

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Т Р У Д Ы
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ
« Б О Р О К »

3

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
1958

06
11-71

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВОДОХРАНИЛИЩ

Т Р У Д Ы
БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ
« Б О Р О К »
И М Е Н И Н . А . М О Р О З О В А

ВЫПУСК
3

29576 1522-71
Д. М. Морозов
1958
11-71



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва 1958 Ленинград

Ответственный редактор
доктор биологических наук
В. С. Кузин

ОТ РЕДАКЦИИ

В сентябре 1956 г. Научно-исследовательская биологическая станция «Борок» имени Н. А. Морозова постановлением Президиума АН СССР была реорганизована в Институт биологии водохранилищ. Печатаемые в настоящем выпуске работы были выполнены до этой реорганизации. Поэтому выпуск и издается под заглавием «Труды биологической станции „Борок“ имени Н. А. Морозова». Продолжением этой серии с сохранением нумерации явятся «Труды Института биологии водохранилищ».

Так как биологическая станция «Борок» в течение ряда лет занималась изучением Рыбинского водохранилища и в настоящем выпуске большинство статей посвящено данному вопросу, то редакция решила научным статьям предпослать схематическую карту водохранилища.

ПОЯСНЕНИЕ К КАРТЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рыбинское водохранилище может быть расчленено на пять плёсов: Волжский, Моложский, Шекснинский, Центральный (Главный) и Южно-Шекснинский. Первые три плёса начинаются с спадающих в водохранилище рек и, постепенно расширяясь, переходят в Центральный плёс. Границы между ними и Центральным плёсом определяются чисто «морфометрически» и потому условны, однако для удобства должны быть точно определены. Граница Моложского плёса проходит по линии Центральный мыс—Брейтово, граница Шекснинского — по линии Центральный мыс—Гаютино, граница Волжского — по линии о. Святой—Рожновский мыс. Южно-Шекснинский плёс занимает особое положение по своему гидрологическому режиму, представляя как бы выводной проток из водохранилища, поэтому не может быть присоединен к Центральному плёсу и, несмотря на свои малые размеры, должен быть отграничен от него как особая часть водоема по линии Рожновский мыс—Милюшино.

У места впадения в водохранилище рек находятся особые предустьевые районы, отличающиеся от остального водохранилища по гидрологическим и биологическим признакам (серые илы, богатый бентос, особенности в динамике численности зоопланктона). В Шекснинском, Моложском и Волжском плёсах эти предустьевые или верхние участки занимают их верхние, суженные части и лежат в следующих границах: Моложский — между с. Харламовское и Первомайскими островами (цепь Первомайских и лежащих к северу от них островов ограничивает с востока этот участок от открытых частей Моложского плёса); Шекснинский — между местом слияния рр. Шексны и Суды до района между с. Васильевское и бывш. с. Ольхово; Волжский — между с. Глебово и районом между с. Легково и о. Святым.

Выше предустьевых районов расположены участки, находящиеся в состоянии более или менее значительного подпора, но сохранившие постоянную проточность и форму речного русла (их можно назвать речными участками соответствующих плёсов). Для Волжского плёса названия «предустьевой» и «речной» участки, конечно, условны, так как отрезок Волги между Рыбинским и Угличским водохранилищами, сбрасывающий воды последнего, потерял гидрологические особенности реки.

Берега водохранилища даны при проекте заполнения его, т. е. при отметке уровня 102 м.

На карте обозначена линией двухметровая изобата, соответствующая береговой линии водохранилища при отметке уровня 100 м. Эта изобата ограничивает собственно прибрежную зону, сильно отличающуюся от расположенных глубже областей тем, что только на глубинах не более 2 м, в защищенных от волнений районах, развиваются заросли пышней водной растительности. Эта же зона является и собственно осушной, так как при нормальном ходе уровня только она подвергается осыханию.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской

К ВОПРОСУ О ПРОДУКТИВНОСТИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В результате исследований, проводившихся биологической станцией «Борок» в Рыбинском водохранилище в течение последних 3—4 лет, накопились большие материалы по его гидролого-гидрохимическому режиму, а также по численности, распределению и динамике бактерий, фито- и зоопланктона, бентоса и рыб. Значительная часть этих материалов была опубликована во 2-м выпуске «Трудов» станции и публикуется в настоящем в виде отдельных статей по различным темам. Большинство этих статей в той или иной мере связано с одним крупным и важным вопросом — вопросом о биологической продуктивности Рыбинского водохранилища. Разработка этого вопроса еще не закончена, и относящиеся к нему исследования продолжают. Однако уже теперь нам представляется возможным сопоставить накопившиеся материалы и сделать из них хотя бы предварительные выводы.

Таким образом, настоящая статья является первой попыткой сопоставления материалов по вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища. Мы надеемся, что она поможет уточнить направления, по которым следует вести дальнейшие исследования.

Одной из причин, побуждающей нас публиковать ее в таком предварительном виде, является установленная исследованиями станции низкая биологическая продуктивность этого крупнейшего в мире водохранилища и вытекающая отсюда настоятельная потребность выяснять причины этого обстоятельства и возможности их устранения.

В самом деле, рыбопродукция Рыбинского водохранилища по сравнению с другими внутренними водоемами средней полосы Союза ССР очень невысока. Обычно применяющийся показатель рыбопродукции — улов рыб, отнесенный к единице площади водоема, за первое десятилетие существования водохранилища выражается в цифре не более 7 кг/га при расчете на площадь водохранилища при заполнении до проектного уровня (Васильев, 1955а). За последующие пять лет (1951—1955 гг.) по более точным сведениям, сообщенным Л. И. Васильевым, улов рыб при расчете на среднюю площадь водохранилища за вегетационный период (май—октябрь) колеблется в разные годы между 5.16 и 11.86 кг/га, составляя в среднем 8.29 кг/га.

Между тем рыбопродукция большинства озер средней полосы Союза ССР измеряется цифрами порядка 20—40 кг/га, и примерно такая же или большая величина рыбопродукции предполагалась для Рыбинского и других водохранилищ.

Конечно, уловы не могут дать правильную оценку рыбопродукции не только вследствие неполноты статистических сведений, но и потому, что зависят от промысла, который в Рыбинском водохранилище, возможно, недостаточно использует запасы рыб. Так, например, центральные части водохранилища облавливаются до сих пор очень слабо. Но исследования биологической станции «Борок» за последние три года дали много материалов, доказывающих, что дело не только в характере промысла.

Основная масса рыб локализуется в предустьевых участках, выпадающих в водохранилище рек, отчасти в прибрежной полосе. Особенно хорошо это выражено у леща и других бентофагов и в значительной степени относится и к судаку, как видно по данным тралирований, производившихся по всему водоему биостанцией «Борок» в 1953—1954 гг. (Васильев, 1954).

Только некоторые рыбы, живущие в толще воды и питающиеся планктоном, как синец, снеток, распространены по всему водохранилищу (Васильев, 1955б); аналогичное широкое распространение по водоему имеет и полифag чехонь (Поддубный, 1958).

Такое распределение рыб в значительной мере связано с их питанием.

Для численности рыб в водоеме часто решающее значение имеют условия размножения, поскольку неблагоприятные условия нереста могут сделать невозможным икрометание или вызвать массовую гибель икры. Неблагоприятные условия питания рыб обычно прямо не вызывают понижения их численности, так как массовая гибель рыб от голодания происходит редко, но эти условия могут коренным образом повлиять на распределение рыб в водоеме, на темп роста, развития, созревания, а отсюда косвенным образом и на численность, и во всяком случае на рыбопродукцию, определяемую уловами.

Действительно, многие важные промысловые рыбы в Рыбинском водохранилище показывают низкий темп роста и очень замедленное созревание. Это особенно относится к лещу, который, как показал А. А. Остроумов (1955), отличается здесь исключительно замедленным ростом и созревает в основной массе только на 10—11-м году жизни. Пониженный темп роста в Рыбинском водохранилище имеют и другие бентофаги, а также судак, который, по данным В. В. Барсукова (1955), в последнее десятилетие растет здесь хуже, чем в других водоемах той же климатической зоны.

Можно считать несомненным, что условия питания для многих рыб в Рыбинском водохранилище неблагоприятны.

Наиболее хорошо это выяснено по отношению к лещу. У леща, как показала Т. С. Житенева (1958), основную роль в пище в период наиболее интенсивного питания играет детрит, пищевая ценность которого, конечно, гораздо ниже, чем беспозвоночных, и который является лишь вынужденным кормом. Так же следует рассуждать и наличие в пище леща растительных остатков и планктона, который обычно не потребляется взрослым лещом — типичным бентофагом.

Потребление планктона, очевидно, компенсирующее недостаток бентоса, было обнаружено также В. П. Луферовым (1954) и Л. Ф. Шеняковой (1956) по отношению к окуню. В открытых частях водохранилища молодь окуня продолжает питаться зоопланктоном вплоть до поздней осени, давно достигнув размеров, при которых обычно питается бентосом. Переход на донную и зарослевую фауну наблюдается у окуня лишь в заросшем прибрежье. Зоопланктоном частично питается и взрослый окунь.

Неформально и питание молоди судака. По данным Г. П. Романовой (1956), Ф. И. Вовка и М. И. Моисеева (1958), сеголетки судака в открытом водохранилище уже в июле распадаются на две группы — мелких и круп-

ных, из которых вплоть до осени преобладают мелкие, питающиеся планктоном и сильно отстающие в росте, в то время как небольшая группа крупных в значительной степени питается мелкими. Очевидно, после окончания периода планктонного питания, при отсутствии характерных для южных бассейнов высших ракообразных, основная масса молоди судака не может перейти на питание ракообразными, а также молодью рыб, которой в открытом водохранилище мало. Мальки судака длиной 70—75 мм (а частично, даже 80—100 мм), нормально уже чисто хищные, в Рыбинском водохранилище питаются исключительно планктоном. В результате уже годовики отстают в темпе роста по сравнению с годовиками из других водоемов. Только у рыб, отличающихся крайней пластичностью питания, как чехонь (потребляющая и планктон, и рыб, и падающих на воду наземных насекомых), или питающихся одним планктоном, как синец, снеток, темп роста не хуже, чем у рыб в других водоемах, и лучше, чем был у волжских рыб до образования водохранилища (Васильев, 1955а; Поддубный, 1958).

Гидробиологические исследования 1952—1955 гг., проведенные биологической станцией «Борок», совершенно ясно показали, что причиной вышеуказанного является недостаток донных кормовых объектов рыб.

Бентос в основном бассейне водохранилища чрезвычайно беден. По нашим данным (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б), в открытых частях водохранилища в 1952—1953 гг. бентос состоял из небольшого количества тензипедид, олигохет и мелких двусторчатых, живущих преимущественно на заиленных грунтах, где они дают 4—5 г/м² биомассы, но больше половины дна водоема, а именно 56% (по Курдину, 1957), до сих пор представляет плотные, пезаилепные бывшие почвы, на которых биомасса не достигает и 1 г/м². Основная масса бентоса локализуется в предустьевых участках рек, впадающих в водохранилище, где на серых илах живет более или менее полноценный биоценоз мотылей — унионид. В центральных частях водоема бентос везде, даже на илах, большей частью дает биомассу менее 1 г/м², а в некоторых местах и вовсе отсутствует. Для того чтобы оценить эти цифры, укажем, что в большинстве озер средних широт биомасса бентоса составляет в среднем несколько десятков грамм на 1 м².

Повторные исследования и съемки бентоса в весеннее, летне-осеннее и зимнее время в течение нескольких лет, отличающихся по своему режиму (1953—1955 гг.), как показала Т. Л. Поддубная (1958), полностью подтвердили эту картину. За все годы исследований средняя биомасса бентоса в открытых частях водохранилища колебалась в узких пределах — от 1.5 до 3 г, составляя в среднем 2.2 г/м².

Биомасса бентоса в предустьевых районах составляла в среднем 5—6 г/м², а на наиболее богатых серых илах — 7.8 г/м².¹

Данные других исследователей вполне согласуются с приведенными. По исследованиям Н. Ю. Соколовой (1955) и В. Ф. Фенюк (1954), в Моложском и Шекснинском плесах Рыбинского водохранилища в 1952—1953 гг. средняя биомасса бентоса составляла также несколько грамм на 1 м² (обычно между 1 и 4 г/м²).

Данные И. Ф. Овчинникова и А. Л. Ильинского (1952) и Ц. И. Иоффе (1954), относящиеся к несколько более раннему периоду, показывают,

¹ Все эти цифры даны без крупных моллюсков (унионид и вивипар), количественный учет которых крайне неточен и которые не используются рыбами, но если их включить, то получим немногим более высокие цифры: для открытого водохранилища всего 3.2 г/м², для устьевых участков около 15 г/м². Следует заметить, что из крупных устьевых районов Волжский заметно богаче бентосом, чем Моложский и Шекснинский.

что биомасса бентоса, бывшая сначала несколько более высокой, к 1948—1949 гг. понизилась уже почти до того уровня, на котором находится и до сих пор.

Приведенные цифры чрезвычайно низки по сравнению с другими водоемами и ставят Рыбинское водохранилище в один ряд с наиболее малопродуктивными («малокормными») олиготрофными или дистрофными озерами.

Зоопланктон водохранилища не так беден, однако тоже не может считаться богатым. По данным Э. Д. Мордухай-Болтовской (1955) и Е. Ф. Мануйловой (1954, 1956), зоопланктон дает в течение года два максимума — в начале лета (в июне) и в начале осени (в период от конца августа до октября), разделенные периодом довольно длительной депрессии. В 1953—1955 гг. средняя биомасса зоопланктона в периоды максимумов составляла от 0.4 до 0.9 г/м³. Только в 1952 г. была обнаружена более высокая биомасса в периоды максимумов, составлявшая 1—2.3 г/м³, но следует заметить, что тогда была обследована только часть (юго-западная) водохранилища, в которой могла быть местная концентрация зоопланктона.

Во время летней депрессии, продолжающейся в течение июля и августа, биомасса зоопланктона в среднем по водохранилищу составляет от 0.14 до 0.40 г/м³. Зимой (с ноября по апрель), как и в большинстве водоемов умеренных широт, зоопланктон в Рыбинском водохранилище очень беден и его биомасса в среднем составляет сотые доли грамма в 1 м³ (хотя в некоторых местах в районе бывших русел наблюдаются его скопления).

Приведенные величины для летнего зоопланктона пресных озерных водоемов умеренной зоны невысоки.¹ Есть данные, что и до 1952—1953 гг. (когда начались специальные исследования зоопланктона) в Рыбинском водохранилище количество зоопланктона измерялось цифрами того же порядка. Так, по Е. И. Киселевой (1954), в июле—сентябре 1948 г. средняя биомасса зоопланктона в водохранилище составляла 0.22—0.30 г/м³. По А. В. Монакову (1958), в предустьевом районе Волги средняя биомасса зоопланктона за период май—октябрь и течение семи лет, с 1948 по 1954 г., колебалась от 0.15 до 0.73 г/м³, составляя в среднем 0.42 г/м³.

В некоторые годы (1953 и 1955) биомасса зоопланктона во время депрессии составляла всего 0.14—0.34 г/м³. При такой величине биомассы зоопланктон едва ли может удовлетворить потребности в пище со стороны населяющих водохранилище рыб.

Правда, до сих пор, к сожалению, неизвестно, каково минимальное количество зоопланктона, при котором возможно нормальное питание рыб.

По отношению к молоди рыб есть лишь некоторые предварительные данные (Мордухай-Болтовской, 1954), по которым нормальное по интенсивности питание сеюгостков судака и леща возможно при биомассе зоопланктона не менее 0.3—0.5 г/м³.

¹ По-видимому, летний зоопланктон богаче и в других водохранилищах.

В Цимлянском водохранилище в 1953 и 1954 гг., по данным Н. А. Дзюбана (1958), биомасса зоопланктона в период июнь—август составляла в различных его плесах в среднем от 1.43 до 8.62 г/м³ (а в верховой части водохранилища еще больше — от 2.83 до 22.09 г/м³). Правда, значимость такого сравнения несколько понижается тем, что для получения этих цифр были использованы другие (менее точные) данные по среднему весу зоопланктонов, а также тем, что в эти годы Цимлянское водохранилище проходило начальный период формирования (2-й и 3-й годы существования).

Но и в давно существующих (более старых, чем Рыбинское) Иваньковском и Угличском водохранилищах, по данным Е. Ф. Мануйловой и Э. Д. Мордухай-Болтовской, в августе 1953—1955 гг. средняя биомасса зоопланктона была 0.65—1.43 г/м³ (в Рыбинском — 0.34 г/м³).

По данным Г. П. Романовой (1956), в 1953 г. интенсивность питания молоди (сеголетков) судака в Рыбинском водохранилище была ниже, чем в 1954 г., когда зоопланктон был богаче (средняя биомасса его с мая по октябрь в 1953 г. — 0.27 г/м^3 , в 1954 г. — 0.41 г/м^3). Среднее потребление зоопланктона одним экземпляром сеголетка судака в 1953 г. было вдвое меньше, и это, по мнению Г. П. Романовой, было причиной более низких приростов молоди судака в 1953 г. по сравнению с 1954 г., обнаруженных Ф. И. Вовком и М. И. Монсеевым (1958). Последние авторы указывают, что пониженные приросты и упитанность в 1953 г. наблюдались и у молоди леща, которая в Рыбинском водохранилище имеет вообще пониженный темп роста.

Темп роста молоди, конечно, может зависеть не только от питания, но и от других условий, в частности температурных. Но приведенные данные заставляют думать, что и планктона в Рыбинском водохранилище в период наиболее интенсивного откорма рыб в некоторые годы недостаточно. По-видимому, в среднем количество зоопланктона близко к минимальному, необходимому для нормального питания молоди рыб, но в некоторые годы оно опускается ниже этой грани.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище на 12—15-й год его существования фауна оказалась гораздо беднее, чем предполагалось по прогнозам, составленным рядом авторов по отношению к этому и другим волжским водохранилищам, как это было показано нами (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б) в другой статье.

Так обстоит дело с основным бассейном водохранилища, областью постоянного затопления, из этого нельзя сказать о прибрежной зоне.

При прогнозировании обычно предполагалось, что фауна прибрежной зоны, входящей в область временного затопления, должна быть резко обеднена под влиянием осушения и промерзания грунтов. Однако оказалось, что в период ее нахождения под водой прибрежная зона и особенно ее верхние горизонты, составляющие собственно осушную зону,¹ если только они не размываются прибоем до песчаных илжей, не только не беднее, но значительно богаче, чем водохранилище за пределами прибрежья. По данным Э. Д. и Ф. Л. Мордухай-Болтовских и Г. Я. Яновской (1958), в нормальные годы, при заполнении водохранилища до проектного уровня, в частности в 1953 г., в осушной зоне зоопланктон развивается в массе уже в конце мая и в течение лета за счет развития прибрежно-фитофильных рачков и дает средние биомассы $1\text{—}3 \text{ г/м}^3$, т. е. раз в 5 более высокие, чем в открытом водохранилище ($0.1\text{—}0.6 \text{ г/м}^3$); бентос, несмотря на полное уничтожение его в предшествующий маловодный год, уже через три недели после затопления богаче, чем в открытом водохранилище, а в среднем за все время, благодаря массовому развитию мотылей, дает биомассу 7.9 г/м^2 , а вместе с фитофильной фауной — 21.8 г/м^2 , т. е. в 10 раз больше, чем в открытом водохранилище. В прибрежной зоне создается обильная кормовая база для молоди рыб, размножающихся на мелководьях и находящихся хорошие условия для нереста среди остатков прошлогодней растительности. По составу и количеству (кладоцеры и фитофильные тендипедиды, $4\text{—}8 \text{ г/м}^3$) кормовая база в прибрежье Рыбинского водохранилища в такие годы достаточно хороша. Однако это относится только

¹ Область временного затопления подразделяется на верхнюю зону — собственно осушную, которая обнажается в конце лета и осенью и успевает высохнуть, и нижнюю, которая обнажается в течение зимы и не высыхает, а покрывается льдом и только в большей или меньшей степени промерзает.

к участкам зарастающего побережья, образующимся в многоводные годы в виде отдельных пятен в защищенных от прибой районов.

В малоподные годы, как 1954-й, когда заливаются нижние неосыхающие и незарастающие горизонты области временного затопления, фауна прибрежной зоны беднее. Зоопланктон развивается в массе позднее, в период временного максимума во всем водоеме, причем состоит преимущественно из тех же пелагических кладоцер (босмин и дафний), которые только в первой половине лета дают биомассу более высокую ($1.3-1.7 \text{ г/м}^3$), чем в открытом водохранилище (где в это время биомасса равна 0.9 г/м^3). То же относится к бентосу, который в маловодные годы хотя и богаче, чем в открытом водохранилище (средняя биомасса — 6.8 г/м^2), но значительно беднее, чем в многоводные, а фитофильная фауна почти не образуется. Поэтому кормовая база для молоди рыб беднее. Как показала Т. С. Житенева (1957), интенсивность питания молоди леща в маловодные годы чрезвычайно низка и гораздо ниже, чем в нормальные годы (хотя и в нормальные годы она невысока по сравнению с другими водоемами).

Причины описанных особенностей в распределении и динамике фауны в Рыбинском водохранилище сначала были непонятны, но в настоящее время для многих указанных выше фактов мы уже можем найти объяснение. Это удалось главным образом благодаря начатым уже в 1954 г. исследованиям биологии руководящих форм беспозвоночных.

Причины бедности бентоса, очевидно, заключаются в неблагоприятных условиях существования и питания беспозвоночных. Газовый режим водохранилища, как показали многочисленные наблюдения, в свободное ото льда время вполне благоприятен. Даже подо льдом, в конце зимы, образующиеся в водохранилище области с отсутствием кислорода занимают очень ограниченные участки, локализуясь в основном по бывшим руслам рек (Киреева, 1955). Предполагавшаяся ранее трудность заселения тендипедами центральных частей водоема в связи со слабой полетоспособностью комаров не может быть решающим фактором в связи с установленным недавно планктонным образом жизни молоди тендипед (Мордухай-Болтовской и Шилова, 1955; Шилова, 1958). Опыты А. И. Шиловой (1958) показывают, что личинки *Glyptotendipes* и *Tendipes* развиваются и растут хуже на торфянистых илах центральных частей водоема, лучше — на серых илах устьевых участков и лучше всего — на грунтах с растительным детритом (из сухой элодеи).

Это находит объяснение в бактериальном населении грунтов, так как бактерии, очевидно, являются основной пищей нехищных тендипед. По данным Ю. И. Сорокина (1958а), торфянистые илы и незаиленные почвы открытого водохранилища содержат в среднем $50-150$ млн клеток в 1 г сырого грунта, или $5-8 \text{ г}$ биомассы бактерий на 1 м^2 дна, что в десятки раз меньше, чем в серых илах устьевых участков ($1000-2500$ млн клеток в 1 г и $200-300 \text{ г}$ биомассы на 1 м^2), в которых количество бактерий приближается к обычному для озер средней продуктивности. Это объясняется тем, что, как мы и предполагали ранее (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б), торфянистые илы состоят главным образом из трудноусвояемых лигниногумусовых веществ, преобладающих в продуктах распада торфяников. Легко усвояемый, образующийся из планктона или из водной флоры детрит оседает в очень незначительном количестве.

В противоположность открытому водохранилищу на осушенной зоне наблюдается массовое развитие мотылей на плотных грунтах (почвах). Это явление, не соответствующее представлению о «пелофилии» мотылей,

объясняется, очевидно, обилием взвешенной пищи, обеспечивающей нормальное развитие мотыля, у которого фильтрационный способ питания является основным (Шилова, 1955). Мотыль развивается необязательно там, где есть ил, а там, где в воде много питательных взвесей, а именно детрита и развивающейся на нем бактериальной флоры.

Осушная зона богата фауной потому, что она богата растительностью, продуцирующей детрит и бактериальную флору. На нижних горизонтах области временного затопления фауна, в частности бентос, гораздо лучше сохраняется в течение зимы; промерзание грунтов мало отражается на фауне и в том числе на мотылях, прекрасно перезимовывающих в виде «пагона» (Иванова-Шапошников, 1952; Мордухай-Болтовская и др., 1958). Но это имеет значение только первое время после заливания, а в дальнейшем обилие фауны зависит от размножения беспозвоночных и условий развития, которые значительно лучше на заливаемой в многоводный год осушной зоне, покрытой растительностью. Это особенно выражено после маловодных лет, в которые уровень на 1—2 м не доходит до проектного (как это было до 1956 г. во все четные годы), и происходит «летование» осушной зоны, дающее на следующий год эффект, аналогичный летованию прудов. Именно это исходное «летование» всей местности, затопляемой водохранилищем, и является причиной массового развития фауны, весьма характерного для всех водохранилищ в первый год их существования.

Условия питания являются в конечном итоге и причиной недостаточного богатства зоопланктона. Наиболее важно здесь выяснить причину летней депрессии зоопланктона, когда его количество опускается до весьма низкого уровня.

Период депрессии совпадает с периодом наиболее интенсивного питания рыб. По мнению Г. П. Романовой (1956), наибольшее потребление зоопланктона молодь судака наблюдается в июле и августе, особенно в июле, и так как в это время идет усиленное питание и других рыб планктоном, высказывалось предположение, что одной из главных причин депрессии зоопланктона является выедание его рыбами.

Однако более вероятно, что депрессия наступает по другой причине. В 1954 г. резкое падение биомассы зоопланктона (более чем в 3 раза) наблюдалось уже к началу июля. По данным Е. Ф. Мануйловой (1958), в это время одна из двух руководящих форм зоопланктона — *Daphnia longispina hyalina* — переходит к образованию самцов и эфипиев, что естественно ведет к резкому уменьшению ее численности. Другая форма — *Bosmina coregoni longispina*, возможно, понижает темп размножения при наступающих в конце июня высоких температурах.

Но длительность депрессии, возможно, связана с «давлением» рыб и других животных, уничтожающих зоопланктон. Г. П. Романова (1956) указывает, что сеголетки судака выбирают крупных, размножающихся дафний, что, конечно, тормозит восстановление их популяции. Впрочем, на численность планктонных фильтраторов еще большее влияние, чем рыбы, могут оказывать хищные беспозвоночные — клadoцеры и циклопы. Количество *Leptodora* и *Bythotrephes*, темпы размножения которых ускоряются с повышением температуры, достигает максимума в июле и августе (Мордухай-Болтовская, 1955); в это время их численность в десятки тысяч раз больше, чем численность рыб. Вторичное повышение количества зоопланктона к осени может быть результатом того, что потребление зоопланктона ослабевает (уменьшается количество хищных клadoцер и молоди рыб, понижается интенсивность питания рыб), одновременно уси-

дивается темп размножения босмин с похолоданием и начинается массовый выход дафний из эфиппиев.

Переход к образованию эфиппиев у дафний в июне—июле вызван, по-видимому, ухудшением условий их питания в связи с резким падением количества бактерий. По данным М. И. Новожиловой (1958), в течение июня количество бактерий в толще воды по всему водохранилищу падает в 2—3 раза.

Вообще количество бактерий в толще воды (бактериопланктона) в Рыбинском водохранилище невысоко: в средних числах для периода май—октябрь оно составляет в открытом водохранилище около 0,5—1 млн клеток в 1 мл. В прибрежной полосе количество бактерий значительно выше, особенно в многоводные годы и осушной зоне защищенного побережья (в среднем 3—4 млн/мл). Но более существенно то, что в этих местах значительно выше интенсивность размножения бактерий: по данным М. И. Новожиловой (1958), продолжительность одной генерации бактерий составляет в прибрежных и устьевых районах 6—15 час., а в открытых частях — 20—40 час., в связи с чем и продукция бактерий в первом в несколько раз выше. Это вполне согласуется с более сильным развитием зоопланктона в прибрежной зоне.

При столь важной роли бактерии, как базы для развития беспозвоночных, можно было бы ожидать, что в многоводные годы в связи с поступлением в водохранилище масс растительного детрита с осушной зоны количество зоопланктона и частично бентоса (форм с кратким жизненным циклом) должно быть больше. Эффект от поступления масс пищи должен сказываться в этом же году, так как растительные остатки в водоемах, как установлено рядом исследователей, очень быстро распадаются и минерализуются.

Однако наблюдения не подтверждают этого. Количество бентоса в разные годы не связано с высотой уровня данного года, а количество зоопланктона показывает даже обратные соотношения. По данным А. В. Монакова (1958), за период с 1947 по 1954 г. в волжском предустьевом участке биомасса зоопланктона, как правило, была пониженной в многоводные годы и повышенной — в маловодные. То же наблюдалось и в открытом водохранилище за последние четыре года (1952—1955).

Создается впечатление разбавления зоопланктона или его кормовой базы в многоводные годы массами поступающих из рек полых вод. Действительно, в многоводном 1955 г. количество бактерий по всему водоему и даже в прибрежной зоне до половины мая было пониженным, даже низким (хотя в дальнейшем и стало более высоким) по сравнению с 1954 г.

По-видимому, запас пищи, образующиеся на заросшей осушной зоне, настолько незначительны для всего огромного водохранилища, что не влияют на его продуктивные возможности в целом. Эти запасы используются, вероятно, здесь же в защищенном побережье. Есть основания думать, что они используются даже в пределах собственно зоны зарослей, в основном занимающей верхние горизонты до глубины 1—1,5 м, так как уже на глубине около 1,5 м в многоводный год наблюдается обеднение и бентоса, и зоопланктона (Мордухай-Болтовская и др., 1958).

Действительно, площадь, занятая зарослями высшей растительности (преимущественно из земноводных видов, легко выносящих и затопление, и осушение: маляк, частуха, омежник, гречиха и т. д.), в Рыбинском водохранилище очень невелика. В маловодные годы она прямо ничтожна. По данным А. П. Белавеской (1958), она составляла в 1954 г. по всему

водоему не более 8—9 га. Но и в нормальные годы растительность не образует сплошного пояса и разбросана мелкими пятнами в защищенных от прибой и более или менее изолированных от открытого водоема участках. Относительная роль зарастающего прибрежья очень низка в связи с большой шириной водохранилища, доходящей до 55 км. Таким образом, конфигурация и, может быть, особенно протяжение береговой линии водоема должны иметь большое значение для его продуктивности.

Это объясняет, почему расположенные в той же климатической зоне (всего на 1—2° южнее) и в том же бассейне верхней Волги, но узкие и с изрезанной береговой линией водохранилища Угличское и Иваньковское, по данным Э. Д. Мордухай-Болтовской (1957) и В. Ф. Фенюк (1957), отличаются более богатым зоопланктоном (биомасса в июле—августе в среднем — 0.9—1.4 г/м³) и бентосом (биомасса в среднем — 9—10 г/м² а с крупными моллюсками — 20—30 г/м²). Между прочим, в этих водохранилищах, по данным А. А. Остроумова (1956), илец имеет более высокий темп роста и созревания, чем в Рыбинском.

Значительно ближе к Рыбинскому водохранилищу по бентосу стоит Белое озеро (басс. Шексны), в котором средняя биомасса бентоса, вместе с моллюсками, составляет 4—5 г/м² (Мордухай-Болтовской и Митропольской, 1957). Это озеро отличается исключительно простой конфигурацией берегов, образующих правильный овал, в связи с чем водная макрофлора развита в нем очень слабо. Однако грунты в Белом озере не имеют торфянистого характера, и его центральные части заселены не слабее периферических.

Организмы открытых частей Рыбинского водохранилища должны жить за счет других источников в отличие от организмов заросших прибрежных участков. Источником пищи для микрофлоры являются растворенные вещества, поступающие в водохранилище с водами речного стока и из грунтов и затопленных почв. Этих веществ вообще много, так как, по данным И. Ф. Овчинникова и А. И. Ильинского (1952) и А. С. Киреевой (1955), окисляемость воды в Рыбинском водохранилище высока (обычно 12—15 мг О₂/л), а биогенные соединения имеются в достаточном количестве и зимой, и в вегетационный период. На биогенных соединениях развиваются водоросли фитопланктона, который в Рыбинском водохранилище, по данным К. А. Гусевой (1955, 1958), довольно богат. Весной и во второй половине лета фитопланктон дает отчетливое цветение, и его биомасса составляет в среднем за отдельные месяцы по 5 г/м³ (на некоторых станциях до 10—11 г/м³). В прибрежной зоне фитопланктон еще богаче.

Исследования интенсивности фотосинтеза фитопланктона, проведенные с применением методики меченых атомов Ю. И. Сорокиным (1958 б), показали, что в Рыбинском водохранилище первичная продукция фитопланктона составляет в среднем за летний период около 900 г сырого веса на 1 м² поверхности водоема, что близко к продукции фитопланктона в эвтрофных озерах средней полосы.

Однако фитопланктон в Рыбинском водохранилище состоит главным образом из диатомовых, среди которых преобладают *Melosira italica* и *Asterionella*, и синезеленых, особенно *Aphanizomenon* (Гусева, 1955), которые дают около 80% всей годовой продукции. Эти водоросли почти не потребляются в пищу беспозвоночными, и, таким образом, сравнительно высокая продукция фитопланктона прямо не используется. Она может быть использована только через бактерий, потребляющих отмирающие водоросли, но с очень большими потерями. Ю. И. Сорокин (1958а)

полагает, что в связи с очень сильным перемешиванием воды в мелко-водном и подверженном сильным ветрам Рыбинском водохранилище почти весь отмирающий планктон уже в самой толще воды должен минерализоваться, не успевая осесть на дно и, таким образом, не обогащая грунты усвояемым органическим веществом.

Характерные для открытого водохранилища торфянистые илы очень богаты органическим веществом, состояющим, по данным В. П. Курдина (1957), 50—70%, но оно, как указывалось выше, состоит в основном из трудноусвояемых веществ. То же относится, по-видимому, к растворенным органическим веществам. В водоеме замечаются признаки дистрофирования и гумификации органических веществ, о чем свидетельствует и очень высокая цветность воды (обычно 70—100°). Это связано, несомненно, с тем, что значительную часть дна Рыбинского водохранилища занимают бывшие торфяные болота, широко распространенные также на его водосборной площади.

Таким образом, характер области затопления и притоков таков, что при обильном поступлении органических веществ они могут быть использованы бактеривальной флорой лишь в незначительной степени, а вследствие обширных размеров и ширины водохранилища образующихся в прибрежье легко усвояемых органических веществ оказывается крайне недостаточно.¹ Поэтому биологическая продуктивность Рыбинского водохранилища остается низкой.

Естественно, встает вопрос о том, каким образом повысить его продуктивность. В связи со всем изложенным вопрос о мероприятиях, необходимых для повышения продуктивности Рыбинского водохранилища, усложняется. Наиболее широко рекомендуемым методом повышения кормовой базы водохранилищ является акклиматизация в них новых кормовых беспозвоночных. Учитывая необходимость усиления кормовой базы рыб — бентофагов, особенно леща, а также молоди судака, можно рекомендовать поселить в Рыбинское водохранилище каспийских мизид (*Mesomysis kowalewskyi*), корофид и двустворчатого моллюска монодакту (*Monodactyla pentica*). Они могут увеличить разнообразие пищи и восполнить недостающее звено для молоди судака после окончания периода планктонного питания, а для бентофагов — в период падения биомассы бентоса после весеннего массового вылета тендипедид. Однако, как мы указывали ранее (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б), даже успешная акклиматизация этих форм едва ли даст значительное увеличение кормовой базы, так как массовое развитие их, как и ныне являющих в водохранилище форм, будет лимитироваться недостатком пищи.

Возможность изменения в лучшую сторону состава фитопланктона за счет вселения в водохранилище других водорослей, в частности протококковых, как это предлагает Ю. И. Сорокин (1958а), мало вероятна, так как при широкой способности к распространению водорослей они давно развились бы здесь в массах, если бы нашли в водохранилище благоприятные условия. Для протококковых же, по данным К. А. Гусевой, необходимы более высокие концентрации азота, чем те, которые наблюдаются в Рыбинском водохранилище.

¹ Вообще, по-видимому, «классический» ход процесса продуцирования через биоген и фотосинтезирующую микрофлору, обычный для морей, не свойствен мякотям, по крайней мере мелководным, внутренним водоемам. Во всяком случае, в лиманах и водоемах рыбхозов высокая продукция беспозвоночных (и питающихся ими рыб) осуществляется совершенно без участия фитопланктона, только за счет детрита, получающегося от распада высшей растительности (Мордухай-Болтовской, 1954).

В систе исследований последних лет ставится под сомнение и возможность повышения количества пищи для беспозвоночных путем регулирования урочия, которое представлялось нам ранее (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б) эффективным. Мы предполагали, что понижение урочия хотя бы на 1 м во второй половине лета (с июля) будет создавать возможность ежегодного зарастания осушенной зоны наземными травами, создающими большой запас детрита при затоплении весной следующего года. Но что даст это мероприятие, если даже более длительное и распространяющееся до горизонтов 1.5—2 м высыхание и зарастание в малоплодные годы не оказывает заметного влияния на фауну всего водохранилища в последующие многоводные годы? Конечно, такое регулирование урочия полезно, так как оно обеспечивает ежегодные благоприятные условия нереста рыб (Захарова, 1955), но одна ли сможет решить проблему питания беспозвоночных. Во всяком случае регулирование урочия не может дать значительного эффекта для всего водохранилища, хотя несомненно можно рассчитывать на повышение продуктивности прибрежной зоны. Предлагаемое некоторыми авторами заселение осушенной зоны бекманнией, водяным рисом и другими полными видами трав (Белавская, 1958) может улучшить положение в связи с образованием больших масс растительности, но только в том случае, если эти травы не будут выкашиваться на корм скоту.

Для радикального улучшения кормовой базы необходимо значительное улучшение условий питания беспозвоночных, возможное при резком возрастании количества бактериальной флоры. Последнее могло бы быть достигнуто в результате органического или минерального (через массовое развитие фитопланктона) удобрения. Однако масштаб этого мероприятия применительно к такому огромному водоему, как Рыбинское водохранилище, очень велик, и оно практически едва ли осуществимо.

Есть еще одна возможность увеличения рыбопродукции водохранилища — это подбор и вселение новых видов рыб, питающихся за счет тех элементов флоры и фауны, которые в настоящее время используются слабо, как например высшая растительность, планктонные водоросли и фауна обрастаний мертвых лесов. Последняя была наиболее перспективной в связи с ее богатством, но запасы этой фауны из года в год сокращаются вследствие разрушения мертвых лесов. Наконец, продукция тех видов рыб, которые испытывают недостаток кормов в первые месяцы жизни, как например судак, может быть повышена путем их разведения в рыбхозах, в которых для сеголетков могут быть искусственно созданы более благоприятные условия питания.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. В. 1955. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Рукопись.
 Белавская А. И. 1958. Изменение высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его урочия (1954—1955 гг.). См. настоящий выпуск.
 Васильев Л. И. 1954. Предварительные данные по распределению основных промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Рукопись.
 Васильев Л. И. 1955а. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
 Васильев Л. И. 1955б. О росте сига в Рыбинском водохранилище. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
 Вояк Ф. И. и М. И. Мосеев. 1958. Темп роста сеголетков леща и судака в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.

- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Гусева К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. См. настоящий выпуск.
- Дзюбан Н. А. 1958. Зоопланктон водохранилищ канала Волга-Дон жм. В. И. Ленина (по материалам 1954 г., третий год существования канала). См. настоящий выпуск.
- Житенева Т. С. 1957. О питании молоди леща в Рыбинском водохранилище. Рукопись.
- Житенева Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.
- Захарова Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Иванова-Шапошникова А. И. 1952. Материалы к распределению личинок хирономид в условиях литорали Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Ноффе Ц. И. 1954. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- Киреева А. С. 1955. Некоторые данные о гидробиологии Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Киреева А. С. 1956. Кислородный режим Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Киселова Е. И. 1954. Планктон Рыбинского водохранилища. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- Курдик В. П. 1957. Материалы по классификации и распределению грунтов в Рыбинском водохранилище. Рукопись.
- Луфферов В. П. 1954. Питание молоди окуня в Рыбинском водохранилище в 1953 г. Рукопись.
- Мануйлова Е. Ф. 1954. Развитие зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1953 г. Рукопись.
- Мануйлова Е. Ф. 1956. Динамика численности и биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1954—1955 гг. Рукопись.
- Мануйлова Е. Ф. 1958. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.
- Монаков А. В. 1958. Зоопланктон Волжского предустьевского района Рыбинского водохранилища за период 1947—1954 гг. См. настоящий выпуск.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1956. Некоторые данные по биологии хищных клadoцеров в Рыбинском водохранилище. ДАН СССР, т. 110, № 4.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1957. Зоопланктон Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1955—1956 гг. Рукопись.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская, и Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Развитие фауны беспозвоночных в рыбодонных хозяйствах на Дону в связи с выращиванием в них молоди рыб. Рукопись.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955а. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища). Зоолог. журн., т. XXXIV, вып. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955б. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и В. А. Митропольский. 1957. Бентос Белого озера. Рукопись.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. И. Шилова. 1955. О временно-планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes*. ДАН СССР, т. 105, № 1.
- Новожилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в Рыбинском водохранилище. Микробиология, т. 24, вып. 6.
- Новожилова М. И. 1958. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Овчинников И. Ф. и А. И. Ильинский. 1952. Материалы к изучению формирования Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Остроумов А. А. 1956. Рост и численность рыб в Угличском и Иваньковском водохранилищах. Рукопись.

- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1956 гг. См. настоящий выпуск.
- Поддубный А. Г. 1958. Особенности роста чехони Рыбинского водохранилища и смежных водоемов. См. настоящий выпуск.
- Романова Г. П. 1956. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. Рукопись.
- Соколова П. Ю. 1955. Бентос Шекснинского отрога Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Сорокин Ю. Н. 1958а. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Сорокин Ю. Н. 1958б. Первичная продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.
- Фенюк В. Ф. 1954. Бентос Моложского отрога Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Фенюк В. Ф. 1957. Донная фауна Ивашковского и Угличского водохранилищ. Рукопись.
- Шенякова Л. Ф. 1956. Особенности питания окуня. Рукопись.
- Шилова А. И. 1955. О фильтрационном способе питания мотыля (личинки *Tendipes*). ДАН СССР, т. 105, № 3.
- Шилова А. И. 1958. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes* Mg.) Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
-

МАТЕРИАЛЫ ПО ТЕЧЕНИЯМ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рыбинское водохранилище занимает площадь 4550 км², средняя глубина его при нормальном подпорном горизонте равна 5,6 м. Большая площадь дает простор ветрам, которые при небольших глубинах водоема приводят в движение всю массу воды.

Возникло водохранилище при сооружении Щербаковской ГЭС в результате затопления ряда речных долин и некоторых водоразделов. При этом русла рек оказались резко выраженными в рельефе дна и сохранили направляющую роль в отношении потоков стоковых течений. Подпор Щербаковской плотины распространяется до вышележащей Углической ГЭС, и значительная часть притока в водохранилище, так же как и весь сброс из него, искусственно регулируется. Большую часть года обе станции работают только в часы «пик» Московской энергосистемы.

Форма самого водохранилища (см. приложенную к сборнику карту) такова, что на его протяжении происходит резкое изменение площадей стоковых сечений, перпендикулярных предполагаемым осям основных стоковых потоков.

Вопрос о районировании водохранилища и терминологии составных его частей требует особого рассмотрения, имея в виду разноречивую в уже опубликованной литературе. Однако в данной статье для этого нет места. Поэтому здесь мы ограничимся указанием на наиболее удобное, по нашему мнению, подразделение водохранилища на 5 участков: Центральный плёс с Переборским заливом, Моложский, Волжский и Шекснинский плёсы и Южно-Шекснинская горловина. Резкие границы между участками провести невозможно. Примерное их положение будет ясно из дальнейшего изложения. При этом мы полагаем, что эти границы могут меняться в зависимости от сезона и степени наполнения водохранилища.

Перечисленные черты водохранилища обусловили появление в нем сложной системы течений разного характера, в первую очередь стоковых и ветровых, о которых и будет идти речь впоследствии.

Стоковые течения вызваны главным образом поступлением воды через Угличскую плотину и из рр. Мологи и Шексны, с одной стороны, и сбросом ее через Щербаковскую ГЭС — с другой. При этом, если моложские и шекснинские воды следуют в основном по старым долинам этих рек, то волжские были вынуждены изменить свое направление ниже бывшего устья р. Мологи и двинуться широким потоком в обход возникшего при затоплении Каменниковского острова (в частности, по руслу р. Пушмы) через низкий водораздел в долину р. Шексны, по которой они поступают к Щербаковской ГЭС.

Для характеристики стоковых течений необходимо:

1. Определить скорости течения в различных частях водохранилища и выделить в нем сильно- и слабопроточные зоны. Эта задача требует также установления количественной зависимости скорости течения от меняющихся величин притока и сброса. Кроме того, существенное значение имеет здесь и уровень водохранилища, так как с понижением его уклоны, особенно в зоне выклинивания, увеличиваются, что вызывает усиление течения.

2. Выяснить закономерности появления и развития неустановившихся течений в верхнем и нижнем бьефах ГЭС и связи с тем, что сбросы в ходе суточного регулирования меняются скачками или даже вовсе прекращаются.

Ветровые течения зависят от скорости ветра, а также от конфигурации берегов и уровня водохранилища. В противоположность стоковым течениям при высоком уровне они усиливаются, так как при этом увеличивается глубина водоема, и особенно на мелководьях, а также разгон ветра.

Для характеристики ветровых течений необходимо выяснить:

1. Зависимость скорости течения воды от скорости ветра.

2. Районы различной подвижности воды при ветрах различного направления и силы.

3. Распределение скоростей по глубине и условия возникновения компенсационных течений.

4. Влияние на течения конфигурации берегов.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы не дают возможности ответить окончательно на все поставленные вопросы и позволяют только подойти к разрешению некоторых из них. В настоящее время изучение течений продолжается. Однако мы считаем целесообразным уже теперь опубликовать накопленные в последнее время Научно-исследовательской биологической станцией (НИБС) «Борок» АН СССР наблюдения, ввиду полного отсутствия каких-либо сведений по этому вопросу для нашего водоема, а также печатных данных о течениях на других крупных водохранилищах и, наконец, ввиду интереса, который представляют эти данные для биологов, изучающих Рыбное водохранилище.

МЕТОДИКА

Работа по изучению течений Рыбного водохранилища была начата НИБС «Борок» осенью 1954 г., продолжалась в 1955 г. и ведется в настоящее время. Здесь используются данные, полученные до февраля 1956 г.

Никаких наблюдений над течениями на водохранилище другими организациями не велось, если не считать отдельных измерений стоковых течений, произведенных Даринским заповедником в Моложском и отчасти Шекснинском плесах (15—20 измерений). Поэтому все последующее изложение базируется на измерениях, выполненных гидрологической группой биостанции.

Организовать стандартные разрезы для систематических наблюдений за течениями станция не имела возможности. Поэтому большинство наблюдений выполнялось попутно с биологическими исследованиями во время рейсов экспедиционных судов станции по водохранилищу. В этих рейсах было произведено около 250 измерений. Кроме того, в основном в течение зимнего периода было организовано несколько

специальных гидрологических маршрутов, во время которых было выполнено 18 суточных станций и проведено до 50 разовых наблюдений за течениями. Три раза были организованы суточные синхронные наблюдения в двух-трех пунктах. Скорости течения на суточных станциях измерялись не реже, чем ежечасно, а иногда и чаще. Число горизонтов наблюдения было различным и определялось в зависимости от необходимости этой работы и бюджета времени. Нередко наблюдения выполнялись только на горизонтах наибольших или средних скоростей. Местоположение станций будет охарактеризовано в дальнейшем изложении.

В зависимости от характера течений они измерялись различными способами: вертушками ИЖ-3 (на суточных станциях иногда опускалась сразу серия из 4—5 вертушек); морской вертушкой, обычной и модернизированной с облегченными лопастями; поплавками Митчелла; поперечностными поплавками. Весьма полезным для изучения очень слабых течений оказался предложенный В. П. Курдиным загруженный дробью пенопластовый шарик с удельным весом немногим больше 1,0, подвешенный на тонкой леске. В зимних условиях по отклонению шарика в лунке удавалось установить направление и наличие течения в том случае, когда вертушка оставалась нечувствительной к нему из-за малой скорости. Однажды скорость течения определялась навигационным путем на мерной миле у с. Коприно. Судно прошло это расстояние при одинаковых оборотах двигателя вверх и вниз по течению. Была предпринята попытка использовать бутылочную почту. Она дала хорошие результаты. Из 33 бутылок, брошенных в водохранилище, 17 были найдены, и вложенные в них открытки доставлены в НИИС «Борок».

Для передвижения в зимних условиях применялся возок, оборудованный газовой печкой с баллоном и автомобильными аккумуляторами для электрического освещения возка и рабочей лунки. В возке помещались походная химическая лаборатория, сигнальный аппарат вертушек. Для лучшего определения местоположения к возку прикреплялся одометр, состоящий из большого металлического колеса с палочками по ободу для предотвращения скольжения по снегу и велосипедного счетчика. Колесо тариновалось на участке длиной в 2 км.

Применялись специально изготовленные в мастерской НИИС «Борок» облегченные лобедки, установленные на треногах. На суточных станциях в лед над лункой смораживалась легкая судовая лобедка.

ТЕЧЕНИЯ В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

В зимний период имеются только стоковые течения, причем повышается роль сбросов Угличской ГЭС по сравнению со стоком нерегулируемых притоков водохранилища. В табл. 1 представлено распределение притока в водохранилище за 1952—1954 гг., причем соотношение между притоком рр. Шексны и Мологи взято среднее за 1941—1946 гг., так как после 1947 г. наблюдение за стоком на р. Мологе ниже впадения р. Чагодощи было прекращено.

Припущенные в табл. 1 среднесекундные расходы вычислены без учета перебоев в работе станции. Если же принять во внимание, что Угличская ГЭС работает лишь 8—12 час. в сутки, то фактические обычные расходы во время работы ГЭС являются вдвое большими, а зимой они превышают моложские по крайней мере в 10 раз, а поэтому наибольших течений следует ожидать в Волжском плёсе и Южно-Шекснинской гор-

Таблица 1

Распределение притока в Рыбинское водохранилище в 1952—1954 гг.

	Средний расход за 1952—1954 гг.		Средний расход за декабрь—март 1952—1954 гг.	
	в м ³ /сек.	в %	в м ³ /сек.	в %
Суммарный приток	1110	100.0	428	100.0
Сброс Угличской ГЭС	419	37.8	274	64.8
Сток р. Мологи у с. Леонтьево	287	21.3	50.6	12.0
Суммарный сток р. Шексны у Черной Гряды и р. Суды у с. Селище	254	22.9	44.6	10.5
Остальной приток	200	18.0	53.8	12.7

ловине (последняя находится в зоне влияния еще более мощной Шекснинской ГЭС).

В течение зимы 1954 г. было сделано 6 суточных станций в Волжском плёсе водохранилища. Они делались в разные сроки, в том числе первые 4 при одинаковых условиях работы ГЭС и примерно одинаковом уровне. С некоторым допущением их можно считать синхронными. Размещены эти 4 станции вдоль плёса. Первая находилась у с. Золоторужье, на 3 км ниже Угличской ГЭС, на склоне русла р. Волги, остальные — на самом русле: у с. Еремейцево, на расстоянии 44 км, у Борка, на расстоянии 71 км, и у затопленного г. Мологи, в 80 км от г. Углича.

Наблюдения велись на 4 горизонтах (0,05 м под льдом, 0,2 м, 0,6 м и дно). Скорости на горизонте 0,6 м были несколько большими, чем на горизонте 0,2 м, и превосходили поверхностные примерно на 30%, а придонные — нередко вдвое.

На рис. 1 приведен график максимальных скоростей по измерениям на 4 станциях,

а также показана работа Угличской ГЭС в дни наблюдений. На основании полученных данных можно сформулировать следующие выводы.

1. Скорости течений убывают по мере удаления от Угличской ГЭС (от 0,5—0,6 до 0,1—0,2 м/сек.), а время их существования постепенно увеличивается, хотя даже у затопленного г. Мологи сохраняются длительные периоды отсутствия течений (в 90 км от ГЭС). Уменьшение скоростей связано не столько с распылыванием волны попуска, сколько с увеличением площади живого сечения.

Таблица 2

Скорости волны попуска и течения воды в Рыбинском водохранилище

Участок (в км от г. Углича)	Скорость перемещения волны попуска (в м/сек.)	Максимальные скорости течений (в м/сек.)
0—5	12—16	Больше 0,5—0,6
0—50	7—8	0,3—0,4
0—70	7	0,2—0,3
0—90	8—9 ¹	0,2

¹ Причина столь быстрого распространения толчка от Борка АН СССР до района г. Мологи ясна. Возможно, эта быстрота кажущаяся и связана с несинхронностью наблюдений.

2. После сброса воды течения начинаются не сразу по всему шлюсу, а с некоторым запозданием, увеличивающимся по мере удаления от Угличской ГЭС. Это связано с продвижением волны попуска. Однако скорости продвижения этой волны во много раз больше скорости течения воды. Соответствующие данные приведены в табл. 2. Скорость волны попуска определялась по времени, прошедшему от начала работы ГЭС до появления скоростей на створе.

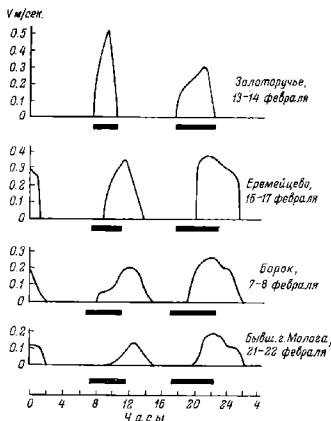


Рис. 1. Изменение скорости течений в продолжение суток на Волжском плесе. Наблюдения ежедневные. Широкими черными линиями показаны часы работы Угличской ГЭС.

(рис. 2). Подобная картина наблюдалась и в марте 1956 г. на двух станциях.

Надо отметить также, что скорости распространения волн попусков очень велики, в среднем в 20 раз больше скоростей течения. Сделанные ранее наблюдения над распространением волн попусков немногочисленны. Так, в нижнем бьефе Щербаковской ГЭС в летний меженьный период наблюдалась скорость волны 1.5—3.0 м/сек., что только в 3 раза превышало поперечностную скорость течения (Фелицин, 1956), на Волховской ГЭС наблюдались скорости порядка 3—3.5 м/сек. (Егнazarов, 1934). Несколько подобных примеров приводят С. И. Крицкий и М. Ф. Менкель (1950). Однако все эти примеры относятся либо к условиям свободного русла, либо к случаю, когда «основная ледяная плита беспрерывно поднимается и опускается в соответствии с фазами волн попуска» (С. И. Крицкий и М. Ф. Менкель), как это имеет место на Ивановском водохранилище.

В марте 1955 г. были повторены наблюдения на участке Глебово—Борок, на этот раз синхронно в трех пунктах. Скорости течения почти не отличались от измеренных в январе, что говорит о постоянстве скоростного режима в зимний период. Скорость распространения волны несколько медленнее, чем в первом случае — около 6 м/сек.

В период наблюдений на суточной станции у Борка АН СССР 7—8 января 1955 г. производились ежедневные измерения уровня на специально поставленном водомерном посту против с. Коприно на пойме р. Вояги, на глубине около 2.5 м. При этом наблюдалось неожиданное опережение пика скоростей пиком уровней. Момент появления заметных скоростей совпадает с моментом пика уровня

Мы полагаем, что на Волюжском плёсе также происходят колебания льда, но если в непосредственной близости от ГЭС он колеблется свободно, то на некотором удалении лед крепко спаян с берегом и только прогибается при прохождении волны подпуска. Создаются условия трубы, в которой одна из стенок имеет большой модуль упругости и заметно изгибается. Однако не данная полне подпуска создать необходимый подъем уровня, ледяная стенка обуславливает напорные условия, передаст толчок дальше, причем значительные скорости в данном створе возникают только тогда, когда подъем уровня на нем п, соответственно, прогиб льда достигли предельного положения.

Все сказанное требует проверки на большем экспериментальном материале, что по мере возможности и будет нами выполняться. Как уже

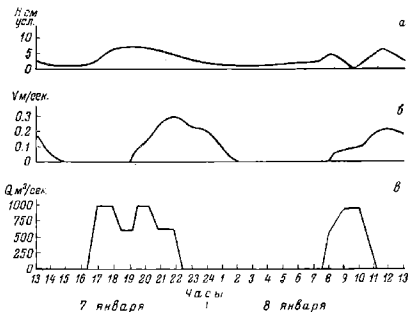


Рис. 2. Уровень (а), скорости течения (б) и сброс ГЭС (в) во время наблюдения на суточной станции на разрезе Борок - Коприно 7—8 января 1955 г. Наблюдения ежекасные на русле р. Волги.

указано, предварительные результаты мартовских наблюдений 1956 г. совпадают с предыдущими наблюдениями.

Сброс воды через Щербаковскую ГЭС практически не отражается на скоростях течения в Волюжском плёсе и прилегающем районе. 10—11 января 1956 г. была вновь выполнена суточная станция на русле р. Волги против Борка. В эти дни, как и в несколько последующих, Угличская ГЭС не работала, только 4 м³/сек. фильтровались через плотину. В то же время среднесуточный сброс Щербаковской ГЭС составлял около 1000 м³/сек., однако даже неопластовый шарик не улавливал никаких течений. Не наблюдалось их и в продолжение 13 января на русле р. Волги между с. Легково и затопленным г. Мологой.

Однородные на протяжении всей зимы скорости резко увеличиваются с началом паводочного периода, когда Угличская ГЭС переходит на непрерывную работу. Так, еще 26 апреля 1955 г. за три дня до вскрытия, на русле р. Волги по разрезу Борок—Коприно наблюдалась скорость 0.89 м/сек. По-видимому, в момент пика паводка она превышала 1 м/сек. даже против Борка, в 70 км от ГЭС.

Для характеристики распределения скоростей по ширине русла и поймы имеются лишь отрывочные сведения. Во всяком случае, в Волжском плёсе течение вполне заметно и на мелководье, не говоря уже о том, что на склоне русла у с. Золоторучье наблюдалась скорость до 0.5 м/сек. Даже на разрезе Борок—Коприно в известные часы скорости ощущаются и на прибрежных станциях. Так, 29 декабря 1954 г. на станции 1-го разреза (глубиной 3.15 м), в 180 м от правого берега и в 500 м от русла, на расстоянии 1 м от дна, наблюдалась скорость 0.08 м/сек.

По Моложскому плёсу данные по течениям и зимний период почти отсутствуют. Отдельные наблюдения против пос. Борок заповедный в узкой части плёса показали, что скорость их невелика и составляет 0.03—0.04 м/сек. Выше по плёсу они, вероятно, несколько больше.

В Шекснинском плёсе скорости должны быть еще меньше ввиду большой площади живого сечения. Единственное измерение скорости около бывш. дер. Большие Доры в верхней части плёса в период начала паводка, 14 апреля, обнаружило течение в 0.05 м/сек.

По сведениям, полученным от рыбаков, волжские воды, выходя в Центральный плёс, разбиваются после падения р. Мологи на два основных потока. Один из них направляется на северо-восток по руслу бывш. р. Пушмы, другой — на восток по старому руслу р. Волги. Затем, по-видимому, оба эти потока соединяются, огибают о. Каменики и через район затопленного с. Всехсвятское направляются в долину р. Шексны. Мартовские наблюдения позволяют предполагать, что часть полжских вод даже поднимается вверх по руслу р. Мологи и только затем, уже севернее, сворачивает на восток. В районе к востоку от затопленного г. Мологи течение может быть направлено и поперек русла р. Волги, так как вода вытесняется из него под влиянием конфигурации берегов, отклоняющих течение к северу.

Для изучения Центрального плёса подохранялища снаряжались специальные экспедиции. Январская экспедиция 1955 г. выполнила суточные станции в районе бывш. г. Мологи на русле р. Волги и на мелководье у затопленных сел Всехсвятское и Наволок. Кроме того, велись попутные наблюдения по маршруту бывш. г. Молога—Рожновский мыс—Всехсвятское—Наволок.

В результате было установлено, что на большей части мелководья течения здесь крайне незначительны. Вертушка с начальной скоростью 0.035 м/сек. на разу не отметила скорости на участке Рожновский мыс—Наволок. Правда, на русле Пушмы станция не было. Даже пенопластовый шарик только изредка слабо отклонялся к северо-востоку. Во время работы экспедиции Угличская ГЭС давала среднесуточные расходы 200—500 м³/сек., а Щербаковская — 1000—1500 м³/сек., что отвечает фактическим расходам во время пусков, соответственно, 500—1000 и 1500—2000 м³/сек.

В районе бывшего устья р. Мологи сохранялся режим Волжского плёса со скоростями течения до 0.2 м/сек., причем, как показала экспедиция в январе 1956 г., проходившая в необычных условиях остановки Угличской ГЭС, сброс именно этой ГЭС является причиной течений в названном районе.

Экспедиция 1956 г. также провела суточную станцию на русле р. Пушмы, к северо-западу (320°) от Рожновского мыса, и ряд односуточных наблюдений по маршруту бывш. г. Молога—Рожновский мыс и далее по азимуту 320° до русла р. Пушмы. Ни на одной из станций течений не

наблюдалось, хотя, по показаниям рыбаков, в обычных условиях они в этой части р. Пущмы достаточно велики и способны прогибать сети.

24 января 1956 г. были проведены наблюдения в долине р. Шексны на линии Ройковский мыс—Пошехонье—Володарск в восточной части Центрального плёса (11 км от Ройковского мыса по азимуту 40°). Здесь наблюдались слабые течения, очевидно под влиянием Щербаковской ГЭС, которая при отсутствии притока волжских вод, вероятно, подкачивает воду из бывшей долины р. Шексны в соответствии с рельефом дна.

Наконец, в марте 1955 г. была проведена экспедиция в западную часть Центрального плёса водохранилища. Она выполнила 2 разреза длиной около 10 км поперек бывшей долины р. Мологи, по азимуту 60° от с. Брейтово и устья р. Чеснавы. Вертушки нигде не отметили скоростей, чему

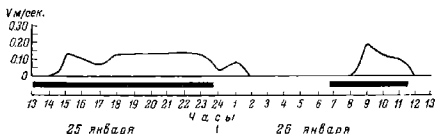


Рис. 3. Изменение скорости течений в продолжение суток на бывш. пойме р. Шексны (25-26 января 1955 г.) на разрезе Ройковский мыс—Милушино. Наблюдения ежечасные.

Чёрными горизонтальными линиями показаны часы работы Щербаковской ГЭС.

соответствовала ясно выраженная стратификация температур. Однако если на Брейтовском разрезе скорости совершенно отсутствовали, то на Чесновском, расположенном ниже по р. Мологе, шарик заметно отклонился. Это может быть объяснено либо подсосом Щербаковской ГЭС, либо тем, что волжские воды увлекали за собой и моложские. Интересно, что один раз здесь наблюдалось течение к северо-северо-востоку.

В Южно-Шекснинской горловине на разрезе Ройковский мыс—Милушино были выполнены две суточные станции: одна на русле р. Шексны 20—21 января 1956 г. и другая на правой пойме в 1 км от русла 25—26 января 1955 г. В 1955 г. наблюдениям на русле препятствовали ледовые условия, плотный кристаллический лед там вовсе отсутствовал. Даже в очень холодном 1956 г. крепкий лед только повисал с обеих сторон над руслом, а в средней части оставался лишь непрочный свежий лед. На обеих станциях наблюдался скоростной режим, сходный с таковым Волжского плёса (рис. 3 и 4). Так же, как и там, здесь наблюдаются два периода отсутствия течений в соответствии с работой ГЭС, только более длительных сбросов эти периоды короче. Скорость распространения отрицательной волны сброса — около 3 м/сек. на участке 15—20 км. Меньшие скорости волны сброса и течения воды (0.15—0.20 м/сек.) связаны с большой шириной Южно-Шекснинской горловины. Интересно, что по абсолютной величине скорости течения на обеих станциях одинаковые, что еще раз свидетельствует о значительной проточности бывших пойм. Застойными зимой являются Переворский залив и район Юршинского острова.

По всему водохранилищу, не считая верхних частей Волжского, Моложского и Шекснинского плёсов, рыбаками по прогибам сетей отме-

чаются течения, обратные по направлению обыкновенным. Нами такие течения наблюдались только один раз в Волжском плёсе против Борка и на обеих суточных станциях в Южно-Шекснинской горловине перед прекращением всяких течений. Очевидно, эти обратные течения связаны с быстрым прекращением сброса через ГЭС.

Из сказанного вытекает следующая характеристика зимних течений. Скорости течений на Рыбнском водохранилище мало меняются в течение всей зимы. Они значительны в Волжском и Южно-Шекснинском плёсах и в прилегающих частях Центрального плёса. В этих районах и мелководья представляют достаточно проточные участки. Данных по Моложскому и Шекснинскому плёсам за зимний период недостаточно, но те, что имеются, свидетельствуют о слабой проточности. Особенно

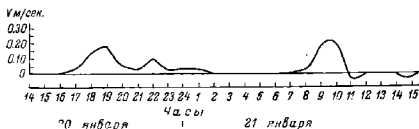


Рис. 4. Изменение скорости течений в продолжение суток на бывш. русле р. Шексны (20—21 января 1956 г.) на разрезе Рожиновский мыс—Милутино. За положительное принято направление к Щербаковской ГЭС. Наблюдения ежечасные.

слабы течения в Шекснинском плёсе. В Центральном плёсе более подвижной должна быть вода в южной части, находящейся на пути основного потока. Однако здесь скорости наблюдаются только в руслах рр. Волги и Пушмы, а на мелководьях они пока не улавливаются инструментально. Северная же половина Центрального плёса почти совсем не изучена. Застойны воды в Переборском заливе. Три водных потока, движущиеся из рр. Волги, Мологи и Шексны сливаются вместе и по Южно-Шекснинской горловине направляются к ГЭС. Скорости течения воды меняются в продолжение суток в связи с работой гидростанций, причем быстрое прекращение работы Щербаковской ГЭС вызывает обратные течения.

Необходимо здесь отметить, что уже в 1940 г., т. е. до затопления водохранилища, М. Тихий и П. Виктор (1940) приводят прогноз горизонтального распределения течений водохранилища для отметки 100,5 м в условиях ледяного покрова. Расчет выполнен В. Проскуряковым по методу Бернадского. Описание метода можно найти, например, в книге А. В. Караушева (1955). К сожалению, детальный анализ прогноза мы не можем сделать вследствие того, что он полностью не опубликован.

Согласно плану течений, приложенному к работе М. Тихого и П. Виктор (1940, стр. 174, рис. 106), скорости по всему Центральному плёсу водохранилища и по прилегающим участкам водохранилища крайне незначительны и не превышают 2—3 мм/сек. Это, вероятно, правильно для водораздельных частей. Однако на указанном плане никак не выделяются русла, где скорости безусловно больше (например, на русло р. Волги ниже г. Мологи). Далее, принятые средние расходы не учитывают суточного регулирования ГЭС, которое, как указано в настоящей статье, влияет на режим течений даже в центральной части. Очевидно, неправильны линия тока, изображенные на рисунке в статье М. Тихого

и П. Викторова (см. выше). Согласно этим линиям, волжские воды, обычно промерзающие до дна во второй половине зимы, например, проникают в Южно-Шескинскую горловину через мелководье к северо-потоку от Рожновского мыса, причем Пушминское понижение не оказывает влияния на их движение. Не предусмотрено также проникновение волжских вод в нижнюю часть долины р. Мологи, на которое указывают гидрохимические и температурные наблюдения в марте 1956 г. Расчетные профили вообще настолько редки, что изотакхи проведены произвольно даже с формальной точки зрения. Не подтверждаются они и наблюдениями в природе, пока, к сожалению, только косвенными (например, температурные градиенты). Никак не оговорены на плане, громадные в сравнении с приведенными там, скорости течения в Волжском плёсе, Южно-Шескинской горловине и прилегающих частях водохранилища. Из рассмотрения плана у несведомленного читателя должно создаться впечатление, что скорости там не достигают и 4 мм/сек., т. е. меньше фактических в 20—50 раз. Трудность составления прогноза вполне понятна, если приглядеть во внимание, что даже на существующем водохранилище нам до сих пор не удалось составить ясного представления о системе его течений. Однако все же необходимо более тщательно учитывать режим работы водохранилища, чем это было сделано в указанном прогнозе.

ТЕЧЕНИЯ В НАВИГАЦИОННЫЙ ПЕРИОД

Навигационный период отличается от зимнего, во-первых, наличием ветровых и компенсационных течений, очень непостоянных, во-вторых, заметными сезонными изменениями стоковых течений, в-третьих, в связи с подъемом уровня перемещаются границы между участками водохранилища. Так, район между с. Легково и бывш. г. Мологой, относимый нами в зимний период к Волжскому плёсу, теперь безусловно принадлежит к центральной части. В навигационный период водохранилище более равномерно, чем зимой, охвачено наблюдениями над течениями. Однако эти наблюдения менее точны, так как они ведутся с коллюбящегося на якоре судна, а не с неподвижного льда, и менее показательны ввиду указанного непостоянства гидрологических условий.

По Волжскому плёсу измерялись скорости течения в октябре 1954 г. Все наблюдения велись во время работы Угличской ГЭС.¹ Полученные данные представлены в табл. 3.

Максимальные скорости течения убывают вдоль плёса по руслу от 0.62 м/сек. у с. Золоторучье до 0.12 м/сек. у Борка. Распределение скоростей по вертикали — обычное для речных потоков. Только у с. Легково сказывается тормозящее действие встречного ветра на поверхностные слои. Величины скоростей убывают по ширине разреза от русла к берегам, но все-таки, так же как и в зимний период, они значительны на обоих поймах.

Так же, как и зимой, течения в Волжском плёсе зависят от работы Угличской станции. Щербаковская ГЭС на них практически не влияет. Поэтому наблюдения у сел Учма, Баскачи, Еремейцево и Коприно не обнаруживали течений при неработающей Угличской ГЭС.

18—19 ноября 1955 г. были сделаны синхронные суточные станции у с. Глебово и Борка. Несмотря на то, что наблюдения велись в ветреную погоду, что вносило искажения в результаты, ясно обнаружилось пики

¹ В навигационный период Угличская ГЭС часто работает целый день и останавливается только на ночь.

Таблица 3

Скорости течений на Волжском плёсе (октябрь 1954 г.)

Пункт наблюдений	Горизонт наблюдений	Скорости течений (в м/сек.)		
		левая пойма	русло	правая пойма
Село Золоторучье	Поверхность	—	0.62	—
	0.5Н	—	0.60	0.10
	Дно	0.14	0.20	0.07
Село Урма	Поверхность	0.25	0.40	0.27
	0.5Н	0.26	0.56	0.24
	Дно	0.20	0.28	0.21
Город Мышкин	Поверхность	—	0.36	—
	0.5Н	—	0.32	—
	Дно	—	0.28	—
Село Еремейцево	Поверхность	0.10	0.37	0.18
	0.5Н	0.08	0.33	0.16
	Дно	0.03	0.23	0.10
Село Глебово	Поверхность	0.08	0.17	0.12
	0.5Н	0.10	0.17	0.11
	Дно	0.07	0.10	0.10
Поселок Борок	Поверхность	0.06	0.14	0.12
	0.5Н	0.09	0.12	0.12
	Дно	—	0.08	—
Село Легково	Поверхность	—	0.10	—
	0.5Н	—	0.14	—
	Дно	—	—	—

скоростей, соответствующие утреннему и вечернему попускам ГЭС. Скорость распространения волны оказалась около 4 м/сек. при тех же скоростях течения, что и зимой (до 0.25 м/сек.).

Значительно большие скорости наблюдались в различных местах Волжского плёса в весенний период. Так, 12 мая 1955 г., уже на спаде паводка, скорость поверхностного течения против с. Глебово составляла 0.70 м/сек., скорость в двухметровом поверхностном слое против с. Коприно 17 мая 1955 г. — 0.55 м/сек. В Моложском плёсе можно выделить две различные по режиму части: долинную, выше линии Борок заповедный — устье р. Ламы, где затоплена в основном только долина Мологи, и расширенную, между Центральным мысом и брейтовским берегом, где затоплены также большие водораздельные площади между рр. Мологой и Яной.

В первой части, так же как и в зимний период, основную роль играют стоковые течения, направленные всегда вниз по плёсу на юго-восток. Если не считать Весёгонского расширения, скорости убывают вниз по длине плёса. Они находятся в зависимости от стока Мологи, а потому не имеют заметного суточного хода. Неоднократные наблюдения (3—5 в каждой точке) дали довольно однообразную картину распределения скоростей на русле в летне-осенний период (приводим скорости максимальные на вертикали): выше с. Харламовское — 0.24—0.41 м/сек., у с. Харламовское — 0.17—0.20 м/сек., у г. Весёгонска — 0.18—0.19 м/сек., у дер. Плоское — 0.06—0.25 м/сек., у пос. Борок заповедный — 0.05—0.16 м/сек.

В Весёгонском расширении течение резко замедляется из-за сильного увеличения площади живого сечения. Так, скорости, наблюдаемые осенью у дер. Перемут, колебались в пределах 0.02—0.06 м/сек. Даже 23 мая 1955 г. у буя 142 в этом расширении наблюдалась на русле скорость 0.03 м/сек.

Расширенная часть в навигационный период находится под преимущественным влиянием ветровых течений. Стоковое течение концентрируется в русле р. Мологи, защищенном от сильных ветров грядой Первомайских островов. Но и здесь скорости течения в летне-осеннее время невелики: против устья р. Себлы — 0.06—0.08 м/сек., у нижнего из Первомайских островов в ноябре наблюдалась скорость около 0.03 м/сек. Во время суточной станции здесь 30 июня и 1 июля 1955 г. ни разу не удалось уловить скорости вертушкой с чувствительностью 0.035 м/сек. Весной же скорости достаточно велики и в районе нижнего из Первомайских островов. На русле 22 мая 1955 г. — 0.12 м/сек., 23 мая — 0.15 м/сек. Промывается не только русло, но и вся долина р. Мологи. Так, 27 мая на пойме у Первомайских островов наблюдалась скорость около 0.06 м/сек. На водоразделе рр. Мологи и Яны регулярно проводились измерения скоростей в продолжение 1955 г. на станции 9 стандартного биологического рейса. Там они целиком определялись силой и направлением ветра.

В навигационный период в большей части Шекснинского плёса господствуют ветровые течения, которые при ветрах южных румбов могут нагонять воду вверх по отрогу. Так, бутылки, брошенные в районе дер. Музги, при умеренном юго-юго-западном ветре были обнаружены выше по плёсу у с. Шетинского. Это подтверждается также несколькими наблюдениями на шестой станции стандартного рейса к востоку от бухты Средний Двор.

Стоковые течения заметны только в верхней части плёса. Осенью 1954 г. и летом 1955 г. едва заметное стоковое течение наблюдалось в районе затопленного с. Ольхово, скорости у с. Вычелово были равны 0.05 м/сек., у бывш. дер. Большие Доры — 0.06 м/сек., в устье р. Суды — 0.14—0.22 м/сек., у г. Череповца — 0.25 м/сек. Приведем следующие данные о скоростях течения на поверхности, направленных к югу и юго-востоку (май 1955 г.). Даже весной не обнаружены стоковые течения южнее линии Гактино—Средний Двор. В русле р. Шексны на разрезе Музга—Роя скорость течения — 0.14 м/сек., в пойме у бывш. дер. Рои — 0.05 м/сек., у с. Мякса — 0.13 м/сек., у с. Вычелово — 0.12 м/сек., у г. Череповца — 0.26 м/сек.

В различных местах Центрального плёса 17—22 мая 1955 г. нами производились наблюдения со свободными поплавками Митчелла индикаторную погоду. Были выявлены скорости порядка 0.01—0.02 м/сек., направленные к юго-востоку в сторону ГЭС. Наблюдавшееся нами резкое изменение прозрачности и температур воды при переходе через Моложско-Шекснинский водораздел южнее Пункта открытого моря (ПОМ) указывает на то, что моложские и шекснинские воды двигались параллельными потоками, почти не смешиваясь. Однако при обычной на водохранилище ветреной погоде происходит перемешивание всей массы воды. Это видно, например, из того, что бутылка, брошенная 19 мая на водоразделе рр. Мологи и Яны, после шторма 25 мая была выловлена у дер. Крестцы близ г. Пошехонье-Володарска. На это тоже указывает выравнивание температур после этого шторма. Ветровые течения господствуют на всем Центральном плёсе и прилегающих частях Молож-

ского и Шекснинского плёсов. Ветровой коэффициент, вычисленный из 20 наблюдений в Центральном плёсе, равен 0.022, из 6 наблюдений в Шекснинском плёсе — 0.033. Для сравнения приведем следующие цифры: ветровой коэффициент на Каспийском море равен 0.015 (Струйский, 1930), в Петрозаводской губе Онежского озера — 0.063 (Давыдов, 1927).

Нами обработаны четырехсрочные наблюдения за ветром в мае—ноябре 1952—1954 гг. на метеостанции «Рожновский мыс». На рис. 5

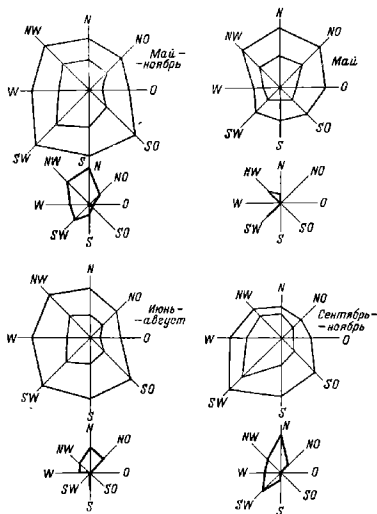


Рис. 5. Розы ветров, вычисленные по срочным наблюдениям на метеостанции «Рожновский мыс» за 1952—1954 гг. Маленькие розы вычислены для ветров в 7 баллов и сильнее.

приведены вычисленные розы ветров на этой наиболее репрезентативной станции (хотя в открытом водохранилище ветры могут быть еще сильнее). Около 50% ветров имели силу больше 4 баллов. Преобладали юго-западные ветры, однако самые сильные ветры больше 7 баллов, чаще дуют с северо-запада. Течения, в общем, следуют направлению ветра, однако несколько отклоняются из-за конфигурации берега. Так, 4 ноября 1954 г. при ветре с юго-юго-запада у дер. Григорово наблюдалось течение на северо-запад.

Вследствие нагонов воды должны иметь место компенсационные течения. Нами такое течение наблюдалось только один раз — вблизи устья р. Согожи при ветре с юго-юго-запада 3 ноября 1954 г.

В Переборском заливе и Юршинском проливе сильные течения создаются при наполнении шлюза, когда расход составляет не менее 300 м³/сек. Даже через 10 мин. после закрытия ворот инерционная скорость составляла у входа в канал шлюза 0.12 м/сек.

15—16 июля 1955 г. нами совместно с Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией были проведены синхронные суточные наблюдения в трех пунктах на русле Шексны по Южно-Шекснинскому плёсу: у пираса, в 1.5 км от Щербаковской ГЭС; в створе линии передачи, в 4.5 км от ГЭС; на траверзе дер. Волково, в 8 км от ГЭС.

Сброс ГЭС был равен большую часть суток 2800 м³/сек. и только в ночное время уменьшался до 400—500 м³/сек. Скорости течения так быстро следовали за изменениями работы ГЭС, что установить скорость распространения волны сброса оказалось затруднительным. Величины скоростей не были связаны с расстоянием от ГЭС и составляли около 0.3 м/сек. на первой и третьей станциях и 0.2 м/сек. — на второй станции, что объясняется расширением плёса. Однако менялось распределение скоростей на вертикали. В связи с тем, что подсос в турбины производился с глубины 8—10 м, на первой станции не наблюдалось уменьшения скорости с глубиной, в то время как на второй и третьей станциях оказалось обычное для речных потоков распределение скоростей. В ночное время при малых сбросах максимальные скорости у дер. Волково оказались 0.05 м/сек. При выключенных турбинах ГЭС в октябре 1954 г. не было обнаружено течения по всему плёсу.

В июне 1955 г., когда Щербаковская ГЭС работала круглосуточно в базисе Московской энергосистемы, течения наблюдались инструментально по всему отрогу и равнялись на траверзе затопленного с. Вольское в верхней части плёса 0.1 м/сек.

Итак, в навигационный период весь Центральный плёс и широкие части Моложского и Шекснинского плёсов находятся под воздействием ветровых течений, которые следуют направлению ветра, отклоняясь от него только вследствие конфигурации берегов. В летние дни распределение течений напоминает зимний период и вода следует к Щербаковской ГЭС в соответствии с рельефом дна.

Стоковые течения господствуют на Волжском и Южно-Шекснинском плёсах, а также в верхних частях Моложского (выше пос. Борок затопленный) и Шекснинского плёсов (выше бывш. с. Ольхово). Суточное регулирование ГЭС хотя и в меньшей степени, чем зимой, но все же очень сильно сказывается на режиме течений. Переборский залив находится в зоне влияния шлюза, создающего периодические сильные течения.

ВЫВОДЫ

1. Режим течения Рыбинского водохранилища различен в навигационный и зимний периоды. Зимой основными являются стоковые потоки, а в безледный период на большей части водохранилища решающее значение приобретают неустойчивые ветровые течения.

2. Районами устойчивых стоковых течений на протяжении всего года являются Волжский плёс, Южно-Шекснинская горловица, а также северные части Моложского и Шекснинского плёсов.

3. В первых двух участках в ходе суточного регулирования ГЭС течения быстро прекращаются и вновь возникают в соответствии с прохождением волны пуска или отрицательной волны сброса. Скорость волны во много раз превышает скорость течения воды. Зимой волна деформируется из-за напорных условий, создаваемых ледяным покровом. Влияние режима работы ГЭС сказывается вообще на всем водохранилище, в частности с ним связано возникновение периодических «обратных» течений.

4. Центральная часть водохранилища зимой почти застойна, однако величины температурных градиентов и ряд других признаков свидетельствуют о сравнительно большей проточности затопленных русел рек.

5. В навигационный период в Центральном плёсе водохранилища господствует ветровое перемешивание, создающее ветровые течения, направление которых зависит от направления ветра и конфигурации берега. Преобладают ветры западных румбов, а следовательно, — восточные течения. Ветровой коэффициент на основании имеющихся наблюдений равен 0.02—0.03.

6. На водохранилище наблюдались компенсационные течения.

7. В целом Рыбинское водохранилище характеризуется сложной системой течений, различных в разных его районах и меняющихся по сезонам. Их изучение требует продолжения наблюдений и в особенности изыскания методики для изучения крайне слабых течений в условиях большого водоема.

ЛИТЕРАТУРА

- Д а в ы д о в В. К. 1927. О гидрологическом режиме Петровской губы Онежского озера. Изв. Гос. гидролог. инст., № 19.
- Е г и а з а р о в И. В. 1934. Суточное регулирование Волховской гидроэлектрической станции. Изв. НИИ гидротехники, т. 12.
- К а р а у ш е в А. В. 1955. Гидравлика рек и водохранилищ. Изд. «Речной транспорт», Л.
- К р ы ж к и й С. И. и М. Ф. М е н к о в с к ы й. 1950. Гидрологические основы речной гидротехники. Изд. АН СССР, М.—Л.
- С т р у й с к и й П. И. 1930. Связь между действующим ветром и поверхностным течением. Зап. по гидрограф., т. LXIII.
- Т л ы ш М. и П. В и к т о р о в. 1940. Запасы рыб и гидростроительство. Пищепромиздат, М.—Л.
- Ф е л и ц и й Б. И. 1956. Режим уровня при суточном регулировании в нижнем бьефе Щербаковской ГЭС. Метеоролог. и гидролог., № 1.

ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ЕЕ ДИНАМИКА

Как во всяком водоеме, в Рыбинском водохранилище абсолютная величина температуры воды, ее годовой ход, горизонтальное и вертикальное распределение играют большую роль в развитии организмов и распределении их по участкам и глубинам.

Температурный режим водохранилища в значительной мере определяется гидрологическими и морфологическими особенностями последнего. Наличие ряда частных описаний Рыбинского водохранилища (Труды биологической станции «Борок», вып. 1, 1950; вып. 2, 1955; Шмерлинг и др., 1952) позволяет нам только в самых общих чертах остановиться на его характеристике.

Как водоем с зарегулированным стоком, Рыбинское водохранилище характеризуется различной величиной колебания уровня воды (от 1.8 м в 1954 г. до 6.5 м в 1946 г.), а следовательно, и различной степенью пропускности. Средняя глубина водохранилища при наиболее низком и наиболее высоком уровнях весеннего наполнения составляла 4.2 и 5.7 м. При проектном уровне наполнения глубины от 0 до 5 м занимают 48% общей площади, а глубины более 10 м — всего 13.7%. Это указывает на мелководность водоема и, как следствие, на полное ветровое перемешивание его водных масс.

Водохранилище принимает воды бассейнов трех больших рек — верховьев Волги, Мологи и Шексны. Разница в их географическом положении по широте превышает 7°, что не может не отразиться на температурном режиме.

Следует указать на чрезвычайно извилистую береговую линию северо-западного побережья и на значительное количество мелких притоков, впадающих в водохранилище по южному и западному берегам.

