наиболее далеко от дома — в средней части Шекснинского плеса. Место выпуска третьей партии резко отличается от предыдущих как по показателям химизма воды, так и по гидрографической обстановке, но имеет общие черты с условиями домашнего ареала пересаженных рыб.

Перевозилась рыба в брезентовых чанах и в специально оборудованном для этой цели проточном бассейне, которые устанавливались на палубе судна. В конце перевозки, производившейся при довольно значительном волнении, часть рыбы, несмотря на возможные меры предосторожности, оказалась в ослабленном состоянии. После удаления рецепторов

перед выпуском производилось выдерживание рыбы в забортном садке в течение 12—24 час. За это время часть особей погибла, оставшиеся в живых были активны, хотя часть из них имела легкие повреждения покровов тела и плавников.

Метился лещ круглыми пластмассовыми метками, прикреплявшимися с двух сторон тела, за спинным плавником, булавкой из нержавеющей проволоки или нихрома. Подобные метки в условиях волжских водохранилищ дают большой возврат и сохраняются на рыбе дольше других (Поддубный, 1960в). Возврат составил для первой партии лещей за 6 мес. с начала опыта (июль—декабрь 1962 г.) 2.9%, из которых 77% возврати-

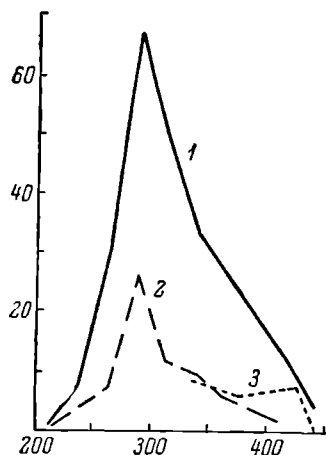


Рис. 101. Размерный состав меченых рыб.

1 — исходный улов; 2 — возврат при выпуске в свой ареал; 3 — возврат в свой ареал при пересадке. По оси ординат — число особей, шт.; по оси абсцисс — длина, мм.

лись к месту первоначальной поимки (4 ослепленные особи, одна лишенная обоняния и 2 контрольные). Одна рыба, лишенная зрения, и одна контрольная выловлены вблизи места выпуска за пределами домашнего ареала. Из второй партии лещей за 31 мес. (июль 1960—декабрь 1962 г.) было вторично поймано 12 экз. (12%), из которых 83% вернулись в свой ареал, и 2 леща обнаружены в Центральном плесе водохранилища на пути к дому — один через 48, а другой через 235 дней после выпуска. Из 10 рыб, вернувшихся в домашний район, 8 были пойманы до наступления первой зимы, а 2 особи — через 27 мес. после начала опыта. Сравнительно более высокий возврат в данном случае можно объяснить не столько большей продолжительностью опыта, сколько исключительной маловодностью года выпуска. Водохранилище имело в это время значительно меньший объем и большую проточность, что облегчало рыбе поиск своей водной массы, кроме того, рыба была выпущена непосредственно на русле. Спускаясь вдоль него вместе с нагуливающимися южношекснинскими группировками, она могла более успешно, чем в многоводный год, достичь места слияния шекснинской и волжской воды, которая, по-видимому, и указала ей путь в свой ареал.

Если сопоставить размерный состав рыб, взятых для мечения (часть их была выпущена здесь же, а другие перевезены в другой район), и рыб, вторично пойманных, проявляется интересная закономерность (рис. 101). Кривая размерного состава вернувшихся рыб, выпущенных в своем ареале, полностью повторяет кривую исходного улова, тогда как у пересаженных рыб вернулись в свое стадо только более крупные и, видимо, половозрелые особи (созревает рыбицкий лещ при средней длине тела 30 см).

Все рыбы из первой и второй пересадок, не нашедшие дорогу домой и выловленные в чужом районе, оказались незрелыми. Указанный факт наводит на мысль, что обмен между группировками, если он происходит, возможен только за счет молодых неполовозрелых особей, вышедших за пределы своего ареала и потерявших ориентацию.

Вторичная поимка рыб третьей партии, наиболее далеко увезенных от дома, через 18 мес. (июль 1961 — декабрь 1962 г.) составила 2.1%. Все лещи (4 экз.) остались в районе выпуска. 2 леща, лишенных обоняния, были пойманы в 10—15 км от места выпуска (вверх по течению Шексны) спустя 49 и 112 дней с начала опыта, а 2 контрольных — несколько ниже по реке, один через 20, а второй спустя 87 дней после выпуска. Почему лещи этой партии не вернулись в свой район, судить

пока трудно. Можно думать, что известную дезорганизующую роль в данном случае сыграло сходство района выпуска по экологической обстановке с домашним ареалом.

Четкую картину возвращения на свой нерестовый участок показали особи практически всех локальных группировок леща, синца и судака во всех водохранилищах, реках и озерах, где были проведены соответствующие наблюдения (см. гл. 5). Стало также очевидным, особенно после прослеживания фактического пути рыб, что избираются рыбой не только нерестовые участки, но характерные места нагула и зимовки, т. е. на протяжении всего жизненного цикла большинство особей, родившихся на данном нерестилище, сохраняют свой ареал и образуют местную группировку. Основной предпосылкой к возникновению такой местной группировки рыб оказывается наличие на том или ином участке водоема комплекса условий, необходимых для нормального цикла воспроизводства вида. Величина ареала, занятого группировкой, в первую очередь определяется расположением мест нереста, нагула и зимовки (Поддубный, 1966б), но связана она и с целым рядом биологических особенностей и численностью данной группировки.

По мере развития исследований в водохранилищах не только на начальном, но и последующих этапах формирования этих водоемов в литературе все чаще приводятся высказывания о неоднородности особей в популяциях натурализующихся видов и возможности выделения внутри них ряда биологических групп. Особи, объединяемые в эти группы, различаются по экологии и срокам нереста, ритмике и темпу роста, характеру питания, двигательной активности и другим признакам. Так, В. З. Трусов (1958) приходит к выводу о существовании в популяции Цимлянского водохранилища по крайней мере 3 биологических групп, отличающихся предпочитаемыми нерестовыми температурами, наличием или отсутствием инстинкта ската, глубиной обитания, качеством избираемого нерестового субстрата и т. п. Появление этих групп автор связывает с исходной, наследственной разнокачественностью речной популяции судака и делает вывод о необходимости подбора особей из разных групп для заселения нового водоема, так как заранее трудно предугадать, какие здесь создадутся условия и для какой группы они будут наиболее благоприятны.

В популяции окуня целая гамма проявлений разнокачественности, четко регистрируемых по поведению, характеру роста и питанию, обнаружена Л. К. Ильиной (1969) на Рыбинском водохранилище. Здесь же (Поддубный, 1966а) и на Можайском водохранилище (Спановская, 1962) оказалось возможным проследить распадение ранее единой популяции плотвы после изменения условий питания на 2 экологические группы: прибрежную — растительную и озерную — моллюсковую. Аналогично происходит внутривидовая дифференциация по месту и условиям размножения у чехони (Бугай, 1958; Поддубный, 1958в) и снетка (Иванова и др., 1969), по характеру питания у синца (Половкова, 1968), по ритмам созревания, роста и двигательной активности у леща (Поддубный, 1960в, 1965), по экологии нереста у леща и судака (Гордеев, 1968).

Способность озерно-речных популяций рыб к дифференциации на биологические группы в процессе приспособления к новым условиям водохранилища в известной степени упрощает изучение территориально обособленных поселений вида, так как составляющие их особи приобретают достоверные различия в биологических признаках, ритмах жизнедеятельности и поведении. Нарастание численности той или иной биологической группы, ранее единой популяции, как правило, приводит к увеличению занимаемой этой популяцией территории прежде всего за счет освоения новых стадий нагула. Однако очень часто разные биологические группы



популяции сосуществуют на единой территории, величина которой мало изменяется из года в год, но отличаются друг от друга местами обитания на разной глубине, занимаемой пищевой нишей, сроками созревания и прихода на нерест и другими признаками.

Мало изменяется в отдельные годы также территория, освоенная видами, условия существования которых в водохранилище крайне неблагоприятны (реофилы и многие псаммофилы). Малочисленные популяции их сохраняются только в верхнем течении притоков (большинство водоемов Волжского каскада) или в сужениях (Куйбышевское водохранилище). По мере формирования водоема и улучшения условий популяции псаммофилов начинают быстро заселять новые станции, как например елец в Рыбинском водохранилище после образования озерных песчаных отмелей (Гордеев, 1968). Ухудшение условий воспроизводства на том или ином участке водоема, напротив, приводит к распаду местной популяции, при этом вновь четко проявляется ее биологическая неоднородность: часть особей способна быстро освоить нерестилища, например, в притоках водоема, а другая перестает размножаться и, продолжая обитать в районе погибших нерестилищ, постепенно вымирает.

Местные группировки особей вида, воспроизводящиеся на одном нерестилище и заселяющие в водоеме определенную территорию, неоднородны по структуре и включают еще более мелкие группы, живущие обособленно от других групп более или менее продолжительное время (Поддубный, 1966в). Анализ соподчинения и особенностей биологии обнаруженных группировок разного ранга позволил сформировать единое представление о топографической структуре популяции вида, рассмотрение которого и составит заключительную часть раздела II.

#### ТИПЫ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК РЫБ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ

Естественные группировки особей вида (популяции), занимающие отдельные части его ареала, существуют как сложно организованная система соподчиненных и взаимодействующих единиц. Многие из них имеют собственные названия, часто применяемые, однако, в зоологической литературе в противоречивом смысле. Термин «популяция» применяется в довольно различном понимании и был введен в обиход Йогансенем (Johannsen, 1913), который объединял под этим названием генотипически разнородную совокупность особей данного вида, взятых в той или иной местности, в том или ином местообитании. В том же смысле употребляет термин «популяция» Шмидт (Schmidt, 1930). Олли (Alle et al., 1949) называет популяцией любую ассоциацию одного вида, представляющую тесно взаимодействующую систему, поддающуюся изучению и выражающуюся в определенных количественных показателях. В других случаях им же подразумевается под популяцией генерация, или поколение, которое рождается, развивается и последовательно отмирает.

Большинством исследователей популяция определяется как единство особей вида, населяющих определенную территорию, входящих в состав существующего там сообщества (биоценоза) и представляющих форму существования вида в конкретных ландшафтно-географических условиях (Паумов, 1948, 1956, 1963). Близкое определение, но с дополнительным элементом дает Майр (Mayr, 1947), по мнению которого популяция — отдельная совокупность особей вида на определенной местности, в какой-то мере изолированная от соседних совокупностей особей и представляющая собой потенциально скрещивающуюся систему. Это же определение без акцента на возможность скрещивания приводят в своих работах К. В. Арнольди (1957) и В. Н. Беклемишев (1960). В том же смысле нужно понимать

«местную популяцию», по терминологии К. М. Завадского (1968), «дем» Грегора (Gregor, Watson, 1961) и «поселение» М. С. Гилярова (1954), хотя последний считает типичными популяциями лишь те, которые заселяют один конкретный биоценоз и имеют территориальные границы, совпадающие с границами этого биоценоза.

В. И. Беклемишев (1960), рассматривая многообразие естественных популяций, делает попытку их классификации. Даваемые им подразделения характеризуются следующим образом.

Простая популяция — совокупность особей вида в пределах небольшого и слаборасчлененного ареала. Часто это единственная популяция стенобионтного вида, включающая всех его особей.

Суперпопуляция — совокупность особей, занимающая обширный, но более или менее однородный ареал. Единство таких популяций характеризуется чисто отрицательными признаками: отсутствие достаточно резкого морфологического расчленения, отсутствие достаточных оснований для того чтобы разделить громадное пространство, сплошь заселенное видом, на территории отдельных группировок. Всякие влияния, возникшие в одной точке подобной территории и изменяющие живущую вблизи этой точки часть популяции, обычно очень медленно и неравномерно распространяются на более отдаленные точки, так как сами размеры территории препятствуют взаимодействию удаленных друг от друга частей ее видового населения.

Субпопуляция — совокупность особей вида, населяющих определенный биоценологический комплекс или отдельный биоценоз обширного и сложнорасчлененного ареала суперпопуляции. Особи, образующие субпопуляцию, активно взаимодействуют между собой, в меньшей степени связаны с соседними субпопуляциями, расположенными в пределах миграционной доступности особям, и почти не взаимодействуют с более удаленными группировками.

В зависимости от способности к самостоятельному воспроизведению субпопуляции подразделяются на независимые, численность которых поддерживается исключительно за счет собственного приплода, полузависимые, в которых численность притока особей из соседних субпопуляций значительно превышает местный приплод, зависимые субпопуляции без притока особей из соседних группировок, обреченные на вымирание, так как уровень собственного воспроизводства у них явно недостаточен, вполне зависимые, или псевдопопуляции, совершенно неспособные к существованию без притока особей извне из-за отсутствия условий для завершения полного цикла воспроизводства, и, наконец, временные популяции, периодически возникающие в малоблагоприятных для данного вида биотопах в оптимальный по условиям период и вымирающие после ухудшения этих условий. Временные субпопуляции представляют собой переходную форму между типичными независимыми и псевдопопуляциями.

Гемипопуляция — поселение отдельных фаз жизненного цикла гетеротопных животных.

Следуя логической структуре, предложенной В. И. Беклемишевым, среди популяций можно выделить дополнительно еще множество так или иначе территориально обособленных группировок особей вида, например возрастных и половых, каждая из которых имеет сохраняющийся определенный период времени ареал, входит в состав определенного биоценоза, отличается определенной системой взаимоотношений среди своих особей и с особями из соседних группировок и еще целым рядом других признаков.

Стадо — элементарная хорологическая единица, или элементарная популяция, изолированная от соседних (Кузин, 1962). Из отдельных стад складывается вся популяция (комплекс популяций) вида. Степень морфоло-

гической однородности стад различна. Могут встречаться популяции, в которых каждое стадо отличается своим комплексом морфологических (фенотипических) признаков, или состоящие из резко различных групп стад, когда внутри групп стада совершенно однородны (типичный случай), и, наконец, такие сочетания, когда на протяжении всего ареала вида (популяции) стада последовательно изменяются по одному или нескольким признакам в широтном или долготном направлениях (клинальная изменчивость).

По Г. В. Никольскому (1965), стадо рыб — одновидовая, разновозрастная, самовоспроизводящаяся группировка особей, населяющих определенный район и привязанных к определенным местам размножения, нагула и зимовки. Каждое стадо характеризуется определенными морфо-физиологическими особенностями, отличающими его от других стад того же вида. Стада, по Н. В. Лебедеву (1967), — биологические самовоспроизводящиеся внутривидовые группировки рыб, меньшие, чем подвид, отличающиеся между собой по биологическим признакам (темпу роста, срокам размножения) и часто постоянно или в известные периоды годового жизненного цикла приуроченные к определенным районам. Большинство или все популяции рыб разных видов существуют в форме стад. Группировки этого типа под названием локальных популяций, биологических групп, местных популяций, обособленных популяций описаны у разных сельдей, лососей, кильки, камбал и многих других рыб (Tester, 1934; Ловецкая, 1940; Световидов, 1952; Stevenson, 1955; Blaxter, 1958; Поддубный, 1960в, 1963а, 1965, 1966б; Япулов, 1962).

Стадо у наземных животных — группа особей с тесной связью и согласованным поведением, занимающая определенную территорию (Наумов, 1963). Стая — временная территориальная группировка особей стада, имеющих близкое физиологическое состояние и возраст. У разных видов рыб (Никольский, 1955) и других животных (Наумов, 1963) стайный образ жизни может быть характерен для всех особей или лишь для некоторых возрастных групп. Много известно о приспособительном значении стаи в разные периоды жизненного цикла для защиты особей от хищников, отыскания корма, коллективной ориентации во время миграционных перемещений и т. д. (Никольский, 1955; Carthy, 1956; Радаков, 1958; Наумов, 1963; Shaw, 1967).

Скопления — временно обособленные группировки особей (стай) данного стада или разных стад на местах размножения, нагула и зимовки или на участках миграционного пути со сложными условиями ориентации. Скопления, в понимании Н. В. Лебедева (1967), — элементарные популяции.

Термин «раса» введен Бюффоном (Buffon, 1749) для характеристики разновидностей. В современной литературе существуют понятия географической, экологической, биологической, сезонной и пищевой рас. Географической расой, или подвидом, называют изолированную группировку вида, резко уклоняющуюся от других группировок прежде всего набором морфологических, счетных и меристических признаков (Семенов-Тяп-Шанский, 1910), географическая раса — понятие таксономическое (Берг, 1953). В эколого-популяционном плане — это одна популяция вида или комплекс популяций. Экологической расой, или, по Семенову-Тяп-Шанскому, морфой, называют разновидность, образовавшуюся под прямым воздействием определенных факторов среды (Кузин, 1962). Эта разновидность расы, по мнению К. М. Завадского (1968), — экотип.

Н. П. Наумов (1963), определяя подвиды как «наиболее крупные территориальные группировки особей», отличающиеся набором фенотипических и, может быть, генотипических признаков, находит в их составе географические популяции, т. е. группы особей, занимающие «зоны сход-

ного благоприятствования». Систематиками эти категории названы племенами (*natio*), или географическими расами второго порядка. Географические популяции, по Н. П. Наумову, распадаются на более мелкие пространственные группировки, экологические популяции (расы) — население одного биотопа, особи которого могут отчетливо отличаться эколого-физиологическими особенностями.

Биологическими расами называют группы особей одного вида, отличающиеся прежде всего характером питания — занимающих разные пищевые ниши (Наумов, 1963). Биологические расы могут быть хорошо различимы по морфологическим признакам и описываются как разные виды (Рубцов, 1952; Мальчевский, 1958). Пищевые и сезонные расы представляют собой различные варианты биологических рас. По мнению Л. С. Берга (1953), сезонные расы (яровые и озимые) — группы рыб, отличающиеся временем вхождения в нерестовые реки и не имеющие обособленного ареала. Раса, по Гейнке (Heinske, 1898), — сообщество рыб, мечущих икру в определенных местах, куда они возвращаются повторно. Особи разных рас различаются комбинациями морфометрических признаков. Л. С. Берг (1953) рассматривает расу как элементарный вид, стайную форму, связанную с видом переходящими признаками, но отличающуюся комбинацией этих признаков. Вибер и Лэглер (Vibert, Lagler, 1961) определяют расы как локальные популяции, отличающиеся по меристическим признакам.

Приведенных определений достаточно, чтобы понять смысловое многообразие и неоднородность понятия «раса».

Очень разнообразны, как мы видели, представления многих авторов и о других категориях населения, что объясняется различиями в методах и аспектах исследования, анализе топографии населения преимущественно по косвенным признакам (биологическое сходство и различие) и еще небольшим объемом данных прямых наблюдений над использованием той или иной группировкой определенной территории, устойчивостью ее ареала и его изменениями во времени в результате изменений условий существования и потребностей особей.

На основании приведенных в работе новых материалов, характеризующих распределение и миграции рыб, представляется возможным определить типы и соподчиненность их территориальных группировок следующим образом:

Категория	Содержание понятия	Собственное название
Популяция I порядка	Все видовое население	—
Популяция II порядка	Совокупность особей популяции I порядка в относительно изолированном ландшафтно-географическом районе	—
Популяция III порядка	Совокупность особей популяции II порядка, относительно изолированная на постоянном комплексе станций — биотопе	Стадо
Популяция IV порядка	Совокупность особей популяции III порядка, относительно изолированная на станциях размножения, нагула или зимовки	Скопление
Популяция V порядка	Совокупность особей популяции IV порядка, относительно изолированная внутри станции размножения, нагула, зимовки или во время перехода с одной станции на другую	Стай
Популяция VI порядка	Совокупность особей популяции IV и V порядков, относительно изолированная на нерестилище в период размножения	Гнездо производителей

Как видно из приведенных данных, популяции рыб I и II порядков — наиболее сложно организованные системы. Основной территориальной единицей каждой из них является локальное стадо — разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка особей, связанная общностью происхождения на одном нерестовом участке и имеющая определенные места нагула и зимовки. Локальное стадо существует до тех пор, пока сохраняется его нерестовый участок. Разрушение нерестилищ в процессе формирования водохранилища приводит к снижению численности потомства и постепенной гибели стада. Лишь небольшая часть производителей (в основном впервые созревающие рыбы) отправляется на поиски новых нерестилищ, вливаясь в соседние стада, тогда как старшевозрастные особи вновь и вновь приходят во время нереста на места своего рождения и, не найдя подходящих условий для икрометания, резорбируют половые продукты или откладывают икру на нехарактерном субстрате, что ведет к ее гибели.