Исследованиями Рыбинской гидрометеорологической обсерватории установлено, что 70% общего количества дней навигационного периода на водохранилище отмечаются продолжительными ветрами силой до 5 и более баллов. В течение 1½—2 час. такие ветры вызывают на глубоководных участках волну высотой до 1 м, что обуславливает перемешивание всей массы воды водоема. Пробладают ветры западной четверти, которые составляют 45% всех случаев. Восточные ветры наблюдаются лишь в 30% случаев. Средние проценты штилей за отдельные месяцы навигационного периода, полученные из данных наблюдений гидрометстанции с. Брейтово за 1945—1955 гг., указывают на малую продолжительность штилевых периодов, особенно весной и осенью:

Месяцы	Штили (в ‰)
Май	9.8
Июнь	11.4
Июль	11.6
Август	15.1
Сентябрь	10.2
Октябрь	9.5
Ноябрь	6.1

Наибольшее значение в Рыбинском водохранилище имеют стоковые и ветровые течения. Стоковые течения вызваны, с одной стороны, поступлением в водохранилище воды через Угличскую ГЭС и из рр. Молога и Шексны и, с другой стороны, сбросом воды через Щербаковскую ГЭС. Стоковые течения наблюдаются в основном в суженных участках плёсов. Их роль в перемешивании слоев воды возрастает весной, в период прохождения по рекам паводочной волны, и зимой в связи со сработкой водохранилища. Величина зимних скоростей течения и степень проточности водохранилища, кроме высоты урона, определяются режимом работы Щербаковской и Угличской ГЭС (Кренке, 1958). Величина ветровых течений, помимо скорости ветра, зависит также от высоты уровня водохранилища. Эти течения более характерны для расширенных участков и Центрального плёса.

Основными материалами для настоящей статьи послужили наблюдения над температурой воды, полученные Научно-исследовательской биологической станцией «Борок» в рейсах и в прибрежной зоне у Борма, систематические наблюдения на станциях и постах Рыбинской гидрометеорологической обсерватории и некоторые материалы Дарвинского заповедника.

По характеру вертикального распределения температур Рыбинское водохранилище наиболее близко к озерам смешанного типа, с переменной стратификацией по временам года (Чеботарев, 1955), а по абсолютной величине температуры — к умеренным озерам (Зернов, 1949).

Основными факторами, обуславливающими изменение температуры воды во времени, являются поглощение водой солнечной радиации, теплообмен между водной толщей и атмосферой и турбулентность водных масс. В связи с тем, что эти факторы имеют годовой ход, горизонтальное и вертикальное распределение температуры рассматривается по сезонам года.

Период весеннего нагревания воды наступает с того момента, когда под влиянием лучистой энергии солнца и теплообмена между атмосферой и водной толщей устанавливается положительный, т. е. направленный в воду, тепловой поток. Нагревание воды начинается еще подо льдом после того, как сходит снег, но особенно интенсивно проходит оно в первый месяц после вскрытия водоема. В весенний период характерно сравнительно медленное накопление тепла, повышение температуры воды от значений, близких к 0°, до 8—9°, а также более высокая температура воды по сравнению с температурой воздуха. Заканчивается весенний период вертикальным расслоением воды водохранилища — формированием термических зон (Богословский, 1951).

Горизонтальное распределение температуры, особенно в первой половине весны, характеризуется ясно выраженной гетеротермией. Максимальные значения температуры наблюдаются в прибрежной зоне водохранилища и в устьях малых рек, минимальные — в центральной части. Основной причиной гетеротермического состояния водоема являются различные сроки вскрытия и очищения ото льда отдельных его

участков, что в свою очередь определяется количеством тепла, приносимого притоками.

Даты вскрытия береговых участков водохранилища, по данным Гидрометеорологической обсерватории за 1945—1954 гг., приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Даты вскрытия участков водохранилища

Участок	Гидрометпост	Даты вскрытия		
		средняя много- летняя	ранняя	поздняя
Суженные участки плёсов и устья малых рек	Город Весьегонск	17 IV	9 IV	27 IV
	Село Коприно	20 IV	10 IV	29 IV
	Село Брейтово	20 IV	11 IV	27 IV
	Город Пошехонье-Володарск	20 IV	9 IV	29 IV
	Город Череповец	21 IV	12 IV	25 IV
	Район плотины Переборы	27 IV	15 IV	10 V
Широкие части плёсов и центральная часть	Село Мякса	28 IV	18 IV	7 V
	Мыс Рожновский (1952—1955 гг.)	29 IV	16 IV	5 V

Средние многолетние сроки вскрытия для удаленных от берега участков водохранилища не установлены, однако наблюдения последних лет показали, что юго-западные районы вскрываются позже ближайших наблюдательных пунктов (гидрометпостов) на 8—10 дней (табл. 1), а северные и северо-восточные — на 12—14 дней. Более раннее вскрытие суженных участков плёсов на рр. Волге, Мологе, Шексне и устьев малых рек южного и западного побережий вызывается поступлением сюда паводочных вод. Расширенные участки плёсов (у с. Мякса) и центральная часть водохранилища (у мыса Рожновского) вскрываются значительно позже (табл. 1). Почти одновременно с расширенной частью Шекснинского плёса вскрывается и приплотинный участок у Перебор, расположенный в южной части водохранилища. Причиной его позднего вскрытия являются непроточность участка и некоторая его изолированность от водохранилища. Весной роль притоков в повышении температуры воды определяется их водностью и температурой приносимой воды. Влияние малых притоков имеет узко местное значение, в то время как водные

Таблица 2

Средние декадные температуры воды (в °C) за 1948—1955 гг.

Месяц, декада	Село Коприно	Город Весьегонск	Село Мякса	Мыс Рожновский (1952—1955 гг.)
Апрель { II	—	0.8	—	—
Май { I	2.6	3.8	—	—
	7.3	8.1	6.1	3.4
	10.3	10.4	9.5	7.6
	12.7	13.4	12.2	10.3

Примечание. Тире означает отсутствие данных из-за ледостава.

массы трех крупных рек — Волги, Мологи и Шексны — определяют термический режим более обширных районов водохранилища. В табл. 2 приведена средняя декадная температура воды за апрель и май по отдельным участкам.

Из сопоставления табл. 1 и 2 видно, что в то время, когда в Переборском заливе, в расширенных участках плёсов и в центральной части едце

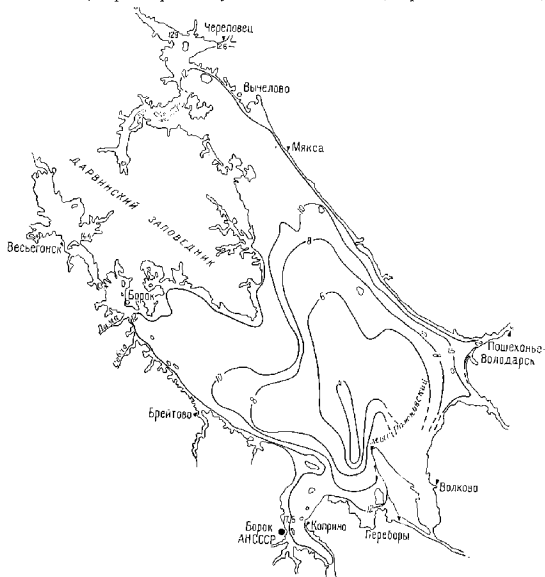


Рис. 1. Изотермы поверхностного слоя воды 19 мая 1955 г.

Треугольниками обозначены гидрометеорологические посты, числами — температура воды (в °С).

сохраняется лед (III декада апреля), свободная ото льда прибрежная зона и верхние суженные участки плёсов имеют уже сравнительно высокую температуру воды (с. Коприно, г. Васьегопск). Еще более высокая температура наблюдается в верхнем горизонте прибрежной зоны, имеющей глубины до 1 м. Так, весной 1956 г., в день вскрытия водохранилища у мыса Рожновского, температура воды в прибрежной зоне у Борка в 9 час. была: на участках глубиной 0.3—0.4 м — от 11.1 до 12.7°, на участках глубиной 0.5—0.6 м в среднем — 10.5°.

Характерное для весны горизонтальное распределение температур представлено на картах поверхностных и придонных изотерм (рис. 1 и 2). Карты составлены по 32 измерениям, выполненным 17—20 мая 1955 г., через 5—7 дней после очищения ото льда центральной части водохранилища. Приведение всех измеренных температур к одному

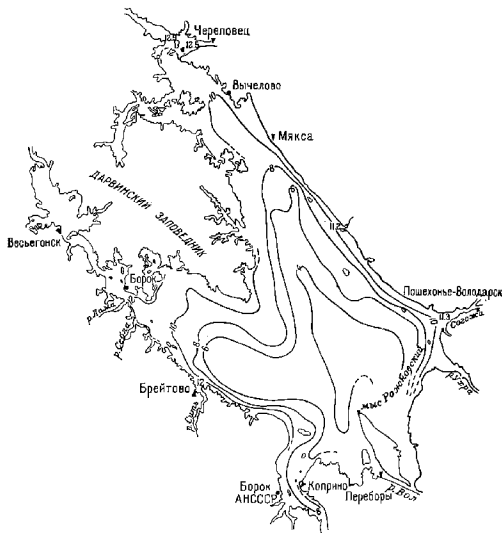


Рис. 2. Изотерма придонного слоя воды 19 мая 1955 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

сроку — 19 мая — выполнено с помощью кривых соответственных температур.

Как видно из рис. 1, поверхностная температура по акватории водохранилища изменяется в широких пределах от 4 до 17,5°. Если учесть, что в прибрежной зоне у Борка на глубине 0,3—0,5 м днем 19 мая температура достигала 20—21°, то разность между крайними температурами составляла 16—17°. Разница в придонных температурах значительно меньше — всего 8° (рис. 2). Наиболее прогретыми весной были Волжский и Моложский плёсы, южное и западное побережья. Наиболее холодные массы воды были расположены в северном и восточном районах центральной части. Ранней весной 1954 и 1956 гг.

распределение температур воды было сходным, но основная масса холодной воды лежала севернее, примерно над бывшим руслом р. Шексны.

В зависимости от метеорологических условий разных лет температура воды в водохранилище весьма различна. В табл. 3 дано изменение средних температур воды в III декаде апреля и I декаде мая у отдельных пунктов за 1947—1955 гг.

Таблица 3

Изменение средних декадных температур воды (в °C) у гидрометпостов за 1947—1955 гг.

Месяц, декада	Село Врейтово	Город Весьеговск	Село Мякса	Вып. г. Молога и мис. Рокитовский
Апрель, III	0.2—10	0.3—8.5	0.0—7.8	0.0—5.0
Май, I	5.0—12.0	5.0—10.0	2.0—8.5	1.0—7.0

В связи с различным распределением температур воды по годам перемещаются и сроки перехода температуры через 5 и 10°. Прежде всего более высокие температуры устанавливаются в верхнем горизонте прибрежной зоны. По данным 1953 г., в прибрежье у Борка, на станциях

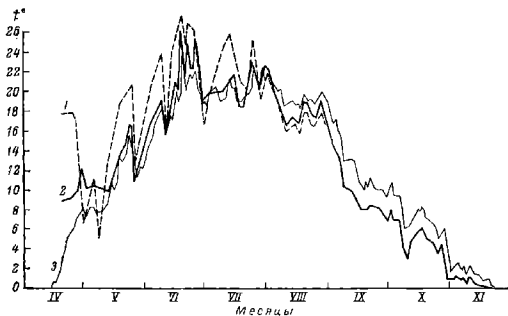


Рис. 3. Температура поверхности воды (1953 г.) в прибрежной зоне у Борка (1, 2) и на глубоководном участке у с. Коприно (3).

1 — станция глубиной до 0,7 м; 2 — станция глубиной до 1,5 м; 3 — глубоководный участок у с. Коприно

глубиной от 0,4 до 1,5 м переход поверхностной температуры через 5° произошел значительно раньше, чем у с. Коприно (рис. 3). По гидрометпостам южного и западного побережий водохранилища разница в сроках перехода температуры через 5° во все годы не превышала 4 дней. На побережье Шекснинского плёса и в Переборском заливе, по сравнению с западным побережьем, переход температуры через 5° в отдельные годы запаздывал на сроки до 10 дней. Характерно, что в годы с теплой активной

весной (1947, 1950, 1951, 1953), со средней месячной температурой воздуха в апреле от 3.8 до 4.5°, одинаковые температуры воды появлялись

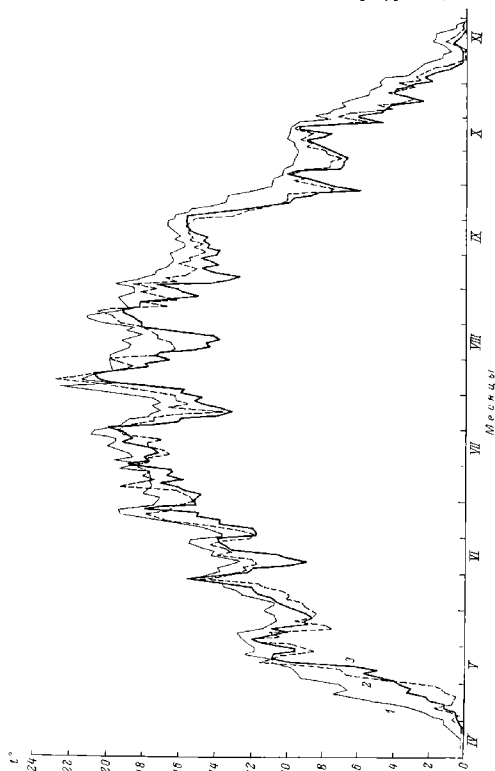


Рис. 4. Температура неперемешанной воды у гидрометра в 1955 г.
1 — с. Коприно; 2 — близ Романовский; 3 — с. Млыса.

почти одновременно на всех участках при средней дате перехода температуры через 5° у с. Коприно 25 апреля. В годы с холодной весной (1949, 1952, 1954, 1955), со средней температурой воздуха в апреле от -1.1

до $+0.7^{\circ}$, сроки различны, а средняя дата перехода температуры через 5° у Коприя отодвигается на 3 мая. В расширенных участках плёсов и в центральной части наступление тех же температур наблюдалось еще позднее, однако систематических наблюдений здесь не велось.

Сроки наступления более высоких температур, например 10 и 15° , по этим районам значительно сближаются, но некоторая разница в температурах удерживалась в течение всего безледного периода (рис. 4).

Заканчивая характеристику горизонтального распределения температуры воды весной, следует отметить, что общее повышение температуры воды и воздуха в весенний период, по наблюдениям 1948—1955 гг., в районе затопленного г. Мологи и мыса Рожкиевского характеризуется следующими данными: от III декады апреля к III декаде мая температура воды повышается в среднем на 10.4° , а температура воздуха — на 8.1° ; от мая к июню температура воды повышается на 8.1° , воздуха — на 6.6° .

По данным наблюдений 1953—1955 гг., примерно до первой половины мая в прибрежной зоне у Борка на глубинах 0.5 — 0.6 м температура воды на 9 — 10° превышала температуру глубоководного участка у с. Коприно. а зона глубиной 1 — 2 м — на 5 — 6° .

Вертикальное распределение температуры в отдельных районах перед вскрытием водохранилища можно свести к двум типам слоистости: на проточных участках — зимняя гомотермия, на непроточных — зимняя стагнация. Ко времени вскрытия водохранилища благодаря проникновению через лед солнечной радиации температура воды у нижней кромки льда повышается и наступает частичная зимняя циркуляция. После вскрытия, с дальнейшим повышением температуры поверхностных слоев, а главное с усилением конвекционно-ветровой циркуляции, в водоеме наступает кратковременный период весенней гомотермии. В Рыбинском водохранилище весенняя гомотермия наблюдается, как правило, в первой половине мая при температурах от 4 до 9° .

В безледный период вследствие наличия практически непроточной центральной части и более проточных верхних участков плёсов формирование термических зон в отдельных районах водоема проходит по-разному. В проточных верхних участках плёсов в течение всего года наблюдается гомотермия, и даже летом температурные градиенты, по имеющимся данным, не превышали 0.2° на 1 м.

Более сложно вертикальное распределение температуры в расширенной части Волжского плёса, особенно в месте его перехода в центральную часть водохранилища. Кривая вертикального распределения температуры у затопленного г. Мологи 26 мая 1956 г. (рис. 5, а) свидетельствует о наличии двух водных масс с различными температурами. Над холодными водами с температурой 5.2 — 5.7° располагаются более прогретые воды Волжского плёса с температурой 10° . Граница двух водных масс — слой «скачка» расположен между 7 и 10 м. В поверхностном слое в результате прогрева и ветрового перемешивания образовался второй «скачок» со значительным температурным градиентом (2.4° на 0.5 м). Следует отметить, что в это же время в Волжском плёсе против с. Коприно вертикальное распределение температуры по глубине было сравнительно однородным. Незначительный «скачок» имел место на глубине 2.0 — 2.5 м. Температура поверхностного слоя равнялась 12.1° , придонного — 10.9° .

Вследствие позднего очищения ото льда в 1956 г. центральной части водохранилища и расширенных участков плёсов (18 — 23 мая) период весенней гомотермии закончился здесь лишь 1 — 2 июня при температуре

6—9°. Измерения, произведенные в середине центральной части водохранилища (рис. 5, б) и к востоку от бухты Средний Двор в русле р. Шексны (рис. 5, в) 27, 29 мая и 1 июня, дают однородное распределение температуры воды по глубине и незначительный (до 1°) прогрев толщи воды между сроками наблюдений.

С 3 июня начался интенсивный прогрев верхних слоев воды, и к 7—8 июня температура повысилась до 16—20° (рис. 5, б, в). Придонные температуры повысились до 8—10°, и только к северо-востоку от Центрального мыса, в местах с глубиной более 10 м, до 10 июня наблюдалась температура 6.8—7.1°.

Появившийся 3 июня вследствие прогрева поверхностных слоев воды температурный «скачок» в последующие дни неуклонно опускался вниз:

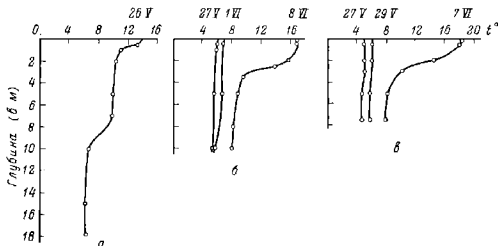


Рис. 5. Кривые вертикального распределения температуры воды в Рыбинском водохранилище весной 1956 г.

а — у затопленного г. Мологи; б — в середине центральной части водохранилища; в — в русле р. Шексны к востоку от бухты Средний Двор.

4 июня зона металимниона наблюдалась на глубине 1—1.5 м, 7—8 июня — на глубине 3—4 м. Усилившийся 10 июня до 4 баллов ветер вызвал интенсивную поперечную циркуляцию с ясно выраженными ветровыми полосами и способствовал опусканию зоны «скачка» к 13 июня до 7—8 м. Таким образом, участки водохранилища глубиной до 7—8 м к 13 июня полностью прогрелись. Придонная температура повысилась до 15—19°, и вся толща воды стала однородной, без разделений на вертикальные температурные зоны.

На участках глубиной более 10 м придонные температуры к 13 июня не превышали 10.3°, т. е. здесь имели место все три температурные зоны, причем самым мощным был эулимнион.

Температурные градиенты в период интенсивного прогрева были очень высоки. Так, 8 июня к северу от пристани Гридино и к северу от затопленного с. Горькая Соль в слое 0.5—4.0 м температурный градиент составлял 2.2° на 1 м; 10 июня к северо-востоку от Центрального мыса в слое 0.5—4.0 м градиент равнялся 2.1°, в слое «скачка» 4—5 м градиент достигал 7.5°, а в слое от 5 до 11 м — понижался до 0.03°. Здесь необходимо указать, что за весь период с 3 по 13 июня только однажды, с 10 на 11 июня, ветер усилился до 4 баллов. В остальное время наблюдался штиль или ветер в 1 балл.

Таким образом, весенний период 1956 г. начался с III декады мая и длился по 13 июня, в общей сложности 21—23 дня, причем последний этап весеннего периода — формирование термических зон — продолжался 10 дней: с 3 по 13 июня.

Многочисленные наблюдения, проведенные Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией и биостанцией «Борок» показали, что стратифицированное состояние водоема весьма непродолжительно. Значительная площадь зеркала водохранилища (4550 км²) и часто повторяющиеся ветры

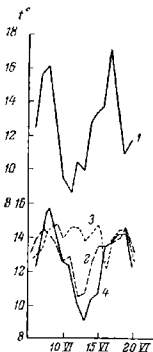


Рис. 6. Ход температуры воздуха (1) и воды в июне 1955 г. у гидрометпостов г. Везьегонска (2), г. Пошехонье-Володарска (3) и с. Мякса (4) при северо-западном ветре.

силой 4—5 баллов и выше способствуют интенсивному ветровому перемешиванию всей водной толщи водохранилища. Насколько быстро ветровое перемешивание распространяется вглубь и по акватории, видно из наблюдений, произведенных биостанцией «Борок» в центральной части водохранилища в июне 1953 г. Здесь 6—8 июня при ветре 3—4 м/сек. сохранялась стратификация, и разность поверхностных и придонных температур составляла 4—6°. Со второй половины дня 8 июня ветер усилился и 9 июня достиг силы 6 баллов, а 10 июня в тех же пунктах наблюдалась гомотермия, и лишь в местах глубины более 10 м сохранялась разность температур до 0.5°. Температура поверхностных слоев понизилась на 2—3°, а придонных — повысилась на 1—2°, т. е. произошло перераспределение тепла между слоями воды.

При слабых, но устойчивых ветрах, в водохранилище наблюдается горизонтальное перемещение слоев воды без их существенного перемешивания. Более прогретые поверхностные воды стоняются к наветренному берегу, а у подветренного берега на поверхность выходят более холодные глубинные воды. В результате разность температур у противоположных берегов, по имеющимся данным, достигает 5°, а ход температуры воды у наветренного берега может быть противоположен ходу температуры воздуха (рис. 6; Пошехонье-Володарск, 12—15 июня). Этот процесс

ясно выражен на карте поверхностных и придонных изотерм 23 июня 1954 г., построенной по 22 измерениям температуры (рис. 7). Расположение изотерм поверхностного слоя дает картину стока воды к восточному берегу. В западной части водохранилища 23 июня еще сохранялась разность температур не менее 2°. Очевидно, здесь на поверхность вышла вода, занимавшая ранее средние горизонты. У восточного берега, наоборот, поверхностные слои воды опустились вниз, что и определило более высокую температуру придонных слоев. Вообще же температура придонных слоев в указанное время бывает выше, чем у южного и западного берегов.

Как уже было сказано, образование термических зон знаменует собой начало летнего периода термического режима водоема. Летний период в свою очередь может быть разделен на 3 основных этапа: весенне-летний, летний и летне-осенний (Богословский, 1951).

В Рыбинском водохранилище летний период чаще всего устанавливается в первой половине июня и продолжается, в среднем, до конца

августа. В начале периода, в весенне-летний этап, происходит увеличение теплозапаса и проникновение тепла в более глубокие слои воды. Зона температурного «скачка» продолжает спускаться и, по данным 1954—1955 гг., к концу первой половины июля достигает дна и на глубоководных участках. Таким образом, вся толща воды в водохранилище представляет собой мощный эпилимнион с близкой к максимальной температурой и незначительными температурными градиентами.

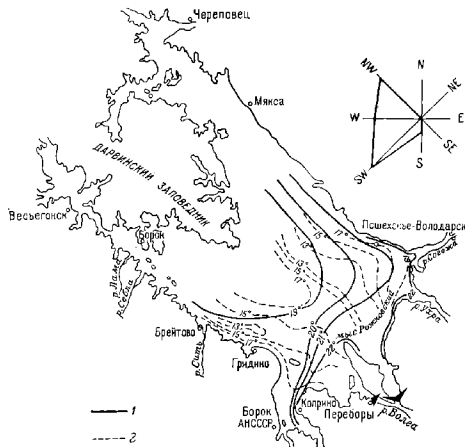


Рис. 7. Поверхностные (1) и придонные (2) изотермы 23 июня 1954 г.
Роза ветров с 20 по 23 июня 1954 г.

Летний этап характеризуется стабилизацией теплозапаса и годовым максимумом температуры воды. По данным наблюдений Рыбинской обсерватории за 15 лет, с 1941 по 1955 г., максимум температуры наблюдался 4 года в июне, 8 лет в июле и 3 года в августе. Температура наибольшего прогрева в отдельные годы обычно колебалась от 21 до 25°, и только в маловодный 1954 г. с теплым летом при температурах воздуха 28—30° максимальная температура воды на глубоководных участках достигала 27°. В прибрежной зоне, по данным 1954—1955 гг., максимальная температура доходила до 30—32° и наблюдалась многократно в июне, июле и августе. В придонных слоях воды на глубине более 15 м наивысшие температуры достигали 22°, на глубине от 5 до 10 м — 22—23°. Максимум температуры воды, как правило, предшествовал максимуму температуры воздуха. Сроки наступления наивысших температур по всей акватории водохранилища близки между собой, но в отдельные годы (1952, 1953) в центральной части (у мыса Рожновского) и в 1953 г. у с. Мякса максимальная

температура наблюдалась на 30—40 дней позже, чем в Волжском и Моложском плёсах.

Как указывалось, наибольшее количество штилей бывает в июле (11.8%) и августе (15.1%). В продолжительные периоды штиля и легкого ветра в водохранилище устанавливается прямая стратификация. Разница между поверхностными и придонными температурами в центральной части может достигать 5°. Стратифицированное состояние водоема летом очень неустойчиво и нарушается даже при слабом ветре.

Со второй половины августа наступает летне-осенний этап, в течение которого медленное понижение теплозапаса чередуется с некоторым восстановлением его. Оба процесса проходят в условиях сохранения летнего вертикального распределения температуры. Распределение температуры по акватории однородно, хотя в отдельные годы в Шекснинском плёсе наблюдаются уже более низкие температуры. В это время охлаждение более резко выражено в прибрежной зоне. Здесь устанавливается противоположное весеннему соотношение температур прибрежных и глубоководных участков — температура в прибрежье на 3—5° ниже, чем вдали от берега (рис. 3).

С конца августа начинается осеннее охлаждение водохранилища, которое продолжается до конца октября и заканчивается наступлением температуры наибольшей плотности воды 4°. Характер вертикальной термической стратификации изменяется. Вследствие значительного потрвого перемешивания понижение температуры в условиях осенней гомотермии идет равномерно по всей толще воды. Горизонтальное распределение температуры однообразно, исключая более охлажденное прибрежье и Шекснинский плёс. Появившаяся в летне-осенний этап разница в температурах между Шекснинским плёсом и остальной частью водохранилища продолжает увеличиваться под влиянием поступления в плёс холодных вод из бассейнов северных рек — Шексны и Суды. Этот приток сказывается и на сроках перехода температуры воды водохранилища от более высоких значений к более низким через 10°, а затем через 5°. По многолетним данным, переход температуры через 10° наблюдается у с. Мякса в среднем 21 сентября, а у с. Коприно — 3 октября; через 5° — у с. Мякса 11 октября, а у с. Коприно — 22 октября. Наиболее высокая температура воды осенью наблюдается в Волжском плёсе, что объясняется поступлением сюда вод Угличского водохранилища с более высокой температурой.

В зависимости от метеорологических условий разных лет температура воды в начале осеннего периода изменяется в широких пределах: по наблюдениям 1952—1955 гг., у мыса Рожновского в середине сентября температура воды была в 1952 г. 6—7°, а в 1955 г. — 16—18° (рис. 8).

С дальнейшим понижением температуры воздуха и поверхностных слоев воды в водоемах наблюдается, как правило, обратная температурная стратификация. На Рыбинском водохранилище из многочисленных наблюдений лишь в отдельных случаях, и чаще всего на мелководьях, были зарегистрированы весьма непродолжительные периоды обратной стратификации, причем разность поверхностных и придонных слоев воды только в одном случае равнялась 0.8°, а во всех других — не превышала 0.2—0.3°.

С наступлением температуры наибольшей плотности воды водоем поступает в зимний термический период. Ветровое перемешивание замедляет падение температуры поверхностных слоев до 0°, но зато способствует быстрому уменьшению запаса тепла во всей толще и создает благоприят-

ные условия для появления переохлажденных частиц воды и льдообразовательных процессов.

В связи с различным теплозапасом и условиями выхолаживания льдообразовательные процессы развиваются на различных участках

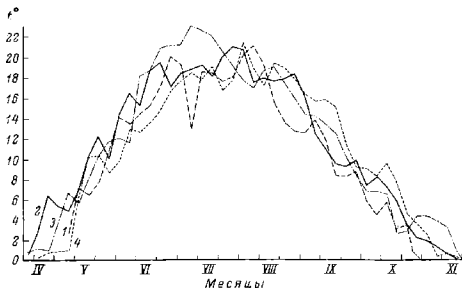


Рис. 8. Пятидневные температуры воды у мыса Рожновского за 1952-1955 гг.

1 — 1952 г.; 2 — 1953 г.; 3 — 1954 г.; 4 — 1955 г.

водохранилища в разное время. Многолетние сроки установления ледостава на отдельных береговых участках водохранилища приведены в табл. 4.

В центральной части и расширенных участках плесов водохранилища ледяной покров устанавливается еще позднее. В первые дни ледяной покров здесь неустойчив и при неблагоприятных условиях может разрушаться на больших пространствах.

С образованием ледяного покрова перемешивание водных масс значительно ослабевает, прежде всего из-за отсутствия ветрового перемешива-

Таблица 4

Даты ледостава по гидрометрогам (1951—1955 гг.)

Гидрометрост	Дата ледостава		
	средний много- летний	ранний	поздний
Село Микса	10 XI	24 X	23 XI
Село Брейтово	14 XI	1 XI	23 XI
Город Востоконск	15 XI	24 X	23 XI
Село Конрино	17 XI	8 XI	25 XI
Мыс Рожновский	20 XI	7 XI	23 XI

ния. Кроме того, с повышением температуры воды у дна и установлением прямой плотностной слоистости прекращается и конвективное перемешивание. Основная роль в этот период принадлежит турбулентному перемешиванию (Зайков, 1955). Вполне понятно поэтому, что роль турбулент-

ного перемешивания будет возрастать с увеличением проточности водоема или его участков. Вместе с тем степень проточности определит и тип температурной слоистости на данном участке. К сожалению, систематические измерения температуры в зимний период проведены лишь в Переборском заливе (Рыбинская обсерватория) и Воляском плёсе (биостанция «Борок»). Для Моложского плёса имеются единичные измерения Дарвинского заповедника.

По данным 1950—1953 гг., в Переборском заливе с момента ледостава и далее происходит постепенный прогрев от дна вышележащих слоев воды. Величина зимних температур воды в большой мере зависит от того теплозапаса, который остался в воде после ледостава. Так, осенью 1951 г. при ледоставе (вторая половина ноября) придонные слои воды до глубины 17—18 м имели температуру 1° , к концу декабря до этой температуры прогрелся уже слой воды от дна до 4 м, а придонная температура повысилась до 1.5 — 1.7° . К концу марта температура воды, равная 1° , была уже на глубине 1.5 м, 2° — на глубине 4 м и 4° — в придонном слое. В 1950 и 1952 гг., когда при ледоставе температура придонного слоя была 0.5° и ниже, зимние температуры этого слоя не превышали 2° , а прогрев всей толщи воды до 1° наблюдался только в конце марта—начале апреля.

На проточных участках не может быть ни подобного распределения температур, ни столь высоких их значений. Измерения Дарвинского заповедника, проведенные в феврале и марте 1952—1954 гг. на бывшем русле р. Мологи против Борок заповедного, дают по вертикали глубинной 10—12 м температуру воды 0.2 — 0.3° при скорости течения на глубине 5 м от 3 до 6 см/сек.

Наблюдения в Воляском плёсе, проведенные биостанцией «Борок» в 1953—1955 гг. по разрезу Борок—Коприно, дают по всей его ширине очень однообразную и по сравнению с другими частями водохранилища более низкую температуру. Причиной этого являются наличие полыньи ниже Угличской ГЭС, где происходит выхолаживание сбрасываемой воды, и значительная проточность плёса.

В зиму 1954 г. биостанцией «Борок» дважды было произведено обследование центральной части водохранилища по разрезу на северо-восток от с. Гридино. При первом обследовании, с 10 по 14 февраля, измеренные поверхностные и придонные температуры оказались близкими к 0° , и только в бывшем русле р. Мологи на глубине 16.5 м температура воды была 1.7° . При втором выезде, с 29 по 31 марта, поверхностные температуры колебались от 0.4 до 0.8° , а придонные — от 2.4 до 2.9° , т. е. в обоих случаях в бывшем русле р. Мологи наблюдалась обратная стратификация, свидетельствующая об отсутствии или крайне незначительной проточности водохранилища на этом участке.

В конце зимы—начале весны 1956 г. состоялись три выезда в центральную и южную части водохранилища с заходом в малые реки. Первый выезд продолжался с 16 по 23 марта, второй — с 28 марта по 3 апреля и третий — с 10 по 12 апреля. Уровень водохранилища в период зимних работ не изменялся. Произведенные измерения позволили вычислить температурные градиенты, величина которых дает представление о степени стратифицированности отдельных участков водоема и их проточности. Во всех местах измерений наблюдалась обратная стратификация. Наибольшие градиенты — до 1.8° на 1 м — имели место в заливах по руслам малых рек (рис. 9; р. Себла). Придонные температуры воды здесь достигали 2.5° . Высокие температурные градиенты — до 0.83° — встречались в западном и северо-западном районах центральной части водо-

хранилища. Придонные температуры этих районов не превышали 1.8° , а поверхностные — 0.4° . Характерное для зимы вертикальное распределение температуры наблюдалось на бывшем русле р. Мологи к северо-востоку от с. Грядипо при глубине 11.5 м. Во время первого выезда

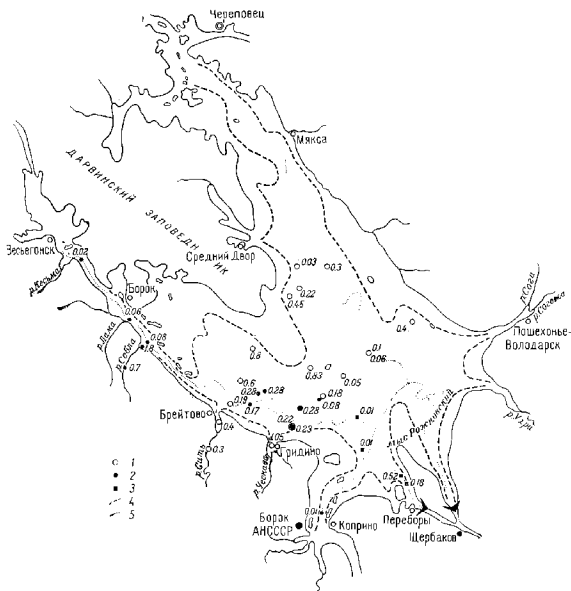


Рис. 9. Температурные градиенты 16 марта—12 апреля 1956 г.

1 — 16—23 марта; 2 — 28 марта—3 апреля; 3 — 10—12 апреля; 4 — урез воды во время экспедиций; 5 — бывшие русла рек.

(17 марта) наибольшее различие температур по вертикали (градиент 0.41° на 1 м) было отмечено близ дна, на глубинах от 10 до 11.5 м. Выше лежащие слои воды от 10 до 6 м имели градиент 0.32° , от 6 м до верхней кромки льда — 0.06° на 1 м. Во втором случае (28 марта) слой с наибольшим градиентом поднялся до 8—9 м, а показатель градиента увеличился с 0.41 до 1.15° . От 9 м до дна градиент был всего лишь 0.1° . Величина градиента в верхнем слое, над 8 м, по сравнению с 17 марта существенно не изменилась.

Высокий градиент, равный 1° на 1 м между 13 и 14 м глубины, был выявлен над бывшим руслом р. Волги между о. Юршиным и мысом Рожновским. Здесь же оказался максимум придонной температуры для глубоководной части водохранилища, равный 2.45° .

Как видно из рис. 9, наименьшие температурные градиенты наблюдались в плёсах, по руслам рр. Волги, Молога, Шексны. Значительная проточность и малые градиенты отмечались также в южном и юго-восточном районах центральной части.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рыбинское водохранилище имеет весьма неоднородное горизонтальное и вертикальное распределение температур, особенно ярко выраженное в весенний и осенний периоды.

Основным фактором, обеспечивающим неравномерное распределение температур по плёсам, является различное географическое положение бассейнов рек, впадающих в водохранилище. Степень удаленности участка от бывших русел рек, принятая И. Ф. Овчинниковым (1950) за основу при выделении в водохранилище сходных по режиму групп и комплексов участков, по нашему мнению, может играть первостепенную роль лишь в зимний период. В весенне-летний период, когда время и степень прогрева водной толщи определяются в первую очередь сроком очищения участка от льда и удаленностью от берега, в основу выделения районов (зон) должны быть положены именно эти признаки. Представляется целесообразным по сходному температурному режиму выделять в водохранилище три основные зоны, границы которых, в зависимости от уровня водохранилища, могут перемещаться.

1. Прибрежье — от уреза до 2-метровой изобаты, устья малых рек (Сить, Согожа, Ухра и др.) и суженные участки плёсов Моложского (примерно до устья р. Ламы), Шекснинского (выше Вячелова) и Волжского (до Шуморовского острова).

2. Расширенные участки плёсов Моложского и Шекснинского — от пунктов, указанных в характеристике первого района, до оконечности Центрального мыса, а также Волжского — по бывшему руслу р. Волги до места, где ранее находился г. Молога; сюда же следует отнести и Шекснинскую горловину, хотя режим ее имеет существенные специфические особенности.

3. Центральная часть водохранилища.

В весенний и летний периоды наиболее высокие температуры наблюдаются в прибрежных районах и в суженных частях плёсов. Внутри этого района более низкие температуры наблюдаются на северном и северо-западном побережье.

Самые низкие температуры весной располагаются в северном и северо-восточном районах центральной части. Разница в температурах этих районов может превышать 15° .

В осенний период наиболее высокие температуры наблюдаются в Волжском плёсе и в центральной части водохранилища, наиболее низкие — в прибрежной зоне и в Шекснинском плёсе.

Температурная стратификация ярче всего выражена весной и в начале лета. Разность поверхностных и придонных температур в отдельные периоды превышает 10° . Из-за интенсивного ветрового перемешивания периоды прямой стратификации непродолжительны, а обратная стратификация в осенний период практически отсутствует.

В зимний период величина и распределение температур определяются степенью проточности отдельных участков водохранилища. По имеющимся данным, температура придонных слоев зимой не превышала 4°. Наиболее низкие температуры наблюдались в Волжском плёсе, наиболее высокие — в Переборском заливе.

ЛИТЕРАТУРА

- Богословский В. Б. 1951. О термическом режиме озера Глубокого в безледный период. *Вопр. геогр.*, сб. 26.
- Зайков Б. Д. 1955. *Очерки по озероведению*. Гидрометеопиздат, Л.
- Зернов С. А. 1949. *Общая гидробиология*. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кренке А. Н. 1958. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища. *См. настоящий выпуск*.
- Овчинников И. Ф. 1950. *Краткий очерк Рыбинского водохранилища*. Тр. биол. станции «Борок», вып. 1.
- Чеботарев А. И. 1955. *Гидрология суши*. Гидрометеопиздат, М.
- Шмерлинг И. Е., П. Д. Буторов, А. А. Лебедев, А. М. Баранов. 1952. *Опыт эксплуатации Рыбинского водохранилища*. Изд. Мин. реч. флота СССР, М.
-

М. И. Новожилова

БАКТЕРИАЛЬНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ВОДНОЙ ТОЛЩИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рыбинское водохранилище за пятнадцатилетний период своего существования в гидробиологическом отношении обследовано достаточно полно. Работами Ф. Д. Мордухай-Волтовского (1955), К. А. Гусевой (1955) и других изучены закономерности распределения донной фауны, зоопланктона и фитопланктона. Микробиологические же исследования здесь почти не производились, если не считать работы Н. А. и М. В. Мосевичей (1954), в которой приводятся данные, касающиеся количественного распределения лишь сапрофитной микрофлоры и некоторых физиологических групп бактерий. По их данным, количество сапрофитов в Рыбинском водохранилище колеблется в пределах 27—6000 колоний в 1 мл и в среднем составляет 545 колоний на 1 мл. Как известно, сапрофитные бактерии отражают в основном картину санитарного состояния водоема и составляют лишь незначительный процент общего числа микроорганизмов (Разумов, 1932; Кузнецов 1952; Родина, 1954).

Более полное представление о значении микроорганизмов в трофическом режиме водоема можно получить на основании учета их методом прямого счета, разработанным для пресных водоемов у нас в СССР А. С. Разумовым (1932, 1947, 1955). Сопоставление этих данных с экспериментальными работами А. Г. Родиной (1949), Н. С. Гаевской (1949), Е. Ф. Мануйловой (1953) и К. В. Горбунова (1946) показывает, что бактерии могут иметь большое значение в питании водных беспозвоночных.

Задачей настоящего исследования являлось проследить изменение общего числа бактерий в различных частях Рыбинского водохранилища в течение летних периодов 1954 и 1955 гг., а также дать характеристику сапрофитной микрофлоры и отдельных физиологических групп, участвующих в круговороте веществ в водоеме.

МЕТОДИКА

Пробы воды отбирались в стерильные склянки емкостью 50—100 мл прибором Францева. Для учета бактерий методом прямого счета проба воды в количестве 10—20 мл, а в прибрежье 3—5 мл профильтровывалась через мембранный ультрафильтр № 2 или № 3. Фильтры окрашивались 4%-м карболовым эритрозином с подогревом. Окраска производилась следующим образом. В небольшой чашке Петри нагревалась на спиртовке краска до появления пара. Затем фильтры или вырезанные из них кусочки с осевшими на поверхности фильтра бактериями (вверх стороной, содержащей бактерий) помещались на поверхность краски. Окрашивание дли-

лось 15—20 мин. После окрашивания отмывалась излишняя краска путем перекалывания фильтров из одной чашки с водой в другую. Отмывание краски можно было считать законченным, когда поля фильтра становились почти бесцветными и на фильтровальной бумаге, на которой высушивались фильтры, не оставалось следов краски.

Общее количество бактерий подсчитывалось с иммерсионной системой при увеличении 1350. При подсчете отдельно учитывались палочки, кокки и дрожжеподобные микроорганизмы. Количество бактерий пересчитывалось на 1 мл по формуле

$$X = K = \frac{N}{V},$$

где X — количество бактерий в тысячах на 1 мл;

K — постоянный коэффициент; коэффициент K можно вычислить путем деления фильтрующей площади прибора на просчитываемую площадь окулярного сетчатого микрометра;

N — число микробов, найденное в среднем на просчитываемую площадь;

V — объем профильтрованной воды.

В последние годы мембранные ультрафильтры находят все более широкое применение за границей. Так, например, Янваш (Janpash, 1954) пользовался мембранными фильтрами при исследовании микробного планктона Неаполитанского залива и применил несколько видоизмененный метод учета бактерий по сравнению с принятым в СССР. Окраску фильтров он производил не эритрозином, а метиленовой синью (0.5 г краски на 10 мл 96%-го спирта и 100 мл дистиллированной воды) и для просветления фильтров применял смеси различных масел. В США и Англии также ведутся исследования над использованием и усовершенствованием методов работы с мембранными фильтрами (Busch, 1953; Taylor, Bergman, Oliver, 1953).

Содержание в воде сапрофитных бактерий определялось методом разливов в чашках Петри. Посев производился глубинным методом 0.1 мл воды.

Для учета медленно растущих бактерий колонии на чашках просчитывались вторично по истечении 10 суток. Отдельно учитывались споровые формы бактерий, палочки, кокки и дрожжи.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИЙ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Исследования, проведенные нами в 1954 г. (Нопскилова, 1955), показали, что распределение бактерий по вертикали в Рыбинском водохранилище является более или менее равномерным. Поэтому в работе 1955 г. мы сочли возможным анализировать содержание бактерий лишь в поверхностных слоях. Результаты учета распределения общего числа бактерий приводятся на рис. 1, 2 и 3.

В 1954 г. общее количество бактерий колебалось в пределах 500 — 800 тыс./мл. Наибольшее количество бактерий было обнаружено в эстуариях рр. Согожи и Чеснавы и меньшее — в центральной части водохранилища.

В 1955 г. общее число бактерий было несколько выше и составляло в среднем 600—1200 тыс./мл (рис. 1). Наибольшее количество бактерий, достигающее до 1.5—2.5 млн в 1955 г., как и в 1954 г., было найдено в эстуарии р. Согожи. В Шекснинском плёсе наиболее богаты в бактериальном отношении районы восточного побережья (с. Гаютино и дер. Ягорба близ Череповца). Особенной бедностью отличались районы южной (дер. Вол-

ково, Шекснинская горловина, р. Ухра) и центральной частей водохранилища, а также Волжский плёс, кроме станции у с. Коприно. Количество бактерий в этих местах редко превышало 500 тыс./мл, а чаще было равно 150—400 тыс. клеток бактерий на 1 мл воды. Что касается Моложского плёса, то здесь относительно богаты бактериями районы Борка заповедного, устья р. Себлы и о. Первомайка, менее всего бактерий обнаружено в северной части отрога.

Наибольшее скопление сапрофитных бактерий (табл. 1) наблюдалось в эстуариях рр. Согожи (станция 4), Волги, Шексны (близ г. Череповец, станция 3) и Чеснавы (станция 8), что указывает на большую загрязненность этих мест.

На берегу р. Согожи расположено много населенных пунктов, в том числе г. Пошехонье-Володарск, на р. Шексне — г. Череповец с его многочисленными заводами, па р. Волге происходит оживленное судоходство и массовый лов рыбы. Все это является причиной значительного загрязнения указанных мест всевозможными отбросами, богатыми органическими соединениями, усваиваемыми сапрофитной микрофлорой.

Количество колоний, выросших на МПА (мясо-пептонный агар) в 1954 г., колебалось в пределах 111—3172 в 1 мл воды, в 1955 г. — от 20 до 532 и в среднем было равно 200—500. Меньше всего сапрофитов было на станциях, расположенных в центральной части водохранилища.

Относительной бедностью, как в содержании общего числа бактерий, так и сапрофитов, отличались станции, расположенные в устье р. Сяты и к северо-востоку от с. Брейтово.

На рис. 2 и 3 приводятся данные по распределению бактерий в пробах воды, отобранных в планктонной съемке и в прибрежье. Обе съемки были проведены в июне 1955 г. Разница по времени между ними составляет примерно две недели. Поэтому полученные данные вполне сравнимы. Количество бактерий в различных биотопах прибрежья водохранилища выше, чем в тех же районах планктонной съемки, но разница эта не так уж велика. Так, например, среднее количество бактерий в пробах воды, отобранных на различных станциях в планктонной съемке, составляло 600—1000 тыс. клеток на 1 мл, соответственно в прибрежном рейсе — 800—1200 тыс. По различным биотопам прибрежья наблюдается примерно та же картина распределения бактерий, что и по другим районам водохранилища. Наибольшие количества бактерий были найдены в Шекснинском плёсе по восточному его побережью, в южной части Моложского плёса и в районе с. Грядино. Значительное количество бактерий в прибрежье было обнаружено у бухты Средний Двор и Центрального мыса; по-видимому, выедание бактерий зоопланктоном в этих местах незначительно, так как количество последнего в момент отбора проб воды было невелико. Следует заметить, что время генерации бактерий на этих станциях было равно минимум 18 час. и максимум 42 часа, т. е. бактерии давали в среднем менее одной генерации за сутки. Бедны бактериями станции, расположенные в южной части водохранилища (р-н Шекснинской горловины, Рожновского мыса, у дер. Волково).

Относительное богатство бактериальной флоры в прибрежных районах водохранилища легко объясняется тем, что воды в этих местах значительно богаче минеральными и органическими соединениями, приносимыми как с берегов, так и образующимися на месте за счет более быстрой минерализации накапливающихся здесь растительных и животных остатков. Этому в значительной мере содействует и более быстрое прогревание прибрежных участков водохранилища.

Таблица 1

Количественное распределение сапрофитных бактерий в различных районах Рыбинского водохранилища в пересчете на 1 мл воды (1955 г.)

	У б.з.м.		Против устой р. Сати	К северо- востоку от с. Брейново	Средняя показатель	Эстуария Р. Согожин	К юго-западу от с. Мака- лово	Бухта Сред- ний Двор	Город Коло- децкий	Остров Куржач
	1	2								
17—28 мая 1955 г. . . .	520	850	1230	140	410	590	3150	580	1100	480
27 июня—6 июля 1955 г.	100	220	150	170	970	1000	5320	20500	—	—

Продолжение

Ректа Шенская выше г. Че- револа	Вершина водохрани- лища	Нижне с. Давы- довское	Село Копорье	К юго-западу от с. Васько	К северу от Пенгиль- ного вала	К северо- востоку от Борисо- вского поселка	Ректа Мо- лода выше с. Харла- мовское	Восток- ский плес	Бороз- дочный
31	30	27	37	45	40	15	15	17	18
17—28 мая 1955 г. . . .	420	1190	780	970	330	2	580	220	800
27 июня—6 июля 1955 г.	580	410	660	150	880	540	450	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Сухостоя у досто- верного	Против Угров р. Селенг	Рева Селенг у р. Иле- рмуйт	Огров Иле- рмуйт	Огров Иле- рмуйт (средний год)	Рева Селенг (с. Чер- касское)	Рева Селенг (с. Бур- тово)	Угров р. Челюдь	К северо- востоку с. Иргизи	К юго-восто- ку от села Байновского
18а	19	20	21	21а	11	12	8	93	60
1000	500	780	280	—	380	160	1780	740	670
—	300	—	300	—	220	350	—	—	—

17—28 мая 1955 г. . . .

27 июня—6 июля 1955 г.

Продолжение

Рева Уха	Шеленг- ская город- щина	У м.р. Крестный	Село Восток св.ское	Рева Восток у г. Мил- кина	Рева Восток у г. Углича	Огров Ш- морский	Рева Селенг	Сухостоя в с. Глазково
55	61	54	63			76	23	47а
650	940	470	2800	—	—	810	830	2010
7670	1070	—	—	200	820	—	—	—

17—28 мая 1955 г. . . .

27 июня—6 июля 1955 г.

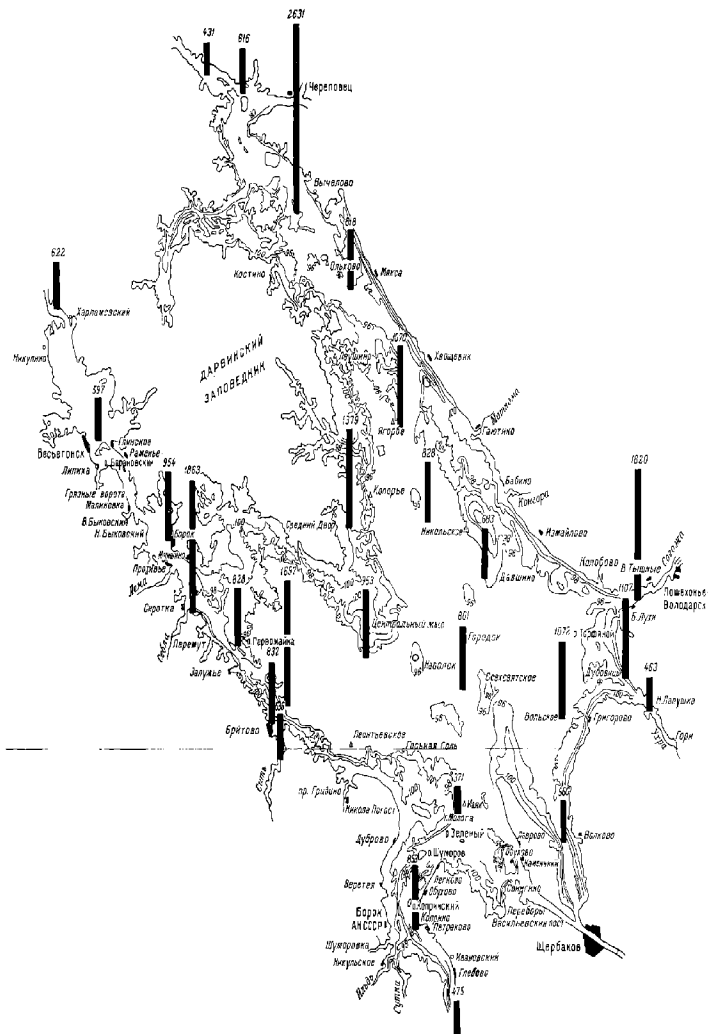


Рис. 2. Количественное распределение бактерий в Рикхском водохранилище (июль 1955).
Цифры обозначают количество бактерий в т.д./мл.

Как и следовало ожидать, количество колоний сапрофитов на большинстве исследованных станций побережья (табл. 1) было выше, чем в открытой части водохранилища. Обилие легкоусвояемого органического вещества в литорали создает все условия для развития сапрофитной микрофлоры.

Таблица 2

Количество колоний микроорганизмов, растущих на МПА и голодном агаре в пересчете на 1 мл воды (июнь 1955 г.)

	Номера станций побережья												
	2	63а	60	58	57	51	48	43а	43	48	47	39	35
МПА . . .	1540	490	900	2340	1190	1220	1000	—	300	200	1300	600	380
Голодный агар . .	2720	490	2950	—	2320	6000	5600	260	510	1080	6560	6640	—

Продолжение

	Номера станций побережья												
	35а	36	33	30	11	23	18	18а	20	16	11	9	6
МПА . . .	450	260	80	140	580 ¹	1150	580	3160	310	670	740	430	750
Голодный агар . .	1400	670	1660	3600	800 ¹	1280	1160	—	370	1390	1700	—	—

Е. Н. Мишустинным (1948) для почв и С. И. Кузнецовым (1952) для водоемов было установлено, что споровые бактерии являются индикаторами на присутствие в почве или воде трудноусвояемых органических веществ типа α -гуматов.

В связи с этим интересны результаты, полученные нами по распределению в Рыбинском водохранилище споровых бактерий (табл. 3). Наибольшее количество споровых бактерий сосредоточено на станциях, расположенных в Моложском плёсе (особенно в его южной части), у бухты Средний Двор и Центрального мыса, а также на некоторых станциях в центральной части водохранилища. Это объясняется тем, что моложские воды, так же как и воды района Центрального мыса, богаты гуминовыми веществами. В этих местах залиты торфянистые болота, которые как раз богаты гуматами.

В центральной части водохранилища, по-видимому, происходит значительный вынос споровых бактерий из грунтов.

Много споровых бактерий было найдено на станции 1 у Коприна, особенно во второй половине лета. Надо полагать, что большинство аллотонных веществ, легко доступных бактериям и приносимых с паводковыми водами, успевает разложиться к этому времени. Частично разлагаются и отмирающие водоросли, и в воде начинает накапливаться большое количество трудноусвояемого органического вещества. При этом в весенние месяцы (май, июнь) отношение числа споровых бактерий к общему числу сапрофитов невелико и составляет 1—6%.

¹ Дер. Малиновка.

Таблица 3

Количество колоний спорных бактерий (в ‰ от общего числа сапрофитов) в Рыбинском водохранилище (май—июль 1955 г.)

Местоположение станций	17—23 мая			27 июня—6 июля			3—16 июня		
	общее количество сапрофитов в 1 мл воды	количество колоний спорных бактерий	% спорных от общего числа сапрофитов	общее количество сапрофитов в 1 мл воды	количество колоний спорных бактерий	% спорных от общего числа сапрофитов	общее количество колоний сапрофитов в 1 мл воды	количество колоний спорных бактерий	% спорных от общего числа сапрофитов
У с. Копринце	520	30	6.1	100	10	10	—	—	—
У Шумаровского острова	810	0	0	—	—	5	—	—	—
У г. Удьяча	—	—	—	820	30	3.6	—	—	—
У бывш. г. Мологи	1860	10	0.5	220	10	4.5	—	—	—
Против устья р. Сити	1230	0	0	150	30	20	—	—	—
К северо-востоку от с. Брейтово	140	20	7.1	170	10	6	—	—	—
Центр водохранилища	410	20	5	970	0	0	—	—	—
У г. Мышкина	—	—	—	200	10	—	—	—	—
Эстуарий р. Согожи	590	20	3.4	2050	20	0.9	—	—	—
К юго-западу от с. Измайлово	—	—	—	340	30	9	—	—	—
К юго-востоку от бухты Средний Двор	8150	30	0.9	5320	20	0.4	—	—	—
У г. Козьмодемьянска	580	40	7	20500	10	0.05	380 ¹	201 ¹	5.2 ¹
У о. Каргач	1100	10	0.9	—	—	—	—	—	—
Устье р. Заблудашки	480	0	0	—	—	—	80	10	125
Река Суда	830	0	0	380	10	2.6	—	—	—
Река Шексна выше г. Череповца	420	0	0	—	—	—	—	—	—
Вершина водохранилища	1190	0	0	580	30	5.1	—	—	—
Ниже с. Васильевское	780	0	0	—	—	16.6	—	—	—
У дер. Ягорбы	—	—	—	150	25	—	—	—	—
Против с. Гаутино	2010	1	0.05	—	—	6	1220	390	32
У с. Мякса	—	—	—	660	40	—	100	10	10
Район с. Конорье	970	30	3.1	—	—	—	—	—	—
К юго-западу от с. Бабино	330	0	0	—	—	—	—	—	—
К северу от Центрального мыса	660	0	0	540	180	33.3	260	40	15.3
Река Молога, выше с. Харламовское	860	0	0	450	10	2.2	—	—	—
Между рр. Себлгой и Ламой	—	—	—	—	—	—	670	10	1.5
Против г. Васьегонска	220	0	0	—	—	—	580	260	44.8
Против Борка заломедного	900	0	0	—	—	—	140	10	7.1
В устье р. Себлги	500	0	0	300	50	17	—	—	—
У о. Первомайка	280	30	10.7	—	—	25	—	—	—
Река Сить у г. Черкасова	880	0	0	—	—	36.3	—	—	—
Река Сить у с. Брейтово	160	40	25	350	290	80	430	40	9.3
Против с. Грядино	1780	0	0	—	—	7.7	—	—	—
У дер. Бор-Тимоши	—	—	—	220	80	—	—	—	—
У с. Вольское	—	—	—	260	20	—	—	—	—

¹ Сухостой.

Интересно, что число споровых бактерий убывает в Волжском отроге вниз по течению в направлении к г. Угличу, тогда как общее содержание сапрофитных бактерий, наоборот, возрастает (табл. 3). Так, на станции, расположенной у с. Коприно, количество сапрофитных бактерий было равно 100%, а споровых — 10%, на станции у г. Мышкина соотношение сапрофитных и споровых было равно 200 и 5%, а у г. Углича — 820 и 3,6%. Это вполне понятно потому, что предприятия г. Мышкина, а тем более г. Углича сбрасывают в р. Волгу массу всевозможных отходов, которые подвергаются в первую очередь воздействию беспоровой сапрофитной микрофлоры. Для более полного учета микрофлоры (так

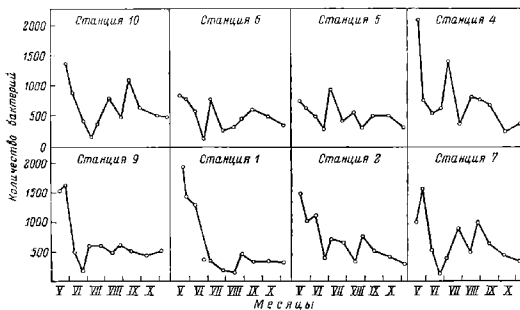
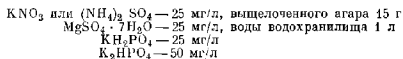


Рис. 4. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище (1954 г.).
Номера станций даны по табл. 1.

называемых олигокарбофилов), содержащейся в воде, наряду с МПА, по рекомендации А. С. Разумова, нами применялся голодный агар следующего состава:



Предполагается, что бактерии, растущие на таком агаре, способны жить в водоеме за счет того небольшого количества питательных веществ, какое содержится в воде. Было показано, что на голодном агаре бактерий вырастает в 3—6 раз больше, чем на МПА (табл. 2).

Вопрос о динамике численности и биомассы бактерий в 1954 г. был достаточно полно освещен в нашем сообщении (Новожилова, 1955).

В 1955 г. картина распределения бактерий по сезонам имеет примерно тот же характер, что и в предыдущем году, за исключением периода паводка (рис. 4, 5). 12 мая 1954 г. во время паводка как общее число бактерий, так и количество сапрофитов было наибольшим, тогда как весной

1955 г. количество бактерий по прямому счету было невелико. Возможно, что ко времени отбора проб в мае 1955 г. основной паводок прошел (майский рейс был начат позже на 5 дней) и бактерии вместе со взвешенными частицами успели осесть на дно. Можно предположить также, что в 1955 полноводном году водохранилище было сильнее разбавлено речными водами, бедными бактериями.

Как в 1954, так и в 1955 гг. к концу июня по всему водохранилищу число бактерий резко снизилось. Так, если 10 июня среднее количество бактерий по всем станциям было равно 1 млн 137 тыс. клеток в 1 мл воды, то в двадцатых числах июня соответствующая цифра была равна всего 597 тыс., т. е. количество бактерий уменьшилось почти вдвое (рис. 5). Та же картина наблюдалась и в 1954 г. (рис. 4). К концу июня обогащен-

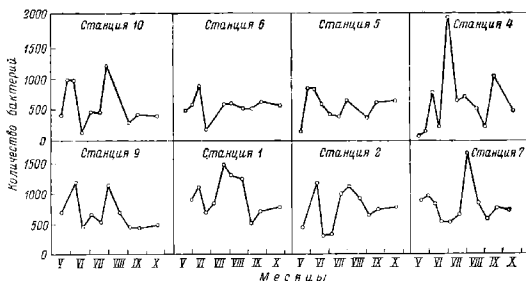


Рис. 5. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище (1955 г.).

Номера станций даны по табл. 1.

ные питательными элементами паводочные воды уже успевают пройти через водохранилище, а поступление аллохтонных органических веществ за счет фотосинтеза фитопланктона невелико. Все это замедляет развитие бактерий.

По-видимому, с этим связано и то, что в 1954 г. (по данным Е. Ф. Мануйловой) в период наименьшего содержания бактерий в составе зоопланктона наблюдалось значительное количество отмерших дафний.

В течение летних месяцев (июль—август) количество бактерий держалось на довольно высоком уровне и составляло в среднем 900—1200 тыс./мл, что связано с цветением фитопланктона. К осени обычно происходит постепенное уменьшение числа бактерий, но в 1955 г. количество бактерий в этот период, как и во время всего сезона, было значительно выше, чем в 1954 г. Исходя из данных распределения бактерий в водохранилище, мы рассчитали биомассу, принимая объем клеток, согласно данным А. Г. Родиной для пресных водоемов (1950). Удельный вес бактерий принимали за единицу. Средняя биомасса в 1954 г. была равна 0.84 мг/л, а в 1955 г. — приблизительно 1.2 мг/л. Соответственно изменению числа бактерий по сезонам изменялась и их биомасса, достигая максимума в летние месяцы (июль, август) примерно 1.5 мг/л.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ВОДНОЙ ТОЛЩЕ РАЗЛИЧНЫХ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП БАКТЕРИЙ

Вопросы, связанные с участием микроорганизмов в круговороте веществ в водоемах, заслуживают особого внимания. Мы попытались дать качественную (а по дрожжам и количественную) оценку некоторых процессов, в которых, как известно, роль бактерий велика. В 1954 г. нами учитывались бактерии, принимающие участие в круговороте азота (нитрификаторы, денитрификаторы, фиксирующие свободный азот атмосферы). серы (десульфуризирующие), анаэробные и аэробные клетчаточные бактерии, участвующие в круговороте углерода, и, наконец, дрожжеподобные микроорганизмы. В 1955 г. подробно исследовался вопрос распределения в водохранилище дрожжеподобных грибов и клетчаточных бактерий. Для выделения бактерий применялись жидкие и твердые селективные среды, согласно прописям В. Л. Омелянского (1940).

БАКТЕРИИ, ФИКСИРУЮЩИЕ СВОБОДНЫЙ АЗОТ АТМОСФЕРЫ

Из бактерий, относящихся к этой группе, мы учитывали *Azotobacter chroococcum* и *Clostridium pasteurianum*.

Из данных, представленных в табл. 4 и 5, видно, что азотобактер в воде встречался редко и только у о. Первомайка был обнаружен на глубинах 0, 2, 4 и 8 м; единственный раз он был найден на прибрежной станции. В виде одиночных клеток *Azotobacter* был отмечен близ устья р. Сити (глубина 8 и 10 м) и у бухты Средний Двор (на глубине 4 и 6 м). *Clostridium pasteurianum* распространен в Рыбинском водохранилище шире. На табл. 4 и 5 видно, что он встречается почти на всех станциях, на которых проводились исследования. Н. А. и М. В. Мосевичи (1954) также указывают на широкое его распространение в Рыбинском водохранилище.

Для обнаружения нитрифицирующих бактерий применялась среда следующего состава: $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 2 г, K_2HPO_4 — 1 г, MgSO_4 — 0.5 г, NaCl — 2 г, сернокислой закиси железа — 0.4 г, дистиллированной воды — 1 л.

За ходом процесса следили по исчезновению аммиака и появлению в среде азотистой, а затем и азотной кислот. Наличие в среде азотистой кислоты определялось с помощью реактива Грисса. Аммиак определялся в среде с помощью реактива Неслера. Для обнаружения азотной кислоты применялся дифениламин с крепкой серной кислотой. Нитрифицирующие бактерии (табл. 4, 5) были обнаружены в прибрежной части водохранилища (Хохотка) и в устье р. Чеснавы, на других же станциях встречались очень редко.

Для выделения бактерий, восстанавливающих нитраты, применялась питательная среда для *Denitrifluorescens* с лимоннокислым натрием или аммонием. Денитрификаторы являются группой бактерий, широко представленной в различных биотопах Рыбинского водохранилища (табл. 4, 5).

Для выделения из воды бактерий, восстанавливающих сульфаты, была применена агаризованная среда, применявшаяся Ю. И. Сорокиным (1952) при выделении десульфуризирующих бактерий из различных образцов грунтов и воды.

Как видно из табл. 4 и 5, десульфуризирующие бактерии встречаются довольно часто, особенно в октябре. Они были обнаружены в 50% всех

Распределение бактерий различных физиологически

Группа бактерий	К юго-западу от с. Измайлово					Эстуарий р. Чеснавы	Прибрежье (р-н дер. Хохотин)							
	поверхность	2 м	4 м	8 м	дно		поверхность	поверхность	1 м	2 м	3 м	4 м	7 м	8 м
Десульфурирующие	—	—	—	—	+	+++	+	—	+	—	+	—	—	
Денитрификаторы	—	—	—	—	—		—	—	+	+	+	+	+	—
Нитрификаторы	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+	—	—	
Azotobacter	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	
Clostridium	—	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—	—	
Клетчатковые аэробные	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	
Клетчатковые анаэробные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Распределение различных физиологических групп

Группа бактерий	У с. Григорово	Эстуарий р. Волги				Средина водохранилища		
	поверхность	поверхность	2 м	4 м	8 м	поверхность	2 м	дно
Десульфуризирующие	3 колонии в 1 мл	—	2 колонии	—	8 колоний	10 колоний	—	4 колонии
Денитрификаторы	—	—	++	++	—	+	+++	+
Нитрификаторы	—	—	—	—	—	—	—	+
Azotobacter	—	—	—	—	—	—	—	—
Clostridium	+++	—	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Клетчатковые аэробные	+++	—	+++	+++	+++	—	+++	+++
Клетчатковые анаэробные	—	—	—	—	—	—	—	—

исследованных проб воды. На некоторых станциях бактерии, восстанавливающие сульфаты, найдены на всех глубинах от поверхности до дна. В июне 1954 г. эти бактерии были обнаружены лишь в 25% взятых проб.

Надо заметить, что десульфуризирующие бактерии, являясь анаэробами, более распространены в илах. Широкое же распространение этой группы бактерий в воде, по-видимому, объясняется постоянным перемешиванием водных масс, в результате чего десульфуризирующие бактерии попадают в воду из илов.

Для выделения и обнаружения серобактерий применялся метод, предложенный Исаченко. Агаризованная среда для десульфуризирующих бактерий, зараженная культурной *Vibrio desulfuricans*, наливалась в пробирку, а затем вносилась исследуемая проба воды в количестве 3 мл. Серобактерии должны были развиваться в слое воды над агаром, однако они ни разу не были обнаружены ни в одной пробе воды.

Аэробные разрушители клетчатки были найдены почти во всех исследованных пробах (табл. 4 и 5), причем летом разрушение клетчатки происходило чаще всего с помощью грибов, а осенью —

Таблица 4

группы в Рыбинском водохранилище (июнь 1954 г.)

У о. Первомайна												
16-суточная станция							23-суточная станция					
поверх- ность	2 м	4 м	6 м	8 м	10 м	дно	поверх- ность	2 м	4 м	6 м	8 м	дно
—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	—	+++	—
+	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—	+	—
+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	—	+++	—
—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 5

бактерий в Рыбинском водохранилище (октябрь 1954 г.)

Вблизи бухты Средний Двор					Вблизи устья р. Сити					
поверх- ность	2 м	4 м	6 м	8 м	поверх- ность	2 м	4 м	8 м	10 м	14 м
2 ко- лонии	—	—	—	—	—	—	—	3 ко- лонии	—	12 ко- лоний
+	+	+	+++	+	+	—	+++	+	+++	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
+++	+++	+++	+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
+++	—	—	—	—	+++	+++	—	—	—	—

за счет деятельности *Cytophaga*. Исследования, проведенные в 1955 г., подтвердили данные предыдущего года о широком распространении в воде клетчатковых аэробных бактерий.

Клетчатковые анаэробные бактерии встречались в пробах воды очень редко.

Изучение дрожжевых микроорганизмов заслуживает особого внимания, так как в литературе накопилось немало сведений о их высокой пищевой ценности для водных беспозвоночных (Салимовская-Родина, 1940; Родина 1949; Константинов, 1951). Нашими исследованиями (Крисс и Новожилова, 1954) было показано, что дрожжевые организмы, выделенные из Черного, Охотского морей и Тихого океана, являются прекрасным кормом для червя *Nereis succinea*.

Для выделения дрожжей употреблялся сусло-агар. Выделение производилось методом разлива и методом проращивания на мембранных ультрафильтрах № 3. Фильтры перед употреблением кипятятся в течение получаса в дистиллированной воде. Проба воды в количестве 35—40 мл профильтровывалась в аппарате Зейтца, отдельные части которого

предварительно прожигались над пламенем спиртовки. Сверху прибор закрывался обожженной стеклянной крышечкой. Затем фильтр с осевшими на нем клетками микроорганизмов накладывался тыльной стороной на сусло-агар для проращивания. После 3—4 дней инкубации при температуре 18—26° производилось микроскопирование всех колоний. Дрожжки переливались в пробирку со скошенным сусло-агаром. При методе разли-вок для посева употреблялось 0.5 мл воды. В общей сложности было выделено около 85 культур белых, розовых и черных дрожжей, относящихся к родам *Torula* и *Rhodotorula*. Количество дрожжевых микроорганизмов в Рыбинском водохранилище колеблется в пределах 75—156 тыс. клеток в 1 л воды. Дрожжки составляют значительный процент в биомассе бактерий, так как они много крупнее их. В водохранилище дрожжки встречались чаще в поверхностных слоях. Особенно много их в реках. В дальнейшем будет дано подробное сообщение о дрожжах Рыбинского водохранилища.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Общее количество бактерий в 1955 г. было выше, чем в 1954 г., и составляло в среднем 800—1000 тыс./мл.

2. Распределение бактерий в водной толще неравномерно. Наибольшее количество бактерий обнаружено на левом берегу, от устья р. Согожи до г. Череповца, в южной части Моложского плёса до с. Гридино. Бедны в бактериальном отношении южная часть водохранилища и Центральный плёс.

3. Замечена определенная закономерность в распределении бактерий по сезонам. Весной (май, середина июня) количество бактерий держится на высоком уровне, что связано с влиянием паводковых вод. К концу июня происходит резкое снижение числа бактерий. Больше всего их было обнаружено в летние месяцы (июль, август), что связывается с усиленным развитием в это время фитопланктона. К осени происходит постепенное уменьшение числа бактерий.

4. Биомасса бактерий в 1954 г. в среднем была равна 0.84 мг/л и в 1955 г. — 1.2 мг/л.

5. Содержание сапрофитов варьировало в пределах 50—5200 колоний в 1 мл. Наибольшее количество сапрофитной микрофлоры найдено в районах крупных населенных пунктов (города Череповец, Пошехонье-Володарск, Углич, с. Гридино и др.), т. е. там, где в водохранилище больше сбрасывается отходов.

6. Наибольшее количество споровых форм сапрофитных бактерий (до 50%) было найдено в районах Моложского отрога и Центрального мыса, что указывает на богатство этих вод трудноусвояемыми органическими веществами.

7. Исследования показали, что из физиологических групп бактерий чаще всего в водохранилище встречались: а) бактерии, фиксирующие свободный азот атмосферы в анаэробных условиях; б) бактерии, восстанавливающие нитраты, и в) клетчаточные аэробные бактерии.

8. Широко распространена в водохранилище группа дрожжевых и дрожжеподобных грибов.

9. Было выделено около 85 штаммов белых, розовых и черных дрожжей, отнесенных к аспорогенным дрожжам родов *Torula* и *Rhodotorula*.

Количество дрожжей варьирует в пределах 75—156 тыс. клеток в 1 л воды.

ЛИТЕРАТУРА

- Гаевская Н. С. 1949. О пищевой селективности у животных-фильтраторов. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., вып. 1.
- Горбунков К. В. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов. Микробиология, т. XV, № 2.
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Константинов А. С. 1951. О разведении нового корма для рыб. ДАН СССР, т. 79, № 4.
- Крисс А. В. и М. И. Новожилова. 1954. Являются ли дрожжевые организмы обитателями морей и океанов? Микробиология, т. XXIII, № 6.
- Кузнецов С. Н. 1952. Роль бактерий в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, М.—И.
- Мацуилова Е. Ф. 1953. К вопросу о связи развития *Cladocera* с пищевым фактором. ДАН СССР, т. 90, № 6.
- Мишустин Е. Н. 1948. О роли споросных бактерий в почвенных процессах. Микробиология, т. XVII, № 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Масевич П. А. и М. В. Мосевич. 1954. Основные черты гидрохимического режима и микробиологические процессы в Рыбинском водохранилище. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИП АН СССР, вып. 2.
- Новожилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в Рыбинском водохранилище. Микробиология, т. XXIV, № 6.
- Омельянский В. Л. 1940. Практическое руководство по микробиологии.
- Разумов А. С. 1932. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. Микробиология, т. I, № 2.
- Разумов А. С. 1947. Методы микробиологических исследований воды. Изд. Мин. строит. предпр. тяжел. индустр., М.
- Разумов А. С. 1955. Мембранные фильтры и их применение при микробиологических исследованиях воды. Микробиология, т. XXIV, № 2.
- Родина А. Г. 1949. Бактерии как пища водных животных. Природа, № 10.
- Родина А. Г. 1950. Микробиологические исследования водоемов. Изд. АН СССР, М.—И.
- Родина А. Г. 1954. Бактерии в продуктивности каменистой литорали озера Байкал. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИП АН СССР, вып. 2.
- Салимовская-Родина А. Г. 1940. Бактерии и дрожжевые грибки как пища для *Cladocera* (*Daphnia magna*). ДАН СССР, т. 29, № 3.
- Сорокин Ю. И. 1952. Новые приемы выделения сульфатвосстанавливающих бактерий. Тр. Инст. микробиолог. АН СССР, т. 2.
- Busch J. 1953. New bacteriological technic for testing water and sewage. Water a. sew. works, April, p. 151.
- Jandlasch H. W. 1954. Beitrag zur Methode der direkten mikroskopischen Untersuchung von mikroorganismen auf membranfilter. Über die Aufhellung der Filter. Ztbl. Bact. Abt. I Orig. 161, H. 2/3, S. 225.
- Taylor E., N. Berman, C. Oliver 1953. Use of the membrane filter in the bacteriological examination of water. J. Appl. Chem., part. 3, p. 233.

Ю. И. Сорокин

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДНОЙ ТОЛЩЕ РЫБИЦКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Задача научно обоснованного народнохозяйственного освоения водохранилищ требует глубокого изучения закономерностей, управляющих их биологической продуктивностью. Важнейшим вопросом проблемы биологической продуктивности водохранилищ является вопрос об источниках органического вещества, за счет которого развиваются все формы жизни. В водохранилищах имеются три основных источника органического вещества: аллохтонное органическое вещество, сносимое стоком с суши и поступающее из других водоемов, органическое вещество макрофитов прибрежных зарослей и, наконец, органическое вещество, которое образуется за счет фотосинтеза фитопланктона в водной толще.

Как показывают исследования, даже в небольших водоемах с относительно большой береговой линией главным источником органического вещества, «кормящего» водоем, является первичная продукция фотосинтеза фитопланктона (Щербаков, 1953). Последнее в еще большей степени справедливо для водохранилищ с большим водным зеркалом, в которых благодаря колебаниям уровня сильно подавляется развитие прибрежной флоры. Поступление аллохтонного органического вещества играет существенную роль в общем балансе органического вещества в водохранилищах благодаря большим размерам стока. Однако и биологических процессах водоемов аллохтонное органическое вещество имеет подчиненное значение, поскольку оно поступает в виде «водного гумуса», который состоит из веществ, трудно доступных для бактерий (Скопичев и Крылова, 1955).

Размеры поступления в водохранилище аллохтонного органического вещества, так же как и урожай макрофитов прибрежья, довольно легко поддаются оценке. Определение же первичной продукции органического вещества в крупных водохранилищах до сих пор являлось задачей, практически не разрешимой.

Обычно фотосинтез фитопланктона в водоемах определяется методом склянок (Винберг и Иванова, 1935). Сущность его сводится к установке в водоем на разных горизонтах светлых и темных склянок с водой с этих же горизонтов. Определяя после суточной инкубации разность в содержании кислорода в светлых и темных склянках, можно затем рассчитать продукцию фотосинтеза в толще воды. Таким образом, для измерения продуктивности фотосинтеза в какой-либо точке водоема нужно делать суточную станцию и производить довольно сложный опыт, постановка которого возможна лишь в условиях сравнительно небольшого волнения. В небольших водоемах, где продуктивность фотосинтеза в разных частях приблизительно одинакова, можно, периодически определяя суточную

продуктивность в одном пункте, рассчитывать затем продуктивность всего водоема в целом (Винберг и Иванова, 1935; Щербаков 1953).

В больших же водоемах и тем более в морях невозможно судить о размерах первичной продукции по величине ее в какой-либо одной точке. В разных частях таких водоемов продуктивность фитопланктона обычно не совпадает и не может совпадать ввиду неравномерности распределения факторов среды (биогены, цветность), столь характерной для больших водоемов и особенно для водохранилищ. Определить достаточно достоверно размеры и скорость первичного продуцирования в больших водохранилищах можно лишь путем проведения ряда кратковременных съемок с достаточным числом станций в течение всего вегетационного периода с тем, чтобы иметь возможность оценить продуктивность всех частей водохранилища за этот срок.

Очевидно, что осуществить эту задачу с помощью упомянутого выше метода, требующего установки склянок на сутки в водоем, невозможно. Для этого требовалось бы слишком много времени и специальное судно. Кроме того, более чем в 50 случаях из 100 нельзя было бы ставить опыты в открытом водохранилище из-за сильного волнения.

Трудностям, с которыми было связано изучение первичной продуктивности органического вещества в водохранилищах, и объясняется отсутствие достаточно полных исследований по этому вопросу. Данные же, подобные данным П. П. Воронкова (1953), который рассчитал продукцию всего Рыбинского водохранилища, исходя из определенных фотосинтеза методом склянок в одном из его заливов, нельзя считать в какой-либо степени достоверными.

Занимаясь изучением фотосинтеза фитопланктона в Рыбинском водохранилище, мы убедились в неравномерности продуцирования разных его частей. Поэтому мы сразу же столкнулись с необходимостью разработки метода, позволяющего определять продуктивность фотосинтеза в водной толще по ходу судна без суточных станций.

Датчанин Стийман Нильсен (Steenmann Nielsen, 1952) подобрал эмпирическую формулу, с помощью которой ему удалось рассчитывать величины фотосинтеза в водной толще, исходя из величины поверхностного фотосинтеза, определяемого с применением радиоактивного углерода при инкубации склянок на судне. Однако эта формула оказалась пригодной лишь для Индийского океана.

Нам удалось, применяя чувствительную изотопную методику, разработать способ, который позволяет рассчитывать суточную продуктивность фитопланктона в водной толще, исходя из его продуктивности в поверхностной пробе воды. Определение последней величины не требует установки склянок в водоем. Его можно производить на ходу судна, инкубируя склянки с пробами в аквариуме. Этот метод не требует суточных стоянок судна. Его применение позволило произвести в Рыбинском водохранилище определения суммарной продуктивности путем кратковременных съемок суточной продуктивности всего водоема.

В 1955 г. мы провели с помощью указанного метода 8 съемок. Кроме того, с применением изотопной методики мы изучили влияние некоторых экологических факторов на фотосинтез фитопланктона.

МЕТОДИКА

Для оценки продуктивности фотосинтеза во всей толще воды под 1 м² поверхности водоема необходимо и достаточно определить его продук-

тивность на разных горизонтах водной толщи, начиная от поверхности и кончая горизонтом, где фотосинтез практически не идет. Для этого обычно и ставят суточный опыт по схеме А (рис. 1), т. е. устанавливают склянки с водой, отобранной с разных горизонтов, на эти же горизонты и определяют в них фотосинтез. Наши исследования показали, что величины фотосинтеза в водной толще могут быть рассчитаны из величины фотосинтеза в поверхностной пробе воды с учетом влияния на него в водной толще двух основных факторов, определяющих характер вертикального распределения величины фотосинтеза в каждом конкретном случае: ограниченной светопропускаемости воды и неравномерного вертикаль-

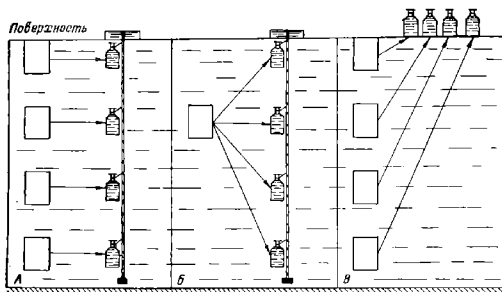


Рис. 1. Схема постановки опытов.

ного распределения продуктивного фитопланктона¹ и водной толще. При одинаковой ее насыщенности фитопланктоном и светом величины фотосинтеза были бы одинаковыми на всех горизонтах.

Опыты, проведенные на Рыбинском водохранилище, показали, что влияние распределения освещенности и фитопланктона в толще воды на интенсивность фотосинтеза на разных глубинах можно легко проанализировать с помощью изотопной методики, применяя радиоактивный углерод C^{14} . Возможность определения продуктивности фотосинтеза фитопланктона с помощью этого изотопа была установлена впервые Стиманом Нильсеном (Steehan Nilsen, 1952); С. И. Кузнецов (1955) применил ее для определения фотосинтеза фитопланктона и зеленых бактерий в ряде озер.

Итак, для определения величины суточного фотосинтеза в водной толще, согласно новому методу, требуется определить:

- 1) суточный фотосинтез в поверхностной пробе воды;
- 2) поправочный коэффициент K_1 на влияние светопропускаемости воды на фотосинтез в водной толще;
- 3) поправочный коэффициент K_2 на влияние вертикального распределения продуктивного фитопланктона.

¹ Влияние вертикального распределения биогенов и CO_2 учитывается вместе с влиянием распределения фитопланктона.

Определение суточной продуктивности фотосинтеза в поверхностной пробе воды

Примененный нами изотопный метод определения суточного фотосинтеза был в принципе сходен с методикой, которую употребляли Ситман Нильсен и С. И. Кузнецов, и отличался от нее лишь в деталях. Опыты ставились следующим образом. Вода, взятая из водосема, тут же наливалась в склянки светлого стекла емкостью 250 см³. Пипеткой сошпирцем в них добавлялся раствор радиоактивного карбоната $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ в 0.005 Н растворе КОН с общей активностью 0.5—1.10⁵ имп./мл./л. Склянки инкубировались в аквариуме на палубе 1 сутки,¹ после чего фитопланктон в них фиксировался формалином и отфильтровывался на мембранные фильтры. Фильтры подсушивались и сохранялись до конца экспедиции. В лаборатории фильтры обрабатывались 1 н. HCl для удаления радиоактивных карбонатов, и на них под торцовым счетчиком Гейгера определялась радиоактивность новообразованного при фотосинтезе органического вещества r . Кроме того, в воде определялось содержание углерода CO_2 и бикарбонатов (C_{H}) прямым титрованием или отгонкой в специальном приборе (Сорокин, 1954), а также общая радиоактивность воды R после добавления в нее раствора $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Для определения R из склянок в конце опыта отбирались пробы воды в пробирки, углекислота и бикарбонаты фиксировались в них щелочью. В лаборатории в этих пробах карбонаты осаждались барием, и бариевые осадки просчитывались под счетчиком с поправкой на самопоглощение.

Количество органического вещества, новообразованного при фотосинтезе $C_{\text{фп}}$, мы рассчитывали по следующей формуле:

$$C_{\text{фп}} = \frac{r \cdot C_{\text{H}}}{R}.$$

Полученные нами величины фотосинтеза являются чистой первичной продукцией, т. е. продукцией фотосинтеза за вычетом дыхания самого фитопланктона.

Опыты показали, что нет необходимости ставить каждый раз контроль в темных склянках на поглощение C^{14} , не связанное с фотосинтезом (хемосинтез, темновая фиксация CO_2), так как поглощение C^{14} водорослями не превышает в этом случае 0.5% от величины поглощения изотона в светлых склянках.

Определение зависимости фотосинтеза от светопроницаемости воды (коэффициенты К)

Для нахождения поправки на светопроницаемость необходимо было делать полусуточную станцию. На станции бралась проба воды с какого-либо среднего горизонта (рис. 1, Б). Вода разливалась поровну в склянки из светлого стекла. Склянки помещались в черные мешочки и привязывались за горлышки к тросу. Затем во все склянки быстро добавлялось по 1 мл раствора радиоактивного карбоната с активностью 2—5 · 10⁵ имп./мл./л, и они опускались в водоем, причем черные мешочки с них снимались уже в воде. Опыты ставились с 12 час. дня до вечера или с вечера до полудня. В конце опыта склянки извлекались из водосема, и подо-

¹ Инкубации склянок в водоеме и на палубе дает почти совпадающие результаты. Так, в одном из опытов на суточной станции в период цветения синезеленых в конце июля фотосинтез в склянке, инкубировавшейся в аквариуме, был равен 0.455 мгС/л. В склянке, инкубировавшейся в водоеме, при прочих равных условиях, фотосинтез равнялся 0.44 мгС/л.

росли быстро фиксировались формалином, затем они отфильтровывались, и в них определялась радиоактивность C^{14} , как описано выше.

Величины фотосинтеза в склянках, инкубированных на разных горизонтах, отражают зависимость фотосинтеза на этих горизонтах от освещенности водной толщи, так как единственным фактором влияющим на

фотосинтез, является здесь свет. Поскольку C_K и R равны во всех склянках, фотосинтез пропорционален в данном случае радиоактивности водорослей r . Отсюда отношение радиоактивности водорослей, которые инкубировались на разных горизонтах, к радиоактивности водорослей, инкубирующихся на поверхности, и будет соответствовать зависимости фотосинтеза на этих горизонтах от светопрозрачности воды. Указанное соотношение обозначается нами как поправочный коэффициент K_T . Величина этого коэффициента изменяется от 1 на поверхности до 0 на горизонтах, где фотосинтез прекращается из-за недостатка света.

Умножив величину поверхностного фотосинтеза $C_{\text{фн}}$ на коэффициент K_T , мы получим величины фотосинтеза, которые имели бы место на соответствующих горизонтах при равной насыщенности водной толщи фитопланктоном и биогенами. Если нанести значения коэффициентов K_T на график, то мы

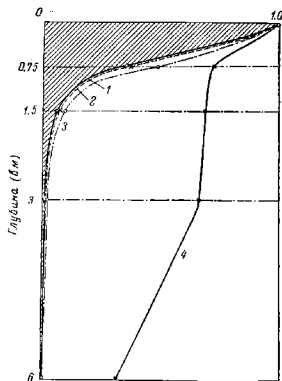


Рис. 2. Сравнение двух методов определения фотосинтеза. Волжский плёс.

1 — кривая коэффициентов K_G ; 2 — кривая фотосинтеза, определенного по схеме А (рис. 1); 3 — кривая коэффициентов K_T ; 4 — кривая коэффициентов K_p .

получим кривую, которая соответствует толщине фотосинтезирующего слоя в водоеме (рис. 2).

Практика показала, что коэффициенты K , мало отличаются для разных пунктов водоема в определенный сезон (см. рис. 11). Изменение величин этих коэффициентов связано главным образом со сменой руководящих форм фитопланктона и с колебаниями цветности воды, которые происходят обычно довольно медленно. Поэтому достаточно было определить их на двух-трех станциях в каждом рейсе. Коэффициенты K_T мы определяли для следующих горизонтов: май, июнь, октябрь — 0, 1, 2, 3, 4 м; июль август, сентябрь — 0.75, 1, 5, 3 м.

Определение поправки на зависимость фотосинтеза от распределения фитопланктона в водной толще (коэффициенты K_p)

Изотопный метод позволил легко и быстро учитывать вертикальное распределение жизнедеятельного фитопланктона. Для этого ставился опыт

по схеме В (рис. 1). Батометром отбирались пробы воды с тех же горизонтов, для которых определялись коэффициенты K_T . Вода наливалась в склянки, и в них добавлялись равные объемы раствора $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ из расчета общей его активности $1-4 \cdot 10^5$ имп./мин./л в зависимости от обилия фитопланктона. Склянки инкубировались на палубе судна в условиях одинаковой освещенности $1-2$ часа, после чего водоросли в склянках фиксировались, фильтровались и на фильтрах определялась их радиоактивность.

При подобной постановке опыта соотношение радиоактивности водорослей в разных объемах воды с разных горизонтов будет соответствовать распределению фитопланктона в водной толще, так как именно этот фактор влияет здесь на фотосинтез. Кратковременность опыта гарантирует от искажения исходной картины распределения фитопланктона за счет его размножения.

Отношение величин радиоактивности водорослей будет отражать в данном случае не только влияние вертикального распределения фитопланктона на фотосинтез, но также и влияние на него вертикального распределения факторов среды: биогенов, рН и т. д.

Отношение радиоактивности водорослей из определенных объемов воды с разных глубин к радиоактивности водорослей из этого же объема поверхностной пробы воды мы обозначили как поправочный коэффициент K_p . Умножая величину поверхностного фотосинтеза на коэффициент K_p , мы получаем те величины фотосинтеза, которые имели бы место при равномерной освещенности водной толщи.

Вычисление суммарной продуктивности фотосинтеза в толще воды под 1 м^2 поверхности

Перемножив между собой коэффициенты K_T и K_p для каждого горизонта, мы можем найти общие коэффициенты K_c , которые отражают степень совместного влияния освещенности и распределения фитопланктона на фотосинтез на разных глубинах. Эти коэффициенты показывают, как меняется фотосинтез с глубиной. Поэтому коэффициенты K_c позволяют рассчитывать по величине поверхностного фотосинтеза распределение его продуктивности в толще воды и, следовательно, продукцию под 1 м^2 поверхности водоема. Для ее вычисления мы нанесли значения коэффициентов K_c , найденные для каждой станции, на график (рис. 2) и построили кривую изменения фотосинтеза с глубиной, принимая фотосинтез в поверхностной пробе за единицу. Затем мы вычисляли отношение площади, ограниченной на графике кривой коэффициентов K_c , ко всей площади графика и находили таким образом окончательный поправочный коэффициент K_ϕ . Этот коэффициент показывает, какую часть составляет действительно наблюдающаяся продуктивность фотосинтеза во всей толще воды от той, которая имела бы место при равной его скорости на всех горизонтах.

Отсюда суточную продуктивность фотосинтеза под 1 м^2 поверхности водоема C_ϕ можно рассчитать по следующей формуле:

$$C_\phi = C_{\phi n} \cdot K_\phi \cdot 1000 \text{ г С/м}^2,$$

где

K_ϕ — поправочный коэффициент;

$C_{\phi n}$ — суточная продуктивность поверхностного слоя воды (в г С/д).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Проверка метода. Проверка описанного выше метода определения фотосинтеза в водной толще была проведена путем сопоставления результатов определения фотосинтеза на разных горизонтах, полученных с помощью этого метода, с результатами непосредственного определения фотосинтеза на тех же горизонтах в полусуточных опытах, которые ставились по схеме А (рис. 1). Аналогичные результаты одного из опытов изображены на (рис. 2). Из рис. 2 видно, что кривые распределения фотосинтеза по глубинам, которые были построены по рассчитанным и непосредственно определенным его величинам, почти полностью совпадают.

Определение суммарной продукции Рыбинского водохранилища за 1955 г.

Для определения суммарной первичной продукции органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона мы провели в 1955 г. 8 съемок по водохранилищу, из них 5 — по всему водохранилищу и 3 — по станциям стандартных рейсов, которые захватывают основные глубины в разных участках водоема. Всего было сделано 153 станции с определением суточной продуктивности фотосинтеза, в том числе на 131 станции было определено вертикальное распределение фитопланктона (коэффициент K_p) и на 13 станциях — толщина фотосинтезирующего слоя (коэффициент K_z). После обработки всего материала были составлены карты, показывающие распределение величин суточной продуктивности фотосинтеза в водохранилище в разные сезоны вегетационного периода (рис. 3, 4, 5, 6). Затем на этих картах были отмечены участки с приблизительно одинаковой средней продукцией. Определив площадь этих участков,¹ можно было рассчитать, какую продукцию органического вещества дают они за сутки. Сложив между собой продукцию отдельных участков водохранилища, можно было рассчитать среднесуточную продуктивность фитопланктона всего водохранилища в определенный период его вегетации. Результаты этих расчетов приводятся в табл. 1.

В съемках, проведенных 27 августа—8 сентября, 19—27 сентября, 10 октября и в начале ноября, величины продуктивности оказались довольно близкими в разных участках водохранилища. Поэтому для этих съемок были взяты средние величины суточного фотосинтеза по всему водохранилищу и помножены на его площадь. Расчеты по этим рейсам приводятся в табл. 2. В табл. 3 приводятся пример расчета величины фотосинтеза по первичным данным съемки 27 июля—3 августа (рис. 5).

Величины суточной продуктивности фотосинтеза в разные сезоны, выраженные в тоннах сухого органического вещества с содержанием углерода 50%, наносились на график (рис. 7). Полученная при этом кривая отражает ход продукцирования водохранилища за вегетационный период 1955 г.²

Этот график позволяет рассчитать суммарную продукцию органического вещества в водоеме за период вегетации. Очевидно, что площадь графика, ограниченная кривой (asD), соответствует в данном случае суммарной продукции. Для того чтобы вычислить площадь графика, ограниченную

¹ Поскольку мы проводили определения на глубинах более 1 м, то брали площадь, ограниченную при соответствующем уровне изобатой 1 м.

² Данные по продуктивности фотосинтеза в начале мая были получены только для Волжского плеса.

Результаты определений суточного фотосинтеза в весенних и летних съемках и расчеты суммарной суточной продукции

№№ станций с базисной суточ- ной продукцией	16—26 мая				16—18 июня				27—30 июля				27 июля—3 августа			
	перечень станций (рис. 3)		площадь участка (в км ²)		площадь участка (в км ²)		площадь участка (в км ²)		площадь участка (в км ²)		площадь участка (в км ²)		площадь участка (в км ²)		площадь участка (в км ²)	
	общая суточная продукция участка (в т сухого органического вещества)	среднесуточная продукция участка (в т/км ² сухого органического вещества)	площадь участка (в км ²)	общая суточная продукция участка (в т сухого органического вещества)	среднесуточная продукция участка (в т/км ² сухого органического вещества)	площадь участка (в км ²)	общая суточная продукция участка (в т сухого органического вещества)	среднесуточная продукция участка (в т/км ² сухого органического вещества)	площадь участка (в км ²)	общая суточная продукция участка (в т сухого органического вещества)	среднесуточная продукция участка (в т/км ² сухого органического вещества)	площадь участка (в км ²)	общая суточная продукция участка (в т сухого органического вещества)	среднесуточная продукция участка (в т/км ² сухого органического вещества)	площадь участка (в км ²)	общая суточная продукция участка (в т сухого органического вещества)
1	16, 17, 18	0.492	178	87.6	22, 23а, 28, 20, 17, 16, 15, 11, 14, 12	2080	0.8	628	10, 9, 11, 13, 8, 4, 5	2060	0.442	910	34, 35, 36	2.04	150	305.8
2	80, 15, 22, 12	0.72	481	84.6	24, 24а, 19, 25, 5, 10	790	0.185	146	14, 15, 8, 18, 7, 17, 2, 16	1380	0.172	238	83, 82а, 82, 88, 89, 41	255	126	321.0
3	9, 7, 2, 6, 10, 72, 67, 6, 45, 1	0.064	1660	106.8	26.4	370	0.156	57.9	1, 19	660	0.284	189	42, 28, 29, 30, 81	490	0.388	190.2
4	—	0.294	141	330	1, 28, 27, 2, 3	650	0.184	113.6	—	—	—	—	12, 41, 47, 40	475	8.66	4120
5	61, 2а	0.392	320	125	6, 7, 9	210	0.372	78.0	—	—	—	—	43, 4	300	2.0	600
6	4, 54, 48, 38, 80, 81	0.758	791	899.2	—	—	—	—	—	—	—	—	21, 13, 10, 7, 6, 9	270	0.684	144.2
7	37, 28	0.173	570	98.6	—	—	—	—	—	—	—	—	25, 15, 5	750	1.12	916
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27, 13, 5, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24	970	0.260	282
Все водохра- нилище . . .	—	0.396	4140	1895.1	—	4100	0.251	1029.4	—	4100	0.325	1387	—	3960	1.46	5797.1

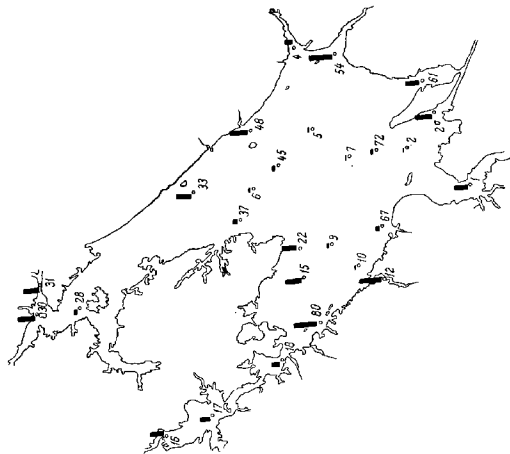


Рис. 3. Съемка продуктивности фитопланктона, 15—25 мая 1955 г.
Черная столбиком означают количество C на 1 м^2 в сутки. Цифры обозначают номера станций.

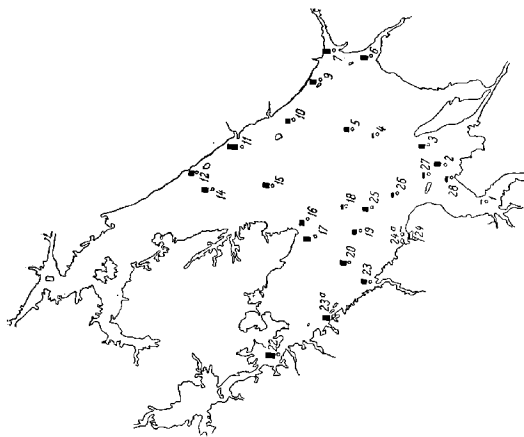


Рис. 4. Съемка продуктивности фитопланктона, 16—19 июня 1955 г.
Обозначения те же, что и на рис. 3.

крайкой, и соответствующую ей продукцию, мы применили такой прием. На графике была ограничена произвольная площадь $ABCD$, равная

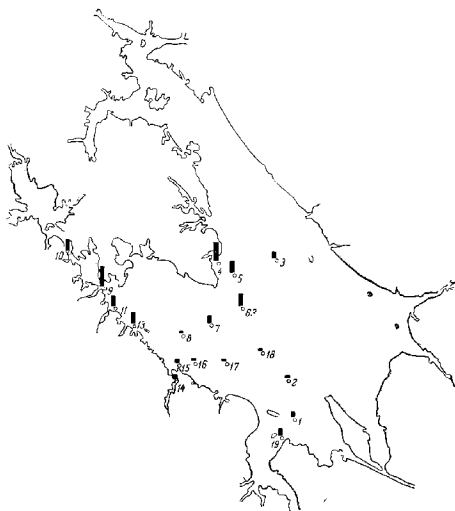


Рис. 5. Съемка продуктивности фотосинтеза, 27 июля—3 августа 1955 г.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Таблица 2

Результаты определений фотосинтеза в осенних съемках и расчет суммарной продукции

Сроки проведения съемок	Количество станций с определенным фотосинтезом	Площадь водокранилища по изобате 1 м (в км ²)	Среднесуточная продуктивность (в г сухого органического вещества на 1 м ²)	Суммарная суточная продуктивность водокранилища (в т сухого органического вещества)
28 августа—8 сентября	32	3750	1.76	6605.0
19—27 сентября	8	3530	0.054	191.0
19—23 октября	8	3240	0.0308	99.2
3—5 ноября	8	3160	0.027	85.2

$AB \times AD$. Поскольку AB соответствует определенной суточной продукции органического вещества, а AD выражает продолжительность вегетационного периода в сутках, их произведение будет равно продукции, которая соответствует на графике площади $ABCD$. Найдя путем взвешивания

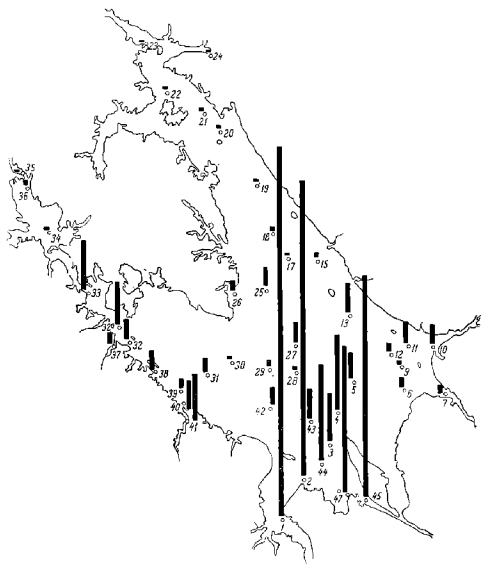


Рис. 6. Съемка продуктивности фотосинтеза, 27 августа — 8 сентября 1955 г.
Обозначения те же, что и на рис. 3.

соотношение площадей asD и $ABCD$ и помножив эту величину на соответствующую последней продукцию, мы можем вычислить величину продукции, которая соответствует на графике площади asD . Таким образом, суммарная продукция P будет равна

$$P = (AB \times AD) K,$$

где K — отношение $\frac{asD}{ABCD}$, найденное тем или иным путем.

В нашем случае это соотношение, найденное путем взвешивания, оказалось равным 0.313. Величина AB на графике соответствует 6000 т орга-

нического вещества. Величина AD равна 218 дням. Отсюда суммарная продукция водохранилища за вегетационный период будет равна $P=6000 \times 218 \cdot 0.313=408804$ т сухого органического вещества. Эта величина фактически равна годичной продукции, так как зимой 1954/55 г. на водохранилище был значительный снеговой покров и в это время фотосинтез не удалось уловить даже чувствительным изотопным методом.

Если разделить эту величину на среднюю площадь водоема за летний период (4000 км²), то мы найдем среднюю продуктивность водоема за летний период на 1 м². Она составляет 100 г сухого органического вещества на 1 м² поверхности водоема, или в пересчете на глюкозу — 125 г/м².

В пересчете на сырую биомассу годовая продуктивность водохранилища составила в 1955 г. 3650 тыс. т; соответственно в расчете на 1 м² продуктивность сырой биомассы была равна около 900 г/м².

Приведенные величины продуктивности Рыбинского водохранилища за весь вегетационный период в 4½ раза ниже тех величин, которые были получены П. П. Воронковым в 1947 г. за 90 дней (июнь—август). Данные П. П. Воронкова (1953) несомненно завышены в несколько раз.

Таблица 3

Пример расчета величины фотосинтеза под 1 м² поверхности водоема. Съемка проведена в конце июля 1955 г. (рис. 5)

№ станции	Определение величины фотосинтеза в поверхностной пробе $C_{фп}$				Величина поправочного коэффициента $K_{ф}$ до глубины 3 м	Суточная продуктивность фитопланктона $C_{ф}$ ($C_{фп}$ под 1 м ² и $K_{ф}$)
	радиоактивность водорослей на фильтре (в имп.л)	общая радиоактивность $C_{м}$ в воде (в имп.л)	содержание углерода бионакопителей и CO_2 (в мг C/l)	суточный фотосинтез в поверхностной пробе $C_{фп}$ (в мг C/l)		
1	107500	$22 \cdot 10^4$	23.3	11.4	0.244	8.8
2	88800	$22 \cdot 10^4$	20.3	8.26	0.272	6.7
3	45300	$44 \cdot 10^4$	18.0	1.83	0.203	1.11
4	54300	$44 \cdot 10^4$	15.0	1.84	0.258	1.48
5	12900	$44 \cdot 10^4$	15.6	0.48	0.279	0.885
6	5900	$44 \cdot 10^4$	15.6	0.900	0.263	0.164
7	5650	$44 \cdot 10^4$	18.0	0.281	0.8	0.208
9	390	$44 \cdot 10^4$	13.8	0.008	0.365	0.009
10	9100	$44 \cdot 10^4$	21.0	0.435	0.317	0.415
11	9900	$44 \cdot 10^4$	19.2	0.405	0.317	0.387
12	6200	$44 \cdot 10^4$	13.8	0.193	0.317	0.184
45	96500	$44 \cdot 10^4$	15.6	3.34	0.227	2.32
46	198000	$44 \cdot 10^4$	16.8	7.55	0.227	6.15

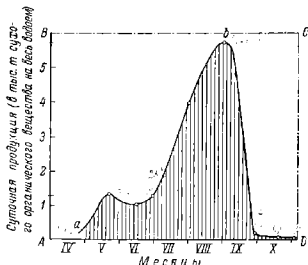


Рис. 7. Ход накопления органического вещества в Рыбинском водохранилище за счет фотосинтеза фитопланктона.

того, что он определял фотосинтез в южной части водохранилища (Переборский залив), а затем рассчитал ее на всю его площадь. Как показывают результаты съемок фотосинтеза, именно в этом районе продуктивность фотосинтеза много выше, чем в других частях водоема в расчете на единицу площади (рис. 8).

Максимальная суточная продукция фотосинтеза — 16,6 г сухого органического вещества на 1 м² поверхности — была отмечена в Волжском востурии 27 июля в момент сильнейшего «цветения» синезеленых водорослей.¹

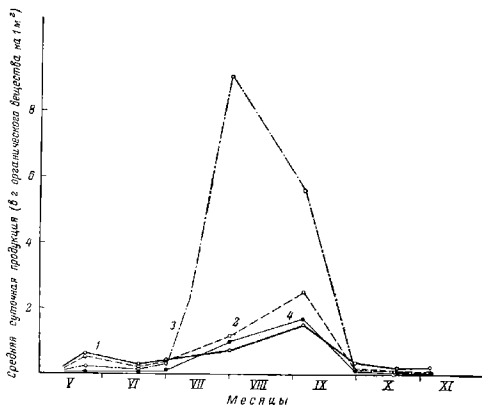


Рис. 8. Средняя суточная продуктивность в разных частях Рыбинского водохранилища в разные сезоны.

1 — Шекнинский плес; 2 — Моложский плес; 3 — южная часть водохранилища; 4 — центральная часть водохранилища.

Интересно сравнить годовичную продуктивность Рыбинского водохранилища в расчете на единицу площади и на единицу объема с продуктивностью пресных озер средней полосы Европейской части Союза. Такое сопоставление приводится в табл. 4. Оно показывает, что средняя интенсивность первичного продуцирования в Рыбинском водохранилище близка к продуктивности типичного мезотрофного озера, каким является Глубокое озеро под Москвой.

Сезонная динамика продуцирования водохранилища

Данные по сезонной динамике первичного продуцирования Рыбинского водохранилища в 1955 г. представлены на рис. 3—6 и 8. В табл. 5 приво-

¹ Содержание углерода в водорослях принималось равным 5,6% (Визаградов, 1935).

Таблица 4

Сравнительные величины продуктивности озер средней полосы в Рыбинского водохранилища (чистая продукция)

Название и местоположение озера	Площадь водоема (в га)	Общая величина первичной продукции за вегетационный период (в пересчете на га/году)		Автор
		в г/м ²	в г/м ³	
Глубокое озеро, Московская область (1947 г.) . .	59,3	71,5	7,7	} А. П. Щербаков (1953). Г. Г. Бияберг (1948). Г. Г. Винберг и А. И. Иванова (1935). Наши данные.
Там же (1948 г.)	59,3	147	14,9	
Черное озеро в Косине . .	2,6	193	—	
Белое озеро в Косине . .	26,0	102	23,4	
Рыбинское водохранилище	4 · 10 ⁵	128	23,5	

Примечание. Площадь Рыбинского водохранилища — средняя за 1955 г.

Таблица 5

Сезонная динамика продуцирования Рыбинского водохранилища

Месяцы	Общая месячная продукция		Среднесуточная продукция		
	в т сухого органического вещества	в % от годовой продукции	на единицу площади (в г/м ²)	на единицу объема воды (в г/м ³)	сырой биомассы (в г/м ³)
Май	30500	7,55	0,239	0,047	0,84
Июнь	34600	8,2	0,281	0,054	0,96
Июль	75200	19,4	0,692	0,102	1,90
Август	158000	38,2	1,292	0,261	4,66
Сентябрь	107000	25,4	0,945	0,185	3,3
Октябрь	8500	0,85	0,084	0,0065	0,012
За всю вегетацию .	408800	100%	0,542	0,106	

дятся величины первичной продукции по месяцам, а также величины среднесуточной продукции за каждый месяц.

Основной причиной, определяющей ход первичного продуцирования в Рыбинском водохранилище, является периодичность в развитии доминирующих форм фитопланктона, который представлен сравнительно небольшим числом видов диатомовых и синезеленых водорослей. Эта периодичность подробно проанализирована в работе К. А. Гусевой (1955). В табл. 6 представлены некоторые данные, взятые из работы К. А. Гусевой, которые характеризуют смену форм фитопланктона в течение вегетационного периода 1953 г. Этот год был многоводным, так же как и 1955, и поэтому можно с известной степенью достоверности допустить, что условия и характер развития фитопланктона были сходными в 1953 и 1955 гг.

Согласно наблюдениям К. А. Гусевой, после вскрытия водохранилища в мае в нем начинает быстро развиваться диатомовый планктон, представленный главным образом видом *Melosira italica*. Реже встречаются *Melosira distans*, *Melosira binderana* и *Asterionella*. В конце мая—начале июня их развитие достигает максимума и затем идет на убыль. В начале

Таблица 6

Среднее количество клеток (в 1 мл) и их биомасса в водах Центрального плёса и отрогах в 1953 г. (Гусева, 1955)

Месяцы	Центральный плёс			Отроги		
	диатомовые	синезеленые	биомасса (в г/м ³)	диатомовые	синезеленые	биомасса (в г/м ³)
Май	1758	0	0.96	1453	0	1.12
Июнь	1601	260	1.12	1625	577	1.78
Июль	778	12351	1.17	1036	1166	1.21
Сентябрь . .	630	22358	2.67	1952	1869	3.61

июля после окончательного прогревания водохранилища в нем начинается вегетация синезеленых и диатомовый планктон постепенно исчезает.

Развитие синезеленых водорослей к концу июля обычно достигает силы «цветения». Массовое развитие синезеленых вызывается развитием *Aphanisomenon Ploeg-aquae* и в несколько меньшей степени *Microcystis aeruginosa* и несколькими видами *Anabaena*.

Осенью (вторая половина сентября, октябрь, ноябрь) в планктоне снова появляются диатомовые.

Представленные на рис. 8 и в табл. 5 данные о сезонной динамике продуцирования показывают, что главным источником первичной продукции органического вещества в водохранилище является развитие синезеленых водорослей. На их долю приходится около 80% всей продукции за срок их вегетации около 1½ месяцев. Остальные 20% приходится на долю диатомовых водорослей, которые отстают от синезеленых как по биомассе, так и по скорости продуцирования.

В табл. 8 приводятся цифры, характеризующие среднемесячные величины суточной продукции фотосинтеза фитопланктона по всему водохранилищу в расчете на 1 м² площади и на 1 м³ объема. Среднесуточная продукция в период развития синезеленых (август) в 4—5 раз превышает эту величину в период развития диатомовых (май, июнь). Максимальная суточная продукция фотосинтеза, которую мы наблюдали в Рыбинском водохранилище в период очень сильного «цветения» синезеленых в Волжском плёсе в конце июля, превосходила среднесуточную продукцию августа в 14 раз и была равна 16.6 г сухого вещества на 1 м².

На рис. 8 приводятся данные о сезонной динамике среднесуточной продуктивности фотосинтеза фитопланктона для разных частей Рыбинского водохранилища. Весной (в мае и в начале июня) в период бурного развития диатомовых водорослей на первом месте стоит Шекснинский плёс. Именно эта часть водохранилища характеризуется наиболее богатым в количественном отношении диатомовым планктоном (Гусева, 1955). Центральная часть водохранилища в этот период, особенно в мае, была наименее продуктивна, так как в 1955 г. в связи с поздним вскрытием прогревание ее задержалось. Поэтому развитие фитопланктона здесь было задержано (рис. 3).

В середине лета, в период развития синезеленых, максимальная продуктивность наблюдалась в южной части водохранилища (Волжский плёс и Персборский залив) — 9.3 г/м². Больше всех отставал в этот период Шекснинский плёс — всего 0.36 г/м² (по причине задержки развития в нем синезеленых водорослей; рис. 5). Диатомовый планктон сохранялся здесь до начала августа.

В середине сентября в связи с похолоданием и началом осенних штормов основная масса фитопланктона быстро отмирает и продуктивность фотосинтеза резко падает во всех частях водохранилища. Интересно, что среднесуточная продуктивность для южной части водохранилища за 3 летних месяца, определенная П. П. Воронковым (1953) для 1947 г. как 1.3 г С/м^3 , почти полностью совпадает с величиной продуктивности, которая определена нами для этого района за этот же срок в 1955 г. — 1.24 г С/м^3 поверхностного слоя.

Толщина фотосинтезирующего слоя воды в Рыбинском водохранилище

Ввиду большой цветности рек, питающих водохранилище (особенно Мологи и Шексны), цветность воды в нем очень велика. В среднем цветность воды открытых частей в период вегетации колеблется в пределах $45-65^\circ$. В озерах цветность $90-100^\circ$ представляет собой обычное явление. Прозрачность по диску Секки составляет в водохранилище, как

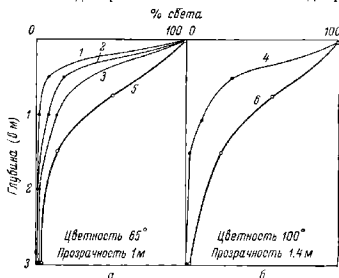


Рис. 9. Вертикальное распределение освещенности и толщина фотосинтезирующего слоя в Рыбинском водохранилище.

а — Шекснинский плес (ст. 27); б — р. Молога в устье (ст. 35). 1—4 — освещенность поверхности по фотометру: 1 — $25\ 000 \text{ лк}$, 2 — $59\ 000 \text{ лк}$, 3 — $80\ 000 \text{ лк}$, 4 — $46\ 000 \text{ лк}$, 5 — 6 — толщина фотосинтезирующего слоя.

правило, всего $90-120 \text{ см}$ (Киреева, 1955). Зачастую она падает до $30-40 \text{ см}$ в период штормов. Поэтому толщина фотосинтезирующего слоя в водохранилище очень мала.

Измерения светлопроницаемости воды с помощью фотометра показали, что даже в солнечные дни при освещенности на поверхности $80\ 000 \text{ лк}$ до глубины 2 м доходит всего $1-2\%$ света (рис. 9). При обычной освещенности на поверхности $40\ 000-60\ 000 \text{ лк}$ до глубины 1 м доходит $5-7\%$ света, до глубины 2 м — около 1% и до глубины 3 м — всего $0.2-0.05\%$. Глубина проникновения света сильно колеблется в зависимости от освещенности поверхностных слоев. При этом, как показали специальные опыты, кривые освещенности водной толщи и толщины фотосинтезиру-

щего слоя не совпадают между собой (рис. 9). Так, например, на станции 23 (рис. 6) на глубине 1 м освещенность по фотометру составляла 4.9% от поверхностного слоя (59 000 лк), а фотосинтез (суммарный за 0.5 суток) — 28.4% от фотосинтеза на поверхности; на горизонте 2 м освещенность была равна 0.79%, а фотосинтез — 7.8% от поверхности; на горизонте 3 м освещенность составляла, соответственно, 0.15%, а фотосинтез — 2.2% от поверхности.

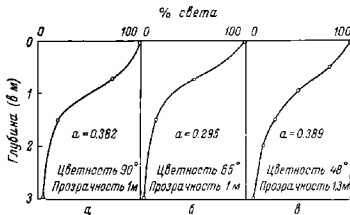


Рис. 10. Толщина фотосинтезирующего слоя в Рыбинском водохранилище в разные сезоны.

а — Шекнинский плёс, 20 мая, развитие диатомовых; б — Шекнинский плёс, 30 июля, развитие синезеленых; в — Волжский плёс, 20 октября, смешанный фитопланктон.

Разные формы фитопланктона в разной степени чувствительны к недостатку света в толще воды. Синезеленые водоросли более чувствительны к недостатку света, чем диатомовые. Поэтому в период развития синезе-



Рис. 11. Толщина фотосинтезирующего слоя в разных участках водохранилища 27 июля—3 августа 1955 г.

лених толщина фотосинтезирующего слоя меньше, чем в период развития диатомовых, хотя цветность в последнем случае несколько больше (рис. 10).¹

В период же вегетации одного какого-либо типа фитопланктона толщина фотосинтезирующего слоя мало отличалась между собой. Об этом свидетельствуют результаты опытов по определению толщины фотосин-

¹ Коэффициент a на рис. 10 и других показывает, какую часть составляет фотосинтез в водной толще от того, который имел бы место при равномерной ее освещенности.

тезирующего слоя в различных участках водохранилища в период цветения синезеленых 27 июля—3 августа 1955 г. (рис. 11). Местоположение станций, на которых проводились опыты, указаны на рис. 6.

В рейсе 27 июля—3 августа нам удалось также в ряде опытов сравнить толщину фотосинтезирующего слоя для диатомового и синезеленого планктона на одной и той же станции. В это время в верховьях Шекснинского плеса мы наблюдали интересное явление. Под пленкой синезеленых (преимущественно *Arhanisomenon*), начиная с глубины около 1 м, воды до дна содержали исключительно диатомовый планктон (*Melosira*, *Asterionella*). Поэтому мы имели возможность ставить опыты одновременно с синезелеными и

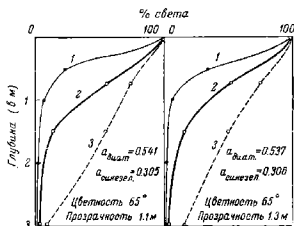


Рис. 12. Одновременное определение толщины фотосинтезирующего слоя с диатомовыми и синезелеными водорослями.

1 — освещенность водной толщи по фотометру; 2 — толщина фотосинтезирующего слоя для синезеленых; 3 — толщина фотосинтезирующего слоя для диатомовых.

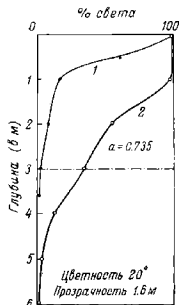


Рис. 13. Толщина фотосинтезирующего слоя и освещенность водной толщи в Сиверском озере.

1 — освещенность водной толщи; 2 — толщина фотосинтезирующего слоя.

с диатомовыми водорослями. Результаты этих опытов приводятся на графике (рис. 12). Они показывают, что диатомовый планктон использует при равных условиях примерно в $1\frac{1}{2}$ раза больше света, чем синезеленый.

На рис. 13 приводятся результаты определения толщины фотосинтезирующего слоя в оз. Сиверское (Вологодская обл.). Освещенность поверхности 40 000 л, цветность воды этого озера равна всего 20°. Опыт был проведен в сентябре в период сильного развития хлоридиновых. Кривая толщины фотосинтезирующего слоя в этом озере резко отличается от соответствующих кривых, полученных для Рыбинского водохранилища. В количественном выражении (по коэффициенту a) толщина фотосинтезирующего слоя в оз. Сиверское вдвое больше, чем в этот же период в Рыбинском водохранилище.

В связи с малой толщиной фотосинтезирующего слоя в Рыбинском водохранилище существенным экологическим фактором, угнетающим развитие фитопланктона, является постоянное ветровое перемешивание воды и почти постоянное отсутствие вертикальной стратификации. Ветровое перемешивание воды увлекает фитопланктон в толщу воды, куда

не проникает свет, обрекая его на постоянное световое голодание. Для того чтобы составить представление о степени светового голодания фитопланктона в водохранилище в разные сезоны, мы нанесли на один график средние величины, характеризующие толщину фотосинтезирующего слоя и вертикальное распределение фитопланктона в водохранилище в определенный период. Такие графики были составлены для периода весенне-летнего развития диатомовых, летнего развития синезеленых и осеннего периода, когда вегетирует смешанный фитопланктон. Они приводятся на рис. 14. На рис. 14 указано также количество фитопланктона (в%), испытывающего световое голодание (d), которое было вычислено из отношения заштрихованной площади между двумя кривыми к площади, ограниченной кривой распределения. Заштрихованная площадь как раз и соответствует количеству фитопланктона, который не получает света.

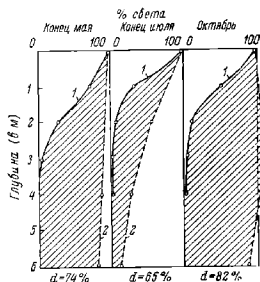


Рис. 14. Степень светового голодания фитопланктона в разные сезоны.

1 — толщина фотосинтезирующего слоя; 2 — вертикальное распределение фитопланктона.

Оказалось, что диатомовый планктон, несмотря на меньшую чувствительность к недостатку света, испытывает более сильное световое голодание, чем синезеленый. Причина этого состоит в том, что синезеленые водоросли могут активно мигрировать в зону, наиболее благоприятную для фотосинтеза.

Обсуждение результатов

Интересно сравнить, хотя бы приблизительно, относительную долю источников органического вещества в Рыбнском водохранилище, которыми могут быть сток, несущий аллохтонные органические вещества, и прибрежные заросли макрофитов с первичной продукцией фотосинтеза фитопланктона.

В настоящее время ввиду отсутствия достоверных данных об урожае прибрежной растительности трудно судить о роли макрофитов прибрежья. Однако нам кажется, что они могут играть значительную роль в снабжении органическим веществом лишь для биотопов прибрежной зоны. Для участков же открытого водохранилища органическое вещество, образующееся при отмирании макрофитов, по-видимому, не имеет существенного значения, так как площадь их зарослей очень невелика (Белавская, 1958) и их распад происходит во второй половине лета в пределах самой прибрежной зоны. Существенную роль в снабжении биотопов прибрежья органическим веществом оказывает также затопление вышей растительности осушной зоны во время весеннего поднятия уровня.

Количество аллохтонного органического вещества, приносимого в водохранилище, можно учесть по величине стока и окисляемости. Такие приблизительные подсчеты были проделаны нами для 1955 г. При этом мы использовали данные по стоку за 1953 г., близкий к 1955 г. по уровню.

за счет первичной продукции в Рыбинском водохранилище не создают оптимальных условий для его всесторонней реализации. Здесь играет роль целый ряд факторов. В их число прежде всего входит неблагоприятный в отношении пищевой ценности для беспозвоночных состав массовых форм фитопланктона, которые дают основную продукцию. Массовые формы фитопланктона Рыбинского водохранилища *Melosira*, *Asterionella*, *Aphanisomenon*, *Microcystis* в подавляющей своей части непосредственно не поедаются рачками-фильтраторами и включаются в пищевую цепь лишь через промежуточное звено — бактерии. Удлинение же пищевой цепи, как известно, ведет к большим потерям пищевых запасов в водоеме. В частности, в случае включения бактерий в качестве дополнительного пищевого звена можно ожидать потерю около $\frac{1}{2}$ исходного органического вещества, входящего в состав фитопланктона, так как бактерии используют на синтез вещества своего тела не более 20% окисляемого субстрата.

Несмотря на это, все же продукция органического вещества хватает для того, чтобы поддержать в водохранилище достаточные запасы зоопланктона (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б). Хуже дело обстоит с бентосом. Здесь выступает действие второго фактора, который, как нам кажется, также влияет на реализацию первичной продукции. Ввиду своей мелководности (средняя глубина около 5 м) и больших размеров водного зеркала при очень частых и сильных ветрах, дующих в этом районе, водная толща Рыбинского водохранилища подвержена постоянному перемешиванию. Вертикальная стратификация устанавливается в водохранилище крайне редко и на очень небольшие сроки (Курдина, 1958). Все это ведет к почти полной минерализации отмирающего фитопланктона в самой толще воды. Поэтому в Рыбинском водохранилище не наблюдается сколько-нибудь существенного накопления свежих иловых отложений за счет осадения отмирающего фитопланктона. Огромные пространства открытых частей водохранилища с глубинами 5—10 м остаются до сих пор незаиланными (Поддубная, 1958). Между тем в мезотрофных озерах, имеющих такую же, как и Рыбинское водохранилище, первичную продукцию, наблюдается интенсивное накопление иловых отложений, состоящих в значительной степени из остатков водорослей. В Рыбинском водохранилище свежие иловые отложения образуются в основном только за счет речных наносов в эстуарных участках рек. В этих районах наблюдается сравнительно богатый (по биомассе) бентос. Незаиланные же грунты и торфянистые илы открытых частей водохранилища, образовавшиеся из размытого торфа, почти не получают питательных элементов, которые создаются за счет фотосинтеза в водной толще. Поэтому они сильно обеднены бентосом и содержат крайне угнетенную микрофлору (Сорокин, 1958; Поддубная, 1958). Общая бедность бентоса в открытых частях водохранилища создает неблагоприятное положение с кормовой базой для леща и других бентосоядных рыб (Житенева, 1958).

Отрицательно сказывается на реализации первичной продукции, по нашему мнению, еще и то, что максимум продуцирования сдвинут к концу вегетационного периода. Отмирание массы синезеленых водорослей происходит в сентябре в период начала осенних штормов, в условиях, способствующих их полной минерализации.

Для улучшения условий реализации первичной продукции в водохранилище можно было бы рекомендовать проведение следующих мероприятий. С одной стороны, следует попытаться найти способ, с помощью которого можно было бы в начале лета вызвать в условиях Рыбинского

водохранилища «цветение» зеленых водорослей, непосредственно усваиваемых зоопланктоном. Можно попытаться также акклиматизировать в водохранилище рыб, которые питаются фитопланктоном.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Применение радиоактивного углерода позволяет определять продуктивность фотосинтеза фитопланктона за сутки под 1 м² площади водоема без суточных станций на ходу судна.

2. В 1955 г. было проведено 8 съемок продуктивности фотосинтеза в Рыбинском водохранилище для определения суммарной продукции всего водоема. Чистая продукция органического вещества в водохранилище составила за вегетационный период 400 тыс. т в расчете на сухое органическое вещество. Расчеты продуктивности водохранилища на 1 м² площади и 1 м³ объема показывают, что по интенсивности первичного продуцирования Рыбинское водохранилище стоит на одном уровне с мезотрофными озерами средней полосы, такими, как оз. Глубокое под Москвой.

3. Около 80% всей годовой продукции органического вещества в водной толще водохранилища приходится на долю синезеленых водорослей. Остальную часть продукции дают диатомовые. Максимум продукции всего водоема приходится на конец августа—начало сентября. Наиболее продуктивным участком водохранилища в расчете на единицу площади была в 1955 г. его южная часть.

4. Определение толщины фотосинтезирующего слоя в водохранилище показывает, что ввиду большой цветности воды фотосинтез резко падает с глубиной. На глубине 3 м фотосинтез составляет всего 2—5% от фотосинтеза в поверхностном слое. Толщина фотосинтезирующего слоя в период вегетации диатомовых водорослей больше, чем в период вегетации синезеленых.

5. В свете полученных данных обсужден ряд вопросов биологической продуктивности Рыбинского водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- Белавская А. П. 1958. Изменение высшей водной растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1953—1955 гг.). См. настоящий выпуск.
- Вишберг Г. Г. 1934. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение 1. Тр. Лимнолог. станции в Косине, вып. 18.
- Вишберг Г. Г. 1948. Баланс органических веществ озера Черного в Косине (к вопросу о балансе органического вещества). Сообщение VI. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 53, вып. 3.
- Вишберг Г. Г. и А. И. Иянова. 1935. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение II. Тр. Лимнолог. станции в Косине, вып. 20.
- Виноградов А. П. 1935. Химический элементарный состав организмов и периодическая система Д. И. Менделеева. Тр. Биогеохим. лабор., вып. III.
- Воронков П. П. 1953. Основные черты режима биогенных соединений водохранилищ Волжской системы в связи с их первичной продукцией. Тр. Гос. гидролог. инст., вып. 37 (91).
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Житеева Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.
- Кареева А. С. 1955. Некоторые данные о гидрохимии Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.

- Кузнецов С. И. 1955. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в водоемах. Изд. АН СССР.
- Курдина Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. См. настоящий выпуск.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станция «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955а. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища). Зоол. журн., т. 34, вып. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955б. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станция «Борок», вып. 2.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1956 гг. См. настоящий выпуск.
- Скопичев Б. А. и Л. П. Крылова. 1955. Результаты изучения некоторых вопросов динамики органического вещества в природных водах. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. VI.
- Сорокин Ю. И. 1954. Химизм водородной редукции сульфатов. Тр. Инст. микробиол. АН СССР, т. 3.
- Сорокин Ю. И. 1958. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Щербаков А. И. 1953. Продукция органического вещества фитопланктона в Глубоком озере. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. V.
- Steemann Nilsen. 1952. The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the Sea. Journ. Cong. Internat. Exp. Mer., Vol. 18, p. 117.
-

МИКРОФЛОРА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ГРУНТОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В период общего ознакомления с круговоротом веществ в водоемах задача водной микробиологии состояла в основном в изучении минерализующей деятельности микрофлоры. В результате проведенных исследований была выявлена громадная роль микроорганизмов в процессах распада органических веществ в водоемах, в круговороте биогенных элементов, во всевозможных окислительно-восстановительных превращениях и других процессах, которые ведут к формированию определенного состава водной среды и донных отложений. Достижения этого этапа развития водной микробиологии обобщены в монографиях Цо-Белла (Zo-Bell, 1946) по морским водоемам и С. И. Кузнецова (1952) по пресноводным. В настоящее время наступает новый этап в развитии водной микробиологии — этап изучения непосредственной роли бактерий в биологическом продуцировании водоемов. Переход к этому этапу ускоряется потребностями народного хозяйства в связи с гидростроительством и освоением новых водоемов. Эти потребности с большой остротой выдвигают перед гидробиологией проблему изучения биологической продуктивности водоемов и путей ее повышения.

Работы А. Г. Родиной (1949а, 1949б, 1951, 1954), К. В. Горбунова (1946, 1953) и ряда других авторов показали, что бактерии, перерабатывая огромные количества трудноусвояемых для водных животных органических веществ, синтезируют бактериальный белок, который может служить пищей как для илоядных беспозвоночных, так и беспозвоночных-фильтраторов. Значение бактерий в трофических взаимосвязях в водоеме состоит также и в том, что они усваивают растворенное в воде органическое вещество и биогены из минимальных разведений и превращают их в форму, доступную для питания водных беспозвоночных. Автотрофные бактерии пополняют запасы бактериального белка в водоемах, используя энергию окисления минеральных веществ и газов, растворенных в воде (Сорокин, 1955а, 1955б).

Несомненно, что дальнейшее изучение роли бактерий в трофических взаимосвязях и в биологической продуктивности водоемов должно быть тесно связано с углубленным изучением их минерализующей деятельности, поскольку минерализующая деятельность микроорганизмов является энергетической основой для синтеза белка микробных тел. Трофическая роль бактерий в водоеме настолько же тесно связана с их минерализующей активностью, насколько процессы биосинтеза в живой клетке

связаны с окислительными процессами, дающими энергию для этого синтеза.

Одним из наметившихся в настоящее время направлений изучения роли бактерий в биологической продуктивности водоемов является выяснение количественных взаимосвязей бактериальной флоры, учитываемой как биомасса, с животными организмами, которые также учитываются по биомассе, на фоне динамики химических факторов среды, таких, как биогены и органическое вещество. Такого рода исследования были проведены для водной толщи А. Г. Родиной (1952), Е. Ф. Мануйловой (1953), С. И. Кузнецовым с сотрудниками (1955), М. И. Новожиловой (1955), М. Е. Гамбаряном (1955), М. В. Ивановым (1955). В иловых отложениях эту взаимосвязь изучили Л. А. Розенберг и Н. А. Мефедова (1956). Оказалось, что при изучении связи динамики зоопланктона и зообентоса с динамикой биомассы бактерий можно уловить определенные закономерности между развитием бактерий и их консументов. Результаты перечисленных работ показали также, что при анализе пищевых взаимоотношений бактерий и их потребителей следует обращать внимание не только на количественную характеристику общей биомассы бактерий в водоемах разных типов и в разные сезоны, но и на скорость самовозобновления бактериальной биомассы, которая определяется как среднее время одной генерации бактерий, обитающих в водоеме (Иванов, 1955; Новожилова, 1955).

Задача настоящей работы также заключалась в основном в изучении роли микрофлоры в трофике водоема. Мы изучали взаимосвязь между бактериальным населением и бентофауной в грунтах Рыбинского водохранилища, а также влияние химического состава грунтов разного типа на состояние обитающей в них микрофлоры и бентоса. Актуальность постановки такого рода исследований диктовалась тем, что вопреки всем разработанным для Рыбинского водохранилища прогнозам сформировавшаяся в нем спустя 14 лет после его заполнения бентофауна оказалась необычайно бедной и в настоящее время не может являться достаточной кормовой базой для бентосоядных рыб. Средняя биомасса бентоса, по данным на 1952—1953 гг., составила по всему водохранилищу всего 2.4 г/м^2 . По прогнозу же средняя биомасса должна была быть в 10—15 раз больше (Мордухай-Болтовской, 1955). Сравнительно богатый бентос обитает лишь в зоне прибрежья и в прудовых участках рек, впадающих в водохранилище. Огромные пространства центральной части водохранилища заняты незаиленными или очень слабо заиленными плотными почвами, которые в ряде случаев сохранили даже свою структуру. Углубления рельефа и открытых частях водохранилища заняты темными бурными торфянистыми илами, которые образовались при размыве затопленных торфяных массивов. Бентофауна таких илов, а также незаиленных почв открытых частей водохранилища крайне бедна и составляет, как правило, $0.1\text{—}1 \text{ г/м}^2$ (Поддубная, 1958).

Цель нашей работы заключалась в определении запасов бактериальной пищи в разных типах грунтов водохранилища. Мы полагали, что, определив запасы бактериальной пищи в разных грунтах, можно будет установить, насколько нынешнее распределение бентоса обусловлено фактором питания. Кроме того, мы предполагали использовать данные об общем количестве бактериального населения и отдельных его групп как показатель физико-химических условий, влияющих на развитие микрофлоры и бентоса в разных грунтах, и как показатель обеспеченности их притоком свежего органического детрита из водной толщи.

МЕТОДИКА

Работа по изучению грунтов водохранилища проводилась параллельно с учетом в них бентоса в 4 съемках бентоса в 1954—1955 гг.

Для микробиологического анализа отбирались в стерильную посуду пробы поверхностного слоя грунта из днотерпателя. Пробы плотных грунтов отбирались стратометром. Из проб тут же на судне делались высевы на различные среды, а затем готовились препараты для прямого микроскопического учета бактерий по методу Виноградского. Препараты окрашивались эритрозином с докраскиванием разведенным фуксином (Сорокин, 1955в). В каждом препарате просчитывалось 15—20 полей зрения. Для того чтобы иметь возможность пересчитать количество бактерий, учитываемых по прямому счету, на сырую бактериальную биомассу, мы определяли средний объем бактериальной клетки путем промеров бактерий на препаратах из илов. Этот объем оказался равным 0.8 м³. Отсюда мы принимали вес 1 млрд бактерий равным 0.8 мг. Средняя биомасса бактерий на 1 м² площади дна для мягких грунтов рассчитывалась на слой грунта толщиной в 15 см и для плотных грунтов — на слой 5 см.

Для учета сапрофитных бактерий, растущих на МПА (мясо-пептонный агар), делались посевы из разных разведений исходного грунта. Чашки циклобродились при температуре 22—24°. Счет колоний производился через 2 дня и вторично через 10 дней после посева. Количество спороспособных и неспороспособных сапрофитных бактерий учитывалось на этих же чашках путем микроскопирования всех колоний. С целью количественного учета анаэробных сапрофитных бактерий делались высевы из разведений в пробирки. Пробирки заливались доверху свежепрокипяченным мясо-песетонным агаром, в который добавлялся сульфид натрия ($\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$) в количестве около 100 мг/л для поглощения остатков кислорода. Через 10 дней после посева в пробирках просчитывались выросшие колонии анаэробных бактерий и их количество пересчитывалось на 1 г сырого ила.

Количественный учет плесневых грибов в грунтах мы производили на среде следующего состава: KH_2PO_4 — 3 г, NaNO_3 — 0.2 г, MgSO_4 — 0.1 г, FeSO_4 — 0.01 г, сахара — 10 г, лимоннокислый калий — 0.5 г, вода водопроводная — 10 мл, вода дистиллированная — до 1 л, агар — 1.5%.

Для учета олигокарбофильных сапрофитных бактерий мы делали высевы из разведений грунтов на «голодный» агар, приготовленный на воде из водохранилища с добавлением следующих солей: K_2HPO_4 — 20 мг, NH_4Cl — 10 мг, пептон — 3 мг, молочнокислый натрий — 5 мг, агар — 1.5%, вода — 1 л. Пробы для химических анализов были собраны В. П. Курдиным на тех же станциях, на которых исследовались микрофлора и бентос. Для химического анализа были выбраны пробы грунтов разного типа из различных биотопов Рыбинского водохранилища. Кроме того, параллельно был проведен для сравнения химический анализ пла оз. Белое и пла оз. Покровское, расположенных в Вологодской области.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Распределение биомассы бактерий, учитываемых по прямому счету, в грунтах водохранилища

Материалы по количественной характеристике были собраны одновременно со сборами бентоса в 4 бентосных съемках: в мае и августе 1954 г. и в мае и августе 1955 г. Такие многократные обследования позволили

повторно подтвердить полученные результаты, а также дали возможность проследить за изменениями общего числа бактерий в разное время вегетационного периода в разные по уровню годы (1954 г. — маловодный и 1955 г. — многоводный). Данные анализом распределения биомассы бактерий в грунтах из различных частей водохранилища приво-

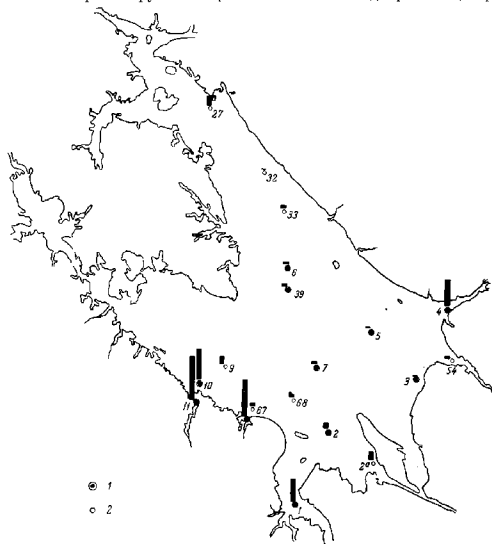


Рис. 1. Распределение общего количества бактерий в грунтах Рыбинского водохранилища. Бентосная съемка в мае 1954 г.

1 — стандартные станции; 2 — станции бентосной съемки. Цифры обозначают номера станций.

дятся на рис. 1—4. В табл. 1, 3, 6 приводятся величины биомассы бактерий в грунтах разных типов наряду с некоторыми другими данными.

При рассмотрении данных, представленных на рис. 1—4, мы видим, что самые большие величины общей биомассы бактерий приходятся на устьевые участки рек, впадающих в водохранилище: Волги, Мологи, Шексны, Соголки, Чеснавы. Грунты же открытых частей водохранилища содержат, как правило, очень бедную микрофлору.

В среднем общее количество бактерий в серых илах, отлагающихся в устьевых участках рек, составляет обычно 1—2 млрд клеток в 1 г сырого

ила и биомасса — 100—300 г сырой бактериальной массы на 1 м² площади дна.

Микрофлора незапленных и слабо запленных почв и торфянистых илов, которые занимают центральную часть водохранилища, находится в крайне угнетенном состоянии. Общее число бактерий в почвах колеб-

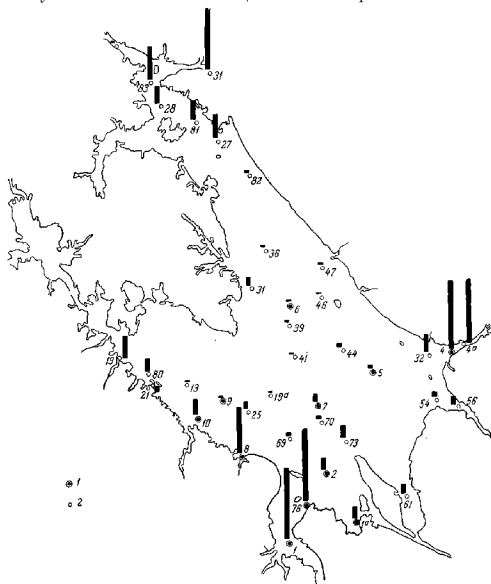


Рис. 2. Распределение общего количества бактерий в грунтах Рыбинского водохранилища. Бентосная съемка в августе 1954 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

лется обычно в пределах 100—200 млн/г сырого ила при биомассе порядка 5—10 г/м², т. е. в десятки раз меньше, чем в иловых отложениях устьевых участков. Столь же невелика бактериальная биомасса в торфянистых илах открытых частей водохранилища, где она составляет в среднем 7—10 г/м² (общее число бактерий 50—100 млн/г сырого ила; табл. 1).

Торфянистые илы, которые отлагаются вблизи устьевых участков рек в районах постоянных или временных течений, занимают по общему количеству бактерий промежуточное положение между серыми илами этих

участков и илами и грунтами открытых частей водохранилища. Общее число бактерий составляет в них 300—700 млн/г ила (биомасса 40—60 г/м²).

Весной 1954 г. (в мае) биомасса бактерий в грунтах всех типов была меньше, чем в августе. Та же закономерность наблюдалась и в 1955 г. Биомасса бактерий в 1955 г. в общем была ниже, чем в 1954 г. (рис. 5). Увеличе-

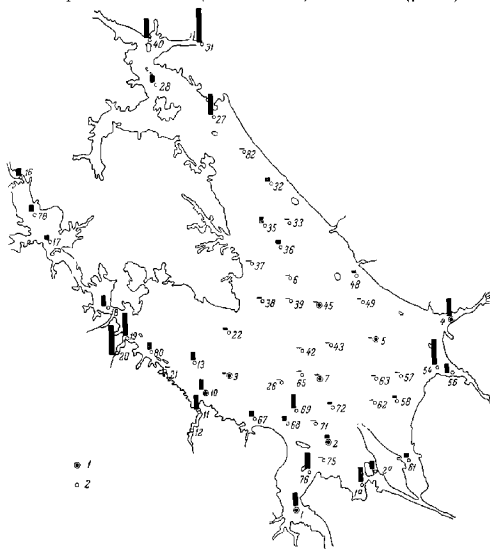


Рис. 3. Распределение общего количества бактерий в грунтах Рыбинского водохранилища. Бентосная съемка в мае 1955 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ние биомассы бактерий в августе многоводного 1955 г. было выражено слабее, чем в августе маловодного 1954 г. Этот факт можно объяснить двумя причинами. Во-первых, вследствие большого весеннего паводка в 1955 г. илы предустьевых участков были сильно промыты и частично занесены песком. Во-вторых, в 1955 г. наблюдалось сильное запоздание начала цветения синезеленых водорослей, частичное отмирание которых, по-видимому, обеспечивает августовскую вспышку в развитии бактериальной флоры в илах (Никитина, 1955).

Как видно из изложенного, в распределении бентоса и биомассы бактерий наблюдается значительное сходство в грунтах Рыбинского водо-

хранилища (табл. 2).¹ Серые или устьевых участков, содержащие богатую микрофлору, характеризуются сравнительно богатым бентосом (3—20 г/м²). Относительно богат также и бентос торфянистых плов, которые отлагаются в районах, прилегающих к устьевым участкам 2—20 г/м²,

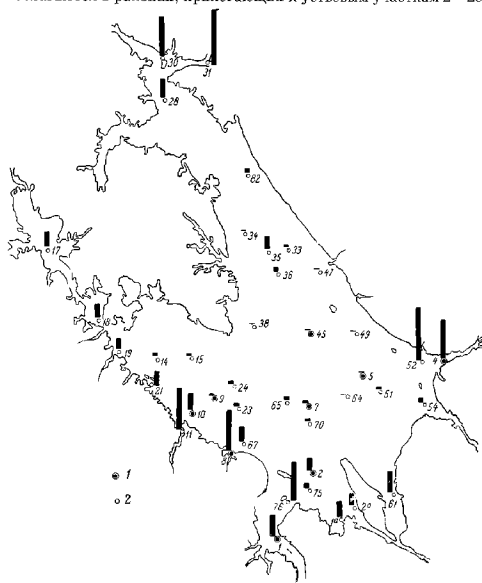


Рис. 4. Распределение общего количества бактерий в грунтах Рыбинского водохранилища. Бентосная съемка в августе—сентябре 1955 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

и содержит довольно богатую микрофлору. Наконец, бентос торфянистых илов и незаиленных почв открытых частей водохранилища, сильно обедненной микрофлорой, находится в крайне угнетенном состоянии. Его биомасса составляет здесь, как правило, 0,1—0,5 г/м², снижаясь иногда до нуля.

¹ Подробные данные и карты распределения бентоса в водохранилище в 1954—1955 гг. приводятся в работе Т. Л. Поддубной (1958), а за более ранний период (1952—1953 гг.) — в работе Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955).

Таблица 1

Количественная характеристика микрофлоры грунтов Рибинского водохранилища¹

Группы грунтов	№№ станций	Глубина (в м)	Местоположение станций	Количество бактерий по приблиз. счету (в мл/г сырого ила)	Биомасса бактерий (в г/м ² дна)	Количество сапрофитных бактерий (в мл/г сырого ила) МПА (в мл/г сырого ила)	Количество грибов (в тыс./г ила)	Органическое вещество (в % потери при сбражи- вании в сухом виде)
Серые или устьевых участков рек. Средняя биомасса бентоса — 4,7 г/м ² .	76	15,0	Устьевой участок р. Волги.	2,64	316,0	2,28	60,0	19,9
	1	13,0	То же.	2,43	290	2,60	10,0	12,5
	83	10,0	Устьевой участок р. Шексны.	1,21	147,0	1,86	0,8	4,69
	27	5,0	То же.	0,82	98,0	1,26	0,8	18,5
	8	3,5	Устьевой участок Чеснавы.	1,74	208,0	1,58	4,0	14,01
	4	4,5	Устьевой участок р. Согोजи.	2,55	305,0	2,15	0,5	11,9
			Среднее	1,99	238,0	1,95	12,8	13,9
Торфянистые или, отлагающиеся вблизи устьевых участков рек. Средняя биомасса бентоса — 10,1 г/м ² .	10	17,0	Русло Мологи против р. Сити.	0,543	65,1	0,88	1,0	14,8
	1а	9,0	Волжский плёс	0,446	53,5	0,49	5,2	51,1
	61	18,5	Горловина Щербаковской ГЭС.	0,330	32,1	0,45	0	39,9
	52	6,0	Район устьевых участков р. Согोजи.	0,660	79,0	0,49	12,0	35,2
	2	16,0	Русло р. Мологи против затопленного г. Мологи.	0,412	49,5	0,068	—	36,5
			Среднее	0,478	59,8	0,48	4,5	35,5
Торфянистые или открытых частей водохранилища. Средняя биомасса бентоса — 0,03 г/м ² .	39	12,0	Центральный плёс.	0,069	8,3	0,01	0,4	53,3
	41	12,0	То же.	0,056	6,7	0,23	—	48,4
	5	10,5	» »	0,097	11,8	0,096	0	56,6
	6	13,0	» »	0,032	3,8	0,072	—	—
			Среднее	0,063	7,5	0,047	0,2	52,1
Незапленные почвы открытых частей водохранилища и пески. Средняя биомасса бентоса — 0,45 г/м ² .	46	8	Центральный плёс.	0,035	1,4	0,09	0	8,75
	19а	6	То же.	0,062	2,4	0,095	2,5	21,7
	25	9	» »	0,264	10,5	0,14	1,0	10,9
	9	6	» »	0,093	3,7	0,084	—	19,6
	7	6,5	» »	0,315	12,5	0,282	—	8,49
	13	8,5	Моложский плёс.	0,089	2,8	0,105	—	17,7
	29	8,0	Река Суда.	0,055	2,2	0,049	1,2	0,6
			Среднее	0,127	5,1	0,120	1,6	7,91

¹ Пробы собраны в съемке бентоса в августе 1954 г. Данные по бентосу взяты из материалов Т. Л. Поддубной.

Такое сходство в распределении общей биомассы бактерий и бентоса в грунтах разных типов указывает на то, что состояние бактериальной флоры, как пищевого фактора, является одной из важных причин, опре-

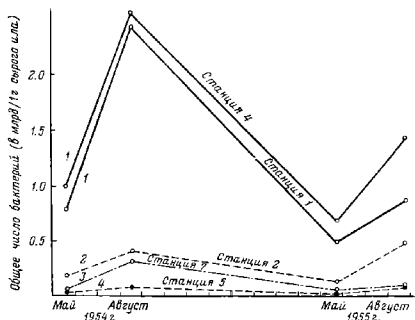


Рис. 5. Сезонная динамика общего числа бактерий в грунтах Рыбинского водохранилища.

1 — серые или аэстуарных рен; 2 — торфянистый или бывш. русла р. Мологи; 3 — незаплавленная почва; 4 — торфянистый или открытой части.

деляющих количественный и качественный состав бентофауны. В частности, существенной причиной угнетенного состояния бентофауны открытых частей водохранилища является, по-видимому, острый недостаток бактериальной пищи.

Таблица 2

Сравнение содержания общего числа бактерий в иловых отложениях озер и Рыбинского водохранилища

Название водоема	% органического вещества	Общее число бактерий (прямой счет сырого ила (в млрд/г))	Автор
Озеро Белое в Косино	45.9	2.326	С. И. Кузнецов (1952).
Озеро Б. Медвежье под Москвой	46.7	1.905	
Озеро Черное в Косино	51.7	1.285	
Озеро Святое в Косино	81.4	0.922	
Озеро Круглое под Москвой	20.8	1.110	
Озеро Белое Вологодской обл.	5	0.418	Наши данные.
Озеро Сиверское Вологодской области	Нет данных.	0.225	
Озеро Купенское Вологодской области	" "	0.392	
Рыбинское водохранилище, серые или устьевых участков	10—15%	1.000—2.500	
Рыбинское водохранилище, торфянистые или открытой части	50—70%	0.030—0.100	
Рыбинское водохранилище, торфянистые или приустьевых районов	30—40%	0.400—0.800	

Сравнение общего числа бактерий, учитываемых по прямому счету, в разных грунтах Рыбинского водохранилища показывает, что серые илы его устьевых участков приближаются по общему количеству бактерий к наиболее высокопродуктивным иловым отложениям эвтрофных озер средней полосы. Торфянистые илы, отлагающиеся вблизи устьевых участков, также сопоставимы в отношении микрофлоры с илами ряда эвтрофных озер, расположенных несколько севернее Рыбинского водохранилища, причем некоторые из них (оз. Белое) приближаются к нему по площади (табл. 3). Характерно при этом, что микрофлора более бедных органическим веществом, но сформированных из свежеприреческого материала устьевых илов Рыбинского водохранилища богаче, чем микрофлора иловых отложений крупных озер этой же климатической зоны. Количество бактерий в торфянистых илах и незаилённых почвах открытых частей Рыбинского водохранилища в несколько раз меньше, чем в самом продуктивном из озер, перечисленных в табл. 3.

Таблица 3

Сравнение содержания общего числа бактерий и органического вещества в иловых отложениях озер и Рыбинского водохранилища

Название водоема	Общее число бактерий (прямой счет в млрд/г сырого ила)	% органического вещества	Автор
Озеро Белое в Косине	2.326	45,9	С. И. Кузнецов (1952).
Озеро Б. Медвежье под Москвой	1.905	46,7	
Озеро Черное в Косине	1.285	51,7	
Озеро Святое в Косине	0.922	81,4	
Озеро Кружное под Москвой	1.110	20,8	
Озеро Белое Вологодской обл.	0.418	5	
Озеро Сиверское Вологодской обл.	0.225	—	
Озеро Кубенское Вологодской обл.	0.892	—	Наши данные.
Рыбинское водохранилище, серые илы устьевых участков	1.000—2.500	10—15	
Рыбинское водохранилище, торфянистые илы открытой части	0.030—0.100	50—70	
Рыбинское водохранилище, торфянистые илы приустьевых районов	0.400—0.800	80—40	

Распределение сапрофитных бактерий, растущих на МПА и на «голодном» агаре, и грибов в грунтах водохранилища

Учет количественного распределения сапрофитных бактерий, растущих на МПА в разных типах грунтов, мы проводили с целью выяснения интенсивности протекающих в них процессов распада органического вещества. Именно эта группа бактерий является очень тонким индикатором обеспеченности грунтов свежими отложениями легкоусвояемых белковых веществ (Буткенич, 1932; Кузнецов, 1952; Крисс, 1952; Zo-Bell, 1946).

Посевы на МПА из разведений грунтов разных типов были проведены в трех съёмках бентоса. При этом было установлено, что распределение сапрофитных бактерий в грунтах водохранилища в основном следует той же закономерности, что и распределение общего числа бактерий, учитываемых прямым методом. Серые илы устьевых участков водохранилища характеризуются очень высоким содержанием сапрофитов, растущих

на МПА, — в среднем 2—4 млн на 1 г сырого ила (табл. 1, 4). Торфянистые илы, расположенные в приустьевых участках, особенно в южной части водохранилища, также содержат богатую флору сапрофитов-аммонификаторов¹ — в среднем 0.5—1 млн в 1 г ила.

Совершенно другая картина наблюдается в торфянистых илах и плотных грунтах открытого водохранилища. Здесь количество сапрофитных бактерий падает до 50—100 тыс. в 1 г сырого ила, т. е. оно в среднем в 10—20 раз меньше, чем в устьевых и приустьевых илах. Посевы на чашки с МПА из проб торфянистых илов центральных частей водохранилища дают обычно мелкие колонии, отличающиеся медленным ростом (рис. 6). Среди этих колоний встречается много флюоресцирующих форм и почти отсутствует *Bacillus thuyoides*, что указывает на сильную заторможенность процесса распада органического вещества в торфянистых илах (Михустин и Перцовская, 1954). В приустьевых же илах *B. thuyoides* (рис. 7) составляет зачастую до 20% колоний.

В табл. 5 приводятся результаты учета сапрофитов и актиномицетов на трех разрезах, проведенных через бывш. русло р. Мологи у впадения в нес р. Чеснавы. Станции были сделаны на песчаных грунтах правой поймы на заиленных руслах рр. Мологи и Чеснавы и на слабо заиленной почве левой поймы. Как видно из представленных данных, наиболее обильная сапрофитная микрофлора обитает на заиленных руслах. Количество сапрофитов на пойменных незаиленных и слабо заиленных грунтах в несколько раз меньше, чем на руслах. *B. thuyoides* встречается на илах и на заиленных почвах в количестве от 8 до 23% от общего числа сапрофитов.

Очень интересным оказалось распределение актиномицетов, известных своей способностью разлагать органические вещества, трудно доступные для других микроорганизмов (Красильников, 1938). На песчаном грунте правой поймы количество актиномицетов вдвое превысило количество сапрофитов, растущих на МПА, тогда как в илстом грунте на русле актиномицеты составляют менее 0.001 от числа сапрофитов.

Как показали исследования С. Н. Виноградского (1932), многократно подтвержденные впоследствии, первые стадии распада органического вещества в почве совершаются при участии неспороносных бактерий. Более глубокий его распад происходит за счет деятельности спороносных форм. Поэтому преобладание той или иной группы сапрофитных бактерий в почве указывает на наличие или отсутствие легкоусвояемых органических веществ. Та же закономерность была установлена и для водоемов. Как показал С. И. Кузнецов (1949а), в озерах дистрофного типа, содержащих много трудноусвояемых гуминовых веществ, процент спорных сапрофитных бактерий составляет 30—80%, тогда как в эвтрофных водоемах, вода которых богата легкоусвояемым органическим веществом, этот процент падает до 7—9. По данным В. А. Экзерцева (1948), по мере углубления в толщу иловых отложений процент спорных форм возрастает, что связано с уменьшением содержания легкоусвояемых веществ в толще ила.

Мы провели определение соотношения спорных и неспорных сапрофитных бактерий в разного типа грунтах Рыбинского водохранилища с тем, чтобы получить данные, характеризующие состояние в них органического вещества. Результаты приводятся в табл. 3. Они показывают,

¹ По мнению С. И. Кузнецова (1952), группу сапрофитов, растущих на МПА, можно до известной степени отождествлять с группой аммонификаторов-бактерий, разлагающих белки.

Общее число бактерий, сапрофитов, растущих на МПА и «голодном»

Характер грунтов	ММ стандарт	Местоположение станций	Стандартный рейс и безбесная съем-				
			общее число бактерий и сапрофиты, растущие на МПА			анаэробы и споровые сапрофиты	
			число бактерий по прямому счёту (в млрд. гомогената)	число сапрофитных бактерий (в тыс. г. сырого ила)	отношение общего числа бактерий к числу сапрофитов	% анаэробных бактерий	% споровых бактерий
Серые или устьевых участков рек	1	Эстуарий р. Волги.	0.85	1100	770	7.2	19.7
	8	Эстуарий р. Чеснавы.	1.53	1800	850	8.5	0
	4	Эстуарий р. Сокожи.	1.421	1600	890	9.4	13.4
Торфянистые и серые илы приустьевых участков	10	Быш. русло р. Мологи.	0.605	1280	505	13.4	23.2
	61	Горловина ГЭС.	0.820	153.5	5400	83.6	—
	2	Быш. русло р. Мологи.	0.483	85.0	5700	69.0	60.0
	1а	Район эстуария р. Волги.	0.61	1150	530	82.0	77.0
Торфянистые или открытых частей	5	Центральный ил.	0.074	74	1000	176.0	89.0
	6	То же.	0.040	30	1330	491.0	92.0
Почвы открытых частей	7	» »	0.098	12	2340	4.7	44.0
	9	» »	0.047	70	670	0	—
Пески открытых частей	3	» »	—	—	—	—	—

что наибольшее процентное содержание споровых бактерий наблюдается в торфянистых илах открытых частей водохранилища, где их число иногда превышает число неспорозоных бактерий. В торфянистых илах приустьевых районов процент споровых форм несколько ниже. Илы устьевых участков и незаилённые почвы содержат сравнительно мало споровых форм — всего 5—10%. Высокое процентное содержание споровых бактерий в торфянистых илах с несомненностью указывает на их перегруженность трудноминерализуемыми гуминовыми веществами.

В тех же пробах грунтов, в которых определялось соотношение спорных и неспорных форм, мы определили соотношение аэробных и анаэробных форм сапрофитных бактерий, растущих на МПА. Результаты этих определений, представленные в табл. 3, показывают, что пробы торфянистых илов открытой части водохранилища, содержащие много споровых бактерий, характеризуются также и повышенным содержанием анаэробных форм. Количество анаэробов в таких илах в ряде случаев было в несколько раз больше, чем количество аэробов и факультативных форм, и доходило до 500% от общего числа сапрофитов, растущих при посеве на чашки. Наоборот, в устьевых иловых отложениях процент анаэробов был, как правило, незначителен. Преобладание анаэробных бактерий над аэробами в некоторых торфянистых илах свидетельствует об исключи-

Таблица 4

агаре, грибов и содержащие споровых и анаэробных форм в грунтах

на (в августе 1955 г.)			Стандартный рейс (ноябрь 1954 г.)				
бактерии, растущие на «голодном» агаре, и грибы			общее число бактерий и сапрофитов, растущие на МПА			анаэробы и споровые сапрофиты	
число бак- терий, ра- стущих на «голодном» агаре	отношение об- щего числа бактерий к числу бакте- рий, расту- щих на «го- лодном» агаре	число грибов (в тыс./г сырого ила)	число бакте- рий по при- мому счету (в млрд/г сыро- го ила)	число сапро- фитных бак- терий (в тыс./г сырого ила)	отношение общего чис- ла бактерий к числу са- профитов	% анаэро- бов	% споро- вых бак- терий
3100	275	—	4.51	1475	3070	6.5	6.65
11000	189	51	2.43	3250	741	6.15	8.0
14600	97	100	2.71	1290	2110	4.6	1.2
11800	53	75.0	0.475	152	3100	46.6	24.3
2800	356	—	84	114	6000	58.0	50.0
7000	650	150.0	0.852	112	7600	160.0	47.0
1480	408	—	—	—	—	—	—
385	193	5.5	0.124	43.8	2880	93.0	75.5
300	133	2.0	0.077	31.0	2490	83.5	77.0
220	445	2.5	0.301	92.0	3270	10.3	0.87
195	241	1.5	0.121	96.1	1180	31.0	14.8
—	—	—	0.095	21.2	4560	5.7	17.4

Таблица 5

Анализ сапрофитной микрофлоры грунтов на разрезе через бывш. русло
р. Мологи, против устья р. Чеснавы (29 марта 1954 г.)

Местоположение станций	№№ ста- ций	Глуби- на (в м)	Характер грунта	Число са- профитных бактерий на МПА (в тыс./г сы- рого грун- та)	% <i>Bacillus</i> <i>puccoides</i>	Число ан- тибиомизе- тов (в тыс./г сы- рого грун- та)	% антиби- омизетов от общего числа са- профитов
Правая пой- ма	3	2.2	Мелкий песок.	2.0	0	4.0	200
	6	1.5	»	7.5	0	3.0	40
Левая пойма	4	7	Песчаная почва с растительными остатками.	650	23	5.0	1.3
	1	5	Слабо заиленная почва.	150	16	1.5	1.0
Русло р. Мо- логи	2	15	Темно-серый ил.	2510	10	2.0	0.08
	5	15	Серый ил.	3210	8	5.0	0.15
Русло р. Чеснавы	9	3	»	1400	11	3.5	0.045
	11	1.8	Заиленный песок.	2700	12	1.0	0.035

тельном преобладании в них анаэробных процессов и указывает на состояние крайнего анаэробноза.

Таким образом, анализы распределения общего числа сапрофитов, растущих на МПА, а также соотношения спорных и бесспорных, аэробных и анаэробных сапрофитов показывает, что торфянистые или открытые части водохранилища представляют крайне неблагоприятную среду для существования бактериальной флоры. Эти анализы указывают на то, что данные или бедны легкоусвояемым органическим веществом и перегружены труднорастворимыми соединениями и что в них преобладают анаэробные процессы, которые вызывают, как известно, накопление кислых продуктов, вредно влияющих на биологические свойства илов. Бедность сапрофитов микрофлоры плотных грунтов открытых частей указывает на то, что эти грунты не получают достаточного количества свежего органического детрита из водной толщи.

Таблица 6

Сравнительное содержание сапрофитных бактерий в поверхностном слое грунта разных водоемов

Название водоема	Количество сапрофитных бактерий, растущих на МПА (в тыс./г сырого ила)	Автор
Озеро Черное в Косине { июнь 1937 г. { сентябрь 1937 г.	1000 2350	} С. И. Кузнецов (1949б).
Озеро Пиявочное, Калининская обл.	400	
Озеро Шитовское, Вышний Волочок	300	} Л. Д. Шгур и Э. А. Кануников (1954).
Литораль Мурмана	1657	
Рыбинское водохранилище, приустьевые участки	1950	} И. С. Никитина (1955).
Рыбинское водохранилище, плотные грунты открытой части	120	
Рыбинское водохранилище, торфянистые или открытой части	50	

В табл. 6 приводятся данные для сравнения содержания сапрофитных бактерий в поверхностных слоях иловых отложений Рыбинского водохранилища и других водоемов. Как видно из табл. 6, содержание сапрофитных бактерий, растущих на МПА, в устьевых илах (приустьевые участки) и в торфянистых илах приустьевых районов соответствует их содержанию в наиболее продуктивных илах эвтрофных озер и в грунтах морской литорали. Это указывает на обеспеченность приустьевых илов постоянным притоком легкоусвояемого органического вещества.

Разрыв между количеством бактерий, учитываемых прямым методом и при посевах на чашки с МПА, как видно из табл. 1, колебался в грунтах Рыбинского водохранилища в среднем от 500 до 5000. При этом наибольший разрыв в результатах между прямым и чашечным методами наблюдался, как правило, на торфянистых илах, что лишний раз указывает на их бедность свежими белковыми веществами.

Для того чтобы уменьшить разрыв между прямым счетом и учетом на чашках, мы делали посеvy из разведений грунтов на чашки с «голодным» агаром. При посевах на «голодный» агар разрыв между двумя ме-

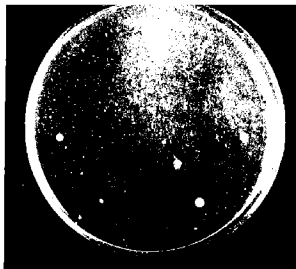


Рис. 6. Рост бактерий на чашке с МПА.
Разведение из торфянистого ила.

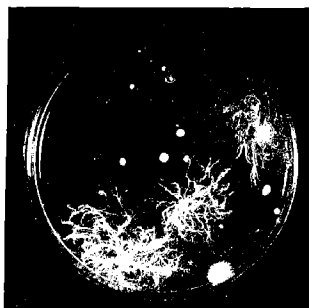


Рис. 7. Рост *Bacillus mycoides* на чашке с МПА.
Разведение из эстуарного ила.

тодами сократился до 100—500 раз. В ряде случаев он уменьшился более чем в 10 раз по сравнению с разрывами при высеве на МПА (табл. 4).

Учет количества плесневых грибов в грунтах водохранилища показал, что наиболее богатая грибная флора обитает в устьевых иловых отложениях, где их число достигает 100 тыс. в 1 г сырого ила (табл. 1 и 4), составляя иногда до 10% от общего числа сапрофитов на МПА. Развитие грибной флоры, которая обладает способностью разлагать устойчивые органические остатки (Мишустин и Перповская, 1954), в торфянистых илах в значительной степени подавлено, по-видимому, из-за существующих там условий анаэробноз. Задержка развития плесневых грибов в илах, несомненно, замедляет в них процесс минерализации легкоусвояемых веществ. При посевах илов для количественного учета грибов мы очень часто наблюдали рост белых (реже розовых) колоний дрожжей. Это наблюдение подтверждает высказанное рядом исследователей мнение, что дрожжевые и дрожжеподобные организмы являются истинными обитателями водоемов (Родина, 1950; Крисс и Новожилова, 1954).

Химический состав грунтов в связи с их бактериальным населением

Для того чтобы выяснить причины, лежащие в основе найденных закономерностей распределения бактериальной флоры и бентоса в грунтах Рыбинского водохранилища, мы провели химические анализы, вскрывающие состав органического вещества в грунтах из различных биотопов. Органические вещества, накапливающиеся в иловых отложениях, являются не только субстратом для бактерий. Поскольку они составляют значительную долю от всего вещества ила, от их состава и состояния зависят внешние для организмов условия среды, такие, как коллоидные свойства, гидрофильность, солевой состав, кислородный режим, которые могут коренным образом влиять на развитие не только бактериальной флоры, но также и в еще большей степени на высшие организмы.

Состав органического вещества мы анализировали по схеме, предложенной И. В. Тюриным для характеристики органических веществ почвы с точки зрения ее усвояемости микроорганизмами (Тюрин, 1934). С. И. Кузнецов, Т. А. Сперанская и В. Д. Коншин (1939) применили схему И. В. Тюрина для характеристики состава органического вещества иловых отложений озер разного типа. При этом им удалось на основании полученных данных сгруппировать озерные отложения по характеру содержащегося в них органического вещества.

Мы определяли в грунтах Рыбинского водохранилища следующие компоненты: общий углерод, общий азот, сахара и гемицеллюлозы, клетчатку и лигнинно-гумусовый комплекс. Гидролиз мы проводили по методике, описанной в работе С. И. Кузнецова, Т. А. Сперанской и В. Д. Коншина (1939). Общий углерод и азот определялись по методу И. В. Тюрина (Аринункина, 1952). Сахара определялись по методу Исекутца. Лигнинно-гумусовый комплекс учитывался как потеря при прокаливании остатков грунта после гидролиза клетчатки. Данные по максимальной молекулярной влагоемкости и по величине потери при прокаливании были любезно предоставлены нам В. П. Курдиным.

Для сравнения состава грунтов Рыбинского водохранилища с отложениями озер мы проанализировали по той же схеме грунты озер Белое и Покровское Вологодской обл., расположенных в той же климатической зоне, что и Рыбинское водохранилище. Озеро Белое — старый блюдце-

образный водоем, по площади соизмеримый с Рыбинским водохранилищем, с глубинами 4—6 м. Озеро Покровское, наоборот, занимает небольшую площадь и имеет глубину не более 3—4 м.

Результаты химических анализов грунтов, а также анализов их бактериальной биомассы и биомассы бентоса приводятся в табл. 2. В ней приводятся данные других авторов о химическом составе иловых отложений эвтрофного оз. Белое и Косице, а также дистрофного оз. Мазуринское и Угличского водохранилища.

Как видно из табл. 2, выделенные нами на основании анализа состояния микрофлоры группы грунтов Рыбинского водохранилища, различающиеся также по биомассе бентоса, составляют вполне очерченные группы и по химическому составу органического вещества. Торфянистые илы открытых частей водохранилища (станции 5 и 48), сильно обедненные бентосом ($0.3\text{--}0.5\text{ г/м}^2$) и микрофлорой ($2\text{--}8\text{ г/м}^2$), характеризуются наиболее высоким среди других грунтов общим содержанием органического вещества (50—60%) и самой высокой молекулярной влагоемкостью (50—60%). Отношение C/N в этих илах необычайно высоко (33—39), что свидетельствует о большой перегруженности их трудноминерализуемыми лигнинно-гумусовыми веществами. Действительно, анализы показывают, что лигнинно-гумусовый комплекс составляет в таких илах от 35 до 50% от сухого веса ила и около 80% от общего органического вещества. Отметим, что даже в иле дистрофного оз. Мазуринское, образовавшегося на месте торфяных карьеров, отношение C/N и содержание лигнинно-гумуса меньше, чем в торфянистых илах открытой части Рыбинского водохранилища. В иле оз. Мазуринское отношение C/N равно 26,3, а лигнинно-гумусовый комплекс составляет 70,8% от органического вещества.