Молодь (потомство стада) в зависимости от вида рыбы и экологических особенностей нерестовых участков либо ведет очень оседлый образ жизни на местах рождения (лещ), либо выносится течением (синец, окунь, палим, снеток, тюлька и др.), либо активно скатывается (судак). В водохранилище озерного типа даже у пелагических рыб большинство молоди, как правило, не выносится за пределы ареала взрослых особей. Этому способствуют суточные вертикальные миграции молоди, благодаря которым она попеременно оказывается в потоках противоположного направления (поверхностные и придонные компенсационные течения). Если ритм суточных вертикальных миграций нарушается и молодь постоянно находится в каком-то одном потоке, возможность ее уноса от мест рождения увеличивается. Однако известно (Бакастов, Литвинов, 1969), что и поверхностные и придонные течения, многократно меняя направление при разных ветрах и взаимодействиях со дном, территориально ограничивают перемещения озерных масс воды или после цикла дрейфа вновь возвращают их в первоначальный район. Вместе с водой возвращаются и унесенные из этого района планктон и молодь рыб.

Наиболее интенсивен вынос молоди в условиях постоянного стокового течения реки или руслового водохранилища. Значительная часть ее безвозвратно уходит из стада, являясь тем фондом, за счет которого происходят освоение новых ареалов и обмен с соседними стадами. Величина ареала, занятого стадом, не остается постоянной, а имеет значительные сезонные и многолетние колебания. Это можно иллюстрировать на примере существования одного из локальных стад леща волжского речного плеса Рыбинского водохранилища в 1966—1967 гг. Наиболее компактно группировка размещена весной, в мае, когда на нерестилища приходят производители и здесь же в более прогретой литорали концентрируется питающаяся молодь. В начале лета, после ухода мигрантов, ареал увеличивается, образуются 2 ядра скопления особей стада, которые сохраняют свою топографию до глубокой осени. В декабре—январе ареал максимально увеличивается, а в феврале—апреле он вновь сокращается в результате начинающегося движения рыб в район своих нерестилищ.

Протяженность зимних миграционных путей резко увеличивается в отдельные годы, очень невелика в другие и находится в определенной зависимости от высоты уровня воды в начале зимы и от величины его последующей сработки (табл. 23). Чем ниже осенний уровень и чем больше его падение зимой, тем дальше в глубь водоема скатывается рыба.

Таким образом, резкое увеличение ареала локального стада происходит при вынужденных перемещениях групп особей, зазимовавших на участках с нестабильным режимом проточности, газового состава и температуры воды во второй половине зимы. Особи смежных стад часто исполь-

Зимние миграции леща и состояние уровня воды

Год	Отметки уровня на 1 января, м	Сработка к марту, м	Протяжен- ность мигра- ций, км	Год	Отметки уровня на 1 января, м	Сработка к марту, м	Протяжен- ность мигра- ций, км
1960	100.0	2.4	50	1964	98.4	0.8	60
1961	99.6	0.3	40	1965	100.6	0.6	20
1962	100.0	1.8	45	1966	99.9	2.5	60
1963	98.7	2.0	100	1967	100.0	0.8	25

зуют общие места нагула и зимовки, но в нормальных условиях никогда не контактируют с более удаленными группировками.

Группы локальных стад, размножающихся на соседних нерестилищах одного района (приток, залив), относительно обособлены от таких же групп стад других районов и аналогичны поселениям животных, описанным в зоологической литературе под названиями «популяция», «экологическая популяция», «локальная популяция». Группы этих популяций в озере и водохранилище в свою очередь относительно изолированы от поселений других водоемов, население бассейна или географической зоны от соседних популяций и т. д. Обмен между популяциями одной или разных категорий, обеспечивающий территориальное единство видового поселения в целом, происходит в результате взаимопроникновения молоди преимущественно из пограничных локальных стад. Относительная изоляция групп стад на участке реки — явление более редкое. Обычно популяция представлена в реке множеством локальных стад с обособленными у каждого из них местами размножения и последовательно совпадающими станциями нагула и зимовки (Поддубный, 1966в).

Можно различать 3 группы факторов, способствующих изоляции нескольких локальных стад на определенной акватории. Прежде всего это сумма гидрографических особенностей участка: соединение его с основным водоемом узким протоком (система озер, прибрежные заливы) или наличие на выходе архипелага островов (речной эстуарий). Ко второй группе относятся факторы физико-химической изоляции — резкие градиенты глубины, течения, температуры, прозрачности, химических и других показателей водной массы в пограничных районах. Действие этих факторов различно. Так, одни из них (газовый состав, повышенное содержание вредных веществ) играют роль преграды, вызывая вынужденный уход рыбы из неблагоприятного района, другие, и их большинство, не угрожают жизни рыбы, но воспринимаются ею как сигнал о выходе из своего района, что, как мы видели при анализе фактических перемещений особей, всегда сопровождается реакцией возвращения в «свою» среду, в которой рыба находилась перед этим выходом длительное время. Наконец, третья группа факторов изоляции, больше всего характерная для районов, пограничных между речным и озерным плесом водохранилища, связана со спецификой распределения скоплений пищи. Как правило, в эстуарии речного плеса этих скоплений больше и они отличаются высокой плотностью пищевых организмов, а прилегающий участок озерного плеса сильно обеднен. Поисковые выходы нагуливающих рыб на эти участки оказываются безрезультатными, и они возвращаются в эстуарий. Во многих случаях действие всех трех групп факторов проявляется в одной пограничной зоне. Локальные стада рыб, населяющие изолированный таким образом участок водосема, образуют самую простую популяцию II порядка.

Граница ареала такой популяции в силу того, что действие факторов изоляции различно в разные сезоны года и в отдельные годы, может до-

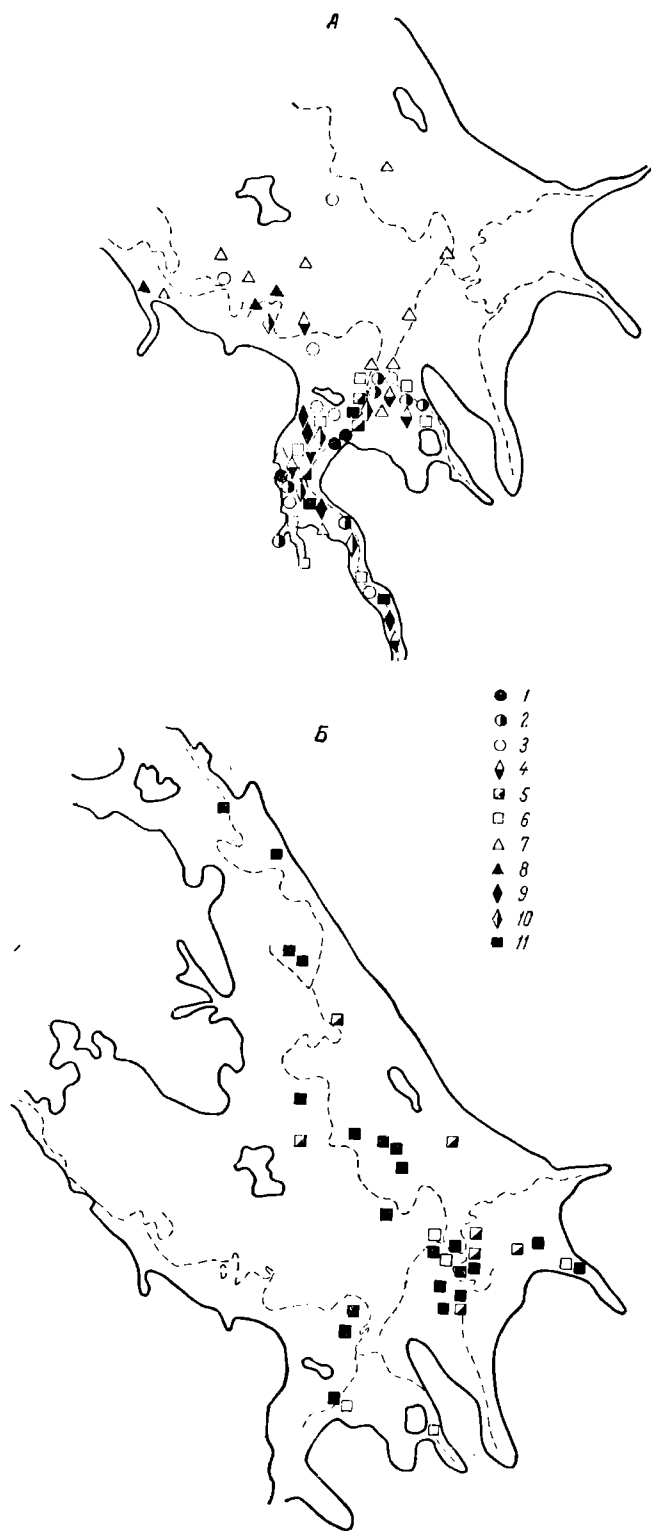


Рис. 102. Динамика  
ареала популяций леща.

А — речной плес; В —  
озерный плес. 1 — 1955 —  
1957 гг.; 2 — 1958 г.; 3 —  
1959 г.; 4 — 1960 г.; 5 —  
1961 г.; 6 — 1962 г.;  
7 — 1963 г.; 8 — 1964 г.;  
9 — 1965 г.; 10 — 1966 г.;  
11 — 1967 г.

вольно сильно варьировать. На максимальной территории расселены особи во время зимовки. Значительно меньше, как было показано при рассмотрении схем миграций, нагульный ареал и еще более мал нерестовый. Наиболее сильно изменяются максимальные границы ареала, что связано у отдельных стад с непостоянством условий зимовки. Так, на примере изменения величин ареалов двух популяций II порядка леща Рыбинского водохранилища (рис. 102, А, Б) можно видеть, что наибольший выход в озерный плес водоема у особей волжской популяции оказался в годы с большим проникновением сюда сильно охлажденных вод сбросного потока Угличской ГЭС. Несколько иной оказалась причина подъема вверх по старому руслу Шексны особей группы стад юго-восточного сектора водохранилища, имеющих нерестилища в р. Ухре (рис. 102, Б). До вступления в строй Шекснинской ГЭС зимний сток Шексны был небольшим, равномерно распределялся во времени и не беспокоил зимующую рыбу. В последние годы (1965—1967) в связи с пиковыми сбросами Шекснинской ГЭС в озерный плес водохранилища проникали волны пуска более теплой, чем волжская, воды и они стимулировали у рыб подъем против течения вместо дальнейшего ската. Таким образом, воздействие температурного фактора определило направление движения зимующей рыбы. Вместе с тем, как мы видели при рассмотрении схем миграций рыб в трех водохранилищах (Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском), расселение на большой территории осенью и зимой не приводит к увеличению нерестового ареала. Весной, в период размножения,

Таблица 24

Дифференциация (Mdiff.) экстерьерных признаков леща и синца  
Рыбинского водохранилища

Признак	Сравниваемые популяции		
	волжская и моложская	волжская и шекснинская	моложская и шекснинская
Ле щ			
В % длины тела			
Длина головы . . . . .	2.2	4.0	2.2
Высота головы у затылка . . . . .	5.7	3.7	1.2
Заглазничный отдел . . . . .	3.3	4.5	3.4
Антедорсальное расстояние . . . . .	8.7	7.2	1.4
Постдорсальное расстояние . . . . .	0.2	4.7	4.4
Высота спинного плавника . . . . .	9.0	4.6	8.6
Длина грудного плавника . . . . .	3.5	1.5	3.3
Пектоцентрального расстояния . . . . .	2.0	2.3	3.7
Вентроанальное расстояние . . . . .	0.5	4.4	4.8
Длина хвостового стебля . . . . .	3.3	0.07	3.0
В % длины головы			
Длина рыла . . . . .	7.0	5.5	2.3
С и н е ц			
В % длины тела			
Длина головы . . . . .	2.0	3.1	4.8
Высота спинного плавника . . . . .	3.4	3.0	0.3
Длина хвостового стебля . . . . .	2.4	1.8	5.9
В % длины головы			
Диаметр глаза . . . . .	4.0	6.9	3.8

Примечание. По другим признакам различия отсутствуют.



подавляющее число производителей возвращается для икрометания на свои нерестовые участки.

Обитание на относительно изолированном участке, имеющем свою экологическую специфику, может привести, если эта специфика ярко выражена, к появлению у особей местной популяции ряда отличительных морфо-биологических признаков. Так, наиболее часто появляются различия в возрастном составе и темпе роста рыб (Ильина, 1960; Поддубный, 1960в; Никаноров, 1961), значительно реже возникают отклонения в экстерьерных (пластических) признаках и совсем редко — в меристических (Белый, 1964). Представить себе масштабы этих различий между разными популяциями леща и синца на третьем десятилетии существования Рыбинского водохранилища можно из данных табл. 24.

Совершенно очевидно, что различия в экстерьерных признаках рассматриваемых популяций невелики и не могут служить надежным критерием для их распознавания. Группа стад, населяющая приток или экологический участок водохранилища, часто отличается темпом роста особей (табл. 25).

Таблица 25

Длина тела леща, мм						
Место лова	Возраст					Число экземпляров
	1+	2+	3+	4+	5+	
Рыбинское водохранилище						
Воляжский плес . . . .	96	136	167	212	234	899
Моложский плес . . . .	89	130	151	189	222	289
Шекснинский плес . . .	82	115	157	188	220	279
Центральный плес . . .	88	123	155	182	210	241
Горьковское водохранилище						
Верхний участок . . . .	89	119	174	230	239	49
Средний участок . . . .	114	159	225	257	282	165
Нижний участок . . . .	107	162	209	273	297	324
Кууйбышевское водохранилище						
Воляжский плес . . . . .	107	125	186	225	258	128
Камский плес . . . . .	—	164	251	282	300	150
Предплотинный район . .	161	186	246	294	312	140
Черемшанский плес . . .	182	212	282	—	—	96
Камское водохранилище						
Северная часть . . . . .	111	125	225	251	266	62
Южная часть . . . . .	81	121	164	228	—	23

Отдельные стада из популяции II порядка в подавляющем большинстве случаев не различаются по темпу роста и экстерьерным признакам, но у них могут быть достаточно заметные различия в соотношениях возрастных групп, связанные с местными особенностями выживания потомства и интенсивностью промыслового использования. При этом, естественно, не исключено и сходство между отдельными локальными стадами, обитающими в одинаковых условиях, независимо от наличия или отсутствия контактов и взаимопроникновения их особей в нагульный период. Из сравнения возрастной структуры ряда преднерестовых скоплений судака в апреле—мае 1962 г. на местах икрометания в разных речных плесах и в озерной части Рыбинского водохранилища можно видеть (рис. 103), что особи стад 1 и 2, 3 и 4, встречающиеся летом на местах нагула, имеют

совершенно разную структуру весенних скоплений и, напротив, полностью изолированные группировки 3 и 5, 2 и 4 довольно сходны по этому признаку. Особенности возрастной структуры, следовательно, не могут служить надежным показателем для различения стад, и пока единственным доступным способом в этом отношении остается массовое мечение.

Локальное стадо неоднородно. В его состав входят особи всех возрастных групп, свойственных видовой популяции, имеющие значительные индивидуальные различия в биологических признаках, ритмах жизнедеятельности и стереотипах поведения. На примере леща, судака, плотвы, окуня и других рыб обнаружено, что особи сходного физиологического состояния способны в массе группироваться на определенных стациях, образуя скопления, аналогичные описанным Н. В. Лебедевым (1946, 1950, 1967) и А. Н. Паюсовой (1960, 1961) элементарным популяциям, но существующие в условиях водохранилища сравнительно небольшое время. В подавляющем большинстве случаев, особенно в зонах аккумуляции биомассы и местах зимовки, уловы рыбы каждого вида представлены в скоплениях разновозрастными и разновозрастными особями. Однако меченые особи в этих же скоплениях, пойманные группами по 2, 3, 5, всегда очень сходны по размеру, весу и упитанности. Следовательно, скопления образуются у этих рыб в результате подхода стай, особи которых имеют близкое физиологическое состояние и, видимо, сходные энергетические возможности, но при большой вариабельности признаков у разных стай скопление в целом становится по размерно-весовым и возрастным признакам неоднородным.

Вторичная поимка показывает, что после мечения весной на нерестилищах при одинаковой интенсивности облова всех участков ареала в другие сезоны года взрослые особи стада всегда концентрируются в 2 основных районах: на очень небольшом и на значительном расстоянии от мест размножения. Скопления на периферии ареала образуются уже через несколько дней после окончания икрометания, т. е. составляющие их особи быстро совершают нагульную миграцию в глубь водоема, а затем, достигнув озерных зон аккумуляции биомассы, обитают там до начала зимы. Рыбы, оставшиеся после икрометания в районе нерестилищ, нагуливаются и при благоприятных условиях здесь же зимуют.

Сравнение размерного состава меченых рыб, вторично пойманных в периоды нагула на периферии и в центре ареала локального стада, дает основание говорить о миграциях в глубь водоема более крупных особей (рис. 104). Группа мигрантов ежегодно пополняется молодыми рыбами, еще не созревшими и обитавшими ранее оседло. У рыбинского леща это 5—6-годовалые особи, у них происходит смена этапов развития, сопровождающаяся изменениями в обмене и пищевых потребностях (Житенева, 1962б). Однако далеко не у всего поколения этих рыб про-

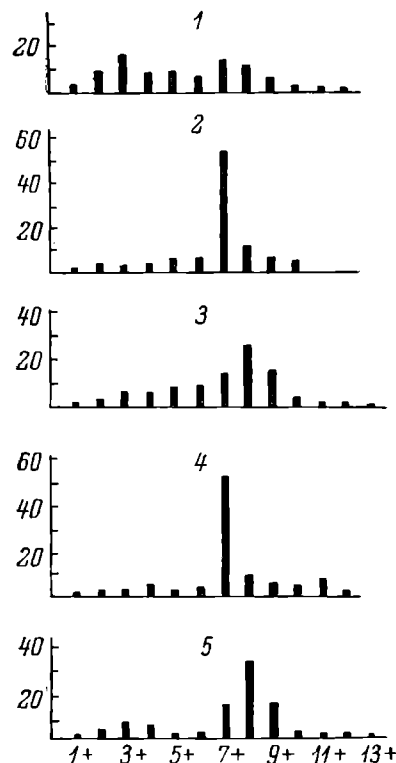


Рис. 103. Возрастная структура разных локальных стад (1—5).

По оси ординат — число особей, %; по оси абсцисс — возраст, годы.

является стремление включиться в группу мигрирующих рыб. По данным обратных расчислений темпа роста мигрантов видно, что они имели значительно более высокие приросты длины тела (в мм) в раннем возрасте и в результате — лучший рост в целом:

	Возраст (годы)													Число особей
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
Оседлые рыбы	14	37	31	17	14	32	10	17	8	17	10	9	317	
Мигранты	49	40	59	44	42	8	23	3	20	20	8	12	192	

Массовое мечение рыб на местах нагула в озерных зонах аккумуляции биомассы позволяет наблюдать, как осенью, после окончания нагула,

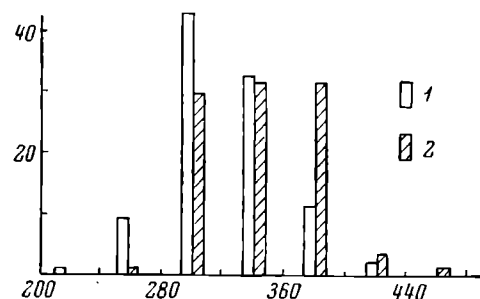


Рис. 104. Размерный состав рыб.

1 — оседлые; 2 — мигрирующие особи. По оси ординат — число особей, %; по оси абсцисс — длина, мм.

часть рыб покидает озерные пастбища, поднимается в речные плесы водохранилища, в район нерестилищ, и здесь на более глубоких участках сублиторали залегает на зимовку. Другая часть рыб зимует в озерном плесе вблизи от мест летне-осеннего нагула, а к нерестилищам поднимается весной, непосредственно перед икрометанием. Следовательно, по типу миграций эти рыбы сходны с озимыми и яровыми особями проходных осетровых и лососевых, описанных Л. С. Бергом (1953). Сравнение упитанности рыб в период предзимовальных перемещений на

разных участках водоема позволяет обнаружить увеличение этого показателя в центрах ареалов локальных стад и снижение его на озерных пастбищах. Если сопоставить показатели упитанности (по Фултону), например, меченых лещей, вторично пойманных в сентябре—октябре в районе нерестилищ (оседлая группа) и на подходе к ним (между участками нагула оседлых и мигрирующих особей), то станет очевидным, что уходят из озерного плеса на зимовку в район нерестилищ более упитанные рыбы:

	Возраст (годы)			Число особей
	7	8	9	
Оседлые рыбы	1.93	2.17	2.22	47
Мигрирующие вверх	2.15	2.21	2.28	24

Мигрирующие вверх лещи имеют четко выраженную IV стадию зрелости, тогда как осенний анализ состояния половых продуктов в скоплениях немеченных рыб этого же размера и возраста всегда дает картину большой изменчивости.

Соотношения численности оседлых, мигрирующих, озимых и яровых особей в разных локальных стадах различны. Меняются они, видимо, из года в год и у одного локального стада. Оценивая эти соотношения по возврату меченых рыб из волжской популяции леща Рыбинского водохранилища, можно утверждать, что в локальных стадах нижнего предустьеванного участка оседлые рыбы в возрасте старше 6 лет составляют 70—80%, а озимые из числа мигрантов — 5—10%. В Горьковском водохранилище локальные стада леща верхней части Костромского расширения на 98—100% состоят из оседлых рыб, зимующих в устьях прито-

ков вблизи от мест нагула, а в нижней части не менее 60% ежегодно составляют мигрирующие рыбы, нагуливающиеся во время ската по речному участку водоема. Осимые особи среди последних дают не менее 20—30% возврата. Скопления существуют временно и неустойчивы по численности. Очень часто, особенно в речных условиях, нагульные и зимовальные скопления образуются из оседлых рыб нижележащего стада и мигрирующих особей, пришедших из верхних участков, тогда как в озерных плесах водохранилищ и в озерах их составляют преимущественно мигранты из 1—2 смежных стад или только оседлые рыбы данного стада.

У большинства видов рыб водохранилищ с той или иной определенностью выявлены 3 основных типа нагульных скоплений: 1) возрастные, объединяющие близковозрастных особей вида, на данном этапе жизненного цикла занимающих одну пищевую нишу, отличающуюся по условиям приема пищи и составу кормовых организмов (Житенева, 1963); 2) половые, объединяющие только самцов или самок, часть нагульного сезона проводящих изолированно от особей противоположного пола и питающихся разными объектами (Шентякова, 1959; Спановская, 1962; Поддубный, 1966а); 3) смешанные нагульные скопления, состоящие из рыб разного пола и возраста, в течение одного или нескольких нагульных периодов населяющих одну экологическую нишу (Иванова, 1965; Небольсина, 1965; Половкова, 1968, и др.). Исследования на экологических полигонах (Поддубный и Гордеев, 1966; Поддубный и др., 1968) показали, что основу большинства скоплений взрослых особей вида летом и зимой всегда составляют самки, а изменения численности связаны с подходом и уходом незрелых особей и самцов. В условиях Рыбинского водохранилища максимальная абсолютная численность особей вида, достигших промыслового размера, колеблется в разных нагульных скоплениях в пределах 78—260 экз./га у синца и 40—120 экз./га у леща. Общая численность промыслового запаса синца, учтенная в зонах аккумуляции биомассы, составила летом 1966 г. 6922.0 тыс. шт., в открытом прибрежье — 1196.4 тыс. шт. и на других станциях — 595.5 тыс. шт. (Поддубный и Гордеев, 1968). У нестайных скопления являются низшей, относительно крупной территориальной группировкой особей — элементарной популяцией, тогда как у стайных рыб этой категорией оказывается стая — агрегация сходных по размерам рыб, связанных общностью потребностей и поведения на определенном отрезке жизненного цикла.

Хорошо известны приспособительное значение стаи и роль стайного поведения при миграциях, обороне от хищников и поиске пищи (Мантейфель, Радаков, 1960; Радаков, 1961; Никольский, 1965, и др.), но требует уточнения, одни и те же особи образуют данную стаю или каждый раз после рассредоточивания ночью ее состав обновляется. Ответить на этот вопрос в какой-то степени помогает сравнение корелограмм роста меченых рыб (рис. 105). Из рис. 105 видно, что совпадение кривых роста чешуи у рыб одновременной поимки, косвенным образом отражающее сходство ритмов жизнедеятельности и указывающее на длительное совместное обитание (Kuroki, 1965), встречается довольно редко у мигрирующих особей стада и значительно чаще — у оседлых, т. е. стаи оседлых рыб, возможно, несколько лет подряд состоят из одних и тех же особей.

В результате наблюдений за группами сходных по размеру местных рыб, меченных ультразвуковыми метками и одновременно выпущенных в водоем в своем участке, стал понятен и механизм этого явления: при более простом, чем у мигрантов, поведении, перемещении по стандартным трассам и четко синхронизированной ритмике активности исключается большое рассеивание особей с наступлением темноты и упрощается их очередное агрегирование в том же составе на следующий день.

Динамичность условий в молодых водохранилищах способствует ши-

рокому проявлению внутривидовой изменчивости на уровне особей, стай, скоплений и стада в целом. В процессе формирования водоема по мере стабилизации условий эти различия начинают сглаживаться, но полного соответствия с исходной речной или озерной популяцией не достигается. Однако рассматривать происходящие изменения в плане возможного «перехода» видов рыб, осваивающих искусственные водоемы, в новое качественное состояние пока преждевременно.

Локальные стада возникают в первые годы после образования водохранилища и сохраняются на всех этапах его формирования. Постепенно более четко определяются миграционные пути, стереотипы поведения и ориентации у внутривидовых биологических группировок. Этим обеспечивается целостность ареала стада, а специализация отдельных скоплений и стай в питании и их дифференциация в отращивании других жизненных функций служат механизмом, с помощью которого наиболее полно осваивается среда и достигается максимально возможный в данных условиях уровень воспроизводства.

Проведенный анализ показал, что большинство группировок рыб, описанных в литературе под названиями «локальная популяция», «биологическая группа», «местная популяция», «обособленная популяция», «раса» (Heinske, 1898; Расс, 1949; Марти, 1958, и др.) как территориальные группировки, представляют собой или крупные стада, или группы стад, а называемые стадами группировки кильки (Ловецкая, 1940; Маилян, 1961), сардины (Кагановский, 1939) и ряда других рыб на самом деле являются группами локальных стад (популяциями II порядка). Множеством мелких скоплений озимых и яровых особей (популяциями IV порядка) представлены внутривидовые биологические группировки в волжских стадах осетра, описанные Н. Л. Гербильским (1957а, 1957б). Также популяциями IV порядка, образующимися за счет близких по составу групп особей и стай только в очень стабильных условиях на однородных станциях нагула и зимовки, являются элементарные популяции П. В. Лебедева (1967).

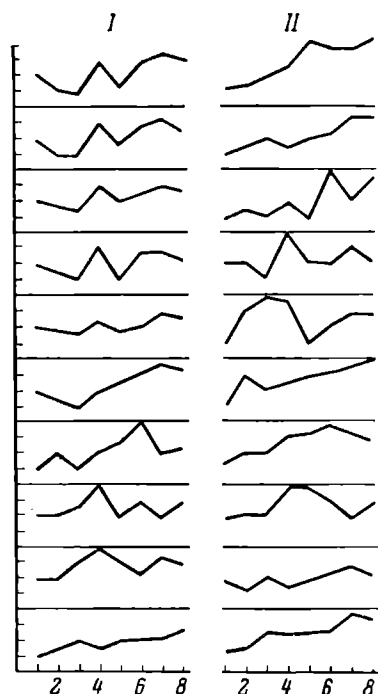


Рис. 105. Корелогаммы роста.

I — оседлые рыбы; II — мигрирующие рыбы (типичные варианты для 100 месячных особей каждой группы). По оси ординат — приросты чешуи, в делениях окуляр-микрометра; по оси абсцисс — годы роста.

Территориальные группировки разного ранга — семьи, колонии, стада, элементарные популяции, экологические популяции, географические популяции — известны у большинства животных (Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Кашкаров, 1945; Майр, 1947; Исаков, 1963; Паумов, 1963; Макфедьен, 1965, и мн. др.). Колонии, стада и элементарные популяции соответствуют нашим категориям скопление—стая, экологические популяции — стаду, географические популяции — популяции II порядка.

Биологическое разнообразие каждой хронологической единицы видового населения необычайно велико. Однако в комплексе характерные для популяций разных порядков морфо-физиологические и экологические признаки изучены еще недостаточно. Поэтому более подробная их классификация пока не представляется возможной.

Не повторяя выводов, сделанных при изложении соответствующих материалов каждой главы, целесообразно более четко охарактеризовать современное состояние 2 основных рассмотренных проблем. Первая из них включает круг вопросов, связанных с комплексным исследованием водохранилищ как типа водоемов, обладающих специфическими условиями существования и развития водного населения. Изучение этой специфики необходимо для определения путей и методов эффективного хозяйственного использования водохранилищ как источников пищевых и сырьевых ресурсов.

Вторая проблема — биоценологическая — объединяет вопросы формирования, динамики и взаимодействия биологических группировок животных. При ее решении водохранилища как таковые — только экспериментальные полигоны, на которых в силу их особенностей удобно исследовать конкретные процессы, происходящие в водоемах с другими условиями замедленно или незаметно. Решение этой проблемы позволит вскрыть основные закономерности процессов концентрации и трансформации энергии в биологических системах и подойти к разумному управлению этими системами как в плане сохранения их в условиях неблагоприятного и все возрастающего воздействия новых, вносимых человеком факторов, так и с целью максимального снятия продуцируемой ими биомассы.

Первая проблема является, таким образом, частью второй, более общей, а не отделена от нее по цели и задачам, поэтому есть много общего и в способах их решения. И в том и в другом случаях основной упор должен быть сделан на всестороннее исследование элементов внутривидовой популяционной разнокачественности формирующихся систем, отражающих степень пластичности входящих в них видов, фактические и потенциальные возможности их приспособительного спектра.

Рассматривая круг вопросов первой проблемы, мы оказались перед необходимостью предварительного обобщения и систематизации многочисленных и разносторонних сведений, полученных при исследованиях водохранилищ разного типа и географического положения. Это обобщение показало, что все рассмотренные водохранилища находятся на самых ранних этапах формирования физико-химического и биологического режимов, для которых свойственна резкая динамичность условий. Следствием этого является биологическая и топографическая перестройка популяций растений и животных, идущая в них с переменной интенсивностью. Этот процесс характерен для типичных экологических участков каждого водохранилища, различия между которыми здесь проявляются значительно более резко, чем в естественных, давно сформированных водоемах.

Наибольшее прямое или косвенное воздействие на население водохранилищ оказывает нестандартное регулирование стока и проточности,

вызывающее аномалии в поступлении биогенных веществ и сезонном распределении температуры воды. Наиболее резко воздействие указанных факторов проявляется при каскадном расположении водохранилищ, и приводит оно в конечном счете к обеднению видового состава и численности населения за счет ухудшения условий воспроизводства. В целом условия существования гидробионтов в водохранилищах оказываются ближе к пессимальным, чем к оптимальным.

В водохранилищах в основном развиваются рыбы, способные откладывать икру на различного типа растительные остатки и песок в стоячей или слабопроточной воде. Нарушение условий воспроизводства у большинства видов происходит на первых этапах жизненного цикла за счет необеспеченности перестовым субстратом и воздействия неблагоприятной температуры (отсутствие икрометания и резорбция половых продуктов, снижение качества икры и ее гибель после откладки) в результате повышенной смертности личинок от ряда причин, в числе которых следует назвать гибель на стадии пассивного расселения после запоса в неблагоприятные зоны (отсутствие убежищ, механическое и температурное воздействие и т. п.), а также гибель от временной необеспеченности пищей при несоответствии сроков массового перехода личинок на активное питание и развития кормового зоопланктона. У ряда видов рыб очень существенной может быть смертность и на более старших стадиях за счет потери ориентации и задержки в отплывающих осыхающих водоемах литорали. Наконец, у некоторых рыб наблюдается массовая гибель активной молодежи из-за недостаточности корма в момент перехода с планктонного питания на другое.

В сравнении с реками численность популяций живых рыб в водохранилищах оказывается выше, но она ниже, чем в хороших эвтрофных озерах соответствующих широт. Во всех рассмотренных водоемах фактическая численность популяций ниже потенциально возможной, но она может быть значительно увеличена при использовании мероприятий по искусственному рыборазведению с учетом местной специфики.

В водохранилищах различаются 11 стадий обитания гидробионтов в 3 ярусах — литорали, сублиторали и батии, с пелагиалью над каждым из них. Стации — постоянные местообитания прикрепленных малоподвижных форм и в том или ином наборе — биотопы активно перемещающихся животных. Наибольшей численностью, разнообразием населения и продолжительностью его совместного существования отличаются станции защищенной литорали с растительностью и станции серых илов батии, где происходит активное накопление биомассы. В литорали биомасса больше за счет высокой интенсивности воспроизводства населения, а в батии — прежде всего в результате прихода или приноса гидробионтов из других районов.

Аккумуляция биомассы в батии водохранилища происходит в результате взаимодействия суммы факторов среды на участках с благоприятными условиями для активной седиментации влекомых водой взвесей (сложный рельеф дна, отсутствие течения или уменьшение его скорости при изменении направления потока и образовании циркуляционного движения массы воды). Кроме минеральных и органических частиц, сюда вносятся бактерии, фито- и зоопланктон, яйца и пелагические личинки хирономид и моллюсков, молодь рыб. Условия нагула на таких участках при большей концентрации пищи и наличии убежищ оказываются значительно лучшими, чем на соседних, более проточных. Это привлекает в зону аккумуляции разновозрастных особей различных рыб. За планктофагами и бентофагами сюда подходят питающиеся ими хищники.

Взаиморасположение и соотношение по площади зон аккумуляции биомассы в литорали и батии неодинаковы в верхнем речном, среднем

озерном и нижнем приплотинном участках водохранилища, что определяет протяженность миграционного пути рыб. Так, рыбы, размножающиеся в речных плесах, должны в поисках мест нагула проходить большие расстояния, чем откладывающие икру на озерных нерестилищах. Наиболее компактно необходимые для жизнедеятельности рыб станции расположены в нижних участках притоков водохранилища. По границам станций здесь расположены градиентные зоны физико-химических факторов. Они, как показывают телеметрические наблюдения, используются рыбой для ориентации. Нередко ряд станций в известной степени изолирован от соседних наличием в пограничной части архипелага островов, труднопроходимых протоков, отмелей, заслонов из хищников или малокормных участков. Популяция вида, освоившая такие станции, оказывается более строго обособленной от соседних.

Качество биотопа и взаиморасположение в нем основных станций, используемых особями вида для размножения, нагула и зимовки, необходимо рассматривать как главный фактор, определяющий возникновение длительно существующей самовоспроизводящейся локальной группировки (стада) и величину ее ареала. Отдельные станции этого биотопа — местообитания группировок особей стада (скоплений и стай).

Поскольку в водохранилищах как в водоемах с низким или средним уровнем трофики и большой мозаичностью местообитаний одни и те же станции используются многими видами для одинаковых целей, но в разной степени, состав образующихся здесь биоценозов всегда очень динамичен. Основу в этих биоценозах образуют прикрепленные или малоподвижные растения и беспозвоночные животные. На этом фоне происходит смена состава подвижных членов сообщества. Часть их, образующая ядро скопления особей каждого вида, избирает данный участок на длительное время и является определяющей в системе формирующихся здесь трофических связей. Другие особи включаются в эту систему на очень короткое время, при переходе на другой участок, как бы пронизывая биоценоз своей массой и оставляя здесь часть своей энергии, а другую, за счет захваченных кормовых организмов, членов данного биоценоза, унося с собой. Кроме групп относительно постоянных членов образовавшегося сообщества и транзитных особей, биоценоз дифференцируется за счет нахождения в видовых скоплениях стай с разными ритмами жизнедеятельности. Изучить сложную систему взаимодействия и связей в биоценозе описанной структуры представляется возможным путем использования рассмотренной выше методики экологических полигонов с широким применением кондуктометрии, телеметрии и гидролокации в комплексе с методами детальной биологической бонитировки.

Наиболее активный период направленных перемещений туводных рыб — нерестовая миграция. При этой миграции в водохранилищах рыба поднимается из озерного плеса в речной, следуя или вдоль бывших русел, или вдоль берега, довольно строго повторяя их конфигурацию. Это в одинаковой мере характерно для рыб разных физиологических групп: озимым, поднимающимся в район нерестилищ после окончания нагула, яровым, идущим весной, группе мигрантов в целом, далеко уходящих от нерестилищ во время нагула, и оседлым рыбам. Безошибочное движение в сторону своих нерестилищ облегчается наличием во время паводка и заполнения водохранилища наиболее сильных, чем в другие сезоны года, течений и более высокой температурой воды, поступающей в озерную часть водоема из нерестовых притоков. Отличается эта вода и рядом химических свойств, а сток ее идет вдоль бывших русел. В данной ситуации рыба использует для ориентации весь комплекс раздражителей — химический, температурный, реозрительный и реотактильный. Небольшое значение на этом этапе миграции имеют зрительная ориента-



ция, связанная с солнце-компасным механизмом, и коррекции пути по электромагнитному полю, так как генеральное направление движения достаточно определимо и без применения этих сложных способов навигации. Значительно более важными бывают зрительные ориентиры и информация о запахах после того, как рыба, покинув русло, выйдет на мелководья и начнет поиск требуемого ей нерестового субстрата.

В посленерестовых нагульных перемещениях групп рыб основным по занимаемому времени элементом поведения оказываются или пассивное движение в относительно стабильных условиях определенного потока воды, чередующееся с длительными остановками в зонах аккумуляции биомассы, временными переходами на смежные станции и подъемами против течения, или местные подвижки в пределах сравнительно небольшого кормового участка. Рыба находит скопления пищи, пользуясь всем комплексом средств ближней ориентации, но в первую очередь — ольфакторно-осязательным механизмом, зрением и слухом. Границы же района нагула и отдельных кормовых участков в основном распознаются по комплексу градиентов физико-химических факторов, возможно, после предварительной коррекции генерального направления движения с использованием геомагнитного солнце-компасного механизмов ориентации.

Предзимовальные миграции рыб в речные плесы из озерных четко ориентированы по пограничным зонам потока и направляются в первую очередь зрительно-реотактильными механизмами.

Строгая повторяемость пути разных особей одного вида и значительное совпадение трасс движения мигрирующих особей разных видов на сходных по экологической обстановке участках позволяют предполагать использование ими однотипных и наиболее надежных каналов ориентационной информации. Этим обеспечивается высокая точность выхода рыбы в заданный район, хотя она и достигается большим расходом энергии при движении сложным путем вместо прямого.

Таким образом, высокая устойчивость ареала локального стада прямо связана с наличием на каждом биотопе в период миграции рыб стандартных и надежных каналов ориентационной информации, а также со снижением миграционной активности в то время, когда условия ориентации наиболее неблагоприятны. Территориальное обособление популяций и их специализация в использовании местных условий значительно расширяют приспособительные возможности вида, способствуя увеличению его ареала, эффективному использованию кормовой базы для поддержания оптимальной численности особей и сохранению при временном ухудшении условий — эпидемиях, эпизоотиях и воздействии человека.