Большой интерес представляют данные анализа пробы грунта, взятого на станции 54 и представляющего собой кусок илового торфа. По этим данным можно судить о химическом составе того исходного материала, из которого сформировались торфянистые илы Рыбинского водохранилища. Отношение C/N в торфе равно 75 при общем содержании органического вещества 82%, т. е. оно в 10 раз больше, чем в постоянных озерных отложениях. В торфянистых илах центральных частей водохранилища, которые образовались из такого материала, отношение C/N снизилось вдвое, очевидно, за счет поступления планктонного детрита, в котором отношение C/N равно 5,6 (Сперанская, 1935).

В более продуктивных приустьевых торфянистых илах отношение C/N снижается по сравнению с торфом в $3\frac{1}{2}$ раза и равно 22. При этом в них снижается и общее содержание органического вещества до 30—40% от сухого веса ила. Снижение содержания органического вещества в приустьевых торфянистых илах является следствием того, что в период паводка в приустьевых участках водохранилища происходит отложение речных паносов, увеличивающих долю минеральной части.

Наконец, наиболее продуктивные как в отношении микрофлоры, так и в отношении бентоса серые илы устьевых участков рек характеризуются невысоким содержанием органического вещества (5—10%), наименьшим отношением C/N (5,7—15,5) и наименьшим содержанием лигнинно-гумуса (3—8%). Отношение C/N в илах устьевых участков все же несколько выше, чем в илах других пресных водоемов. Так, в большинстве эвтрофных озер отношение C/N в иловых отложениях колеблется в пределах 7—14, доходя, однако, в ряде случаев до 15—19 (Кузнецов, Сперанская, Коншин, 1939). Отношение C/N в илах Угличского и других водохранилищ канала им. Москвы, по данным Н. Д. Стариковой (1954), составляет

величину порядка 10—11. Повышенное отношение C/N в устьевых илах Рыбинского водохранилища является, очевидно, следствием того, что органическое вещество этих илов формируется в значительной степени из аллохтонного материала, приносимого с болотного водосбора и обладающего повышенным отношением C/N, тогда как органическое вещество илов большинства эвтрофных озер — планктонного происхождения.

В незапленных и слабо запленных плотных грунтах Рыбинского водохранилища содержание органического вещества и отношение C/N близки к величинам, найденным для устьевых иловых отложений, несмотря на то, что последние во много раз превосходят плотные грунты по продуктивности.

Анализ состава органического вещества грунтов с точки зрения его усвояемости для бактерий, проведенные по схеме И. В. Тюрина,¹ показали, что в торфянистых илах открытых частей водохранилища (станции 5 и 48) легкоусвояемое органическое вещество составляет всего 4—5% от общего органического вещества; в торфянистых илах притусьвых участков (станции 2 и 61) его содержание возрастает до 6—10%; наконец, органическое вещество серых илов устьевых участков на 10—20% состоит из легкоусвояемого.

Отношение легкоусвояемого азота к общему углероду в торфянистых притусьвых илах вдвое, а в серых устьевых почти в 10 раз больше, чем в торфянистых илах открытых частей водохранилища. Процент легкоусвояемого азота от общего азота торфянистых илов равен 12—16, а в серых илах составляет в среднем 20—40%.

Органическое вещество устьевых илов отличается повышенным содержанием гемипеллюлозы и сахаров (до 6—10%). Содержание клетчатки в органическом веществе илов водохранилища меньше, чем в илах озерных отложений (около 2—3%). Незапленные и слабо запленные почвы (станции 9 и 65) по химической характеристике органического вещества мало отличаются от серых илов устьевых участков. Тем не менее названные почвы очень бедны как микрофлорой, так и бентосом. Этот факт указывает на то, что положительные или отрицательные качества грунтов как биологической среды зависят не только от их химического состава. Большое значение имеют также механический состав и физико-химические свойства грунта.

Опыт изучения плотных грунтов Рыбинского водохранилища показывает, что биохимические процессы идут в них крайне медленно. До сих пор, спустя 15 лет после затопления, в незапленных плотных грунтах сохранились не только корни растений, но в ряде случаев даже остатки жесткой растительности. Очевидно, что структура плотных задревованных почв, образовавшаяся в условиях суши, затрудняет обмен между грунтом и водой и отрицательно сказывается на развитии микрофлоры в толще таких грунтов при их затоплении.

Необходимым условием активации биологических и биохимических процессов в затопленных плотных грунтах является их запление свежим питательным детритом из водной толщи. К сожалению, в открытой части Рыбинского водохранилища отсутствуют условия, благоприятствующие быстрому заплению плотных грунтов. Вследствие мелководности водохранилища (средняя глубина около 5 м), большой площади

¹ В основе схемы И. В. Тюрина лежит представление, что легкоусвояемым органическим веществом в почве является та часть общего органического вещества, которая подвержена ферментативному гидролизу. Кислотный же гидролиз 5%-й по силе воздействия примерно равен ферментативному.

водного зеркала и весьма сурового ветрового режима происходит постоянное сильное перемешивание водных масс от поверхности до дна. В таких условиях большая часть продукции фитопланктона минерализуется в водной толще, не осаждаясь на дно. Поэтому заиление плотных грунтов открытых частей водохранилища происходит крайне медленно, так как других источников поступления свежего детрита в этих районах нет. Большое влияние условий минерализации органического вещества в водоеме на состав новых отложений можно видеть при сравнении содержания органического вещества в илах озер Белое и Покровское Вологодской обл., расположенных близко друг от друга. Ил мелководного оз. Белое, в котором вода постоянно перемещается за счет волнения,¹ содержит всего 3% органического вещества. Ил же оз. Покровское, водная толща которого не перемешивается в такой степени, содержит 36% органического вещества и состоит почти целиком из остатков фитопланктона.

Как видно из данных табл. 1 и 2, в иловых отложениях Рыбинского водохранилища наблюдается обратная зависимость между содержанием органического вещества в илах и их продуктивностью как в отношении биомассы бактерий, так и в отношении бентоса.

Эти данные противоречат выводам И. Ф. Овчинникова (1950) и Ц. И. Иоффе (1954), утверждающих, что грунты Рыбинского водохранилища, содержащие большое количество органического вещества, более продуктивны в отношении бентоса. Наши данные показывают с полной определенностью, что избыточное накопление органического вещества ведет к торможению биологических процессов в грунтах. Наименьшая биомасса бентоса и бактерий наблюдается на торфянистых илах, в которых содержится 50—60% органического вещества. Высокое содержание органического вещества в илах обуславливает их высокую гидрофильность. Максимальная молекулярная влагоемкость грунтов, как видно из представленных данных, теснейшим образом связана с содержанием в них органического вещества и лигнито-гумуса. Высокая влагоемкость илов вызывается особыми коллоидными свойствами гуминовых веществ, которые способствуют пептизации илов, их разбуханию. Она затрудняет обмен между водой и илом и способствует созданию анаэробных условий в илах. Поэтому торфянистые илы, перегруженные гуминовыми веществами и обладающие высокой влагоемкостью, характеризуются повышенной кислотностью. Это подтверждается результатами микробиологических анализов, которые указывают на сильный анаэриоз в торфянистых илах с высоким содержанием органического вещества, а также результатами химических анализов соотношения свободных и связанных форм сероводорода и углекислоты,² которые приводятся в табл. 7. Процентное содержание CO_2 является чувствительным показателем кислотности илов, а также количества и качества поглощенных катионов. Как видно из табл. 7, в торфянистых илах до 90% CO_2 находится в свободном состоянии. Такой высокий процент свободной CO_2 указывает на высокую кислотность ила и на недостаток поглощенных катионов. Недостаток же поглощенных катионов (особенно кальция), по-видимому, влияет на биологи-

¹ Само название оз. Белое, очевидно, связано с тем, что вода его имеет беловатосерый оттенок. В ней постоянно взвешена глинистая муль, подвигая волнением со дна.

² Свободную и связанную углекислоту мы анализировали путем отгонки ее из натурального и подкисленного ила в щелочь в специальном приборе (Сорокин, 1954). Свободный и связанный сероводород анализировался йодометрически после отгонки его в щелочь по специально разработанной нами методике.

Таблица 7

Содержание свободных и связанных форм CO_2 и H_2S в грунтах (ноябрьский стандартный рейс 1954 г.)

Характер ила	Nº станции	Общее содержание H_2S (в мг/л)	Количество свободного H_2S (в мг/л)	Общее содержание CO_2 и HCO_3^- (в мг/л)	Количество свободного CO_2 (в мг/л)
Торфянистые илы	2	104	8,6	419	325
	5	68	0	660	622
	6	122	39,5	878	770
Серые илы	1	218	0	10220	8,8
	4	107	0	3550	69,5
	3	102	0	416	84

ческие процессы в илах столь же отрицательно, как и в почвах, поскольку от них в значительной степени зависят коллоидные свойства органического вещества. Торфянистые илы содержат в ряде случаев также и сероводород в свободном состоянии, в котором он наиболее токсичен (Рубенчик, 1947).

Химические и микробиологические данные показывают, что особые физико-химические условия, создавшиеся в торфянистых илах, угнетают деятельность микрофлоры и способствуют консервированию входящего в их состав органического вещества. Условия жизнедеятельности микрофлоры ухудшаются в том случае, если они обогащаются минеральной частью, как это имеет место в пресульфидных илах. Очевидно, что процесс исчезновения торфянистых илов и замены их отложениями типа озерных сапропелей при существующих в открытых частях водохранилища неблагоприятных условиях образования детрита за счет первичной продукции будет идти довольно медленно.

Обсуждение результатов

1. Результаты микробиологических анализов грунтов Рыбинского водохранилища указывают на существование тесной связи между микрофлорой и бентосом. Связь эта может быть различной. Микрофлора может служить пищей для ряда донных форм, каковы олигохеты, моллюски и, по-видимому, частично, тендипиды.¹ Кроме того, обилие бактериальной флоры может указывать на благоприятные физико-химические условия в иле (рН, аэрация), которые в одинаковой степени необходимы для интенсивного развития как бактерий, так и донных животных, в том числе и тех, которые непосредственно не питаются бактериями. Наконец, состояние бактериальной флоры в поверхностном слое ила в значительной степени связано с процессом седиментации из водной толщи свежего питательного детрита. Поэтому микрофлора может служить показателем обеспеченности пищей донных форм, которые питаются фильтрационным способом, поглощая питательный детрит, поступающий из толщи воды.

Из сказанного следует, что при исследовании продуктивности дна водоемов необходимо проводить детальное изучение микрофлоры, населяю-

¹ Согласно А. И. Шиловой (1955), тендипиды не являются чисто иловыми формами и питаются преимущественно фильтрационным способом.

щей грунты, наряду с изучением их химического состава. К сожалению, подобных комплексных работ на внутренних водоемах до сих пор не проводилось. На море подобное исследование было проведено Л. А. Розенбергом и Н. А. Мефедовой (1956). Однако в этой работе комплексность все же была недостаточной, так как авторы не приводят состава органического вещества грунтов. Следует отметить, что организация комплексных гидробиологических исследований сильно облегчается, если приблизить научные учреждения, которые занимаются изучением водоемов, к объектам исследования.

Много предстоит сделать и в вопросе выяснения путей происхождения бактериальной биомассы за счет гетеротрофных и автотрофных процессов, а также в вопросе пищевых взаимоотношений между бактериями, фитопланктоном и бентосом. Здесь совершенно необходимым становится применение изотопной методики, которая позволяет проследить не только пути обмена веществ в отдельном организме, но и обмен веществами между разными организмами.

2. Результаты нашей работы подтверждают закономерную зависимость обилия бентоса от величины накопления органического вещества в иловых отложениях, установленную В. И. Жадным. Сущность этой закономерности сводится к тому, что при повышении содержания органического вещества в илах общая биомасса обитающего в них бентоса возрастает до определенного предела, после чего, в случае избыточного накопления органического вещества, биомасса бентоса снижается. Существенное обратное соотношение между общей биомассой бентоса и количеством органического вещества было установлено Б. В. Краюхиным (1949) для иловых отложений заливов Днепра, содержащих более 6-8% органического вещества.

Наши данные показывают, что перегрузка иловых отложений трудноусвояемым органическим веществом ведет к снижению активности микрофлоры вследствие того, что сильная коллоидность подобных отложений затрудняет обмен между водой и илом, а также аэрацию. Анаэробизм же в иловых отложениях ведет к накоплению кислых продуктов и свободных форм CO_2 и H_2S . Естественно, что в таких условиях жизнедеятельность микрофлоры и бентоса находится в угнетенном состоянии.

Как известно, некоторые олигохеты дают высокую биомассу и в условиях избытка органического вещества. Однако они развиваются в условиях обилия белковых веществ. В Рыбинском же водохранилище избыточная аккумуляция органического вещества создается в основном трудноусвояемыми гуминовыми веществами. Поэтому здесь вредное действие избытка органического вещества на бентос не компенсируется развитием олигохет, как это имеет место в других водоемах (Краюхин, 1949).

В некоторых приустьевых торфянистых илах из южной части водохранилища, несмотря на значительное содержание органических веществ, наблюдается довольно богатый бентос за счет развития мотылей. Такое явление отмечено, например, на станции 1а, находящейся в Югском заливе (табл. 1). Биомасса бентоса равна здесь 22,4 г/м², а биомасса бактерий 53,5 г/м² при содержании органического вещества 51,1%. Хорошее развитие бактериальной флоры и бентоса на этой станции можно объяснить тем, что в районе ее расположения наблюдаются очень интенсивные цитения фитопланктона. Первичная продукция здесь в несколько раз выше, чем в других участках водохранилища (Сорокин, 1958), что создает исключительно благоприятные условия питания бентоса детритом, поступающим из толщи воды. В условиях же обильного питания донные животные,

по-видимому, легче, переносят неблагоприятные условия среды. Для бактерий это предположение подтверждено экспериментально (Алсн, 1950).

За исключением некоторых приустьевых торфянистых илов, бентофауна и микрофлора гораздо богаче на серых илах, которые характеризуются сравнительно невысоким содержанием органических веществ (5—10%). Бентофауна и микрофлора незапленных и слабо запленных почв, в которых процентное содержание органического вещества близко к серым илам, очень бедны. Однако эта бедность является следствием особого механического состояния и недостаточности поступления свежего органического детрита.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Общий характер распределения бактериальной биомассы в разных грунтах совпадает с распределением в них бентоса. Серые илы устьевых участков водохранилища, наиболее богатые бентофауной, содержат наибольшую биомассу бактерий: 200—300 г/м² дна или $1-2.5 \cdot 10^8$ клеток в 1 г сырого ила. Сравнительно высокая биомасса бактерий и на торфянистых илах, отлагающихся в приустевых районах, в которых биомасса бентоса также достаточно высока. Торфянистые илы и незапленные почвы открытой части водохранилища, бедные бентосом, содержат очень бедную микрофлору, едва достигающую 10—15 г/м².

2. Анализы распределения сапрофитных бактерий, растущих на МПА и являющихся показателем интенсивности распада белковых веществ, выявили ту же закономерность, что и распределение общей биомассы бактерий. Разрыв между чашечным методом учета бактерий на МПА и прямым счетом колебался в пределах от 500 до 5000. При высеве илов на «голодный» агар этот разрыв снижался до 100—500.

3. Определения процентного содержания споровых и анаэробных сапрофитных бактерий, растущих на МПА, в разных грунтах показали, что торфянистые илы характеризуются очень высоким содержанием споровых и анаэробных бактерий. Это указывает на их насыщенность трудноусвояемым органическим веществом и на неблагоприятные условия аэрации.

4. Химические анализы состава органического вещества илов Рыбинского водохранилища указывают на перегруженность торфянистых илов трудногидролизруемыми гуминовыми веществами.

5. Данные микробиологических и химических анализов показывают, что бедность микрофлоры и бентоса в открытой части водохранилища является следствием неблагоприятного химического состава и механического состояния грунтов, а также недостаточных размеров седиментации органического детрита на водной толще.

ЛИТЕРАТУРА

- Аризушкина Е. В. 1952. Химический анализ почв и грунтов. М.
Буткевич В. С. 1932. Методика бактериального исследования и некоторые данные по распределению бактерий в воде и грунтах Баренцева моря. Тр. Гос. океанограф. инст., т. 2, вып. 2, 3.
(Виноградский С. Н.) Vinogradskiy S. 1932. Etudes sur la microbiologie du sol. VI. Ann. Inst. Pasteur, t. 60.
Гамбарян М. Е. 1955. Бактериальная флора озера Севан. Автореф. дисс., Ереван.
Горбунов К. В. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов. Микробиология, т. XV, вып. 2.
Горбунов К. В. 1953. Распад остатков высшей водной растительности и его экологическая роль в водоемах нижней зоны дельты Волги. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 5.

- Жадян В. И. 1948. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, вып. 3.
- Иванов Н. П. 1935. Методы физиологии и биохимии растений. ОГИЗ, М.
- Иванов М. В. 1955. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиология, т. XXIV, вып. 1.
- Иоффе Ц. И. 1954. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища. Тр. пробл. тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- Красильников П. А. 1938. Лучистые грибки и родственные им организмы. М.
- Краюхин В. В. 1949. Залежність біомаси бентосу від хімічного складу донних відкладів. Тр. Інст. гідробіолог. УССР, т. 24.
- Крисс А. Е. 1952. Микробная жизнь в океанических глубинах. Усп. совр. биол., т. 34, вып. 2.
- Крисс А. Е. и М. И. Повежилова. 1954. Являются ли дрожжевые организмы обитателями морей и океанов. Микробиология, т. XXIII, вып. 6.
- Кузнецов С. И. 1949а. Применение микробиологических методов к изучению органического вещества в водоемах. Микробиология, т. XVIII, вып. 3.
- Кузнецов С. И. 1949б. Основные итоги и очередные задачи микробиологических исследований иловых озерных отложений. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., т. 1.
- Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.
- Кузнецов С. И., Т. С. Карзинкина, А. А. Егорова, М. А. Кастанльская, А. А. Карасикова, М. В. Иванов, Г. А. Заварзин, З. П. Дерюгина. 1955. Местная растительность как удобрение для повышения рыбопродуктивности. Вспр. ихтиолог., вып. 5.
- Кузнецов С. И., Т. А. Сперанская, В. Д. Коншин. 1939. Состав органического вещества в иловых отложениях различных озер. Тр. Лимнолог. станции в Косине, т. 22.
- Мануйлова Е. Ф. 1951. Опыт первого года работы по повышению продуктивности водоемов Новгородской области. Тр. пробл. тематич. совещ., ЗИН АН СССР, вып. 1.
- Мануйлова Е. Ф. 1953. К вопросу о связи развития *Cladocera* с пищевым фактором. ДАН СССР, т. 90, № 6.
- Мануйлова Е. Ф. 1954. Некоторые данные о динамике численности ветвистых рачков в озерах в связи с термическими и пищевыми факторами. Тр. пробл. тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- Мишустин Е. Н. 1948. О роли спороспособных бактерий в почвенных процессах. Микробиология, т. XVII, вып. 3.
- Мишустин Е. Н. и М. И. Перцовская. 1954. Микроорганизмы и самоочищение почвы. Изд. АН СССР, М.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Никитина И. С. 1955. Сезонные изменения бактериального состава грунтов литорали восточного Мурмана. Микробиология, т. XXIV, вып. 5.
- Повежилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в Рыбинском водохранилище. Микробиология, т. XXIV, вып. 6.
- Овчинников И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 1.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса в Рыбинском водохранилище 1953—1955 гг. См. настоящий сборник.
- Родина А. Г. 1949а. Роль бактерий в питании личинок тевдипедид. ДАН СССР, т. 67, № 6.
- Родина А. Г. 1949б. Бактерии как пища для водных животных. Природа, № 10.
- Родина А. Г. 1950. Распространение дрожжевых и дрожжеподобных грибов в озерах. Микробиология, т. XIX, вып. 1.
- Родина А. Г. 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. пробл. тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 1.
- Родина А. Г. 1952. Динамика бактериальной биомассы при использовании зеленого удобрения в рыбоводных прудах. ДАН СССР, т. 34, № 6.
- Родина А. Г. 1954. Бактерии в продуктивности каменистой литорали озера Байкал. Тр. пробл. тематич. совещ., ЗИН АН СССР, вып. 3.
- Розенберг Л. А. и Н. А. Мефедова. 1956. Взаимосвязь бактерий с химическим режимом и зооорганизмами в грунтах северо-западной части Тихого океана. Микробиология, т. XXV, вып. 4.
- Рубчиник И. И. 1947. Сульфатредуцирующие бактерии. М.
- Сорокин Ю. И. 1954. Химия водородной редукции сульфатов. Тр. Инст. микробиол. АН СССР, т. 2.

- Сорокин Ю. И. 1955а. О бактериальном хемосинтезе в иловых отложениях. Микробиология, т. XXIV, вып. 4.
- Сорокин Ю. И. 1955б. Определение величины хемосинтеза в воде Рыбинского водохранилища с применением C^{14} . ДАН СССР, т. 105, № 6.
- Сорокин Ю. И. 1955в. К методике окраски слабоокрашенных бактерий. Тр. биол. станции «Ворож», вып. 2.
- Сорокин Ю. И. 1958. Первичная продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.
- Сперанский Т. А. 1935. Данные по изучению органического вещества иловых озерных отложений. Тр. Лимнолог. станции в Косице, т. 20.
- Старикова Н. Д. 1954. Донные отложения некоторых водохранилищ Капала им. Москвы. Автореф. дисс., М.
- Тюри И. В. 1934. К вопросу о методике изучения органического вещества почвы в биохимическом отношении. Тр. Почв. инст. им. Докучаева, т. 10, вып. 4.
- Шилова А. И. 1955. О фильтрационном способе питания мотыли (Diptera, Tendipedidae). ДАН СССР, т. 105, № 3.
- Штурм Л. Д., З. А. Канунников. 1954. Распределение микроорганизмов в пресноводных иловых отложениях. Микробиология, т. XIV, вып. 4.
- Экзерцов В. А. 1948. Определение мощности микробиологически активного слоя иловых отложений. Микробиология, т. XVII, вып. 6.
- Allen M. B. 1950. The dynamic nature of thermophily. Journ. of Gen. Microb., v. 33.
- Zobell C. E. 1946. Marine microbiology. London.
-

ВЛИЯНИЕ РЕЖИМА УРОВНЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА

С каждой новой пятилеткой в нашей стране все шире разворачивается сеть электростанций. Создаваемые при этом водохранилища имеют не только энергетическое значение, но также и рыбохозяйственное. Однако в настоящий момент биологу трудно сказать, какой режим уровня нужно соблюдать в водохранилищах того или иного типа для обеспечения максимальной его биологической продуктивности. Не установлен также характер влияния этого режима на отдельные звенья пищевой цепи.

Предлагаемая работа посвящена вопросу продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в зависимости от режима его уровня.

Рыбинское водохранилище — это типично скопной водоем, уровень которого резко колеблется как по сезонам, так и по годам. Как правило, наполнение водохранилища происходит в период весеннего паводка (в апреле). Его проектная отметка — 102 м. В мае основное наполнение водохранилища заканчивается и майский уровень в нем сохраняется в течение всего июня. В июле начинается постепенная сработка водоема, заканчивающаяся к апрелю следующего года на отметке 99 м. От этого режима уровня бывают отклонения.

Ежегодно и вегетационный период в течение трех лет (с 1953 по 1955 г.) нами велись систематические наблюдения за фитопланктоном Рыбинского водохранилища. По гидрологическому режиму эти годы были различны и имели некоторые отклонения от нормы. Поэтому на основании собранного материала было интересно проследить, как отражается водный режим Рыбинского водохранилища на продуктивности его фитопланктона. Теоретически это казалось вполне возможным по следующим соображениям. По имеющимся данным, на Рыбинском водохранилище, как и на некоторых других водоемах, колебание уровня пагубно сказывается на развитии высшей растительности. В первую очередь страдают типичные гидрофиты, которые, с одной стороны, являются конкурентами фитопланктона в потреблении биогенов водной толщи, а с другой стороны — их аккумуляторами. В Рыбинском водохранилище эта группа высших растений представлена очень слабо, и только в годы с высоким и продолжительно сохраняющимся уровнем в вегетационный период она может конкурировать с фитопланктоном. Кроме того, положительная роль высшей растительности очень кратковременна, так как отмирание типичных гидрофитов и их распад происходят довольно быстро и могут влиять только на осеннюю вспышку синезеленых водорослей. Большая роль с точки зрения аккумуляции биогенных веществ принадлежит аэрогидрофитам (полупогруженным растениям) и мезофитам (растениям сырых мест).

Эти растения своими корнями извлекают из недр ложа водоема зачастую лишь им одним доступные биогены, накапливают их в своих тканях, а после отмирания при подъеме воды полностью отдают их водоему. Однако для фитопланктона имеет значение, когда именно произойдет отдача этих биогенов. Если это приурочено к осени, то все биогены, полученные водохранилищем, будут вынесены при зимней его сработке. Если же это происходит весной, то отдача биогенов может повысить продуктивность фитопланктона.

Из сказанного видно, что колебание уровня водохранилища может влиять на фитопланктон не непосредственно, а через высшую растительность. Но возможна и прямая связь фитопланктона с режимом уровня.

В предыдущей нашей работе (1955) было показано, что диатомовые водоросли приносятся в Центральный плёс Рыбинского водохранилища и водными массами, поступающими из его периферических плёсов, т. е. водами рек: Волги — из Иваньковского и Угличского водохранилищ, Шексны — из оз. Белое, а также водами Моложского плёса. Нарастания же диатомового планктона в центральной части водохранилища почти не происходит. Поскольку прогреваемость в начале вегетационного периода в Иваньковском водохранилище, как более южном и более продуктивном, начинается раньше и протекает энергичнее, чем в оз. Белое, то весной имеет значение, из какого именно отрога поступило больше воды. С водами, поступающими из Иваньковского водохранилища, приносится большее количество диатомовых водорослей и в более ранние сроки, чем из двух северных плёсов — Шекснинского и Моложского.

На численности диатомовых Центрального плёса отражается и время прекращения основного наполнения водохранилища. Если наполнение закончилось в апреле, то полученные водохранилищем воды еще бедны планктоном. Наоборот, если подъем воды продолжается и в мае, то возможно увеличение количества диатомовых, так как последние приступают к легтации обычно в мае.

МЕТОДИКА

Нами были использованы сборы фитопланктона при ежемесечных выездах на водохранилище, а также при стационарных наблюдениях за береговой зоной в районе Борка (Волжский плёс). Для характеристики продуктивности фитопланктона центральной части водохранилища были использованы материалы пяти станций, расположенных в следующих его районах: в середине водохранилища, в эстуариях Шекснинского, Моложского и Волжского плёсов и в северо-восточной части водохранилища. Для характеристики продуктивности фитопланктона береговой зоны из большого количества станций были выделены лишь две (3-я и 4-я), которые сохранились в течение трех лет. Обе эти станции расположены в Волжском плёсе под прикрытием острова. Глубина станции 3 колебалась от 1,5 до 3 м, высшая растительность здесь отсутствовала. Станция 4 находилась перед зоной мертвых лесов. Глубина ее не превышала 1,5 м; из высшей растительности здесь встречались в многоводные годы небольшие куртинки омежник и манника. Взятие проб и их обработка производились методами, описанными в нашей работе (1955).

РЕЖИМ УРОВНЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1953—1955 гг.

Весной 1953 г. уровень воды Рыбинского водохранилища, упавший в апреле до отметки 99 м, стал очень быстро подниматься, и в самых первых числах мая основное наполнение его было закончено при макси-

мальной проектной отметке 102 м. Этот уровень с побольшими колебаниями сохранялся до октября. В связи с осенними наводками в октябре был незначительный подъем уровня (не более чем на 0,5 м), а с ноября уже началась обычная сработка водохранилища (рис. 1).

Исключительно стойкий уровень 1953 г. способствовал развитию водной растительности, особенно типичных гидрофитов, а следовательно, обеднению водоема биогенами, количество которых и без того должно было быть понижено вследствие неблагоприятного режима предшествующего года. 1952 год был маловодный, с максимальной отметкой в мае—июне

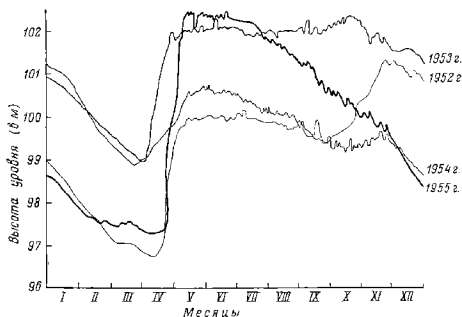


Рис. 1. Колебание уровня Рыбинского водохранилища.

100 м. Развитие гидрофитов было ничтожно. Они мало могли взять из водохранилища, но и ему почти ничего не дали. Продукция земноводной растительности, развившейся на обсохшем дне, была частично вынесена из водоема до вегетационного периода 1953 г., так как она подверглась разложению и выщелачиванию осенне-наводковыми водами. В октябре—ноябре уровень поднялся почти на 1,5 м. Ничтожно малое участие вышедшей водной растительности предшествующего года в обогащении водоема биогенами, так же как и весеннее наполнение его водами, бедными планктоном, не способствовало хорошей продуктивности фитопланктона в вегетационный период 1953 г.

1954 год был почти так же маловоден, как и 1952-й. Весеннее наполнение в 1954 г. шло очень медленно в течение всего апреля и мая, но, не достигнув в мае даже отметки 101 м, водохранилище начало срабатываться. Осеннего подъема воды почти не наблюдалось. В течение всего вегетационного периода большая часть обнаженного дна, ставшая теперь берегом, представляла, особенно в первую половину вегетационного периода, почти голые тонкие пространства, которые по мере обсыхания зарастали в большинстве случаев однолетниками. Вскрытые кладбища затопленных лесов с завалами сухостоя и пнями, торчалками на причудливых корнях, из-под которых частично вымылась почва, дополняли безотрадную картину берегов. Вновь образовавшаяся литораль, лишен-

ная зачатков водной растительности, не зарастала. Водная растительность в июле—августе 1954 г. была обнаружена только небольшими островками в руслах рек и в Моложском плёсе. Следовательно, для фитопланктона не было конкурентов в потреблении биогенов. Продукция же земноводной растительности предшествующего года была внесена в водоем паводковыми водами в начале вегетационного периода.

Весеннее наполнение водохранилища в 1954 г. водами, обогащенными планктоном, а также отсутствие конкурентов в потреблении биогенов и пополнение их за счет продукции высших растений предшествующего года должны были создать благоприятные условия для развития планктонных водорослей.

В отношении режима уровня 1955 год был более или менее нормальным. Но и в этом году имелись специфические особенности.

В связи с малым наполнением водохранилища в 1954 г. сработка весной 1955 г. дошла почти до отметки 97 м, вместо обычной 99 м. С конца апреля начался подъем воды, достигший в мае отметки выше проектной (102.5 м), а со второй половины июля началась очень равномерная сработка. Водная растительность развивалась в этом году несравнимо лучше, чем в предшествующем. Но период установившегося уровня был короток. Поэтому ее биомасса не могла достичь размеров 1953 г. Следовательно, в 1955 г. обеднение биогенами должно было быть меньшим, чем в 1953 г., кроме того, можно было ожидать обогащения биогенами водной массы весной за счет земноводной растительности предшествующего года, а со спадом воды, со второй половины лета, — за счет растительности, отмирающей на обсыхающем дне. Последнее должно было благоприятно отразиться на развитии синезеленых, а весеннее наполнение, захватившее первую половину мая, должно было способствовать приносу достаточного количества диатомовых.

Продуктивность фитопланктона в центре водохранилища и его прибрежной зоне

При сопоставлении биомассы фитопланктона пелагиали Центрального плёса с береговой зоной Рыбинского водохранилища за вегетационные периоды 1953—1955 гг. отчетливо видно, что наибольшая продуктивность как у берегов, так и в центре водоема наблюдалась в 1955 г. Но если в прибрежной зоне по минимальной биомассе выделяется 1954 г., то в Центральном плёсе картина была иной (рис. 2, 3). Здесь резкого различия между продуктивностью 1954 и 1953 гг. подметить не удалось. Весной и осенью 1954 г. биомасса была даже несколько выше, чем в 1953 г., а в июле и августе, наоборот, ниже.

Эти годовые различия в продуктивности прибрежной зоны и пелагиали Центрального плёса в свете режима уровня водоема объясняются тем, что условия обитания фитопланктона в прибрежной зоне и в открытой части водохранилища различны. Первая представляет собой комплекс своеобразных водоемов, население которых складывается в каждом отдельном случае под влиянием местных экологических условий. Чем полнее изолирована эта зона от центральной части, тем яснее вырисовывается ее специфика. Центральная же часть, т. е. собственно водохранилище, это один водоем с более или менее однородными экологическими условиями. Поэтому и результаты воздействия одного и того же режима уровня на прибрежную зону и центральную часть водохранилища могут быть различны.

Состав фитопланктона в прибрежье более разнообразен, чем в центральной части водохранилища. В то время как в открытом водохранилище он представлен двумя доминирующими группами — диатомовыми и синезелеными водорослями с двумя-тремя ведущими формами, — в при-

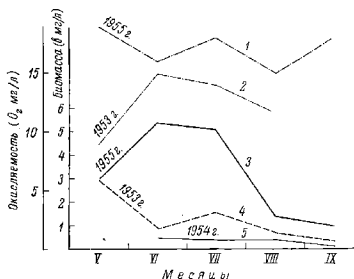


Рис. 2. Биомасса фитопланктона и окисляемость береговой зоны Волжского плёса в районе биостанции.

1, 2 — окисляемость; 3—5 — биомасса.

брежье далеко не второстепенную роль играют, кроме этих двух групп, и зеленые водоросли. Руководящие формы фитопланктона центральной части водохранилища в большом количестве встречаются и в прибрежной зоне. Из синезеленых здесь, в отличие от центральной части водоема,

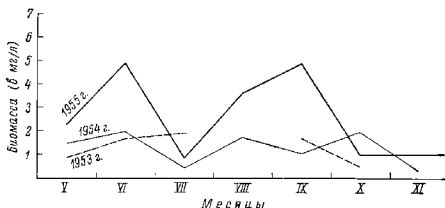


Рис. 3. Биомасса фитопланктона Центрального плёса Рыбинского водохранилища.

в значительно больших количествах развивается *Anabaena* и в меньших — *Aphanizomenon*. К диатомовым, специфически планктонным, на прибрежном мелководье временами присоединяются и бентосные формы.

В маловодный 1954 г. уровень в водохранилище упал более чем на 2 м. Следовательно, урез воды пришелся на границу, за пределы которой погруженная растительность, а также и прибрежная полупогруженная

в предшествующем году не заходили. Питательные вещества аллохтонного происхождения на наши прибрежные станции вряд ли могли попасть. Приносимые реками, они остаются в районе бывших их русел, а приносы берегового стока не могли достигнуть воды, так как обнажившаяся зона местами достигала 1.5—2 км ширины. Специфические формы прибрежной зоны, более требовательные к биогенам, при таком низком уровне не находили для себя достаточно хороших условий, что отразилось на продуктивности фитопланктона прибрежной зоны в 1954 г.

Многоводным 1953 и 1955 годам предшествовали маловодные 1952 и 1954 годы. Надо полагать, что наземная растительность, развившаяся в маловодные годы на обсохшем дне водохранилища, при заливании ее в последующий вегетационный период способствует повышению продуктивности фитопланктона прибрежья. Этим и объясняется, что биомасса в 1953 и 1955 гг. была больше, чем в 1954 г. Но и эти два многоводных года были не одинаковы по продуктивности. В 1955 г. продуктивность была более высокой, так как в этом году уровень был выше проектного более чем на 0.5 м, в то время как в 1953 г. он поднялся только до отметки 102 м. В 1955 г. были залиты дуга, ранее не заливавшиеся, что способствовало большому обогащению вод прибрежья. Кроме того, вегетационному периоду 1953 г. предшествовал осенний паводок 1952 г., объединивший прибрежье биогенами. К сожалению, мы не имеем достаточно полных химических анализов вод прибрежной зоны за исследованный период, которые смогли бы подтвердить приведенные соображения. В нашем распоряжении есть только данные по окисляемости, до некоторой степени подтверждающие наши предположения. Окисляемость (рис. 2) в районе Волжского плёса в 1955 г. была значительно выше, чем в 1953 г. Это говорит о большем количестве органического вещества, а следовательно, и азота.

По материалам, добытым в районе биостанции, можно установить, что продуктивность фитопланктона прибрежной зоны вполне увязывается с высотой уровня водохранилища. Наименьшее развитие фитопланктона наблюдалось при сильно сниженном уровне, наилучшее — при максимальном наполнении водохранилища. Для продуктивности фитопланктона играет решающую роль количество биогенов, отдаваемых грунтами растительностью предшествующего года. Здесь удалось определить зависимость развития фитопланктона от режима уровня водохранилища, которую можно проследить далеко не в каждой точке прибрежной зоны Центрального плёса. Станции 3 и 4, как сказано выше, были расположены в Волжском плёсе под прикрытием острова, где влияние метеорологических факторов, ветровых сгонов, нагонов и перемешиваний значительно сглаживается. В прибрежной же зоне Центрального плёса водохранилища, подвергающейся постоянному воздействию этих факторов, картина должна быть менее четкой, и там вряд ли мы смогли бы установить аналогичную зависимость продуктивности фитопланктона от высоты уровня. Но это не значит, что се там нет.

Сопоставляя продуктивность прибрежной зоны района биостанции с продуктивностью Волжского плёса по руслу р. Волги в этом районе, можно отметить следующее: биомасса в прибрежной зоне бывает больше, чем в русловой части плёса, в мае—июне и меньше — в августе—сентябре (табл. 1, 2). Средние же за весь вегетационный период (все три года исследований) были ниже в прибрежной зоне и особенно в маловодный год (табл. 3). По отдельным пробам в прибрежной зоне биомасса фитопланктона сильно колеблется, достигая иногда значительно большей величины, чем в русле р. Волги, где продуктивность фитопланктона изме-

Таблица 1

Среднемесячная биомасса фитопланктона (в мг/л) прибрежной зоны Волжского плёса в районе биостанции

Год	Дата отбора проб	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
		общая	диатомовых	сине-зелёных	зелёных	зелёных	сине-зелёных	общая	диатомовых	сине-зелёных	общая	диатомовых	сине-зелёных	общая	диатомовых	сине-зелёных
1953	3	3.9	3.8	0	0.01	0.5	0.14	0.05	1.5	0.6	0.07	0.47	0.3	—	—	—
	4	3.9	2.6	0	0.14	1.3	0.36	0.75	1.3	0.25	0.19	0.9	1.21	0.4	0.3	0.02
1954	3	—	—	—	—	0.6	0.10	0.01	0.3	0.05	0.07	0.13	0.4	0.3	0.07	0.00
	4	—	—	—	—	0.5	0.05	0.27	0.5	0.14	0.03	0.12	0.5	0.14	0.03	0.00
1955	3	4.4	4.2	0.00	0.19	7.0	6.8	0.04	3.2	0.33	2.6	0.1	2.2	0.31	1.5	0.26
	4	1.7	1.5	0.01	0.20	8.9	8.9	0.55	7.0	0.03	4.1	0.13	0.6	0.2	0.07	0.0

Таблица 2

Среднемесячная биомасса фитопланктона (в мг/л) Волжского плёса по руслу р. Волги в районе биостанции

Год	Дата отбора проб	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
		общая	диатомовых	сине-зелёных	общая	диатомовых	сине-зелёных	общая	диатомовых	сине-зелёных	общая	диатомовых	сине-зелёных	общая	диатомовых	сине-зелёных
1953	0.71	0.71	0.0	0.0	2.89	2.87	0.02	2.05	1.85	0.20	—	—	—	4.6	4.4	0.19
1954	1.63	1.63	0.0	0.0	0.49	0.49	0.00	1.64	0.04	1.62	1.41	0.23	0.15	0.04	0.10	0.10
1955	0.23	0.23	0.0	0.0	5.9	5.9	0.00	1.84	0.22	1.62	0.91	3.90	8.1	4.98	3.12	3.12

Таблица 3

Средняя биомасса фитопланктона (в мг/л) Волжского плёса за май—сентябрь в районе биостанции

Год	№ биостанции	Прибрежная зона				Русло р. Волги		
		общая	диатомовых	синезеленых	зеленых	общая	диатомовых	синезеленых
1953	3	1.48	1.20	0.03	0.1	2.3	2.22	0.1
	4	1.7	0.67	0.11	0.36			
1954	3	0.85	0.1	0.05	0.08	1.2	0.62	0.40
	4	0.38	0.09	0.10	0.07			
1955	8	3.7	2.86	0.63	0.18	3.9	2.4	1.48
	4	2.6	0.94	0.97	0.23			

няется более или менее равномерно, в зависимости от сезона и сброса вод Угличской ГЭС. Максимальная биомасса фитопланктона, обнаруженная нами в береговой зоне в районе биостанции в июне 1955 г., равнялась 14 мг/л. В русле р. Волги в сентябре этого же года максимальная биомасса была около 9 мг/л.

В прибрежной зоне развитие фитопланктона начинается раньше, чем в русле р. Волги в этом районе. Максимум приходится на май—июнь, а в сентябре начинается заметное снижение биомассы (табл. 1, 2). В русле р. Волги чаще сентябрьская биомасса фитопланктона бывает наименьшей. В 1954 г. Волжский плёс в русловой его части был наименее продуктивным, что стоит в связи с развитием фитопланктона в Угличском и Ивановском водохранилищах, которых в данной работе мы не будем касаться.

Проследим теперь, как отражается высота наполнения водохранилища на продуктивности фитопланктона центральной его части. Фитопланктон здесь состоит главным образом из диатомовых и синезеленых водорослей. Остальные группы представлены в столь малом количестве, что на общей биомассе почти не отражаются. Экологически эти две группы различны. Первая дает в Рыбинском водохранилище максимум весной, а ее продуктивность зависит в первую очередь от наличия в воде железа. Для второй группы синезеленых при наличии соответствующих метеорологических условий (тепла и тихой погоды) существенное значение имеет азот. Максимум диатомовых падает на май—июнь (табл. 4), а синезеленых — на июль—сентябрь (табл. 5). Следовательно, здесь, как и в прибрежной зоне, регулятором продуктивности является химизм окружающей среды. Но на химизм среды большое влияние оказывают местные условия: поступление биогенов и затопленных почв и растительности предшествующего года. В центральной части водохранилища химизм зависит главным образом от состава вод, приносимых из плёсов. Основная масса биогенов береговой зоны перехватывается местным фитопланктоном, и в центр водохранилища, особенно весной, их попадает очень мало. Некоторое увеличение количества биогенов за счет береговой зоны возможно только в августе—сентябре, когда заканчивается вегетация прибрежного фитопланктона и происходит отмирание гидрофитов.

Весной на продуктивность фитопланктона должны оказывать также большое влияние воды, поступающие из плёсов, главным образом из Волжского, несущего большое количество диатомовых. Выше было ска-

Т а б л и ц а 4

Среднемесечные количества диатомовых, вычисленные из 5 станий поверхностного слоя воды (0—2 м) Центрального плёса Рыбинского водохранилища

Год	Количество клеток (в 1 мл)						Биомасса (в мг/л)					
	май	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	май	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь
1953	1581	1608	617	—	469	161	—	0.9	1.62	0.78	—	0.29
1954	1550	4524	68	521	235	495	241	1.46	2.05	0.08	0.64	0.26
1956	452	3861	166	247	376	480	388	0.24	4.94	0.21	0.43	0.74

Т а б л и ц а 5

Среднемесечные количества синезеленых, вычисленные из 5 станий поверхностного слоя воды (0—2 м) Центрального плёса Рыбинского водохранилища

Год	Количество клеток (в 1 мл)						Биомасса (в мг/л)					
	май	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	май	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь
1953	0	801	13181	—	14323	3467	—	0	0.05	1.18	—	—
1954	0	35	4817	16403	14816	22517	891	0	0.09	0.43	1.19	0.05
1955	0	180	8283	37631	46795	3905	2723	0	0.09	0.68	3.22	0.28

зано, что в Центральном плёсе наибольшей продуктивностью характеризовался весь вегетационный период 1955 г. и минимальной (весной и осенью) — 1953 г. Если сопоставить количество воды, поступавшей весной из Волжского плёса в водохранилище за период с 1953 по 1955 г., то становится понятной низкая продуктивность фитопланктона в Центральном плёсе весной 1953 г. Чем больше вод Волжского плёса принимает участие в наполнении водохранилища, тем больше можно ожидать в нем диатомовых — основных компонентов весеннего фитопланктона. 1953 год по количеству воды, подаваемой в Центральный плёс водохранилища из Волжского плёса, стоит на последнем месте (табл. 6).

Таблица 6

Количество воды (в м³ сутки), поступавшей в Волжский плёс (среднее за месяц)

Год	Май	Июнь
1953	380	178
1954	668	290
1955	2552	574

Таблица 7

Среднемесячное количество железа (общего Fe мг/л) в поверхностной воде Центрального плёса Рыбинского водохранилища

Год	Май	Июнь
1953	0.18	0.18
1954	0.43	0.19
1955	0.20	0.19

Кроме того, по насыщенности фитопланктоном эти воды в мае более чем в 2 раза уступали водам 1954 г., а в июне — в 2 раза водам 1955 г. (табл. 2). Отсюда и более низкая численность диатомовых в Центральном плёсе в июне 1953 г. (табл. 4). В маловодном 1954 г. количество диатомовых в водохранилище было наибольшим (табл. 4). В этом году водохранилище наполнялось водами, содержащими большое количество биогенов, так как разбавление их во время паводка было наименьшее. В мае 1954 г. водохранилище получило наибольшее количество железа (табл. 7).

Достаточный приток вод из Волжского плёса, хорошая насыщенность их фитопланктоном и благоприятный химический их состав — все это обусловило наибольшую численность диатомовых в Центральном плёсе весной 1954 г. (табл. 4).

Из приведенного видно, что весенняя численность фитопланктона в Центральном плёсе не стоит в связи с высотой уровня воды водохранилища, а зависит от химизма вод, приносимых в него, и от насыщенности этих вод планктоном. Нет также взаимной связи между численностью летнего планктона и высотой уровня водохранилища. Наилучшее развитие синезеленых, так же как и диатомовых, наблюдалось в 1955 г. и более слабое — в 1953 г. (табл. 5).

Из химических факторов лимитирующих развитие синезеленых является азот. В Рыбинском водохранилище его больше в форме аммиака. Нитратного же азота имеется очень незначительное количество, и существенного значения для развития водорослей он здесь не имеет.

Аммонийного азота в водохранилище за годы наших исследований больше всего было в 1954 г. (табл. 8), что объясняется большим поступлением его из плёсов (табл. 9). Но численность синезеленых водорослей в этом году была меньше, чем в следующем, 1955 г. Следовательно, решающим фактором в данном случае явился не только химизм среды.

Таблица 8

Среднемесечные количества аммонийного азота (N мг/л) поверхностной и донной воды Центрального плёса Рыбинского водохранилища

Год	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Среднее	
	поверх- постная	донная	поверх- постная	донная	поверх- постная	донная	поверх- постная	донная	поверх- постная	донная	поверх- постная	донная
1953	0.15	0.25	0.08	0.13	0.04	0.08	—	—	0.28	0.43	0.18	0.22
1954	0.35	0.45	0.20	0.22	0.25	0.43	0.15	0.16	0.31	0.41	0.26	0.33
1955	0.37	—	0.09	—	0.14	—	0.38	—	0.17	—	0.22	—

Колониальные синезеленые, как *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, основные компоненты летнего планктона, очень сильно страдают от механического воздействия на них волн. Обычно после сильных штормов их количество резко снижается. По-видимому, волны разбивают колонии, что отражается на способности их всплывать в поверхностные слои. Указания на губительное действие механических факторов на синезеленые водоросли имеются в литературе. Такое же влияние оказывает замуливание вод (Griffith, 1955), прохождение через каменистые пороги (Свиренко, 1926; Гаухман, 1955) и турбины электростанций (Киселев, 1948).

Таблица 9

Средневегетационное количество аммонийного азота (N мг/л) в плёсах Рыбинского водохранилища

Год	Шекснинский плёс	Моложский плёс	Волжский плёс
1953	0.27	0.20	0.15
1954	0.32	0.37	0.20
1955	0.23	0.25	0.10

В июне—августе и в первых числах сентября 1955 г. наблюдалось бурное «цветение» водохранилища синезелеными. Этому способствовала исключительно тихая погода, число штилевых дней в эти месяцы было максимальным за все три года (табл. 10). Число клеток синезеленых в конце августа и начале сентября достигало более 100 000 в 1 мл. Со снижением количества тихих дней падает численность синезеленых (табл. 5, 10).

Отмирающие в августе—сентябре гидрофиты вследствие незначительности их биомассы на продуктивность синезеленых центральной части Рыбинского водохранилища не оказывают влияния. В 1954 г. они вообще отсутствовали, а в 1953 и 1955 гг. имели максимум развития, что не совпадало с развитием синезеленых.

Из сказанного видно, что развитие фитопланктона центральной части Рыбинского водохранилища, в отличие от прибрежной зоны, не связано с высотой наполнения водоема. Здесь развитие фитопланктона регулируется главным образом химизмом вод, участвующих в наполнении водохранилища, и количеством приносимого планктона. Благоприятные

Таблица 10

Количество (в %) штативных дней на Рыбинском водохранилище

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
1953	7.3	14.1	7.3	15.2	5.7	8.9	14.2
1954	20.1	13.3	16.2	12.9	9.2	11.3	8.8
1955	9.7	10.0	36.3	54.8	3.3	3.2	0.0

метеорологические факторы (отсутствие штормов и соответствующая температура) повышают численность фитопланктона, главным образом синезеленых.

Какой же режим уровня можно рекомендовать для обеспечения большей продуктивности фитопланктона в Рыбинском водохранилище? На основании проведенных в 1953—1955 гг. наблюдений наилучшим надо признать режим 1955 г. с небольшими поправками. Наполнение следует производить до отметки не менее 102 м, причем исключительно весной, но процесс наполнения должен быть медленным и продолжаться не только весь апрель, но и большую часть мая. Первые порции паводковых вод, бедные еще планктоном и биогенами, лучше сбросить. Сработка водохранилища должна быть постепенной и начинаться с августа, т. е. в то время, когда заканчивается вегетация гидрофитов. Осеннего поднятия воды не следует допускать, чтобы не обеднять береговую зону выщелачиванием развившейся на обсохших площадях высшей растительности, и сохранять ее до весны следующего года. При таком гидрологическом режиме мы сохраним условия наилучшей продуктивности для фитопланктона прибрежной зоны, мест нереста и нагула молоди. Но для более существенного повышения продуктивности необходимы, кроме регулирования весеннего и осеннего наполнения, более радикальные мероприятия по усилению развития высшей растительности этой зоны, направленные на то, чтобы все водохранилище, а не только мелководья, получало добавочные количества биогенов за счет прибрежной зоны. Пока же ее можно увеличить лишь в весенний период путем затяжного наполнения водохранилища.

ВЫВОДЫ

1. Режим уровня Рыбинского водохранилища отражается на развитии фитопланктона в его прибрежной зоне.

2. Количество фитопланктона в прибрежной зоне в многоводные годы бывает больше, чем в маловодные.

3. Продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне зависит от количества биогенов, отдаваемых весной грунтами заливаемых площадей и растительностью, развившейся на этих площадях в предшествующий вегетационный период.

4. Максимум развития фитопланктона прибрежной зоны падает на май—июнь. В августе—сентябре его вегетация здесь заканчивается.

5. Наибольшая биомасса фитопланктона по отдельным пробам в прибрежной зоне равна 14 мг/л, наибольшая же средняя за вегетационный период — 3.7 мг/л и среднемесячная — 7.0 мг/л.

6. Развитие фитопланктона центральной части водохранилища не связано с режимом его уровня и зависит лишь от химизма приносимых вод и насыщенности этих вод планктоном.

7. Максимальная среднемесячная биомасса фитопланктона Центрального плёса, отмеченная нами за 3 года исследований, — 4.9 мг/л, в отдельных пробах в 1955 г. она достигала 10—11 мг/л, а средняя за вегетационный период — 2.2 мг/л.

8. Для наилучшего развития фитопланктона в Рыбинском водохранилище весеннее наполнение необходимо производить постепенно, растягивая его на апрель и май. Осенняя сработка также должна быть постепенной и начинаться в августе, когда заканчивается вегетация гидрофитов. Осеннего поднятия воды не следует допускать, чтобы не обеднять биогенами прибрежную зону для следующего вегетационного периода.

ЛИТЕРАТУРА

- Гаухман З. С. 1955. Формирование фитопланктона Днепровского водохранилища после его восстановления. Вестн. Днепр. научно-исслед. инст. гидробиол., т. 11.
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Киселев И. А. 1948. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилищ на Волге. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 8, вып. 9.
- Свиренко Д. О. 1926. Альгологические исследования р. Днепра в 1920—1924 гг. М.
- Griffith Ruth E. 1955. Analysis of phytoplankton yields in relation to certain physical and chemical factors of lake Michigan. Ecology, v. 36, 4.
-

ИЗМЕНЕНИЕ ВЫСШЕЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В СВЯЗИ С КОЛЕБАНИЯМИ ЕГО УРОВНЯ (1954—1955 гг.)

ВВЕДЕНИЕ

Высшая водная растительность играет в жизни пресноводных водоемов важную роль. Отмирая ежегодно в своих наземных частях, она дает огромный запас детрита и изменяет химизм воды, что влияет на последующие звенья круговорота органического вещества в водоеме. Обогащая им водоем, она тем самым активизирует деятельность бактерий, которые имеют значение как пища для зоопланктона. Накопление детрита способствует и развитию бентоса, повышая, таким образом, кормность рыбных пастбищ, а следовательно, и рыбную продукцию. Большое значение имеет подводная растительность и как корм для водоплавающей птицы.

Рыбинское водохранилище при полном его наполнении занимает площадь в 4450 км², а береговая линия его тянется на 1724 км. Берега его на большей части протяжения сильно изрезаны, кроме северо-восточного, который тянется почти прямой линией. Сильные волнения, довольно частые на водохранилище, вызывают в некоторых местах размыв берегов и сильно препятствуют зарастанию прибрежной зоны, особенно в районах со слабо изрезанной береговой линией.

Значительная часть прибрежной зоны обрамлена еще до сих пор массивами сухостоя, стоящего на корню.

Уровень Рыбинского водохранилища резко колеблется по сезонам и годам (рис. 1). С момента проектного наполнения водохранилища в 1947 г. до 1951 г. колебания эти были более или менее однотипны и амплитуда их по годам не особенно велика. С 1951 г. началось чередование лет высокого и низкого уровня. За последние пять лет высокий уровень наблюдался в 1951, 1953 и 1955 гг., а низкий в 1952 и 1954 гг. Повышение уровня водохранилища происходит обычно в апреле—начале мая после таяния снега. В 1951 и 1955 гг. уровень достигал в это время абсолютной высоты 102.3—102.5 м, превышая, таким образом, проектный горизонт на 0.3—0.5 м. Однако сезонные изменения уровня в многоводные годы были неодинаковы. В 1951 г. падение уровня началось с августа, а в 1955 г. уже с июля и к концу октября он не превышал 100.0—100.6 м. 1953 год отличался высоким уровнем в течение всего вегетационного периода. Максимум его был отмечен в конце октября (102.4 м). В 1952 г., после пессимистического подъема воды, уровень оставался не выше 100.0 м и только в конце ноября повысился до 101.4 м. 1954 год характеризовался пониже-

нием уровня со 100,6 м в июле до 99,3 м в октябре. В конце ноября он несколько повысился — до 99,8 м. Минимальный уровень водохранилища наблюдался во все годы в конце марта—апреля, до наполнения водоема талыми водами. Весной 1952 г. уровень опустился до 96,7 м. При осеннем понижении уровня, а также в годы с его низким максимумом от воды

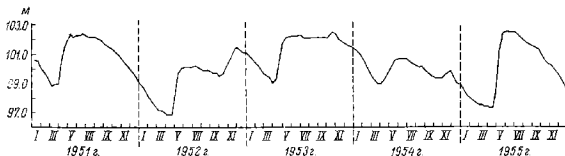


Рис. 1. График колебаний уровня водохранилища с 1951 по 1955 г.

освобождаются значительные площади, которые при повышении уровня вновь покрываются водой. Эта периодически затопляемая и осыхающая часть водохранилища выделяется как зона временного затопления. Она имеет совершенно определенные границы, но размер ее осыхающей площади изменяется в зависимости от уровня водохранилища. Так, при уровне 101 м эта площадь равна 340 км², при 100 м — 850 км², при 99 м — 1290 км² и при 98 м — 1750 км², что составляет 39% всей площади водо-

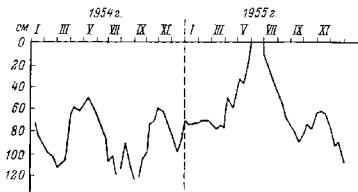


Рис. 2. График колебаний уровня грунтовых вод в верхней части зоны временного затопления в 1954—1955 гг.

охранилища при полном наполнении. Пояс мелководья или прибрежная зона также ежегодно перемещается в зависимости от уровня водохранилища.

В годы высокого уровня зона временного затопления составляет прибрежную часть водохранилища. В годы низкого уровня связь ее с водоемом выражается через режим уровня грунтовых вод, в большей или меньшей степени соответствующего уровню водохранилища. Приводимые данные по уровню грунтовых вод (рис. 2) относятся к самой верхней части зоны временного затопления (в районе Борка), где глубина при максимальном наполнении водохранилища не превышает 20 см.

Как видно из рис. 2, грунтовые воды наиболее глубоко опустились здесь летом 1954 г. (ниже 120 см), когда уровень водохранилища был особенно низок.

С середины мая по июль 1955 г. этот же участок был залит слоем воды в 15—20 см.

Растительность зоны временного затопления при покрытии водой представлена водными и земноводными видами. При обсыхания этой территории остаются земноводные многолетники, способные переносить резко переменный режим увлажнения. Кроме того, появляется много однолетних «временников» с поверхностно развитой корневой системой. Водная растительность встречается в годы низкого уровня лишь единичными мелкими пятнами.

Исследования прибрежно-водной и водной растительности Рыбинского водохранилища производились рядом авторов (Богачев, 1952; Кутова, 1953; Буянова, 1954). До образования водохранилища растительность пойменных водоемов Молого-Шекснинского междуречья была обследована Л. В. Калининной (1940), которая отмечает бедность водной флоры этого района и приводит список наиболее распространенных видов. О. Ф. Буянова (1954) дает описание водной растительности рек в районе Борка. Значительное число видов было отмечено в расширенной части рч. Суножка, откуда они распространились далее в первые же годы существования водохранилища. Так, вероятно, произошло и с розогом, который встречался в рч. Суножке, но не был найден в пойменных водоемах.

Детальное изучение формирования водной и прибрежной растительности проводилось В. К. Богачевым в районе Волжского плёса в 1947—1949 гг. и Т. Н. Кутовой в районе Моложского и отчасти Шекснинского плёсов в 1946—1951 гг. В работе В. К. Богачева имеются подробные данные о флоре и растительности зоны временного затопления в районе Борка. Стационарные исследования Т. Н. Кутовой (1953) дают материал для познания смен растительности, происходящих под влиянием затопления, и распространения отдельных видов в 1947—1951 гг.

В 1954—1955 гг. мы обследовали водную растительность водохранилища, участвуя в ботанических и комплексных рейсах биологической станции «Борок». При этом нужно подчеркнуть, что нами изучалась в этих рейсах только водная и земноводная растительность. Наземная растительность зоны временного затопления, не покрытой в 1954 г. водой, не исследовалась. Между тем наземная растительность зоны временного затопления занимает очень большие площади и дает водохранилищу при ее затоплении органическое вещество. Для того чтобы определить количество вносимого растительностью в Рыбинское водохранилище органического вещества, необходимо подробное изучение зоны временного затопления как в период покрытия ее водой, так и во время ее обнажения.

При маршрутном изучении водной растительности нами применялась обычная геоботаническая методика: на специальных бланках проводились описания, глазомерно определялись размеры отдельных зарослей и пятен растительности. Для определения растительной массы брались укосы в двукратной повторности (в 1954 г. с 1 м², а в 1955 г. с 1/4 м²). Для взятия укосов применялась деревянная рамка, внутри которой растения вырывались руками или специальными водными грабелями. После стекания воды определялся сырой вес укосов, а позже их воздушно-сухой вес.

ВОДНАЯ ФЛОРА И ЕЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Водная растительность прибрежной зоны водохранилища распространена очень слабо и представлена большей частью отдельными пятнами ассоциаций. Особенно мало бывает растительности в годы с низким уровнем, когда сохнет зона временного затопления и зачатки водных растений оказываются на суше.

Флористический состав высшей растительности водохранилища довольно беден. Всего нами было отмечено 60 видов водных растений, которые мы классифицируем ниже по жизненным формам. Такая классификация водной растительности дается многими авторами (Флеров и Федченко, Linkola, 1933; Доброхотова, 1940; Богачев, 1952, и др.). За последние годы появились классификации И. Д. Богдановской (1950), В. К. Богачева (1952), А. П. Шенникова (см.: Кутова, 1953), А. А. Потапова (1954). Не имея возможности останавливаться на их характеристике, отметим лишь, что почти все они даются для растительности естественных водоемов. Учитывая же специфику водохранилищ, мы использовали в основном классификацию Т. Н. Кутовой, которую она дает для видов Рыбинского водохранилища. При этом предложенные ею группы мы разбили на более дробные, принимая во внимание системы И. Д. Богдановской и А. П. Шенникова. Все виды, встреченные нами в прибрежной зоне водохранилища, классифицируются следующим образом.

I. Гидрофиты — настоящие водные растения.

A. Растения прикрепленные.

1. С погруженными листьями: *Callitriche hermaphroditica* Juslen.¹ (= *autumnalis* L.), *Elodea canadensis* Rich., *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton lacensis* L., *P. Berchtoldii* Fieb. (= *pusillus* L.), *P. compressus* L. (= *zosterifolius* Schum.), *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L.
2. С плавающими листьями: *Nuphar luteum* (L.) Sm., *Nymphaea candida* Presl., *Potamogeton natans* L.

Б. Растения свободно плавающие.

1. В толще воды: *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna trisulca* L., *Stratiotes aloides* L., *Utricularia vulgaris* L.
2. На поверхности: *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.

II. Аэрогидрофиты — воздушно-водные растения.

A. Гетероморфные аэрогидрофиты — ассимилирующие органы могут быть воздушными, плавающими и подводными; в большинстве случаев это земноводные, амфибийные растения: *Agrostis stolonizans* Bess., *Alisma plantago-aquatica* D., *Alopecurus aqualis* Sobol., *Callitriche palustris* L. (= *verna* L.), *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Hippuris vulgaris* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Polygonum amphibium* L., *Potamogeton heterophyllus* Schreb., *Ranunculus circinnatus* Gibth., *R. flammula* L., *R. gmelini* D. C., *R. lingua* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sium latifolium* L., *Sparganium affine* Schnizb., *S. simplex* Huds.

¹ Наименования растений даны по П. Ф. Маевскому (1954).

Б. Гомоморфные аэрогидрофиты — растения с воздушными листовыми побегам, погруженными в воду лишь основаниями: *Butomus umbellatus* L., *Eleocharis palustris* (L.) R. Br., *Equisetum fluviatile* L. (= *heleocharis* Ehrh.), *Glyceria arundinacea* (M. B.), *Phragmites communis* Trin., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla (= *Scirpus lacustris* L.), *Scirpus radicans* Schkuhr., *Scolochloa festucacea* Link., *Sparganium ramosum* Huds., *Typha latifolia* L.

III. Гигрофиты — растения сырых или периодически затопляемых местобитаний; под водой они продолжают расти, хотя и в угнетенном состоянии: *Carex acuta* L. (= *gracilis* Curt.), *C. aquatilis* Wahlb., *C. inflata* Huds., *C. vesicaria* L., *Digraphis arundinacea* (L.) Trin., *Galium palustre* L., *Lysimachia nummularia* L., *L. vulgaris* L., *Lythrum salicaria* L., *Mentha arvensis* L., *Myosotis palustris* Lam., *Polygonum minus* Huds., *Ranunculus sceleratus* L., *Veronica scutellata* L.

Деление это на группы до некоторой степени условно. Так, например, *Schoenoplectus lacustris* — гомоморфное растение, но при значительной глубине воды оно дает погруженные лентовидные листья, являясь таким образом и гетероморфным аэрогидрофитом. Группа гетероморфных аэрогидрофитов наиболее нестроя. Входящие в нее злаки представляют собой по сути дела гигрофиты. Однако в Рыбинскомохранилище эти злаки растут в воде на значительной глубине, что заставило нас включить их в группу гетероморфных аэрогидрофитов.

В группировках водной растительности бывает обычно всего лишь 1—2 доминантных вида. Тем не менее при описании их в 1954—1955 гг. нами было выделено 13 основных формаций (см. таблицу).

Формации водной растительности в 1954—1955 гг.

Формация	Местонахождение
1. <i>Agrostis stolonizans</i>	Район дер. Стопаново; левый берег устья рр. Горловки, Искры, Суды (Шекснинский плёс); район с. Брейтово; левый берег устья р. Заблудашки; с. Залужье (Моложский плёс).
2. <i>Alisma plantago-aquatica</i> . . .	Остров Юрпинский (Волжский плёс); район с. Брейтово; правый берег устья р. Согожи; район бухты Средний Двор (Шекснинский плёс).
3. <i>Equisetum fluviatile</i>	Левый берег устья р. Ухры (Шекснинский плёс).
4. <i>Eleocharis palustris</i>	Залив Перемут (Моложский плёс).
5. <i>Oenanthe aquatica</i>	Южная часть Югского залива (Волжский плёс).
6. <i>Polygonum amphibium</i>	Югский залив; район Борка (Волжский плёс); с. Харламовское (Моложский плёс).
7. <i>Potamogeton heterophyllus</i> . . .	Югский залив (Волжский плёс); с. Залужье, у острова напротив г. Вельеговска; залив между деревнями Глинское и Пилиншино (Моложский плёс); с. Гаютино.
8. <i>P. lucens</i>	Югский залив (Волжский плёс); с. Харламовское (Моложский плёс); устье р. Согожи.
9. <i>P. pectinatus</i>	Мыс Легково Волжский плёс.
10. <i>P. perfoliatus</i>	Залив в районе г. Вельеговска (Моложский плёс).
11. <i>Sagittaria sagittifolia</i>	Вельеговский плёс (Моложский плёс); залив близ г. Череповца (Шекснинский плёс).
12. <i>Sparganium ramosum</i>	Село Харламовское (Моложский плёс).
13. <i>Sparganium simplex</i>	Село Гаютино; бухта Средний Двор (Шекснинский плёс).

Для краткости изложения мы остановимся на характеристике лишь самых распространенных формаций.

Формация *Agrostis stolonizans* — полевица побегообразующей. Сюда относятся ассоциации с доминированием полевицы побегообразующей, а также полевицы с другими видами: гречихой земноводной, рдестом пронзеннолистным, жерушником земноводным и ситнягом болотным.

Заросли полевицы побегообразующей встречаются чаще всего в заливах среди сухостоя, на супесчаном грунте сероватого цвета или на тонком, слегка заиленном песке. Наиболее обычная глубина произрастания полевицы — 80—90 см, хотя она распространяется до 150—170 см. На глубине 85 см побеги полевицы достигают 2 м длины. «Ковры» полевицы имеют размеры от нескольких квадратных метров до нескольких сотен метров и редко нескольких гектаров.

Рассеянно и единично в ассоциациях с полевицей встречаются: подмаренник болотный, ситняг болотный, поручейник, частуха, манник папилиноидный и др.

Формация *Alisma plantago-aquatica* — частухи подорожниковой. Частуха встречается в прибрежной зоне часто, по чистых зарослей обычно не образует. На глубине 40—50 см и меньше, вплоть до безводной части зоны временного затопления, к частухе часто присоединяются полевица побегообразующая и омежник, входящие вместе с ней в состав ассоциаций. Грунт плотный, супесчаный. Обилие частухи — сор₂¹, субдоминантов — sp.—сор₂. Проективное покрытие составляет 60—70%.

В сухостоях на глубине 150—170 см частуха образует открытые группировки из отдельно стоящих экземпляров. Здесь же иногда встречается ожетоловник простой. Грунт мягкий, обычно заиленный. Проективное покрытие — не более 5—10%, а обилие частухи — sol—sp.

Формация *Oenanthe aquatica* — омежника водного. В эту формацию входят ассоциации чистого омежника и омежника с другими видами, распространенными значительно чаще. На мелководных участках бывает довольно велика примесь подмаренника болотного. Заросль чистого омежника была встречена до глубины 115—120 см (Югский залив) на торфянистом грунте. Отдельные экземпляры омежника идут до 1.5—1.8 м.

Формация *Polygonum amphibium* — гречихи земноводной. Гречиха встречается обычно в виде почти чистых зарослей, идущих до глубины 250—300 см. Грунт, на котором она растет, очень различен — от чистого песка до торфянистого ила. Однако наиболее типичен песчаный или супесчаный субстрат. Проективное покрытие — от 50—60% до 90—95%. Обилие — сор₂—сор. Самая большая заросль гречихи (несколько гектаров) расположена у с. Харламовское в Моложском плесе, где она сохраняется из года в год.

¹ Для глазомерной оценки обилия видов на описываемой пробной площадке употребляется шкала из семи баллов (шкала Друде), которые обозначаются следующим образом:

soc./socialis — образует фон, смыкается
 сор₂/copiosus₂ — очень обильно
 сор₂/copiosus₂ — обильно
 сор₂/copiosus₂ — довольно обильно
 sp./sparsus — мало, редко
 sol./solitarius — единично
 un./unicum — вид представлен одним экземпляром

При осушении мелководья гречиха земноводная образует хорошо известную наземную форму — *var. terrestre*, которая зацветает значительно позднее водной, что говорит о лучшей приспособленности гречихи к жизни в воде.

Формация *Potamogeton heterophyllus* — рдеста разнолистного. В прибрежной зоне водохранилища часто встречаются пятна размером 50—70 м² рдеста разнолистного. Сложные ассоциации с участием, кроме рдеста, частухи и омежника занимают обычно площадь в несколько сот квадратных метров. Грунт, на котором обычно растет рдест разнолистный, представляет собой заиленный песок или серый суглинистый субстрат. Из литературы видно, что рдесты предпочитают обычно заиленные грунты (Иванов, 1901, цит. по: Буянова, 1954). Оптимальная глубина для этого вида рдеста — 30—60 см. На этой глубине он дает, судя по нашим наблюдениям, наиболее густые заросли (проектное покрытие — до 90%). На глубине 80 см рдест разнолистный несколько изреживается (проектное покрытие — 30—40%). Толщина слоя обильных побегов составляет 17—20 см, а длина побегов — до 2 м (при глубине 135 см). В случае осушения территория рдест разнолистный переходит в свою наземную форму с укороченными междоузлиями и короткими листьями. Единично попадаются в ассоциациях с рдестом поручейники, частуха, ежеголовник простой и др. Цветение и плодоношение рдеста разнолистного происходят повсеместно в июле.

Формация *Potamogeton lucens* — рдеста блестящего. Рдест блестящий встречается на глубинах до 3—3,5 м, но оптимальная глубина для него 50—150 см. Формация рдеста блестящего включает только одну ассоциацию с доминированием самого рдеста. Она встречается в открытых местах и сухостоях на различных грунтах (торфянистый, песчаный, суглинистый субстрат). Ассоциация рдеста блестящего представлена обычно округлыми пятнами диаметром от 10—20 до 60—70 м². Проектное покрытие — 70—95%. В июле рдест блестящий повсеместно цветет и плодоносит.

Формация *Sparganium simplex* — ежеголовника простого. *Sparganium simplex* — наиболее распространенный вид из ежеголовника. В формуацию ежеголовника простого входят чистые ассоциации из одного этого вида, а также ассоциации ежеголовника с полевицей и иерусликом. Обычный грунт — супесчаный, слабо заиленный. Глубина произрастания очень различна (от осохшего грунта до 2 м). На большой глубине ежеголовник образует пятна из теснообразных плавающих листьев и не дает генеративных побегов.

Все перечисленные растительные группировки занимают площади от нескольких квадратных метров до нескольких гектаров, образуя более или менее сомкнутые заросли. Жизнедеятельность растений влияет на химизм воды в зарослях и изменяет его по сравнению с открытым пространством. Это влияние сказывается в повышении pH и в количестве кислорода. Фосфор, железо и нитраты обычно снижаются.

Количество углекислоты в зарослях в дневные часы тоже обычно снижается.

Распределение растительности в Волжском участке водохранилища в 1947—1949 гг. охарактеризовано В. К. Богачевым, подробно исследовавшим район от с. Верхне-Никульское до с. Веретей (район Борка). По его данным, площадь застания в этом районе равнялась 50% (1949 г.). В первые годы после проектного заполнения водохранилища (1947 г.) растительность была значительно богаче, чем в последующие. Причина

этого заключалась в резких колебаниях уровня по годам, а возможно, и в большом количестве биогенов в воде, вымывавшихся из почвы и появившихся при разложении большой массы залитой наземной растительности (Богачев, 1952). Район Борка особенно благоприятен для развития водной растительности благодаря значительной ширине зоны вре-

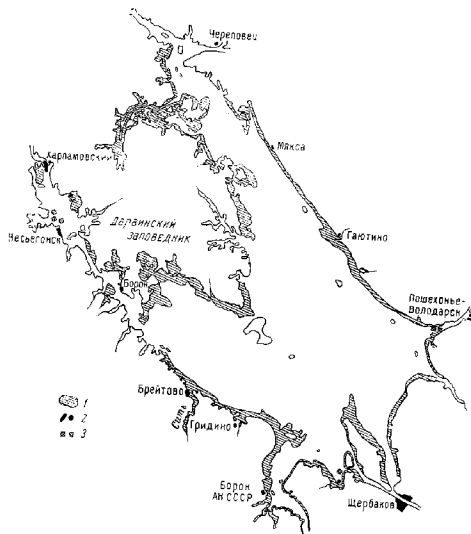


Рис. 3. Зона временного затопления и водная растительность Рыбинского водохранилища в 1954 г.

1 — зона временного затопления; 2 — гряды земноводных; 3 — острова.

менного затопления, ее изрезанности и защищенности от воды островами и полосой сохранившегося здесь живого леса («зеленый куст»). Судя же по характеру побережья большей части водохранилища, можно думать, что растительности по всей прибрежной зоне было гораздо меньше, чем в этом участке Волжского плеса.

Т. Н. Кутова (1953) дает схематическую карту распределения растительности в Моложском и отчасти Шекснинском плесах (1950—1951 гг.). Судя по ее карте, водная растительность встречается здесь лишь островами, приуроченными к заливам и закрытым сухостоям. По мнению Т. Н. Кутовой, формирование растительности еще не закончено, и боль-

ную часть террито-
 рии остается неза-
 росшей. Автором вы-
 сказывается опасе-
 ние, что по мере со-
 кращения площади
 сухостоев и увеличе-
 ния открытых побе-
 режий заросли под-
 ной растительности
 будут регрессировать.

Маршрутное об-
 следование пояса
 мелководья в мало-
 водном 1954 г. по-
 казало, что Шекснин-
 ский плёс был почти
 полностью лишен
 растительности, а в
 Моложском и Воляж-
 ском плёсах она
 встречалась кое-где
 небольшими пятнами.
 Более или менее зна-
 чительное скопление
 пятен водной расти-
 тельности отмечено
 в очень немногих
 местах (рис. 3).
 По ориентировочным
 глазомерным наблю-
 дениям общая пло-
 щадь зарастания при-
 бережной зоны состав-
 ляла в 1954 г. не
 более 8—10 га, при-
 чем около 7 га при-
 ходилось на заросль
 гречихи в районе с.
 Харламовское. В
 1955 г. обследование
 побережья произво-
 дилось нами лишь
 очень поверхностно,
 и мы не можем дать
 картину распределе-
 ния водной расти-
 тельности в этом году.
 Можно только ска-
 зать, что хотя она и
 не образовала сплош-
 ного пояса, местами
 все же занимала зна-

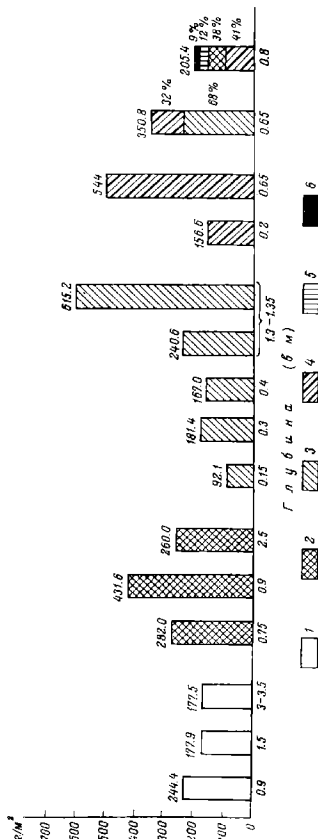


Рис. 4. Урожайность основных ассоциаций водной растительности (воздушно-сухой вес в г/м²).

1 — рост безлистный; 2 — гречиха земноводная; 3 — рост разнолиственный; 4 — поясница побегообразующая; 5 — исручник; 6 — исручник.

чительную площадь (от десятков квадратных метров до нескольких гектаров). Заросли состояли в основном из земноводных растений и сосредоточены были главным образом в заливчиках и участках чистой воды среди сухостоя. В нескольких больших и очень глубоких заливах отмечены заросли в несколько десятков гектаров (дер. Бор-Тимонин, бухта Средний Двор, мелководье за островами дер. Морозихи, заливы в районе р. Черной, дер. Протавье). Эти массивы растительности образованы тростником, канаречником или смешанными группировками прибрежно-водной растительности.

Продуктивность основных ассоциаций (рис. 4) определялась при маршрутном обследовании путем взятия укосов в двукратной повторности с 1 м², а в 1955 г. — с $\frac{1}{4}$ м², что является явно недостаточным при большой неравномерности распределения водной растительности.

Из рис. 4 видно, что наиболее продуктивными оказались заросли рдеста разнолистного и полевицы побегообразующей, укосы которых были взяты в 1955 г. Наибольшую массу рдест дал на глубине 1,3 м (615 г воздушно-сухого вещества с 1 м²), а полевица — на глубине 0,65 м (544 г с 1 м²). Производительность сложной ассоциации (рдест разнолистный—полевица побегообразующая) была также довольно велика — около 350 г/м². Основную массу в смешанных зарослях (полевица—гречиха—жерушник) составляли рдест разнолистный (68%) или полевица с гречихой (38—41%).

Наибольшая масса гречихи земноводной была получена с глубины 0,9 м — 431 г с 1 м². Как в более мелких, так и в более глубоких местах продуктивность гречихи падала, составляя 260—280 г с 1 м². Сходные цифры дает в своей работе для гречихи и В. К. Богачев (1952): 300 г с 1 м².

Рдест блестящий дал 244,4 г воздушно-сухого вещества с 1 м², с глубины 0,9 м, а на более глубоких участках несколько меньше. В начале октября 1954 г. были взяты повторные укосы гречихи земноводной, которая к этому времени уже потеряла около 58% своего летнего веса. Стебли ее побурели, большая часть листьев опала, но кое-где появились зато молодые побеги с 2—3 маленькими листочками. Все рдесты, оставшиеся к этому времени в воде, сильно ослизнились и побурели.

СРАВНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩА В ГОДЫ НИЗКОГО И ВЫСОКОГО УРОВНЯ

Препятствием для распространения водной растительности в 1954 г. послужило осыхание зоны временного затопления. В прибрежной зоне встречались лишь отдельные пятна гречихи земноводной и рдестов, так как основная масса зачатков водной флоры оказалась на суше.

В 1955 г. уровень водохранилища был очень высок (102,5 м). До первой декады мая он оставался низким (97,3 м, 98,4 м), а затем поднялся резким скачком, превысив к середине мая нормальный подпорный горизонт на 0,3 м (102,3 м). Вследствие этого зона временного затопления оказалась под водой и покрывавшая ее проплогонная наземная растительность начала разлагаться. К июню от разнотравья уже почти ничего не оставалось, лишь кое-где попадались оголенные стебли череды (*Videns tripartita* и *V. sericeus*), да изредка побеги гречишеск. Наиболее часто со дна извлекались мертвые дернины осок, а иногда и побеги пырея ползучего. Маник наплавающий (*Glyceria fluitans*) и полевица побегообразующая (*Agrostis stolonizans*) прорастали под водой, давая тонкие подводные стебли. В сухостое на дне часто обнаруживались полуразло-

жились мхи: *Polytrichum commune*, *Calliergon* sp., *Mnium* sp. В середине июня уже начали появляться пятна водных растений (гречиха земноводная, омежник, рдест разнолистный, жерушник земноводный и др.). Наиболее значительная заросль рдеста разнолистного с гречихой и жерушником была отмечена в Моложском плёсе в районе р. Заблудашки (приблизительно 200×500 м).

Флористический состав водной растительности в 1955 г. включал 60 видов, тогда как в 1954 г. отмечено лишь 33 вида водных растений (список видов см. выше в разделе классификации). Было бы, однако, неверным думать, что растений, не отмеченных в 1954 г., не было вовсе и что они появились только в 1955 г. Эти виды, вероятно, встречались в поясе мелководья и в 1954 г., но их было очень мало, и они могли быть не замечены нами. Основная же их масса оставалась на осохшей территории, которую мы не обследовали.

По сравнению с предыдущим годом в 1955 г. были отмечены дополнительно следующие виды: водная сосонка *Najas vulgaris*, лишайник ранний (*Alopecurus aequalis*), поручейник широколистный (*Sium latifolium*), камыш укореняющийся (*Scirpus radicans*) и др. В 1954 г. они оставались на суше и не встречались в водной среде. Камыш озерный *Scheuchzeria palustris* по сравнению с прошлым годом распространялся значительно шире. Отдельные куртины камыша и их группы встречались неоднократно в различных частях прибрежной зоны. В Югском заливе (Болжский участок) была обнаружена впервые в этом году заросль кубышки чистобелой (*Nymphaea candida*) и отдельные экземпляры кубышки желтой (*Nuphar luteum*). Заросль кубышки была представлена хорошо развитыми мощными кустами с многочисленными листьями, бутонами и цветками, судя по чему эти растения существуют здесь уже не первый год. В районе с. Захарьино (Шекснинский плёс) встречен камыш укореняющийся, а в районе дер. Бор-Тимонин — тростника (*Scolochloa festucacea*). В 1954 г. была зарегистрирована 21 ассоциация водной растительности. По господствующим видам они объединялись в 12 формаций. В 1955 г. нами выделено 20 ассоциаций, распределённых между 8 формациями. Наиболее широко в этом году были распространены формации полевицы побегообразующей и частухи подорожниковой, которые в предыдущем году встречались и воде очень редко. Ассоциации 1954 г. были преимущественно простыми, т. е. включали один доминантный вид. Группировки с двумя доминантами были распространены значительно меньше. В 1955 г. чаще встречались более сложные ассоциации, имеющие на менее 2-3 господствующих видов. Несмотря на недостаточность наших данных для 1955 г., можно все же с уверенностью сказать, что водная растительность в этом году была распространена гораздо шире, чем в предыдущем. Во многих местах она встречалась пятнами или «коврами» размером от 10—20 м² до нескольких гектаров. Большие заросли водных растений (от 0,5 до нескольких десятков га) были отмечены в следующих местах: Моложский плёс, дер. Бор-Тимонин (ассоциация тростника и хвоща топяного), заливы в районе р. Черной и дер. Противье (ассоциация канаресчника), устье р. Заблудашки (сложная ассоциация рдеста разнолистного, гречихи и жерушника), с. Харламовское (ассоциация гречихи земноводной), Шекснинский плёс — устье р. Искры у дер. Захарьино (ассоциация полевицы побегообразующей и камыша укореняющегося), бухта Средний Дюор (ассоциация полевицы побегообразующей и канаресчника).

В 1954 г. большая часть прибрежно-водной и водной растительности оказалась на суше. Огромная площадь зоны временного затопления была

покрыта наземной и отчасти земноводной растительностью. Из наземной флоры преобладали однолетние растения — «временники»: гречишки (*Polygonum hydropiper*, *P. minus*, *P. nodosum*, *P. scabrum*), череда (*Bidens cernuus* и *Bidens tripartitus*), ситник лягушачий (*Juncus bufonius*), лужница водяная (*Limosella aquatica*) и др. Местами располагались массивы крупносопочников (*Carex acuta*, *C. inflata* и *C. vasiciaria*), образующие иногда целый пояс осок (например, в районе Борка).

На песчаных берегах встречались осоки *Carex leporina*, *C. pseudocyperus* и *C. vulpina*. В жидких илках зоны временного затопления господствовало влажное разнотравье: незабудка болотная (*Myosotis palustris*), лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus*), звездчатка болотная (*Stellaria palustris*) и мхи (*Drepanocladus* sp.). Земноводные растения — частуха омежник, манник напыляющий, ситняг болотный, гречиха земноводная, ежеголовник ветвистый и поледица побегообразующая — продолжали свое существование, хотя и в угнетенном состоянии. На суглинистых плотных грунтах часто преобладала поленица побегообразующая и встречались куртинки водяной звездочки (*Callitriche palustris*), растущей у самой воды. В сухостоях были наиболее обычны ситник нитевидный (*Juncus bufonius*), гречиха шероховатая (*Polygonum scabrum*), ежеголовник ветвистый (*Sperganium ramosum*), рдест разнолиственный (*Potamogeton heterophyllus*) в виде своей наземной формы и др. Мелкие лужайки в понижениях между грядами и кочками были заполнены ярской малой (*Lemna minor*), а иногда и лягушатником (*Hydrocharis morsus ranae*). На торфяных островах росли типично болотные растения: сабельник (*Comarum palustre*), вахта (*Menyanthes trifoliata*), сфагновые мхи и пр. В лужайках попадались пузырчатка (*Utricularia vulgaris*). В зоне временного затопления после спада воды часто появляются зеленые мхи: *Brachythecium Mildeanum*, *Climacium dendroides*, *Drepanocladus aduncus*, *D. sendtneri*, *Fontinalis hypnoides*. Виды *Drepanocladus* развиваются в массовом количестве, образуя сплошные ковры.¹

Продуктивность водной растительности за разные годы сравнить почти невозможно, так как укосы брались в разных ассоциациях и на различной глубине. Малое число повторностей (две) также не даст возможности говорить о производительности одной и той же ассоциации в разные годы. Учитывая распространение подной растительности, можно только сказать, что общая масса ее в 1955 г. была несравненно больше, чем в предыдущем. Наиболее продуктивными оказались за оба года заросли рдесты разнолистного и поленицы побегообразующей.

В 1954 г. зону временного затопления покрывала наземная растительность, осылающая почти все водохранилище. Площади, покрытые этой растительностью, имели высокую производительность, что видно из следующих данных: череда трехраздельная давала до 400 г воздушно-сухого вещества с 1 м², осока стройная и бутылчатая — свыше 300 г с 1 м², гречишка шероховатая — тоже свыше 300 г с 1 м². Водные растения дают часто значительно большую массу (рдест разнолиственный на глубине 1 м — 600 г с 1 м², поленица побегообразующая на глубине 60 см — около 550 г с 1 м²), тогда как для наземных растений такие цифры показательны лишь для наиболее урожайных лугов (30—40 ц/га). Однако, судя по

¹ Периодическое высыхание части дна отмечено и в искусственных водоемах США. Пенфолд (Penfold, 1953) называет период существования наземной растительности аэропереломом, а водной — гидропереломом. Аэроперелом характеризуется преобладанием сорняков и однолетних растений, из которых часто наиболее обильной бывает *Polygonum nodosum*, широко распространенная и у нас.

видовому составу взятых укосов, наземная растительность в кормовом отношении, так же как субстрат, для перестя рыб очень малоценна. Основную массу здесь составляет грубое разнотравье (череда, гречишка и пр.) или же осоки. Часто встречаются ядовитые растения, как омежник, водяной перец и пр. Хорошими кормовыми качествами обладает мягкая злаковая растительность: манник наплывающий, лисохвост равный и поленица побегообразующая. Для перестилей мягкая растительность также наиболее благоприятна. Заросли манника имеются в районе Борка, но в целом для зоны временного затопления эта растительность мало характерна. К середине лета здесь обильно разрастаются однолетники и осоки, заметно подавляя развитие злаков.

Наземная растительность зоны временного затопления вследствие заливания ее в годы высокого уровня имеет значение и как источник органического вещества для водохранилища. Пока мы точно не знаем, какие площади занимает эта растительность и что она дает водоему. Для этого необходимо провести подробное исследование всей зоны временного затопления при низком уровне водохранилища.

ИЗМЕНЕНИЕ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РЫБНИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И СРАВНЕНИЕ ЕЕ С РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ ДРУГИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

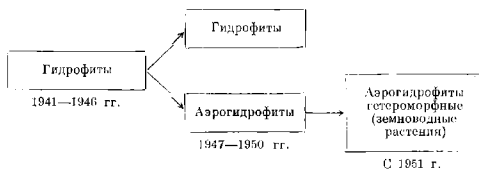
Модого-Шекснинское междуречье до затопления было очень богато водоемами, флора которых и дала в основном начало растительности Рыбинского водохранилища. Имели значение также и заросли мелких рек (в районе Борка рр. Сутка, Шумовка, Ильд, Суножка). Флористический состав водной растительности междуречья был очень беден. По данным А. В. Калинин (1940), здесь были распространены 23 вида, из которых почти все теперь встречаются в водохранилище. Совершенно исчезла только леерсия (*Leersia oryzoides*), и лишь в одном районе (дер. Бор-Тимоши) встречается тростянка (*Scolochloa festucacea*). Рогоз (*Typha latifolia*) и тростник (*Phragmites communis*) прежде в пойменных водоемах не встречались, но куртины рогоза были отмечены в расширенной части р. Суножки близ дер. Дьяконово. Здесь же, как и в других реках, росли ряска, кувшинки (*Nymphaea candida*), ежеголовники, хвощ и рдесты. Рдесты в первые годы существования водохранилища распространились очень слабо и были приурочены в основном к устьям рек. Уже с первого года существования водохранилища появились свободно плавающие растения: ряска, лягушатник, нитчатки (Буянова, 1954).

В период между 1947 и 1951 гг., когда режим водохранилища стал более или менее однообразным, видовой состав водной флоры заметно обогатился. По данным В. К. Богачева (1952), за 1947—1949 гг. было отмечено 74 вида подных растений. К водным растениям В. К. Богачев причисляет, правда, и такие, как *Carex caespitosa*, которые, собственно, являются лишь растениями влажных местообитаний. Исключив их, мы получим не более 60 видов. Среди них наиболее обильны были следующие: рдест маленький (*Potamogeton Berchtoldi*), рдест взморниколистный (*Potamogeton compressus*), ряска трехдольная (*Lemna trisulca*), уруть (*Myriophyllum spicatum*), пузырчатка (*Utricularia vulgaris*), лягушатник (*Hydrocharis morsus-ranae*), ряска малая (*Lemna minor*), многокоренник (*Spirodela polyrhiza*), гречиха земноводная (*Polygonum amphibium*), ежеголовник ветвистый (*Sparganium angustatum*), рогоз (*Typha latifolia*), частуха (*Alisma plantago-aquatica*),

омежник (*Oenanthe aquatica*) и поленица побегообразующая (*Agrostis stolonizans*). Из приведенного списка видно, что в этот период водная растительность водохранилища была представлена различными жизненными формами: свободно-плавающими и погруженными растениями из группы гидрофитов, а также воздушно-водными растениями (аэрогидрофиты).

Т. Н. Кутова (1953), как и В. К. Богачев (1952), указывает на широкое распространение рогаза к 1949 г. Но далее она отмечает, что с 1951 г. его стали вытеснять другие растения: синеголовник мелкоплодный [*Spartanium microcarpum* (= *ramosum*)], поленица побегообразующая, лисохвост рванный, которые оказались более приспособленными к резким колебаниям уровня. Т. Н. Кутова дает оправданиям в последствии прогноз о сокращении рогазовых зарослей. К 1955 г. наиболее распространялись гетероморфные аэрогидрофиты, являющиеся большей частью земноводными растениями. Изменения в составе водной растительности за период существования водохранилища могут быть проиллюстрированы смесой групп растений по их жизненным формам (см. схему).

Схема смены водной растительности по жизненным формам



Первая часть схемы, включающая только гидрофиты, относится к периоду до образования Рыбинского водохранилища. Различные виды гидрофитов господствовали тогда в пойменных водоемах и речках. После образования водохранилища в связи с появлением обширной зоны мелководья состав водной флоры расширился: появились аэрогидрофиты, из которых особенно распространился к 1949 г. рогаз широколистный. Быстрому расселению рогаза способствовала его огромная семенная продуктивность, хорошая всхожесть семян и размножение его корневищами. Резкие колебания уровня, начавшиеся с 1951 г., уменьшили разнообразие водной растительности и произвели отбор видов, способных переносить переменный наземно-водный режим. Такими оказались земноводные виды, входящие в группу гетероморфных гидрофитов. В настоящее время эта группа водной растительности является на Рыбинском водохранилище господствующей.

Причиной исчезновения ряда видов и групп растительности следует считать их недостаточную пластичность по отношению к режиму колебаний уровня водохранилища. Так, например, оптимальная глубина для рогаза, по данным В. К. Богачева (1952), — 50—70 см, хотя он может существовать и на глубине до 110 см. Во всяком случае, рогаз плохо выносит амплитуду колебаний глубины свыше 1 м. Недостаточная пластичность рогаза объясняется его биологическими особенностями: незакрывающиеся устьица, поверхностное расположение корневищ, легко подсы-

жающих при спаде воды. Вслед за рогозом исчезли еще некоторые виды, не выносящие большой амплитуды колебаний уровня (3—3.5 м). К ним относятся: рдест маленький (30—100 см (Богачев, 1952), лягушатник — 0—40 см и в несколько меньшей степени элодея — 20—150 см (Калинина, 1940). Наиболее приспособленными к широкой амплитуде колебаний уровня оказались, по нашим наблюдениям, следующие виды: гречиха земноводная (0—3.5 м), рдест разнолистный (0—2 м), полувияца побегообразующая (0—1.7 м), частуха подорожниковая (0—1.7 м), ежеголовник простой (0—2.5 м).

Как видно из приведенных данных, эти растения могут существовать и расселяться в зоне временного затопления, периодически освобождающейся от воды.

Характеристика водной растительности различных водохранилищ дается рядом авторов. А. А. Потапов (1954) считает, что водохранилища лесных зон, созданные на базе речных долин и имеющие изрезанную береговую линию, быстро зарастают водной растительностью. Истринское водохранилище в первые же годы существования стало интенсивно зарастать. Заливы его быстро покрылись зарослями из нитчатых водорослей, элодеи, хвоща, пахты, роголистника и частухи, причем во всех заливах наблюдалось поясное распределение растительности.

Иваньковское водохранилище имеет длину 117 км при сравнительно небольшой ширине 10 км. С установлением более или менее постоянного гидрологического режима (1942—1946 гг.) водохранилище стало постепенно зарастать. По данным Ю. Д. Шмелевой (1954), для первого года его зарастания было характерно обилие нитчаток, а затем элодеи и рдестов. Начиная со второго года появились земноводные растения, а также рогоз и тростник, которые стали быстро распространяться. И лишь на восьмой год существования водохранилища, когда уровень упал ниже проектного, их заросли стали регрессировать, чему способствовала чрезмерная пастьба скота на обсохших участках. За последние годы наблюдались вспышки обилия водных растений в многоводные годы и успешное разрастание тростника (Шмелева, 1954). А. А. Потапов (1954) отмечает, что в 1954 г. здесь были наиболее распространены элодея канадская, манник наплывающий, уруть колосистый. Скопелый ранее обильных и описанных Н. К. Дексбахом (1939) амфибий уже не отмечалось.

Совсем мелкие искусственные водоемы, вроде водохранилища Горьковской энергетической областной станции, обследованного Р. М. Павлянолой (1939), зарастают очень быстро и иногда целиком. Указанное водохранилище расположено в болотистой долине рч. Железницы и почти сплошь покрылось зарослями рогоза и тростника в верхнем поясе, а в более низких — зарослями элодеи, телореза, роголистника, рдестов гребенчатого и пронзеннолистного.

Однако все, что характерно для небольших искусственных водоемов, ни в коей мере не может быть распространено на Рыбинское водохранилище, представляющее собой огромный водоем с постоянными петрами и волнобоями, разрушающими берега. В прибрежной зоне водохранилища, существующего уже 14 лет, до сих пор нет полосы сплошного зарастания, а имеются лишь отдельные участки и пятна зарослей водной растительности. Несмотря на значительное количество этих пятен в годы высокого урожая, роль их для Рыбинского водохранилища остается мало существенной. Слабое распространение водных и прибрежно-водных растений в Рыбинском водохранилище заставляет ставить вопрос о внедрении в зону временного затопления новых растений. Они должны удовлетворить сле-

дующим требованиям: 1) переносить режим колебания уровня, 2) распространяться на прилегающие территории, 3) давать большую и высококачественную растительную массу.

Всем этим требованиям удовлетворяет злак бекмания (*Beckmannia cruxiformis*), работы с которой были начаты в Борке А. П. Шенниковым в 1939 г. Это растение хорошо выносит длительное затопление, дает значительную зеленую массу и много семян. Опыты аспиранты А. О. Трысучкиной показывают, что бекмания выносит затопление до 1,8 м, а также обладает хорошей способностью к самостоятельному расселению.

Еще более ценным по своим кормовым качествам и обилию листьев является канареечник или двукисточник (*Digraphis arundinacea*), который испытывается в Дарвинском государственном заповеднике. Однако при отсутствии ухода этот злак расселяется чрезвычайно медленно, в чем он заметно проигрывает перед бекманией.

Наши опыты, проведенные в районе Борка, показывают, что перспективным растением может быть цицания широколистная (*Zizania latifolia*), или, как ее называют, многолетний водяной рис. Цицания широколистная дает огромную растительную массу и быстро размножается корневищами. Цицания могла бы служить не только источником корма и органического вещества, но и прекрасным укрытием для водоплавающей птицы. В наших опытах выяснилось, что цицания выносит затопление свыше 2 м глубины и почти полное осыхание. При пересыхании грунта ее побеги бывают сильно угнетены, но корневища сохраняют жизнеспособность. Опыты с этим интересным растением проводятся как у нас, так и в Дарвинском заповеднике.

Канадский водяной рис, или цицания водная (*Zizania aquatica*), будучи растением однолетним и более требовательным к условиям существования, менее пригоден в наших условиях. Однако наблюдения показывают, что он до некоторой степени сам расселяется в зоне временного затопления и что некоторые его семена переносят осыхание и промерзание грунта, не теряя всхожести.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. В годы низкого уровня (судя по 1954 г.) пыточное количество и бедность видового состава водной растительности водохранилища обусловлены осыханием огромной территории мелководья.

2. В годы высокого уровня прибрежная зона значительно богаче зарослями водной растительности, чем в годы низкого уровня. Однако эта растительность не занимает сплошь прибрежной зоны, а представлена отдельными пятнами или «коврами» площадью от 10—20 м² до нескольких гектаров.

3. Видовое разнообразие водной растительности за последние годы несколько уменьшилось. Очень редким стал рогоз, исчез ряд растений (*Potamogeton alpinus*, *P. praelongus*, *P. tricusis* и др.), сократились заросли элодеи и урути. В то же время наблюдается расселение камыша озерного, появление кувшинки чистобелой и кубышки.

4. Наиболее широко распространена в Рыбинском водохранилище группа гетероморфных аэрогидрофитов, являющихся почти всегда земноводными растениями. Особенно обильны следующие виды: полевница побегообразующая, гречиха земноводная, рдест разнолистный, частуха подорожниковая, ежеголовник простой и осоки (*Carex acuta*, *C. inflata*, *C. vesicaria*).

5. Роль высшей водной растительности как источника органического вещества для Рыбинского водохранилища весьма незначительна вследствие ее малого распространения.

6. Для повышения продуктивности прибрежной зоны желательно внедрение в нее новых растений, выносящих колебания уровня водохранилища и дающих большую и высококачественную органическую массу.

ЛИТЕРАТУРА

- Богачев В. К. 1950. О развитии растительности в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станции «Борок», вып. 1.
- Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., вып. 14 (24), Естествознание.
- Богдановская И. Д. 1950. Материалы к познанию озер поймы Волги в Саратовской области. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., т. 20, вып. 3.
- Булнова О. Ф. 1954. Зарастание Рыбинского водохранилища и его аноксигенность в первые годы существования. Сб. «Строительство водохранилищ и проблема малярии», Медгиз.
- Дексбах Н. К. 1939. Материалы к изучению водохранилищ: бентос, макрофауна и микрофауна Истринского водохранилища на втором году его существования. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 53, вып. 4.
- Доброхотова К. В. 1940. Ассоциации высших водных растений как фактор роста дельты Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедника, вып. 3.
- Калинина Л. В. 1940. Некоторые закономерности распределения растительных группировок в водоемах Молого-Шекснинского междуречья. Геоботаника, т. 4.
- Кутова Т. Н. 1953. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище. Сб. «Рыбинское водохранилище», изд. Моск. общ. испыт. природы.
- Маевский П. Ф. 1954. Флора средней полосы Европейской части СССР. М.—Л.
- Павлинова Р. М. 1939. К вопросу о зарастании водохранилищ на примере водохранилища Горьковской энергетической областной станции. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., т. 48, вып. 4.
- Потапов А. А. 1954. Распределение водных растений в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характера донных отложений. Сб. «Строительство водохранилищ и проблема малярии», Медгиз.
- Шмелева Ю. Д. 1954. Зарастание и аноксигенность Иваньковского водохранилища. Сб. «Строительство водохранилищ и проблема малярии», Медгиз.
- Linkola K. 1933. Regionale Artenstatistik der Süßwasserflora Finnlands. Ann. Botan. Soc. zool.-botan. fenn. Vanamo, t. 3, № 5.
- Penland Wm. G. 1953. Plant communities of Oklahoma lakes. Ecology, v. 34, № 3.

ФАУНА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Прибрежная зона в Рыбинском водохранилище, как и в других водохранилищах с сильным колебанием уровня, входит в область временного затопления. Эта область, лежащая между максимальным и минимальным уровнем воды, в Рыбинском водохранилище чрезвычайно велика (до 40% всей его площади). Естественно, что в ней создаются особые и явно неблагоприятные условия для водной фауны. В нижних горизонтах этой области, обнажающихся во второй половине зимы, они почти не ухудшаются, так как здесь на дно опускается уже толстый слой льда со снегом, под которым остается влажный, не промерзающий грунт. В средних горизонтах оседающих на дно лед тоньше, и поэтому в большей или меньшей мере происходит промерзание грунтов. Наконец, в верхних горизонтах, начиная примерно с уровня на 1.5 м ниже максимального (проектного), при нормальном режиме уровня имеет место не только промерзание, но предварительное и высыхание грунтов, обнажающихся здесь еще до наступления морозов. Эти верхние горизонты можно назвать собственно осушной зоной. Но с тех пор, как было впервые достигнуто заполнение Рыбинского водохранилища до проектной отметки (в 1947 г.) и вплоть до 1956 г., каждый второй год, и именно четный, оказывался маловодным, т. е. максимальный уровень водохранилища был на 1.5—2 м ниже проектного, до которого вода доходила в нечетные годы. Поэтому верхние горизонты, в нормальные годы в большей или меньшей мере обсыхавшие только осенью, в маловодные годы просыхали полностью.

Естественно, что специфические условия и обширность области временного затопления заставляли обращать особое внимание на эту очень характерную для водохранилищ часть водоема. Необходимость изучения временно затопляемой области вызывалась также важной ролью прибрежной полосы в биологии рыб и всей фауны водохранилища. Под прибрежной зоной мы подразумеваем лежащие у берегов мелководья с глубинами до 2—3 м, глубже которых не распространяются заросли земноводной и водной растительности (кроме отдельных растений). Но последние развиваются только в районах, защищенных от действия прибой островами, массивами мертвых лесов или лесов, расположенных в заливах, бухтах, устьях рек и сохраняющих неразмытые грунты. Это защищенное побережье и было главным объектом наших исследований. Открытое побережье, совершенно размываемое прибоем и представляющее собой песчаные пляжи, отличается крайней бедностью донной (и планктонной) фауны, лишенной специфических черт, как было показано нами ранее (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б). Сохранившиеся во многих местах у берегов

мертвые леса отличаются наличием особой фауны обрастаний (деревьев), также охарактеризованной нами вкратце ранее. Этот биотоп, занимавший раньше большие площади, с каждым годом все больше сокращается и в дальнейшем исчезнет совсем.

В Рыбинском водохранилище прибрежная зона уже подвергалась исследованию.

В 1948—1949 гг. И. Ф. Овчинниковым было проведено специальное изучение бентоса в области временного затопления в районе Борка и в других частях водохранилища. Результаты этой работы были опубликованы в виде автореферата диссертации (1949). В те же годы временно затопляемая зона была исследована В. Ф. Фенюк (1952) в процессе изучения распределения бентоса в Моложском плесе. Выводы В. Ф. Фенюк по отношению к этой зоне, до сих пор, к сожалению, не опубликованные, совершенно расходились с выводами И. Ф. Овчинникова. Это и было важнейшей причиной, заставившей нас взяться за повторное исследование области временного затопления, тем более, что оба автора ограничивались только макробентосом, не изучив микрофауны дна, очень богатой при сильном развитии растительности фауны зарослей. Кроме того, при развернувшихся начиная с 1952 г. обширных исследованиях всего водохранилища прибрежная зона не могла быть оставлена без внимания, так как она имеет большое значение для изучения жизни водоема в целом.

Исследования фауны прибрежной зоны проводились в течение 1953 и 1954 гг. Сбор и обработка материалов по зоопланктону, в количестве 241 пробы (198 проб в 1953 г., 93 пробы в 1954 г.), были выполнены Э. Д. Мордухай-Болтонской и Г. Я. Яновской, которыми и написана соответствующая часть настоящей работы.

По донной и зарослевой фауне материалы, в количестве 262 проб (182 пробы в 1953 г., 80 проб в 1954 г.), были обработаны Ф. Д. Мордухай-Болтовским, написавшим остальную часть работы.

В сборе и разборке материалов принимали участие лаборанты В. И. Митропольский, А. В. Моисов, В. П. Луферов, Т. И. Протопопова, А. Н. Барабанова и А. Н. Егунова, которым авторы считают долгом выразить благодарность.

ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ СРЕДЫ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ

Многоводный 1953 год

1953 год был не только многоводным, но отличался исключительно длительным стоянием высокого уровня (рис. 1). Уровень достиг проектного в начале мая, в дальнейшем несколько превысил его и вплоть до октября испытывал только незначительные колебания в пределах менее 0,5 м. В октябре вместо обычного в эти месяцы понижения произошло повышение уровня на 0,3 м, в результате чего вода залила часть никогда не заливавшегося луга с мелким березняком перед парком Борка. Понижение уровня началось только в ноябре, но еще в декабре половина осушной зоны находилась под водой, и полное обнажение ее произошло лишь в январе. Поэтому осушения собственно в этом году не происходило: вся обнажавшаяся площадь покрывалась слоем льда.

Такое явление наблюдалось впервые за все 15 лет существования водохранилища. Но в первую половину периода наблюдений, от апреля до конца августа, водный режим в 1953 г. был обычным для года с проектным заполнением водохранилища, как например 1951 и другие нечетные годы.

Наблюдения над жизнью прибрежной зоны производились в основном в районе биостанции «Борок», представляющем собой типичный участок защищенного зарастающего побережья. Но для полной характеристики прибрежной зоны водохранилища необходимо было проверить, насколько район Борка может быть репрезентативным для побережья водохранилища вообще. Поэтому в дополнение был собран также материал по разным прибрежным биотопам по всему водохранилищу.

Р а й о н Б о р к а представляет собой участок волжского устьевое участка, защищенный от волнений о. Хохотским. Более глубокая часть этого района занята бывшим болотом Хохоткой, окруженным остатками мертвого мелколесья. К западу от нее до парка биостанции «Борок» про-

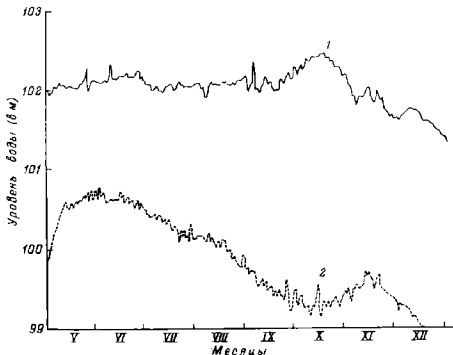


Рис. 1. Колебания уровня воды в Рыбинском водохранилище по пункту в районе с. Коприно в 1953—(1) и 1954—(2) гг.

стирается обширное мелководье (рис. 2.),¹ некогда представлявшее собой дуга и в маловодные годы полностью осыхающее.

В районе Борка было установлено всего 7 станций, из которых одна (станция 3) была расположена посредине Хохотки. В 1953 г. глубина здесь составляла большей частью от 2,2 до 2,5 м (в октябре почти до 3 м), грунт представлял собой ил торфянистого типа на почве бывшего болота с древесно-кустарниковыми остатками. Этот район никогда не осыхает, летом всегда заливается, даже в самые маловодные годы, и обнажается уже под льдом. С этим связано и полное отсутствие растительности, и илистый грунт, чем станция 3 резко отличается от всех остальных.

Все остальные станции лежали на осушной зоне, на глубине не менее 2 м, на задернованных, плотных грунтах. В предшествовавшем 1952 г. вся область, на которой они расположены, не заливалась и поросла обильной наземной луговой растительностью.

¹ Эта схема относится к 1953 г., когда мертвые леса занимали в районе Борка большую площадь; в настоящее время они большей частью разрушены.

В 1953 г. в условиях затопления здесь сформировалась преимущественно земноводная растительность, которая, по А. П. Белаховской (1958), по истечении первого десятилетия существования водохранилища заняла в нем

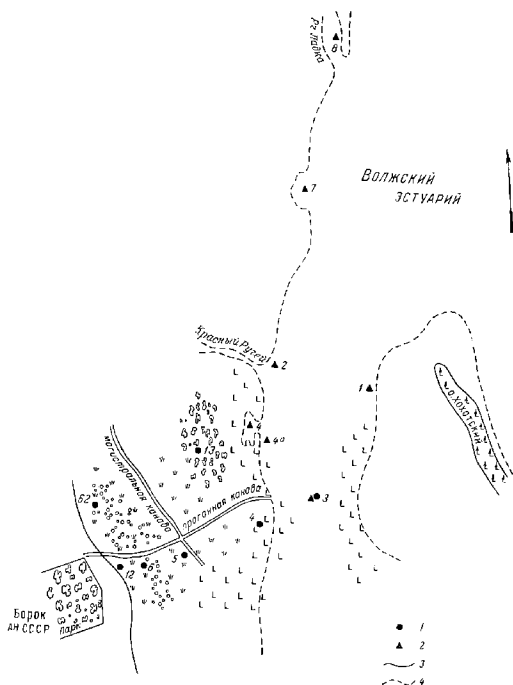


Рис. 2. Схема прибрежной зоны в районе биостанции «Борок».

1 — станция 1953 г.; 2 — станция 1954 г.; 3 — кривая 102 м (проектная, соответствует уровню 1953 г.); 4 — кривая 100,5 м (соответствует уровню в мае-июне 1954 г.).

господствующее положение. Однако видовой состав ее не соответствовал предположениям Т. Н. Кутоной (1953), что ведущими формами останутся рогоз, ежеголовник и осоки, преобладавшие в северных заливах водохра-

илища в 1946—1951 гг. В районе Борка рогоз почти отсутствовал, ежоголовник играл второстепенную роль. Преобладали формации «гетероморфных аэрогидрофитов», особенно омежника и частухи. При этом следует отметить, что по сравнению с периодом 1947—1949 гг., когда проводил исследования В. К. Богачев (1952), эти формации, как и предполагал позже А. М. Леонтьев (1953), распространились шире. Из выделенных В. К. Богачевым поясов они заняли не только первый (от 0 до 0.5—0.7 м), но и второй (от 0.5—0.7 до 1—1.3 м), который, по его данным, характеризовался преобладанием постоянных водных растений (рдестов). Водные растения развивались преимущественно глубже, но во второй половине лета распространялись и на мелководья. Особенно сильно разрослась элодея, которая в августе—сентябре расселилась по всей прибрежной полосе почти до уреза воды и местами образовала сплошные густые заросли.

На станции 4, лежащей западнее Хохотки, на глубине 1.5—1.8 м, растительность была развита настолько слабо, что зарослей собственно не было (до поверхности воды достигали отдельные экземпляры растений).

Станция 5, западнее так называемой магистральной канавы, на глубине 1—1.2 м, была расположена среди формации омежника, образованного негустые заросли с примесью частухи, манника, водяной гречихи, а к осени и элодеи.

Остальные четыре станции составляли группу мелководных, лежащих на глубинах менее 1 м среди густых зарослей и образованных главным образом формацией частухи. Основную массу растительности составляли частуха, манник и осоки, к которым присоединялись омежник, полевница, пузырчатка, ежоголовник, нитчатки и различные наземные травы, а позже элодея и местами рдесты.

Станции 6, 13, 62 (рис. 2) составляют группу станций с глубинами около 0.5 м, с колебаниями от 0.4 до 0.7 м. Из них станция 6, у западного края затопленного, но живого ивняка, обычно на глубине около 0.6 м, отличалась преобладанием частухи и манника; станция 13 среди довольно густого и большей частью живого березняка, тоже на глубине 0.5—0.6 м, — преобладанием манника и осок; станция 62, недалеко от берега, обычно на глубине 0.4—0.5 м, — преобладанием осоки (стройной, пузырчатой и ладунтой).

Станция 12 находилась близ уреза воды, на глубине обычно 0.2—0.3 м, а временами даже 0.1 м и менее. Преобладающими растениями были частуха и осоки, но вместе с ними было много различных наземных луговых трав, благополучно вегетировавших под тонким слоем воды.

На всех станциях, имевших первоначально задерживаемые грунты, с течением времени грунт становился все менее плотным и покрывался детритом, формирующимся слоем илистых отложений.

Станции отличались также по своему термическому режиму. Естественно, что по сравнению с открытым водохранилищем в прибрежной зоне сильнее колебания температуры — и прогрев в весеннее и летнее время, и охлаждение в осеннее. На станциях мелководной группы уже в третьей декаде апреля и в первой половине мая во время сборов (в дневные часы) температура была не ниже 11—13°. В летние месяцы на «глубоководных» станциях 3 и 4 температура во время сборов не превышала 26°, а на некоторых мелководных станциях в теплые дни поднималась до 28—29° (особенно на станции 12 у уреза воды). Но большее влияние, чем глубина, на температуру оказывали заросли. На станции 62, среди густого осочника, вода ни разу не нагревалась выше 24°, а на значительно более глубокой станции 4 температура достигала 25—26°.

Характерные черты термического режима прибрежья, а особенно мелководной зоны, видны из графиков в работе Т. Н. Курдиной (1958).

Газовый режим прибрежной зоны в течение всего времени наблюдений был благоприятным, как обычно и бывает в мелководных районах. Гидрохимической лабораторией были произведены отборы проб

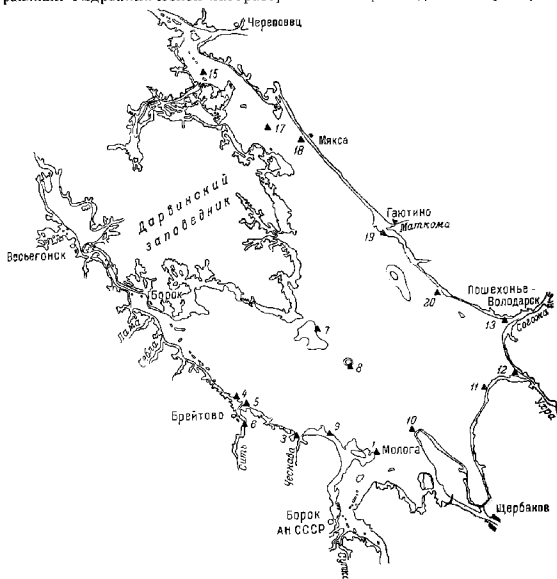


Рис. 3. Места обследования прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1953 г.
Обозначенная зона с глубиной менее 2 м показана штриховкой.

на содержание кислорода в придонном слое воды 7 раз в течение периода май—август на всех станциях.

Пониженное содержание кислорода наблюдалось только в июле и августе на некоторых мелководных станциях, но лишь в трех случаях оно составляло 10—30% насыщения. Эти случаи приходились на дни с тихой жаркой погодой и на станции с наиболее густыми зарослями (станции 12, 13), где в такие дни происходило, очевидно, интенсивное потребление кислорода разлагающимися растительными остатками, но дефицит кислорода был неустойчивым и исчезал при первом ветре.

Высока была, как и следовало ожидать, окисляемость, которая в период май—июль колебалась между 8 и 26 мг/л O_2 . На мелководных станциях она была выше (9—26 мг), чем на «глубоководных» (обычно в пределах 8—17 мг). Наиболее высокие цифры приходились на июнь (10—20 VI) повсеместно от 17 до 26 мг, вероятно, в связи с усиленным разложением растительных остатков. Надо, однако, заметить, что в открытом водохранилище окисляемость тоже очень высока (в мае—июле 1953 г. средние от 10,4 до 17,5 мг: Киреева, 1955).

Наблюдения в прибрежной зоне у Борка в 1953 г. были начаты во второй половине апреля. Сначала, в период затопления осушенной зоны, сборы производились через каждые пять дней, а с половины мая каждые десять дней. В сентябре промежуток между сборами был увеличен до двух недель. Сборы были прекращены только в декабре, когда началось сильное понижение уровня.

Вне района Борка сбор материалов был произведен во время двух экспедиций по прибрежной зоне — во второй половине июня и в конце сентября—начале октября. Были обследованы типичные биотопы прибрежья: песчаные пляжи, торфянистые берега, мертвые леса, защищенное прибрежье с зарослями различного характера. Обычно в одном биотопе сборы производились на двух горизонтах: верхнем, с глубины менее 1 м, и нижнем, с глубины 1,5—2,5 м. Всего сборы были сделаны на 18 станциях, расположение которых показано на рис. 3.

Маловодный 1954 год

1954 год был маловодным. Уровень воды начал повышаться немного раньше, чем в 1953 г., — в последних числах марта. Он поднимался медленнее и остановился после 10 мая, достигнув только отметки 100,6 м, т. е. на 1,5 м более низкой, чем в предшествующем году. Уже в начале июля началось понижение уровня, который к началу сентября упал на 0,8 м, а к концу сентября, когда сборы были прекращены, — еще на 0,4 м, т. е. в общей сложности на 1,2 м, что составляло более 2,5 м ниже проектного (рис. 1).

Таким образом, совершенно не заливались области до горизонта 1,4 м ниже проектного уровня. На этой незатоплявшейся зоне за счет таяния слоя льда, покрывавшего ее с ноября 1953 г., и снегов образовались разбросанные «снеговые» лужи в понижениях рельефа и водоемы в канавах (Магистральной и Прогнойно-лодочной), высохшие в течение мая и июня.

Обширные пространства верхних горизонтов прибрежья, не затопленные водой, представляли собой чрезвычайно вязкие грунты (точнее почвы, покрытые отложениями 1953 г.) со слоем отмершей прошлогодней растительности, среди которой преобладала злакостебель, прекрасно сохранившаяся и местами образовавшая сплошной ковер. Весь май почва оставалась насыщенной водой, но в течение июня высыхала и покрывалась густым покровом наземной растительности своеобразного состава с преобладанием череды (Белавская, 1958).

Сборы в затопленных в 1954 г. областях прибрежья были произведены на станциях, которые находились в пределах зоны, обнажающейся в течение зимы, т. е. имеющей грунты, покрывающиеся льдом и в большей или меньшей мере промерзающие, но не высыхающие.

Три станции — 1, 2, 3 — были расположены в самой Хохотке: станция 3 — посередине, на глубине от 0,4 до 1,3 м; станция 1 — в прибрежной части Хохотского острова,

на глубине от 0.1 до 0.6 м; станция 2 — у Красного Ручья, т. е. у западного берега северной части Хохотки, на глубине 0.2—0.5 м (рис. 2).

На станциях 3, как и в 1953 г., был сильно заиленный грунт с древесными остатками. На станциях 1 и 2 — более или менее размытые почвы с примесью ила, растительных остатков и песка, особенно на станции 2, где песок часто преобладал. Положение обеих этих станций, как и других, сначала было точно зафиксировано, но во второй половине лета в связи с падением уровня места, на которых они находились, оказались обожженными, и станция пришлось перенести глубже. Этот перенос совершался дважды в связи с продолжающимся падением уровня, с тем чтобы приблизительно соблюдать прежнюю глубину.

Станция 4 была установлена в мелководных разливах, образовавшихся в мае за пределами Хохотки по ее западному берегу. Этот разлив, проте говоря большая лужа, незначительной глубины (0.1—0.2 м) существовал до начала июля, когда в связи с падением уровня он отделился от Хохотки и скоро высох.

С середины июля вместо станции в луже была установлена станция 4а у западного берега Хохотки, около протока в лужу, на заиленной болотистой почве, на глубине 0.4—0.5 м. Позднее, с отступлением воды, ее также пришлось переносить.

На всех станциях района Хохотки растительность совершенно отсутствовала, так как места их в 1953 г. находились на глубинах от 1.7 до 2.5 м. Отдельные водные растения (элодея, некоторые рдесты, нитчатки) начали появляться у берегов в июле, но в это время уровень стал падать, и они скоро оказались на суше.

Две станции к северу от Хохотки — станция 7 в заливе к северу от Красного Ручья и станция 8 в устье рч. Латки — несколько отличались от предыдущих. Станция 7 была расположена в небольшом мелководном заливе среди кустарника, на глубине от 0.1—0.2 до 0.4 м, на полуразмытой почве с песком, растительными остатками и илом. На этой станции в небольшом количестве была водная растительность, главным образом элодея (а также нитчатки).

Станция 8 была расположена у устья рч. Латки, слева от русла, в участке, отделенном от водохранилища косой, на таких же грунтах и глубинах, как станция 7, но отличалась заметным развитием водной растительности, что свойственно вообще устьям рек. Уже в половине июня здесь появились узколистные рдесты, а потом и элодея, и большое количество нитчаток.

В сентябре в связи с дальнейшим падением уровня глубина сильно уменьшилась и составляла на всех станциях от нескольких сантиметров до 0.3—0.4 м. Во второй половине месяца на середине Хохотки остался слой воды толщиной 0.1—0.2 м и соединяющий ее с водохранилищем против начал пересыхать, в связи с чем наблюдения были прекращены.

Таким образом, исследованные в 1954 г. биотопы были вообще значительно более мелководными, чем в 1953 г., и вместе с тем были почти лишены зарослей и обладали менее плотными грунтами.

В связи с обмелением наблюдалось и более сильное прогревание воды. Уже в конце мая в некоторые дни на всех станциях температура доходила до 20—25°, а в июле — до 27—30°. Наиболее высокая температура наблюдалась на мелководных станциях 7 и 8 вне Хохотки, где в середине июля во время сборов была зарегистрирована температура почти 30° (29.6—29.9°). Сильнее других районов прогревались, конечно, разливы Хохотки, на которых температура доходила почти до 30° уже в конце мая.

ДОННАЯ И ЗАРОСЛЕВАЯ ФАУНА

Методика изучения донной фауны зарастающего заищенного побережья отличалась рядом особенностей. Наличие плотных заиленных грунтов в осушенной зоне заставляло применять для количественного учета бентоса трубчатые дночерпатели, а наличие зарослей — приборы для количественного учета фитофильной фауны — зарослечерпатели (зарослеоблаиватели). Мы применяли трубчатые (так называемые пневматические) дночерпатели нашей конструкции, позволяющие снимать только верхний слой из вырезаемой ими колонки грунта и количественно учитывать микрофауну дна. Применявшийся нами зарослечерпатель конструкции В. И. Бута также позволяет количественно учесть всю макро- и микрофауну на растениях и между ними. Устройство трубчатого дночерпателя, техника работы с обоими приборами и методика обработки проб описаны нами ранее в отдельной статье (Мордухай-Болтовской, 1955), поэтому

мы на этом не останавливаемся. Укажем только, что применявшиеся дночерпатели имели диаметр трубы 6,4—7 см, т. е. площадь, равную $1/270$ — $1/300$ м², и на каждой станции брались 3 или 6 проб дночерпателя, промывавшихся через сито из шелкового газа № 32. Зарослечерпатель облавливал площадь, равную $1/80$ м²; на каждой станции брались обычно две пробы, сетка зарослечерпателя была из шелкового газа № 32—49. В некоторых случаях мы пользовались трубчатым дночерпателем другой конструкции, с площадью трубы $1/125$ м², а на глубине более 1,5—2 м — дночерпателем Экмана-Берджа площадью $1/40$ м².

Применявшаяся нами методика делала возможным более или менее полный количественный учет всей макро- и микрофауны прибрежной зоны, связанной с субстратами.¹

Прибрежная зона района Борка в 1953 г.

Фауна верхнего осушаемого горизонта прибрежья в первое время после его затопления была очень своеобразна. В течение месяца, от 21 апреля до 19—20 мая, она состояла главным образом из личинок двукрылых и олигохет.

Среди двукрылых преобладали личинки различных мух — *Sciomyzidae*, *Lucosiidae*, *Ephydriidae* и других; часто также встречались личинки *Bezzia*, а из тендипедид — главным образом ортокладиды *Smittia*, *Limnophyes*, *Trichocladius*. Это в основном фауна очень мелких луж и влажных наземных местообитаний, почти не встречающаяся в дальнейшем. Из настоящих водных тендипедид очень редко попадались по одному экземпляру личинки *Cricotopus* и *Procladius*. Олигохеты были представлены также или почвенными формами (вылезающими из почвы под влиянием затопления дождевыми червями и зихитрендами), или часто обитающими во влажной среде люмбрикулидами (*Lumbriculidae*).

Кроме перечисленных форм, единично попадались (преимущественно в уловах сачков, а не дночерпателей) личинки близкие не определенным ручейников.

Вся эта фауна давала невысокую биомассу, средняя величина которой в разные сроки колебалась между 2,3 и 4,3 г/м². На отдельных станциях биомасса за счет попадания в пробу крупных дождевых червей или ручейников достигала 8—12 г/м², но в некоторых случаях фауна совсем отсутствовала.

Строго говоря, это еще не бентос. Можно сказать, что в первый месяц нахождения прибрежной зоны под водой на верхнем ее горизонте донная гидрофауна почти отсутствовала. Она почти не приносилась с наступающей водой и не разливалась из перенесших долгий безводный период в грунтах элементов. То, что приносилось — единичные личинки тендипедид, — практически не играло никакой роли в биомассе.²

Появление водной фауны на дне наблюдалось во второй половине мая. Это личинки звонцов — тендипедид, появившиеся внезапно сразу на четырех станциях при обследовании 26—29 мая: мотыль *Tendipes f. l. thummi*, *Tanytarsus gr. gregarius*, *Cricotopus gr. silvestris*, *Psectrocladius gr. psilopterus*. Преобладание среди личинок мелких особей и местами большое количество их (до 2025 экземпляров *Psectrocladius* на станции 5) указывало с несомненностью на то, что имело место вторжение звонцов из воздуха. Однако началось это вторжение значительно раньше. Отдель-

¹ За исключением коловраток и простейших, количественный учет которых не производился, так как для этого необходима промывка проб через газ наиболее густых номеров.

² Возможно, впрочем, что с водой были принесены и личинки ручейников в их легких домиках, так как они встречались преимущественно близко к берегам, куда прибывали плавающие древесные и растительные остатки.

ные экземпляры мелких личинок *Tendipes* f. l. *thummi* были найдены еще в сборах 19 мая. Но, как мы знаем теперь из недавно опубликованных работ (Алексеев, 1955; Мордухай-Болтовской и Шилова, 1955), многие тендипедиды в течение первых 5—6 дней после выхода из яиц проходят планктонную стадию. Поэтому сам момент вселения их, т. е. откладку яиц в водоем, следует отнести к середине мая.

Комары, откладывавшие яйца, выстали, очевидно, из каких-то постоянных водоемов. Можно предполагать, что главным источником их была область постоянного затопления водохранилища. Однако похоже на то, что сначала вселение тендипедид шло со стороны берега, с суши, так как личинки появлялись главным образом на наиболее мелководных станциях (12, 6, 13). Через неделю тендипедиды распространились уже по всем станциям, число форм их возросло до 8—9. В это время господствующей формой являлись *Psectrocladius* gr. *psilopterus*, и только на станции 12, у уреза воды, преобладали мотыли формы *thummi*. Развитие тендипедид шло в это время чрезвычайно быстро. Общая биомасса их к 11 июня возросла втрое (от 0.35 до 1.08 г/м²). 4 июня на всех станциях встречались куколки *Psectrocladius*: очевидно, уже в начале июня происходит его массовое окукливание. Среди мотылей не только 4 июня, но уже 26—29 мая встречались личинки длиной 14—17 мм, а 11 июня были встречены даже первые куколки. К этому времени мотыли распространились и на других станциях и среди них появились отдельные личинки *plumosus*. Местами численность мотылей достигала 4.850 экз./м² (станция 12).

К 20 июня повышение биомассы тендипедид приостановилось, а общая биомасса бентоса, достигнув в начале июня средней в 5.84 г/м² (на отдельных станциях от 0.46 до 14.65 г), начала снижаться. Это — результат исчезновения в пробах дождевых червей, окончательно умерших примерно через 1½ месяца после затопления, и ручейников, у которых, очевидно, заканчивается вылет: со второй половины мая они встречались только в виде куколок.

Общая биомасса достигла минимума — в среднем всего 0.81 г/м² — в конце июня (25—26 VI). В это время наблюдалось резкое уменьшение количества мотылей, сохранившихся только на двух станциях, и других тендипедид. Вероятно, перед этим происходит вылет мотылей, так как (хотя куколок не было найдено) почти исчезают сравнительно крупные личинки длиной 15—17 мм, встречавшиеся ранее. По мнению А. И. Шилова, эти личинки должны были принадлежать видам *Tendipes dorsalis* и *T. obtusidens*, вселявшимся, следовательно, первыми из мотылей. В небольшом количестве были и личинки формы *plumosus*, тоже мелкие и потому принадлежавшие, видимо, виду *T. cingulatus*.

Из других тендипедид в это время характерно исчезновение и бентосе ранее господствовавшего *Psectrocladius*, а затем и *Cricotopus*. Причина этого, однако, едва ли кроется в вылете, а скорее в изменении местообитания личинок, которые, как формы фитофильные, в массе переходят на растительность, к этому времени уже сильно разрастающуюся.

В начале июля (3—4 и 10 VII) биомасса бентоса опять сильно возросла, но при этом его состав изменялся. Среди тендипедид главную роль приобрели вместо фитофилов дождевые личинки санитарзаврий, особенно *Tanytarsus* gr. *lauterborni* (численность которого местами достигала 15/000 экз./м²), количество мотылей опять сильно возросло, но среди них появились более крупные личинки *thummi* и *plumosus* (длиной до 20—26 мм), очевидно, принадлежавшие другим видам мотылей (*Tendipes pilicornis* и, может быть, *T. tentans*). Вместе с тем в бентосе появились брюхоногие моллюски-

катушки *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis* и другие, прудовики *Radix ovata*, затворки *Valvata pulchella*. Большинство их представлено мелкими экземплярами, но часто в большом количестве. Так как в сборах 19—20 и 25—26 июня они встречались в бентосе единично, надо полагать, что в последних числах июня произошло массовое отрождение (выход из кладок) моллюсков на растеньях.

Уже с середины июля на первое место среди тендипедид вышли мотыли, и их биомасса составляла с этих пор в среднем не менее 70—80% биомассы всех тендипедид. При этом количество формы *plumosus* возросло и его стало примерно столько же, как и *thummi*.

В первой половине августа средняя биомасса бентоса возросла еще больше и с тех пор уже почти никогда не бывала ниже 10 г/м² (временами достигала 15—24 г/м²). Характер бентоса также мало изменился, вплоть до самого конца наблюдений. Видовой состав его сильно обеднел. Основную массу составляли всегда личинки тендипедид, и среди них постоянно подавляющую часть (более 90%) биомассы давали мотыли. При этом с конца августа было замечено сохраняющееся до конца явное численное преобладание формы *plumosus*. Из других тендипедид встречались главным образом единичные личинки фитофильных форм, а на более глубоководной и слабо заросшей станции 4, отчасти и на станции 5, — *Glyptotendipes*, *Styrrochironomus*, *Endochironomus*. Следующей по биомассе группой были моллюски, и именно те же самые виды, которые появились еще в июле, главным образом катушки, затем прудовики и затворки, но к бентосу собственно относятся только последние. В августе роль моллюсков была велика, и их биомасса в среднем почти такая же, как тендипедид, но позже она сильно уменьшилась.

Остальные группы фауны по биомассе имели второстепенное значение. В микробентосе главную роль играли придонные и фитофильные рачки, в основном остракоды и кладоцеры. Биомасса рачков временами достигала на отдельных станциях 3—3.5 г/м², но средняя — невелика и по отдельным срокам колебалась от 0 до 1.25 г/м². Наибольшее количество рачков наблюдалось в августе. Среди кладоцер в первую половину лета преобладали самоцефалы, но уже с августа они отступили на задний план и начали господствовать хидориды, из которых наиболее многочисленными были виды *Pleuroxus* (*P. trigonellus*, *P. striatus*). *Eurycerus*, *Peracantha*. Другие группы микробентоса — нематоды, мелкие олигохеты — немногочисленны (коловраток и простейших мы, как указывалось, не учитывали).

Олигохеты (тубифициды и люмбрикулиды) и в макробентосе встречались в небольшом количестве и то главным образом на более глубоководной станции 4.

Таким образом, собственно бентос осушной зоны, более или менее сложившийся уже в июле, состоял в основном из мотылей, незначительную примесь к которым составляли моллюски-затворки и хидориды. Такой бентос, конечно, по составу очень неполноценен, но количественно он был сравнительно очень богат и именно за счет массового развития мотылей.¹ Однако распределение мотылей отличалось крайней неравно-

¹ Между прочим, в конце октября были впервые собраны пробы бентоса на участке дуга перед парком Борка, залитом водой в связи с осенним повышением уровня. Здесь была обнаружена фауна, в состав которой входили, кроме небольшого количества олигохет, единичные личинки *Procladius*, поденок *Cloëon*, ручейников *Phryganea* и *Valvata pulchella*. Это — или более подвижные формы, или такие, которые могут всплывать и переноситься по поверхности воды. Эти сборы подтверждают, во-первых, еще

мерностью. Из шести станций осушной зоны на одной, а именно на станции 12, у уреза воды, где мотыли появились раньше всего — в мае, с начала августа они почти совершенно исчезли; уже в июле их было здесь очень мало. На станциях 4 и 6 мотыли также были немногочисленны.

Остальные три станции (5, 13, 62), напротив, в течение всего времени были очень богаты мотылями. В очень большом количестве, превосходящем 1000 экз./м^2 и $5\text{--}10 \text{ г/м}^2$, мотыль начал появляться на этих станциях в первых числах августа. Особенно много его было на станции 5.

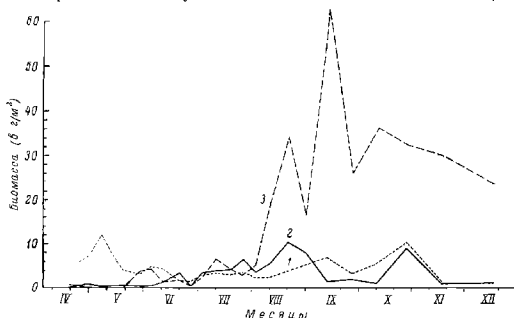


Рис. 4. Динамика общей биомассы бентоса на станциях 4, 5, 6 осушной зоны в районе Борка в 1953 г.

1 — станция 6; 2 — станция 4; 3 — станция 5.

где начиная с 10 августа биомасса мотыля всегда составляла десятки граммов, неоднократно превосходила 30 г и однажды достигла $60, 65 \text{ г/м}^2$ (12 IX) при численности $3000\text{--}4500 \text{ экз./м}^2$. Эти колебания отражают не столько действительную динамику населения, как несовершенство методики количественного учета.

Из того, что мы знаем о времени лета второй генерации мотылей (Шилова, 1958), следует, что во всяком случае с конца августа в подвергавшихся исследованию районах новых поколений мотылей не поступало. Казалось бы, что личинки летне-осенней генерации, осевшие на дно, должны были интенсивно расти в течение августа и сентября, пока сохранялись еще высокие температуры, и к наступлению холодов мелких личинок уже не должно было оставаться. Однако на всех станциях, на которых встречались мотыли, вплоть до ноября и декабря включительно, попадались мелкие личинки длиной $7\text{--}10$ и частично даже $5\text{--}6 \text{ мм}$, и как раз на наиболее богатой мотылями станции 5 они составляли даже большую часть популяции. По какой-то причине развитие личинок идет неравномерно, и у значительной части мотылей рост на довольно ранних стадиях задерживается.

раз способность к такому распространению у ручейников *Phryganea*, а во-вторых, то, что для грунтовых теняпейд, в частности мотылей, распространение с потоками натекующей воды не играет существенной роли.

Вместе с мелкими личинками постоянно, начиная уже с первых чисел июля, в пробах попадались крупные мотыли длиной более 20 мм. Это наблюдалось и в течение всего августа, из чего можно заключить, что первая генерация, вселившаяся в начале лета, вылетела не лся; часть личинок (и *plumosus*, и *thummi*) осталась в водоеме. Наиболее крупные мо-

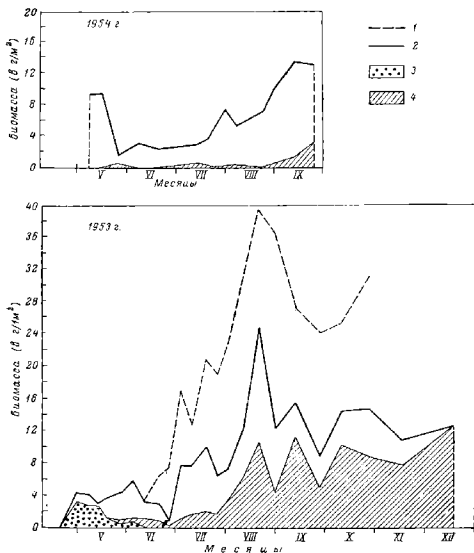


Рис. 5. Динамика биомассы донной и фитофильной фауны в районе Борка в 1953 и 1954 гг.

1 — общая биомасса фауны (донной и взрослой); 2 — биомасса бентоса; 3 — почвенная фауна; 4 — мотыли (*Tendipes*).

ты встречались на станции 5, где однажды (12 IX) были найдены личинки *Plumosus* длиной до 33 мм (на других станциях они не превосходили 25 мм).

Просматривая весь ход изменения биомассы бентоса по отдельным станциям и средней биомассы по всей осушной зоне (табл. 1, 2; рис. 4, 5), мы видим, что кривая общей биомассы делится сильным понижением на два периода. Первый охватывает время от начала затопления до второй половины июня. В это время биомасса сначала образовалась в основном

Таблица 1

Биомасса бентоса (в г/м²) на станциях прибрежной зоны в районе Борка в 1953 г.

Дата сбора	Станция 3, Хохотня	Станция 4, к западу от Хохотни	Станция 5, к западу от магистральной канавы	Станция 6, у края ивовых зарослей	Станция 13, в березняке	Станция 62, в осокнике	Станция 12, у урала воды
21 апреля	9.60	0.16	0.51	—	—	—	—
25 апреля	—	0.48	0.85	6.05	—	—	—
30 апреля	—	0.95	0	7.20	—	—	8.90
7 мая	—	0.29	0	12.10	0.05	—	8.17
13 мая	8.48	—	0	7.70	0.76	—	2.87
19—20 мая	—	0.60	0.08	4.06	3.49	—	10.29
26—29 мая	1.06	0.33	3.91	3.10	9.41	—	4.24
4 июня	—	0.46	4.40	4.77	14.65	—	5.18
11 июня	1.30	1.40	1.51	4.20	5.17	—	3.66
19—20 июня	—	3.57	1.80	1.77	6.45	2.07	1.92
25—26 июня	—	0.42	0.49	1.48	0.61	1.35	0.49
3—4 июля	0.70	3.33	2.62	2.96	24.71	0.19	11.79
10 июля	15.30	4.09	6.51	3.57	22.98	3.20	5.04
18 июля	—	4.16	4.88	3.08	5.03	8.49	35.08
24—25 июля	3.32	6.58	3.03	3.51	19.93	2.68	2.84
1—3 августа	—	3.50	5.15	2.42	8.55	17.16	6.03
10—11 августа	16.88	5.65	19.30	2.86	10.50	5.66	26.84
20 августа	—	10.46	34.65	—	34.42	13.75	28.63
31 августа	—	8.10	16.65	—	14.53	10.14	10.95
12 сентября	4.83	1.44	63.63	6.92	11.22	2.57	5.35
26 сентября	—	1.99	26.25	3.19	9.03	7.59	3.04
10 октября	5.93	1.01	36.85	5.64	12.47	13.42	11.66
27 октября	—	9.24	32.96	10.43	13.26	10.15	11.40
17 ноября	—	0.37	30.60	1.27	15.82	5.21	—
17 декабря	2.60	1.07	28.97	—	—	—	—

Таблица 2

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) на осушной зоне в районе Борка в 1953 г.

Дата сбора	Общая биомасса	Биомасса тен-дипедия	Биомасса моллюсков
21 апреля	0.33	0	0
25 апреля	2.32	0.01	0
30 апреля	4.28	0.01	0
7 мая	4.12	0.01	0
13 мая	2.83	0.01	0
19—20 мая	3.70	0.04	0.002
26—29 мая	4.20	1.01	0.35
4 июня	5.84	2.14	0.39
11 июня	3.19	2.06	1.08
19—20 июня	2.93	2.01	0.84
25—26 июня	0.81	0.42	0.16
3—4 июля	7.65	2.52	0.97
10 июля	7.56	2.24	1.61
18 июля	10.08	2.40	1.91
24—25 июля	6.43	2.14	1.70
1—3 августа	7.15	3.73	3.41
10—11 августа	11.72	6.15	5.84
20 августа	24.38	11.32	10.40
31 августа	12.07	5.10	4.10

Таблица 2 (продолжение)

Дата сбора	Общая биомасса	Биомасса тен- дипедид	Биомасса мотылей
12 сентября	15.19	11.40	11.33
27 сентября	8.51	5.22	4.88
10 октября	14.34	10.32	10.11
27 октября	14.57	9.11	8.65
17 ноября	10.77	8.75	7.74
17 декабря	12.52	12.52	12.46

за счет почвенной фауны, а с конца мая — за счет вселившейся из воздуха (тендипедиды). Однако в сумме они дали средние не более $4-5.8 \text{ г/м}^2$, и в конце июля последовательно происходящие отмирание почвенной фауны, вылет ручейников и части тендипедид и переход остальных на растения вызывают сильное уменьшение бентоса. С начала июля наступает второй период, начинающийся с появлением брюхоногих моллюсков и возрастанием количества мотылей, которые в дальнейшем становятся господствующими в бентосе. За счет этих двух групп биомасса достигла значительно большей величины и в средних числах по отдельным срокам колеблется между 6.43 и 24.38 г/м^2 .

Средняя биомасса бентоса по отдельным станциям дана в табл. 3.

Таблица 3

Средняя биомасса бентоса по отдельным станциям (в г/м^2)

Станции	Биомасса		
	за период апрель—июль	за период июль—декабрь	за все время наблюдений
№ 3, Хохотка	5.11	4.28	4.57
№ 4, к западу от Хохотки	0.87	4.43	2.94
№ 5, к западу от магистральной канавы	1.19	21.92	12.80
№ 6, у ивовых зарослей	5.24	4.10	4.65
№ 13, в березняке	5.07	15.57	11.57
№ 62, в осочнике	—	8.09	8.09
№ 12, у уреза воды	5.08	13.22	9.73

Если же вычислить среднюю биомассу бентоса по всей осушной зоне, т. е. по всем прибрежным станциям, за исключением Хохотки, то за весь период наблюдений она составит 7.90 г/м^2 . Эта цифра значительно, почти вчетверо, выше той, которая характеризует бентос открытых частей Рыбинского водохранилища: для этих частей средняя биомасса составляет в 1953 г. менее 2 г/м^2 , а за все годы наблюдений — с 1952 по 1955 г. — 2.20 г/м^2 .

Даже наиболее богатый из донных биоценозов водохранилища мотылево-унионидный биоценоз устьевых серых илов был количественно беднее бентоса осушной зоны, так как его биомасса составляет (без крупных моллюсков) в среднем 7.28 г/м^2 (Поддубная, 1958). Но бентос осушной

зоны оказывается богаче и бентоса нижних, не осушающих горизонтов зоны временного затопления. Это видно при сопоставлении приведенных данных с материалами, собранными на станции 3, лежащей на никогда не осушающей Хохотке.

Бентос Хохотки очень сильно отличался от бентоса осушной зоны и по своему составу, и по динамике. Первое время, до июня, дно Хохотки было сравнительно богато фауной, которая состояла из настоящего бентоса и не содержала никаких почвенных элементов. В июне тоже наблюдался минимум биомассы, вызванный, очевидно, вылстом, а в дальнейшем она восстанавливалась, но фауна имела другой состав, причем более разнообразный, чем на осушной зоне. Из моллюсков преобладали сферииды, реже битиния, а легочных совсем не было; почти всегда были тубифициды и ниявки, часто ослики (*Asellus*), а из тендипедид наряду с мотылом обычно имеются *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus*. Однако средняя биомасса бентоса за все время наблюдения составила всего 4.57 г/м², при этом мотыль был представлен исключительно теми формами личинок, которые имеются у вида *Tendipes plumosus*, а именно *plumosus-reductus*, в меньшем количестве *semireductus*, *plumosus*. Личинки формы *thummi* совершенно отсутствовали. Почти не было их и на наиболее близкой к Хохотке станции 4. Эта станция вообще имела несомненное сходство по фауне с несущаемой зоной — Хохоткой, но отличалась значительно более низкой биомассой в первый период (до июля). В среднем за все время нахождения под водой она оказалась самой бедной по биомассе. Высыхание грунта в 1952 г. здесь погубило гидрофауну, сохранившуюся в Хохотке, где она только промерзала. Почвенная фауна слабо заселилась, но, видимо, в связи с недостаточно хорошими условиями питания не смогла развиваться в таком количестве, как на других станциях осушной зоны.

Зарослевая, или фитофильная фауна, как указывалось выше, в 1953 г. была подвергнута тщательному количественному изучению, но только с 19—20 июня, когда сильно разрослась земноводная растительность.

Уже первые сборы зарослечерпателя 19—20 июня выявили среди зарослей довольно богатую фауну, состоящую главным образом из фитофильных личинок тендипедид, кладоцер и моллюсков.¹ Последние в июньских сборах были еще не так многочисленны, поэтому общая биомасса не превосходила нигде 20.5 г/м².

Личинки тендипедид сразу появлялись в больших массах: численность крикотов достигала 30 000, танитарзаций до 70 000, экз., а биомасса тендипедид — более 5 г в 1 м³ воды с зарослями. Уже в июне на мелководных станциях фитофильная фауна богаче, чем на глубоководных, но главным образом за счет развития легочных брюхоногих — катушек, из которых сразу же на первый план по численности выдвигались *Anisus vortex* и *Planorbis planorbis*, скоро появившиеся и в бентосе. Эти два вида остались преобладающими среди катушек вплоть до конца наблюдений.

¹ При обработке проб зарослечерпателя настоящие планктонные формы, постоянно встречающиеся в них (босминки, дафнии, полиферы, перифития, пипилоиды родов (*Cyclops*, *Mesocyclops*), не учитывались. Они лучше улавливались планктонными орудиями лова. Из низших ракообразных в пробах зарослечерпателя учитывались только явно фитофильные и придонные формы (в частности все хидориды). Коловратки в пробах не учитывались, вовсе в связи с применением недостаточно густого газа.

В июле фитофильная фауна стала еще богаче. На некоторых станциях ее биомасса достигла 44.84—49.10 г/м³, а средняя по всей зоне к концу месяца — 23.80 г/м³ (табл. 4; рис. 6).

Таблица 4

Биомасса фитофильной фауны (в г/м³) на осушительной зоне в районе Борка в 1953 г.

Дата сбора растений	Станция 5, у Магистраль- ной канавы	Станция 6, у песчаных за- рослей	Станция 13, в бережине	Станция 62, в осочинке	Станция 12, у уреза воды
	сметчик	частуха, манник	манник, осочка	осочка	частуха, осочка
19—20 июня	9.12	6.44	0.98	1.84	14.25
25—26 июня	2.92	12.14	16.40	20.50	13.61
8—4 июля	1.26	8.68	22.11	11.19	44.84
10 июля	11.50	4.72	—	10.54	Сборы не проводились
18 июля	2.91	27.71	18.65	37.35	То же
24 июля	9.95	14.18	49.10	22.09	» »
1 августа	4.50	70.13 ¹	21.02	26.00	» »
10 августа	2.32	9.57	—	3.18	» »
20 августа	5.18	49.29	55.24	7.31	» »
31 августа	13.00	36.31	49.74	119.03	20.93
12 сентября	8.89	14.47	45.33	11.81	34.65
27 сентября	5.85	81.95	63.10	21.46	—
10 октября	0.76	26.61	19.02	35.90	23.27
27 октября	—	15.57	52.31	21.23	40.41
Среднее за все вре- мя наблюдений	5.98	23.41	31.93	24.96	27.41

Вместе с тем ее состав несколько изменился. Среди тендипедид *Pseudeucoila* большей частью отошел на второй план. На мелководных станциях первые места заняли *Cricotopus* и мелкая, но часто развивающаяся в массе личинка *Coryponeura*, а среди омежников на станции 5 появились массы личинок *Endochironomus gr. tendens*. Эти относительно крупные личинки и в дальнейшем локализовались на данной станции, создавая здесь обычно повышенную биомассу тендипедид. Но на мелководных станциях общая численность и биомасса тендипедид в течение июля не только повысилась, но начала понижаться. Повышение же общей биомассы фауны шло за счет массового размножения кладоцер и моллюсков. Складывался особый биоценоз катушек-хидорид. Среди кладоцер сначала преобладали симоцефалы, но во второй половине июля произошло массовое развитие крупной хидориды *Eurycerus lamellatus*. Главную же долю биомассы в среднем давали моллюски и по-прежнему в основном катушки *Anisus vortex* и *Planorbis planorbis*, численность которых иногда превосходила 3000 экз./м³. Из других видов катушек встречались *Gyraulius albus*, *Anisus spirorbis*, *Bathypompilus contortus*, *Armiger crista*. Прудовики были представлены главным образом формами *Radix* (*R. ovata*, *R. pereger*), реже *Galba palustris*. Мелкая, характерная для пересыхающих луз *Galba truncatula* не была найдена. Из других моллюсков встречались только *Physa fontinalis*.

¹ Эта величина является средней из двух, полученных при исследованиях зарослей разного типа на станции 6 (в маннике — 101.08 г, в частухе — 39.20 г.)

Максимального развития фитофильная фауна достигла в августе. Средняя биомасса ее для всей зоны составляла в это время в разные сроки от 29.24 до 47.80 г/м³. На некоторых мелководных станциях (6 и 62) биомасса в отдельных случаях достигла 101.06—119.03 г/м³. При этом основную долю биомассы давали моллюски — те же виды катушек, численность которых иногда достигала 7200 экз./м³.

Но количество личинок тендипедид продолжало уменьшаться. В некоторых случаях, особенно на станциях, наиболее близких к берегам, тендипедиды даже совсем исчезали. Среди кладоцер наблюдалось усиление и численности, и числа видов: появилось много новых хидорид,

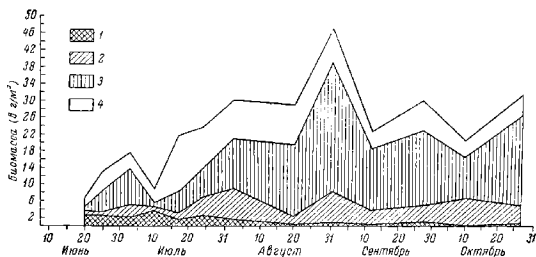


Рис. 6. Динамика средней биомассы фитофильной фауны в прибрежной зоне в районе Борка в 1953 г.

1 — тендипедиды; 2 — кладоцеры; 3 — катушки; 4 — остальные формы.

а число видов на одной станции часто достигало 12—15. Из хидорид наиболее многочисленными были *Eurycerus*, *Acroperus harpae*, *Pegacantha truncata*, *Hydorus sphaericus*, *Pleuroxus trigonellus*, а также виды *Alonella*. Последние развивались в массе, особенно во второй половине августа, в результате чего численность кладоцер местами достигла 202—245 тыс., а биомасса — 12.5—13.4 г/м³. Средняя биомасса кладоцер в зарослях в августе составляла около 4.5 г, в то время как в планктоне она была втрое меньше — ниже 1.5 г/м³. Это объясняется, конечно, тем, что фитофильные кладоцеры не столько плавают, сколько ползают по растениям. Часть их оказывается надле и попадает в пробы дночерпателя, но, конечно, в значительно меньшем количестве: в период их максимального развития, в августе—сентябре, их было на дне в среднем 0.5—0.6 г/м³.

В сентябре и октябре фитофильная фауна оставалась тоже очень богатой. Средняя биомасса ее несколько снизилась, но была все же высокой — от 21.11 до 32.36 г/м³. На отдельных станциях биомасса достигала 52.3—63.1 г/м³. В составе фауны происходят лишь незначительные изменения. По-прежнему основную долю биомассы составляли катушки и прудовики, особенно *Anisus vortex*. Количество кладоцер даже увеличилось: их биомасса в среднем составляла от 3.74 до 6.86 г/м³, достигая местами 14.45—15.51 г/м³, а численность при массовом развитии хидорид *Acroperus*, *Pegacantha* и, особенно, *Alonella* достигала 270—414 тыс. в 1 м³ (т. е. почти 0.5 млн в 1 м³). Количество тендипедид, напротив, уменьши-

лось еще больше. На наиболее мелководных станциях 12 и 62 в большинстве случаев они совсем отсутствовали.

Сборы фитофильной фауны в последний раз были произведены в конце октября (27—28 X). К этому времени при уже давно установившихся низких температурах (3—5°), обычно большая часть водной флоры отмирает. Однако фитофильная фауна оставалась очень богатой. Возможно, что в 1953 г. это было связано с сильным развитием в прибрежье элодеи, сохранившейся в значительной степени в совершенно целом виде и в таком состоянии позже умершей в лод.

Интересно, что массовое развитие элодеи вообще мало отразилось на характере фитофильной фауны, численность которой изменилась незначительно, а состав остался примерно таким же.

Вообще характер зарослей, судя по нашим сборам, в условиях 1953 г. играл незначительную роль для фауны. Действительно, на станциях 6, 13, 62 и 12 состав фитофильной фауны и ее количество, как видно из табл. 4, были близкими. Средняя за все время наблюдений биомасса фитофильной фауны колебалась в узких пределах от 23.41 до 31.93 г/м². Однако эти станции отличались по составу растительности: на одной — в течение всего периода наблюдений преобладали частуха и манник, на второй — манник и осока, на третьей — осоки. Только в сентябре различия между ними стали сглаживаться благодаря разрастанию элодеи. Тем не менее фауна на этих станциях была настолько сходной, что невозможно указать их особенности. Правда, наблюдалось очень неравномерное распределение фауны вообще. В один и тот же день, как видно из табл. 4, на отдельных станциях наблюдались крайне различные биомассы, но и не меньшие колебания характерны для одной станции в разные сроки даже одного месяца. Это обусловлено, конечно, неравномерностью в распределении и густоте растительности.¹ Впрочем, сходство фауны на упомянутых четырех станциях может быть и не удивительно, если учесть то, что растительность на всех этих станциях относится к одному типу — земноводной и даже, по-видимому, к одной формации частухи, описываемой А. П. Белавской (1958).

Сильно отличалась фитофильная фауна только на станции 5 с глубиной 1—1.2 м и преобладанием омежника, образовавшего особую иную формацию и значительно менее густые заросли, чем частуха—манник—осока на других станциях. Здесь фауна, как указывалось выше, была значительно беднее и ее биомасса составляла в среднем за все время 5.93 г/м², т. е. в 4—5 раз меньше, чем на других станциях. Низкая биомасса здесь связана главным образом со слабым развитием моллюсков. Однако значительно меньше было и клadoцер, причем среди них было мало симоцефалов (преобладали *Sida*, *Eurycecrus*). Тондипедид, напротив, обычно было много, и их биомасса была выше, чем на других станциях в связи с многочисленностью более крупных *Endochironomus*.

В развитии фитофильной фауны остается непонятной динамика личинок тондипедид. Почему их количество от июня к августу уменьшается, несмотря на прогрессирующее развитие зарослей, которому вполне соответствует возрастание количества моллюсков и клadoцер. Хотя, как видно из рис. 7 и табл. 5, количество клadoцер испытывало резкие колебания.

¹ Кроме того, следует иметь в виду неравномерность распределения фауны по вертикали — «ярусность». Это обстоятельство может иметь большое значение при работе с зарослевыскапывателем Буга, который вырезывает столб воды с растениями высотой, равной всего 25 см, хотя мы старались соблюдать в этом отношении однородность метода лова и брали пробу всегда в средних слоях воды (на половине глубины станции).

видимо связанные с их полициклическостью, оно достигло большой величины (от 6 до 9 г/м³) впервые в начале августа, а затем — в конце августа и в октябре. При этом наблюдалась характерная для мелких водоемов

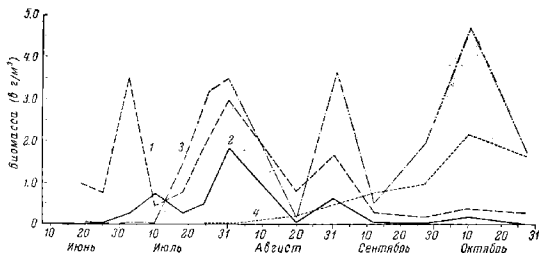


Рис. 7. Динамика средней биомассы отдельных форм клadoпер в зарослях по мелководным станциям (6, 12, 13, 62) в 1953 г. (по данным зарослечерпателя).

1 — *Simoccephalus*; 2 — *Sida*; 3 — *Eurycercus*; 4 — *Acroporus*.

особенность: постепенная замена сидид и дафний хидоридами (*Eurycercus*, *Acroporus*).

Количество тендипедид (табл. 5; рис. 8) тоже колебалось, но эти колебания к концу лета затухали, приближаясь к нулю. Также наблюдалась

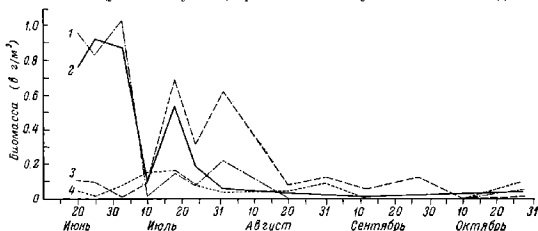


Рис. 8. Динамика средней биомассы отдельных форм тендипедид в зарослях по мелководным станциям (6, 12, 13, 62) в 1953 г. (по данным зарослечерпателя).

1 — *Tanytarsus*; 2 — *Psectrocladius*; 3 — *Cricotopus*; 4 — *Corynoneura*.

смена видов: сначала преобладали *Psectrocladius* и *Tanytarsus*, позже *Cricotopus*, но к середине августа суммарная биомасса их уже опустилась ниже 1 г/м³. При этом отмечающиеся со второй половины августа случаи полного отсутствия тендипедид наблюдались на наиболее близких к берегу станциях, а на расположенной у самого уреза воды станции 12 тендипедиды практически исчезли. Может быть, фитофильные тенди-

Таблица 5

Средняя биомасса фитофильной фауны в районе Борка в 1953 г.

Дата сборов	Общая биомасса (в г/м ²)	Биомасса тендипедид (в г/м ²)	Биомасса клadoцер (в г/м ²)	Биомасса общая (в г на 0,5 м ²)	Суммарная биомасса бентоса и фитофильной фауны под 1 м
21 апреля	—	—	—	—	0,33
25 апреля	—	—	—	—	2,32
30 апреля	—	—	—	—	4,28
7 мая	—	—	—	—	4,12
13 мая	—	—	—	—	2,83
19—20 мая	—	—	—	—	3,70
26—29 мая	—	—	—	—	4,20
4 июня	—	—	—	—	5,84
11 июня	—	—	—	—	3,19
19—20 июня	6,53	2,58	1,04	3,27	6,20
25—26 июня	12,93	2,39	1,03	6,46	7,27
8—4 июля	17,62	2,05	3,15	8,81	16,46
10 июля	5,92	3,63	0,99	4,46	12,04
18 июля	21,66	1,73	1,46	10,83	20,86
24 июля	23,82	2,57	4,46	11,91	18,34
1—3 августа	30,41	1,72	7,49	15,20	22,35
10 августа (сборы на части станций) —					
20 августа	29,24	0,31	1,96	14,62	39,00
31 августа	47,80	0,76	7,59	23,90	85,97
12 сентября	23,03	0,21	3,74	11,52	26,71
27 сентября	30,59	0,92	4,11	15,30	28,81
10 октября	21,11	0,05	6,86	10,56	24,90
27 октября	32,36	0,42	4,63	16,18	50,75

педида развиваются главным образом на распадающейся, гниющей наземной растительности или на подводной флоре, нуждаясь в более мягких растительных тканях или в бактериях, которые развиваются на них. В первой половине лета наряду с земноводной вырастает и наземная флора, которая впоследствии, не вынося длительного затопления, начинает отмирать. Остатки же после ее отмирания земноводные растения имеют более плотные ткани.

Итак, мы видим, что в фитофильной фауне прибрежной зоны Рыбинского водохранилища главную роль играют: легочные брюхоногие *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis*, в меньшей степени — *Radix ovata*, личинки тендипедид *Cricotopus gr. silvestris*, *Psectrocladius gr. psilopterus*, в меньшей степени — *Coryboneura ger. celeripes*, *Endochironomus gr. tendens*, клadoцеры *Simoccephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, в меньшей степени — *Sida crystallina*, *Acyroperus harpae*, *Chydorus sphaericus* и другие хидориды. Довольно значительную роль играют и остракоды.

Набор широко распространенных видов с высокой численностью и биомассой невелик — всего 12—15 форм. Следует отметить, что это преимущественно мелкие формы. Из других насекомых, кроме тендипедид, встречались главным образом мелкие виды водных жуков (водолюбов и плавунцов), мелкие личинки поденок, особенно *Cloëon*, и ручейников (чаще всего *Agraylea*), клопы *Corixidae*, личинки стрекоз *Zygoptera*. Все эти насекомые вместе с часто встречавшимися олигохетами-лаидидами

(особенно *Stylaria*), водяными клещами и пауками в сумме никогда не давали среднюю биомассу более $5-5.5 \text{ г/м}^2$, а в большинстве случаев — не более $2-3 \text{ г/м}^2$, и то только со второй половины июля и особенно в августе, когда в фауне появляются отсутствовавшие ранее личинки стрекоз, поденок и бабочек, как бы замещающие исчезающих тенетипедид. В состав руководящей группы форм не входят всем хорошо известные крупные обитатели зарослей — прудовики *Limnaea stagnalis*, *Galba palustris*, катушки *Corsetus corneus*, крупные личинки стрекоз, плавунов и водолюбов, водяные клопы *Neura*, *Notonecta*, *Nauscoris* и др. Несомненно, что эту крупную фауну зарослей зарослечерпатель плохо улавливает и вообще не может правильно учесть. Однако и в действительности ее было мало. Найти крупных жуков (*Dytiscus*, *Hydrotus*) и их личинок, моллюсков или личинок стрекоз *Anisoptera* для коллекции в прибрежной зоне водохранилища было вообще очень трудно, и многих из них легче было найти в пруду парка. Очевидно, фауна прибрежной зоны водохранилища была неполноценной и, несмотря на многомесячное затопление, оставалась далеко не «насыщенной» по видовому составу, хотя и богатой по количеству особей и биомассе. То же наблюдалось, как мы видели выше, и в бентосе. Вместе с тем, она резко отличалась от фауны временных весенних водоемов, не имея характерного для них набора «афемерных» видов — жаброногих, личинок кулицид, некоторых легочных брюхоногих (*Galba truncatula*, *Bithynia leachi* и др.).

Осушая зона водохранилища, поросшая специфической земноводной флорой, была населена и своеобразными донными и зарослевыми биоцепозами.

Если теперь объединить данные проб, взятых дночерпателями и зарослечерпателями в одну цифру, характеризующую количество фауны, связанной с субстратами (в противоположность не связанной с ними, планктонной), мы получим очень высокие цифры, в десятки раз превосходящие показатели биомассы для открытого водохранилища или промерзающей зоны, а именно $25-60 \text{ г/м}^2$. Эти цифры, однако, не могут считаться отражающими действительные запасы фауны, так как основная масса фитофильной фауны развивается в зоне с глубинами менее 1 м. На глубине 1.2 м фитофильная фауна уже в 4—5 раз беднее, а на глубине более 1.5 м — практически отсутствует. Поэтому не будет большой ошибкой считать, что для определения количества фитофильной фауны, развивающейся на 1 м^2 дна, или, что то же самое, по 1 м^2 подтоп поверхности, следует взять половину ее количества в 1 м^3 воды и для расчета общего количества связанной с субстратом фауны сложить эту цифру с величиной биомассы бентоса.

Мы получили ряд цифр, показанных в табл. 5 и на рис. 5. Как видно, за время с 19 июня по 27 октября, т. е. за время наблюдений над фитофильной фауной, эти цифры колеблются между 6.20 и 39.00 г, а средняя составляет 21.89 г над 1 м^2 дна. Эта цифра почти в 10 раз выше, чем биомасса бентоса в открытом водохранилище.

Можно было бы возразить, что эти данные, полученные в 1953 г., относятся к году с исключительно долгим стоянием высокого уровня воды. Учитывая, что при обычном ходе колебаний уровня его понижение начинается только в конце августа, можно вычислить среднюю только для периода апрель—август. Эта средняя, однако, оказалась равной 19.83 г/м^2 , т. е. очень близкой к вышеприведенной (всего на 9% ниже). И донная и фитофильная фауна в основном формируются уже в начале июля, а в августе достигают своего максимального количественного развития.

Прибрежная зона других районов водохранилища в 1953 г.

Материалы по донной и фитофильной фауне, собранные по прибрежью всего Рыбинского водохранилища (рис. 3) в летнем и осеннем рейсах, дали картину, очень близкую к полученной для района Борка.

Л е т о м, во второй половине июня (18 VI—1 VII), было исследовано открытое прибрежье с песчаными пляжами, мертвые леса и участки защищенного прибрежья.

Песчаные пляжи и пески под мертвыми лесами чрезвычайно бедны фауной, которая состоит из отдельных личинок тендипедид и других форм с общей биомассой в среднем около 0.4 г/м^2 . Это подтверждает характеристику бентоса песков, данную в нашей предыдущей работе (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б) и в работе Т. Л. Поддубной (1958).

Мертвые леса в июне 1953 г. были населены фауной обрастаний с преобладанием личинок *Glyptotendipes* и *Endochironomus* и большим количеством фитофильных тендипедид *Cricotopus*, *Psectrocladius*. Часто встречались также пиявки, личинки поленок *Ordella*, ручейников *Cytnus*, а в некоторых местах большие скопления мшанок. По составу эта фауна, как видно, очень близка к «биоценозу глиптотендипес», описанному нами для обрастаний мертвых лесов по сборам августа 1952 г., но количественно она значительно беднее. Средняя биомасса в 1953 г. составляла всего 42.2 г на 1 м^2 площади деревьев со мшанками и 5.59 г/м^2 без мшанок и крупных катушек. Соответствующие цифры для августа 1952 г. были 122.9 г/м^2 и 26.6 г/м^2 , т. е. в 3—5 раз выше. Это вполне естественно, так как заселение фауной мертвых лесов на верхних горизонтах, не затоплявшихся в предшествовавшем году, могло начаться только в мае и к моменту обследования должно было быть еще очень неполным. Можно даже удивляться, как скоро сформировался основной состав этого биоценоза.

Защищенное прибрежье с плотными грунтами, заросшими большей частью частухой, манником, гречихой и другими земноводными растениями, как и у Борка, на глубинах от 0.4 до 1.5 — 2 м было заселено смешанной донной и фитофильной фауной с остатками фауны пляжных местообитаний (в частности, личинками разных двукрылых). Чаще всего встречались личинки *Cricotopus*, *Psectrocladius*, мотыли форм *thummi* и *plumosus*, олигохеты-любрикулиды, катушки. Состав фауны, несомненно, близок к тому, что мы видели в районе Борка. Очень близки и количественные показатели. Биомасса колеблется между 0.05 и 5.86 г/м^2 , составляя в среднем 2.08 г/м^2 . Для района Борка мы имели близкие цифры: 19 — 20 июня — 2.93 г , 25 — 26 июня — 0.81 г , т. е. в среднем 1.7 г/м^2 . Вторая половина июня по всему прибрежью водохранилища — время количественного минимума бентоса, в котором только начинают формироваться донные биоценозы.

О с е н ю, в конце сентября и начале октября (с 20 IX по 3 X), было исследовано главным образом защищенное прибрежье. На более или менее затопленных к этому времени группах с растительными остатками, во многих местах поросших земноводной и водной растительностью, на глубинах от 0.4 — 0.5 до 1.3 м , обитала количественно богатая фауна с биомассой, колебавшейся от 4.12 до 50.10 г/м^2 и составлявшей в среднем 17.02 г/м^2 . Подавляющую часть этой фауны, а именно 13.20 г/м^2 , т. е. 77% , составляли мотыли, главным образом *plumosus*, в значительно меньшем количестве — *thummi*. Остальная фауна состояла из личинок *Glyptotendipes*,

которых местами было очень много, *Endochironomus*, катушек *Planorbis planorbis* и других форм.

Легко видеть, что эта фауна совершенно такого же типа, как и в районе Борка. По количественным показателям они тоже близки. В районе Борка в период этого осеннего рейса наблюдалось: 27 сентября — 8.51 г/м², 10 октября — 14.34 г/м², в среднем — 11.43 г/м², из которых мотыли давали 7.768 г/м², т. е. почти 70% биомассы. Очевидно, к осени по всему защищенному побережью водохранилища в его верхних горизонтах сложился относительно богатый биоценоз с резким преобладанием мотыля.