Оценивая возможные практические аспекты использования результатов проведенных эколого-топографических исследований, необходимо назвать следующие основные направления. В рыбохозяйственной практике представляют интерес прежде всего прямые сведения о локализации стад промысловых рыб, закономерностях динамики пополнения и убыли численности их особей, так как они позволяют осуществить правильное географическое размещение промысла и регулировать его интенсивность на конкретных участках с целью получения максимальных и устойчивых уловов в соответствии с продукционными возможностями данного стада. Эти же сведения позволяют обоснованно подойти к проведению конкретных рыбоводно-мелиоративных мероприятий, направленных на поддержание оптимальной численности в данных условиях путем компенсации неблагоприятного воздействия специфичных в занятом стадом ареале факторов среды. Наконец, широкие возможности использования этих сведений и данных о структуре конкретных стад открываются при акклиматизационных работах, так как для вселения всегда необходимо

отбирать потомство или взрослых особей из биологической группы, наиболее соответствующей новым условиям.

Вполне очевидный и конкретный интерес для рыбного хозяйства и гидроэнергетического строительства представляют данные о стереотипах поведения рыб в условиях наведенных плотинами помех, так как они позволяют определить пути моделирования этих условий с целью эффективного привлечения рыб в рыбопропускные сооружения или отпугивания их из зон, опасных для жизни. Не менее важны сведения о стереотипах естественного поведения и фактическом пути рыб в связи с возможностью создания безсетевых способов лова рыбы и совершенствованием конструкций существующих пассивных и активных орудий лова. Очевидно также практическое значение разработок, входящих в рассматриваемые проблемы и направленных на изучение систем ориентации и навигации рыб в естественных условиях. В первую очередь это необходимо для правильной интерпретации данных, полученных в физиологическом, биофизическом и биохимическом экспериментах и при бионическом моделировании.

- Абакумов В. А. 1961. Сезонные расы проходных рыб. *Вопр. ихтиол.*, вып. 17.
- Авакян А. Б. и В. А. Шарапов. 1968. Водохранилища гидроэлектростанций СССР. Изд. «Энергия», М.
- Аверинцев С. и Н. В. Сыч. 1930. О методике определения рас (популяций) у отдельных подвидов каспийских сельдей. *Тр. Астраханск. рыбохоз. ст.*, т. 7, вып. 3.
- Азбелев В. В. 1959. К вопросу о продолжительности жизни молоди семги в реке. *П.-техн. бюлл. Полярн. н.-иссл. инст. рыбн. хоз. и океаногр.*, № 2 (10).
- Ананьев А. В. 1959. Химический состав детрита Рыбинского, Угличского и Ивановского водохранилищ. *Биол. водохр.*, бюлл. № 5.
- Аничкова П. И. 1959. Некоторые черты гидрологического и гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища, имеющие значение в жизни рыб. *Тр. Дарвинск. гос. запов.*, вып. 6.
- Антипова О. П. 1961а. Основные сведения о существующих, строящихся и проектируемых водохранилищах СССР. *Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз.*, т. 50.
- Антипова О. П. 1961б. Рыбинское водохранилище. *Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз.*, т. 50.
- Аристовская Г. В. 1935. К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб. *Тр. Татарск. отд. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз.*, вып. 2.
- Аристовская Г. В. 1954. Питание рыб-бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения. *Тр. Татарск. отд. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз.*, вып. 7.
- Арпольд И. Н. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. *Изв. Отд. прикл. ихтиол.*, т. III, вып. 1.
- Арпольд К. В. 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением популяций. *Зоол. журн.*, т. 36.
- Арпольд К. В. и К. Р. Фортунатова. 1937. О группировках литоральных рыб по биологии питания. *Зоол. журн.*, т. 16, вып. 4.
- Аронов М. П. 1962. Роль органов чувств в добывании пищи у рыб. *Усп. совр. биол.*, т. 54, № 1.
- Аутко Б. Ф. 1960. Оценка состояния запасов щуки в Куйбышевском водохранилище по материалам 1958—1959 гг. *Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз.*, вып. 9.
- Аутко Б. Ф. 1964. Промыслово-биологическая характеристика щуки Куйбышевского водохранилища по материалам 1960—1963 гг. *Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз.*, вып. 10.
- Бабаян К. Е. 1960. Рыболовство Цейлона. Изд. «Рыбное хоз.», М.
- Бакастов С. С. 1960. Некоторые данные по дошным температурам Рыбинского водохранилища в подледный период. *Биол. водохр.*, бюлл. № 8—9. Изд. «Наука», Л.
- Бакастов С. С. 1965. Распределение и динамика температур дна Рыбинского водохранилища в зимний период. Динамика водных масс водохранилищ. *Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР*, вып. 7 (10).
- Бакастов С. С. 1968. Основные факторы формирования температуры в грунтах Рыбинского водохранилища. *Биол. внутр. вод.*, информ. бюлл. № 2.
- Бакастов С. С., А. С. Литвинов. 1969. Опыт расчета горизонтального перемещения планктонных сообществ. *Биол. и физиол. пресноводн. организмов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР*, вып. 22 (25).
- Бакштанский Э. Л. 1967. Экология молоди горбуши и кеты в бассейнах Баренцева и Белого морей. Автореф. канд. дисс. Калининград.

- Б а л а б а н о в а З. М. 1959а. О формировании химического режима Пермского водохранилища в первых два года его существования. В сб.: Биол. основы рыбн. хоз. Изд. Томск. гос. унив.
- Б а л а б а н о в а З. М. 1959б. Физико-химический режим Камского водохранилища и факторы его формирования. Совещ. по вопр. эксплуатации Камского водохр. Пермь.
- Б а р а н н и к о в а И. А. 1957. Биологическая дифференциация стада волго-каспийского осетра (в связи с задачами промышленного осетроводства в дельте Волги). Уч. зап. Лен. гос. унив., № 228, вып. 44.
- Б а р а н н и к о в а И. А. 1962. Функциональные основы адаптации анадромных рыб при смене среды обитания. Вопр. экол., т. V.
- Б а р а н н и к о в а И. А. 1964. О миграционном импульсе у осетровых. Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 4 (33).
- Б а р а н н и к о в а И. А. 1965. Функциональные основы миграционного поведения анадромных рыб. В сб.: Биологическое значение и функциональная детерминация поведения, изд. «Наука», М.—Л.
- Б а р а н н и к о в а И. А. 1967. Изучение реакции популяции осетровых на нарушение условий миграции и размножения. Тр. Центр. н.-иссл. инст. осетр. рыбн. хоз., т. I.
- Б а р а н о в И. В. 1954. Гидрохимический режим Цимлянского водохранилища в 1952—1953 гг. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 34.
- Б а р а н о в И. В. 1961а. Термический и гидрохимический режим Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Б а р а н о в И. В. 1961б. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ европейской части СССР. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. хоз., т. 50.
- Б а р с у к о в В. В. 1959. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Б а т ы ч к о в Г. А. 1963. Некоторые результаты массового мечения волго-каспийского осетра в Волгоградском водохранилище и под плотиной Волгоградской ГЭС. В сб.: Осетр. хоз. в водоемах СССР, Изд. АН СССР, М.
- Б е з л е р Ф. И. 1963. Сезонные изменения химического состава вод Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Б е з л е р Ф. И. и В. Л. К о ж а р а. 1969. Гидрохимический режим верхневолжских водохранилищ. Справ. по водным ресурсам СССР. Гидрометеиздат, Л.
- Б е з л е р Ф. И. и Н. А. Т р и ф о н о в а. 1960. Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период. Биол. водохр., бюлл. №№ 8—9.
- Б е к к е р В. Э. 1958. О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1951. О классификациях/биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 56, № 5.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1956. Биоценозы рек и речной долины в составе живого покрова Земли. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 7.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. Зоол. журн., т. 38, вып. 8.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 65, № 2.
- Б е л а в с к а я А. П. 1958. Изменения высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Б е л а в с к а я А. П. и Т. Н. К у т о в а. 1966. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. В сб.: Растительность волжских водохранилищ, изд. «Наука», М.—Л.
- Б е л ы й Н. Д. 1962. Нерест судака — *Lucioperca lucioperca* (L.), леща — *Abramis brama* (L.), тарани — *Rutilus rutilus* Heckeli (Nord.) и развитие их икры на больших глубинах в Каховском водохранилище. Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 2 (23).
- Б е л ы й Н. Д. 1963. Развитие личинок леща и судака на больших глубинах. ДАН СССР, т. 149, № 5.
- Б е л ы й Н. Д. 1964. Изменение морфологических и биологических особенностей тарани, завезенной из Днестра в Крымские водохранилища. Зоол. журн., т. 43, вып. 5.
- Б е л ы х Ф. И. 1959. О методе расчета среднего уровня Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинск. гидрометеообсерватории, вып. 1.
- Б е н и н г А. Л. 1935. Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря. Гидрология, планктон и бентос «Малого моря». Тр. Аральск. отд. Всесоюз. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. 4.
- Б е р г Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР, и сопредельных стран. Часть I. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Б е р г Л. С. 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР, М.—Л.

- Б е р д и ч е в с к и й Л. С. 1954а. Перспективы рыбного хозяйства Каспийского бассейна в связи с гидростроительством. В сб.: Колебания уровня Каспийского моря, т. II, Изд. АН СССР, М.
- Б е р д и ч е в с к и й Л. С. 1954б. Результаты изучения сейнерного лова на Северном Каспии. Рыбн. хоз., № 6.
- Б и с к Д. И. 1939. Ихтиофауна Московского моря и ее использование. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 48, № 4.
- Б л а г о в и д о в а Л. А. и А. А. С в е т о в и д о в а. 1960. Распределение промысловых рыб в северной части Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. запов., вып. 6.
- Б о д р о в а Н. В. и Б. В. К р а ю х и н. 1958. О реакции рыб на воздействие электрическим током. Тр. Совещ. по физиол. рыб. Изд. АН СССР, М.
- Б о д р о в а Н. В. и Б. В. К р а ю х и н. 1960. О роли рецепторов поверхности тела в механизме действия электрического тока на рыб. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Б о д р о в а Н. В. и Б. В. К р а ю х и н. 1961. К вопросу о механизме влияния электрического тока на рыб. Физиол. журн. СССР, т. 47, № 7.
- Б о л д и н а И. К. 1960. Питание густеры волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Б о л д и н а И. К. 1961. О питании стерляди в Горьковском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Б о р о в к о в а Т. Н., П. И. Н и к у л и н, В. М. Ш и р о к о в. 1962. Куйбышевское водохранилище (физико-географическая характеристика). Куйбышев.
- Б о р у ц к и й, В а н Ц е н ь - л и н, Ч е н Ш о - у з у н, В а н Ш и - д а, Л ю Ц з у а н ь - т у й, У С е н - в е н. 1959. Гидробиологические исследования в районе Сансяньского водохранилища на р. Янцзы и мнение о планировании его рыбохозяйственного освоения. Sinica, № 1. (Текст на китайском языке, резюме на русском).
- Б у г а й К. С. 1958. О размножении днепровской чехони в связи с зарегулированием стока нижнего Днепра. Зоол. журн., т. 37, вып. 7.
- Б у к и р е в А. И. и Г. Ф. К о с т а р е в. 1961. О возрасте и росте леща в Камском водохранилище. Вопр. ихтиол., вып. 17.
- Б у р м а к и н Е. В. 1961. Химический метод подготовки малых озер к зарыблению ценными видами. Тез. докл. на совещ. по биол. основам рыбн. хоз. на внутр. водоемах СССР. Изд. АН СССР, М.
- Б у т о р и н Н. В. 1963а. Гидрологические условия Куйбышевского водохранилища в период заполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Б у т о р и н Н. В. 1963б. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948—1960 гг.). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Б у т о р и н Н. В. 1963в. Формирование гидрологического режима Горьковского водохранилища (1955—1959 гг.). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Б у т о р и н Н. В. 1969. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Изд. «Наука», М.—Л.
- Б у т о р и н Н. В. и Т. Н. К у р д и н а. 1968. Исследование температурных условий Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГЭС. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Б у т о р и н Н. В. и А. С. Л и т в и н о в. 1963. О течениях в Рыбинском водохранилище. Биологические аспекты изучения водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9).
- Б у т о р и н а Л. Г. 1969. О причинах стаеобразования у *Polyphemus pediculus* (L.). Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 3.
- Б ы з г у С. Е. и др. 1964. Дубоссарское водохранилище. Изд. «Наука», М.
- Б ы к о в Б. А. 1957. Геоботаника. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- В а в и л о в Н. И. 1967. Избр. произв., т. I, Линнеевский вид как система, изд. «Наука», Л.
- В а й п и т е й н Б. А. 1968. О статистической достоверности количественных учетов пресноводных беспозвоночных. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 3.
- В а с и л ь е в Л. И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1.
- В а с и л ь е в Л. И. 1955а. О росте сипца в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- В а с и л ь е в Л. И. 1955б. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- В а с н е ц о в В. В. 1939. Нерестовые миграции рыб. Зоол. журн., т. 18, вып. 3.
- В а с н е ц о в В. В. 1944. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб. Зоол. журн., т. 23, вып. 5.

- Васнецов В. В. 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1.
- Васянин К. И. 1958. Рост молоди промысловых рыб в первый и второй годы существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., вып. 8.
- Вебер Д. Г. 1962. О размножении налима в Сямозере. Тр. Сямозерск. комплексн. экспедиции, Карельск. фил. АН СССР, т. 2.
- Вендров С. М. 1959. О масштабах преобразования природы крупными водохранилищами. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., т. 91, № 4.
- Верещагин Г. Ю. 1923. К вопросу о биоценозах и стациях в водоемах. Русск. гидробиол. журн., т. 2, № 3—4.
- Вилелкин Б. Я. 1965. Кибернетические и энергетические подходы к проблеме биоценологии. Изд. «Наука», М.
- Вишберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. АН БССР, Минск.
- Вишберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд. АН БССР, Минск.
- Вишберг Г. Г. 1965. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов. Гидробиол. журн., т. 1.
- Владимиров В. И. 1955. Условия размножения рыб в нижнем Днепре и Каховское гидростроительство. Изд. АН УССР, Киев.
- Владимиров В. И., П. Г. Сухойвал, К. С. Бугай. 1963. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки (на примере Днепра). Изд. АН УССР, Киев.
- Вовк Ф. И. 1966. Воспроизводство запасов осетровых рыб в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС. Тр. Волгоградск. гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. II.
- Вовк Ф. И. и М. И. Моисеев. 1958. Темп роста сеголетков судака и леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Володин В. М. 1958. О выносе рыб через плотину Рыбинской ГЭС. Биол. водохр., бюлл. № 2.
- Володин В. М. 1960. Влияние температуры на эмбриональное развитие щуки, синца и густеры. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Володин В. М. 1963. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище. Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 2 (27).
- Володин В. М. 1967. Размножение и развитие налима *Lota lota* (L.) в Рыбинском водохранилище. Автореф. канд. дисс. Ярославль.
- Гербильский Н. Л. 1947. Гонадотропная функция гипофиза костистых и осетровых. Тр. лабор. основ рыбоводства, т. I.
- Гербильский Н. Л. 1957а. Внутривидовая биологическая дифференциация и ее значение для вида в мире рыб. Вестн. Лен. гос. унив., № 21, вып. 4.
- Гербильский Н. Л. 1957б. Пути развития внутривидовой биологической дифференциации, типы анадромных мигрантов и вопрос о миграционном импульсе у осетровых. Уч. зап. Лен. гос. унив., № 228, вып. 44.
- Гербильский Н. Л. 1958. Вопрос о миграционном импульсе в связи с анализом внутривидовых биологических групп. Тр. совещ. по физиол. рыб. Изд. АН СССР, М.
- Гербильский Н. Л. 1962. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства. Уч. зап. Лен. гос. унив., № 311, сер. биол. наук, вып. 48.
- Герд С. В. 1951. Озера Карело-Финской ССР и их рыбные богатства. Гос. изд. Карело-Финской ССР, Петрозаводск.
- Гиляров М. С. 1944. Соотношение размеров и численности почвенных беспозвоночных. ДАН СССР, т. 43, № 6.
- Гиляров М. С. 1954. Вид, популяции и биоценоз. Зоол. журн., т. 33, вып. 4.
- Гинзбург Я. И. 1956. О воспроизводстве фитофильных рыб в Цимлянском водохранилище. Н.-техн. бюлл. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., № 3—4.
- Гинзбург Я. И. 1958. О биологии и урожайности молоди рыб в Цимлянском водохранилище. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 45.
- Гинзбург Я. И. 1961. О причинах колебания урожайности молоди рыб в Цимлянском водохранилище. Тр. Всесоюзн. совещ. по биол. основам рыбохоз. освоения водохр., вып. 10.
- Гирса И. И. 1961. Доступность пищевых организмов некоторым рыбам при разной освещенности. Совещ. по динамике численности рыб. Ихтиол. комиссия АН СССР, тр. совещ., вып. 13.
- Гирса И. И. 1967. Особенности привлечения рыб на свет. В сб.: Поведение и рецепция рыб, изд. «Наука», М.
- Гладких П. П. 1954. Материалы по питанию молоди рыб в Цимлянском водохранилище. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 34.

- Гладких А. П. 1965. Питание рыб Горьковского водохранилища. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз. Рыбхоз. освоение Горьковского водохр., т. 59.
- Гордеев Н. А. 1966. Современное состояние и перспективы рыбного хозяйства на Горьковском водохранилище. Биол. рыб волжских водохр. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Гордеев Н. А. 1968. Новый этап в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Гордеев Н. А. и И. Е. Пермитин. 1968. О динамике видового состава и численности рыб на типичных биотопах Рыбинского водохранилища. В сб.: Биол. и гидрол. факторы местных перемещ. рыб, изд. «Наука», М.—Л.
- Грандильевская-Дексбах М. Л. 1961. Основные черты донной фауны и питание рыб Камского водохранилища (1955—1959 гг.). Тр. Уральск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 5.
- Гудков В. 1940. Влияние охлаждения на выживаемость промысловых рыб. Журн. рыбн. хоз., № 12.
- Гуляко А. Ф. 1955. Донная фауна р. Волги на участке строительства Горьковской ГЭС. Автореф. канд. дисс. М.
- Гусев А. Г. 1957. Влияние промышленных сточных вод на р. Волгу, Куйбышевское и Волгоградское водохранилища. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. инст., вып. 7.
- Гусев А. Г. 1961. Влияние промышленных сточных вод на рыбное хозяйство водохранилищ. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Гусева К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Гусева К. А. и В. А. Экзерцев. 1965. Итоги изучения фитопланктона и высшей водной растительности в волжских водохранилищах. Биол. процессы во внутр. водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12).
- Гусева Н. Н., И. В. Шаропов. 1962. Условия зимовки рыб в Черемшанском и Сусанском заливах Куйбышевского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Гущин В. Ф. 1968. К характеристике режима ветрового волнения на Рыбинском водохранилище. Биол. внутр. вод., информ. бюлл. № 2.
- Дементьев Г. П. 1965. Вопросы бионики в орнитологических исследованиях. В сб.: Миграция птиц и млекопитающих, изд. «Наука», М.
- Дементьев Т. Ф. 1941. Влияние условий паводка на величину приплода волжского леща. Рыбн. хоз., № 1.
- Денисов Л. И. и Е. В. Мейснер. 1961. Ивацкое водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Державин А. Н. 1922. Севрюга. Биологический очерк. Изв. Бакинск. ихтиол. лабор., т. 1.
- Державин А. Н. 1946. К изучению ритмов развития и сезонности размножения животных. Изв. АН АзербССР, вып. 8.
- Державин А. Н. 1947. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Изд. АН АзербССР, Баку.
- Дзюбан Н. А. 1959. О формировании зоопланктона водохранилищ. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Дислер Н. Н. 1955. Особенности строения органов чувств боковой линии и их роль в поведении рыб. Тр. Совещ. по вопр. поведения и разведки рыб, вып. 5. Изд. АН СССР, М.
- Дислер Н. Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. Изд. АН СССР, М.
- Долгов Г. И. 1948. Морфология водохранилища как фактор зарастания макрофитами и цветения воды. В сб.: Памяти С. А. Зернова, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Доманевский Л. Н. 1958. Промыслово-биологическая характеристика щуки Цимлянского водохранилища. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 45.
- Доманевский Л. Н. 1959. О роли щуки в формировании фауны рыб Цимлянского водохранилища. Рыбн. хоз., № 4.
- Доманевский Л. Н. 1961. Особенности нереста судака в Цимлянском водохранилище. Н.-техн. бюлл. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., № 13—14.
- Доманевский Л. Н. 1964. Некоторые особенности межвидовых отношений щуки и основных видов рыб в Цимлянском водохранилище. Зоол. журн., т. 43, вып. 1.

- Доманевский Л. Н., В. Г. Дронов и Н. С. Ткачева. 1964. Пелагические рыбы Цимлянского водохранилища. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 57.
- Драчев С. М. 1956. Водохранилища и каналы как источники хозяйственно-питьевого водоснабжения. Медгиз, М.
- Дрягин П. А. 1949а. Биоэкологические группы рыб и их происхождение. ДАН СССР, т. 66, № 1.
- Дрягин П. А. 1949б. Половые циклы и нерест рыб. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 28.
- Дрягин П. А. 1953а. О возрастной структуре популяций у рыб. Зоол. журн., т. 32, вып. 1.
- Дрягин П. А. 1953б. О формировании состава рыб в Цимлянском водохранилище в первый год его существования. Рыбн. хоз., № 10.
- Дрягин П. А. 1957. Предварительная классификация водохранилищ СССР. П.-техн. бюлл. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., № 5.
- Дрягин П. А. 1961. Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Дрягин П. А., Г. Г. Галкин и С. М. Сорокин. 1954. Условия размножения и роста молоди рыб в Цимлянском водохранилище в первый год его существования. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 34.
- Егерева И. В. 1958а. Питание молоди в первый год существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 8.
- Егерева И. В. 1958б. Темп роста синца в первые годы существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 8.
- Егерева И. В. 1960. Материалы по питанию леща, стерляди, густеры и судака в Куйбышевском водохранилище. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.
- Егерева И. В. 1962. Особенности питания волжских рыб-бентофагов в условиях Куйбышевского водохранилища. Вопр. экол., т. 5.
- Егерева И. В. 1964. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Куйбышевском водохранилище. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 10.
- Егерева И. В. и Ю. М. Махотин. 1960. Наблюдения над ростом и возрастом полового созревания синца в Куйбышевском водохранилище. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.
- Елизарова Н. С. 1962. Некоторые особенности формирования стада леща в первые годы образования Волгоградского водохранилища. Тр. Саратовск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 7.
- Елизарова Н. С. 1965. Формирование запасов леща в Волгоградском водохранилище. Тр. Саратовск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 8.
- Елизарова Н. С. 1968. К биологии леща Волгоградского водохранилища. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Емельянов С. В. 1957. Реакция животных на внешние воздействия в различные периоды развития. Зоол. журн., т. 36, вып. 1.
- Ефремов Ю. К. 1958. Остров вечного леса. Географиз, М.
- Жадин В. И. 1950. Жизнь в искусственных водоемах. В сб.: Жизнь пресных вод СССР, т. III, Изд. АН СССР, М.
- Жадин В. И. и М. Б. Иванова. 1959. Обзор мировой литературы о водохранилищах. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Желтенкова М. В. 1949. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.). Зоол. журн., т. 28, вып. 3.
- Житенева Т. С. 1958а. Питание леща в Угличском и Ивановском водохранилищах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Житенева Т. С. 1958б. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Житенева Т. С. 1959. Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Житенева Т. С. 1960. Питание леща в Горьковском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Житенева Т. С. 1962а. К вопросу об обеспеченности леща пищей на типичных нагульных участках Рыбинского водохранилища. Вопр. экол., т. 5.
- Житенева Т. С. 1962б. Некоторые особенности поздних этапов развития леща (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 2 (23).
- Житенева Т. С. 1963. О питании рыбы в затопленных лесах. Рыбоводство и рыболовство, № 4.
- Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Изд. «Наука», Л.
- Задульская Е. С. 1960. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб северной части Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. запов., вып. 6.



- Захарова Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Захарова Л. К. 1958. Распределение нерестилищ основных рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Захарова-Ильина Л. К. 1959. Возрастной состав стада и рост леща Горьковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Зеликман А. Л. 1965. Костромской разлив Горьковского водохранилища как рыбохозяйственный водоем. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 59.
- Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология. Изд. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Зиминова Н. А. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Иваньковского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Зиминова Н. А. и В. П. Курдин. 1968. Накопление допных отложений в Рыбинском водохранилище. В сб.: Химизм внутр. водоемов и факторы их загрязнения и самоочищения, изд. «Наука», М.—Л.
- Зуссер С. Г. 1956. Суточные вертикальные миграции пелагических планктоноядных рыб. Рыбн. хоз., № 5.
- Зуссер С. Г. 1961. Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб. Тр. Всесоюз. н.-иссл. инст. рыбохоз. и океаногр., т. 44.
- Ивапова М. П. 1961. О питании чехони Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Иванова М. Н. 1963. О питании хищных рыб в первые 4 года существования Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Ивапова М. Н. 1965. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 5, вып. 1 (34).
- Иванова М. Н. 1966. О возрастных и локальных изменениях состава пищи щуки в Рыбинском водохранилище. Биология рыб волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Иванова М. Н. 1968. О воздействии судака на популяции некоторых видов рыб. В сб.: Биол. и гидрол. факторы местных перемещ. рыб, изд. «Наука», М.—Л.
- Ивапова М. Н., И. Е. Чермитин, С. Н. Половкова. 1969. Структурные особенности и численность популяции снетка Рыбинского водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 9, вып. 3 (56).
- Ивагин А. В. 1968. Микробиологическая характеристика Куйбышевского водохранилища в 1965 г. Микробиология, т. 37, вып. 2.
- Илев В. С. 1946. О зависимости элективности пищи рыб от характера ее распределения на дне. Зоол. журн., т. 25, вып. 3.
- Илев В. С. 1950. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. II.
- Илев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, М.
- Игнатьев Г. Л. 1959. Ирригационное строительство на о. Цейлон. Гидротехн. и мелиорация, № 4.
- Исюмова И. А. 1959а. Некоторые особенности формирования паразитофауны рыб в новых водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Исюмова И. А. 1959б. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Ильин Б. С. 1940. Миграции лосося, скатившегося в море. Рыбн. хоз., № 3.
- Ильина Л. К. 1960. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Ильина Л. К. 1963а. О сроках нереста рыб в Рыбинском водохранилище. Матер. по биол. и гидрол. волжских водохр. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Ильина Л. К. 1963б. Условия воспроизводства промысловых рыб Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9).
- Ильина Л. К. 1965. Основные результаты ихтиологических исследований на водохранилищах Верхней и Средней Волги. Биол. процессы во внутр. водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12).
- Ильина Л. К. 1966. Выедание икры фитофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища. Биол. рыб Волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Ильина Л. К. 1968. Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Биол. и гидрол. факторы местных перемещений рыб в водохр. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19).
- Ильина Л. К. 1969. О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня. Вопр. ихтиол., т. 9, вып. 4 (57).
- Ильина Л. К. 1970. Особенности формирования ихтиофауны Череповецкого (Шекснинского) водохранилища. Биол. и продуктивность пресноводных организмов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24).
- Ильина Л. К. и Н. А. Гордеев. 1970. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 10, вып. 2.

- Ильина Л. К. и А. Г. Поддубный. 1961. О некоторых закономерностях динамики стад промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Тр. Совещ. по динамике численности рыб, вып. 13. Изд. АН СССР, М.
- Ильина Л. К. и А. Г. Поддубный. 1963. Режим уровней Верхне-волжского водохранилища и его регулирование в интересах рыбного хозяйства. В сб.: Рыбное хоз. внутр. водоемов СССР, Изд. АН СССР, М.
- Иоффе Ц. И. 1961. Формирование донной фауны в водохранилищах СССР и опыт их классификации. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Иоффе Ц. И. 1963. Состояние и перспективы работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных во внутренних водоемах СССР. В сб.: Рыбн. хоз. внутр. водоемов СССР, Изд. АН СССР, М.
- Исаков Ю. А. 1963. Ареал и популяции у птиц и млекопитающих. Автореф. докт. дисс., Л.
- Кагановский А. Г. 1939. Дальневосточная сардина. Владивосток.
- Караушев А. В. 1960а. Перемещение наносов в водохранилищах и озерах под влиянием ветровых течений. Тр. Гос. гидрол. инст., вып. 86.
- Караушев А. В. 1960б. Сгонно-нагонные явления на водохранилищах и озерах. Гидрометеопиздат, Л.
- Кашкаров Д. Н. 1945. Основы экологии животных. Учпедгиз, Л.
- Киреева А. С. 1955. Некоторые данные о гидрохимии Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Ключарева О. А. 1951. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. М.
- Коган А. В. 1958. Материалы по питанию синца, сазана и леща в Цимлянском водохранилище. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 45.
- Кожеников Г. П. 1957. О ходе формирования ихтиофауны Горьковского водохранилища в первый год его существования. Рыбн. хоз., № 7.
- Кожеников Г. П. 1961. Горьковское водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Кожеников Г. П. 1965. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 59.
- Кожеников Г. П., Т. Б. Лесников. 1968. Рыбные ресурсы Горьковского водохранилища и пути их увеличения. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск.
- Кольцов Г. В. 1965. Распределение редких и рассеянных элементов в воде Рыбинского водохранилища осенью 1961 г. Динамика водных масс водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10).
- Кондратьев Н. Е. 1960. Расчеты береговых реформирований на водохранилищах. Гидрометеопиздат, Л.
- Коповалов П. М. 1950. Опыты по изучению влияния солености на развитие икры воблы, леща и сазана. Матер. по ихтиофауне и режиму вод бассейна Аральского моря. Изд. Моск. общ. испыт. природы, М.
- Копстантинов А. С. 1967. Общая гидробиология. Изд. «Высшая школа». М.
- Королева Т. П. 1960а. Рост серушки Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.
- Королева Т. П. 1960б. Рост чехони Куйбышевского водохранилища в 1958 и 1959 гг. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.
- Коряк А. Б. 1966. Влияние геомагнитного поля на вегетацию кукурузы. Совещ. по изуч. влияния магнитных полей на биол. объекты. Тез. докл., изд. «Наука», М.
- Кошелев Б. В. 1961а. Изменение половых циклов у рыб с единовременным икрометанием. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4 (2).
- Кошелев Б. В. 1961б. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икрометания. ДАН СССР, т. 136, № 1.
- Крепке А. Н. 1958. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Круглова В. М. 1959. О формировании и реконструкции флоры и фауны в Веселовском водохранилище. Тр. Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Круглова В. М. и Э. А. Бсрвальд. 1961. Веселовское водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Крыжановский С. Г. 1953. О видообразовании. Зоол. журн., т. 32, вып. 6.
- Кудрявцев В. М. 1968. Численность бактерий в Волге от Куйбышевской до Волгоградской плотины. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Кузин Б. С. 1962. О низших таксономических категориях. Общ. зоол. и мед. паразитол., Изд. АН СССР, М.

- Кузнецов Н. В. 1951. О нахождении корюшки в р. Волге в районе города Горького. Тр. Карело-Финск. отд. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. III. Петрозаводск.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко и Н. С. Карпова. 1966. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16).
- Кузьмин Г. В. и В. А. Елизарова. 1967. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. В сб.: Микрофлора, фито-планктон и высшая растительность внутренних водоемов АН СССР, изд. «Наука», Л.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна Верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., вып. 2.
- Курдин В. П. 1961. Грунты Иваньковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Курдин В. П. 1963. Условия формирования грунтового комплекса Угличского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Курдин В. П. 1965. Формирование рельефа и грунтов банок расширенной части Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Динамика водных масс водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10).
- Курдин В. П. и Н. А. Зимина. 1968а. Изменение количества органического вещества в илистых отложениях Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 14 (17).
- Курдин В. П., Н. А. Зимина. 1968б. Об изменениях в грунтовом комплексе Рыбинского водохранилища. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 2.
- Курдина Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Курдина Т. Н. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Угличского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Курдина Т. Н. 1969. Температурные условия Иваньковского водохранилища вблизи Конаковской ГРЭС. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 4.
- Кусков Л. С. 1957. Гидрологические и рыбохозяйственные расчеты при эксплуатации водохранилищ. Изд. «Речной транспорт», М.
- Кучин И. В. 1902. Рыболовство на Белом озере, Чарандском и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов. Вестн. рыбопромышл., № 6—8.
- Лавренко Е. М. 1949. О фитогеосфере. Вопр. геогр., № 15. Географиз, М.
- Лавренко Е. М. 1964. Об уровнях изучения органического мира. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.
- Лапин Ю. Е. 1955. Счеток Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. М.
- Лапицкая Л. Н. 1958. Питание и пищевые взаимоотношения молоди рыб Цимлянского водохранилища в 1954 г. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 45.
- Лапицкий И. И. 1958. Формирование стад и состояние запасов основных промысловых рыб Цимлянского водохранилища. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 45.
- Лапицкий И. И. 1961а. Рыбные запасы Цимлянского водохранилища и их промысловое использование. Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбохоз. освоения водохр. Изд. АН СССР, М.
- Лапицкий И. И. 1961б. Цимлянское водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Лапицкий И. И. 1965. Современное состояние и перспективы развития рыбного хозяйства на Цимлянском водохранилище. Тр. Волгоградск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. I.
- Лапицкий И. И. 1967а. Гидрометеорологическая специфика весны и эффективность естественного воспроизводства рыб в Цимлянском водохранилище. Тр. Волгоградск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. III.
- Лапицкий И. И. 1967б. Динамика запасов и уловов основных промысловых рыб Цимлянского водохранилища за 1963—1965 гг. Тр. Волгоградск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. III.
- Ласточкин Д. А. 1947. Рыбинское водохранилище. Природа, № 5.
- Ласточкин Д. А. 1949. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 1.
- Лебедев Н. В. 1946. Элементарные популяции рыб. Зоол. журн., т. 25, вып. 2.
- Лебедев Н. В. 1950. О возможности определения степени устойчивости промысловых скоплений воблы в период ее откормки. Вестн. Моск. гос. ун-в., № 2.
- Лебедев Н. В. 1967. Элементарные популяции рыб. Пищепромиздат, М.
- Лосникова Т. В. 1965. К вопросу о неоднородности стада леща в Горьковском водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 59.

- Л и т в и н о в А. С. 1965. Гидрологическая характеристика сбросного плеса Рыбинского водохранилища в навигационный период. Динамика водных масс водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10).
- Л и т в и н о в А. С. 1968а. Некоторые данные о течениях в приплотинном участке Волгоградского водохранилища. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 2.
- Л и т в и н о в А. С. 1968б. О распространении волн попусков в нижнем бьефе Угличской ГЭС. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 2.
- Л о в е ц к а я А. А. 1940. Распределение и возможность дрифтерного лова кильки в Среднем и Южном Каспии. Рыбн. хоз., № 1.
- Л ю б я н о в И. П. 1957. Донная фауна нижнего Днепра и Каховского водохранилища в первый год его существования. Зоол. журн., т. 36, вып. 6.
- Л у з а н с к а я Д. И. 1965. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР (озера, реки и водохранилища). Справочник. Пищепромиздат, М.
- Л у к и н А. В. 1935. К биологии волжского налима (*Lota lota* L.). Тр. Татарск. отд. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 2.
- Л у к и н А. В. 1948. Поссезонное распределение рыб Средней Волги и его причины. Тр. Татарск. отд. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 3.
- Л у к и н А. В. 1949. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге. Ч. 2. Тр. Татарск. отд. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 5.
- Л у к и н А. В. 1958а. Темп роста стерляди и судака в первый год существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 8.
- Л у к и н А. В. 1958б. Первые годы существования Куйбышевского водохранилища и условия формирования в нем стада промысловых рыб. Тр. Татарск. отд. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 8.
- Л у к и н А. В. 1958в. Рыбохозяйственное освоение Куйбышевского водохранилища. Рыбн. хоз., № 8.
- Л у к и н А. В. 1960а. Состояние запасов и темп роста леща в Куйбышевском водохранилище (по наблюдениям 1958 и 1959 гг.). Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.
- Л у к и н А. В. 1960б. Краткая характеристика условий существования рыб и водных животных в Куйбышевском водохранилище в 1958 и 1959 гг. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.
- Л у к ъ я н с к о В. И. 1967. Токсикология рыб. Пищепромиздат, М.
- Л у ф е р о в а Л. А. и А. В. М о н а к о в. 1966. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15).
- Л я х о в С. М. 1965. Состав и закономерности распределения донной фауны в новых водохранилищах волжского каскада. Вopr. гидробиол. Изд. «Наука», М.
- М а и л ь Р. А. 1961. О существовании локальных стад у анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformes*. Вopr. ихтиол., т. 1, № 3.
- М а й р Э. 1947. Систематика и происхождение видов. ИИЛ, М.
- М а к ф е д ъ е н Э. 1965. Экология животных. Изд. «Мир», М.
- М а л и н и н Л. К. 1970. Использование ультразвуковых передатчиков для мечения леща и щуки в Рыбинском водохранилище. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 7—8.
- М а л ю к и н а Г. А. 1955. Об анализаторе боковой линии рыб. Вopr. ихтиол., вып. 5.
- М а л ю к и н а Г. А. 1958. Некоторые вопросы физиологии органа слуха и боковой линии рыб. Тр. Совещ. по физиол. рыб, вып. 8.
- М а л ю к и н а Г. А. и В. Р. П р о т а с о в. 1960. Слух, «голос» и реакция рыб на звуки. Усп. совр. биол., т. 50, № 2 (5).
- М а л ь ч е в с к и й А. С. 1958. О биологических расах обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus* L.) на территории европейской части СССР. Зоол. журн., т. 37, вып. 1.
- М а н т е й ф е л ь Б. П. 1955. Изучение поведения стайных рыб в целях усовершенствования техники их лова. Тр. Совещ. по вopr. повед. и разведки рыб. Изд. АН СССР, М.
- М а н т е й ф е л ь Б. П. 1958. Вертикальные миграции кормового зоопланктона и питание рыб-планктофагов. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 53, отд. биол. № 4.
- М а н т е й ф е л ь Б. П. 1959. Вертикальные миграции морских организмов. Вертикальные миграции кормового зоопланктона. Тр. Инст. морф. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 13.
- М а н т е й ф е л ь Б. П. 1960. Адаптивное значение вертикальных миграций. Вopr. ихтиол., вып. 13.
- М а н т е й ф е л ь Б. П. 1961. I. Вертикальные миграции морских организмов II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб планктофагов. В сб.: Вopr. экол. рыб, Изд. АН СССР, М.
- М а н т е й ф е л ь Б. П., Д. В. Р а д а к о в. 1960. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб. Усп. совр. биол., т. 50, № 3 (6).