Еще большее сходство с районом Борка показывает фауна взрослых. По пробам зарослечерпателя, собранным в разных частях водохранилища среди преимущественно земноводной растительности (манник, гречиха, осоки, рогоз и др.) на глубине от 0.3 до 0.9 м, в фитотфильной фауне преобладают по биомассе катушки, особенно *Anisus vortex*, клadoцеры — главным образом *Ascoragus*, затем *Eugercus*, *Simoscephalus* и др. Значительно меньше прудовиков, личинок тендипедид и других насекомых (клопов, жуков, стрекоз, поденок, ручейников). Биомасса фауны колеблется между 4.97 и 87.70 г/м³ и в среднем составляет 25.70 г/м³, из которых половина (12.77 г/м³) — катушки, а остальное дают главным образом клadoцеры (4.35 г/м³) и фитотфильные насекомые (4.59 г/м³). Тендипедид (в основном *гипотендипес*) много только на двух станциях, расположенных у мертвых лесов. На других станциях они единичны или отсутствуют. Как видно, эта фауна чрезвычайно сходна с фитотфильной фауной района Борка по составу, а биомасса их одинакова, так как для этих сроков в районе Борка было в среднем 25.85 г/м³ (27 сентября — 30.59 г/м³, а 10 октября — 21.11 г/м³). И здесь мы видим распространение по всему побережью в верхних горизонтах одного и того же фитотфильного биоценоза катушек-хидорид.

Таким образом, фауна прибрежной зоны в районе Борка может считаться достаточно типичной для водохранилища в целом. Как видно из сопоставления сборов за начало лета и осень, и сами биоценозы, и ход их развития и формирования, показанные нами выше для района Борка, могут считаться свойственными осушной зоне всего Рыбинского водохранилища.

Так обстоит дело для 1953 г. с исключительно долго стоявшим высоким уровнем. Однако нет оснований думать, чтобы в другие годы район Борка чем-нибудь выделялся по сравнению с другими районами.

Но, как это видно по данным 1954 г., в малопродуктивные годы состав фауны в осушной зоне иной и развитие ее идет другими путями.

Прибрежная зона района Борка в 1954 г.

Выше было показано, что в 1954 г. обширные площади осушной зоны не были затоплены водой и в течение весны и лета высохли.

Какова же была судьба богатой фитотфильной и донной фауны, оставшейся с осени 1953 г. на обнажившихся грунтах?

Вся эта фауна должна была вывести многомесячное пребывание в промерзшем грунте, т. е. во льду. То, что сохранилось в живом виде ко времени полного оттаивания грунта, представляет собой собственно «пагон», выделенный Зерновым, комплекс организмов, сохраняющихся в жизнеспособном состоянии во льду.

Мы исследовали этот «пагон», собирая уже оттаявший, но еще влажный, а затем подсыхающий, а также совсем сухой грунт с определенной площади. Оказалось, что он был количественно очень богат.

В начале мая (4 и 8 V) в районе бывших (в 1953 г.) станций 5 и 4 во влажных грунтах под слоем отмершей элодеи и водяного мха и почти без растительных остатков были обнаружены большие запасы фауны с биомассой от 27.91 до 106.40 г/м². Основную массу этой фауны составляли мотыли, принадлежавшие исключительно к личиночной форме *plumosus*. Из тендипедид в небольшом количестве были также *Endochironomus gr. tendens* и, главным образом около Хохотки, *Glyptotendipes gr. gripekoveni*. Кроме тендипедид, попадались ручейники, преимущественно *Phryganea*, и местами скопления катушек. Вся эта фауна при помещении в воду скоро оживала.

Интересно, что хотя среди мотылей и преобладали крупные личинки длиной 15—25 мм, но встречались и более мелкие, длиной 10—15 мм, а в небольшом количестве и совсем мелкие — 5—10 мм.

Очевидно, в оставшейся в грунтах популяции мотылей отход за зиму был незначителен и имел место главным образом среди самых мелких личинок, хотя все-таки часть их, а тем более личинок средних размеров, осталась, что неизбежно должно было привести к неодновременности вылета. Средняя биомасса мотылей была очень высокой — 54.02 г/м². Исключительно большое скопление мотылей было найдено у так называемой Прогонной канавы, между бывшими станциями 5 и 4: там было 10 679 личинок на 1 м² грунта, давших биомассу 105.26 г/м². Таких скоплений в 1953 г. мы не находили.

Исследование грунтов незатопленной зоны, уже начавших высыхать, было повторено в начале июня (2 VI), но в других местах — в районе бывших станций 13 и 62. Здесь также мотыли были представлены всеми размерами от 5 до 25 мм, но в меньшем количестве — 228—714 экземпляров с биомассой 1.62—9.64 г/м². Возможно, что к этому времени они уже частично погибли с высыханием грунтов, хотя мы сравниваем здесь разные районы.

Несомненную гибель мотылей можно констатировать к началу июля. Ни в одной из пяти проб грунта, собранных 6 июля в различных местах осушаемого побережья, в том числе и в местах, где были собраны пробы 4—8 мая, не было найдено ни одного экземпляра живых или мертвых мотылей. Из живой фауны кое-где были найдены единичные катушки *Anisus vortex* и обитатели влажных мест — личинки тендипедид *Smittia* и *Brillia*. К этому времени обнаженные грунты высохли и покрылись наземными травами. Очевидно, гидрофауна, сохранившаяся в грунтах, пока они были влажными, в частности мотыли, прекрасно пережившие промерзание, оказались совершенно неспособными пережить высыхание грунтов. Эти данные еще лучше, чем данные 1953 г., говорят о том, что высыхание грунта оказывает несравненно более губительное влияние, чем его промерзание.¹

В мелководных разливах у берегов Хохотки и в других аналогичных водоемах, образовавшихся от талых вод в каналах (магистральной и прогонной), с самого начала был количественно богатый бентос с преобладанием мотылей *Tendipes*, формы *plumosus*. На двух станциях были найдены также чрезвычайно крупные личинки ручейников *Phryganea*, кроме того, было немного шияков — *Asellus*, *Endochironomus*. Так же как и в «пагоне», мотыли были представлены личинками разных размеров

¹ Способность многих личинок тендипедид, в частности и мотылей, очень хорошо переносить промерзание грунта, в котором они зимуют, была доказана еще ранее А. И. Ивановой-Шалошиковой в работе, выполненной в районе Борка в 1950—1951 гг., но до сих пор не опубликованной (1952).

от 5 до 25—30 мм. Биомасса бентоса в начале мая (4—8 V) была от 21.15 до 64.98 г/м². В середине мая (15 V) биомасса была по-прежнему высокой — от 36.63 до 60.75 г/м². Состав фауны оставался тем же. Не было только ручейников.

В конце мая (31 V) в обеих канавах также преобладали мотыли. В Прогонной канаве опять наблюдалось массовое скопление — 4736 экземпляров крупных (15—27 м) личинок, давших чрезвычайно высокую биомассу — 94.72 г/м². Очевидно, несмотря на давно уже установившуюся здесь высокую температуру (выше 20°), мотыли местами до этого срока не вылетали. Однако на разливах Хохотки они уже совершенно отсутствовали. Там были обнаружены лишь *Glyptotendipes*.

В июне сборы пошли только на этих разливах. 10 июня здесь было уже довольно богатое население из тендипедид, дававшее 12.14 г/м³, из которых 8.91 г давали мотыли *rhinosus*, мелкие и средние личинки длиной 5—15 мм. Через 10 дней биомасса была выше — 16.23 г, также при преобладании мотылей, в общем более крупных — размерами 6—22 мм. Еще через 10 дней (30 VI) перед высыханием этих водоемов в них оставались исключительно крупные мотыли длиной 20—25 мм, дававшие биомассу 17.14 г/м². По-видимому, мы имеем дело уже с новым их поколением, вселившимся в водоемы в конце мая—начале июня, но менее многочисленным, чем прошлогоднее.

Однако эти временные водоемы — лужи занимали совершенно ничтожную часть прибрежной зоны и к июлю совершенно исчезли.

На затопленных нижних горизонтах прибрежной зоны картина была иной. На станциях района Хохотки (станции 1, 2, 3) уже при первых сборах в мае наблюдалась фауна с преобладанием личинок *Glyptotendipes* при наличии *Cryptochironomus*, *Procladius*, моллюсков *Lithynia tentaculata*, сферид, пиявок, мотыли же играли второстепенную роль. Общая биомасса бентоса в начале и середине мая была от 3.90 до 19.50 г/м³, в среднем 10.39—10.50 г.

Как видно, начальные моменты жизни бентоса в прибрежной зоне в 1954 г. совершенно иные, чем в 1953 г. На осушной зоне в 1953 г. была скудная и только почвенная фауна. В 1954 г. там, где образовывались водоемы, в них оказывалась богатая водная фауна. Но эти водоемы быстро исчезли, и прибрежная зона образовалась в основном на необсыхающих нижних горизонтах, где, как и в 1953 г., сразу после затопления водная фауна ожила из мерзлых грунтов.

Бентос прибрежья в 1954 г. начинал свою жизнь со стадии развитой, сравнительно богатой фауны, что в 1953 г. наблюдалось только в нижних горизонтах, в то время как в верхних первоначально гидрофауна отсутствовала.

Однако дальнейшее развитие фауны не соответствует ее первоначальному богатству (табл. 6). Конец мая и начало июня характеризуются сильным понижением биомассы: средние составляли 1.04—1.64 г/м². Это, очевидно, результат первого массового вылета тендипедид, особенно *Glyptotendipes*, который преобладал. Затем биомасса бентоса вновь повысилась. По сборам 9—10 и 19 июня биомасса на отдельных станциях сильно колебалась, но в среднем составляла 2.38—5.19 г/м².

В последующие месяцы биомасса повышалась еще более и в сентябре достигла в среднем 10—13 г/м², т. е. превзошла тот уровень, на котором находилась в мае. Фауна стала значительно разнообразнее, хотя основной состав ее изменялся несущественно. В течение июня и отчасти июля тендипедиды давали преобладающую часть биомассы, но в дальнейшем,

Таблица 6

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) в прибрежной зоне в 1954 г. по отдельным срокам (без временных водоемов)

Дата сбора	Общая биомасса	Биомасса мотылей	Примечания
8 мая	9.35	0	} Только по району Хохотки
15 мая	9.45	0	
26 мая	1.64	0.60	
5 июня	1.04	0	
9—10 июня	5.19	0	} По данным трех стан- ций.
19 июня	2.38	0	
30 июня	7.68	1.97	
13 июля	2.98	0.65	} По данным только двух станций — 7 и 8.
20 июля	3.69	0.15	
30 июля	7.29	0.13	
6—7 августа	5.18	0.25	
23 августа	7.01	0	
1 сентября	9.91	0.48	
13 сентября	13.27	1.33	
24 сентября	13.08	3.12	

в большинстве случаев, — менее трети ее. По-прежнему основную массу тендипедид составляли *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus* gr. *defectus*, мотыли же на станциях Хохотки было очень мало. Мотыли постоянно встречались только на двух станциях вне Хохотки (станции 7 и 8). В сентябре они на этих станциях даже преобладали. Кроме указанных, из тендипедид постоянно встречались *Procladius*, *Polypedium* gr. *scalaenum*, *P. gr. pubesculosum*, *Limnochironomus* gr. *tritonus*. Фитофильных форм было мало. Лишь местами попадались *Cricotopus*, *Psectrocladius*, *Ablabesmyia*. Из моллюсков по-прежнему преобладали битиния и затворка (исключительно *Valvata piscinalis*). Фитофильные легочные брюхоногие не играли почти никакой роли. Катушки (*Planorbidae*) встречались изредка (в небольшом количестве), обычно в виде молоди. Постоянно встречались сфериды, особенно мелкие горошинки (*Pisidium*), сильно размножившиеся в августе. А в последних числах июля на многих станциях появилась дрейссена (*Dreissena polymorpha*). Появление дрейссены представляет большой интерес, так как этот моллюск до сих пор в Рыбинском водохранилище редок. Дрейссена появляется в виде очень мелких особей длиной около 1 мм, обнаруженных в микробентосе в последних числах июля (30 VII) сразу на нескольких станциях. Очевидно, перед этим происходило массовое оседание ее личинок из планктона. В дальнейшем она местами давала биомассу до 2—3 г/м², но к концу наблюдений в большом количестве не развилась. Вероятно, с обмелеванием и промерзанием прибрежья она погибла.¹ Но интересно, что в 1953 г. в прибрежной зоне даже молодь дрейссены почти не встречалась.

Постоянно в течение всего времени наблюдений встречались ослики *Asellus*, иногда дававшие биомассу до 4.30 м/г², олигохеты *Lumbricu-*

¹ Гибель дрейссены в течение зимы подтверждается нахождением множества мертвых соголетков этого вида ранней весной 1956 г. на прибрежной зоне перед ее затоплением.

lidae (*Lumbriculus variegatus*) и мелкие тубифициды, пиявки *Helobdella stagnalis*. Из насекомых, кроме тендипсид, наиболее распространены были мелкие личинки поленок, в основном *Ordella*, реже *Cloëon*, и несколько видов ручейников. Типично фитофильные личинки стрекоз, клопы и жуки встречались редко.

Макрофауна состояла главным образом из остракод и особенно кладодер. Кладодеры были представлены почти исключительно хидоридами, количество которых непрерывно возрастало, достигнув максимума в сентябре, когда средняя биомасса их составляла от 0.97 до 1.73 г/м². Видовой состав хидорид сильно отличался от их состава в 1953 г. Наиболее многочисленными были *Monospilus dispar*, численность которого доходила до 217.500 экз./м², затем *Chydorus gibbus*, *Alona quadrangularis*, *Rhynchotalona rostrata*, *Rhynchotalona falcata*, *Pleuroxus trigonellus*, *P. incinatus* — формы более или менее типично донные и в 1953 г. почти отсутствовавшие.

Легко видеть, что бентос побережья в 1954 г., в отличие от 1953 г., имел значительно более полноценный характер: в нем были представлены почти все группы. По составу он резко отличался от бентоса 1953 г. и был ближе к донной фауне водохранилища за пределами побережья, напоминая по соотношению групп бентос незаиленных почв, но как бы увеличенный в пяти-десятикратном размере и по числу видов, и по биомассе.

Действительно, грунты, на которых производились сборы в побережье, представляли собой, в сущности, почвы, только более или менее разрушенные и частично заиленные. Но, очевидно, более благоприятные условия побережья, скорее всего условия питания, создавали возможность развития фауны в большем количестве.

Обращает внимание совершенно иной, чем в 1953 г., состав фауны мотылей. В 1954 г. мотыли на всех станциях были представлены исключительно теми формами личинок, которые имеются у вида *Tendipes plumosus*, а именно f. *plumosus* и f. *semireductus*. Иначе говоря, наблюдалось то же, что в 1953 г. в Хохотке. Куколки мотыли были найдены 26 мая, что подтверждает предположение о его вылете в конце мая. В дальнейшем, как указывалось, мотыли были вообще очень мало. Значительные скопления мотылей были только на станции 7 и особенно на станции 8, в устье рч. Ладки, где преобладали личинки формы *semireductus*, но не превосходившие по длине 18—19 мм. В конце сентября, как и в 1953 г., было много мелких личинок длиной 6—9 мм.

Полное отсутствие личинок формы *thummi* в 1954 г. и в Хохотке в 1953 г. говорит о том, что они связаны с условиями, характеризовавшими зарастающую макрофлорой осушенную зону в многоводный год. Но мы не можем пока сказать, в чем тут дело: в особенностях взрослых комаров, откладывающих яйца в заросших участках, или в экологии личинок, которые нуждаются в условиях, складывающихся в зарослях (высокая концентрация фильтрационной пищи).

Однако несмотря на более богатый видовой состав, бентос побережья в 1954 г. количественно был не богаче, а беднее, чем в 1953 г. Прежде всего в 1954 г. отсутствовала фитофильная фауна. В связи с тем, что не было растений, эта фауна просто не развивалась. Отдельные элементы ее были рассеяны по дну, но даже там, где были небольшие заросли, как на станциях 7 и 8, на состав бентоса они почти не влияли. Но особенно бентос в 1954 г. оказался беднее, что легко видеть из табл. 6 и 7.

Максимальная биомасса на отдельных станциях не превосходила 24.03 г/м² (в 1953 г. они доходили до 63.63 г/м²).

Таблица 7

Биомасса бентоса в прибрежной зоне в районе Борка в 1954 г. (в г/м²)

Дата сбора	Станция 3, посередине Хохотки	Станция 4, у северного конца Хохотского острова	Станция 2, у Красного Ручья	Станция 4а, у быстрины разлива	Станция 7, запад и север от Красного Ручья	Станция 8, устье р. Ладис
8 мая	3.41	15.19	—	—	—	—
15 мая	5.85	4.95	17.55	—	—	—
26 мая	2.11	0.59	2.22	—	—	—
5 июня	—	0.46	1.05	—	—	1.61
9—10 июня	10.22	7.32	0.12	—	5.81	3.40
19 июня	—	0.82	2.59	—	2.62	4.01
3 июля	—	—	—	—	12.68	3.69
13 июля	3.04	1.38	1.30	—	6.16	—
20 июля	3.83	3.64	3.61	1.39	7.57	2.05
30 июля	9.43	13.38	2.31	—	3.53	7.78
6—7 августа	5.55	2.98	1.93	2.30	12.31	5.65
23 августа	9.58	4.14	3.09	4.39	2.44	13.42
1 сентября	6.25	17.27	9.61	5.67	6.73	13.95
13 сентября	5.60	5.88	9.44	20.23	12.89	21.58
24 сентября	8.32	—	8.96	—	—	24.03
Средняя за все время наблюдений	6.04	6.27	5.26	6.80	7.18	9.20

На отдельных станциях Хохотки биомасса бентоса в среднем была приблизительно одинакова.¹ На станциях вне Хохотки биомасса была выше, особенно на станции 8, где было значительно больше тендипедид, в частности мотылей.

Ход изменений биомассы 1954 г. (рис. 5) сходен с тем, который наблюдался в 1953 г., в том отношении, что на конец мая—июнь приходится период ее минимума. Но до этого в 1954 г. в первый период биомасса бентоса была гораздо выше, а во второй, напротив, ниже, чем в 1953 г. Если же вычислить среднюю по всей зоне за весь период наблюдений, 1954 г., то она окажется равной 6.80 г/м²,² т. е. почти на 15 % ниже, чем в осушной зоне в 1953 г., когда она составляла 7.90 г/м² (а с фитофильной фауной — 21.89 г/м²).

Общие заключения о донной фауне прибрежной зоны

Таким образом, бентос нижних, только промерзающих, но никогда не осыхающих горизонтов прибрежной зоны количественно беднее, чем бентос ее верхних, не только промерзающих, но и высыхающих горизонтов, хотя и богаче, чем бентос открытых частей водохранилища (количествен-

¹ На станции 4 — в Хохотке у разлива — средняя биомасса выше (6.80 г/м²), но эта цифра несравнима с другими, так как здесь сборов до 13 июля не было.

² При вычислении этой средней мы совсем не принимали во внимание данные за 3 июля, так как они относятся только в двум станциям — 7 и 8, отличающимся от других. Кроме того, в связи с тем, что серии сборов 5 и 9 июня по времени очень близки, причем первая неполноценна (было сделано всего 3 станции), мы принимаем, что была только одна серия сборов в начале июня, давшая биомассу среднюю между ними, а именно 3.12 г/м².

ное соотношение между ними видно из рис. 9).¹ Причина этого заключается, несомненно, в условиях питания. Высыхание грунтов осушной зоны не дает возможности заселять ее многим формам и группам — двустворчатым, оликам, пиявкам, большинству олигохет и др. Поэтому ее фауна неполноценна, качественно резко обеднена. Но те формы, которые в силу наличия у них эффективных средств распространения (тендипедиды) или стойких к высыханию стадий (многие брюхоногие моллюски, кладоцеры) могут ее заселить, находят здесь чрезвычайно обильный источник пищи в виде растительности и развивающейся на ее остатках бактериальной флоры.

Интересно, что в состав этой фауны осушной зоны входят мотыли формы *thummi* и *plumosus*, не развивающиеся в маловодные годы. Что

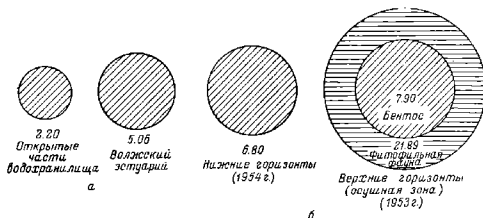


Рис. 9. Соотношение средней биомассы бентоса в разных зонах Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Площади кругов пропорциональны общей биомассе бентоса.

Цифры у кругов обозначают биомассу (в г/м²). а — область постоянного затопления; б — область временного затопления (защищенное побережье).

мешает им заселять прибрежные районы в маловодный год? Тот же вопрос возникает и по отношению к некоторым планктонным формам, как *Ceriodaphnia*, *Polyphemus* и др. Возможно, что все такие формы в силу некоторых физиолого-морфологических особенностей могут нормально развиваться только при высокой концентрации пищи, которую они находят среди зарослей прибрежных мелководий.

Решающее значение растительности хорошо видно по всем: и при данных за два года, и при сопоставлении различных групп станций в много- и маловодный годы по фитопланктонной и донной фауне, и при аналогичных сопоставлениях зоопланктона. Ясно видно, что имеет значение и густота растительного покрова, хотя влияние его состава пока не выяснено. К сожалению, данные о том знене, которое непосредственно используется в пищу, т. е. о растительном детрите и бактериях, для 1953 г. отсутствуют. Полученные в 1954 г. данные по количеству бактерий в толще воды мы можем сравнить только с данными следующего, 1955 г., который также был многоводным и, следовательно, должен был в какой-то мере воспроизводить условия 1953 г.

В 1955 г. количество бактерий, по данным М. И. Новожиловой, в верхних слоях воды было значительно выше, чем в 1954 г. При

¹ Биомасса бентоса волжского устьевая участка на этой диаграмме дана по материалам исследований по разрезу Борок—Коприно, в средней части эстуария, проводившихся Т. Л. Поддубной в течение двух зим — 1953/54 и 1954/55 гг.

этом, как следовало ожидать, Хохотка была беднее бактериями (среднее 3.4 млн), чем другие станции (средние 3.8—4.0 млн). Средняя по всей зоне с мая по сентябрь в 1955 г. более чем вдвое выше (3.8 млн) по сравнению с 1954 г. (1.7 млн).

Нужно, однако, заметить, что численность бактерий в поверхностных слоях может сильно отличаться от их численности в придонных; последняя более важна для суждения об условиях питания бентоса.

Но благоприятное, в смысле улучшения условий питания беспозвоночных, влияние прибрежной растительности, по-видимому, почти не распространяется за пределы зоны зарослей.

Как мы видели выше, в 1953 г. уже на станции 4, где растительности почти не было (на глубине 1.5—1.8 м), бентос был значительно беднее.

По-видимому, основная масса пищи, продуцируемой растительностью (детрит, бактерии), потребляется фауной прибрежной и особенно осупной зоны и почти не поступает в открытое водохранилище. Если это так, то становится понятным, почему в многоводные годы, несмотря на образование масс растительного детрита, в открытом водохранилище количество зоопланктона и бентоса оказывается не выше, чем в маловодные (Монаков, 1958; Поддубная, 1958).

Прибрежная зона в многоводные годы в защищенных районах, песоченно, обладает большими запасами донных и зарослевых кормовых объектов, обеспечивающих питание рыб, размножающихся на мелководьях. Особенную кормовую ценность представляет микрофауна зарослей, очень богатая уже в июне, но отсутствующая в маловодные годы.¹ Для оценки количества кормовых объектов в зарослях для молоди рыб можно оценить биомассу тендипедид и низших ракообразных. Мы получим ряд цифр биомассы (табл. 5), колеблющихся между 2.27 и 9.21 г/м³. Несомненно, что эти цифры (несколько грамм в 1 м³) свидетельствуют о больших запасах корма, хотя мы до сих пор не знаем, каковы минимальные, необходимые для нормального питания молоди разных видов рыб количества планктонных и донных беспозвоночных.

К сожалению, побережье Рыбинского водохранилища в отношении фитофильной и донной фауны трудно сравнить с другими водохранилищами, так как прибрежные зоны их обычно специально не изучались. Количественных данных по фитофильной фауне мало и по водоемам других типов. Представляет некоторый интерес сравнение с прудами опытного рыбхоза (нерестово-выростного хозяйства) низовьев Дона. Хотя это водоемы иного типа (отгороженные валами участки донской поймы площадью по 1—2 га, заливаемые искусственно на срок до 2—3 месяцев) и находятся в иных климатических условиях, они все же представляют собой тоже временно заливаемые площади, зарастающие земноводной растительностью. Следует заметить, что пруды исследовались нами по совершенно тождественной методике — тем же зарослечерпалом (Мордухай-Волтовской, 1952).

Фитофильная фауна в прудах опытного рыбхоза в 1950 и 1951 гг. сформировалась уже в мае. В мае и июне биомасса этой фауны составляла обычно десятки граммов (средние от 5.4 до 73.3 г) на 1 м³, по более половини ее составлял моллюск *Bithynia leachi*, отсутствующий в водохранилище. Если вычесть битинию, биомасса в средних цифрах будет состав-

¹ По исследованиям В. Ф. Фенюк (1956) в районе Дарвинского заповедника из фауны зарослей молодью леща и плотвы используются главным образом личинки *Cricotopus*, *Endochironomus*, также *Pseudeucoia*, *Glyptotendipes* и истаодеры *Ceriodaphnia*, *Sida*, *Euryceus*.

лять от 5.50 до 19.40 г/м³ в 1950 г. и от 1.30 до 12.33 г/м³ в 1951 г., что несколько меньше, чем в Рыбинском водохранилище в июне—июле (6.53—23.82 г/м³). Катушек в рыбхозе было меньше, причем преобладали другие виды (*Anisus strauchianus*). Больше было крупной фитофильной фауны, но количество наиболее важных, как объектов питания молоди рыб, тендипедид и кладочер было меньше: в среднем в 1950 г. было 0.54—2.12 г/м³ и 0.70—4.88 г/м³ — в 1951 г., в то время как в Рыбинском водохранилище в июне—июле было 3.19—7.13 г/м³. Это подтверждает относительное богатство последнего кормовой фауной в прибрежной зоне в многоводные годы.

Следует отметить удивительное сходство фауны тендипедид в этих двух, столь удаленных друг от друга по широте (47 и 58° с. ш.) районах. В допских рыбхозах преобладали те же формы личинок, по крайней мере те же роды *Psectrocladius*, *Cricotopus*, *Tanytarsus*, *Coruponea* и те же группы видов внутри родов. У фитофильных форм сходна даже и динамика — количество личинок к середине лета не нарастало, а уменьшалось.

Но, конечно, сроки появления и развития тендипедид и всей фауны на Дону иные и сдвинуты на значительно более раннее время. В связи с этим интересно наметить для Рыбинского водохранилища фенологическую схему, аналогичную той, которую мы наметили для водоемов бассейна Дона.

На Рыбинском водохранилище ранняя весна начинается не в марте, как на юге, а не ранее середины апреля, когда сходит сплошной снеговой покров. Начало разгара весны, соответствующее моменту «вторжения гетеротопов», в частности тендипедид, из воздуха, приходится не ранее, как на середину мая (а на Дону — на конец апреля). Не совсем ясно, когда следует наметить переход к «поздней весне», но лето в Рыбинском водохранилище наступает примерно в середине июня, когда формируются фитофильные биоценозы, а в бентосе окончательно исчезает почвенная фауна и происходят первые вылеты мотылей, вселившихся в мае (на Дону начало лета приходится на конец мая—начало июня).

Богатство фауны области временного затопления и особенно осушной зоны не соответствует тому представлению, которое сложилось в литературе об осушенных зонах водохранилищ, как крайне обедненных под влиянием периодического осухания и промерзания. Это представление приводило к тому, что при прогнозировании бентоса в водохранилищах осушенная зона рассматривалась как наиболее бедная. В одной из статей мы (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б) уже упоминали о том, что в действительности прибрежная осыхающая зона водохранилищ, за исключением песков прибрежной полосы, не беднее, а богаче фауной, чем область постоянного затопления. Причина этого, по крайней мере для защищенного зарастающего прибрежья, в сущности та же, что и причина богатства фауны в первый год затопления каждого водохранилища, и сводится к поступлению в воду масс растительных остатков и детрита — базы для развития бактериальной флоры. Это, безусловно, явление такого же порядка, как повышение продуктивности рыбоводных прудов после их «летования».

Некоторым исследователям уже удалось обнаружить относительное богатство осушенных зон. В Моложском плесе Рыбинского водохранилища в 7—9-й год его существования В. Ф. Фенюк (1952) обнаружила на впервые затятых площадях водохранилища гораздо более богатый бентос (в основном состоявший из тендипедид), чем на местах, находившихся

под водой уже несколько лет. По ее наблюдениям, бентос и в осушной зоне значительно богаче, чем в зоне, обнажающейся уже подо льдом.

В новой, еще не опубликованной работе, посвященной специально фауне зарослей, В. Ф. Фенюк (1956) приводит интересные данные для района Дарвинского заповедника. В многоводные годы (1953, 1955 гг.) фитофильная фауна, как и по нашим данным, состоит преимущественно из катушек, тендипедид и кладоцер, разнizaющих биомассу, порядка 20—35 г/м³; в маловодном же 1954 г. зарослей почти не было, но там, где они были обнаружены (рдесты), оказалось, что заросли поразительно богато населены тендипедами (особенно *Glyptotendipes*), биомасса которых в июле достигала 160—170 г в 1 м³ (что при глубине около 0.5 м соответствует 80—85 г на 1 м²), и кладоцерами, особенно *Sida*, вместе с планктонными формами, давшими до 15—20 г/м³. Незначительные участки зарослей в маловодные годы представляют собой своего рода оазисы, в которых концентрируется не только вся фитофильная фауна, но и (в результате обилия пищи) донная и планктонная. Однако в связи с ничтожной площадью этих участков в маловодные годы прибрежная зона в целом значительно беднее, чем в многоводные.

Выводы В. Ф. Фенюк в отношении фауны прибрежной зоны в общем вполне согласуются с нашими. Этого нельзя сказать о выводах И. Ф. Овчинникова (1949), проводившего исследования бентоса в области временного затопления в районе Борка и в других районах в 1947—1948 гг. По мнению И. Ф. Овчинникова, количество бентоса в разных участках этой области обуславливается главным образом характером грунта, именно количеством в нем органических веществ, определяющих их влагоемкость. Чем больше влагоемкость, тем лучше сохраняется бентос в период пребывания вне воды и тем выше в среднем его биомасса. В среднем же для всей зоны временного затопления бентос беднее и его биомасса вдвое ниже, чем в области постоянного затопления.¹

Как было показано выше, это не так. По-видимому, верно лишь то, что в грунтах более влагоемких, более заиленных, содержащих больше органических веществ, бентос сохраняется в течение зимы лучше. Но это не имеет большого значения для фауны временно затопляемой зоны, а особенно осушной. Заселение вновь заливаемой площади идет главным образом за счет вселения тендипедид из воздуха (и отчасти за счет приноса личинок с водой). Остающиеся же в грунтах жизнеспособные личинки тендипедид в основной массе окукливаются и вылетают в течение мая, и дальнейшее заселение грунтов зависит от возможности вселения и развития новых поколений. Это относится и к моллюскам и другим формам. Вообще количество фауны определяется главным образом не степенью сохранения ее с прошлого года, а возможностями роста и размножения в данном году. Последнее зависит от условий питания, определяемых прежде всего наличием и обилием растительности как основного источника пищи для беспозвоночных. Развитие же растительности связано с защищенностью участка от прибоа, а также с уронением; и кошением сче, эти факторы определяют обилие фауны прибрежья в данном месте и

¹ И. Ф. Овчинников приводит также данные, показывающие существование различия в количестве бентоса в зависимости от характера до затопления угодий (пални, дуга и т. д.). Может быть, эти различия имелись в годы его исследований, но в настоящее время как в прибрежной зоне, так и в открытых частях водохранилища характер исходных угодий потерял какое-либо значение для бентоса, если не считать наличия древесных остатков, создающих условия для развития форм, связанных с плотными субстратами.

в данном году. Фауна богаче всего именно там, где она почти совершенно не сохраняется, — на осушенной зоне после маловодного года. Но даже в годы низкого уровня, когда растительность развита очень слабо, фауна временно затопляемой области (если грунты не размыты прибоем до песков) богаче, чем в области постоянного затопления.

ЗООПЛАКТОН

Методика изучения зоопланктона прибрежной зоны имела задачей возможно более точный количественный учет его. Сборы планктона производились преимущественно процеживанием 100 л воды через качественную планктонную сетку из газа №№ 58—61. На глубинах свыше 1.5 м применялся малый планктоночерпатель емкостью 15 л (газ № 61), которым брались пробы с трех горизонтов (дно, поверхность и средний слой).

Мелкие формы (коловратки и простейшие) просчитывались на счетном стекле в объеме 0.2 см³, отобранном из пробы шпатель-пинеткой, а более крупные (кладоцеры и копеподы) — в камере Богорова в объеме 2 см³.

Биомасса зоопланктона вычислялась по таблицам средних весов, приведенным в работе Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954).

Состав зоопланктона прибрежной зоны

В сборах зоопланктона прибрежной зоны в районе Борка и на других участках Рыбинского водохранилища в 1953 и 1954 гг. было найдено не менее 125 видов беспозвоночных животных, относящихся к разным группам: Protozoa — не менее 6 видов, Rotatoria — не менее 44 видов, Cladocera — 55 видов, Copepoda — 25 видов. Ниже приводится список всех видов веслоногих и ветвистоусых ракообразных, встречаемых в сборах зоопланктона прибрежной зоны. В число их входит, конечно, не только типичные планктонные, но и многочисленные фитофильные и придонные формы; из них некоторые найдены только в сборах зарослечерпателя.

Cladocera

- | | |
|---|--|
| 1. <i>Syda crystallina</i> (O. F. Müller) | 21. <i>Lathonura rectirostris</i> (O. F. Müller) |
| 2. <i>Limnospira frontosa</i> Sars | 22. <i>Ophryoxus gracilis</i> Sars |
| 3. <i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liev) | 23. <i>Macrotrix rosea</i> (Jurine) |
| 4. <i>Daphnia longispina</i> (O. F. Müller) | 24. <i>Eurycerus lamellatus</i> (O. F. Müller) |
| 5. <i>D. hyalina</i> Leydig | 25. <i>Camptocercus rectirostris</i> Schödler |
| 6. <i>D. cucullata</i> Sars | 26. <i>Acroporus harpae</i> (Baird) |
| 7. <i>D. cristata</i> Sars | 27. <i>Alonopsis elongata</i> Sars |
| 8. <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O. F. Müller) | 28. <i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer) |
| 9. <i>C. pulchella</i> Sars | 29. <i>Peracantha truncata</i> (O. F. Müller) |
| 10. <i>C. reticulata</i> (Jurine) | 30. <i>Rhynchotalona rostrata</i> (Koch.) |
| 11. <i>C. megalops</i> Sars | 31. <i>R. falcata</i> (Sars) |
| 12. <i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Müller) | 32. <i>Pleuroxus striatus</i> Schödler |
| 13. <i>Simocephalus vetulus</i> (O. F. Müller) | 33. <i>P. trigonellus</i> (O. F. Müller) |
| 14. <i>S. serrulatus</i> (Koch) | 34. <i>P. aduncus</i> (Jurine) |
| 15. <i>S. expinosus</i> (Koch) | 35. <i>P. uncinatus</i> Baird |
| 16. <i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller) | 36. <i>P. laevis</i> Sars |
| 17. <i>Bosmina coregoni</i> Baird | 37. <i>Leydigia leydigii</i> (Schödler) |
| 18. <i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz | 38. <i>Alona</i> sp. |
| 19. <i>I. acutifrons</i> Sars | 39. <i>A. affinis</i> (Leydig) |
| 20. <i>I. sordidus</i> (Lievins) | 40. <i>A. rectangularis</i> Sars |
| | 41. <i>A. guttata</i> Sars |
| | 42. <i>A. costata</i> Sars |

- | | |
|--|--|
| 43. <i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller) | 50. <i>Monospilus dispar</i> Sars |
| 44. <i>A. karelica</i> Stenocois | 51. <i>Anchistropus emarginatus</i> Sars |
| 45. <i>Alonella excisa</i> (Fischer) | 52. <i>Polyphemus pediculus</i> (Linné) |
| 46. <i>A. exigua</i> (Lill.) | 53. <i>Bythotrephes longimanus</i> |
| 47. <i>Chydorus globosus</i> Baird. | 54. <i>B. cederstroemi</i> Schoedl |
| 48. <i>C. sphaericus</i> (O. F. Müller) | 55. <i>Leptodora kindtii</i> (Focke) |
| 49. <i>C. gibbus</i> Sars | |

Copepoda

- | | |
|---|--|
| 1. <i>Macrocylops albidus</i> (Jur.) | 14. <i>A. bicuspidatus</i> (Claus) |
| 2. <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch.) | 15. <i>A. vernalis</i> (Fisch.) |
| 3. <i>E. macrurus</i> (Sars) | 16. <i>Microcylops bicolor</i> Sars |
| 4. <i>E. macruroides</i> (Lill.) | 17. <i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus |
| 5. <i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch.) | 18. <i>M. oibonoides</i> Sars |
| 6. <i>Cyclops strenuus</i> Fisch. | 19. <i>M. dybowskii</i> (Lande) |
| 7. <i>C. kolensis</i> Lill. s | 20. <i>M. crassus</i> (Fisch.) |
| 8. <i>C. furcifer</i> Claus | 21. <i>Diaptomus gracilis</i> (Sars) |
| 9. <i>C. scutifer</i> Sars | 22. <i>D. graciloides</i> (Lill.) |
| 10. <i>C. vicinus</i> Uljan. | 23. <i>D. amblyodon</i> Marenz |
| 11. <i>Acanthocyclops viridis</i> (Jur.) | 24. <i>Heterocope appendiculata</i> Sars |
| 12. <i>A. gigas</i> (Claus) | 25. <i>Harpacticoida</i> gen. sp. |
| 13. <i>A. bisetosus</i> (Rehb.) | |

Из перечисленных здесь 80 видов в 1953 г. было найдено 69, а в 1954 г. — всего 55, что связано, очевидно, со значительно меньшим разнообразием биотопов.

Приведенный список почти полностью истощивает видовой состав ветвистоусых и веслоногих рачков в Рыбинском водохранилище (кроме гарпактиид, виды которых не определялись), так как в него входят все виды, обитающие и за пределами прибрежной зоны, в открытых частях водоема. Исключением составляет лишь *Holopedium gibberum*, встречающийся главным образом в северных плёсах водохранилища и до сих пор не найденный в Волжском плёсе. В список не включены локальные и сезонные формы, имеющиеся у босмин и дафний.

Большую часть списка составляют широко распространенные формы, встречающиеся в большинстве озер умеренной зоны Паларктики. Но вместе с тем явно чувствуется северный характер фауны. Совершенно отсутствуют характерные для юга все виды рода *Moina*, мало макротрицид и диантомид, по есть группа преимущественно или исключительно северных видов. К ней относятся *Limnosedalia*, *Daphnia cristata*, *Bosmina coregoni*, *Oppeyohus*, *Bythotrephes*, *Cyclops kolensis*, а также, конечно, упомянутый уже *Holopedium*.

Зоопланктон в районе Борка в 1953 г.

По составу зоопланктона и колебаниям биомассы станции в районе Борка распределяются на три группы: 1) станции мелководные (6, 13, 62), сильно заросшие растительностью, с глубинами 0.4—0.7 м; 2) станции «глубоководные» (3, 4, 5), с глубинами 1 м и более; 3) станция 12 у уреза воды с глубиной 0.2—0.3 м, отличающаяся частыми и резкими «лихорадочными» колебаниями биомассы и поэтому выделяемая особо.

Сборы зоопланктона были начаты во второй половине апреля сначала на глубоководных станциях, а к концу месяца, с окончанием затопления прибрежья, и на мелководных; только на станции 62 (в осочниках) сборы были начаты с июня. Во время первых сборов 18 апреля в канавах был еще лед, по берегам Хохотки скопления снега. Планктон в это время был

беден на всех станциях. Преобладали беспанцирные коловратки, метанаулии копепоид и холодолюбивые *Acanthocyclops bisetosus* и *Cyclops strenuus*. В течение всей второй половины апреля при температурах от 6.6 до 18° картина оставалась приблизительно такой же, но биомасса зоопланктона постепенно повышалась, хотя к концу месяца была еще очень низка (0.02 г/м³).

В мае на всех шести станциях (станция 62 не было) планктон развивался почти одинаково. В начале мая преобладали науплии, копепоиды

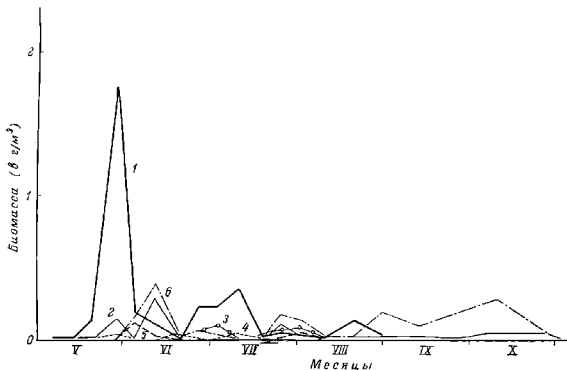


Рис. 10. Динамика биомассы отдельных форм зоопланктона на «глубоководных» станциях 3, 4, 5 в 1953 г.

1 — *Asplanchna*; 2 — *Bosmina coregoni*; 3 — *Ceriodaphnia*; 4 — *Polyphemus pediculus*; 5 — *Macrocyclops albidus*; 6 — *Chydoridae*.

и мелкие коловратки. В середине мая (19 V) уже на большинстве станций (5, 6, 12 и 13) вышла на первое место крупная коловратка *Asplanchna priodonta*, которая в конце месяца везде резко преобладала (табл. 8; рис. 10, 11) и дала высокую биомассу (у берега до 3.300 г/м³). На отдельных станциях численность коловраток была очень высока. Так, на станции 4 она доходила почти до 1 млн (843 750 экз./м³). Циклопы были представлены в основном *Acanthocyclops bisetosus*, *A. bicuspidatus*, *Mesocyclops oithonoides*, кладоцеры — *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*. В течение мая биомасса непрерывно нарастала (табл. 2), достигнув максимума в последних числах месяца (средняя 2.572 г/м³). При этом на мелководных станциях она была выше (4.062 г/м³), чем на глубоководных (2.177 г/м³).

В июне однородность зоопланктона нарушалась. В начале месяца наблюдалось резкое падение численности и биомассы коловраток; по-видимому, хищная *Asplanchna*, уничтожив их в большом количестве, сама почти вся исчезла. В середине июня (11—19 VI) был отмечен второй подъем биомассы, но уже за счет рачков, причем на глубоководных станциях (3,

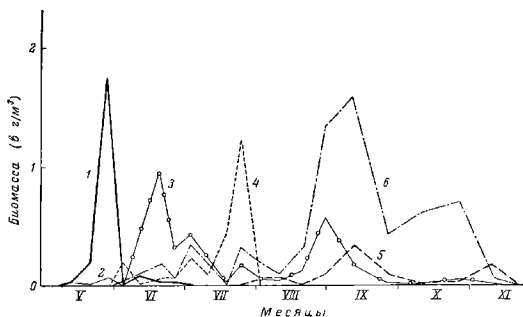


Рис. 11. Динамика биомассы отдельных форм зоопланктона на «мелководных» станциях 6, 13, 62 в 1953 г.

1 — *Asplanchna*; 2 — *Bosmina coregoni*; 3 — *Ceriodaphnia*; 4 — *Polyphemus pediculus*; 5 — *Macrocyclus albidus*; 6 — *Chydoridae*.

Средняя биомасса руководящих видов зоопланктона прибрежной

Вид	стан-ция	21 IV	28 IV	30 IV	5 V	13 V	20 V	28 V	4 VI	11 VI	20 VI
<i>Asplanchna</i> . .	3, 4, 5	—	—	0.015	—	0.014	0.140	1.775	0.193	0.100	0.0001
	6, 13, 62	—	—	—	—	0.025	0.205	1.775	0.007	0.085	0.016
	12	—	—	—	—	—	0.200	3.300	—	—	—
<i>Bosmina coregoni</i>	3, 4, 5	—	—	—	—	0.001	0.002	0.140	—	0.279	—
	6, 13, 62	—	—	—	—	0.030	0.011	0.064	—	—	—
	12	—	—	—	—	—	—	0.202	—	—	—
<i>Ceriodaphnia</i>	3, 4, 5	—	—	—	—	—	0.0001	0.007	0.005	0.009	0.004
	6, 13, 62	—	—	—	—	—	0.002	0.004	—	0.411	0.959
	12	—	—	—	0.0001	—	0.004	0.009	—	0.306	0.083
<i>Polyphemus pediculus</i> . . .	3, 4, 5	—	—	—	—	—	0.001	0.025	—	0.001	0.032
	6, 13, 62	—	—	—	0.001	0.003	0.001	0.011	0.213	0.017	0.188
	12	—	—	—	0.005	0.024	0.094	0.053	0.300	0.563	0.013
<i>Macrocyclus albidus</i> . . .	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—	—	0.102	0.017	—
	6, 13, 62	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chydoridae</i> . .	3, 4, 5	—	—	—	—	0.005	0.001	0.008	0.147	0.377	0.014
	6, 13, 62	—	—	—	0.001	0.006	0.001	0.007	0.035	0.096	0.204
	12	—	—	—	—	0.005	0.029	0.010	0.039	1.067	0.111
<i>Simocephalus</i>	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—	0.001	0.008	0.158	0.009
	6, 13, 62	—	—	—	—	—	—	—	0.002	0.818	0.121
	12	—	—	—	—	0.001	0.143	0.035	0.143	0.525	0.010

4 и 5) преобладали педагические виды — *Bosmina coregoni coregoni*, *B. c. gibbera*, *B. c. longispina*, *Daphnia longispina*, *Leptodora kindtii* (рис. 10), а на всех мелководных — личинки циклопов или прибрежные клодоцеры, главным образом виды *Ceriodaphnia* (на станции 13 численность ее составляла 415 000 экз./м³), *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus*, *S. eximiosus*, *Polyphemus* (табл. 8; рис. 11). На мелководных заросших станциях биомасса была наиболее высокая — до 3.534 г/м³ (на станции 13, рис. 6, 7, 8). В июне в прибрежье было отмечено наибольшее количество видов клодоцеров (34 вида) и коловраток (26 видов).

В июле наступила еще более явная дифференциация стадий. На глубоководных станциях (3, 4, 5) опять развиваются *Asplanchna* (табл. 8; рис. 10) и другие коловратки — *Polyarthra trigla*, *Filinia longiseta*, *Notholca longispina*. На станции 3 (в Хохотке) численность коловраток доходила до огромных величин — 2 185 512 экз./м³ (главным образом за счет *Polyarthra trigla*). Кроме того, здесь много науплиальных и копеподитных стадий; в небольшом количестве есть *Bosmina coregoni*.

Станции мелководные, с глубинами менее 1 м, были населены почти всегда рачками, главным образом клодоцерами, причем на станциях 6, 13 и 62 преобладали *Polyphemus* (максимальная численность его на станции 6 — 125 000 экз./м³), *Ceriodaphnia* (максимальная численность ее на станции 62 — 217 500 экз./м³), а на станции 12, у уреза воды, — *Simocephalus*, типичная фитофильная форма. Биомасса на мелководных станциях значительно выше, чем на глубоководных (табл. 9; рис. 12).

Таблица 8

зона в районе Борка по группам станций в 1953 г. (в г/м³)

26 VI	4 VII	10 VII	18 VII	24 VII	30 VII	10 VIII	20 VIII	31 VIII	12 IX	26 IX	10 X	28 X	17 XI	17 XII
0.325	0.275	0.354	—	0.042	0.018	0.0003	0.127	0.025	—	—	—	—	—	—
0.016	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	0.085	—	0.003	0.604	0.004	0.018	—	0.050	0.037	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.005	—	—	—
0.059	0.093	0.014	0.019	0.061	0.071	0.006	0.001	0.001	0.011	—	0.0003	0.009	—	—
0.327	0.427	0.251	0.019	0.186	0.055	0.051	0.134	0.578	0.159	0.020	0.002	0.056	0.022	—
0.120	0.105	—	0.066	0.035	—	0.089	0.039	0.333	1.224	0.005	0.035	0.105	0.014	—
0.002	—	0.031	0.007	0.012	0.005	0.008	—	—	—	—	—	—	—	—
0.088	0.246	0.100	0.458	1.256	0.012	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0.200	0.036	—	0.150	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	0.002	0.055	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.003	—	—	—	0.003	0.037	0.061	0.011	0.096	0.337	0.087	0.019	0.008	0.001	0.001
—	—	—	—	0.045	0.020	0.975	0.694	0.685	0.112	—	—	0.101	1.600	—
0.072	0.015	—	0.001	0.168	0.132	0.023	0.024	0.192	0.106	0.175	0.275	0.046	0.0004	—
0.070	0.348	0.186	0.024	0.332	0.213	0.108	0.327	1.346	1.609	0.449	0.626	0.714	0.085	—
0.062	0.145	0.785	0.027	0.175	0.013	0.390	0.428	1.040	2.316	0.939	0.384	0.708	1.740	—
—	—	—	—	0.005	0.017	—	—	—	0.007	—	—	—	—	—
0.133	0.652	—	0.060	0.135	0.070	0.036	0.062	0.175	0.175	0.020	0.026	0.010	—	—
0.068	1.000	1.200	0.213	0.670	0.370	0.338	2.518	1.225	2.123	0.450	—	0.120	0.120	—

Таблица 9

Средняя общая биомасса зоопланктона прибрежной зоны в районе Борка в 1953 г. (в г/м³)

	21 IV	25 IV	30 IV	5-7 V	13 V	20 V	26-28 V	4 VI	11 VI	19-20 VI	25-26 VI	3-4 VII	10 VII	18 VII	24 VII
Глубоководные станции 3, 4, 5	0,001	0,002	0,022	0,059	0,194	0,348	2,177	1,070	1,548	0,550	0,772	0,575	0,766	0,516	0,741
Мелководные станции 6, 13, 62	—	0,017	—	0,069	0,262	0,368	2,420	0,404	1,279	2,012	0,973	2,317	1,025	1,006	2,760
Станция 12, у уреза воды	—	—	0,007	0,045	0,184	0,673	4,062	0,898	2,802	0,489	1,041	3,487	3,632	0,840	2,481
Средняя по всей зоне	0,001	0,007	0,010	0,060	0,213	0,421	2,572	0,844	1,672	1,271	0,917	1,641	1,286	0,875	1,751
Средне-месячная биомасса	0,009			0,869				1,190				1,418			

Таблица 9 (продолжение)

	1-3 VIII	10 VIII	20 VIII	31 VIII	12 IX	28 IX	10 X	27 X	17 XI	17 XII	Средняя за все время				
Глубоководные станции 3, 4, 5	1.128	0.241	0.841	0.280	0.263	0.279	0.371	0.132	0.013	0.006	0.600 (станция 3)	0.419 (станция 4)	0.577 (станция 5)		
Мелководные станции 6, 13, 62	0.968	0.534	1.568	3.605	2.701	0.847	0.764	0.976	0.821	—	1.499 (станция 6)	1.114 (станция 13)	1.316 (станция 62)	2.288	
Станция 12, у Уреза воды	0.629	2.831	6.415	5.127	6.812	1.148	0.541	1.428	4.403	—					
Средняя по всей зоне	0.927	0.749	2.134	2.750	2.245	0.764	0.564	0.770	0.686	0.006					
Средне-месячная биомасса	1.504			1.562				0.569		0.963	0.006				

В начале августа биомасса на мелководных станциях упала. Во второй половине месяца она снова повысилась (почти везде). По биомассе и численности преобладали личинки копепоид — в основном науплии, появляющиеся в массе. Так, на станции 12 численность метанауплиев достигла 401 250 экз./м³. Это личинки главным образом непланктонных форм (*Macrocyclus albidus* и *Eucyclops serrulatus*). В большом количестве развивались также прибрежные зарослевые кладоцеры *Eurycercus*, *Chydorus*, *Ceriodaphnia*, *Simoscephalus*; *Polyphemus* исчезла, коловраток было чрезвычайно мало. Биомасса на мелководных станциях была значительно выше, чем на глубоководных, и в конце августа достигла максимума — в среднем 3.605 г/м³ (табл. 9; рис. 12). Самая мелководная станция 12 от-

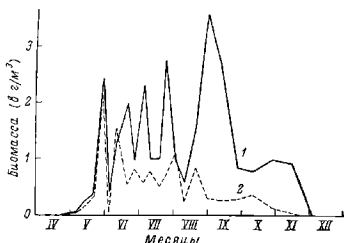


Рис. 12. Динамика биомассы зоопланктона по группам станций в 1953 г.

1 — станции 6, 13, 62 (мелководные); 2 — станции 3, 4, 5 (глубоководные).

личалась весьма высокими общими биомассами, хотя и сильно колеблющимися — от 0.629 до 6.415 г/м³. В большом количестве, как и в июне, встречалась *Simoscephalus*, много также *Macrocyclus*, *Eucyclops* и других непланктонных форм. На глубоководных станциях, в противоположность мелководным, биомасса во второй половине августа сильно понизилась. В планктоне в это время преобладали личинки копепоид, затем *Asplanchna* и другие коловратки. Встречались также взрослые копепоиды: *Diaptomus graciloides*, *Mesocyclops*, из кладоцер — *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, а также *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia* и *Eurycercus lamellatus*.

В сентябре при сильно понизившихся температурах (от 7 до 11°) для глубоководных станций (рис. 10, 12) характерно еще большее понижение биомассы, колеблющейся на отдельных станциях от 0.157 до 0.432 г/м³. В планктоне преобладали науплии, *Bosmina coregoni* и в меньшей степени хидориды (главным образом на станции 5).

На мелководных станциях в сентябре на первый план выступили хидориды (рис. 11), особенно *Eurycercus*, меньше *Chydorus*, *Alonella* (*A. exigua*, *A. exilis*), *Ascoraperus harpae* и крупный придонный циклоп *Macrocyclus albidus* (табл. 8). Биомассы оставались высокими: на отдельных станциях в первой половине сентября — 1.387—5.088 г/м³, во второй половине — 0.542—1.290 г/м³. У уреза воды (станция 12) биомасса

12 сентября достигла самой высокой величины за год — 8.812 г/м^3 за счет *Simoscephalus*, *Ceriodaphnia* и хидорид (рис. 13). Во второй половине сентября и здесь стал преобладать *Euryceus lamellatus*.

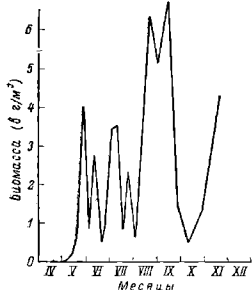


Рис. 13. Динамика биомассы зоопланктона на станции 12 в 1953 г.

искусственная концентрация в основном *Macroscyclops albidus* и хидорид, давших 4 ноября общую биомассу 4.403 г/м^3 .

В результате обзора сезонной динамики зоопланктона прибрежья в целом стало ясно, что все глубоководные станции в течение года характеризуются преобладанием в планктоне коловраток, науплиальных и копепоидных стадий, а также пелагических кладоцер, которые только в конце осени уступают место хидоридам. Биомасса зоопланктона на них ниже, чем на мелководных станциях: в среднем $0.4—0.6 \text{ г/м}^3$ (табл. 9). Последние в основном населены кладоцерами, главным образом прибрежными фитофильными и придонными формами. Биомасса на этих станциях в среднем в 2—4 раза выше, чем на глубоководных. По нашим наблюдениям, отличия в характере растительности на этих станциях не влияют на состав планктона (так же как и на состав фитофильной фауны). Изменение состава и количества зоопланктона происходит на глубине 1.0—1.2 м (на станции 5), где зоопланктон, имея еще ряд признаков мелководных станций, в целом значительно ближе к зоопланктону «глубоководных» станций.

Самая мелководная станция 12 резко отличается от всех остальных преобладанием в течение всего лета типично фитофильной формы *Simoscephalus*, а в конце лета также *Macroscyclops albidus*. Колебание биомассы

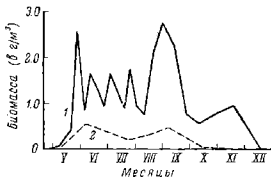


Рис. 14. Динамика общей биомассы зоопланктона в Рыбном водохранилище в 1953 г.

1 — зоопланктон защищенного прибрежья в районе Борка; 2 — зоопланктон открытого водохранилища.

очень резкое, но в среднем она наиболее высока, в 4—6 раз выше, чем на глубоководных станциях.

Таким образом, основными факторами, влияющими на состав и динамику зоопланктона, в прибрежной зоне являются глубина и степень зарастания.

Сравнивая состояние зоопланктона прибрежья в районе Борка и открытого водохранилища в многоводный 1953 год, необходимо прежде всего отметить, что продукция зоопланктона прибрежья значительно выше, причем массовое развитие его наступает раньше. Максимум биомассы в открытом водохранилище (по данным Е. Ф. Мануйловой) приходится на июнь и составляет в среднем 0.6 г/м^3 , в то время как в прибрежье он наблюдается в конце мая и составляет в среднем 2.572 г/м^3 (рис. 14).

В открытом водохранилище максимальная биомасса обеспечивается только двумя руководящими видами: *Bosmina coregoni* и *Daphnia longispina* (Мордухай-Болтовская, 1955; Мануйлова, 1956). В прибрежной же зоне в течение всего лета и осени высокая биомасса создается разными зоопланктонами: в конце мая коловратками, главным образом *Asplanchna*, затем рачками *Ceriodaphnia*, *Polyphemus*, *Simoscephalus*, хидоридами, *Macroscyclops albidus* и др.

Зоопланктон прибрежной зоны других частей Рыбинского водохранилища в 1953 г.

В 1953 г. прибрежье всего Рыбинского водохранилища обследовалось в июне и сентябре—октябре. Сбор зоопланктона, как и бентоса, производился в наиболее характерных биотопах: затопленных мертвых лесах, каменистых, песчаных, торфянистых берегах и заросших растительностью мелководьях (рис. 3).

Защищенное (заросшее) прибрежье. В июне на глубине от 0.3 до 1.7 м при колебаниях температуры воды от 13 до 27° заросшие мелководья были густо покрыты наземной или водной растительностью, среди которой преобладали омыслик, частуха, манник, рдест длиннолистный, жерушник, осоки. Среди коловраток наиболее распространенными видами были беспанцирные — *Conochilus unicornis*, *Polyarthra trigla*, *Keratella cochlearis* и *Asplanchna*. Наиболее бедны коловратками неглубокие места, очень густо заросшие растительностью, что было отмечено и для прибрежья в районе Борка. Биомасса коловраток колебалась от 0.003 до 0.5 г/м^3 . Копеподы были представлены *Acanthocyclops viridis*, *Eucyclops serrulatus* и *Mesocyclops leuckarti*. Наибольшую биомассу они давали на станциях, непосредственно сообщающихся с открытым водохранилищем (станции 10, 11, 3), — до 3.2 г/м^3 . Кладоцеры были представлены 24 видами. Руководящими формами являлись *Bosmina coregoni*, *Simoscephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, довольно много было хидорид *Acerperus harpae*, *Alonella exigua*, *Alona*. Пелагические формы встречались в основном на более глубоководных станциях. Максимальная биомасса за счет пелагической *Bosmina coregoni* была отмечена нами на станции 11— 20.3 г/м^3 , но эта цифра для прибрежья не характерна и вызвана, по-видимому, случайным скоплением босмин в данном месте вследствие нагонных явлений. На других станциях биомасса зоопланктона колебалась от 0.634 до 7.900 г/м^3 и в среднем для июня (без станции 11) составляла 2.086 г/м^3 , т. е. была очень близка к биомассе зарослевых станций прибрежья в районе Борка (2.012 г/м^3).

В сентябре—октябре при температурах от 7 до 10° на мелководных станциях шло отмирание и разложение растительности. Бросалось в глаза почти полное отсутствие коловраток; среди копепоид преобладали *Eucyclops serrulatus* и *Mesocyclops albidus*. Кладоцеры были представлены преимущественно хидоридами — *Eurycercus lamellatus*, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus* и *Graptolchebis testudinaria*. Средняя биомасса для сентября — 2.003 г/м³, т. е. также близка к таковой зарослевых станций побережья в районе Борка (средняя для сентября 1.774 г/м³).

Мертвые леса были смешанного типа с преобладанием березы. Глубина там колебалась от 0.3 до 3 м.

В июне количество видов и численность коловраток в этих местах больше, чем на зарослевых станциях. Среди копепоид и кладоцер руководящими являлись виды, характерные для открытого плёса: *Mesocyclops leuckarti*, *M. onthonoides*, *Bosmina coregoni*. Только в мертвых лесах, расположенных в эстуариях рек (Согожи, Ухры, Маткомы), недалеко от берега, были найдены типичные прибрежные формы *Polypheumus*, *Simoscephalus*, *Sida* и др. Участки мертвого леса, хорошо промываемые и более замкнутые, по биомассе зоопланктона почти не отличались. Средняя биомасса среди мертвых лесов была несколько ниже, чем в открытом водохранилище и составляла 1.240—1.437 г/м³.

В сентябре—октябре количество коловраток значительно упало (до 5 видов). Среди копепоид ведущими были *Acanthocyclops viridis* и *Eucyclops serrulatus*. Среди кладоцер на первое место выдвинулись хидориды — *Pegacantha truncata* и *Eurycercus lamellatus*, но на более глубоких местах по-прежнему преобладали *Bosmina coregoni* и *Daphnia longispina*. Средняя биомасса — 0.710 г/м³, что тоже ниже, чем в заросшем побережье.

Каменные, песчаные и торфяные берега были исследованы нами недостаточно полно, однако имеющиеся данные по биомассе говорят об их бедности (в июне 0.535 г/м³ — у торфяного берега и 0.242 г/м³ у каменистого берега р. Мяксы), что подтверждает выводы Н. М. Ворониной (1955).

Сравнивая зоопланктон защищенного побережья в районе Борка с зоопланктоном побережья других частей водохранилища, мы видим, что он весьма сходен по составу, по руководящим формам и биомассе. Поэтому подробные данные по развитию и сезонной динамике зоопланктона, полученные в районе Борка, мы находим возможным переносить на Рыбинское водохранилище в целом и считать их характерными для всего защищенного побережья вообще.

Зоопланктон в районе Борка в 1954 г.

Материал по побережью близ Борка в 1954 г. собирался начиная с 29 апреля по 24 сентября. Систематически это делалось на шести станциях, описанных выше. Кроме того, зоопланктон собирался еще в снеговых лужах, по для характеристики динамики зоопланктона, его биомассы и численности они дали весьма мало, так как к концу мая исчезли. Однако эти пробы были нами обработаны, так как имели общебиологический интерес. В образовавшихся по мере таяния снеговых лужах сразу же появлялась жизнь. Так, в пробах 29 апреля при температуре всего 0.9°, были обнаружены наупии и копепоиды циклопид, а кроме того, *Acanthocyclops gigas*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae* и беспланцирные, причем группа веслоногих являлась ведущей. Величина общей биомассы в снеговой луже достигала 0.2 г/м³, а в прогонно-лодочной канаве даже 1.6 г/м³.

В пробах 4 мая с повышением температур, в пределах $8.1-10.5^{\circ}$, видовой состав заметно обогатился. Из веслоногих появились *Eucyclops macrurus*, *Mesocyclops*, из ветвистоусых рачков прибавились *Eurycercus lamellatus*, *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus aduncus*, *Alona affinis*.

Общая биомасса в это время — $0.58-1.12 \text{ г/м}^3$. Организмы, обнаруженные в снеговых лужах, не были принесены паводковыми водами, так как эти водоемы не заливались при подъеме уровня воды. Следовательно,

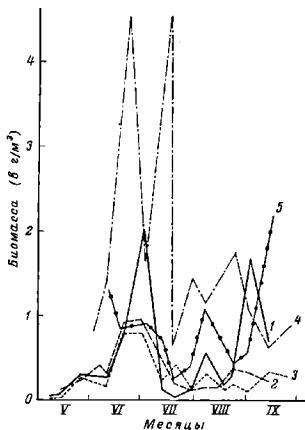


Рис. 15. Динамика общей биомассы зоопланктона на отдельных станциях в 1954 г.

1 — станция 1; 2 — станция 2; 3 — станция 3; 4 — станция 4; 5 — станция 5.

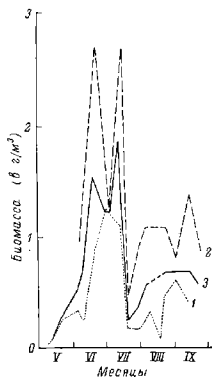


Рис. 16. Динамика общей биомассы зоопланктона по группам станций и средней для всего побережья в районе Борка в 1954 г.

1 — станция 1, 2, 3 и 4; 2 — станция 4, 5, 6; 3 — средняя.

перед нами факт хорошей приспособляемости к высыханию и промерзанию очень многих из руководящих в прибрежье видов, поэтому надо полагать, что при заливании водой береговой зоны и формировании фауны значение имеют не столько приносимые с водой формы, сколько те, что оставались и зимовали на данном месте в покоящихся стадиях.

В прибрежной зоне в 1954 г. сильно сказывалось влияние фауны открытого пространства водохранилища. В мае в исследуемом районе 57—90% видового состава зоопланктона приходилось на пелагические и эвритонные виды. В дальнейшем роль их заметно упала и возросла роль прибрежных и фитофильных видов, но смена фауны на специфически прибрежную протекала на разных станциях по-разному. На относительно глубокой станции 3 этот процесс растянулся на более длительный срок и влияние водохранилища сказывалось дольше. Лишь к концу лета, в августе—сентябре,

тябре, прибрежная фауна стала здесь явно преобладающей (64—80% видов). На остальных станциях преобладание прибрежной фауны наблюдалось уже в июле (68—82% видов); но по своему местоположению они в разной степени зависели от водохранилища, и на станциях 7 и 8, расположенных ближе к открытому пространству, наблюдался более высокий процент пелагических форм во второй половине лета.

Развитие зоопланктона и изменение его состава, биомассы и численности по сезонам шло в 1954 г. иначе, чем в 1953 г.

В течение мая пробы собирались лишь в Хохотке, на станциях 1, 2, 3 и 4. Для этого месяца были характерны сравнительно низкие биомассы,

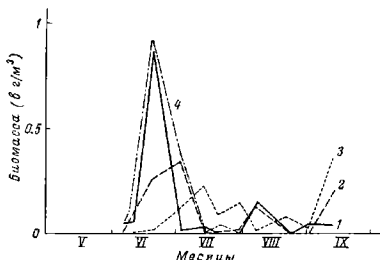


Рис. 17. Динамика средней биомассы отдельных видов и групп на станциях 7 и 8 в 1954 г.

1 — *Bosmina coregoni*; 2 — *Daphnia longispina*; 3 — Chydoridae; 4 — *Polyphemus pediculus*.

но постепенно возрастающие — от 0.03 г/м³ в начале месяца до 0.3 г/м³ в конце (табл. 10; рис. 15). Руководящих видов не намечалось, и общая биомасса в данном случае зависела от целой группы беспозвоночных. В первой половине месяца видовой состав довольно беден. Среди копепоид встречались лишь науплии и копеподиты; видовой состав кладоцер был ограничен в основном тремя видами: *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*, *Chydorus sphaericus*. Интенсивное развитие коловраток наблюдалось лишь в конце месяца, когда они достигли численности до 521 тыс. экз./м³ при биомассе 0.12 г/м³. Среди них преобладали пелагические формы: *Conochilus*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra*, *Filinia longiseti* и беспанцирные.

В июне на всех станциях произошел подъем биомассы (рис. 15, 16), достигшей на большинстве станций максимальных величин в третьей декаде месяца в основном за счет кладоцер, из которых главную роль играли пелагические виды: *Bosmina coregoni*, *B. longirostris* (табл. 11; рис. 17, 18), *Daphnia longispina*. На станции 8 биомасса в *Bosmina coregoni* достигла 1.6 г/м³ при численности 22.5 тыс. экз./м³. Станции 7 и 8 выделялись среди остальных тем, что тут, кроме тех же пелагических видов, существенным компонентом биомассы являлся прибрежный *Polyphemus pediculus*, давший 19 июня на этих станциях среднюю биомассу 0.920 г/м³, а максимальную на станции 8—1.8 г/м³ и численность 20.5 тыс. экз./м³ (табл. 11; рис. 17).

Общая биомасса зоопланктона прибрежья в районе Бурка в 1954 г. по срокам и по станциям (в г/м³)

№№ стан- ций	1954 г.										1955 г.			
	8 V	15 V	26 V	5 VI	16 VI	19 VI	30 VI	3 VII	13 VII	20 VII	30 VII	6-7 VIII	14 VIII	23 VIII
1	0.030	0.080	0.310	0.270	0.270	0.710	2.030	—	0.130	0.030	0.130	0.360	0.180	0.290
2	—	0.180	0.240	0.420	0.320	0.910	0.950	—	—	0.210	0.110	0.160	0.140	0.360
3	0.010	0.040	0.280	—	0.170	0.800	0.770	—	—	0.420	0.120	0.300	0.110	0.180
4	—	0.040	0.500	—	1.380	2.160	13.000	—	2.120	0.070	0.330	0.270	0.110	0.140
7	—	—	—	—	1.310	0.850	—	0.9100	0.750	0.560	0.420	1.100	—	0.430
8	—	—	—	0.960	1.540	4.580	—	1.6304	4.000	0.050	1.440	1.140	—	1.780
Средняя	0.020	0.080	0.280	0.550	0.720	1.570	1.260	1.270	1.890	0.270	0.420	0.590	0.140	0.700
Среднеме- сячная биомасса	0.126										0.362			
	1.075										0.476			
											0.663			

Средняя биомасса руководящих видов зоопланктона по группам станций 1954 г. (в г/м³)

Виды	№№ стан- ций	8 V	15 V	26 V	5 VI	10 VI	19 VI	30 VI	3 VII	13 VII	20 VII	30 VII	6-7 VIII	14 VIII	23 VIII	1 IX	13 IX	24 IX
Bosmina coregoni	1, 2, 3, 4 7, 8	—	0.040	0	0.110	0.020	0.370	1.590	—	0.010	0.080	0	0.010	0.010	—	0	0.100	0
Bosmina longirostris	1, 2, 3, 4 7, 8	0.002	0.001	0.070	0.050	0.030	0.005	0.104	0.010	0.001	0.003	0.003	0.001	0	0.001	0.007	0	0
Daphnia longispina	1, 2, 3, 4 7, 8	0	0	0	0	0	0.070	0.120	0.040	0.040	0.005	0.004	0.044	—	0.040	0.013	0.003	0.050
Cladocera	1, 2, 3, 4 7, 8	—	—	—	0.001	0.070	0.260	—	0.350	0	0	0	0.060	0.004	0.070	0.024	—	0
Polychaeta	1, 2, 3, 4 7, 8	0.002	0.002	0	0.001	0.024	0.086	0.166	—	0.070	0.470	0.040	0.002	0.020	0.150	0.122	0.110	0.190
Polychaeta pediculus	1, 2, 3, 4 7, 8	—	—	—	—	0.002	0.005	—	0.120	0.230	0.080	0.140	0.020	—	0.080	0.030	0.850	0
		—	—	—	0	0.110	0.920	—	0.360	0	0.090	0	0	—	0	0	0	0

1 Станция 4 в мае и июне находилась на разливах Хохотки, в дальнейшем высохших, и поэтому данные по этой станции не были приняты во внимание при выведении средней биомассы зоопланктона.

Среди копепоид в это время преобладали копеподиты и науплии, хотя встречались и взрослые *Acanthocyclops viridis*, *A. gigas*, *Mesocyclops leukarti*, *M. oithonoides*, *Eucyclops macrurus*, *E. macruroides*, но биомасса их сравнительно с биомассой клadoцер была мизка (рис. 19). Видовой состав коловраток обогащался. Появилась *Asplanchna*, за счет которой общая биомасса этой группы повысилась, достигнув на станции 20.17 г/м³, в то время как в мае она исчислялась сотыми долями грамма на 1 м³.

В течение всего июня весьма высокие биомассы зоопланктона наблюдались на станции 4, достигнув 30 июня 11 г/м³ главным образом за счет *Simospher-*

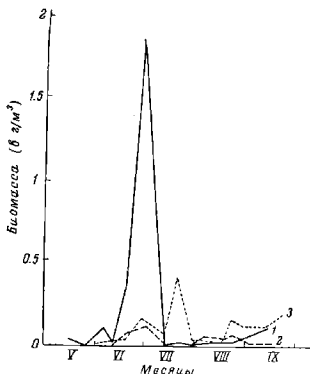


Рис. 18. Динамика средней биомассы отдельных видов на станциях Хохотки (1, 2, 3, 4) в 1954 г.

1 — *Bosmina coregoni*; 2 — *Daphnia longispina*; 3 — *Chydoridae*.

ulus exsplanosus (биомасса — 4.7 г/м³, численность — 19.6 тыс. экз./м³) и *Bosmina coregoni* (биомасса — 4.1 г/м³, численность — 900 тыс. экз./м³). Как указывалось выше, станция 4 первоначально находилась на постепенно пересыхающей луже, которая к концу июня совсем обмелела, вследствие чего произошла концентрация находившихся в ней организмов, вызвавшая искусственное повышение биомассы.

В первой половине июля на всех станциях, кроме 8-й, наблюдалось уменьшение общей биомассы. На станции же 8 общая биомасса увеличилась 13 июля до 4.6 г/м³ (рис. 15). Значительную роль в этом случае играли *Ceriodaphnia quadrangula* и *C. pulchella*, давшие биомассу 1.3 г/м³, а также науплии и копеподиты, давшие биомассу 2.12 г/м³.

К 20 июля произошло дальнейшее падение биомассы на всех станциях (рис. 15, 16).

Второй значительный подъем биомассы произошел в течение августа — сентября, но в разные сроки для различных станций. В среднем он приходится на конец августа и начало сентября, достигая 0.7 г/м³, в то время как первый летний максимум дал в среднем 1.6—1.9 г/м³. Ведущей группой по-прежнему остались клadoцеры, но их видовой состав изменился. Большое значение приобрели специфически прибрежные виды. Таковыми являются на всех станциях хидориды: *Chydorus sphaericus*, *Alona affinis*, *Asterogus haerac*, *Alonella excisa* и др., причем ни один из видов не являлся руководящим. Какой-либо заметной смены видового состава копепоид и коловраток не происходило. Необходимо отметить, что в начале августа (6—7 VIII) на нескольких станциях наблюдалось временное повышение биомассы, сопровождавшееся повышением процента пелагических форм.

Нами было отмечено появление *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *Bosmina coregoni*, среди которых максимальную биомассу дала первая (0.24 г/м³).

Увеличилась также численность и биомасса пелагических коловраток — *Brachionus calyciflorus*, который на станции 8 имел биомассу 1 г/м^3 . К концу сентября средняя биомасса понизилась (рис. 16).

Обобщая все изложенное, можно сказать, что в маловодном 1954 г. наибольшие биомассы и численность зоопланктона в прибрежье приходились на вторую половину июня (19—30 VI) и определялись лещиноустыми, причем в этот период преимущественное значение имели пелагические формы: *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*, *Daphnia longispina*.

Значительная роль пелагических форм в общей биомассе зоопланктона прибрежья обусловлена тем, что в начале весне-летнего периода в центральной части водохранилища наблюдался (Мануйлова, 1956) первый максимум биомассы зоопланктона главным образом за счет тех же *Bosmina coregoni* и *Daphnia longispina*, которые дали максимумы в прибрежье. При этом необходимо отметить, что средние величины биомассы в прибрежной зоне оказались выше, чем в открытой части (рис. 20). В дальнейшем с повышением температуры и появлением микрофлоры развилась прибрежно-зрелая фауна, которая сменила

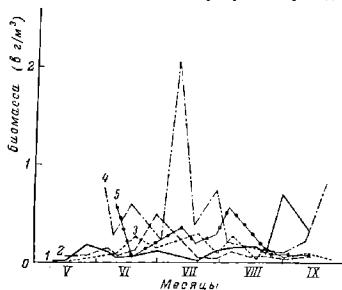


Рис. 19. Динамика биомассы Copepoda на отдельных станциях в 1954 г.

1 — станция 1; 2 — станция 2; 3 — станция 3; 4 — станция 4; 5 — станция 5.

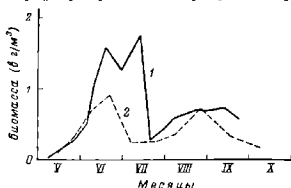


Рис. 20. Динамика общей биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1954 г.

1 — защищенное прибрежье в районе Борка; 2 — открытое водохранилище.

рым максимумом в центральной части водохранилища, так как в это время в прибрежном планктоне появилось большое количество пелагических форм.

Для копепоид прибрежной зоны максимальные показатели их биомассы и численности на ряде станций приходились на первую половину лета

пелагическую. В июле появились теплолюбивые летние формы, как *Ceriodaphnia*, а к концу лета (август — сентябрь) список видов увеличился за счет развития хидриды (*Chydorus sphaericus*, *Alona affinis*, *Acroporus harpae*, *Alonella Piceoxus* и др.). Высоких биомасс к концу лета этот комплекс не дал, видимо, потому, что сильное падение уровня препятствовало развитию водной флоры. Некоторое повышение биомассы в начале августа было связано, видимо, со вто-

(июнь, рис. 19). Видовой состав этой группы довольно беден. Наиболее часто встречались *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Macroscyclops albidus*, *Acanthocyclops viridis*, *Eucyclops macrurus*, *E. macruroides*. При этом какой-либо заметной смены видового состава в течение лета не происходило. Для общей биомассы и численности в мае и в июне из копепоид наибольшее значение имели наутиллы и копеподиты. Коловратки в течение лета не дали значительной биомассы, наибольшие же показатели их численности относились к началу лета (май—июнь). К середине лета существенное значение приобрели *Asplanchna*.

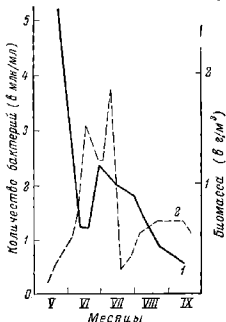


Рис. 21. Динамика количества бактерий и биомасса зоопланктона прибрежья в районе Борка в 1954 г.

1 — количество бактерий; 2 — биомасса зоопланктона.

В 1954 г. на тех же участках и прибрежной зоне района Борка велись и микробиологические наблюдения. Они показали, что в начале лета (май—июнь) повышению биомассы зоопланктона в период первого максимума соответствовало резкое падение численности бактерий (рис. 21). Уменьшение количества бактерий, по мнению М. И. Новожиловой (1958), связано с частичным оседанием их на дно. Это бактерии, принесенные с паводковыми водами на взвешенных в воде частицах. Возможно, что сильная весенняя вспышка бактерий, потребляющих органическое вещество, привела к обеднению воды, после чего вполне естественно падение их численности. С другой стороны, поскольку основной группой, определяющей биомассу прибрежного зоопланктона, являлись фильтраторы, уменьшение числа бактерий в период максимума зоопланктона, возможно, было связано и с выеданием их зоопланктерами. На имея данных по

питанию зоопланктона, мы не можем сказать, какой из указанных факторов явился решающим.

В течение июля—сентября какой-либо связи между этими двумя группами организмов не усматривалось. По нашим предположениям, это было связано со сменой состава зоопланктона. Если в первой половине лета развивались в основном пелагические виды, то во второй половине существенную роль играл комплекс прибрежных форм, обитающих в зарослях и у дна. Планктонные бактерии для них, вероятно, уже не играли первостепенной роли, а отсюда становится понятным и отсутствие связи к концу лета между ходом изменения численности бактерий и биомассой зоопланктона.

Динамика зоопланктона в 1953 и 1954 гг.

Сравнивая состав зоопланктона и его сезонную динамику в 1953 и 1954 гг., прежде всего необходимо отметить, что эти годы весьма различны по гидрологическим и метеорологическим условиям. Высокий уровень водохранилища и ранняя весна с более высокими температурами (Курдина, 1958) отличают 1953 г. от 1954 г. Первая вспышка зоопланктона в 1953 г.

была отмечена уже в конце мая (26—28 V) за счет хищной коловратки *Asplanchna* (средняя биомасса 2.572 г/м^3), которая преобладала по всему прибрежью, в то время как в 1954 г. в эти сроки средняя биомасса составляла только 0.3 г/м^3 . В 1954 г. коловратки в биомассе почти не играли никакой роли. Первый подъем биомассы в этом году был слабее (средняя 1.6 и 1.9 г/м^3) и сдвинут почти на месяц позднее против 1953 г. Он обусловлен массовым развитием *Bosmina coregoni*, которая в июне дает максимум и в Центральном плёсе. Таким образом, влияние открытой части водохранилища на прибрежье в 1954 г. приобрело первостепенное значение, в то время как в 1953 г. уже в конце мая оно не ощущалось (рис. 14, 20). Динамика общей биомассы прибрежья 1954 г. напоминает таковую Центрального плёса, однако биомасса в прибрежье выше — вначале за счет тех же пелагических босмин, позже за счет типичных прибрежных форм кладоцер (*Polypheumus*, *Ceriodaphnia*, хидорид). Начавшийся за счет хидорид новый рост биомассы в конце августа и начале сентября не смог завершиться очень сильным подъемом вследствие значительного падения уровня воды и высыхания прибрежья. Совершенно иную картину мы наблюдали в 1953 г. Общая биомасса в прибрежье, начиная с конца мая, в течение всего лета до поздней осени продолжала оставаться высокой, испытывая, правда, резкие колебания вследствие смены руководящих форм. Благоприятные условия для типичных прибрежных и зарослевых рачков обусловлены большим количеством растительности, как водной, так и наземной.

Поэтому наибольший подъем биомассы в 1953 г. отмечен именно в конце лета за счет хидорид и прибрежных циклопов (*Mastocyclops* и *Eurycercus*). При этом в более глубоководной слабо заросшей и совсем незаросшей части прибрежной зоны уже с июля зоопланктон был заметно беднее. Его биомасса в 1953 г. выше, чем в 1954 г., но в обоих случаях она оставалась ниже, чем в открытом водохранилище. Кроме того, в многоводный год различие зоопланктона открытой части и прибрежья было очень велико (рис. 9) и по составу, и по биомассе, в то время как в маловодный год оно уменьшилось: в открытой и прибрежной частях в первой половине лета руководящую роль играли пелагические формы, и цифры биомассы там и здесь были близки. Многоводный год способствует повышению продуктивности зоопланктона в прибрежной зоне, в противоположность открытым и устьевым частям водохранилища за пределами прибрежья, где биомасса зоопланктона, по наблюдениям А. В. Монакова (1958), в годы высокого уровня меньше, чем в годы низкого уровня. Продукция фитопланктона в прибрежной зоне также значительно выше в многоводные годы (Гусева, 1958).

Зоопланктон в прибрежной зоне несомненно представляет более богатую кормовую базу для молоди рыб, чем в открытом водохранилище. Имеющиеся данные по питанию молоди рыб, в частности материалы А. И. Шаловниковой и А. Л. Ильинского по прибрежью за 1948—1951 гг., а также материалы ихтиологической лаборатории станции за последующие годы и данные В. Ф. Фенюк (1956), показывают, что наиболее используемыми кормовыми объектами для рыб в планктоне являются кладоцеры, как пелагического (*Daphnia*, *Bosmina*), так и фитофильно-прибрежного комплекса (*Ceriodaphnia*, *Polypheumus*, хидориды). Последние особенно интенсивно потребляются молодью леща и плотвы, в меньшей мере молодью густеры и ерша.

Из изложенного ясно, что в многоводные годы кормовая база и в планктоне, так же как и в бентосе, значительно лучше, и не только потому, что

выше биомасса зоопланктона, но и потому, что его массовое развитие наступает значительно раньше, уже в мае, ко времени появления молоди рано нерестящихся рыб. Условия питания молоди при этом не хуже, чем в низовьях наших южных рек. Биомасса зоопланктона, правда, ниже, чем в донских или волжских рыбхозах, где средние цифры в мае—июне составляют 2—5 г/м³, но выше, чем в пойменных системах, на которых происходит личиночно-мальковый период полупроходных рыб в незарегулированных реках. Так, например, в пойменных водоемах бассейна нижнего Дона до его зарегулирования средняя биомасса зоопланктона в этот период (в мае) была значительно менее 0.5 г/м³ (Харин, 1950).

Таким образом, в многоводные годы в защищенных от волнений зарастающих участках водохранилища создаются вообще очень благоприятные условия для воспроизводства рыб благодаря наличию как субстратов для нереста (Захарова, 1955), так и кормов для молоди. Вне этих участков, а также в маловодные годы условия для воспроизводства рыб, конечно, значительно хуже. Вопрос лишь в том, достаточно ли велика площадь всех зарастающих участков прибрежья, чтобы удовлетворить потребности в нерестилищах и в корме для молоди рыб.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. В многоводном 1953 г., следовавшем после маловодного 1952 г., в районе Борка на прибрежной осушной зоне первое время после ее заливания донная фауна состояла из почвенных и амфиботических олигохет и личинок двукрылых. Водная фауна появилась во второй половине мая в виде личинок тендипедид (мотыли и фитофильных форм), вселившихся из воздуха, но во время затопления с водой почти не поступала.