- Мануйлова Е. Ф. 1956. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Мануйлова Е. Ф. 1958. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Маркелова Н. В. 1958. Возрастной состав и темп роста леща в первые годы существования Цимлянского водохранилища. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 45.
- Мартехов Л. Ф. 1959. Биологические основы создания стада ценных промысловых рыб на Зайсане в связи с образованием Бухтармино-Зайсанского водохранилища. В сб.: Биол. основы рыбн. хоз., Изд. Томск. гос. унив.
- Мартин Ю. Ю. 1958. Промысловая разведка рыбы. Пищепромиздат, М.
- Маслов М. А. 1944. Промысловые донные рыбы Баренцева моря. Тр. Полярн. научно-иссл. инст. рыбн. хоз. и океаногр. т. 8.
- Махотин Ю. М. 1960. Рост, питание и плодовитость налима Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.
- Махотин Ю. М. 1964. Эффективность размножения основных промысловых рыб Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., вып. 10.
- Мейснер В. И. 1933. Промысловая ихтиология. Снабтехиздат, М.
- Мельников Г. Б. 1967. Ихтиологические исследования на водохранилищах СССР. Вопр. ихтиол., т. 7, вып. 5 (46).
- Мельников Г. Б. и В. Л. Булгаков. 1960. К вопросу о направленном формировании фауны рыб озера им. Ленина. Тез. Совещ. по типол. и биол. основам рыбохоз. использ. внутр. водоемов южной зоны СССР. Кишинев.
- Мельянец В. Г. 1946. Налим, его образ жизни и промысел. Госиздат Карело-Финской ССР, Петрозаводск.
- Мильков Ф. Н. 1956. Физико-географический район и его содержание. Географгиз, М.
- МIRONOV А. Т. 1948. Электрический ток в море и действие тока на рыбу. Тр. Морск. гидрофиз. инст., т. 1.
- Мирошниченко М. П. 1967. Материалы по развитию зообентоса Цимлянского водохранилища в 1962—1965 гг. Тр. Волгоградск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 3.
- Мирошниченко М. П., А. В. Коган. Некоторые виды каспийской фауны в Цимлянском водохранилище и их роль в питании рыб. Гидробиол. журн., № 5.
- Митропольский В. И. 1963. Распределение бентоса Рыбинского водохранилища. В сб.: Матер. по биол. и гидрол. волжских водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.
- Митропольский В. И., В. П. Луферов. 1966. Распределение бентоса в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15).
- Михеев В. П. 1963. О питании рыб дрейссеей на мелководьях Куйбышевского водохранилища в 1961 г. Матер. по биол. и гидрол. волжских водохр. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мпхеев П. В. 1953. Биологические особенности размножения фитофильных рыб на пловучих нерестилищах в области свободной воды. Рыбохоз. освоение водохр. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 6.
- Мопиков А. В. 1958. Зоопланктон волжского устьевого участка Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Мопиков А. В. 1959. О зимовке *Mesocyclops leucardi* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Мопиков А. В. 1968. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища у Борка. В сб.: Биология и троф. связи пресноводн. беспозвоночн. и рыб. Тр. инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20).
- Мопиков А. В. и Л. М. Семенова. 1966. Горизонтальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съемок. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15).
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1960. О питании хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища). Зоол. журн., т. 34, вып. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1958. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.

- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1959. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища (исследования 1956 г.). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Особенности процесса первоначального формирования бентоса в волжских водохранилищах. Ихтиол. комиссия АН СССР, тр. совещ., вып. 11.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1962. Данные дночерпателя и темп роста леща. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963. Основные трофические связи в волжских водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1965. Итоги работ по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. Биол. процессы во внутр. водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Наумов Н. П. 1936. Об особенностях стационарного распределения мышевидных грызунов на юге Украины. Зоол. журн., т. 15, вып. 4.
- Наумов Н. П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Наумов Н. П. 1956. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей. Зоол. журн., т. 35, вып. 1.
- Наумов Н. П. 1963. Экология животных. Изд. «Высшая школа», М.
- Небольсин Т. К. 1962. Питание леща, густеры, плотвы и синца в первые годы образования Волгоградского водохранилища. Тр. Саратовск. отд. Гос. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., том 7.
- Небольсин Т. К. 1965. Качественная и количественная оценка питания леща, густеры и плотвы Волгоградского водохранилища в 1962—1964 гг. Тр. Саратовск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 8.
- Никаноров Ю. И. 1961. О локальных стадах леща оз. Селигер. IX научн. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Тез. докл. Рига.
- Никаноров Ю. И., Е. А. Никанорова. 1968. Ихтиофауна и рыбное хозяйство водоемов бассейна Верхней Волги. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Николаев И. И. 1950. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение. Зоол. журн., т. 29, вып. 6.
- Никольский Г. В. 1947. Ирригационное строительство в бассейне Аральского моря и вопросы рыбного хозяйства. Рыбн. хоз., № 12.
- Никольский Г. В. 1948. К познанию особенностей формирования и развития ихтиофауны водохранилищ в отдельных географических зонах Советского Союза. Зоол. журн., т. 27, вып. 2.
- Никольский Г. В. 1952. О типе динамики стада и характере перероста горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum, кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum в Амуре. ДАН СССР, т. 86, № 4.
- Никольский Г. В. 1953. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб. В сб.: Очерки по общ. вопр. ихтиологии, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Никольский Г. В. 1955. О биологическом значении стаи у рыб. Ихтиол. комиссия АН СССР, тр. совещ., вып. 5.
- Никольский Г. В. 1961. Экология рыб. Изд. «Высшая школа», М.
- Никольский Г. В. 1965. Теория динамики стада рыб. Изд. «Наука», М.
- Никольский Г. В. 1968. Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии. Зоол. журн., т. 47, вып. 6.
- Никольский Г. В. и К. П. Жуков. 1940. Промысловая карта Аральского моря. Казгосиздат, Алма-Ата.
- Никулн П. И. 1963. Гидрометеорологический режим Куйбышевского водохранилища и организация его изучения. Матер. первого н.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 1.
- Ниценко А. А. 1948. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе. Ботан. журн., № 5.
- Нусебаум Л. М. и Л. Н. Лапцкая. 1961. Первые результаты работы рыбоподъемника на Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС. Рыбн. хоз., № 11.
- Нусебаум Л. М. и Т. И. Фалеева. 1961. Исследование поведения рыб в электрическом поле. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 52.
- Овчинников И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1.
- Овчинников И. Ф. 1954. Дрейссена Рыбинского водохранилища. Тез. докл. III экол. конф., ч. 2. Киев.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.

- Остроумов А. А. 1957. Ихтиологические исследования верхневолжских водохранилищ. Тез. докл. Совещ. по биол. пробл. новых водоемов АН СССР, 2—5 февраля. Горький.
- Остроумов А. А. 1958. Лещ Камского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Остроумов А. А. 1959. О состоянии запасов рыб в Угличском и Ивановском водохранилищах. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Остроумов А. А. 1961. О динамике численности основных рыб верхневолжских водохранилищ. Ихтиол. комиссия АН СССР, Тр. совещ., вып. 11.
- Остроумова В. И. 1966. Динамика популяции и современное состояние запасов леща в Рыбинском водохранилище. В сб.: Биол. рыб волжских водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.
- Павлов П. И. 1953. Материалы по современному состоянию запасов рыб нижнего Днепра и перспективам их промысла в связи с сооружением Каховской плотины. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, т. 31.
- Панов Д. А. 1958. О единстве стад черноморского лосося и ручьевой форели. Научн. докл. высшей школы, № 1.
- Панов Д. А. 1966а. Наблюдения над питанием личинок леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Панов Д. А. 1966б. Питание личинок плотвы, густеры, язя и окуня в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1966. Определение оптимальной концентрации корма для личинок леща с помощью радиоактивного углерода  $C^{14}$ . Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Панова Г. Л. 1966. О питании личинок синеца в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Паюсова А. Н. 1960. Элементарные популяции леща в авандельте Волги. Вестн. Моск. гос. ун-та, сер. биол., № 3.
- Паюсова А. Н. 1961. Об элементарных популяциях молоди воблы в авандельте Волги. Тр. Астраханск. гос. запов., вып. 5.
- Пергат Н. З. 1965. Некоторые вопросы биологии леща оз. Лесина (на Днепре). Матер. совещ. по пробл.: Биол. основы реконстр., рацион. использ. и охраны фауны южной зоны европ. части СССР. Кишинев.
- Пермитин И. Е. 1959. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 6.
- Пермитин И. Е. 1965. О методике определения возраста у окуня. Вопр. ихтиол., т. 5, вып. 2.
- Пермитин И. Е. 1966. Некоторые результаты дистанционных наблюдений за скоростью движения леща и судака во время миграций. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Петкевич А. Н. 1961. Новосибирское водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Петкевич А. Н. и Б. Г. Иоганзен. 1958. Перспективы рыбного хозяйства верхней Оби в связи с гидростроительством. Изв. Вессоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 44.
- Петров В. В. 1940. Сметок Псковско-Чудского водоема. Изв. Вессоюзн. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 23.
- Пирожников П. Л. 1961. Зоопланктон водохранилищ и его значение для питания рыб. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Подарова З. С. 1960. О питании ерша в верхневолжских водохранилищах и в Белом озере. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Поддубная Т. Л. 1966. О донной фауне Череповецкого водохранилища в первых два года его существования. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15).
- Поддубная Т. Л. 1968. Донная фауна Ивановского водохранилища в зоне сброса теплых вод Конаковской ТЭС. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Поддубный А. Г. 1955. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Поддубный А. Г. 1958а. О нересте стерляди в Куйбышевском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Поддубный А. Г. 1958б. Особенности роста чехони Рыбинского водохранилища и смежных водоемов. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Поддубный А. Г. 1958в. Условия размножения чехони в Рыбинском водохранилище. Зоол. журн., т. 37, вып. 11.
- Поддубный А. Г. 1959а. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).

- Поддубный А. Г. 1959б. Некоторые особенности распределения рыбьинского леща в нагульный период. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Поддубный А. Г. 1960а. Первые результаты мечения рыб в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Поддубный А. Г. 1960б. О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Поддубный А. Г. 1960в. О локальных стадах леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Поддубный А. Г. 1962а. Сиг в Рыбинском водохранилище. Рыбоводство и рыболовство, № 1.
- Поддубный А. Г. 1962б. О закономерностях распределения внутривидовых популяций леща Рыбинского водохранилища. Вопр. экол., т. 5.
- Поддубный А. Г. 1963а. О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах. Биол. аспекты изуч. водохр. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9).
- Поддубный А. Г. 1963б. О значении затопленных лесов для рыбного населения водохранилищ. Биол. аспекты изуч. водохр. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9).
- Поддубный А. Г. 1965. Некоторые результаты дистанционных наблюдений за поведением мигрирующих рыб. В сб.: Бионика, изд. «Наука», М.
- Поддубный А. Г. 1966а. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Поддубный А. Г. 1966б. О степени устойчивости ареала локального стада рыб. Биол. рыб верхневолжских водохр. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16).
- Поддубный А. Г. 1966в. Результаты мечения леща в Горьковском водохранилище. Биол. рыб верхневолжских водохр. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16).
- Поддубный А. Г. 1967. О возможностях метода дистанционных наблюдений при изучении поведения рыб в зоне рыбозащитных и рыбопропускных сооружений. В сб.: Поведение рыб в зоне гидротехн. сооружений, изд. «Наука», М.
- Поддубный А. Г. и Н. А. Гордеев. 1966. Результаты облова открытых плесов водохранилищ кольцевой сетью. Биол. рыб верхневолжских водохр. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16).
- Поддубный А. Г. и Н. А. Гордеев. 1968. Оценка общей численности промыслового запаса синца (*Abramis ballerus* Linne) в Рыбинском водохранилище. В сб.: Биол. и гидрол. факторы местных перемещений рыб, изд. «Наука», Л.
- Поддубный А. Г., Н. А. Гордеев и И. Е. Пермитин. 1968. Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды. Биол. и гидрол. факторы местных перемещений рыб. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19).
- Поддубный А. Г. и Л. К. Ильина. 1965. Основные результаты ихтиологических исследований на водохранилищах Верхней и Средней Волги. Биол. процессы во внутр. водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12).
- Поддубный А. Г., Л. К. Ильина. 1966. К вопросу о жизнеспособности меченых рыб и о сохранности меток. Биол. рыб волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Поддубный А. Г., Л. К. Малинин и В. В. Гайдук. 1969. Опыт подледных телеметрических наблюдений за поведением зимующих рыб. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 6.
- Поддубный А. Г. и В. А. Сахарова. 1961. О результатах акклиматизации и условиях размножения сига в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Поддубный А. Г. и Ю. И. Спектор. 1967. Исследование миграционного поведения осетров в зоне плотин биотелеметрическим методом. В сб.: Вопр. бионики, изд. «Наука», М.
- Поддубный А. Г., Ю. И. Спектор и С. М. Кидун. 1966. Результаты первых опытов прослеживания пути осетровых, несущих электронные метки. Вопр. ихтиол., т. 6, вып. 4 (41).
- Поддубный А. Г. и М. А. Фортунатов. 1961. Проблема рыбохозяйственного использования водохранилищ разных географических зон. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4 (21).
- Поддубный А. Г., И. В. Шаронов, Н. А. Дзюбан, С. М. Ляхов, К. П. Жуков. 1963. За рациональное использование рыбных запасов Куйбышевского водохранилища. Рыбн. хоз., № 4.
- Полокова С. Н. 1968. Питание синца и сетка на различных биотопах Рыбинского водохранилища. В сб.: Биол. и гидрол. факторы местных перемещений рыб, изд. «Наука», Л.



- Померанцев Г. П. 1959. Рыбохозяйственное значение Камского водохранилища. Соещ. по вопр. эксплуатации Камского водохр. Уральск. фил. АН СССР. Пермь.
- Померанцев Г. П. 1961а. Камское водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Померанцев Г. П. 1961б. Специфичность условий формирования рыбопродуктивности Камского водохранилища. Тр. Уральск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 5.
- Понеделько Б. И. 1954. Биология и закономерности распределения молоди некоторых промысловых видов рыб озера Ильмень. Автореф. канд. дисс. Л.
- Попов В. А. 1968. К вопросу о биотопических популяциях. В сб.: Природные ресурсы Волюско-Камского края, Казань.
- Попова М. С. 1961. Материалы по морфологии и биологии шемаи — *Chalcalburnus chalcoides schischkovi* Dremsky, акклиматизированной в Сентилеевском водохранилище. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 3 (20).
- Постнов И. Е. 1963. Рыбные ресурсы Горьковского водохранилища и пути их увеличения. Уч. зап. Горьковск. гос. унив., сер. биол., вып. 63.
- Правдин И. Ф. 1924. Рыбные ресурсы Костромского края и очередные задачи их использования. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местного края, вып. 33.
- Пресман А. С. 1968. Электромагнитные поля и живая природа. Изд. «Наука», М.
- Привольнев Т. И. 1959. Определение устойчивости рыб к солености среды по температуре замерзания крови. Н.-техн. бюлл. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., № 9.
- Приймаченко А. Д. 1959. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда. I. Состав и численность фитопланктона до образования водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Приймаченко А. Д. 1960. Состав и распределение биомассы фитопланктона. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Протасов В. Р. 1960. Некоторые функциональные особенности сетчатки глаз девяти видов рыб Баренцева моря. Вопр. ихтиол., вып. 14.
- Протасов В. Р. 1961. О реакциях рыб на свет в связи с особенностями их световосприятия. Вопр. ихтиол., вып. 3.
- Протасов В. Р. 1966. Биоакустика рыб. Изд. «Наука», М.
- Протасов В. Р. 1968. Зрение и ближняя ориентация рыб. Изд. «Наука», М.
- Пырина И. Л. 1966. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. Продуцирование и круговорот органич. вещества во внутр. водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16).
- Работнов Т. А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В сб.: Пробл. ботаники, т. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Радаков Д. В. 1958. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды. Вопр. ихтиол., вып. 11.
- Радаков Д. В. 1961. Об особенностях оборонительного поведения стай некоторых пелагических рыб. Труды Инст. морф. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 39.
- Радаков Д. В. 1967. Об основах экологической теории стайного поведения рыб. В сб.: Поведения и рецессия рыб, изд. «Наука», М.
- Радченко Е. П. 1935. О рыбном хозяйстве Телецкого озера. Тр. Инст. рыбн. хоз. и океаногр., т. 2.
- Расс Т. С. 1949. Атлантическая сельдь Промысловые рыбы СССР. Пищепромиздат, М.
- Резвой П. Д. 1924. К определению понятия биоценоз. Русск. гидробиол. журн., т. 3, № 8—10.
- Роевко О. В. 1965а. Густера Волгоградского водохранилища. Тр. Саратовск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 8.
- Роевко О. В. 1965б. Плотва Волгоградского водохранилища. Тр. Саратовск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 8.
- Романенко В. И. 1966. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. Продуцирование и круговорот орган. вещества во внутр. водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16).
- Романенко В. И. 1967. Соотношения между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 19 (22).
- Романенко Е. В., В. Р. Протасов. 1963. О звуках белуги. Природа, № 6.
- Романова Г. П. 1955. Питание судака Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Романова Г. П. 1957. Питание молоди судака в Рыбинском водохранилище. Вопр. ихтиол., вып. 1.

- Романова Г. П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Рубцов И. А. 1952. О направленной изменчивости в связи с кормовой специализацией у ивовой щитовки. Зоол. журн., т. 31, вып. 2.
- Рутковский В. И. 1963. Температурный режим Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 5 (8).
- Рутковский В. И. 1964. Опыт применения скоростной съемки температуры и электропроводности для изучения температурного режима и перемещения водных масс в водохранилищах. В сб.: Методы изуч. и использ. водн. ресурсов, изд. «Наука», М.
- Руффель М. А. 1948. Дрейфовые течения на Клязьминском водохранилище. В сб.: Загрязнение и самоочищение водоемов, вып. 1, Изд. Акад. мед. наук СССР, М.
- Рыбопромышленный атлас Рыбинского водохранилища. 1963. Ярославль.
- Рыжков Ю. Г. 1957. Измерение электрического тока в океане. ДАН СССР, т. 113, № 4.
- Сакун О. Ф. 1957. Анализ состояния половых желез у сырти, проходящей через Кегумский рыбхоз. В сб.: Воспроизводство рыбн. запасов в связи с гидростроительством, вып. 1, Изд. Лен. гос. унив.
- Салманов М. А., Ю. И. Сорокин. 1962. Первичная продукция Куйбышевского водохранилища. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.
- Сальников Н. Е. 1961. Каховское водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Световидов А. Н. 1948. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы, т. IX, вып. 4. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Световидов А. Н. 1952. Сельдевые (*Clupeidae*). Фауна СССР. Рыбы, т. II, вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Себенцов Б. М., Д. И. Биск и Е. В. Мейснер. 1940. Режим и рыбы Ивановского водохранилища в первых два года его существования. Тр. Воронежск. отд. Всесоюзн. н.-иссл. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 2.
- Себенцов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Воронежск. отд. Всесоюзн. н.-иссл. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 4.
- Себенцов Б. М., Е. В. Мейснер и П. В. Михеев. 1953. Рыбоводно-биологические обоснования рыбохозяйственного освоения водохранилищ на реках. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 6.
- Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд. АН СССР, М.
- Семенов-Тянь-Шанский А. 1910. Таксонометрические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации низших систематических единиц. Зап. импер. Акад. наук, VIII, сер. по физ.-мат. отд., т. 25, № 1.
- Сергеев Р. С. 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Синская Е. Н. 1938. Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений. Усп. совр. биол., т. 9, вып. 1.
- Скопичев Б. А. 1947. О коагуляции гумусовых веществ речного стока в морской воде. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., т. 11, № 1.
- Смирнов Н. А. 1924. Несколько замечаний об анадромии рыб. Русск. гидробиол. журн., т. 3, № 6—7.
- Солдатов В. К. 1912. Исследование биологии лососевых Амура. Ч. I. Рыбные промыслы Дальнего Востока, т. 7, № I. СПб.
- Сорокин Ю. И. 1958. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Сорокин Ю. И., Е. П. Розанова и Г. А. Соколова. 1959. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением  $C^{14}$ . Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. 9.
- Спановская В. Д. 1962. Ихтиофауна Учинского водохранилища и ее особенности. В сб.: Учинское и Можайское водохранилища, Изд. Моск. гос. унив.
- Спановская В. Д. 1963. Питание щуки-сеголетка. Зоол. журн., т. 42, вып. 7.
- Сперанская Т. А. 1935. Данные по изучению органического вещества озерных иловых отложений. Тр. лимнол. ст. в Косине, вып. 20.
- Стругач М. Б. 1965. Бентос Горьковского водохранилища (по материалам 1956—60 гг.). Рыбхоз. освоение Горьковского водохранилища. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 59.
- Сукачев В. Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии. В сб.: Основы лесной биогеоценологии, изд. «Наука», М.
- Сукачев В. Н. 1965. Основные современные проблемы биоценологии. Журн. общ. биол., т. 26, № 3.
- Сухойван П. Г. 1962. Условия размножения рыб в Каховском водохранилище. Тр. Зональн. совещ. по типол. и биол. обоснованию рыбхоз. использ. (пресноводных) внутренних водоемов южной зоны СССР, Кипинев.

- Сыроватский И. Я. 1941. Проблема Манушей и рыбное хозяйство. Работы Дону-Кубанск. н.-рыбохоз. ст., вып. 7. Ростов-на-Дону.
- Тачалов С. Н. 1959. Термический режим Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинск. гидромет. observ., вып. 1, Гидрометиздат, Л.
- Тачалов С. Н. 1965. Динамика изменения площадей затопленной древесной растительности и торфяных сплавин на Рыбинском водохранилище. Сб. работ Рыбинск. гидромет. observ., вып. 2, Гидрометиздат, Л.
- Тачалов С. Н. 1966а. Методика и результаты наблюдений над температурой грунтов дна Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинской гидромет. observ., вып. 3, Гидрометиздат, Л.
- Тачалов С. Н. 1966б. Особенности термического режима Иваньковского и Угличского водохранилищ. В сб.: Гидрометеорол. режим верхневолжских водохр., Гидрометиздат, Л.
- Тихий М. И. 1956. Производственное испытание Цимлянского рыбоподъемника. Н.-техн. информ. бюлл. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., № 1—2.
- Тихий М. И. и П. В. В и к т о р о в. 1940. Запасы рыб и гидростроительство. Пищепромиздат, М.
- Томнатику Е. А. и М. З. В л а д и м и р о в. 1960. Размещение и рост стерляди в Дубоссарском водохранилище. Тр. Инст. биол. Молдавск. фил. АН СССР, т. 1.
- Трифонов Г. П. 1967. Материалы по биологии и промыслу леща Цимлянского водохранилища. Тр. Волгоградск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 3.
- Трифорова Н. А. 1958. Гидрохимическая характеристика Иваньковского водохранилища. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол. Изд. АН СССР, Л.
- Троицкая В. А. 1955. Земные токи. Природа, № 5.
- Троицкая В. И. 1961. Ихтиофауна Камского водохранилища и некоторые черты ее формирования в 1956—1959 гг. Тр. Уральск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 5.
- Трусов В. З. 1961. О биологических группах судака в связи с его разведением в водохранилищах. Изв. Всесоюз. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 45.
- Тюняков В. М. 1967. Промыслово-биологическая характеристика судака Цимлянского водохранилища. Тр. Волгоградск. отд. гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 3.
- Тюрин П. В. 1961а. Рыбохозяйственная классификация водохранилищ и методика определения их продуктивности. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Тюрин П. В. 1961б. Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов. Изв. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Федорова Г. В. 1953. Белозерская форма озерной корюшки. Автореф. канд. дисс. Л.
- Фенюк В. Ф. 1958. Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Фенюк В. Ф. 1959. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Флеров Б. А. 1962. Обоювание рыб. Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 3 (24).
- Фонарев Г. А. 1961. Некоторые данные о теллурических токах в Баренцевом море. Геомагнетизм и аэрономия, т. 1, № 4.
- Фортунов М. А. 1959. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Хашем М. Т. 1968. Синец Моложского отрога Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. М.
- Холодов Ю. А. 1958. Образование условных рефлексов на магнитное поле у рыб. Тр. Совещ. по физиол. рыб. Изд. АН СССР, М.
- Холодов Ю. А. 1963. О значении основных отделов головного мозга рыб при выработке электрооборонительных условных рефлексов на разные раздражители. В сб.: Первые механизмы условнорефлекторной деятельности, Изд. АН СССР, М.
- Холодов Ю. А. и Г. Л. В е р е в к и н а. 1962. О влиянии постоянного магнитного поля на условные рефлексы у морских рыб. Тр. Беломорск. биол. ст. Моск. гос. унив., т. 1.
- Хузеева Л. М. 1960. Наблюдения над ростом и возрастом полового созревания густеры в первые годы существования водохранилища. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 9.

- Хузеева Л. М. 1964. Биология густеры Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., вып. 10.
- Цееб Я. Я., А. М. Алмазов, В. И. Владимиров. 1966. Закономерности изменений гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режима р. Днепр при зарегулировании стока и их влияние на биологию рыб и санитарное состояние водохранилищ. Гидробиол. журн., т. 2, № 3.
- Цыплов Э. П. 1964. Размерный и возрастной состав леща Куйбышевского водохранилища и изменение его роста в связи с обеспеченностью кормами. Тр. Татарск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., вып. 10.
- Чеботарев А. И. 1955. Гидрология суши. Гидрометеиздат, М.
- Чигринский П. Ф. 1963. Распространение длинных волн на Куйбышевском водохранилище и их взаимосвязь с течением. Матер. I н.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр. Гидрология и водное хоз., вып. 1. Куйбышев.
- Чикова В. М. 1963. Влияние гидрометеорологических условий на размножение промысловых рыб в Куйбышевском водохранилище. Матер. I н.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр. Гидрология и водное хоз., вып. 3. Куйбышев.
- Чикова В. М. 1966а. Состояние нерестовых стад и размножение рыб в Черемшанском и Сусанском заливах Куйбышевского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Чикова В. М. 1966б. Рост молоди рыб в Куйбышевском водохранилище в 1960—1962 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Чиркова З. Н. 1955. О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Чиркова З. Н. 1959. Материалы по биологии промысловых рыб Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Чиркова З. Н. 1960. Сметок в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Шапошникова Г. Х. 1964. Биология и распределение рыб в реках уральского типа. Изд. «Наука», М.
- Шаронов И. В. 1960. Некоторые черты формирования ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Шаронов И. В. 1962. Некоторые закономерности в формировании ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. Тр. зональн. совещ. по типол. и биол. обосн. рыбохоз. использ. внутр. (пресн.) водоемов южной зоны СССР. Изд. «Штиница», Киншасе.
- Шаронов И. В. 1963а. Влияние уровня режима на формирование стад рыб в Куйбышевском водохранилище. Матер. I н.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр. Гидрология и водное хоз., вып. 3. Куйбышев.
- Шаронов И. В. 1963б. Динамика возрастного состава и роста судака в Куйбышевском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9).
- Шаронов И. В. 1966. Результаты мечения леща в Куйбышевском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13).
- Шаронов И. В. 1968а. Морфологические различия локальных стад тюльки в Куйбышевском водохранилище. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Шаронов И. В. 1968б. Расширение ареалов некоторых рыб в связи с гидростроительством. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Шаронов И. В. 1969. Расширение северной границы ареала тюльки. Биол. внутр. вод, информ. бюлл. № 3.
- Шварц С. С. 1967. Популяционная структура вида. Зоол. журн., т. 46, вып. 10.
- Шеняков В. А. 1959. О реакциях рыб в электрических полях переменного тока. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Шенякова Л. Ф. 1959. Некоторые особенности роста окуня. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Шплова А. И. 1958. Материалы по биологии мотыля (*Chironomus* Mg.) Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Широков В. М. 1964. Условия формирования подводного рельефа Куйбышевского водохранилища. Сб. работ Комсомольской гидромет. обсерв., вып. 3, изд. «Наука», М.—Л.
- Широков В. М. 1965. Формирование современных донных отложений в Куйбышевском водохранилище. Тр. Куйбышевск. гидромет. обсерв., вып. 5. Гидрометиздат, Л.
- Шмидт П. Ю. 1947. Миграции рыб. Изд. АН СССР, М.
- Шмидтов А. И. 1952. Роль плотвы в рыбном хозяйстве ТССР и ее биологические особенности в нижней Каме и средней Волге. Уч. зап. Казанск. гос. ун-в., т. 112, вып. 7.
- Шпильевская Г. В. 1965. Промысловая и биологическая характеристика синца Волгоградского водохранилища. Тр. Саратовск. отд. Гос. н.-иссл. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 8.

- Шпилевская Г. В. 1967. Особенности роста и созревание сига *Abramis balle-  
rus* (L.) Волгоградского водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 7, вып. 3 (44).
- Штейнфельд А. П. 1948. О зависимости сроков размножения весеннерестую-  
щих рыб от температуры воды на пойме и на Волге. Тр. Татарск. отд. Всесоюзн.  
н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., вып. 4.
- Шулейкин В. В. 1958. Теллурические токи в океане и магнитное склонение.  
ДАН СССР, т. 119, № 2.
- Щетинина Л. А. 1954. Снеток Рыбинского водохранилища. Зоол. журн., т. 33,  
вып. 6.
- Эдельштейн К. К. 1961. О влиянии уровня Рыбинского водохранилища на сто-  
ковые течения Моложского плеса. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Эдельштейн К. К. 1964. Процесс водообмена Горьковского водохранилища.  
Совещ. по вопр. круговорота вещества и энергии в озерн. водоемах. Тез. докл.  
Сиб. отд. АН СССР. Пос. Ливеннинское на Байкале.
- Экзерцев В. А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньков-  
ского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Экзерцев В. А. 1963. Заращение литорали волжских водохранилищ. В сб.:  
Биол. аспекты изуч. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.
- Экзерцев В. А. и М. А. Соколова. 1963. Сообщества хвоща приречного на  
Иваньковском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Экзерцева В. А. 1961а. Первые стадии зарастания мелководий волжских водо-  
хранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Экзерцева В. А. 1961б. Продукция прибрежной водной растительности. Бюлл.  
Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Юровицкий Ю. Г. 1959. К биологии сига Рыбинского водохранилища. Тр.  
VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод СССР, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Юровицкий Ю. Г. 1962. О питании сига (*Abramis balle-  
rus* L.) Рыбинского водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 2 (23).
- Яковлева А. Н. 1961а. Ихтиофауна р. Волги в зоне Сталинградского водохра-  
нилища. Ихтиол. комиссия АН СССР, тр. совещ., вып. 2.
- Яковлева А. Н. 1961б. Саратовское водохранилище. Изв. Гос. н.-иссл. инст.  
озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 50.
- Яковлева А. Н. 1962. Формирование запасов рыб в Волгоградском водохрани-  
лище в первые годы его существования. Тр. Саратовск. отд. Гос. н.-иссл. инст.  
озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 7.
- Яновский Б. М. 1953. Земной магнетизм. Гостехиздат, М.
- Янулов К. П. 1962. О группировках окуня-клевача (*Sebastes mentella* Travin)  
в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе. В сб.: Советск. рыбохоз. иссл.  
в северо-зап. части Атлантического океана. Изд. «Рыбное хоз.», М.
- Ярославцев Н. А. 1961. Течение и перемещение наносов в прибрежной зоне  
Горьковского водохранилища. Тр. 7-го Байкальск. н.-координац. совещ. по  
изуч. берегов водохр., т. 1. Изд. АН СССР, М.
- Ярославцев Н. А. 1968. Режим течений Горьковского водохранилища. Первая  
конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти.
- Ярошенко М. Ф., Е. Н. Гомнатик, А. И. Набережный, О. И. Вол-  
ковская, В. И. Корлов. 1960. Пищевые взаимоотношения некоторых  
видов рыб Дубоссарского водохранилища. Тр. Инст. биол. Молд. фил. АН СССР,  
т. II, вып. 1. Изд. «Штиинца», Кишинев.
- Ясенов Г. А. 1962. Термический режим Куйбышевского водохранилища. Сб. работ  
Комсомольской гидромет. обсерв., вып. 2, изд. «Наука», М.—Л.
- Яшанин И. И. 1968. Формирование стада судака нижних плесов Куйбышевского  
водохранилища. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.).  
Тольятти.

- Adler H. E. 1963. Sensory factors in migration. Anim. Behav., v. 11.
- Albrecht M. L., E. W. Tesch. 1959. Standorttreue von Bachforelle (*Salmo  
trutta fario* L.) und Äsche (*Thymallus thymallus* L.). Dtsch. Fisch.-Ztg., Bd. 6,  
H. 7.
- Allee W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, K. P. Schmidt. 1949.  
Principles of animal ecology. Philadelphia and London.
- Allen K. R. 1951. The Horokiwi Stream, New Zealand Marine Dept. Fish. Bull.,  
№ 10.
- Alm G. 1917. Undersökningar vöränge Hjälmarens naturförhållanden och fiske. Mod-  
del. Kgl. Lantbrust., 204, Stockholm.
- Alverson D. L., B. M. Chatwin. 1957. Results from tagging experiments on  
a spawning stock of Petrale Sole, *Eopsetta jordani* (Lockington). J. Fish. Res.  
Board. Can., v. 14.
- Anwand K., H. Speichert. 1967. Markierungsversuche an Zandern im Rie-  
wend und Lünowsee. Dtsch. Fisch.-Ztg., Bd. 14, H. 7.

- Armitage K. B. 1958. Ecology of the riffle insects of the Firehole river. Ecology, v. 39, № 4.
- Aronson L. R. 1951. Orientation and jumping behavior in the gobiid fish, *Bathygobius soporator*. Amer. Mus. Novit., № 1486.
- Bainbridge P. 1952. Underwater observations on the swimming of marine zooplankton. J. Mar. Biol. Ass. U. K., v. 31.
- Baldwin H. A. 1965. Marine biotelemetry. Bioscience, v. 15, № 2.
- Balech E. 1962. Factores ambientales determinantes de las migraciones. Rev. Inst. invest. pesqueras, v. 1, № 2.
- Barlow G. 1964. Inertial navigation as a basis for animal navigation. Theor. Biol., v. 6, № 1.
- Barnwell F., F. Brown. 1964. Responses of planarians and snails. In: Biological effects of magnetic fields, v. 1, N. Y.
- Becker G. 1963a. Magnetfeld-Orientierung von Dipteren. Naturwissenschaften, Bd. 50.
- Becker G. 1963b. Reaction of insects to magnetic fields. 2-nd Intern. Biomagnet. Sympos.
- Blaxter J. N. S. 1958. The racial problem in berring from viewpoint of Recent Physiological Evolutionary and genetical theory. Rapp. et procès-verbaux réunions, Conseil perman. intern. explor. mer, № 143.
- Boulet P. C. 1958. La perception visuelle du mouvement chez la perche et la seiche. Mem. Mus. hist. nat. Paris, ser. A, Zool., v. 17.
- Braemer W. 1959. Versuche zu der im Richtungsfinden der Fische enthaltenen Zeitschätzung. Zool. Anz. (Suppl.) Bd. 23.
- Braemer W. 1960. A critical review of the sun-azimuth hypothesis. Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol., v. 25.
- Brown F. et al. 1964a. A compass directional phenomenon in mud-snails and its relation to magnetism. Biol. Bull., v. 127, № 2.
- Brown F. et al. 1964b. Adception of the magnetoreceptive mechanism of mudsnails to geomagnetic strength. Biol. Bull., v. 127, № 2.
- Buettner H. J. 1961. Recoveries of tagged hatchery-reared lake trout from lake Superior. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 90.
- Buffon G. L. L. 1749. Histoire naturelle. Paris.
- Bull H. O. 1952. An evolution of our knowledge of fish behaviour in relation to hydrography. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil. perman. intern. explor. mer, v. 131, № 7.
- Carlin B. 1955. Tagging of salmon smolts in the River Langun. Inst. Freshwater Res. Rept., № 36.
- Carlin B. 1962. Märkt lax aterfangad vid Grönland. Laxforskninginst, № 8.
- Carlin B. 1963. Laxforskning med halkort. Särtryck ur IBM, № 2.
- Carthy J. D. 1956. Animal navigation. London.
- Chapman D. W. 1962. Aggressive behavior in juvenile coho salinon as a cause of emigration. J. Fish. Res. Board Can., v. 19.
- Cleaver F. C. 1964. Origins of High seas sockeye salmon. US Fish. Bull., v. 63.
- Collins G. B., P. S. Trefethen, A. B. Groves. 1962. Orientation of homing salmon. Amer. Zool., v. 2.
- Cooper E. L. 1953. Returns from plantings of legal-sized brook, brown and rainbow trout in the Pigeon River, Otsego County. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 82.
- Creutzberg F. 1959. Discrimination between ebb and flood tide by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. Nature, v. 184, № 4703.
- Cushing D. H., F. R. H. Jones. 1966. Sea trials with modulation sector scanning sonar. J. Conseil. Perman. Intern. explor. mer., v. 30, № 3.
- Dahl Fr. 1903. Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Tieren. Gesellsch. Naturforscherfr. zu Berlin, Jahrg. 5.
- Dijkgraaf S. 1933. Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Ztg. vergl. Physiol., Bd. 20, H. 1.
- Donaldson R., G. H. Allen. 1958. Return of silver salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) to point of release. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 87.
- Draffin J. O. 1939. The story of man's quest for water. Champaign, Illinois.
- Elton C. S., R. Miller. 1954. The ecological survey of animal communities with a practical system of classifying habitats by structural characters. J. Ecol., v. 42, № 2.
- Eschemeyer P. H., W. R. Crowe. 1955. The movement and recovery of tagged walleyes in Michigan, 1929—53. Misc. Publ. Inst. Fish. Res. Mish., v. 3.
- Fager E. W. 1963. Communities of organisms, in Hill M. N., Ed., The Sea, v. 2. Interscience, № 4.
- Fagerlund U. H. M., J. R. McBride, M. Smith and N. Tomlinson. 1963. Olfactory perception in migrating salmon. III. Stimulants for adult sockeye

- salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) in home stream waters. J. Fish. Res. Board Can., v. 20.
- Frisch K. 1941. Die Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Fische. Naturwissenschaften, Bd. 29.
- Frisch K. 1949. Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia, v. 4.
- Frisch K. 1950a. Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen. Experientia, v. 6.
- Frisch K. 1950b. Bees: their vision, chemical senses, and language. Cornell. Ithaca—N. Y.
- Frost W. E. 1963. The homing of charr *Salvelinus willughbii* Günther in Windermere. Animal Behav., v. 11.
- Gerking S. D. 1953. Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes. Ecology, v. 34, № 2.
- Gerking S. D. 1959. The restricted movement of fish populations. Biol. Rev, v. 34, № 2.
- Gregor J., P. Watson. 1961. Ecotypic differentiation: observations and reflections. J. Evolution, v. 15, № 2.
- Griffin D. R. 1955. Bird navigation. In: Recent studies in avian biology. Urbana.
- Griffin D. R. 1964. Bird Migration. Anchor Books (Sci. Study Ser.). N. Y.
- Gunning G. E. 1959. The sensory basis for homing in the longear sunfish, *Lepomis megalotis megalotis* (Rafinesque) Invest. Indiana Lakes and Streams, v. 5.
- Gunning G. E. 1965. Behavioral Analysis of the Movement of Tagged Longear Sunfish. Progr. Fish.-Cult., v. 27, № 4.
- Haberman H. 1961. Kalade märgirtumisest vortsjarvel. Eesti loodus, № 3.
- Halme E. 1958. Gäddmärkningar utförda av Timmerö Shjunfiskeklubb. Svensk fisk. tidskr., v. 67, № 3.
- Hara T. J., K. Ueda, A. Gordan. 1965. Electroencephalographic studies of homing salmon. Science, v. 149, № 3686.
- Hartman W. L., R. F. Raleigh. 1964. Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk lakes, Alaska. J. Fish. Res. Board Can., v. 21.
- Hasler A. D. 1954. Odour perception and orientation in fishes J. Fish. Res. Board Can., v. 11.
- Hasler A. D. 1956a. Perception of pathways by fishes in migration. Quart. Rev. Biol., v. 31.
- Hasler A. D. 1956b. Influence of environment reference points on learned orientation in fish (*Phoxinus*). Ztg. vergl. Physiol., Bd. 38. H. 4.
- Hasler A. D. 1957. Olfactory and gustatory senses of fishes. In: The Physiology of Fishes, v. 11. N. Y.
- Hasler A. D. 1960. Guideposts of migrating fishes. Ergebnis. Biol., v. 22.
- Hasler A. D. 1966. Underwater guideposts. Homing of salmon. Madison, Milwaukee, London.
- Hasler A. D. and H. F. Henderson. 1963. Instrumentation problems in the study of homing in fish. In: Bio-Telemetry, Oxford—London—New York—Paris.
- Hasler A. D., R. M. Horrall, W. J. Wisby and W. Braemer. 1958. Sun orientation and homing in fishes. Limnol. Oceanogr., v. 3, № 4.
- Hasler A. D., H. O. Schwassmann. 1960. Sun orientation of fish at different latitudes. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., v. 25.
- Hasler A. D., W. J. Wisby. 1950. Use of fish for the olfactory assay of pollutants (phenols) in water. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 79.
- Hasler A. D., W. J. Wisby. 1951. Discrimination of stream odours by fishes and relation to parent stream behavior. Amer. Nat., v. 85, № 823.
- Hasler A. D. and W. J. Wisby. 1958. The return of displaced largemouth bass and green sunfish to a «home» area. Ecology, v. 39, № 2.
- Hayne D. W. 1949. Calculation of size of home range. J. Mammal, v. 30, № 1.
- Heath I. P. 1960. Penetration of fresh water through two oceanic stream bars. Ecology, v. 41, № 2.
- Heincke F. 1898. Naturgeschichte des Herings. Abt. Deutsch. Seefisch, Bd. 2, № 1.
- Henderson H. F. 1963. Orientation in pelagic fishes. I. Optical problems. II. Sonic tracking. Ph. D. Thesis, Univ. Wis., Ann Arbor, Mich.
- Henderson H. F., A. D. Hasler, G. G. Chipman. 1966. An ultrasonic transmitter for use in studies of movements of fishes, Trans. Amer. Fish. Soc., v. 95.
- Hesse R. 1924. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- Hoar W. S. 1953. Control and timing of fish migration. Biol. Rev., v. 28, № 4.
- Hoar W. S. 1954. The behavior of juvenile Pacific salmon with particular reference to the sockeye (*Oncorhynchus nerka* Balb.). J. Fish. Res. Board Can., v. 11.
- Hoar W. S. 1958. The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Board Can., v. 15.
- Holst E. 1950. Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol., Bd. 32.