2. Ко второй половине июня почвенная фауна, не выдержавшая затопления, вымерла, фитофильные тендипедиды перешли на растения. К июлю на дне сформировался однообразный по составу биоценоз мотылей с преобладанием *Tendipes f. l. thummi* и *f. l. plumosus*, брюхоногих моллюсков и биомассой 6—10 г/м². К сентябрю моллюсков стало меньше, основную массу фауны составляли мотыли *plumosus* и биомасса достигла в среднем 10—15 г/м².

3. Среди зарослей, развивающихся на осушной зоне земноводных растений на глубине менее 1.5 м формировался фитофильный биоценоз с преобладанием катушек *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis* и прибрежно-зарослевыми кладонерами и тендипедидами. Но последние уже в августе отошли на второй план. Биомасса этого биоценоза была наиболее высокой (в среднем 23—32 г/м²) среди формации частухи на верхних горизонтах (с глубиной менее 1 м).

4. В маловодном 1954 г., когда осушная зона не заливалась, на ней сохранялись в жизнеспособном состоянии перезимовавшие в мерзлом грунте мотыли, погибшие только с высыханием грунта. Прибрежная зона, сформировавшаяся на неосыхающих частях зоны временного затопления, с самого начала была заселена разнообразной гидрофауной. В состав биоценоза, сложившегося здесь в течение лета, входили жаберные брюхоногие, молоты дрейссены, пиявки, олигохеты, ослики, мелкие поденки и ручейники, а из тендипедид особенно *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus*. Однако мотылей было мало, а общая биомасса была не выше, чем в 1953 г. (летом — 3—8 г/м², в сентябре — 11—15 г/м²).

Вследствие отсутствия зарослей в 1954 г. фитофильная фауна совсем не развивалась.

5. На осушной зоне, заливаемой в многоводные годы, средняя биомасса фауны на дне и среди растений за период май—октябрь составляет 21.9 г над 1 м² дна. На пикшей, неосыхающей (только промерзающей) зоне области временного затопления средняя биомасса этой фауны составляет в маловодные годы всего 6.8 г/м². Однако это утрое выше средней биомассы бентоса в области постоянного затопления (2.2 г/м²).

6. Зоопланктон в многоводные годы уже через 3—4 недели после затопления в конце мая дает максимум со средней биомассой 2.57 г/м³ при преобладании коловратки *Asplanchna*. Позже преобладающими формами становятся кладоцеры, но зоопланктон на верхних горизонтах среди зарослей за счет массового развития прибрежно-фитофильных форм (*Ceriodaphnia*, *Polypheumus*, *Simoscephalus*) становится значительно богаче, чем на пикших, незаросших.

7. Максимального развития (средняя биомасса 3.61 г/м³) зоопланктон достигает и верхних горизонтах в конце августа, после чего начинается постепенное его обеднение с распространением по всему прибрежью придонных циклопов *Macroscyclops albidus* и хидорид, особенно *Eurysegus*.

Зоопланктон верхних горизонтов прибрежной зоны в среднем почти втрое богаче, чем пикших.

8. В маловодном 1954 г. зоопланктон развивался медленнее и дал массовое развитие лишь во второй половине июня и первой половине июля, достигнув максимальной средней биомассы 1.57—1.89 г/м³. При этом в нем преобладали те же пелагические формы (особенно босмина *B. coregoni*), что и в открытом водохранилище. В августе—сентябре сильно развиваются хидориды, но биомасса в среднем не достигает 1 г/м³.

В целом зоопланктон прибрежной зоны в маловодном году находится под сильным влиянием открытого водохранилища и лишь немногим богаче его, в то время как в многоводном развивается самостоятельно и достигает значительно большего богатства, чем в открытом водохранилище.

9. Обследование прибрежья зоны водохранилища за пределами района Борка показало, что везде развитие фауны идет аналогично и наиболее богаты донной, фитофильной и планктонной фауной защищенные от волнений заросшие участки в многоводный год (после маловодного).

Высыхание осушной зоны хотя и губит находившуюся на ней фауну, в конечном счете оказывается благоприятным фактором, поскольку способствует ее зарастанию наземной флорой. При затоплении этой зоны в многоводные годы остатки этой флоры и развивающаяся земноводная растительность создают обильные источники пищи для беспозвоночных (детрит и бактерии), которые очень быстро заселяют и дно, и толщу воды.

10. Вследствие более высокой биомассы и особенно более раннего массового развития зоопланктона и развития фитофильной фауны в прибрежной зоне в многоводные годы складываются значительно более благоприятные условия питания рыб, чем в маловодные годы. В такие годы кормовая база для молодых рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища не хуже, чем в пойменных системах и нерестово-выростных подоемах наших южных рек.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев П. К. 1955. О распространении личинок хирономид по водоему. Волг. ихтиол., вып. 5.
Белавская А. П. 1958. Изменения высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1954—1955 гг.). См. настоящий выпуск.
Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Учен. зап. Ярославск. лед. инст., вып. XIV, Естественные науки.

- Вороника Н. М. 1955. Зоопланктон северных отрогов Рыбинского водохранилища и его кормовое значение. Автореф. дисс., М.
- Гусева К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. См. настоящий выпуск.
- Захарова И. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Иванова-Шапошникова А. И. 1952. Материалы к распределению личинок хирономид в условиях литорали Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Киреева А. С. 1955. Некоторые данные о гидрохимии Рыбинского водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Курдина Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. См. настоящий выпуск.
- Кутова Т. П. 1953. Формирование водной и прибрежной растительности в Рыбинском водохранилище. Сб. «Рыбинское водохранилище», ч. 1, изд. Моск. общ. испыт. природы.
- Леонтьев А. М. 1953. Об изменении растительности под влиянием первых лет затопления и подтопления Рыбинским водохранилищем. Рукопись.
- Мавуилова Е. Ф. 1956. Динамика численности и биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Рукопись.
- Монаков А. В. 1958. Зоопланктон Волжского устьевое участка за период 1947—1954 гг. См. настоящий выпуск.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1952. Бентос и фитофильная фауна прудов Усть-Койсугского опытного рыбхоза в 1951 г. Рукопись.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2, Проблемы гидробиологии внутренних вод.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955а. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах. Зоол. журн., т. 34, вып. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955б. О методике количественного учета фауны во временных водоемах и периодически затопляемых зонах водохранилищ. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. И. Шилова. 1955. О временно-планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes*. ДАН СССР, т. 105, № 1.
- Новожилова М. П. 1958. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Овчинников П. Ф. 1949. Эколого-биологический очерк периодически осушаемой зоны Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. ЗИН.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1956 гг. См. настоящий выпуск.
- Фенюк В. Ф. 1952. Состав и распределение бентоса в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Фенюк В. Ф. 1956. Фауна зарослей высшей водной растительности как кормовая база молоди некоторых промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Харин Н. Н. 1950. К гидробиологической характеристике типов пойменных водоемов Нижнего Дона в связи с проектировкой искусственных нерестилищ. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., т. 2.
- Шилова А. И. 1958. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes* Mg.) Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.

Т. И. Поддубная

СОСТОЯНИЕ БЕНТОСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1953—1955 гг.

ЦЕЛЬ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБЪЕМ МАТЕРИАЛОВ

Настоящая работа явилась результатом исследования распределения бентоса Рыбинского водохранилища, проводившегося в течение 1953—1955 гг. и заключавшегося в ежегодных двукратных съемках бентоса: весной и в конце лета—начале осени. Цель съемок заключалась в проверке выводов о составе и распределении бентоса, полученных на основании первых двух съемок в августе 1952 и 1953 гг. (Мордухай-Болтопской, 1955).

Эти съемки выявили поразительную бедность состава и количества бентоса Рыбинского водохранилища, локализацию основных масс бентофауны в устьевых участках рек и резко выраженное убывание ее обилия по мере удаления от берегов. Важно было выяснить, не связаны ли эти факты, весьма важные с точки зрения оценки продуктивных возможностей водоема, с какими-нибудь специфическими особенностями 1952 г., отличавшегося очень низким уровнем воды и низкими летними температурами. Одновременно повторение аналогичных сборов в разные годы могло выяснить характер годовой динамики бентоса, установить его качественные и количественные различия в разные годы. Для понимания причин, определяющих развитие бентоса, съемки 1954 и 1955 гг. сопровождалось параллельным исследованием бактериальной флоры и сбором материалов для более полной характеристики грунтов. В 1953—1955 гг. наряду с распределением изучалась и сезонная динамика бентоса, но эти исследования составят содержание другой работы.

В настоящей статье использованы данные пяти съемок бентоса: на 78 станциях 2—11 сентября 1953 г., 61 станции 12—22 мая 1954 г., 91 станция 4—15 августа 1954 г., 75 станциях 17—30 мая 1955 г. и 85 станциях 24 августа—11 сентября 1955 г.¹

Сборы бентоса производились по одной и той же методике, и материал, собранный за разные годы, вполне сравним. Сетка станций охватывала Центральный плес и открытые части речных плесов, т. е. все водохранилище, за исключением осушной прибрежной зоны, ограниченной изобатой 2—3 м. В устьевых участках подробной съемки не производилось, но в каждом рейсе делалось от 2 до 10 станций на наиболее характерных для этих участков серых илах, а в августе 1955 г. — и на других грунтах. Пробы собирались малым коробочным дночерпателем Экмана-Бердига площадью сечения $1/25 \text{ м}^2$, а в некоторых случаях дночерпателем Петерсена с пло-

¹ Данные первых двух съемок, произведенных 19—29 августа 1952 г. и 26 апреля—20 мая 1953 г., в некоторых случаях также привлекаются для сопоставления.

щадью захвата 1/40 м². Промывание производилось через сито из шелкового газа №№ 9 и 12, пробы фиксировались 4%-м раствором формалина. Разборка проб производилась частично во время рейса, но главным образом в лаборатории. Всего было собрано и обработано 389 проб.

ОТКРЫТОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Исследования 1953—1955 гг. позволили уточнить видовой состав бентоса. В открытой части водохранилища было обнаружено 50 форм и видов организмов, список которых приводится ниже. Личинки тендипедд представлены 15 формами (большинство личинок определялось до видовых групп), олигохеты — 12 видами (из семейств Tubificidae и Lumbriculidae), моллюски — 14 видами, из них сферияды определены И. Ф. Овчинниковым. Остальные встреченные формы — пиявки, личинки ручейников, водяные ослики.

Мы определяем личиночные формы рода *Tendipes* (по отросткам на VII—VIII брюшных сегментах), несмотря на то что они не имеют таксономического значения, так как известно, что они могут служить показателями определенных экологических условий и использовались как индикаторы различных типов озер. По мнению А. И. Шидовой, все формы личинок *Tendipes* в наших сборах (т. е. за пределами прибрежной зоны) относятся к одному виду — *T. plumosus* L.

Состав бентоса открытой части Рыбинского водохранилища (за пределами устьевых участков и прибрежной зоны)

Diptera

Сем. Heleidae	<i>Endochironomus</i> gr. <i>tendens</i> F.
<i>Bezzia</i> sp.	<i>Glyptotendipes</i> <i>paripes</i> Edw.
<i>Calicoides</i> sp.	<i>Limnochironomus</i> gr. <i>nervosus</i> Staeg. ¹
Сем. Tendipedidae	<i>Pentapedilum</i> gr. <i>exectum</i> Walk.
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> Walk.	<i>Polypedilum</i> gr. <i>nubeculosum</i> Mg.
<i>T. gr. gregarius</i> Kieff.	<i>Tendipes</i> f. l. <i>plumosus</i> L.
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> Kieff.	<i>T. f. l. semireductus</i> Lenz.
<i>C. nigrident</i> Tschernovskij	<i>T. f. l. plumosus-reductus</i> Lipina
<i>C. vulneratus</i> Lett. ¹	<i>T. f. l. reductus</i> Lipina
	<i>Procladius</i> sp.

Trichoptera gen. sp.

Oligochaeta

Сем. Lumbriculidae

Сем. Tubificidae	<i>Lumbriculus</i> <i>variegatus</i> Müll.
<i>Limnodrilus</i> <i>udekianus</i> Clap.	<i>Stylodrilus</i> <i>heringianus</i> Clap.
<i>L. hoffmeisteri</i> Clap.	<i>Rhynchelmis</i> <i>limosella</i> Hoffm.
<i>L. clapparedianus</i> Ratzel	
<i>L. newaensis</i> Mich.	Нирудинеа
<i>Pelosclex</i> <i>ferox</i> Eisen.	<i>Herpobdella</i> sp.
<i>Uydodrilus</i> <i>harmoniensis</i> Mich.	<i>Glossosiphonia</i> <i>complanata</i> Johnson
<i>Tubifex</i> <i>tubifex</i> Müll.	<i>Piscicola</i> <i>geometra</i> L.
<i>T. albicola</i> Mich.	<i>Helobdella</i> <i>stagnalis</i> L.
<i>T. barbatus</i> Grube	

¹ Эти виды встречались единичными экземплярами на участках, прилегающих к прибрежной зоне.

Mollusca

Anodonta piscinalis Nilsson
Unio pictorum L.
Dreissena polymorpha Pallas
Pisidium casertanum Poli.
P. henslovianum Sheppard
P. supinum Schmidt
P. pulchellum Jenyns
Sphaerium corneum L.

S. solidum Normand
S. subsolidum Clessin
Valvata piscinalis Müller
Bithynia tentaculata L.
Viviparus viviparus L.

Crustacea

Asellus aquaticus L.

В работе Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955) было показано, что в открытой части водохранилища можно различать торфянистые илы, незаиленные почвы и пески. По данным съемок 1953—1955 гг., торфянистые илы в этой части водохранилища за пределами прибрежной зоны занимают около 40 % площади дна водоема, залегая преимущественно в се центре и на востоке. Задернованные почвы с остатками растительного покрова занимают около половины площади дна открытого водохранилища, особенно центральную часть его, с глубинами 6—8 м. Песчаные и глинисто-песчаные грунты расположены преимущественно вблизи прибрежной зоны.

Рассмотрим состав донной фауны отдельно для каждого из этих биотопов.

Торфянистые илы. Данные 1953—1955 гг. подтверждают, что на торфянистых илах обитает группа форм, названная мотылевым биоценозом по преобладанию мотыля *Tendipes* (Мордухай-Болтовской, 1955). Правда, мотыли на некоторых станциях с типично торфянистым илом и большим количеством трудно усвояемого органического вещества отсутствуют, но средняя биомасса их в целом оказывается выше. В табл. 1 приводится состав мотылевого биоценоза по всем съемкам 1953—1955 гг. Для каждой формы дается средняя биомасса и встречаемость.¹ Из табл. 1 видно, что руководящими формами в 1954—1955 гг. являлись чаще всего личинки *Tendipes f. l. plumosus*, тогда как в 1952—1953 гг. преобладал *plumosus-reductus*. Личинки *T. f. l. semireductus* и *reductus* встречались во все годы наблюдений в небольшом количестве с некоторыми колебаниями биомассы и численности, но в 1955 г. *reductus* отсутствовал. Таким образом, соотношение личиночных форм в разные годы меняется. Хищные личинки *Procladius* и *Cryptochironomus* встречались довольно часто. Встречаемость личинок *Procladius*, по нашим данным, колебалась от 48 до 85 %, т. е. была ниже, чем в мае 1953 г. (94 %). Личинки *Cryptochironomus* давали 30 % встречаемости. Следует отметить также, что в пробах последних лет, кроме *Cryptochironomus gr. defectus*, был обнаружен и *C. nigridens*, ранее не встречавшийся на торфянистых илах. Помимо перечисленных форм, как и в предыдущие годы, на некоторых станциях были найдены личинки *Glyptotendipes gr. gripekoveni* и *G. paripes*, а также единичные экземпляры *Tanytarsus gr. gregarius*, *T. gr. manicus* и *Polypedilum*.

Олигохеты были представлены в основном губифицидами, которые в материалах 1953—1955 гг. определены до вида. Среди них руководящей формой являлся *Limnodrilus hoffmeisteri*. Часто встречались *L. udckemianus* и *Pelosclex ferox*. Из лямбликулид были встречены *Lumbriculus variegatus*, *Stylodrilus heringianus*, *Rhynchelmis limosella*. Численность

¹ При сравнении этих данных с данными первых двух съемок, приведенными в работе Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955), следует иметь в виду, что очень богатые фауной, в частности мотылями, станции предплотного района нами отнесены к устьевым участкам, вследствие чего цифры для торфянистых илов сильно понижены.

Таблица 1

Средняя биомасса (в г. м²) и встречаемость основных форм бентоса (в %) на торфянистых низах

Виды	Сентябрь 1953 г.		Май 1954 г.		Август 1954 г.		Май 1955 г.		Август-сентябрь 1955 г.	
	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость
<i>Tendipes f. l. plumosus</i>	0,370	37	0,500	28	0,416	31	0,622	41	0,706	45
<i>T. f. l. semiredactus</i>	—	—	0,200	17	0,429	19	0,237	5	—	—
<i>T. f. l. plumosus-reductus</i>	1,070	33	0,160	5	—	—	0,523	8	0,620	20
<i>T. f. l. reductus</i>	0,027	3	0,310	33	0,480	31	—	—	—	—
<i>T. f. l. sp.</i>	—	—	0,100	7	—	—	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i>	0,043	30	0,060	37	0,030	38	0,032	37	0,033	41
<i>Procladius</i>	0,101	50	0,065	28	0,37	75	0,200	35	0,066	63
<i>Glyptotendipes</i>	0,003	2	0,060	18	0,001	6	0,065	20	0,035	35
Остальные тенедиды	—	—	0,030	—	—	0	0,007	—	0,003	—
<hr/>										
Общая биомасса тенедидов	1,612	—	1,835	—	1,453	—	1,892	—	1,462	—
<i>Tubificidae sp. juv.</i>	0,280	50	0,100	75	0,144	50	0,050	61	0,037	50
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0,006	16	0,012	14	0,024	31	0,238	31	0,035	15
<i>L. newaensis</i>	0,030	12	0,115	19	0,320	12	0,183	12	—	—
<i>Tubifex albicola</i>	—	—	0,002	5	—	—	—	—	0,007	8
<i>Lumbricidae</i>	0,040	12	—	—	0,016	19	0,010	24	0,023	8
Осальные олигохеты	0,024	—	0,032	—	0,015	—	0,100	—	0,243	—
<hr/>										
Общая биомасса олигохет	0,390	—	0,415	—	0,520	—	0,580	—	0,436	—
<i>Pistidium sp.</i>	0,055	41	0,020	5	0,190	25	0,045	18	0,025	35
Прочие формы	0,125	—	0,083	—	0,200	—	0,190	—	0,102	—
<hr/>										
Общая биомасса без крупных видапар и унцида	2,175	—	2,303	—	2,363	—	2,507	—	2,026	—
Крупные видапары	—	—	1,400	—	1,077	—	7,080	—	0,980	—
<hr/>										
Всего	2,175	—	3,703	—	3,440	—	9,587	—	3,006	—

и биомасса их на торфянистых илах невелика. В весенних пробах всех лет встречаемость неполовозрелых особей на этом биотопе равна 60—70% от всего количества олигохет в пробах. Это, видимо, связано с низкими придонными температурами (+4°) центральной части водохранилища, которые, по данным Т. Н. Курдиной (1958), сохраняются до июня.

Моллюски были представлены в основном сферидидами (*Pisidium* и *Sphaerium*). Крупные унияониды почти не встречались. Был отмечен только один случай нахождения *Anodonta piscinalis* в районе Центрального мыса. Очень редко и всегда единичными экземплярами попадались крупные *Viviparus viviparus* преимущественно на станциях, расположенных ближе к периферии водоема. В целом, сравнивая данные 1953—1955 гг. с материалами 1952—1953 гг., мы видим, что состав фауны торфянистых илов почти не изменился и указанные руководящие формы сохраняли свое значение на протяжении всего периода наблюдений. Весенняя биомасса бентоса на торфянистых илах оказывается выше, чем осенняя. Это, на наш взгляд, связано с тем, что весной материал собирался до первого вылета мотылей, ибо полевые работы начинались всегда немедленно после открытия навигации. Температура воды в это время в придонных слоях составляла от 4—5 до 8—9° и только в устьевых участках доходила до 12°, где в конце майских съемок 1953 и 1955 гг. уже были найдены куколки *Tendipes*. По-видимому, массовый вылет мотыля начинается после прогревания воды несколько выше 10—12°. В августе же мы застаем период второго лета или период после него, когда в пробах встречается много молодежи мотыля. Весенние съемки, следовательно, дают более полную картину распределения бентосных форм. Биомасса бентоса на торфянистых грунтах, по нашим данным, изменяется в отдельные годы незначительно: средняя биомасса без крупных моллюсков колеблется от 2.026 до 2.507 г/м², составляя по всем пяти съемкам 2.275 г/м². Эта цифра вдвое ниже полученной по данным двух первых съемок (5.040 г/м²), так как не включает станций предплотинного участка. Но и с ними средняя биомасса бентоса на торфянистых грунтах в 1953—1955 гг. составит только 3.928 г/м², т. е. оказывается все-таки более чем на 20% ниже полученной в предыдущие годы. Средняя биомасса за все семь съемок составляет 4.238 г/м². Все эти цифры даны без крупных моллюсков (швипар и унияонид), так как диочерпатель не может обеспечить сколько-нибудь правильного их количественного учета. Но если даже включить биомассу крупных моллюсков в цифру общей биомассы, то она повысится всего на 2.1 г/м².

Незапленные почвы. Донная фауна незапленных почв в 1954—1955 гг., так же как и по данным съемок 1952—1953 гг., представлена в общем теми же формами, что и на торфянистых илах, но с несколько иным их соотношением. Средняя биомасса и встречаемость отдельных бентосных форм на этом биотопе приводится в табл. 2. Среди тендинидид преобладающее значение имеют личинки *Procladius* sp., *Glyptotendipes*, *Cryptochironomus*, а мотыли встречаются реже. Количество личинок *Glyptotendipes*, предпочитающих твердый субстрат, больше, чем на илах.

Среди олигохет, так же как и на предыдущем биотопе, ведущими остаются тубифициды, но с преобладанием *Tubifex albidus*. Лямбрикулиды дают более высокую биомассу, чем на торфянистых илах. Все три вида лямбрикулид, перечисленные выше для илов, встречаются и здесь. В майских пробах 1955 г. во многих местах на задернованных почвах с древесными остатками и отмершей наземной растительностью были найдены в боль-

Средняя биомасса (в г/м²) и встречаемость основных форм бентоса (в %) на почвах

Виды	Сентябрь 1953 г.		Май 1954 г.		Август 1954 г.		Май 1955 г.		Август 1955 г.	
	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость
<i>Tendipes f. l. plumosus</i>	0.067	10	0.080	16	0.022	14	—	—	0.040	4
<i>T. f. l. semireductus</i>	—	—	0.041	12	—	—	—	—	—	—
<i>T. f. l. plumosus-reductus</i>	0.030	6	0.001	4	—	—	0.026	4	—	—
<i>T. f. l. reductus</i>	0.002	8	0.080	12	0.021	10	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i>	0.029	30	0.004	32	0.008	13	0.008	4	0.016	32
<i>Procladius</i> sp.	0.047	60	0.062	44	0.020	27	0.014	43	0.115	61
<i>Glyptotendipes</i>	0.290	40	0.087	48	0.043	34	0.015	9	0.020	9
Остальные тенедиды	0.085	—	0.115	—	0.017	—	—	—	0.011	—
Общая биомасса тенедидов										
	0.490	—	0.480	—	0.131	—	0.063	—	0.202	—
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	0.021	40	0.062	58	0.053	30	0.063	72	0.110	28
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0.006	18	0.018	36	0.019	27	0.007	14	0.132	50
<i>L. newaensis</i>	—	—	0.132	12	0.086	20	—	—	0.023	4
<i>Tubifex albicola</i>	—	—	0.012	44	0.005	20	0.009	24	0.046	32
<i>Lumbriculidae</i>	0.047	20	0.100	44	0.016	6	0.047	29	0.320	41
Остальные олигохеты	0.038	—	0.041	—	0.015	—	0.042	—	0.058	—
Общая биомасса олигохет										
	0.110	—	0.425	—	0.144	—	0.168	—	0.759	—
<i>Pisidium</i> sp.	0.092	90	0.006	16	0.083	44	0.040	52	0.021	14
Прочие формы	0.228	—	0.089	—	0.136	—	0.042	—	0.143	—
Общая биомасса без крупных животных и улиток										
	0.515	—	0.949	—	0.444	—	0.313	—	1.125	—
Крупные животные	—	—	—	—	—	—	0.619	—	—	—
Крупные улитки	—	—	0.678	—	—	—	—	—	—	—
Всего										
	0.915	—	1.627	—	0.444	—	0.932	—	—	—

шом количестве коконы *Rhynchelmis limosella*. Осенью 1955 г. эта форма была встречена еще в большем количестве, чем в предыдущие годы, и дала повышенную биомассу.

Задернованные почвы гораздо беднее торфянистых илов. Биомасса тендипедид на них не достигает даже 0,5 г. Столь же мала биомасса олигохет. Показатели общей биомассы бентоса, полученные для этих почв по данным съемок 1954—1955 гг., близки к цифрам 1952—1953 гг. Они не превышают 1,125 г/м², но часто бывают еще ниже, составляя, например, в мае 1955 г. только 0,313 г/м². Средняя биомасса для 1953—1955 гг. составляет 0,749 г/м², т. е. опять несколько ниже, чем по данным первых двух съемок (0,976 г/м²).

На песках бентофауна представлена единичными экземплярами эвритопных тендипедид — *Endochironomus gr. tendens*, *Tanytarsus gr. gregarius*, *Glyptotendipes* и др. Мотылы встречались лишь на единичных станциях. Из олигохет найдены только тубифициды и в основном *Tubifex albicola* (табл. 3). Этот вид, известный в литературе как зарослевая форма (Малевич, 1952), распространен почти по всему Рыбинскому водохранилищу. Он преобладает на задернованных почвах, песках, встречается на торфянистых илах устьевых участков, а также, хотя и единичными экземплярами, на серых илах независимо от глубины их нахождения. Моллюски на песках встречаются тоже в незначительном количестве.

Биотоп песков, по нашим наблюдениям, населен исключительно бедно, что подтверждают и данные 1952—1953 гг. Общая биомасса в 1954 г. оставалась почти такой же, как прежде — 0,172—0,152 г/м², а в 1955 г. несколько повысилась — 0,535—0,603 г/м², оставаясь, однако, ниже, чем на других биотопах. Средняя биомасса бентоса за все годы (включая 1952—1953 гг.) составляла 0,270 г/м².

Устьевые участки. В устьевых участках за пределами прибрежья обитают почти те же формы, что и в открытой части водохранилища, лишь с небольшим дополнением. Так, помимо перечисленных в начале статьи тендипедид, для устьевых участков характерны *Tanytarsus gr. lauterborni* Kieff., *Cryptochironomus gr. fuscimanus* Kieff., *Glyptotendipes gr. polytomus* Kieff., *Psectrocladius sp.*, *Polypedilum gr. convictum* Walk. Из олигохет появляются *Hydrilus bavaricus*,¹ *I. moldaviensis*. Напротив, *Rhynchelminis limosella* в устьевых участках встречается реже, чем в открытой части. Моллюски и прочие формы представлены здесь тем же комплексом форм, что и на рассматриваемых выше биотопах. По нашим наблюдениям, на серых илах устьевых участков, так же как и в 1952—1953 гг., был распространен унионидно-мотылевый биоценоз, более богатый количественно, чем одиотипный биоценоз торфянистых илов. Руководящей группой биоценоза (табл. 4) являются тендипедиды, составляющие по численности 85% от всей донной фауны. В свою очередь мотылы оказываются ведущими среди тендипедид (90% от общего количества). В отдельные годы отмечено преобладание различных форм рода *Tendipes*. Так, наблюдения 1952—1953 гг. указывают на 88—100%-ю встречаемость личинок *T. f. l. plumosus-reductus* и несколько меньшую (55—88%) — для личинок *semireductus*. Для 1954 г. было характерно преобладание *plumosus*. В меньшем количестве встречались

¹ *I. bavaricus* ранее не отмечался в списках фауны Рыбинского водохранилища. Нами он был обнаружен в майских пробах 1955 г. при выходе из волжского устьевых участка (глубина 12 м) на темно-серых илах и в августовских из шексинского устьевых участка (глубина 5,2 м) на илах переходного типа — от сапропелевых к торфянистым.

Средняя биомасса (в г/м²) и встречаемость основных форм бентоса (в %) на песках

Виды	Сентябрь 1953 г.		Май 1954 г.		Август 1954 г.		Май 1955 г.		Август-сентябрь 1955 г.	
	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость
<i>Tendipes f. l. plumosus</i>	0.021	12	—	—	—	—	0.012	12	0.003	7
<i>Cryptochironomus</i>	0.015	25	0.026	37	—	—	0.007	12	0.007	28
<i>Procladius</i> sp.	0.046	45	0.056	57	0.020	28	0.055	37	0.078	70
<i>Clurtonetipres</i>	0.028	62	—	—	0.044	21	0.129	37	0.007	15
Остальные тендаидиды	0.021	—	0.005	—	0.034	—	0.006	—	0.016	—
Общая биомасса тендаидид	0.109	—	0.037	—	0.098	—	0.209	—	0.111	—
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	0.077	62	0.042	67	0.026	35	0.035	37	0.052	15
<i>Tubifex albicola</i>	0.009	12	0.004	15	0.025	15	—	—	0.055	28
Остальные олигохеты	—	—	0.047	—	0.007	—	0.089	—	0.282	—
Общая биомасса олигохет	0.086	—	0.093	—	0.058	—	0.124	—	0.380	—
<i>Pisidium</i> sp.	0.028	—	0.002	—	—	—	0.038	—	0.034	23
Прочие формы	0.252	—	—	—	—	—	0.162	—	0.071	—
Всего	0.470	—	0.182	—	0.156	—	0.533	—	0.536	—

Средняя биомасса (в г./м²) и встречаемость основных форм бентоса (в %) на серых влажных участках

Виды	Сентябрь 1953 г.		Май 1954 г.		Август 1954 г.		Май 1955 г.		Август 1955 г.	
	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость
<i>Tendipes f. l. plumosus</i>	2,224	87	5,157	62	2,100	64	4,578	68	2,032	65
<i>T. f. l. semireductus</i>	—	—	1,800	37	0,830	28	—	—	0,463	8
<i>T. f. l. plumosus-reductus</i>	0,582	87	0,640	25	0,020	9	1,020	25	0,211	19
<i>T. f. l. reductus</i>	—	—	1,149	62	1,560	64	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i>	0,070	75	0,512	100	0,040	17	0,148	90	0,151	64
<i>Procladius</i> sp.	0,148	75	0,505	87	0,030	64	0,155	91	0,213	96
<i>Glukotendipes</i>	0,10	12	0,061	37	—	—	0,068	23	0,021	11
Прочие тендииды	0,060	—	0,219	—	0,100	—	0,003	—	0,057	—
Общая биомасса тендииды	3,894	—	10,042	—	4,700	—	6,052	—	8,178	—
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	0,920	50	0,153	37	0,450	74	0,304	57	0,450	19
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0,120	25	0,048	62	0,100	60	0,217	41	1,074	77
<i>L. newaensis</i>	0,305	10	1,855	25	0,750	45	0,253	88	0,806	80
<i>Tubifex albicola</i>	—	—	—	—	—	—	0,002	17	0,007	11
<i>Lumbricellidae</i>	0,090	12	0,005	12	0,026	26	0,018	21	0,019	11
Прочие олигохеты	—	—	0,070	—	—	—	0,571	—	0,584	—
Общая биомасса олигохет	0,885	—	2,131	—	1,325	—	1,050	—	1,940	—
<i>Pisidium</i> sp.	0,222	59	0,020	25	0,210	35	0,415	—	0,101	61
Прочие формы	0,655	—	0,247	—	0,019	—	0,116	—	0,251	—
Общая биомасса без вышесказанных улиток	5,606	—	12,440	—	5,255	—	7,633	—	5,470	—
Крупные улитки	19,151	25	5,310	12	15,864	25	24,172	—	8,500	15
Всего	24,757	—	17,750	—	21,109	—	31,805	—	13,970	—

личинки *semireductus* и *reductus*; *plumosus-reductus* был немногочислен. В 1955 г. также преобладал *plumosus*, численность *plumosus-reductus* была ниже, *semireductus* встречался в незначительном количестве, а *reductus* отсутствовал совершенно. Все личинки тензидпид в устьевых

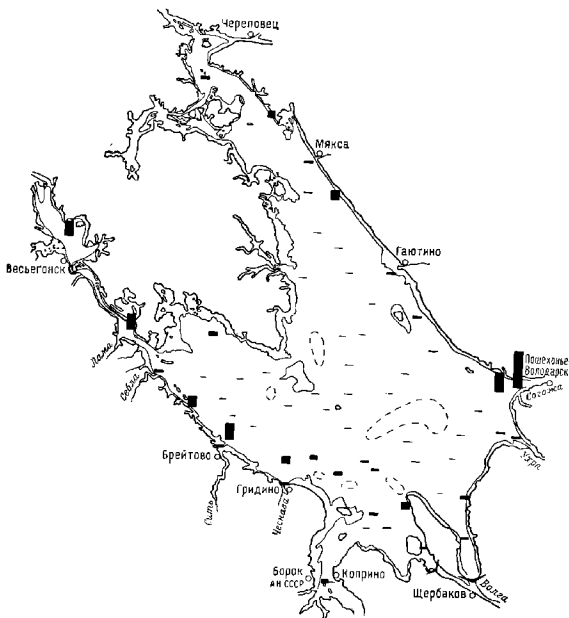


Рис. 1. Распределение биомассы личинок тензидпид в сентябре 1953 г.
Черные столбики означают количество биомассы.

участках имели большую численность, чем в открытом водохранилище, и, естественно, большую биомассу. Последняя быстро снижается по мере выхода из устьевых участков. Подобная картина отмечена также Н. Ю. Соколовой, проведившей наблюдения в Шекснинском плёсе.

Олигохеты были представлены в основном тубифицидами. Наибольшую биомассу (1—3 г/м²) давала крупная форма *Limnodrilus newaensis*, живущая в основном на течении и обычная для устьевых участков

всех рек. Довольно высокой численности достигли и *L. hoffmeisteri*, форма также характерная для устьевых участков. В последних значительно чаще, чем в открытом водохранилище, встречались крупные моллюски — *Anodonta piscinalis*, *Unio pictorum*, *Viviparus viviparus*.

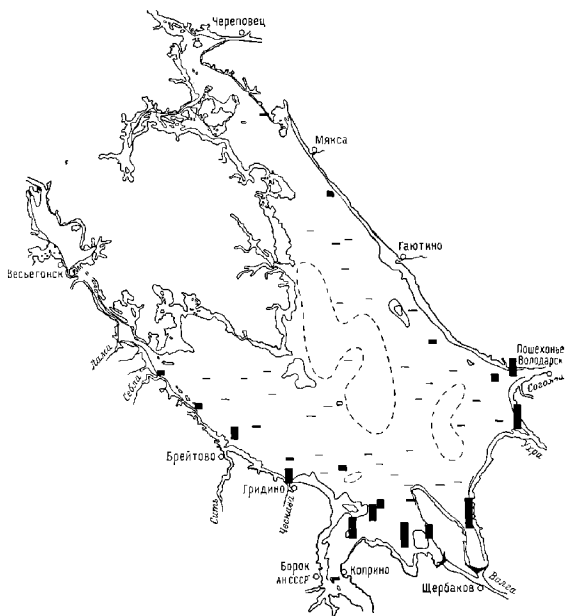


Рис. 2. Распределение биомассы личинок телдинидей в мае 1954 г.

Обозначены те же, что и на рис. 1.

В съемках 1954—1955 гг. в Переборском заливе и у северной оконечности Рожновского мыса (станция 74) была найдена *Dreissena polymorpha*, раньше здесь не встречавшаяся.

Средняя биомасса бентоса в устьевых участках весной оказывается выше, чем осенью, т. е. наблюдается такое же явление, как и на торфянистых илах.

Общая биомасса тендипедид в 1955 г. оказалась ниже ($7.633-5.470 \text{ г/м}^2$), чем в предыдущие годы ($12.600-7.850 \text{ г/м}^2$), что в значительной мере связано с падением их численности в устьевых участках, в частности в полевском.

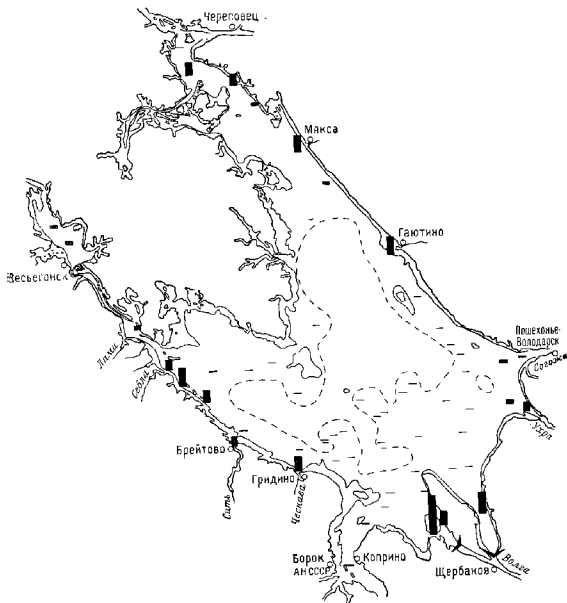


Рис. 3. Распределение биомассы личинок тендипедид в августе 1954 г.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Средняя биомасса мотылей зимой 1952—1953 гг. на разрезе Борок—Коприно (средняя часть полевского устьевых участка), по данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955), составляла 13.235 г/м^2 . Зимой 1953—1954 гг., по нашим данным, она снизилась до 1.635 г/м^2 . Затем несколько поднялась в 1954—1955 гг. (3.125 г/м^2), но все же оставалась в 10 раз более низкой, чем в первую зиму наблюдений.

Анализ весенне-летних материалов 1954—1955 гг. по волжскому устьевому участку также показал резкое снижение биомассы мотылей, которая составляла, например, у Коприна (станция 1) 1.5 и 2.5 г/м². Причина такого явления кроется, на наш взгляд, в условиях гидрологи-

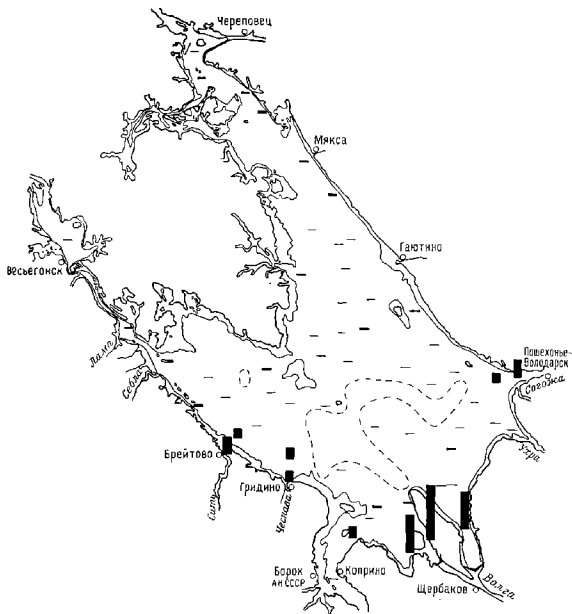


Рис. 4. Распределение биомассы личинок тензидипед в мае 1955 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ческого режима 1953 г. Высокое стояние уровня воды до поздней осени 1953 г. способствовало расселению личинок мотылей второй генерации на больших площадях мелководья. Они остались зимовать на участках дна, удаленных от русла. Следующий 1954 год, напротив, отличался низким уровнем. Личинки, заселившие прибрежную зону, оказались на обгаженных участках дна, и, по-видимому, основная масса их погибла.

Это подтверждается тем, что весной 1954 г. в грунтах незатопленной прибрежной зоны было обнаружено большое количество мотылей (Мордухай-Болтовской, 1958 г.).

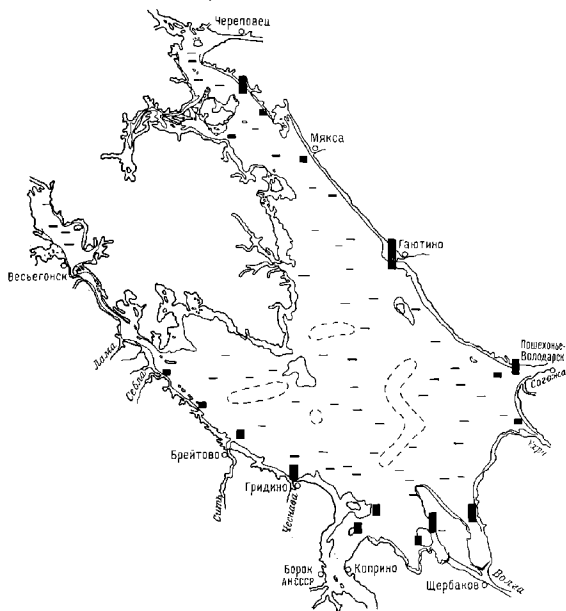


Рис. 5. Распределение биомассы личинок тендипедид в августе—сентябре 1955 г. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Распределение биомассы бентоса в 1953—1955 гг.

Распределение биомассы личинок тендипедид в сентябре 1953 г., мае и августе 1954 и 1955 гг. показано на рис. 1—5. В центральной части водохранилища тендипедид чрезвычайно мало. Они локализируются в основном в прибрежных частях водохранилища и в устьевых участках рек. В Центральном плёсе были обнаружены места, на которых в донных пробах не было встречено ни одной личинки тендипедид, а иногда и вообще каких-либо донных беспозвоночных. По данным сентябрьской съемки

1953 г. (рис. 1), личинки тендинид не были обнаружены в пробах на 13 станциях (из 54). Эти «мертвые» области лежат в Центральном плёсе в виде пятен на задренированных почвах. По данным мая 1954 г. (рис. 2), незаселенная личинками площадь несколько увеличилась и перемести-

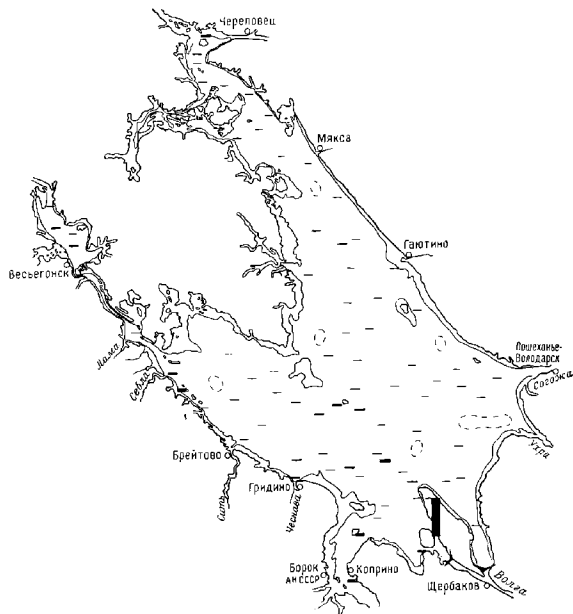


Рис. 6. Распределение биомассы олигохет в августе—сентябре 1955 г.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

лась, захватив частично торфянистые илы. К августу 1954 г. (рис. 3) «мертвая» зона еще расширилась и охватила всю центральную часть водохранилища, вторглась в Шекнинский и Моложский плёсы. Отсутствие личинок тендинид в августе было отмечено уже на 27 станциях (из 55), а на 5 станциях донные беспозвоночные отсутствовали вообще. В мае и августе 1955 г. (рис. 4, 5) эти области сократились, раздробили-

лись на пятна. И так, по данным 4 лет, можно сказать, что районы отсутствия личинок тендипедид имеются всегда. Они располагаются в центральной части водохранилища преимущественно на незаиленных почвах, но не сохраняют постоянного местоположения.

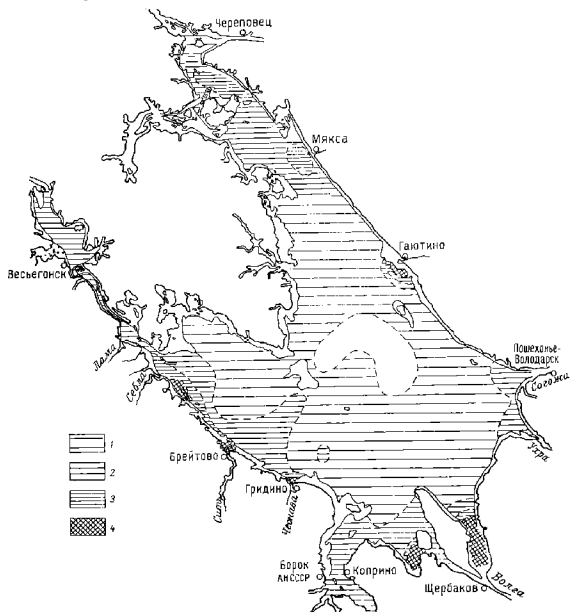


Рис. 7. Распределение общей биомассы в августе 1954 г.

1 — биомасса ниже 1 г/м^2 ; 2 — биомасса от 1 до 5 г/м^2 ; 3 — биомасса от 5 до 10 г/м^2 ; 4 — биомасса выше 10 г/м^2 .

Распределение биомассы тендипедид в водохранилище соответствует в основном распределению биомассы руководящей формы — мотыля, который дает очень высокую биомассу в устьевых участках водохранилища и меньшую на старых руслах рек. Постоянной границы распределения мотыля провести нельзя, поскольку при разных съемках она имела различные очертания. В общем можно сказать, что мотыли почти не обитают за пределами 10—12 км от берега, а по данным съемок 1954 г., граница

их распространения была сильно «прижата» к берегам в связи с изменением положения береговой линии.

Распределение биомассы олигохет (рис. 6) не обнаруживает такой ясно выраженной закономерности, как у тендипедид. Замечается тенден-

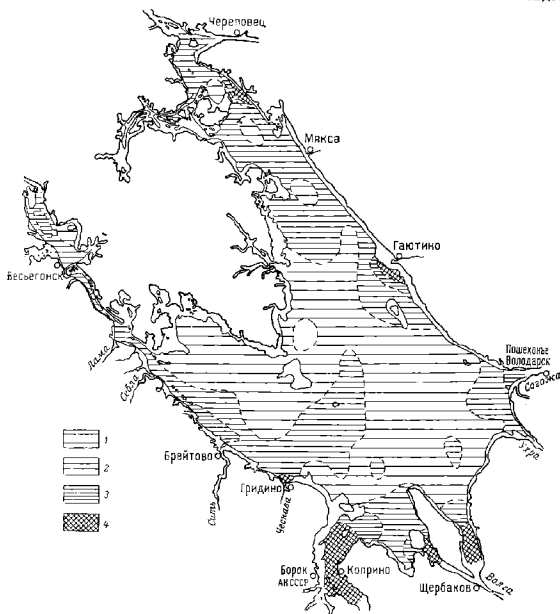


Рис. 8. Распределение общей биомассы в августе 1955 г.

Обозначения те же, что и на рис. 7.

ция к увеличению биомассы и численности олигохет в районах, приближенных к устьевым участкам, и в самих этих участках. Тубифициды в открытой части водохранилища рассеяны по всем биотопам в значительно меньшем количестве, чем в устьевых участках рек, и даже на станциях, приближенных к берегам, не дают высокой биомассы.

Распределение общей биомассы бентоса отражено на картах изобент (рис. 7 и 8), выполненных по данным наиболее полных съемок 1954 и 1955 гг. Наиболее высокая биомасса наблюдается в устьевых участках и пред-

плотинном районе (свыше 10 г/м^2). По периферии подоема, исключая устьевые участки, биомасса обычно выше 1 г/м^2 , а местами достигает 5 и даже 10 г/м^2 . Последнее характерно для бывших русел рр. Шексны, Мологи, Волги и пойменных озер. Центральные участки подоема населены чрезвычайно бедно, биомасса на них обычно не превышает 1 г/м^2 .

При сравнении распределения биомассы бентоса по отдельным годам видно, что в 1953 г. от мая к осени произошло резкое падение биомассы на торфянистых илах открытой части водохранилища: почти в $2\frac{1}{2}$ раза (с 5.60 г/м^2 в мае до 2.18 г/м^2 в сентябре, включая и предплотинные участки). Значительно расширились области полного отсутствия тендипедид. Весной 1954 г. биомасса была ниже, чем в соответствующий период 1953 г. К осени наблюдалось ее дальнейшее падение, однако не столь сильное, как в предыдущем году (4.42 г/м^2 в мае и 3.07 г/м^2 в августе). Области отсутствия тендипедид еще расширились, значительно понизилась численность, и резко выступила «прижатость» мотыля к берегам. Преобладавшая ранее личиночная форма *Tendipes plumosus-reductus* уступила место форме *plumosus*. 1955 год отличается повышением биомассы бентоса — 5.8 г/м^2 в мае и 4.17 г/м^2 в августе—сентябре, что близко по величине к биомассе 1952 г. Область отсутствия тендипедид распалась на отдельные участки. На некоторых станциях в открытом водохранилище появились мотыли.

Таким образом, угнетение бентофауны в 1953—1954 гг., связанное, как уже отмечалось, с особенностями режима уровня этих лет, в 1955 г. стало ослабляться.

ВЫВОДЫ

1. Материалы съемок 1953—1955 гг. подтверждают установленную ранее картину распределения бентоса в Рыбинском водохранилище: в открытой части водоема наблюдается чрезвычайная бедность видового состава и количества бентоса. Более богатая бентофауна локализована в устьевых участках впадающих в водохранилище рек.

2. По отдельным биотопам открытой части водохранилища средняя биомасса (без крупных ушконог), по данным наблюдений с сентября 1953 по август 1955 г., составляет: на торфянистых илах — 2.28 г/м^2 , на незаиленных почвах — 0.75 г/м^2 , на песках — 0.39 г/м^2 . То же, но по данным всех семи съемок (с мая 1952 по август 1955 г.) и со включением приплотинных участков, составит: на торфянистых илах — 4.23 г/м^2 , на незаиленных почвах — 0.81 г/м^2 , на песках — 0.27 г/м^2 .

Средняя биомасса бентоса для всей открытой части водохранилища с сентября 1953 по август 1955 г. равнялась 2.00 г/м^2 , т. е. была ниже, чем по данным съемок августа 1952 г. и мая 1953 г. (2.40 г/м^2); по всем семи съемкам — 2.20 г/м^2 , не включая крупных моллюсков. С включением их средняя биомасса равна 3.20 г/м^2 .

В устьевых участках на серых илах средняя биомасса с сентября 1953 по август 1955 г. составила 7.28 г/м^2 (без крупных моллюсков), а с ними — 21.87 г/м^2 .

3. Биомасса бентоса и численность составляющих его форм подвержены колебаниям как в течение года, так и по годам. Биомасса бентоса весной богаче, чем осенью, что связано, очевидно, с тем, что весенняя съемка производилась всегда до первого массового вылета тендипедид. В отдельные годы изменялось соотношение личиночных форм рода *Ten-*

dipes, в 1952—1953 гг. доминировала личиночная форма plumosus-reduc-tus, а в 1954—1955 гг. — plumosus.

Значительное понижение биомассы бентоса произошло осенью 1953 г. По-видимому, это вызвано длительным стоянием высокого уровня воды и в связи с этим расселением тендипедид второго поколения по прибрежью. В результате в устьевом участке Волги зимой 1953—1954 гг. наблюдалась крайне низкая биомасса бентоса (в 10 раз ниже, чем зимой 1952—1953 гг.). Наиболее низкой в 1954 г. биомасса бентоса за все годы наблюдений была и в открытой части водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- А лексеев Н. К. 1955. О расселении личинок хирономид по водсему. *Вопр. ихтиолог.*, вып. 5.
- К у р д и н а Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. *См. настоящий выпуск.*
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д., Ф. Д. М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й и Г. Я. Я н о в с к а я. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. *См. настоящий выпуск.*
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. *Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.*
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и А. И. Ш и л о в а. 1955. О временно-планктонном образе жизни личинок. *ДАН СССР*, т. 105, № 1.
- М а л е в и ч Н. И. 1952. Олигохеты Галичского озера и прилежащих водоемов. *Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ.*, т. 4.
- С о р о к и н Ю. И. 1956. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. *См. настоящий сборник.*
- Ш и л о в а А. И. 1955. О фильтрационном способе питания мотыля. *ДАН СССР*, т. 105, № 3.
- Ш и л о в а А. И. 1958. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes* Mg.) Рыбинского водохранилища. *См. настоящий сборник.*
-

А. В. Монаков

ЗООПЛАНКТОН ВОЛЖСКОГО УСТЬЕВОГО УЧАСТКА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗА ПЕРИОД 1947—1954 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Целью настоящей работы было установление закономерности сезонных и годовых изменений численности и биомассы зоопланктона в водном устьевом участке Рыбинского водохранилища с 1947 по 1954 г. и на

основе этого — выяснение процесса формирования зоопланктона. Для этого были использованы материалы восьмилетних сборов на трех станциях этого участка по разрезу Борок—Коприно (рис. 1). Две станции располагались на поймах Волги и одна на русле ее.

Сбор материалов до 1952 г. проводился сотрудниками биологической станции «Борок» И. Ф. Овчинниковым и А. Л. Ильинским, а в последующие годы — сотрудниками лаборатории гидробиологии этой станции. Прибором для сбора зоопланктона служила количественная планктонная сеть (газ. №№ 49, 52) с диаметром входного отверстия 19 см, а с 1952 г., кроме нее, — планктоночерпатель Богорова с газом № 61.

При сборе планктона сеткой облавливался весь столб воды от дна до поверхности, а в местах, где наблюдалось сильное

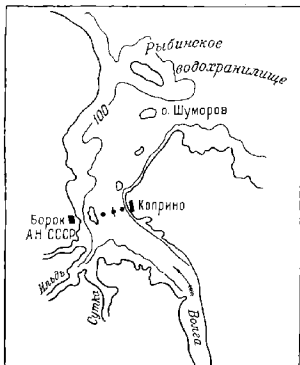


Рис. 1. Схематическое расположение станций на разрезе Борок—Коприно.

«цветение» воды и, следовательно, ухудшалась фильтрация, сетка протягивалась от дна до глубины 2 м и отдельно от глубины 2 м до поверхности, после чего все содержимое сливалось в одну банку.

Собранный материал фиксировался 4%-м формалином. Проба планктона концентрировалась до объема 40 см³. С помощью штемпель-пипетки на 0,2 см³ в 1/200 части объема пробы просчитывались под микроскопом

коловратки и науплиальные стадии копепоид. Все остальные зоопланктонные животные просчитывались в камере Богорова под бинокляром в 1/10 объема пробы. Расчет биомассы производился путем пересчета общей численности определенного вида на его индивидуальный вес по таблицам Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954). Во всех случаях организмы определялись до вида и измерялись с помощью окуляр-микрометра. Самцы, самки и молодь учитывались отдельно.

Таким образом, был обработан материал 1947—1954 гг. в количестве 248 проб. Из них 58 обработаны научными сотрудниками станции Э. Д. Мордухай-Болтовской и Е. Ф. Мануйловой, а остальные — автором.

Весь материал по годам распределялся следующим образом:

Количество проб	Количество проб
1947 г. — 5	1951 г. — 28
1948 г. — 17	1952 г. — 21
1949 г. — 36	1953 г. — 60
1950 г. — 40	1954 г. — 42

Полученные данные позволили нам вычислить среднюю численность и биомассу организмов в 1 м³ по разрезу в целом. Для этого для каждой станции суммировалась биомасса поверхностных и придонных слоев и выводилась средняя арифметическая. После этого рассчитывалась средняя для трех станций. На основании этих цифровых данных были построены кривые сезонной динамики общей биомассы за ряд лет, а также кривые колебания численности и биомассы руководящих видов планктофауны исследованного участка.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА

Состав зоопланктона в волжском устьевом участке почти тот же, что и в открытой части Рыбинского водохранилища, как это видно из данных А. Л. Ильинского и работы Мордухай-Болтовского (1954). В волжском эстуарии отсутствует только *Holopedium gibberum*, встречающийся единично в северной части водохранилища.

Планктонный комплекс открытых и устьевых частей Рыбинского водохранилища складывается из 3 группы организмов — кладоцер, копепоид и коловраток. Первая из них наиболее богата в видовом отношении (до 15 видов). Затем идет группа веслоногих, включающая 10 видов, и, наконец, коловратки — 9 видов.

Отдельные представители этих групп встречаются в водохранилище круглый год. Другие, появляясь весной, почти целиком выпадают из водоема в летний период и вновь встречаются поздней осенью, после значительного похолодания.

Руководящими формами кладоцер являются *Daphnia longispina* Leudig., *Bosmina coregoni longispina* Baird., *B. c. coregoni* Baird. Эти формы определяют основную продукцию планктона. В летний период широко распространены *Limnoscidea frontosa* Sars., *Leptodora kindtii* Focke, *Bythotrephes longimanus* Leudig., *Chydorus sphaericus* O. F. M., *Daphnia cucullata* Sars. Руководящие формы копепоид *Diaptomus gracilis* Sars., *D. graciloides* Lill., *Mesocyclops leuckarti* Claus., *M. oithonoides* Sars. Весной в незначительном количестве встречаются *Cyclops strenuus* Fisch., *C. kolensis* Lill., летом — наездка *C. vicinus* Uljan.

Руководящими формами коловраток являются *Asplanchna priodonta* Gosse, *Illoricata* gen. sp., *Keratella cochlearis* (Gosse), *K. quadrata* (Müll.), *Polyarthra trigla* Ehrh.

Отсутствие опубликованных данных по планктону верхней Волги в районе Рыбинской ГЭС за годы, предшествующие образованию водохранилища, не дает возможности проследить первоначальный процесс формирования планктофауны. Что же касается периода с 7-го по 14-й год существования водохранилища (1947—1954 гг.), то имеющиеся данные позволяют предполагать, что в видовом составе планктона неслучайно за этот период изменений не произошло. У предшествующих авторов не указан только *Cyclops kolensis* Lill. Этот циклоп был определен в 1954 г. Ф. Д. Мордухай-Болтовским. Просмотр планктонных проб показал, что этот вид в них встречался и в предшествующие годы. Отсутствие его в списках предыдущих авторов, возможно, связано с ошибкой в определении, так как вообще различение видов этого рода затруднительно. *C. kolensis* представляет интерес, так как в литературе нет данных о нахождении его в водоемах средней полосы. По данным В. М. Рылова (1948), его местообитанием в пределах СССР являются Кольский полуостров и водоемы группы Новосибирских островов. В последнее время он был обнаружен в составе планктона Байкала.

Не изменилось за период 1947—1954 гг. и количественное соотношение форм. Правда, за 1947 г. мы можем использовать данные только осенне-зимних сборов, так как летом материал не собирался. Но можно предполагать, что за этот период видовой состав планктона 1947 г. ничем не отличался от такового последующих годов. В теплые месяцы года как в 1948, так и в последующие годы наших наблюдений руководящими формами продолжали оставаться те же самые виды. Из кланопер — это *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, из копепод — *Mesocyclops oithonoides*, *M. leuckarti* и оба диаптомуса.

Для первых шести лет существования водохранилища есть лишь данные И. В. Комаровой по Волжскому плёсу за 1944—1945 гг. и данные М. Ф. Соколовой за 1946 г.

По И. В. Комаровой, в волжском устьевом участке, в районе Копринно-Смисцено, в 1944—1945 гг. основными формами зоопланктона были виды родов *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Chydorus*, *Bosmina*, *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Cyclops*, *Diaptomus*. Отсутствие определений видов не позволяет нам провести сравнение видового состава, однако наличие в числе основных форм *Chydorus* и особенно ныне почти не встречающейся *Diaphanosoma* говорит о том, что планктон несколько отличался от современного.

По данным Е. И. Киселевой (1954), в 1946—1948 гг. руководящими планктоными формами являлись: *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *D. cristata*, *Bosmina coregoni longispina*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Diaptomus gracilis* и *D. graciloides*. Вероятно, эти данные в большей степени относятся к 1946 г., и, судя по ним, можно заметить, что состав зоопланктона был несколько иным. Все это позволяет нам предполагать, что формирование видового состава планктофауны в волжском устьевом участке закончилось к 1947—1948 гг., т. е. на 7—8-й год существования водохранилища.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ПО РАЗРЕЗУ БОРОК—КОПРИНО

Поскольку изучение горизонтального распределения зоопланктона требует густой сети станций, мы не можем говорить о его распределении по всему участку, исходя из данных 3 станций разреза. Тем не менее нужно отметить, что различия в видовом составе планктона между пой-

менными и русловыми станциями не наблюдается. Количественные различия, напротив, довольно ярко проявляются. Намечается тенденция к увеличению как численности, так и биомассы в направлении от бывшей правой поймы к левой.

Несмотря на то, что станции располагаются на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга, нередки случаи, когда за один и тот же срок биомасса зоопланктона левой поймы в 10 и более раз превышает таковую правой. Это обстоятельство может быть объяснено следующим. Обе пойменные станции располагаются на 5-метровой глубине и характеризуются отсутствием водной растительности. На станции левой поймы, видимо, создались более благоприятные температурные условия для развития планктофауны. Нередки случаи, когда температура на левой пойме на 3—4° превышает температуру противоположной пойменной станции. Возможно, здесь сказывается влияние хорошо прогреваемой обширной мелководной зоны. Кроме того, в отличие от правой поймы, занимающей незначительную площадь, левая пойма отличается большей протяженностью от русла к берегу.

В табл. 1 приведены данные средних биомасс за период с мая по октябрь в течение трех лет. За остальные годы средняя биомасса нами не вычислялась, поскольку в них часто отсутствовали сборы на правой или левой пойменных станциях.

Таблица 1.

 Биомасса зоопланктона (в г/м³) на правой и левой поймах

1949 г.		1950 г.		1951 г.	
левая пойма	правая пойма	левая пойма	правая пойма	левая пойма	правая пойма
0.473	0.315	0.543	0.183	0.470	0.105

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ЗООПЛАНКТОНА

Как видно из рис. 2—9, сезонные колебания биомассы зоопланктона довольно значительны. Динамика общей биомассы зоопланктона в 1948—1954 гг., если ее выразить в виде кривой средних за все годы, характеризуется двухвершинностью (рис. 9). По сравнению с открытыми частями водохранилища сезонная динамика зоопланктона в устьевом участке обладает некоторыми особенностями. Это выражается прежде всего в общем ходе развития планктона.

Если, по данным Э. Д. Мордухай-Болтовской за 1952 г. и по сообщению Е. Ф. Магуйловой за 1953 г., для открытых частей водохранилища имеются два максимума биомассы, то в устьевом участке эта закономерность в отдельные годы нарушается, и второй подъем несколько ступенчатся. Это видно из рис. 3, 4, 6 и 7.¹ Мы склонны объяснять это явление специфичностью гидрологических условий в устьевых участках. В них резко проявляются особенности режима водохранилища. Как правило, к осени усиливается сработка уровня. Возникновение при этом

¹ Следует, однако, заметить, что в 1950 и 1952 гг. (рис. 4 и 6) отсутствуют сентябрьские сборы, поэтому эти кривые могут недостаточно верно отражать динамику зоопланктона, так как возможно, что именно в сентябре в эти годы также был второй подъем биомассы зоопланктона.

непостоянных, но тем не менее довольно значительных течений пульсирующего характера приводит к частичной смене водной массы в устьевом участке, что несомненно может оказывать влияние на общий ход развития планктона. Однако для многих видов (*Bosmina*, *Diaptomus* и др.) сброс в осенний период не оказывает тормозящего действия на подъем их численности и биомассы во вторую половину лета. У этих видов почти во все годы намечается вторичный подъем биомассы.

Во все годы наблюдений май характеризуется низкой биомассой, которая увеличивается с повышением температуры и достигает максимума

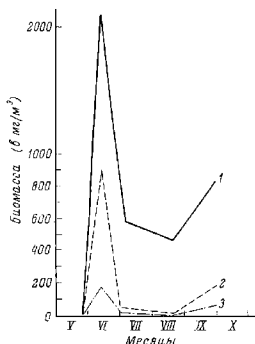


Рис. 2. Динамика биомассы зоопланктона в 1948 г.

1 — общая биомасса; 2 — биомасса *Daphnia longispina*; 3 — биомасса *Bosmina coregoni*.

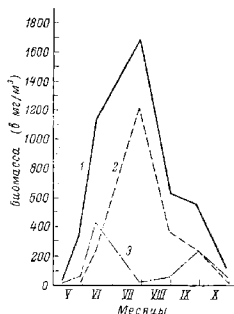


Рис. 3. Динамика биомассы зоопланктона в 1949 г.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

в июне—июле. Вслед за подъемом следует довольно резкое ее падение, несмотря на то, что температура продолжает оставаться высокой. Оставаясь высокой в течение августа, биомасса зоопланктона дает новый, менее выраженный подъем в сентябре, а затем вновь снижается в октябре и еще более — в ноябре. Только в 1954 г. второй подъем наблюдался уже в конце августа.

Во все годы наблюдений подъем биомассы был обусловлен массовым развитием *Bosmina coregoni longispina* и *Daphnia longispina*.

Открытое водохранилище несколько отличается от устьевых участков количественным соотношением форм. Так, например, в открытой части босмин встречается преимущественно *Bosmina coregoni longispina*, в устьевом же участке почти во все годы преобладает форма *Bosmina coregoni coregoni*. *Daphnia cucullata* в открытой части встречается в незначительных количествах, в устье же ежегодно появляется в июне и в некоторых случаях дает биомассу до 400 мг/м³.

Причины этого несоответствия прежде всего связаны с различием гидрологических условий между устьевой и открытой частью водохра-

ния. С одной стороны, как указывалось, первая больше подвержена влиянию сброса, с другой стороны, термический режим открытого водохранилища несколько отличается от такового устьевых участков. В весен-

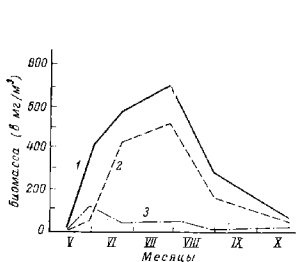


Рис. 4. Динамика биомассы зоопланктона в 1950 г.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

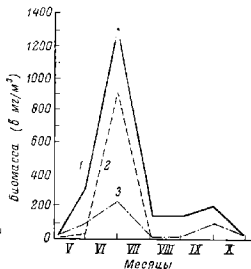


Рис. 5. Динамика биомассы зоопланктона в 1951 г.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

ний период прогревание водной массы идет от берегов к центру. Нередки случаи, когда температура воды в открытой части водохранилища на 4—5° ниже температуры воды устьевых участков. В осеннее время, наоборот,

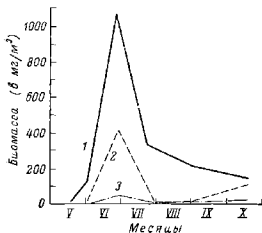


Рис. 6. Динамика биомассы зоопланктона в 1952 г.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

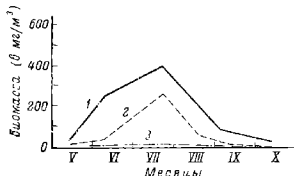


Рис. 7. Динамика биомассы зоопланктона в 1953 г.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

рет, в открытых частях водохранилища дольше сохраняется тепло. Такие различия не могут не отразиться на ходе развития зоопланктона.

На состав планктофауны, возможно, оказывает влияние вода, сбрасываемая Угличской ГЭС. По наблюдениям Е. Ф. Мануйловой, для планктона Угличского водохранилища характерна *Bostrina coregoni core-*

goni. В Волжском плёсе она преобладает над другой формой. В открытой же части ее заменяет *Bosmina coregoni longispina*.

Зимой зоопланктон в период с ноября по апрель характеризуется во все годы очень низкими цифрами биомассы. В отношении видового состава зоопланктон также очень небогат. Его основными компонентами являются копепоидные стадии циклопид, зрелые *Daphnia longispina* и оба вида диаптомусов. Очень редко в планктонных пробах встречаются отдельные

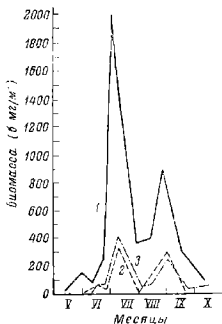


Рис. 8. Динамика биомассы зоопланктона в 1954 г.

обозначения те же, что и на рис. 2.

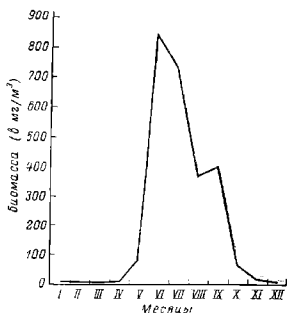


Рис. 9. Динамика биомассы зоопланктона в течение года по средним данным за 7 лет наблюдений.

экземпляры босмин. Из коловраток в течение всего зимнего периода встречаются преимущественно виды рода *Keratella*, в меньшем количестве — *Polyarthra* и некоторые беспанцирные.

В отдельные годы нами иногда отмечались скопления половозрелых особей диаптомусов (в феврале 1949 г. в поверхностном слое их численность достигла 3000 экз./м³ с биомассой до 300 мг/м³). В открытой части в 1953 г. нами были отмечены аналогичные скопления дафний. Такого рода явления, на наш взгляд, возможно, связаны с распределением икры в водоеме. Вообще же зимняя биомасса планктона, как уже говорилось, отличается крайне низкими величинами и колеблется, как показывает рис. 9, в пределах 5–10 мг/м³.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РУКОВОДЯЩИХ ВИДОВ

Как уже говорилось, биомасса *Daphnia longispina* составляет основу общей биомассы зоопланктона, и колебания последней обусловлены главным образом изменениями, происходящими с дафниями. Первый подъем общей биомассы во все годы происходил за счет развития *D. longispina* и в меньшей степени — босмин.

Daphnia longispina. С января по май численность дафний в волжском устьевом участке очень низка. Со второй половины мая коли-

чество их начинает возрастать, в планктоне появляются зрелые самки. С повышением температуры начинается усиленное партеногенетическое размножение, о чем свидетельствует возрастающее количество в пробах планктона молодых особей. Максимальной величины численность дафнии достигала в 1948, 1951, 1952 и 1954 гг. к концу июня—началу июля, в 1949, 1950 и 1953 гг. — в конце июля при температуре 18—20°.

Вслед за максимумом следует падение общей биомассы, в то время как численность зачастую продолжает оставаться высокой за счет большого количества ювенальных стадий. Возможно, что на понижение биомассы оказывает влияние выедание *D. longispina* рыбами. По данным ихтиологической лаборатории станции, этот вид занимает значительное место в питании как молоди, так и взрослых рыб планктофагов.

В 1949—1953 гг. численность и биомасса *D. longispina* продолжает снижаться к осени, и к октябрю—ноябрю достигает своего минимального значения. Исключения составляют первый и последний годы наших наблюдений (1948 и 1954 гг.), когда у этого вида наблюдался второй максимум, хотя значительно меньший, чем первый. В 1948 г. он отмечался в конце сентября, в 1954 г. — в конце августа.

Если *D. longispina* является круглогодичной формой, способной в отдельных участках давать подъем биомассы в зимнее время, то развитие и размножение *D. cucullata* происходит исключительно в июне. Этот вид практически отсутствует в остальное время года.

Bosmina coregoni представлен двумя формами: *coregoni* и *longispina*. Встречаются они оба, но, как правило, доминирует *coregoni*. Исключение составляет 1952 г., когда по численности и биомассе на первое место выступает *longispina*.

В отличие от *Daphnia longispina*, *B. coregoni*, как правило, дает два максимума (исключения составляют 1950 и 1953 гг.): первый приурочен к периоду развития дафний или предшествует ему, второй наблюдается в августе и сентябре. Численность босмины сравнительно высокая в октябре, снижается к ноябрю и остается низкой в течение всей зимы и весны.

Нужно упомянуть и о ряде форм, которые постоянно входят в состав планктона, не являясь руководящими.

Из клadoцер, приуроченных в своем развитии к определенным срокам, но в ряде случаев дающих высокую биомассу, можно указать хищников — *Leptodora* и *Bythotrephes* и фильтраторов *Limnosed*. Это крупные, типично летние планктонные формы, достигающие высокой численности в июле—августе.

Из копепоид оба вида *Mesocyclops* и *Diaptomus* наиболее широко представлены в водохранилище. Развитие мезоциклопсов приурочено к вегетационному периоду. Отдельные скопления диаптомусов были обнаружены и в зимний период. Половозрелые формы *Cyclops kolensis* и *C. strenuus* Fisch. встречаются в осенний период, практически выпадая из состава планктона летом. Осенью и зимой в незначительном количестве встречаются копепоиды этих видов. *Cyclops vicinus* изредка встречается исключительно в летних пробах. Развитие *Heteroscore appendiculata* Sars. приурочено к развитию *Cyclops kolensis*. Нахождение его единичных экземпляров в летне-осенний период носит случайный характер.

Коловратки развиваются главным образом в летние месяцы. Оба вида *Keratella* дают максимум в мае—июне, *Polyarthra*, *Notholea*, *Asplanchna*, *Conochilus* — в июне—августе. Последние два вида появляются в мае и исчезают осенью и совершенно отсутствуют в холодные месяцы.

ГОДОВАЯ ДИНАМИКА БИОМАССЫ ЗООПЛАНКТОНА ВОЛЖСКОГО УСТЬЕВОГО УЧАСТКА

На рис. 10 кривая изображает изменение средней биомассы за вегетационный период с мая по октябрь в течение 1948—1954 гг.¹

Как видно из рис. 10, намечается тенденция к падению средней биомассы зоопланктона от 1948 к 1954 г. По сравнению с 1948 г. средняя биомасса к 1953 г. уменьшилась в 3—4 раза. В 1954 г. она повысилась, но все же оказалась почти вдвое меньшей, чем в 1948 г. Сравнение ее максимальных значений в различные годы не дает картины непрерывного падения. Наоборот, зачастую максимальная биомасса последующего

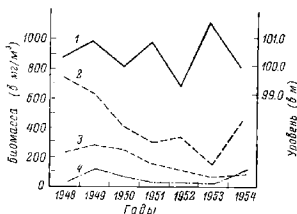


Рис. 10. Динамика биомассы зоопланктона за вегетационный период и годовые колебания уровня.

1 — уровень; 2 — общая биомасса; 3 — биомасса *Daphnia longispina*; 4 — биомасса *Bosmina coregoni*.

года превышает биомассу предыдущего. Так, например, в 1948 г. величина максимальной биомассы была 2,145 г/м³, в 1949 г. — 3,026 г/м³, в 1951 г. — 2,460 г/м³ и в 1954 г. — 2,134 г/м³. В табл. 2 даны величины среднегодовой биомассы без учета зимних месяцев.

Чем же вызвано последовательное снижение среднегодовой биомассы? Анализ обработанных данных говорит о том, что в первые годы наблюдений (1948—1950 гг.) в течение всего вегетационного периода биомасса продолжает оставаться относительно высокой (рис. 2). Даже в месяцы минимума ее величина колеблется в пределах

500—600 мг/м³. В последующие годы (рис. 5—7) колебания выражены резко, биомасса более продолжительное время (со второй половины лета) остается низкой.

Падение среднегодовой биомассы происходит главным образом за счет понижения ее в августе (исключение составляет 1954 г.). Приводим цифры общей биомассы за август в различные годы:

1948 г. — 471 мг/м ³	1951 г. — 187 мг/м ³
1949 г. — 614 »	1952 г. — 231 »
1950 г. — 286 »	1953 г. — 187 »

Может быть, падение летней биомассы зоопланктона происходит за счет увеличения интенсивности цветения синезеленых водорослей.

На увеличение интенсивности цветения из года в год указывала Преображенская в материалах по составу и распределению планктона в Моложском плесе за 1947—1949 гг. Кроме того, сравнение данных Е. И. Каселевой (1948) и К. А. Гусевой (1952) говорит о подобном же явлении. Так, в 1948 г. развитие синезеленых было незначительно и в период максимума достигало не более 842 клеток в 1 см³. Напротив, 1953 год отличался чрезвычайной интенсивностью развития этих водорослей, коли-

¹ Отсутствие сборов в октябре 1948 г. и в сентябре 1950 и 1952 гг. заставляло нас принять в указанные месяцы среднюю биомассу, равную средней биомассе за соответствующие месяцы других лет.

чество которых в 1 см³ колебалось от 10 до 25 тыс. клеток. Правда, эти данные относятся к открытой части водохранилища.

Отрицательное действие синезеленых, возможно, проявляется косвенным образом. Ряд авторов (Разумов, 1948; Гусева, 1952; Мануйлова, 1953) отмечает угнетающее действие цветения на развитие бактерий. В оз. Заозерье, Клязьменском и Учинском водохранилищах этими авторами наблюдалось падение общего числа бактерий в период интенсивного нарастания синезеленых.

На токсичность синезеленых подорослей указывает А. П. Брагинский (1955). Помещенные им в сосуды с вытяжкой из *Anabaena* и *Microcystis* планктонные организмы быстро погибали.

Таблица 2

Биомасса зоопланктона (средняя за вегетационный период)

Год	Биомасса (в г./м ³)	Год	Биомасса (в г./м ³)
1948	0,729	1952	0,329
1949	0,635	1953	0,156
1950	0,407	1954	0,450
1951	0,298		

Как указывалось, основную продукцию зоопланктона составляет *Daphnia longispina*. Поэтому и динамика общей биомассы определяется динамикой биомассы этого вида. Характерно постепенное падение с 1949 г. биомассы дафний, которая к 1954 г. сокращается втрое (рис. 10). Вскрытие причины этого явления требует глубокого знания биологии дафний.

На основании имеющихся данных объяснить его не представляется возможным. Сходный вид имеет крипид биомассы *Bosmina coregoni* с той разницей, что в 1954 г. намечается ее некоторый подъем.

На рис. 10 приводится кривая колебания среднегодовых уровней по данным Петраковского лодочного пункта в волжском устьевом участке. Намечается явная связь между величинами средней биомассы и уровнем. Как видно из рис. 10, многоводный год регулярно сменяется маловодным. Высоким по уровню годам, какими являются 1951 и 1953 гг., соответствуют низкие значения биомассы. Наоборот, маловодные годы характеризуются некоторым ее возрастанием. Особенно ярко эта зависимость проявляется в 1952, 1953 и 1954 гг. и в меньшей степени в период 1950—1952 гг. В последнем случае 1950 год представляет исключение. Как видно из рис. 10, при падении в этом году среднегодового уровня наблюдается снижение средней биомассы. Возможно, что такое отклонение от общей зависимости объясняется особыми температурными условиями 1950 г., повлиявшими на ход развития дафнии. Температуры воды в этом году (средние по месяцам) были: в июне — 15,4°, в июле — 17,5°, в августе — 15,8°, в сентябре — 13,3°, тогда как в другие годы они выражались значительно более высокими цифрами. Так, например, в 1948 г. температура в июне была 19°, в июле — 18,4°, в августе — 17,8° и в сентябре — 13,4°. Почти такие же температуры отмечались и в остальные годы.

Проследить зависимость биомассы от уровня в зимний период не удалось. Причина этого заключается в том, что зимой почти все виды, составляющие основу летнего планктона, резко сокращают свою численность, а то и совсем выпадают из его состава.

Зависимость биомассы от уровня в полной мере проявляется и в открытой части водохранилища, о чем свидетельствуют данные Э. Д. Мор-

духай-Болтовской по 1952 г. и данные, сообщенные Е. Ф. Мануйловой по матерпалам 1953—1955 гг. Эта зависимость, возможно, связана со значительными увеличениями объема водной массы при повышении уровня. Поднятие его на 1 м увеличивает объем водохранилища на 3—4 тыс. км³. Можно предположить, что при этом происходит как бы «разбавление» планктона большим количеством воды. Зависимость объема воды Рыбинского водохранилища от его уровня характеризуется следующими цифрами:

Высота уровня (в м)	Объем водной массы (в тыс. км ³)
96	4,5
97	8,5
98	11
99	14
100	17
101	21
102	25

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. В видовом составе зоопланктона волжского устьевое участка за период с 1947 по 1954 г. изменений не произошло. В 1944—1946 гг. в Рыбинском водохранилище и в Волжском плёсе встречались некоторые формы, отсутствующие в настоящее время. Поэтому можно полагать, что формирование зоопланктона водохранилища закончилось до 1948 г.

2. За период 1947—1954 гг. не наблюдалось резких изменений и в количественном соотношении форм. Руководящими формами были неизменно *Daphnia longispina* и *Bosmina coregoni*.

3. Сезонные колебания биомассы зоопланктона значительны, но в разные годы имеют сходный характер. Двувершинный характер кривой развития зоопланктона, установленный для открытой части Рыбинского водохранилища, характерен и для волжского устьевого участка, но под влиянием гидрологических условий отдельных лет может нарушаться. Вторая (осенняя) вершина не выражена, видимо, в связи с сильным осенним падением уровня, вызываемым работой Щербаковской ГЭС. Во все годы наблюдений первый максимум биомассы приходился на июнь—июль, при температуре 18—20°, второй — на сентябрь. Зимние месяцы, ноябрь—апрель, отличаются чрезвычайно низкими биомассами зоопланктона. Характер кривой биомассы зоопланктона определяется главным образом динамикой биомассы *Daphnia longispina* и *Bosmina coregoni*.

4. Наблюдается обратная зависимость величин среднегодовой биомассы от высоты уровня водохранилища. Высоким по уровню годам соответствуют низкие значения биомассы, и, наоборот, маловодные годы характеризуются ее увеличением. Исключение составляет 1950 год, который отличался особенно холодным летом.

5. При наличии таких колебаний с 1948 г. намечается постепенное падение величины среднегодовой биомассы за счет снижения ее в отдельные годы в августе, что, возможно, связано с развитием синезеленых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

- Брагинский А. П. 1955. О токсичности синезеленых водорослей. Природа, № 1.
Гусев К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., т. 4.
Иселева Е. И. 1954. Планктон Рыбинского водохранилища. Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.

- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1954. Предварительные данные о распределении и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. ДАН СССР, т. 44, № 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу донных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1953. К вопросу о связи развития Cladocera с питанием фактором. ДАН СССР, т. 40, № 6.
- Р а з у м о в А. С. 1948. Взаимосоотношения между сапрофитными бактериями и планктонными водорослями. Сб. «Вопросы санитарной бактериологии». М.
- Р ы л о в В. М. 1948. Фауна СССР, Ракообразные, т. 3, вып. 3, Cyclopoida пресных вод. Изд. АН СССР, М.—Л.
-

ЗООПЛАНКТОН ВОДОХРАНИЛИЩ КАНАЛА ВОЛГО-ДОН **им. В. И. ЛЕНИНА (ПО МАТЕРИАЛАМ 1954 г.,** **ТРЕТИЙ ГОД СУЩЕСТВОВАНИЯ КАНАЛА)**

На трассе Волго-Донского судоходного канала находятся три водохранилища: Карповское площадью 44 км², Береславское — 14 км² и Варваровское — 16 км² (см. рисунок). Общая длина их около 50 км.

Водохранилища эти расположены в долинах и балках, связанных со степной речкой Карповкой и ее притоком р. Черпленой. До сооруже-

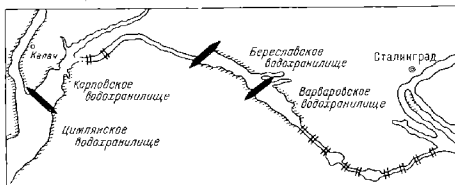


Рис. 1. Схема расположения водохранилищ канала Волго-Дон им. В. И. Ленина.

ния Волго-Донского водного пути Карповка впадала в Дон несколько ниже г. Калача. Теперь в устье Карповки построена плотина, создавшая подпор воды и отделяющая Карповское водохранилище от верховья Цимлянского. Карповское и Береславское водохранилища расположены в бассейне Дона, а Варваровское — почти на водоразделе Дона и Волги. Все эти водоемы имеют вытянутую форму с расширением у плотины до 3—4 км. Большая часть их площади мелководна (1,5—2—3 м), максимальные глубины — 7—12 м.

Надводная растительность встречалась в Береславском и Варваровском водохранилищах отдельными полосками вдоль левого¹ отлогого берега. В Карповском жесткая растительность (тростник, рогоз) была развита только в очень мелководной верхней оконечности и в устье впа-

¹ Условно, в целях судоходства принято, что течение идет от Волги в Дон.

дающей здесь рч. Карповки. Таким же по глубинам и развитию макрофитов было верховье Береславского водохранилища.

Водохранилища канала Волго-Дон не только находятся в непосредственной близости к Цимлянскому, но и питаются его водами путем их механической подачи. Однако, главным образом в связи с иным уровнем режимом, они сильно отличаются (как будет показано ниже) от Цимлянского, как составом, так и развитием зоопланктона. Уровень воды в этих водохранилищах за счет местного стока паводка почти не меняется в течение всего года. Толща воды как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении характеризуется во все сезоны года большой однородностью по температуре, содержанию кислорода, прозрачности и по другим факторам (В. П. Дзюбан, 1955; Н. А. Дзюбан, 1955).

Следует также отметить отсутствие проточности в этих водохранилищах за исключением сложного водообмена, обусловленного пилжованием судов и какого-то в связи с этим стока, с одной стороны, из Варваровского водохранилища в Волгу, а с другой, из Карповского водохранилища в верховье Цимлянского. Расход воды на пилжование, орошение, испарение и пр. компенсируется механической подачей воды из верховья Цимлянского водохранилища в Карповское, из него в Береславское, а из Береславского в Варваровское водохранилище.