- H o r r a l l R. M. 1961. A comparative study of two spawning populations of the White Bass, *Roccus chrysops* (Rafinesque), in Lake Mendota, Wisconsin, with special reference to homing behavior. Ph. D. Thesis, Univ. Wis.
- I e o g l e y H. L. 1951. A preliminary study of a physical basis of bird navigation. Part II. J. Appl. Phys., v. 22.
- J o h a n n s e n W. 1913. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2 Aufl. Jena.
- J o h n s o n J. H. 1960. Sonic tracking of adult salmon at Bonneville Dam, 1957. Fishery Bull., 176, US Fish and Wildlife Service, v. 60.
- J o h n s o n W. and C. G r o o t. 1963. Observations on the migration of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Balb.) through a large, complex lake system. J. Fish. Res. Board Can., v. 20.
- J o n e s H. F. R. 1968. Fish migration. London.
- K e e l e y s i d e M. H. A., F. T. J a m a m o t o. 1962. Territorial behaviour of juvenile atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Anim. Behav., v. 10.
- K l e e r e k o p e r H. E. and E. C. C h a g n o n. 1954. Hearing in fish, with special reference to *Stemotilus atromaculatus atromaculatus* (Mitchill). J. Fish. Res. Board Can., v. 11.
- K l e e r e k o p e r H. E., K. S i b a k i n. 1957. An investigation of the electrical «Spike» potentials produced by the Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*) in the water surrounding the head region. J. Fish. Res. Board Can., v. 14.
- K r a m e r G. 1950. Orientierte Zugaktivität gekäfigter Singvögel. Naturwissenschaften, Bd. 37.
- K r a m e r G. 1952. Experiments on bird orientation. Naturwissenschaften, Bd. 94.
- K u r o k i T. 1965. A new method of analyzing space conditions for salmon fish-shools. Bull. Fac. Fisheries, Hokkaido University, v. 16, № 1.
- L a r i m o r e R. W. 1952. Home pools and homing behaviour of smallmouth black bass in Jordan Creek. Biol. Notes Urbana, № 28.
- L e i b o w i t z H. W. 1965. Visual Perception. N. Y.
- L i b o s v a r s k y J. 1966. On the stability and population of chub *Leuciscus cephalus* L. in a stream section. Zool. Listy, v. 15, № 2.
- L i n d r o t h A. 1963. Salmon conservation in Sweden. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 92.
- L i s s m a n n H. W. 1963. Electric-location by fishes. Sci. Amer., v. 208, № 3.
- L o u s l e y J. E. 1950. Wild flowers of Chalk and Limestone. London.
- L y o n E. P. 1904. On rheotropism. I. Rheotropism in fishes. Amer. J. Physiol., v. 12.
- M a c a n T. T. 1963. Freshwater Ecology. London.
- M a c A r t h u r R. H., J. W. M a c A r t h u r. 1961. On bird species diversity. Ecology, v. 42, № 4.
- M a c f a d y e n A. 1963. Animal ecology. London.
- M a n n H. 1964. Über das Rückkehrvermögen verpflanzter Fluss-Aale. Arch. Fischereiwiss., Bd. 15, H. 3.
- M a n z e r J. I. 1956. Distribution and movement of young Pacific salmon during early ocean residence. Fish. Res. Board Can., Pacific Coast Sta., Prog. Rept., № 106.
- M a r g a l e f R. 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Perspectives in Marine Biology.
- M a t t h e w s G. V. T. 1955. Bird Navigation. Cambridge.
- M a y r E. 1947. Ecological factors in speciation. Evolution, v. 1.
- M c C l e a v e J. D. 1964. Movement and population of the mottled sculpin (*Cottus bairdi* Cyirard) in a small Montana stream. Copeia, № 3.
- M c C l e a v e J. D. 1967. Homing and orientation of cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone Lake, with special reference to olfaction and vision. J. Fish. Res. Board Can., v. 24.
- M c J n e r n e y J. E. 1964. Salinity preference: an orientation mechanism in salmon migration. J. Fish. Res. Board Can., v. 21.
- M e e k A. 1916. The migrations of fish. London.
- M i l l e r K. 1963. Neue Methoden der Fischmarkierung. Umschau, H. 14.
- M i l l e r R. B. 1954. Movements of cutthroat trout after different periods of retention upstream and downstream from their homes, J. Fish. Res. Board Can., v. 20.
- M ö b i u s K. 1877. Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin.
- M ü l l e r W. 1960. Beiträge zur Biologie der Quappe (*Lota lota* L.) nach Untersuchungen in den Gewässern zwischen Elbe und Oder. Ztg. Fischerei, Bd. 9, № 1—2.
- N e a v e F. 1955. Notes on the seaward migration of pink and chum salmon. J. Fish. Res. Board Can., v. 12.
- N e a v e F. 1964. Ocean migrations of Pacific Salmon. J. Fish. Res. Board Can., v. 21.
- N e u r a t h H. 1949. Über die Leistung des Geruchssinnes bei Ellritzen. Ztg. vergl. Physiol., Bd. 31, H. 5.
- N e w m a n M. A. 1956. Social behavior and interspecific competition in two trout species. Physiol. Zool., v. 29.
- N i c e M. M. 1941. The role of territory in bird life. Amer. Midl. Nat., v. 26.
- N o r d q u i s t O. 1914. Bidrag till Kannedomen om vara sottvat fiskars larvstadier. Ark. Zool., Bd. 9, № 4.



- Novotnev A. J. and G. F. Esterberg. 1962. A 132-kilocycle sonic of fish tag. Prog. Fish-Cult., v. 24, № 3.
- Pardi L., F. Papi. 1952. Die Sonne als Kompass bei *Talitrus saltator* (Montagu) *Amphipoda—Crustacea*. Naturwissenschaften, Bd. 39.
- Parker R. A., A. D. Hasler. 1959. Movements of some displaced centrachids. Copeia, № 1.
- Pittman U. J. 1962. Growth Reaction and Magnetotropism in Roots of Winter Wheat. Can. J. Plant Sci., v. 42.
- Poddubny A. G. 1967. Sonic tags and floats as a means of studying fish response to natural environmental changes and to fishing gear. Ann. FAO. Conference on fish behavior. Bergen.
- Preston F. W. 1962. The Canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, v. 43, № 3.
- Reynoldson T. B. 1958. The quantitative ecology of lake dwelling triclads in Northern Britain. Oikos, v. 9.
- Ricker W. E., A. Robertson. 1935. Observations on the behaviour of adult sockeye salmon during the spawning migration. Canad. Field-Naturalist, v. 49, № 1.
- Ristic M. 1959. Praienje migracije ekonomski varnih vrsta Ziba u Dunavu i njegovim pritocima. Prethodno Saznjenje Ribar. jugosl., v. 14, № 2.
- Rodeheffer I. A. 1941. The movement of marked fish in Douglas Lake, Michigan. Papers Michigan Acad. Sci., Arts and Letters, v. 26.
- Rodeheffer I. A. 1945. Fish populations in and around brush shelters of different sizes placed at varying depths and distances apart in Douglas Lake, Michigan. Pap. Mich. Acad. Sci., v. 30.
- Roule L. 1929. Les poissons et le monde vivant des eaux, t. III, Voyages et migrations. Paris.
- Saunders R. L., I. H. Gee. 1964. Movements of young Atlantic salmon in a small stream. J. Fish. Res. Board Can., v. 21.
- Schäffer E. 1919. Der Aal auf dem Lande. Schweiz. Fisch-Ztg., Bd. 27.
- Schäperclaus W. 1933. Lehrbuch der Teich-wirtschaft. Berlin.
- Scheuring L. 1929. Die Wanderungen der Fische. I. Ergeb. der Biol., Bd. 5.
- Scheuring L. 1930. Die Wanderungen der Fische. II. Ergeb. der Biol., Bd. 6.
- Schmidt J. 1930. Racial investigations. X. C. Trav. Lab. Carlberg., v. 18.
- Schuck H. 1943. Survival population density, growth and movement of the wild brown trout in Crystal Creek. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 73.
- Schwassmann H. O., W. Braemer. 1961. The effect of experimentally changed photoperiod on the sun-orientation rhythm of fish. Physiol. Zool., v. 34.
- Schwassmann H. O., A. D. Hasler. 1964. The role of the sun's altitude in sun orientation of fish. Physiol. Zool., v. 37.
- Shaw E. 1967. Some new thoughts on the schooling of fishes, FAO conference on fish behaviour in relation to fishing techniques and tactics. Bergen, Norway.
- Shetter D. S. 1937. Migration, growth rate, and population density of brook trout in the north branch of the Au Sable, Michigan. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 66.
- Shoenaker H. H. 1952. Fish home areas in lake Myosotis, New York. Copeia, № 1.
- Sømme S. 1941. On the high age of smolts at migration in northern Norway. Skr. Norske vidensk.-akad. Oslo. I kl., № 16.
- Stefanich F. 1952. The population and movement of fish in Prickley Pear Creek. Montana. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 81.
- Stetter H. 1929. Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische, besonders von *Phoxinus laevis* L. und *Amiurus nebulosus* Raf. Ztg. vergl. Physiol., Bd. 9.
- Stevenson J. C. 1955. The movement of herring in British Columbia waters as determined by tagging with a description of taggings and tag recovery methods. Rapp. et proces-verbaux réunions, Conseil perman. intern. explor. mer, v. 140, № 2.
- Stott B. 1961. Movement of coarse fish in rivers. Nature, v. 190, № 4777.
- Stott B., Y. W. V. Elsdon, J. A. A. Johnston. 1963. Homing behaviour in gudgeon (*Gobio gobio* L.). Animal. Behav., v. 11.
- Stoudt J. H. 1939. A study of the migration of the walleyed pike (*Stizostedion vitreum*) in waters of the Chippeway National Forest Minnesota. Trans. Amer. Fish. Soc., v. 68.
- Stuart T. A. 1957. The migrations and homing behaviour of brown trout. Bull. Freshwater Salmon Fish. Res., № 18, Edinburgh.
- Stuart T. A. 1962. The leaping behavior of salmon and trout at falls and obstructions. Bull. Freshwater Salmon Fish. Res., № 28, Edinburgh.
- Teichmann H. 1957. Das Riechvermögen des Aales (*Anguilla anguilla* L.). Naturwissenschaften, Bd. 44.
- Tester A. L. 1934. Population of herring (*Clupea pallasii*). J. Biol. Board Can., v. 3, № 2.

- Thomas N. O., G. E. Harbek. 1956. Reservoirs in the United States. Geol. Surv. water-supply paper, 1360-A. Washington.
- Tölke F. 1956. Talsperren und Stauanlagen im Völkerleben. Universitas, H. 12, Stuttgart.
- Trefethen P. S., I. W. Dubley and M. R. Smith. 1957. Ultrasonic tracer follows tagged fish. Electronics, v. 30, № 4.
- Vallin S. 1942. Torksfamiljen, Dedidae: in Andersson, Fiscar och Fiske i Norden. Stockholm.
- Vibert R., G. Lagler. 1961. Reches Continentales. (Biologie et aménagement). Dunod. Paris.
- Walker T. I., A. D. Hasler. 1949. Detection and discrimination of odors of aquatic plants by the bluntnose minnow (*Hydorhynchus notatus* Raf). Physiol. Zool., v. 22.
- Wilkońska H. 1967. Wedrowka tarlowa płoci (*Rutilus rutilus* L) w jerriorze swiardwy. Roczniki nauk polniczych, v. 90, Seria H.
- Williams G. C. 1957. Homing behavior of California roskey shore fishes. Univ. Calif. Publ., Zool., v. 59, № 7.
- Wisby W. J., A. D. Hasler. 1954. The effects of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*). J. Fish. Res. Board Can., v. 11.
- Wundsch H. H. 1949. Grundlagen der Fischwirtschaft in den Grosstaubecken. Abh. Fischerei Lieferung, 1.
- Zrazomska H., N. Korzyner. 1958. Zroznicowanie miejssa i czasu tarlo szczupaka. Gospod. ryhna, t. 10, № 5.

ECOLOGICAL TOPOGRAPHY OF POPULATIONS OF FISHES IN RESERVOIRS.  
PODDUBNYI A. G. 1971.

The results of many—year long investigations on territorially isolated groups of fishes of various rank and biological importance are generalized. Interpopulation structure of main species of fishes inhabiting reservoirs of plains are considered. A comparative material on natural water bodies (lakes and rivers) is given. There described new methods of investigation of natural behaviour of fishes (remote telemetric observations, ecological polygons) and the results of their application for the investigation of actual path of fishes, the speed of movement, the rhythmic of motor activity and of the systems orientation and navigation are given. The conception of types of fish habitats is discussed in details and a new method of investigation of the areals of pelagic animals (plankton and fishes) is described. A generalized classification of structural elements of specific population is given, the systems of interrelations between them within a population and with populations of other species are determined. An expanded material characterizing main laws governing formation, distribution, migrations and local dislocations) is brought into light. Aspects of practical application of the results of the investigations for the advantages of various branches of Peoples economy are determined.

	Стр.
Предисловие . . . . .	3
<i>Р а з д е л I. ВОДОХРАНИЛИЩА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ . . . . .</i>	6
<i>Глава 1. Динамика факторов среды . . . . .</i>	13
Уровень . . . . .	13
Течения . . . . .	20
Термика . . . . .	23
Химизм . . . . .	31
Грунты . . . . .	33
<i>Глава 2. Размещение сообществ растений и животных . . . . .</i>	40
Участок . . . . .	45
Ярус . . . . .	45
Стадия . . . . .	46
Биотоп . . . . .	65
<i>Глава 3. Условия размножения и питания рыб . . . . .</i>	75
Обеспеченность нерестилищами . . . . .	76
Температурные условия нереста . . . . .	80
Нерест и выживание потомства . . . . .	82
Условия питания и рост . . . . .	84
<i>Р а з д е л II. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ РЫБ . . . . .</i>	100
<i>Глава 4. Распределение рыб . . . . .</i>	101
Головное водохранилище каскада . . . . .	101
Водохранилища озерного типа . . . . .	104
Водохранилища руслового типа . . . . .	136
<i>Глава 5. Миграционные циклы . . . . .</i>	141
Миграции придонных рыб (лещ) . . . . .	143
Миграции пелагических рыб (синец) . . . . .	159
Миграции хищников (судак) . . . . .	160
<i>Глава 6. Фактический путь и ритмы двигательной активности рыб . . . . .</i>	163
Перемещения волжского осетра к местам зимовки и нереста . . . . .	164
Трассы и скорость движения осетра в реке и в водохранилище . . . . .	169
Двигательная активность осетра и ее факторы . . . . .	197
Перемещения семги к местам нереста . . . . .	208
Трассы и скорость движения семги в заливе моря, в реке и водохранилище . . . . .	208
Двигательная активность семги . . . . .	215
	309

	Стр.
Перемещения туводных рыб на местах нагула и зимовки . . . . .	218
Массовые перемещения рыб на экологических полигонах . . . . .	219
Фактический путь и ритмы активности контрольных рыб . . . . .	234
<i>Глава 7. Ориентация рыб . . . . .</i>	243
Гипотезы химической, зрительной и электромагнитной ориентации	244
Системы ориентации исследованных видов рыб . . . . .	255
<i>Глава 8. Территориальные группировки рыб . . . . .</i>	260
Чувство дома и устойчивость ареала . . . . .	260
Типы территориальных группировок рыб и закономерности их форми- рования . . . . .	266
З а к л ю ч е н и е . . . . .	279
Литература . . . . .	284

	Page
<b>Introduction . . . . .</b>	<b>3</b>
<b>Section I. RESERVOIR AS A HABITAT OF FISHES . . . . .</b>	<b>6</b>
<i>Chapter 1. Dynamics of environmental factors . . . . .</i>	<i>13</i>
Level . . . . .	13
Currents . . . . .	20
Thermics . . . . .	23
Chemism . . . . .	31
Grounds . . . . .	33
<i>Chapter 2. Distribution of plant and animal communities . . . . .</i>	<i>40</i>
Place . . . . .	45
Tier . . . . .	45
Station . . . . .	46
Biotop . . . . .	65
<i>Chapter 3. Conditions of reproduction and feeding of fishes . . . . .</i>	<i>75</i>
Providing with spawning grounds . . . . .	76
Temperature conditions of spawning . . . . .	80
Spawning and survival of posterity . . . . .	82
Conditions of feeding and growth . . . . .	84
<b>Section II. DISTRIBUTION AND MIGRATION OF FISHES . . . . .</b>	<b>100</b>
<i>Chapter 4. Distribution of fishes . . . . .</i>	<i>101</i>
Head reservoir of cascade . . . . .	101
Reservoirs of lake type . . . . .	104
Reservoirs of river type . . . . .	136
<i>Chapter 5. Migratory cycles . . . . .</i>	<i>141</i>
Migration of bottom fishes (bream) . . . . .	143
Migration of pelagic fishes (сиган) . . . . .	159
Migration of carnivorous fishes (zander) . . . . .	160
<i>Chapter 6. Actual way and rhythms of motor activity of fishes . . . . .</i>	<i>163</i>
Travel of volga sturgeon to places of wintering and spawning . . . . .	164
Paths and speed of travelling of sturgeon in river and in reservoir . . . . .	169
Motor activity of sturgeon and its factors . . . . .	197
Travel of salmon to places on spawning . . . . .	208
Paths and speed of travelling of salmon in sea bay, river and reservoir . . . . .	208
Motor activity of salmon . . . . .	215
Dislocations of foreign fishes on places of feeding and wintering . . . . .	218
Mass dislocations of fishes of ecological polygons . . . . .	219
Actual way and rhythms of activity of control fishes . . . . .	234
	311

	Page
<i>Chapter 7. Orientation of fishes . . . . .</i>	243
Hypotheses of chemical, visual and electromagnetic orientation . . . . .	244
Systems of orientation of investigated fishes . . . . .	255
<i>Chapter 8. Territorial groupings of fishes . . . . .</i>	260
Home feeling and stability of areal . . . . .	260
Types of territorial groupings of fishes and laws governing their formation	266
<b>C o n c l u s i o n . . . . .</b>	279
<b>R e f e r e n c e s . . . . .</b>	284

**Артур Георгиевич Поддубный**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОПОГРАФИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ  
В ВОДОХРАНИЛИЩАХ**

*Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. М. Маковская  
Художник Д. С. Данилов  
Технический редактор Г. А. Смирнова  
Корректоры Г. А. Александрова, Е. В. Шестакова

Сдано в набор 6/XI 1970 г. Подписано к печати 8/II 1971 г. Формат бумаги 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. л. 9<sup>3</sup>/<sub>4</sub>. Печ. л. 19<sup>1</sup>/<sub>2</sub>=27.30 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 26.92. Изд. № 4225. Тип. зак. 1303. М-27039. Тираж 1300. Бумага № 2. Цена 3 р. 09 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука». Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12