Таковы в очень кратком и общем изложении условия существования зоопланктона в исследованных водохранилищах. Материал для изучения зоопланктона собирался по сезонам: весной в начале мая, летом в июле и осенью в ноябре. Зимних сборов нет. В Карповском и Варваровском водохранилищах пробы брались на трех разрезах: верхнем, среднем, нижнем. На каждом разрезе были прибрежные и центральная станции. В Береславском, как наименьшей длины водохранилище, было два разреза. Пробы брались батометром Рутнера по горизонтам: поверхность, 2,5 и 10 м, с последующим процеживанием через сетку из газа № 67. Таким же образом собирался планктон на этих водоемах в первый год существования канала (Себенцов, Мейснер, Михеев, 1953). В лаборатории пробы концентрировались, и в камере Богорова подсчитывались все организмы. Биомасса определялась по средним весам, которые приведены в работах Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954), С. Н. Уломяского (1951) и в неопубликованных материалах П. А. Пирожникова.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА КАРПОВСКОГО, БЕРЕСЛАВСКОГО И ВАРВАРОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Как указывалось, водохранилища канала Волго-Дон расположены на небольших степных речках, распадавшихся летом на отдельные плёсы. Видовой состав зоопланктона этих речек не изучался. В работе Б. М. Себенцова, Е. В. Мейснера и П. В. Михеева (1953), изучавших эти водохранилища в первый год залития (1952 г.), списка зоопланктонов нет. В связи с этим мы лишены возможности проследить изменения видового состава зоопланктона в первые годы существования этих водохранилищ.

В 1954 г. в составе зоопланктона изучавшихся водохранилищ нами было зарегистрировано (табл. 1) 7 форм простейших в виде редких, единичных находок весной и осенью преимущественно в Карповском и Варваровском водохранилищах. Из коловраток нами встречена 21 форма. Однако по отдельным водохранилищам их было меньше (14—17), так как некоторые немассовые формы были встречены только в одном из двух водохранилищ (табл. 1), что до некоторой степени может быть

Таблица 1

Общий список планктонных животных волохранилиц канала Волго-Дон
по материалам 1954 г. 1

№ п/п	Название организмов	Карповское	Вереславское	Ворнаровское
Protozoa				
1	<i>Vorticella nebulifera</i> O. F. Müll.	в, о	—	в
2	<i>Epistylis</i>	—	—	в
3	<i>Arcella</i>	—	—	в
4	<i>Carchesium</i>	в	—	—
5	<i>Didinium</i>	о	л, о	о
6	<i>Diffugia</i>	—	в, о	—
7	<i>Foraminifera</i>	—	о	—
Rotatoria				
8	<i>Rotatoria neptuna</i> (Ehrb.)	—	о	—
9	<i>Brachionomus angularis</i> Gosse	о	о	—
10	<i>B. angularis</i> v. <i>bidens</i> (Plate)	в, л	л, л	—
11	<i>B. capsuliflorus</i> Pallas	—	в	—
12	<i>B. calyciflorus</i> Pallas	в, о	в, о	—
13	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	в, л, о	в, л, о	в, л, о
14	<i>K. quadrata</i> (Müll.)	л, о	в, л, о	в, л, о
15	<i>Notholca longispina</i> Kellie	в	в	в, л, о
16	<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrb.	—	—	л
17	<i>Euchlanis</i> sp.	о	—	—
18	<i>Lecane</i> sp.	—	—	л
19	<i>Monostyla lunaris</i>	л	л	л, о
20	<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrb.)	в	—	—
21	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	в	в, о	в, о
22	<i>Polyarthra trigla</i> Ehrb.	в, л, о	в, л, о	в, л, о
23	<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof)	—	—	л
24	<i>T. pusilla</i> Jennigs	л	л	л
25	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb.)	л, о	в, о	в
26	<i>Pompholyx</i> sp.	в, л, о	в, л, о	в, л, о
27	<i>Testudinella patina</i> (Müll.)	л	—	—
28	<i>Rotatoria</i> sp. sp.	в, о	в, о	в, л, о
Cladocera				
29	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	в, л, о	в, л, о	л
30	<i>Daphnia cucullata</i> Sars	л	в, л	в, л
31	<i>D. hyalina</i> Leydig	л, о	л, о	л, о
32	<i>D. longispina</i> O. F. Müller	в, л, о	в, л, о	в, л, о
33	<i>Bosmina coregoni</i> Baird	в, л, о	в, л, о	л, о
34	<i>B. longirostris</i> (O. F. Müller)	л, о	в, о	в, о
35	<i>Moina dubia</i> Guerne et Richard	л	—	л
36	<i>Alona rectangularis</i> Sars	—	о	—
37	<i>A. quadrangularis</i> (O. F. Müller)	—	—	л
38	<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller)	в, л, о	в, л, о	в, л, о
39	<i>Leydigia acanthocercoides</i> (Fischer)	л	—	л
40	<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird	—	о	—
41	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	—	в	—
42	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	в, л	л	л
Copepoda				
43	<i>Cyclops strenuus</i> Fisch.	в, л, о	в, л, о	в, л, о
44	<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	в, о	в, о	в, о
45	<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fisch.)	в, л, о	в, л, о	в, л, о
46	<i>Diaptomus graciloides</i> Lill.	в, л, о	в, л, о	в, л, о
47	<i>Nauplii</i> gen. sp.	в, л, о	в, л, о	в, л, о

1 В табл. 1 даны условные обозначения: в — весна, л — лето, о — осень.

связано с относительно небольшим количеством проб для учета редких видов, но с другой стороны, может иметь значение система водоснабжения. Например, наличие *Brachionus calyciflorus* только в Карповском и в нижней части Береславского водохранилищ обусловлено тем, что в Карповское водохранилище вода периодически накачивается из верховья Цимлянского, т. е. по существу из Дона, где этой коловратки много, а Береславское водохранилище пополняется водой, перекачиваемой из верховья Карповского водохранилища, т. е. из рч. Карповки. В верхней половине Береславского водохранилища *B. calyciflorus* нет, и в Варваровском водохранилище, в которое вода попадает из верховья Береславского. Аналогичная картина наблюдалась в распространении по этим водоемам *B. angularis* v. *bidens* и *Notholea longispina* и, вероятно, по той же причине.

Из кладоцер нами было обнаружено 14 видов, но так как немассовые и частично фитофильные виды были встречены не в каждом водоеме, то по отдельным водохранилищам количество видов этих рачков было 10—11. Из копепоид было встречено 4 вида. Циклопы и их личинки были во всех этих водоемах во все сезоны. Диаптомусы развивались главным образом весной и осенью, а летом почти полностью выпадали из планктона.

Как видно из табл. 1, в составе зоопланктона в водохранилищах канала Волго-Дон в 1954 г. было обнаружено 47 форм, т. е. в 2 раза меньше, чем в рядом расположенном Цимлянском водохранилище; часть этих видов факультативно планктонные.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ И КАЧЕСТВЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ПО СЕЗОНАМ

Весна

В начале мая 1954 г. при температуре воды 15—16° (на 1—5° выше, чем в Цимлянском водохранилище) биомасса зоопланктона водохранилищ канала была уже очень высокой для этого времени — от 2 и почти до 4 г на 1 м³ воды.

Количество зоопланктона в отдельных водохранилищах было разное как по общей биомассе, так и по значению в ней различных групп зоопланктона (табл. 2).

Таблица 2

Численность и биомасса зоопланктона водохранилищ канала Волго-Дон в первой декаде мая 1954 г.

Группы животных	Карповское водохранилище		Береславское водохранилище		Варваровское водохранилище	
	численность (в тыс.)	биомасса (в мг/м ³)	численность (в тыс.)	биомасса (в мг/м ³)	численность (в тыс.)	биомасса (в мг/м ³)
Простейшие . . .	1.0	—	0.3	—	0.3	—
Коловратки . . .	950.0	1196.8	914.5	618.7	1083.0	498.1
Кладоцеры . . .	20.0	283.0	66.0	805.2	18.5	257.0
Копеподы . . .	21.0	121.0	90.5	1842.5	36.6	973.3
Пауслиусы . . .	28.7	115.0	131.0	524.0	63.2	273.0
Всего . . .	1020.7	2015.8	1302.8	3790.4	1206.6	2001.4

Наиболее высокая биомасса зоопланктона в мае была в Береславском водохранилище — 3790.4 мг/м³. В состав его главным образом входили диаптомусы и циклопы, на втором месте были босмины и дафнии. Коловратки по биомассе занимали подчиненное положение.

Такой же примерно удельный вес имели отдельные группы зоопланктона и в Варваровском водохранилище, т. е. преобладали дессоногие рачки, но общая биомасса была намного меньше, чем в Береславском, — 2001.4 мг/м³.

В Карповском водохранилище биомасса зоопланктона была такой же, как и в Варваровском, — 2015.8 мг/м³, но удельный вес отдельных групп зоопланктона был иной. В этом водохранилище в начале мая 1954 г. зоопланктон был как и в Цимлянском «коловраточный», так как коловратки по биомассе значительно превосходили рачков.

Следует отметить, что в водохранилищах канала в противоположности Цимлянскому зоопланктон весной развит более или менее равномерно на всех участках водоемов. В Цимлянском водохранилище в это время биомасса зоопланктона по плёсам различна. В верхней части он очень беден, а в нижней относительно богат, что, по нашим данным, является закономерным явлением для этого водоема в период вторжения массы паводковых вод через Дон.

Из табл. 2 видно, что в водохранилищах канала в начале мая 1954 г. было 1020.7—1206.6 экземпляров зоопланктеров в 1 л воды. В 1952 г., т. е. в первый год существования этих водоемов, в соответствующий период, по данным Б. М. Себенцова, Е. В. Мейснер, П. В. Михеева (1953), было только 10—20 коловраток и несколько циклопов в 1 л.

Относительная бедность зоопланктона Волго-донских водохранилищ в начале мая 1952 г. вполне понятна. Это было вскоре после наполнения их водами местного стока и главным образом донскими паводковыми водами, в которых очень мало планктона. Кроме того, «биофонд» залитых степных рек был очень беден, и условия для развития подорослей и зоопланктона были плохие вследствие очень малой в это время прозрачности воды — 10 см. В водохранилищах канала под влиянием местного стока с глинистых почв и сильного ветрового перемешивания вода была очень мутная весной этого года и в последующие. Но так как «посадочного материала» в виде зимующих в разных стадиях зоопланктеров было уже много больше и просветление воды шло быстрее (100—160 см в мае 1954 г. вместо 10 см в это же время в 1952 г.), то и весеннее развитие зоопланктона значительно ускорилось, и он в начале мая 1954 г. достиг большой численности.

В зоопланктоне водохранилищ канала в мае 1954 г. было встречено 5 форм из простейших в виде редких и единичных находок, 12 видов коловраток, 8 видов кладоцер, затем циклопы, диаптомусы и пауплгусы.

Из коловраток преобладающими по количеству особей и повсеместно встречающимися были *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* и *Polyarthra trigla*, однако основную часть биомассы коловраток составляла тоже повсеместная *Asplanchna priodonta*.

Во всех трех водохранилищах и на всех станциях, но не в таком массовом количестве (2—72 экземпляра в 1 л), встречались *Filinia longiseta* и *Brachionus angularis* v. *bidens*. *Brachionus calyciflorus* и *Notholca longispina* были распространены только в Карповском и в нижней части Береславского водохранилищ.

Из кладоцер повсеместными формами были *Bosmina longirostris* и *Daphnia longispina*, но по биомассе значительно преобладала *Bosmina*

longirostris. Остальные кладоцеры встречались редко и единично. *Bosmina coregoni* была обнаружена только в нижних, наиболее широких и глубоководных частях Карповского и Береславского водохранилищ, а лепидодора — только у плотины Карповского.

Циклопы, диапомусы и науплиусы встречались повсеместно и составляли в Карповском водохранилище значительную часть биомассы (около 20%), а в Варваровском и особенно в Береславском — преобладающую часть.

Таким образом, в водохранилищах канала Волго-Дон в связи со сравнительно быстрым весенним прогреванием и просветлением воды и с благоприятными условиями зимовки зоопланктон к началу мая приобретает высокие кормовые качества на всех участках водоемов. Молодь рыб, выходящая из икры, хорошо обеспечена пищей.

Лето

Состояние зоопланктона в летний период 1954 г. характеризуется нами по июльским материалам, полученным при температуре воды 25.0—25.8° на поверхности и 25.2—25.5° у дна.

К середине июля в составе зоопланктона произошли существенные изменения. Из простейших выпали из планктона сувойки, а видовой состав коловраток несколько пополнился: в заметном количестве, особенно в нижней половине Карповского водохранилища, появились *Trichocerca pusilla* и *Pompholix* sp. Встретились также *Euchlanis dilatata* и *Testudinella*, но редко и единично. С другой стороны, сильно уменьшилось к середине лета количество кератель и полнартры, которые были самыми массовыми формами в мае. Аспланхты, составлявшая и мае большую часть биомассы коловраток и даже общей биомассы в Карповском водохранилище, в июле встречалась только на приплотинном разрезе Карповского водохранилища, но не более одного экземпляра на 1 л. *Brachionus angulatus* v. *bidens*, встречавшийся весной повсеместно в количестве 5—39 экземпляров на 1 л, в июле сохранился только в Карповском водохранилище и у плотины в Береславском (в районе поступления воды из Карповского). *B. saliciflorus*, также довольно многочисленный в Карповском водохранилище весной, к лету исчез полностью. В составе рачков в середине лета произошли такие изменения. *Chydorus sphaericus* и *Diaphanosoma brachyurum*, бывшие очень редкими в мае, стали многочисленными и повсеместными. Сильно увеличилось количество *Daphnia longispina*, размножилась и распространилась по всем водоемам *Bosmina coregoni*. Зато *Bosmina longirostris*, являвшаяся в мае ведущей формой, в июле попадалась только в верховье Карповского водохранилища в устье р. Карповки, и то не более одного экземпляра на 1 л. В большом количестве и более распространенной была летом лепидодора.

Циклопов и науплиусов летом стало много больше, а диапомус почти исчез. Только на центральной станции приплотинного разреза Варваровского водохранилища, этот рачок был обнаружен в количестве 2—5 экземпляров на 1 л.

В связи с большим увеличением к середине лета количества дафний, диафаназом и хидорусов, лепидодор, циклопов и науплиусов зоопланктон водохранилищ канала Волго-Дон стал типично «рачковым». Наибольшую биомассу по всем водохранилищам давали кладоцеры, на втором месте были циклопы, а в Варваровском — науплиусы. Коловратки летом не имели существенного значения в общей биомассе зоопланктона.

Таблица 3

Численность и биомасса зоопланктона водохранилищ канала Волго-Дон
в июле 1954 г.

Группы животных	Карповское водохрани- лище		Береславское водохрани- лище		Варваровское водо- хранилище	
	числен- ность (в тыс.)	биомасса (в мг/м³)	численность (в тыс.)	биомасса (в мг/м³)	числен- ность (в тыс.)	биомасса (в мг/м³)
Простейшие . . .	—	—	0,2	—	—	—
Коловратки . . .	213,0	60,7	75,9	26,3	142,0	55,3
Кладодоеры . . .	81,1	2310,2	101,7	3573,6	144,8	5312,3
Копеподы (цик- лопы)	141,5	1640,1	88,2	1124,2	78,8	1058,5
Наутилиусы . . .	256,8	1067,2	180,4	641,6	807,8	1231,3
Велигер	9,1	—	10,0	—	0,2	—
Всего . . .	701,3	5078,2	436,4	5367,7	673,6	7637,4

В небольшом количестве были отмечены летом в составе планктона личинки моллюсков.

Из табл. 3 видно, что летом биомасса зоопланктона в среднем была в 2 раза выше, чем в мае, и достигла высоких показателей, как 5—7,5 мг/м³. Колебания биомассы в Карповском водохранилище были от 3878,5 до 6228,5 мг/м³, в Береславском — от 2497 до 9265,7 мг/м³ и в Варваровском от 4435,3 до 11737,9 мг/м³.

Осень

Осенью материал был собран в первую половину ноября 1954 г. при температуре воды 8,8—9,6°.

В начале ноября в составе зоопланктона изучавшихся водохранилищ были все признаки осени: численность большинства видов сильно уменьшилась, другие — выпали совсем, а некоторые, наоборот, размножились.

Значительные изменения зоопланктона произошли по отдельным группам животных. Из простейших появились в небольшом количестве *Didinium* sp., и практически они одни представляли эту группу животных в планктоне. Среди коловраток уменьшилось количество *Brachionus angularis* v. *bidens*, *Keratella cochlearis* и *Polyarthra trigla*, а *Pompholix* сохранился только в Береславском водохранилище. С другой стороны, более многочисленной стала *Keratella quadrata* (в Карповском и Береславском водохранилищах).

Среди кладоцер намного уменьшилось количество диафанасов, дафний, хидорусов и *Bosmina coregoni*, а лентодора полностью выпала из планктона. Наряду с этим несколько увеличилось количество *B. longirostris*.

Из копепоид во всех водоемах значительно сократилось количество наутилиусов. Циклопов в Береславском и Варваровском водохранилищах стало намного меньше, а в Карповском они исчезли почти полностью. Наряду с этим к ноябрю во всех водохранилищах канала появился и размножился *Diaptomus graciloides*, почти отсутствовавший летом.

Увеличение к началу ноября количества диантомусов и *Bosmina longirostris* не могло компенсировать большого уменьшения численности

целого ряда видов зоопланктеров, и общая биомасса зоопланктона сильно снизилась: в Карповском водохранилище — до 1055.3 мг/м^3 , в Береславском — до 1055.2 мг/м^3 и в Варваровском — до 375.9 мг/м^3 (табл. 4).

Таблица 4

Численность и биомасса зоопланктона водохранилищ канала Волго-Дон в первой декаде ноября 1954 г.

Группы животных	Карповское водохранилище		Береславское водохранилище		Варваровское водохранилище	
	численность (в тыс.)	биомасса (в мг/м^3)	численность (в тыс.)	биомасса (в мг/м^3)	численность (в тыс.)	биомасса (в мг/м^3)
Простейшие . . .	2.6	—	3.1	—	0.4	—
Коловратки . . .	29.6	16.5	88.1	194.1	22.5	10.7
Классоперы . . .	5.0	91.2	11.0	191.3	3.6	53.8
Копеподы . . .	14.0	876.3	19.9	527.4	17.2	156.3
Науплиусы . . .	18.0	71.3	35.6	142.4	29.2	117.4
Всего . . .	69.2	1055.3	157.8	1055.2	72.9	377.9

Осенью, как и летом, наибольшую часть биомассы составляли рачки (дипломусы), наименьшую — коловратки. Несмотря на сильное снижение биомассы к началу ноября, зоопланктон водохранилищ и в это время не потерял еще кормового значения для рыб.

Таким образом, зоопланктон водохранилищ канала Волго-Дон, отличаясь от Цимлянского значительно менее богатым видовым составом, характеризуется более ранним и более быстрым нарастанием его биомассы весной. В конце апреля и начале мая зоопланктон этих водохранилищ имеет уже высокие кормовые показатели (2—3.8 г сырого веса в 1 м^3). В рядом расположенном Цимлянском водохранилище, которое характеризуется иным — непостоянным — режимом уровня, биомасса зоопланктона в это время колебалась от 0.15 до 0.757 г/м^3 в зависимости от плёса, и только в июне, т. е. на месяц позже, биомасса зоопланктона Цимлянского водохранилища приблизилась к тем величинам (1.8 — 2.9 г/м^3), какие были отмечены в «малых» водохранилищах в начале мая.

В середине лета 1954 г. очень высокая биомасса зоопланктона водохранилищ канала (5.0 — 7.7 г/м^3) в общем была ниже, чем в Цимлянском водохранилище, кроме приплотинного плёса, где она была меньше, чем в водохранилищах канала (табл. 5).

В ноябре биомасса зоопланктона «малых» водохранилищ была в среднем несколько выше, чем в Цимлянском. Следовательно, нагульный период планктоноядных рыб в этих водохранилищах при высокой биомассе, учитывая и более раннее развитие в них зоопланктона, не менее чем на месяц продолжительнее, чем в Цимлянском водохранилище, и много богаче, чем в водохранилищах средней части СССР (табл. 5).

Как видно из табл. 5, остаточная биомасса зоопланктона в Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах несравненно ниже, чем в южных. Однако считается, что планктоноядные рыбы в них хорошо обеспечены пищей. Последнее подтверждается (Васильев, 1955) значи-

Таблица 5

Биомасса зоопланктона некоторых водохранилищ по материалам 1954 г.
(в мг/м³)

Водохранилище	Май	Июль	Ноябрь (начало)	Автор
Варваровское	2001,4	7657,4	377,9	По данным материалов.
Береславское	3790,4	5837,7	1055,2	
Карповское	2015,8	5078,2	1055,3	
Цимлянское:				
плёсы —				
Верховье	151,3	19758,0	63,1	}
Чирской	342,1	8719,7	869,9	
Потемкинский	757,0	8619,7	369,9	
Приплотинный	589,6	2774,0	677,8	
Рыбинское	317,0 ¹	236,0	167,0 (октябрь)	Е. Ф. Мануйлова (1956).
Иваньковское	—	873,0		
Угличское	—	860,0		

тельным повышением темпа роста синца в Рыбинском водохранилище по сравнению с его ростом в подосах ложка этого подоса до зарегулирования Волги. Все это заставляет обратить внимание на то, что очень обильный зоопланктон новых южных водохранилищ используется рыбами, не считая молоди, очень слабо. Если для Цимлянского водохранилища этот вопрос стоит не так остро, так как там есть значительное количество синца, давшего небывалый темп роста, то в водохранилищах канала нет даже этой местной планктонной рыбы (Себенцов, Мейснер, Михеев, 1953). Правда, в 1955 г., т. е. на 4-й год существования канала, в Карповском водохранилище, по данным Н. И. Французова, появился синец, что, по-видимому, произошло в результате работы насосной станции, подающей воду для поддержания уровня водохранилищ канала из верхонья Цимлянского водохранилища, где имеется много мальков разных рыб.

Для рационального использования кормовой базы и повышения рыбопродуктивности водохранилищ канала Волго-Дон следует вселить в них рыб, питающихся зоопланктоном. Это могут быть синец и рипус (последний для нагула).

Значительная гибель рипуса в Варваровском водохранилище в 1952 г. от летнего замора, совпавшего с сильнейшим цветением, не может служить препятствием для выращивания рипуса, так как развитие водорослей в последующие годы сильно уменьшилось и, что естественно для водохранилищ, газовый режим улучшился. По материалам В. П. Дзюба, в водохранилищах канала Волго-Дон в июле 1954 г., т. е. в период максимальных температур воздуха в это очень жаркое лето, газовый режим этих водосмои был вполне благополучен, а именно: в Варваровском водохранилище — 7,08—8,48 O₂ мг/л, в Береславском — 7,16—7,49 O₂ мг/л и в Карповском — на дне 4,06—8,0 O₂ мг/л и на поверхности 6,98—8,59 O₂ мг/л. Температура воды в это время была 25,0—25,8°.

¹ В Рыбинском водохранилище материал собирался не в первую декаду мая, как в Цимлянском, а в конце месяца и при такой же температуре воды (11—15°).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Зоопланктон Карповского, Береславского и Варваровского водохранилищ на 3-й год их существования состоял из 47 форм, из них простейших — 7, коловраток — 21, кладоцер — 14 и копепоид — 5.

2. Зоопланктон водохранилищ канала Волго-Дон характеризуется быстрым развитием весной и высокими кормовыми качествами с мая по ноябрь.

3. Богатый зоопланктон водохранилищ канала Волго-Дон используется рыбами недостаточно. Для повышения их рыбопродуктивности необходимо вселить планктоноядных рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- В а с и л ь о в М. И. 1955. О росте сига в Рыбинском водохранилище. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Д з ю б а н В. П. 1955. Материалы по гидрохимии водохранилищ канала Волго-Дон им. В. И. Ленина. Рукопись.
- Д з ю б а н И. А. 1955. Зоопланктон Цимлянского водохранилища. Рукопись.
- М а н у и л о в а Е. Ф. 1956. Динамика численности и биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу беспозвоночных бассейна Дона. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- С е б е н ц о в Б. М., Е. В. Мейснер, П. В. Михеев. 1953. Развитие рыбного населения в первый год существования водохранилищ канала Волго-Дон имени В. И. Ленина. Тр. Всесоюз. научно-исслед. инст. озери. и речн. хоз., т. 6.
- У л о м с к и й С. Н. 1951. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 1.

БИОЛОГИЯ *DAPHNIA LONGISPINA* В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Биология *Daphnia longispina*, так же как и многих других организмов зоопланктона, изучена слабо. В значительной степени это связано с тем, что систематическое положение этого вида до сих пор не вполне определено. Ряд авторов (Keilchack, 1909; Rylov, 1935; Wagler, 1937) всю группу форм, близких к *D. longispina*, считают одним видом. Другие (Бенинг, 1941) различают *D. longispina* и *D. hyalina*, наряду с этим некоторые (Lilljeborg, 1900; Верещагин, 1911) признают существование третьего вида — *D. galeata*. Вследствие этого не только их биология, но и географическое распространение остаются неясными. По мнению некоторых (Верещагин, 1911), *D. hyalina* населяет глубокие холодноводные озера и является северным видом; *D. longispina* принято считать прудовой формой, обладающей несветным распространением. Однако известны находки *D. longispina* в пелагиали крупных озер и водохранилищ, а *D. hyalina* — в мелких пересыхающих водоемах (Грезе, 1929).

Чрезвычайно широкое распространение и очень большое значение этих форм в планктоне различных водоемов вызывает необходимость более внимательного изучения их систематики и биологии. На основании своих исследований мы имеем возможность пересмотреть таксономическое значение ряда морфологических признаков, принятых в систематике этой группы рода *Daphnia*.

Характерным видовым признаком *D. hyalina* Лиллжеборг (Lilljeborg, 1900) признает развитие шлема, наряду с чем этот автор и другие (Wesenberg-Lund, 1926) считают, что у *D. longispina* тенденции к образованию шлема никогда не проявляется. Вторым важным видовым признаком Лиллжеборг считает развитие брюшного кля на голове, прерванного над глазом у *D. longispina* и не прерванного у *D. hyalina*. Второстепенными признаками, которым, однако, многие придают определенное значение, являются размеры глаза (более крупные у *D. longispina*), число анальных зубчиков на верхнем крае постабдомена (больше у *D. longispina*), форма переднего края головы и прозрачность створок.

Известно, что плем *Daphnia* является образованием, варьирующим по сезонам. Кроме того, как будет видно из дальнейшего, его развитие также зависит от условий питания. По нашим наблюдениям, пересадка дафний из водоема в аквариум вызывает редукцию шлема в первом же поколении.

Все это не позволяет придавать развитию шлема значение видового признака при определении систематического положения форм этой группы рода *Daphnia*.

Развитие килья на брюшной стороне головы у этих форм также сильно варьирует. По нашим наблюдениям, оно в значительной степени зависит от размеров глаза. При наличии очень крупного глаза лобная часть головы оказывается сильно вынуклой, вследствие чего киль становится незаметным. Обычно у форм из прудов и дистрофных озер глаз достигает очень крупных размеров, и киль над ним кажется прерванным. У форм, обитающих в пелагиали подоемов и характеризующихся сильно сжатыми с боков створками раковины и небольшим глазом, брюшной киль хорошо развит. Однако и в этом случае развитие его варьирует — у молодых стадий он выражен слабее, чем у старших (рис. 1) и взрослых особей.

В отношении размеров глаза *Daphnia* хорошо известна сезонная изменчивость и зависимость от условий обитания. Простым затемнением

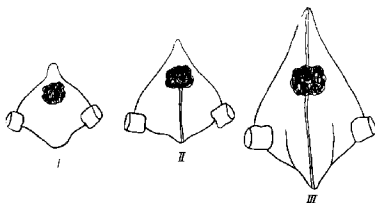


Рис. 1. Развитие килья на брюшной стороне головы у трех первых стадий молоди *Daphnia longispina* Рыбинского водохранилища.

аквариума плотной бумагой мы вызывали изменения размеров глаза *D. longispina* в первом же поколении (изменения индекса «диаметр глаза: высота головы» с 4.1 до 6.6). Форма переднего края головы и количество анальных зубчиков варьируют не только в течение года, но и у отдельных особей одной и той же популяции.

Таким образом, ни один из перечисленных морфологических признаков не может быть избран в качестве видовой, в связи с чем нет основания для выделения *D. longispina* и *D. hyalina* в самостоятельные виды. Следует определенно признать существование одного вида *D. longispina* O. F. Müller, обладающего сильной морфологической изменчивостью, которая свидетельствует о его высокой адаптивности.

Возможность образования экологических форм при обитании в различных биотопах позволяет *D. longispina* населять самые разнообразные водоемы. В слабо минерализованных чистых горных (Искандер-куль) и тундровых озерах *D. longispina* так же хорошо развивается, как в удобряемых рыболовных прудах и водоемах с довольно высокой минерализацией. П. Л. Пирожников (1929) отмечает ее нахождение в горько-соленой воде оз. Сарглан при содержании сухого остатка до 1702 мг/л. В Карагандинской области *D. longispina* известна для озер Челкар и Белое с содержанием солей 3242—4077.6 мг/л (Домрачев, 1935). *D. longispina* является массовой формой оз. Севан. Так же успешно этот вид развивается в опресненных участках Аральского и Каспийского морей. Однако в ряде соленоватых водоемов (озера Прикаспийской низменности, оз. Иссык-куль, озера Памира) *D. longispina* отсутствует, что, по-види-

тому, связано с особенностями их солевого состава. Имеется ряд работ (Беклемишев, 1924; Таусон, 1924; Tauson, 1930; Беклемишев и Баскина-Заколоткина, 1933; Бирштейн и Беляев, 1946), показывающих, что в распространении разнообразных в солоноватых водах имеет значение соотношение различных катионов и анионов. *D. longispina* широко распространена в Японии и известна для вод с $pH=4.4-8.5$, однако более часто встречается в слабнокислых и слабощелочных водах, в связи с чем Иено (Ieno, 1934) предполагает, что в ее распространении активная реакция среды имеет определенное значение. Мы встречали в большом количестве *D. longispina* в кислых дистрофных озерах Карелии при $pH=5.6$.

Приято считать *D. longispina* олигосапробом, однако в водоемах Крыма она встречается при заметном загрязнении (Уломский, 1955) и известна для слабо загрязненных прудов других областей. В сильно

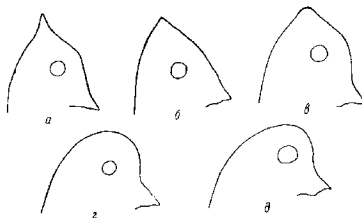


Рис. 2. Формы головы *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище.

а, б, в, г — летние; д — зимний (самка).

удобряемых навозом рыбоводных прудах Валдайского рыбхоза Новгородской области *D. longispina* является массовой формой. По данным Берджа и Джедди (Birge and Juday, 1911), эта форма может существовать при количестве кислорода 0.2—0.25 мг/л. В некоторых озерах Новгородской области (Перетно, Завидьево) мы встречали ее в гипolimнионе при содержании кислорода 23—30% нормального насыщения.

В водоемах умеренных широт *D. longispina* круглогодична. Массовое развитие этого вида зимой подо льдом известно в оз. Шарташе (наблюдения С. Н. Уломского) и в некоторых участках Рыбинского водохранилища. Наряду с этим в водоемах Крыма этот вид прекрасно развивается при температуре до 32° (Уломский, 1955) и известен в тропических широтах, что позволяет заключить о его эвритермности.

Выявляющаяся нетребовательность в отношении химизма воды и эвритермность *D. longispina* вполне согласуются с ее повсеместным распространением.

В зоопланктоне Рыбинского водохранилища *D. longispina* играет исключительно важную роль, являясь самой распространенной и преобладающей по биомассе формой. Питание дафнии мы изучали, наблюдая под микроскопом захват пищевых частиц. В ток воды, создающийся перед створками при движении конечностей, вовлекаются находящиеся поблизости пищевые частицы различных размеров. Однако можно хорошо ви-

дети, что поступающие с водой внутрь створок более крупные из них активно оттуда выталкиваются с помощью энергичных движений постабдомена. Образованный многочисленными щетинками фильтровальный аппарат представляет тончайший фильтр, пренебрегающий прохождением крупных частиц детрита и колоний водорослей. Взрослые дафнии успешно заглатывают клетки *Chlorella*, различные мелкие одиночные водоросли, а также колонии диатомовых (*Melosira*) и синезеленых (*Anabaena*), имеющие не более 2—3 клеток. Более крупные колонии диатомовых и синезеленых водорослей, являющихся в Рыбинском водохранилище массовыми, дафниями не захватываются. У молодых стадий фильтрующая способность по отношению к водорослям еще более ограничена, и для них наиболее доступными можно считать только бактериальные и дрожжевые клетки и мельчайшие частицы детрита.

Во время полевых наблюдений мы неоднократно просматривали специально собранные пробы планктона с целью выявить развитие в разных районах водорослей, которые могут служить пищей *D. longispina*. Так, выяснилось, что *Chlorella* распространена в водохранилище широко, но в массовом количестве встречается очень редко (в июне 1954 г. только в Шекснинской горловине). Мелкие одиночные зеленые и другие встречаются часто, но никогда не бывают массовыми. Эти наблюдения и данные К. А. Гусевой (1955) по развитию фитопланктона позволяют предполагать, что в пищу *D. longispina* в Рыбинском водохранилище основная роль играют бактерии, что подтверждается нашими наблюдениями над ее изменчивостью и размножением. Наблюдая изменчивость *D. longispina* в Рыбинском водохранилище, мы обратили внимание на то, что размеры и форма головы (рис. 2) дафнии варьируют не только в разное время, но и в отдельных участках водохранилища, причем оказывается, что чем крупнее дафния, тем выше ее голова и более развит головной щелек.

Мы произвели измерения длины туловища и высоты головы, а также вычисления индекса этих величин у взрослых и молоди (в количестве около 1000 экземпляров) из разных районов в различные сроки наблюдений. Эти материалы, обработанные вариационно-статистическим методом, позволяют установить следующее.

Темп роста *D. longispina* в различных районах водохранилища неодинаков (рис. 3) и зависит не только от термических условий. Предполагая особое значение бактерий в питании и росте молоди, мы произвели сравнительное изучение роста дафнии в двух районах, в которых во время рейса в июне 1954 г. М. И. Новожиловой были произведены наблюдения

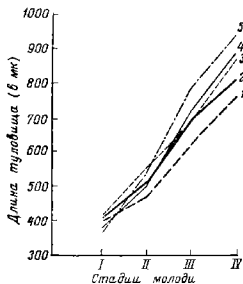


Рис. 3. Рост молоди *Daphnia longispina* в различных участках Рыбинского водохранилища.

1 — центр водохранилища 12 июня 1954 г. ($t=12.8^\circ$); 2 — нижняя часть Шекснинского плеса 16 июня 1954 г. ($t=12.8^\circ$); 3 — центр водохранилища 28 августа 1954 г. ($t=17.6^\circ$); 4 — нижняя часть Шекснинского плеса 3 октября 1954 г. ($t=19.5^\circ$); 5 — северо-западная часть водохранилища у о. Первомайка 19 июня 1954 г. ($t=19.5^\circ$).

над скоростью размножения бактерий. Эти два района (нижняя часть Шекснинского плёса и северо-западная часть у о. Первомайка), имеющие в период наблюдений сходное общее число бактерий, заметно отличались по скорости их размножения. Последняя в северо-западной части была значительно интенсивнее, поэтому в этом районе у дафний всех стадий длина туловища и высота головы имеют большие размеры, чем в Шекснинском плёсе (табл. 1).

Таблица 1

Средние ($M + m$) длина туловища (l) и высота головы (H) у молоди и взрослых *Daphnia longispina* (в мк) при разной численности бактерий

Район возраста вызвана	Дата взят бы	Температура на поверх- ности (в °C)	Общее число бактерий	Число ге- нераций в туловище	Стадии	n	b	±s	H	±s
Нижняя часть Ше- кснинского плёса	16 VI 1954	21.3	678	1	I	25	427.2 ± 6.4	32.0	223.0 ± 4.4	24.0
					II	25	569.0 ± 5.6	28.0	299.0 ± 8.8	44.0
					III	25	789.0 ± 8.0	40.0	411.2 ± 8.8	44.0
					IV	25	883.0 ± 9.8	48.1	422.4 ± 10.4	52.0
					Взрос- лые	25	1029.0 ± 17.0	85.0	427.0 ± 13.0	65.0
Северо-за- падная часть у о. Перво- майка	19 VI 1954	19.5	648	4	I	25	458.0 ± 8.8	44.0	269.0 ± 7.8	38.0
					II	25	580.0 ± 8.8	44.0	374.7 ± 8.4	42.0
					III	25	808.0 ± 12.0	60.0	559.0 ± 14.0	70.0
					IV	25	975.0 ± 9.8	48.5	644.0 ± 8.0	40.0
					Взрос- лые	25	1087.0 ± 19.0	95.0	612.0 ± 12.4	107.0

Произведенные исследования также показали, что голова дафнии растет быстрее, чем туловище. Так, в указанных участках при меньшей численности бактерий длина туловища и голова у дафний в IV стадии была в 1.9 раза больше, чем в I стадии, а в районе более быстрого размножения бактерий соотношение длины туловища в I и IV стадиях было равно 1 : 2.04, а высоты головы — 1 : 2.4.

Явление неравномерности темпа роста головы и туловища *D. retrocurva* подметил также Брукс (Brooks, 1946), который высказал предположение, что, кроме температуры, оно определяется какими-то другими факторами.

В качестве показателя соотношения между ростом головы и туловища мы избрали индекс «длина туловища : высота головы». Выяснилось, что он сильно варьирует и зависит от содержания бактерий, увеличиваясь в условиях их меньшей численности (табл. 2).

Таким образом, мы приходим к выводу, что изменчивость размеров тела и головы *D. longispina* в Рыбинском водохранилище находится в зависимости от численности бактерий. Существование различных морфологических форм дафнии в разных районах водохранилища при сходной температуре связано с условиями питания.

Как отмечалось выше, *D. longispina* в Рыбинском водохранилище является круглогодичной формой. Численность ее в течение года сильно колеблется и зависит от ряда обстоятельств. Известная зависимость раз-

Таблица 2

Изменения средних ($M + m$) индекса «длина туловища : высота головы» у взрослых *Daphnia longispina* в зависимости от общего числа бактерий

Район водохранилища	Дата взятия пробы (1954 г.)	Температура воды на поверхности (в °C)	Общее число бактерий (в тыс./мл)	Число генераций в сутки	n	$M + m$	$\pm \sigma$
Нижняя часть Шекснинского плёса Северо-западной часть у с. Перво- майка	16 VI	21.3	678	1	25	2.44 ± 0.068	0.4
	19 VI	19.5	648	1	25	1.84 ± 0.06	0.3
	23 VI	19.5	124	—	25	2.13 ± 0.072	0.36
Центр водохрани- лища	28 VIII	17.6	1017	—	25	1.76 ± 0.04	0.20
	22 VI	18.9	84	—	25	2.12 ± 0.078	0.34
Западная часть водо- хранилища	27 VIII	18.0	532	—	18	1.69 ± 0.030	0.18

плотия Cladocera от термических условий проявляется также и в биологии *D. longispina*. По нашим наблюдениям, в лаборатории при температуре около 5° развитие ее от рождения до половозрелости длится около 30 дней, при 10—14° — 9—10 дней, при 16° и выше — 5 дней. Уже эти данные позволяют видеть, что в условиях летних температур нарастание численности популяции происходит с наибольшей быстротой. Кроме того, они соответствуют тому, что весенний период массового развития дафний в водохранилище наступает при его прогревании до 16—18°.

Многочисленные экспериментальные работы с Cladocera позволили выяснить, что продолжительность развития зависит не только от температуры, но также от питания. В опытах Ингла, Вуда и Банта (Ingle, Wood and Banta, 1937) у самок *D. longispina*, росших в условиях голодания, замедлялось прохождение линек и наступление половозрелости. То же наблюдали мы, проводя эксперименты по выращиванию *D. longispina* в условиях голодания и обильного кормления (дрожжевыми культурами), при которых разница в сроках наступления половозрелости достигала 7—12 дней.

Наряду с этим мы установили, что наступление половозрелости и формирование зародышей может задерживаться присутствием простейших. Мы провели несколько опытов (при летних температурах) по выращиванию дафний при наличии большого количества простейших и без них (в профильтрованной через мембранный фильтр воде), с кормлением в обоих случаях водными дрожжами. В то время как без простейших самки на 15 день после рождения давали молодь нового поколения, в присутствии большого количества (43 экз./см³) малоресничных инфузорий в этот же срок молодь того же помета не достигала половозрелости. Кроме того, выяснилось, что в присутствии крупных инфузорий (*Paramecium*) период от рождения до выхода нового поколения затягивается до 18—20 дней, при развитии мелких малоресничных инфузорий (размером тела около 0.011 мм), даже при очень большой их численности, развитие происходит нормально. В связи с этим мы попытались выяснить возможность заглатывания простейших дафниями. Для этого в течение суток мы наблюдали за содержанием простейших в небольшом объеме воды (100 см³) в при-

сутствии 5 взрослых дафний. Исходное количество мелких форм простейших (размером 0.01 мм) 300—500 в 1 см³ через сутки уменьшилось до 10—60 экз./см³, численность крупных форм (0.044 мм) изменилась мало. В контроле в течение суток количество как тех, так и других существенно не изменилось. Замедление полового созревания и формирования зародышей под влиянием простейших мы также наблюдали в июне 1955 г. непосредственно в водоеме (устьевой участок р. Шуморовки), помещая *D. longispina* в небольшие стеклянные сосуды. В присутствии простейших (около 10 экз./см³) при температуре 16° половозрелость наступала только на 10-й день, формирование зародышей занимало 6 дней.

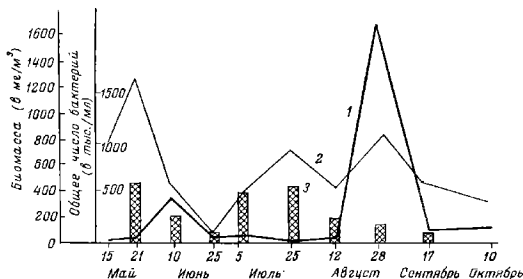


Рис. 4. Изменения средней плодовитости и биомассы всей популяции *Daphnia longispina* и общего числа бактерий в центре водохранилища в 1954 г.

1 — биомасса *Daphnia*; 2 — численность бактерий; 3 — плодовитость.

Отрицательное влияние простейших на развитие *D. longispina* объясняется, по-видимому, главным образом пищевой конкуренцией, так как известно, что простейшие, так же как и большинство *Cladocera*, питаются бактериями.

Кроме роста и развития, от пищевых условий зависит плодовитость, которая у *D. longispina* в водохранилище постоянно колеблется и неодинакова в разных районах. Число яиц у дафнии в водохранилище достигает иногда (ранней весной) 24, но обычно колеблется от 2 до 12. Наши наблюдения на одной из постоянных станций показывают, что колебания плодовитости дафнии в значительной степени связаны с изменениями численности бактерий (рис. 4), наряду с чем плодовитость может зависеть от величины популяции. Так, в июле, когда популяция дафний была очень мала, плодовитость была более высокой, чем во время массового размножения и в августе, хотя в общем числе бактерий в эти месяцы существенной разницы не было.

О возможности зависимости плодовитости от плотности популяции такие говорят данные, приведенные в табл. 3.

Известно, что *Cladocera* наряду с двуполом обладают и партеногенетическим размножением. Многочисленные экспериментальные работы показали, что смена формы размножения зависит от внешних факторов,

Таблица 3

Изменения средней плодовитости и величины популяции *Daphnia longispina* при различной численности бактерий

Район водохранилища	Дата взятия пробы (1954 г.)	Общее число бактерий (в тыс./мл)	Средняя биомасса (в г/мл)	Средняя численность взрослых и молодых в 1 м ³	Средняя плодовитость
Северо-западная часть у о. Первомайск . . .	19 VI	648	0.274	2100	7.5
Южная часть Шекснинского плёса	17 VI	678	0.671	2500	5.5
Волжский плёс у с. Коприно	14 VI	980	0.006	200	12
Центральный плёс в районе с. Горькая Соль	17 VI	911	1.447	18000	8.1
Южная часть Центрального плёса	15 VI	879	0.325	5500	5.9
Моложский плёс, район русла р. Яны	21 VI	319	0.074	1000	13.6

наиболее из которых являются пищевой и температурный. Установлено также (Mortimer, 1936), что образование покоящихся яиц требует более сильного воздействия внешних условий, чем появление самцов, и скорее наступает при одновременном действии двух факторов.

В Рыбинском водохранилище *D. longispina* не теряет способности к партеногенетическому размножению в течение круглого года, наряду с чем почти постоянно (кроме ранней весны) встречаются немногочисленные самцы. Однако массовое образование эфипиеумов у дафний в открытом водохранилище происходит только в июне и октябре, в устьевых участках — только в октябре.

В связи с ролью бактерий в биологии *D. longispina* следует рассмотреть вопрос о возможности влияния массового развития синезеленых водорослей на ее размножение. Так как последние могут угнетать развитие бактерий, можно легко представить отрицательное воздействие «цветения воды» на численность дафний. Наряду с этим по отношению к *D. longispina* выявляется несомненная возможность положительного воздействия цветения воды в связи с бактериальными процессами, сопровождающими отмирание водорослей. С целью выяснения вопроса влияния разложения синезеленых водорослей мы провели ряд опытов, состоящих в том, что в устойчивые массовые культуры *D. longispina* добавлялись различные концентрации разложившихся водорослей (*Aphanizomenon*). Только в одном случае, когда в аквариум было добавлено около $\frac{1}{8}$ объема сильно разложившихся водорослей и вода приобрела гнилостный запах, наблюдалась частичная гибель дафний. Во всех остальных опытах (мы провели 9) размножение дафний не только не угнеталось (даже в случае падения содержания кислорода от 9 до 2.3 мг/л), а, наоборот, усиливалось, так как внесение вместе с разложившимися водорослями множества бактерий улучшало условия питания и вызывало повышение плодовитости. Среднее количество яиц для всех опытов составляли до внесения водорослей 2,5, после внесения — 8.

Выносливость и активность *D. longispina* способствовали тому, что этот вид в планктоне водохранилища не только занял ведущее место,

но и вытеснил некоторых других. По данным М. Ф. Соколовой, в 1946 г. в водохранилище массовыми *Cladocera* были *Ceriodaphnia quadrangula* и *Daphnia cucullata*, которые в настоящее время в Центральном плёсе встречаются единично. С целью изучения видовых взаимоотношений между ними и *D. longispina* мы провели ряд опытов по совместному содержанию этих видов, из которых убедились, что в аквариальных условиях *D. longispina* всегда вытесняет прочая. В устойчивые массовые монокультуры *Ceriodaphnia quadrangula* и *D. cucullata* мы подсаживали по 1—4 экземпляра *D. longispina* и через 12—20 дней в аквариумах находили только *D. longispina*. Наблюдения над культурами показали, что плодовитость *D. longispina* всегда оказывается более высокой по сравнению с другими видами. Так, 12 июля в культуру *D. cucullata* была подсажена 1 самка *D. longispina*; 23 июля последний вид преобладал числом и имел среднее число яиц 5,3, тогда как у *D. cucullata* оно было 2,1. Аналогичный опыт был проведен с *Ceriodaphnia quadrangula*, причем 23 июля у *D. longispina* плодовитость была 2,3, а *Ceriodaphnia* были стерильны.

18 августа в 2 сосуда были отсажены по 4 экземпляра *D. longispina* и *D. cucullata*; в один из них в дальнейшем постоянно добавлялись дрожжи. 23 августа среднее число яиц при кормлении дрожжами составляло у *D. longispina* 8,5, у *D. cucullata* — 3,5, без кормления дрожжами у *D. longispina* — 5,3, у *D. cucullata* — 2,0.

Наблюдения над размножением разных видов *Daphnia* при совместном их нахождении в водохранилище показали, что число яиц у *D. longispina* всегда выше, чем у других (табл. 5). Обращает внимание тот факт, что максимальное число яиц для этих видов значительно превышает то, которое встречается в водохранилище, и, по нашим наблюдениям, у *D. cucullata* и *D. cristata* может достигать 16—20.

Как уже отмечалось, весеннее массовое размножение дафний в водохранилище наступает при прогревании воды до 16—18°, что обычно имеет место во второй половине июня (в 1955 г. — в конце июня). Основной пищей фильтраторов в это время, несомненно, являются бактерии, так как преобладающие в это время диатомовые водоросли не могут служить пищей из-за крупных размеров колоний. Кроме того, в очень многих участках водохранилища в это время наступает период смены форм фитопланктона, и последний развит очень слабо. В то же время, по данным М. И. Новожиловой (1955), численность бактерий в этот период во всех районах водохранилища заметно уменьшается. В связи с ухудшением условий питания у *D. longispina* начинается половое размножение, причем интенсивность его в значительной степени зависит от численности бактерий (табл. 4).

Известно, что формирование покоящихся яиц у *Cladocera* занимает продолжительный период времени, в течение которого численность популяции не пополняется. Самки, отложившие эфипииумы, способны возобновить партеногенетическое размножение, что, однако, происходит не скоро. По нашим наблюдениям, после отложения эфипиума молодью у самки появляется только на 16-й день. Этими обстоятельствами следует объяснить резкое сокращение численности популяции дафнии и падение биомассы в конце весеннего периода в Центральном плёсе водохранилища.

В июле, по данным М. И. Новожиловой (1955), численность бактерий в водохранилище возрастает. Тем не менее популяция дафнии почти не восстанавливается, хотя плодовитость ее в июле, по наблюдениям на 6 постоянных станциях в 1954 г., повышается. Интенсивное выедание рыбами

Таблица 4

Интенсивность полового размножения *Daphnia longispina* в разных районах Рыбинского водохранилища в связи с численностью бактерий

Район водохранилища	Дата взятия пробы (1954 г.)	Общее число бактерий (в тыс./мл)	% самцов от общего числа дафний	% эфиппидных самцов от общего числа взрослых самцов
Северо-западная часть у о. Первомайки, станции 23	19 VI	648	1,8	3,5
Открытое водохранилище против с. Брейтово, станции 9	22 VI	34	18,5	27
Открытое водохранилище против с. Брейтово, станции 10	28 VI	148	7,6	13,8
Район р. Яны, станции 85	21 VI	319	4,5	13,04
Нижняя часть Шекснинского плёса, станции 6	23 VI	119	12,0	42,8
Центр водохранилища, станции 7	22 VI	124	16,6	41,5
Район затопленного г. Молога, станции 2	22 VI	403	4,6	7,0
Шекснинская горловина	14 VI	952	1,0	0

является существенной причиной, препятствующей массовому размножению дафнии в это время. Однако мы считаем, что есть основания предполагать, что отсутствие возможности пополнения убыли дафний при выедаении рыбами в Центральном плёсе в летние месяцы обусловливается недостаточно благоприятными для нее условиями питания и главным образом, по-видимому, недостаточно интенсивным размножением бактерий. В это же время в устьевых частях Моложского и Волжского плёсов, несмотря на такое же сильное потребление, дафния развивается в массовом количестве. По-видимому, эта особенность Центрального плёса связана с некоторым ослаблением продукционных процессов в летние месяцы, на чем мы более подробно останавливаемся в другой работе. Эти процессы, очевидно, усиливаются в конце лета, в соответствии с чем в Центральном плёсе начинается второй период массового размножения.

Обычно также в конце лета, примерно через два месяца после периода полового размножения дафнии, из эфиппидиев, отложенных в июне, при благоприятных обстоятельствах может выйти новое поколение. Об условиях развития покоящихся яиц *Cladocera* известно очень мало. У разных видов стадия покоя имеет различную длительность и требует различных условий для формирования зародыша (Vollmer, 1912). По-видимому, теплое лето 1954 г. было особенно благоприятно для развития покоящихся яиц дафнии, так как не может быть сомнения, что вторая, очень сильная вспышка массового развития во второй половине августа, не могла быть связана только с повышением интенсивности размножения очень немногочисленных дафний, встречающихся в первой половине августа.

Кроме того, для такого заключения мы имеем собственные данные по рыбоводным прудам Новгородской области, где *D. longispina*, так же как и в Рыбинском водохранилище, имела массовое половое размножение в июне, после чего в планктоне не встречалась до второй половины августа, когда появилась молодь нового поколения.

В начале июля 1955 г. мы собрали эфиппиды *D. longispina*, отложенные самками, добытыми в Центральном плёсе. В середине сентября мы обнаружили, что некоторые из них начали проявлять признаки развития (оболочки стали более светлыми, очертания зародыша — более

четкими), однако это вскоре приостановилось, по-видимому, вследствие понижения температуры в лаборатории.

Таким образом, мы приходим к заключению, что второй пик массового размножения *D. longispina* в Центральном плёсе водохранилища связан главным образом с выходом нового поколения. В 1954 г. он происходил в период, когда в ряде участков, по данным М. И. Новожиловой (1955), имело место увеличение численности бактерий.

В октябре, когда количество бактерий в водохранилище сравнительно невелико и температура воды сильно снижается, у дафнии начинается осенний половой период с массовым отложением эфиппиумов. Так же как и весной, интенсивность его оказывается неодинаковой в отдельных районах. Так, в первой половине октября 1954 г. в Центральном плёсе в районе против с. Брейтово эфиппидальные самки составляли 85%, средняя плодовитость партеногенетических яиц была 1,3, тогда как в нижней части Шекснинского плёса численность эфиппидальных самок была очень невелика (6,2%) и среднее число партеногенетических яиц равнялось 3,5.

Развитие покоящихся яиц *D. longispina*, отложенных осенью, происходит только во время весеннего прогревания. Об этом можно судить по присутствию в массе — начале июня морфологически различных особей — зимних с очень низкой головой (индекс «длина туловища: высота головы» 2,8) и весенних с более высокой головой (индекс 2,2—2,3).

В размножении и динамике численности *D. longispina* в устьевых районах Волжского и Моложского плёсов имеются существенные отличия от Центрального плёса, заключающиеся в том, что отсутствует весенняя вспышка массового развития и его максимум имеет место в летнее время. Это выявляется материалами наших рейсов по распределению зоопланктона, а также наблюдениями Воронинной в Моложском плёсе и А. В. Монакова — в Волжском. Эти отличия мы объясняем следующим. Вместе с течением во время осенней и зимней сработки из эстуариев выносятся дафнии и их эфиппиумы, вследствие чего весной нарастание популяции *D. longispina* происходит очень медленно. В момент наступления бактериального минимума численность дафнии оказывается небольшой, в связи с чем половое размножение, если и происходит, то не может быть массовым. Действительно, в устьевом участке Волжского плёса в течение последних 3 лет весной эфиппидальных самок мы не встречали. Нет указаний на их нахождение также и в многолетних материалах А. В. Монакова. Популяция дафний достигает в этих участках своего максимума в июле, когда здесь, по-видимому, вследствие особенностей гидрологического и гидрохимического режима, создаются более благоприятные условия для продукционных процессов, чем в Центральном плёсе. При этом вследствие отсутствия весеннего периода массового образования эфиппиумов, как правило, кривая динамики численности популяции *D. longispina* имеет одну вершину.

Продолжительность жизни взрослых самок, по нашим наблюдениям в лаборатории (при летней температуре), составляет около 40 дней. За это время одна самка при обильном кормлении водными дрожками давала 14—15 пометов, с промежутками между ними от 2 до 5 дней и общим количеством молоди около 100 экземпляров (средняя плодовитость — 8 яиц). Ингл, Вуд и Банта (Ingle, Wood and Banta, 1937) установили, что голодание увеличивает продолжительность жизни *D. longispina*. Хорошо питающиеся самки, по их наблюдениям, жили в среднем 29,9 дней, средняя продолжительность голодавших составляла 41,4 дня.

В связи с сильной зависимостью продолжительности жизни, развития и интенсивности размножения от внешних условий нам кажется затруднительным представить количество генераций *D. longispina* в год, подобно тому, как это делает Т. М. Мешкова (1953) для оз. Севан. Не вызывает

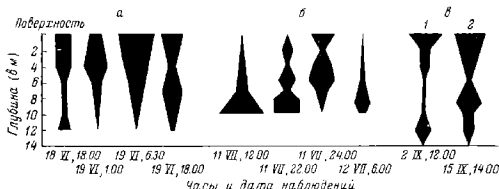


Рис. 5. Вертикальное суточное распределение *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище.

а — у о. Первомайя (1954 г.); б — у о. Шуморова (1953 г.); 1 — у Шуморова острова (1953 г.), 2 — западная часть Центрального плеса против с. Брейтово (1954 г.).

сомнения лишь, что периоды массового размножения в значительной степени связаны с отрождением новых генераций и что зимой существует зимняя генерация, хорошо отличающаяся морфологически.

D. longispina является сильным пловцом, а в Рыбинском водохранилище — активным мигрантом. Вертикальное распределение ее не остается постоянным в различное время. В период весеннего прогревания основная масса *D. longispina* сосредоточивается в поверхностных горизонтах и амплитуда ее суточных перемещений, очевидно, невелика (рис. 5, а). В июле и августе в ряде районов мы находили большие количества *D. longispina* в придонных слоях и обнаруживали довольно заметно выраженные суточные миграции (рис. 5, б). В сентябре в дневном распределении дафнии по горизонтам может быть два максимума — поверхностный и глубинный (рис. 5, в).

Такое непостоянство вертикального распределения дафнии позволяет предполагать, что последнее определяется не только световым фактором. Материалы суточной станции 12 июля 1953 г., проведенной при одновременном лове рыб, показали, что размещение дафнии по горизонтам может зависеть от вертикального распределения рыб. Так, в придонных слоях в численности дафнии наблюдалось сильное падение между 12 и 16 час., когда основная масса молоди окуня (данные Ф. И. Вовка) находилась на этих глубинах. К 20 час. с подъемом окуня в поверхностные слои чис-

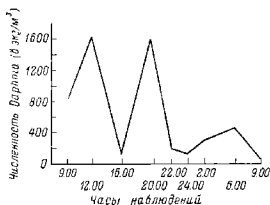


Рис. 6. Суточные колебания численности *Daphnia longispina* в придонных слоях (9—11 м) 11—12 июля 1953 г. в районе о. Шуморова.

ленность дафнии восстановилась в этих слоях (рис. 6), по-видимому, за счет перемещения из других горизонтов.

Можно предположить, что в перемещениях дафнии также играет роль распределение пищи. Интересны в этом отношении наблюдения, проведенные в феврале—марте 1954 г. в районе с. Гридино, где в бывшем русле р. Мологи были найдены скопления *D. longispina* (до 12 тыс./м³) на глубине ниже 10 м, в то время как в этом же горизонте оказался значительный дефицит кислорода, связанный с обнаруженными здесь (Ю. И. Сорokinным) хемосинтетическими бактериальными процессами.

Таблица 5

Средняя плодовитость (число лич) разных видов *Daphnia* при их совместном нахождении в Рыбинском водохранилище (по наблюдениям 1954 г.)

Район водохранилища	Дата взятия пробы (1954 г.)	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Daphnia cristata</i>	<i>Daphnia cucullata</i>
Волжский плёс против с. Коприно	12 VI	10	5	5
	22 VI	6.6	4	4
Предустьевый участок р. Ухры	15 VI	6.6	2	—
Устьевой участок р. Согожи . .	15 VI	6	3	4
Открытое водохранилище против р. Согожи	16 VI	4.5	1	—
Нижняя часть Шекснинского плёса	16 VI	5.5	2	—
Против с. Захарьино	26 VI	3.9	2.9	—
Против с. Гридино	17 VI	8.1	3.2	—
Район о. Первомайка	18 VI	7.5	3	—
Устьевой участок р. Чесавы	29 VIII	5	2.1	2.1

Более высокая плодовитость *D. longispina* по сравнению с другими видами (табл. 5), при их совместном нахождении, по-видимому, объясняется большей активностью ее движений, способствующей более интенсивной фильтрации пищи.

Все изложенное позволяет сделать заключение, что *D. longispina* является видом, обладающим многогранной экологической приспособленностью, которая способствует ее широкому распространению. Благодаря особенностям биологии, выносливости и активности *D. longispina* приобретает особое значение в водоемах, отличающихся непостоянством гидрологического и гидрохимического режима (пруды и водохранилища). *D. longispina* является массовой формой многих существующих водохранилищ (Рыбинское, Угличское, Ивановское и др.), и можно предполагать, что и в ряде вновь образующихся она будет иметь такое же большое значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Боклемшиев В. Н. 1923, 1924. Предварительные исследования по вопросу о выживаемости *Eptomotraca* в растворах солей. Изв. Биолог. инст. при Пермск. гос. ун-в., т. 2, вып. 4, 1923; Изв. Биолог. научно-исслед. инст. при Пермск. гос. ун-в., т. 3, вып. 3, 1924.
- Боклемшиев В. Н. и В. И. Баскина-Заколоткина. 1933. Экспериментальные предпосылки к экологической географии внутренних морей. Изв. Биолог. научно-исслед. инст. при Пермск. ун-в., т. 8, вып. 9—10.
- Бенинг А. П. 1941. Кладоцера Кавказа.
- Вирштейн Я. А. и Г. М. Беляев. 1946. Действие воды оз. Балхаш на волго-каспийских беспозвоночных. Зоол. журн., т. XXV, вып. 3.

- Верещагин Г. Ю. 1911. К планктону оз. Великого Новгородской губ. Обзор фауны Cladocera озера и некоторых соседних водоемов. Работы из лабор. зоол. кабинета Варшавск. унив., вып. 2.
- Грезе Б. С. 1929. К биологии мелких периодических водоемов. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, №№ 1—3.
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. станции «Барок», вып. 2.
- Домрачев И. Ф. 1935. Озера Карагандинской области. Изв. Гос. геогр. общ., т. XVII, вып. 6.
- Мешкова Т. М. 1953. Зоопланктон озера Севан. Тр. Севанск. гидробиол. станции, т. XIII.
- Новожилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXIV, № 6.
- Пирожников П. И. 1929. К познанию озера Сартлан. Тр. Сибирск. научн. рабн. станции, т. IV, вып. 1.
- Таусон А. О. 1924. Влияние водородных ионов и антагонистическое действие катионов на выживаемость животных. Изв. Биол. научно-исслед. инст. при Пермск. унив., т. 2, вып. 2.
- Уломский С. Н. 1955. К экологии ракообразных и коловраток внутренних водоемов Крыма. Тр. Карапатск. биол. станции, вып. 13.
- Birge E. and C. Juday. 1911. The Inland Lakes of Wisconsin. The dissolved Gases of the water and their biological significance. Wisconsin Geolog. and Nat. History survey Bull., vol. XXII, Sc. ser. 7.
- Brooks J. 1946. Cyclomorphosis in *Daphnia*. Ecol. Monogr., vol. 16.
- Ingle L., T. Wood and A. Banta. 1937. A study of longevity, growth, reproduction and heart rate in *Daphnia longispina* as influenced by limitations in quantity of food. Journ. of exp. Zoology, vol. 76, № 2.
- Ieno M. 1934. The freshwater Branchiopoda of Japan. Genus *Daphnia* of Japan. Mem. of the Coll. of Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B, vol. 9, № 4.
- Keilhack L. 1909. Phyllopora. Die Süßwasserfauna Deutschlands, 10.
- Lilljeborg W. 1900. Cladocera Sueciae. N. A. Reg. Soc. Sci. Upsaliensis (3), vol. XIX.
- Mortimer C. 1936. Experimentelle und cytologische Untersuchungen über den Generationswechsel der Cladoceren. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Allg. Zool. und Physiol., Bd. 56, H. 1.
- Rylov V. 1935. Das Zooplankton der Binnengewässer. Bd. XV.
- Tauson A. 1930. Die Wirkung der äusseren Bedingungen auf die Veränderung des geschlechtes und auf die Entwicklung von *Daphnia pulex*.
- Wagler E. 1937. Crustacea. Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. II, № 2a.
- Wesenberg-Lund C. 1926. Contribution to the biology and morphology of the Genus *Daphnia*. Mem. Akad. Roy. Sci. Let. Danmark. Sect. Sci., Ser. 8, vol. II, № 2.
- Vollmer C. 1912. Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauereis. Zeitschr. für wiss. Zool., vol. 102.

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ МОТЫЛЯ (*TENDIPES* MG.) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Бентос Рыбинского водохранилища (Мордухай-Болтовской, 1955а, 1955б; Поддубная, 1958) сосредоточен главным образом в устьевых участках рек и прибрежных участках водохранилища. От берегов к центру количество бентоса резко падает. Личинки тендинедид составляют 75% от всей бентофауны, а личинки мотыля — 90% от всех личинок тендинедид. Понять и объяснить причины распределения бентоса можно, только изучив биологию ведущих форм. Поэтому, естественно, наш выбор пал на род *Tendipes*.

Прежде чем заняться изучением биологии *Tendipes*, необходимо было установить, какими видами этот род представлен в Рыбинском водохранилище. Сделать это по личинкам без воспитания их до имаго невозможно. Поэтому прежде всего мы занялись выведением комаров из личинок. Добытые при этом данные по систематике рода с описанием всех фаз развития видов будут изложены в особой статье.

При изучении биологии видов мы остановились на следующих вопросах, в той или иной степени объясняющих нам распределение личинок *Tendipes* в водохранилище:

- 1) биология комаров (сроки вылета, количество генераций и распространение различных видов *Tendipes*);
- 2) поведение молоди мотыля, «новорожденных» личинок;
- 3) способ питания личинок;
- 4) отношение личинок к различным грунтам водохранилища, в частности к сапропелсовому, богато населенному мотылем илу устьевых участков, и торфянистому, бедно заселенному илу открытых частей водохранилища.

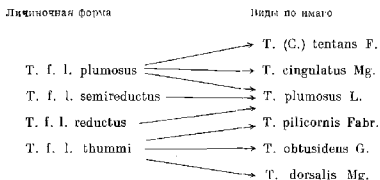
Работа проводилась в 1954—1955 гг. в лаборатории гидробиологии научно-исследовательской биологической станции «Борок» АН СССР. В постановке опытов большая техническая работа произведена лаборантом В. И. Митропольским, за что приносим ему искреннюю благодарность.

ВИДОВОЙ СОСТАВ МОТЫЛЕЙ РОДА *TENDIPES* MG. В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО БИОЛОГИИ ИМАГО

В Рыбинском водохранилище род *Tendipes* представлен шестью массовыми и одним редким видом. Воспитание различных личиночных форм до имаго показало, что различные виды *Tendipes* имеют одну и ту же личиночную форму и, наоборот, один вид имеет несколько личиночных форм. Так, личинки *T. f. l. thummi* дают имаго *T. pilicornis* Fabr., *T. ob-*

lucidens G., *T. dorsalis* Mg.; личинки *T. f. l. plumosus* имеют имаро *T. plumosus* L., *T. cingulatus* Mg., *T. (Camptochironomus) tentans* F. Вид *T. plumosus* L. имеет несколько личиночных форм: *T. f. l. plumosus*, *T. f. l. semireductus* и *T. f. l. reductus*.

Изложенное можно иллюстрировать следующей схемой:



Таким образом, на основании сборов имаро и массового выведения комаров из личинок для Рыбинского водохранилища удалось установить 7 видов *Tendipes*: *cingulatus* Mg., *dorsalis* Mg., *obtusidens* G., *pilicornis* Fabr., *plumosus* L., *tentans* Fabr., *pallidivittatus*.

Последний вид сравнительно редок, и мы не имеем данных по его биологии. О распределении других видов в водохранилище можно сказать следующее. Прибрежная зона (в узком смысле) обильно заселена личинками *T. obtusidens*, *T. pilicornis*, *T. dorsalis*, *T. (C.) tentans*. В устьевых участках, и именно в бывших руслах и поймах рек, на илах в массе встречаются личинки *T. plumosus*. Последний вид распространяется в открытые части водохранилища. *T. cingulatus* найден в затишных участках р. Суножки; в водохранилище, по-видимому, не встречается.

Сроки вылета и количество генераций у разных видов различны. Как правило, почти все виды имеют две генерации в год. Первая генерация, весенняя, у *T. plumosus* и *T. tentans* более обильна, чем вторая — летняя, когда, очевидно, вылетает только часть поколения. Это связано с тем, что личинки из одной и той же кладки развиваются крайне неравномерно, даже в лаборатории и одном аквариуме. Одни достигают IV возраста, в то время как другие только II. Поэтому часть личинок, развившаяся из кладок, отложенных весенней генерацией, быстро вырастает и может окукливаться, другая достигает предкуколичного состояния только к осени. Наступающие холода не допускают вылета комаров, и они вылетают весной вместе с поколением, развившимся из кладок, отложенных второй, летней генерацией.

Первая генерация, весенняя, вылетает в конце мая—начале июня, вторая, летняя, — в августе. Подобное положение вещей очень хорошо объясняет тот факт, что в водоеме постоянно в течение всего теплого времени года, независимо от вылета имаро, имеются личинки *T. plumosus* и *T. tentans*.

Иначе обстоит дело с *T. obtusidens* и *T. dorsalis*. Оба эти вида имеют два дружных массовых вылета. Личинки *T. obtusidens* совсем выпадают, правда на короткое (10—15 дней) время, из водоема, что нам непосредственно удалось наблюдать. *T. pilicornis* дает одну генерацию, *T. cingulatus*, вероятно, как *T. obtusidens* и *T. dorsalis*, имеет две генерации.

Раньше всех вылетает *T. pilicornis*. Следует отметить исключительно дружный вылет этого вида. Почти одновременно с ним появляются единичные экземпляры *T. cingulatus*, *T. dorsalis*, *T. obtusidens*, массовый вылет которых происходит несколько позже, затем вылетают *T. tentans* и *T. plumosus*.

В 1954 г. имаго *T. cingulatus*, *T. dorsalis*, *T. obtusidens*, *T. tentans* второй генерации собрать не удалось, так как массового вылета не было из-за почти полного обсыхания прибрежной зоны. *T. plumosus* ловился нами почти все лето, но ясно можно отметить два массовых вылета: конец мая — начало июня и вторая половина июля.

В 1955 г. вылет всех видов значительно задержался в связи с очень холодной и поздней весной. В 1955 г. Волжский плёс водохранилища вскрылся на 12 дней позже, чем в 1954 г. В конце третьей декады мая 1954 г. температура воды была более или менее постоянная — колебалась в пределах 13—14°; средняя температура воды была 13,3°. В конце третьей декады мая 1955 г. средняя температура была 11,1°, но колебания были более значительные: 10—12°.

В 1955 г. *T. obtusidens* и *T. dorsalis* начали вылетать во второй половине мая (14—20 мая), но в связи с похолоданием (температура воды упала до 11,7°, воздуха — до 5—7°) массовый вылет задержался. Поэтому с конца мая до конца первой половины июня сборов имаго не производилось. 14 июня мы собирали единичные экземпляры этих видов. Полное отсутствие в водоеме личинок *T. obtusidens* и нахождение в прибрежье 18 июня единичных кладок *T. dorsalis* свидетельствовали о том, что вылет этих видов уже произошел. Вероятно, это было 5—10 июня, когда температура воды поднялась от 10 до 15°, а воздуха — от 8—11 до 17—18°. Вторая генерация *T. obtusidens* и *T. dorsalis* была очень многочисленна. Черные облака комаров этих двух видов можно было видеть повсюду в районе биостанции. Они подходили на столбы дыма и представляли картину, весьма сходную с той, которая описана Тинеманом (Thienemann, 1954) для некоторых видов этого рода. Такой массовый вылет, который происходил в начале августа, объяснялся значительным увеличением прибрежной зоны, местообитания этих видов по сравнению с 1954 г.

27 мая 1955 г. наблюдался вылет *T. tentans* из спущенного, хорошо прогреваемого паркового пруда, но роения вылетевших комаров не было из-за низкой температуры воздуха (5—7°). В водохранилище вылет *T. tentans* начался одновременно с вылетом *T. plumosus* в первой половине июня. Комары второй генерации *T. tentans* летели в начале августа, а *T. plumosus* — в конце июля, хотя единичные комары собирались в течение всего теплого периода года.

Что касается непосредственного наблюдения за вылетом видов из водоема, то нам удалось это сделать лишь в отношении *T. tentans*. 27 мая 1955 г. был первый теплый и безветренный день (температура воздуха была 17°, воды — 14°). В 13 час. начался вылет *T. tentans* из спущенного и хорошо прогреваемого пруда в парке. Вылет только начался, так как все собранные самцы имели нерасправленные усики. Расправление усиков происходит через 1—2 часа после вылупления имаго. По поверхности воды плавали единичные экземпляры куколок, что также свидетельствовало о начале лета. После вылупления комары не сразу отрывались от поверхности воды, а некоторое время очень быстро бегали, создавая впереди себя три волны, соответственно трем парам ног. Они как бы выгибали поверхностную пленку, беспокойно и быстро передвигаясь по ней благодаря непрерывной работе крыльев, ноги служили лишь точками опоры.

Часть комаров после пребывания на поверхностной пленке поднималась, летела к берегу и садилась на различные предметы. В это время комары были совсем беспомощны и их можно было собирать пинцетом прямо с земли. Некоторые комары передвигались по поверхности воды до тех пор, пока не натыкались на берег, и тогда немедленно покидали ее, другие натыкались на ветки, плавающие в воде, взбирались на них. В 17 час. выплывание достигло максимума; на 1 м² поверхности воды было 10—15 бегающих комаров. Затем их количество заметно уменьшилось, зато все прибрежные деревья и кустарнички были покрыты комарами. В связи с похолоданием в тот же день и последующие вылет прекратился, роения тоже не было.

По нашим наблюдениям, комары живут до 4—5 дней. Самцы погубают раннее самок. По данным Н. Д. Бородин (1952), самки живут до 7 дней. Комары ничем не питаются. Фаза имаго длится несколько дней, личиночная фаза — несколько недель, месяцев и при некоторых условиях даже несколько лет, как указывает И. И. Грезе (1953) для Таймырского озера. Откладка яиц происходит в любое время суток при условии тихой погоды. По сообщению Е. В. Борунского (1939), *T. plumosus* откладывает икру более или менее равномерно по всему водоему.

По данным Потони (Potonic, 1931), хотя этот вид и откладывает икру по всему водоему, большинство комаров придерживается прибрежья. По нашим наблюдениям, *T. plumosus* и *T. tentans* откладывают икру у уреза воды в хорошо прогретаемых местах с благоприятным кислородным режимом. Отсюда происходит расселение личинок по водохранилищу, о чем подробно будет сказано ниже.

ОБ ОБРАЗЕ ЖИЗНИ «НОВОРОЖДЕННЫХ» ЛИЧИНОК

Комары большинства тендинидов откладывают икру преимущественно у уреза воды, где температура и кислородный режим наиболее благоприятны для развития яиц. Часто икра откладывается там в таком месте, где нет подходящих условий для развития личинок. Так, мы постоянно наблюдали кладки *T. plumosus* и *T. tentans* у самого края воды на песке, тогда как личинки этих видов обитают на илах, причем *T. plumosus* — преимущественно в русле Волги.

Наблюдая за кладками *T. plumosus* и *T. tentans*, мы заметили, что поведение новорожденных личинок этих видов иное, чем более взрослых личинок, и благодаря жировым включениям, уменьшающим их удельный вес, илчем не отличается от поведения новорожденных личинок *Clupeotendipes pallens* Mg. и *G. paripes* Edw. (Мордухай-Болтовской и Шишова, 1955), которые временно ведут планктонный образ жизни. Планктонная стадия продолжается до 3—5 дней, и она имеет существенное значение для расселения личинок по водоему. В самое последнее время мы нашли подтверждение этому в статье Н. К. Алексеева (1955).

Таким образом, отсутствие мотылей в открытых частях водохранилища и уменьшение их количества от берегов к центру нельзя объяснить тем, что комары, не обладающие высокой способностью к полету, откладывают яйца преимущественно в прибрежной зоне. Распространение вида в пределах водоема обеспечивается наличием планктонной стадии у новорожденных личинок. Поэтому причину отсутствия личинок *Tendipes* в открытых частях водохранилища следует искать в биологии личинок, в их отношении к различным грунтам.

ОТНОШЕНИЕ ЛИЧИНОК К ГРУНТАМ

Предположив, что отсутствие личинок *Tendipes* в центральной части водохранилища и их малочисленность в прочих открытых частях связаны с отношением личинок к грунтам этих частей водохранилища, мы поставили опыты по воспитанию личинок на различных грунтах: на торфянистом иле, расположенном в открытых частях водоема, и сапропелевом, характерном для устьевых участков и богато заселенном мотылем. Опыты проводились в лаборатории.

При воспитании личинок в качестве субстрата, помимо сапропелевого и торфянистого илов, мы применяли также смесь сапропелевого ила с сухой элодеей. В этом случае субстрата было настолько мало, что его хватало только для построения трубок-домиков. Воспитывая личинок подобным образом, мы получили ответ на вопрос, могут ли они нормально расти и развиваться без ила.

Показателями отношения личинок к различным грунтам были приняты выживаемость личинок, темп роста, развития и общее их состояние.

Для получения молодежи мотыля собирались кладки в водоеме, реже они получались в лаборатории от самок, собранных в природе. «Новорожденные» личинки, предварительно измеренные, помещались в кристаллизаторы с различным субстратом, по 50—30 личинок в каждый. Через 10—15 дней личинки отмывались от грунта и просматривались под биноклем. Подсчитывалось их количество, измерялась длина тела, ширина головной капсулы и отмечалось общее состояние личинок. Длина тела служила показателем темпа роста, а ширина головной капсулы и общее состояние личинок — показателем темпа развития. Сравнивая эти данные у личинок, воспитанных на разных субстратах, можно было определить групп, наиболее благоприятный для развития личинок.

Всего был поставлен 21 опыт: 2 — в 1954 г., 10 — в 1955 г. и 9 — в 1956 г. В одном опыте 1954 г. на торфянистом иле все погибло. Мы не приводим его данных в табл. 1. В другом опыте на этом субстрате наблюдался большой отход личинок, более медленный темп роста и развития, чем на сапропелевом.

В опытах 1955 г. (табл. 1) на сапропелевом иле личинки в большинстве случаев имели большую длину, чем на торфянистом. Средняя длина тела личинок по окончании опыта на сапропелевом иле была 6,8 мм, на торфянистом — 5,8 мм. По возрасту, как правило, на сапропелевом иле личинки были либо старше, чем на торфянистом, либо одного с ними возраста. По выживаемости же личинок получается обратная картина: число оставшихся в живых по окончании опыта в среднем на торфянистых илах несколько больше, чем на сапропелевых.

Отсутствие существенной разницы при воспитании личинок на сапропелевом и торфянистом иле объясняется тем, что в 1955 г. мы употребляли для наших опытов сапропелевый ил из волжского устьевых участка напротив с. Коприно, а торфянистый ил — из района затопленного г. Мологи. В связи с очень сильным весенним паводком произошел занос сапропелевого ила несом, что спизило биомассу бактерий (Сорокин, 1958). Торфянистый ил из района г. Мологи, наоборот, по той же причине был покрыт речным детритом и не является настоящим торфянистым илом открытых частей водохранилища.

Условия опыта с сапропелевым илом в смеси с сухой элодеей были сходны с теми, какие имеют место в прибрежье, где происходит гниение высшей водной растительности и нет большого скопления ила. На этом

субстрате мы имели лучшие показатели по темпу роста и развития личинок и лучшую выживаемость. Длина тела личинок, воспитанных на этом субстрате, почти в 2 раза больше, чем у личинок, выращенных на торфянистом иле, и значительно превышает длину тела личинок, воспитанных на сапропелевом. Выживаемость тоже значительно больше, чем на других субстратах: раньше появляется гемоглобин, быстрее личинки достигают III и IV возраста.

Значительно показательнее опыты 1954 г. с личинками *Glyptotendipes*, проводившиеся на тех же субстратах, но при наличии типичного торфянистого ила и настоящего сапропелевого, не занесенного песком. Результаты этих опытов приведены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что на сухой элодее (применявшейся в этих опытах в виде измельченной крошки без ила) так же, как и в опытах с *Tendipes* на сухой элодее в смеси с сапропелевым илом, выживаемость личинок, темп роста и развития наилучшие.

Для сапропелевого ила эти показатели отстают от соответствующих показателей опыта воспитания на сухой элодее, но всегда лучше, чем для торфянистого ила. Раньше появляется гемоглобин и раньше происходит линька на следующий возраст, больше выживаемость личинок. Разница между сапропелевым и торфянистым илом совершенно очевидна. Так как поведение и характер питания личинок *Glyptotendipes* в опытах такие же, как у мотылей, результаты этого опыта можно считать имеющими силу и для личинок *Tendipes*.

Эти данные хорошо согласуются с результатами исследований микробиологов. По данным Ю. И. Сорокина (1958), наибольшее количество бактерий наблюдается на сапропелевых илах устьевых участков рек (от 100 до 300 г/м²), на торфянистых илах биомасса бактерий в 20—30 раз меньше (от 5 до 20 г/м²).

Известно, что одним из главных компонентов пищи личинок *Tendipes*, как и некоторых видов *Glyptotendipes*, являются бактерии. Поэтому недостаток бактерий на торфянистых илах ограничивает темп роста и развития личинок. А наличие в нем значительного количества сероводорода, углекислоты и гуминовых кислот пагубно сказывается на молодежи и снижает ее численность.

В опытах 1956 г. наряду с прежними субстратами применялась также смесь торфянистого ила с сухой элодеей. Показателями отношения личинок к различным субстратам воспитания служили выживаемость, длина тела, возраст личинки, а также средний вес одной личинки. Из табл. 3 видно, что эти показатели наилучшие на смеси сухой элодеи с торфянистым и сапропелевым илом: большая выживаемость личинок, большая средняя длина тела личинки и вес. Для сапропелевого ила эти показатели выше, чем для торфянистого.

Интересно отметить, что для смеси элодеи с торфянистым илом показатели отношения личинок к субстрату не ниже, а иногда и выше (средний вес личинки), чем для элодеи с сапропелевым илом.

В опытах воспитания *Tendipes* на смеси сухой элодеи с сапропелевым или торфянистым илом субстрат был в очень небольшом количестве, достаточном только для построения трубок-домиков. Однако, как мы видим, личинки в этом опыте развивались значительно лучше, чем в опытах с большим количеством чистого сапропелевого и торфянистого ила. Чтобы понять это, необходимо остановиться на способе питания личинок и поведении их в домиках.

Известно, что личинки *Tendipes* посредством секрета слюнных желез скрепляют частицы ила и строят из него трубки-домики. Последние обычно имеют U-образную форму, и их отверстия выступают над поверхностью грунта. Находясь в домике, личинка постоянно совершает волнообразные движения телом, вызывающие ток воды через домик. Долгое время эти движения принимали за дыхательные, имея в виду, что личинка дышит всей поверхностью тела, а ток через домик приносит воду с большим содержанием кислорода. Однако наблюдения Харниша (Harnisch, 1950) показывают, что волнообразные движения не играют существенной роли в снабжении личинок кислородом. Их дыхательная функция проявляется только при определенных условиях среды (анаэробных). Но личинки, находясь в своих домиках, независимо от кислородного режима среды постоянно совершают эти движения, что свидетельствует о том, что они должны играть роль в каких-то других жизненно важных отправлениях животного. От волнообразных движений, производимых телом личинок, как мы уже говорили, в домике возникает ток воды, увлекающий за собой мельчайшие частицы детрита, клетки водорослей, дрожжей, мелких инфузорий. Из выходного отверстия домика выносятся несравненно меньше взвешенных частиц, чем вошло во входное отверстие. Наблюдая за поведением личинки под бинокляром, мы заметили, что она периодически переворачивается в домике, о чем свидетельствовало изменение направления тока воды, и никогда добровольно не покидает домика и не высывается из него, если в воде имеется достаточное количество различных взвешенных частиц. Последнее определяется просто на глаз по слегка зеленоватому цвету воды, содержащей большое количество простейших и бактерий. В случае, если в воде мало взвешенных частиц или она совсем прозрачна, так как в ней нет водорослей и мало простейших, личинки не сидят спокойно в домиках, покидают их или, высываясь из домика и держась задними подталкивателями за его стенку, поедают самый поверхностный слой ила.

В первом случае личинки питаются только фильтрационным способом. Подробно об этом способе питания личинок *T. pilicornis* и *T. tentans* мы сообщали в особой статье (Шилова, 1955). Здесь следует указать только, что фильтрационное питание характерно, по нашим наблюдениям, и для личинок *T. obtusidens*, а по литературным данным — и для *T. plumosus* (Walshe, 1947; Harnisch, 1954).

Наличие у личинок *Tendipes* фильтрационного питания очень интересный факт, который в сочетании с другими сторонами их биологии и образа жизни имеет нам поможет нам понять распределение личинок в водоеме.

Таким образом, личинки *Tendipes* могут существовать на ничтожном количестве ила, достаточном только для построения трубок-домиков. Это происходит вследствие того, что путем фильтрации личинки питаются водорослями и бактериями, которые в изобилии развиваются на разлагающейся сухой элодее и в слое воды над нею. И при этом личинки растут значительно лучше и быстрее, чем в большом количестве сапропелевого или торфянистого ила.

Это объясняет, почему «пелофильные» мотыли в таком большом количестве развиваются на задерживаемых плотных грунтах прибрежной зоны водохранилища, периодическое осушение которых препятствует накоплению ила.

На основании всего изложенного можно предположить, что распределение личинок *Tendipes* в водохранилище зависит от условий питания. Последние наиболее благоприятны в устьевых участках на сапропелевых

Результаты опытов Теродис на различных субстратах в 1934-1935 гг.

Химическая группа	Количество личинок в одной банке				Полученные личинки				Число погибших личинок (в %)												Среднее количество личинок в банке																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
	1934 г.				1935 г.				1934 г.				1935 г.				1936 г.																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
	28 VI, 7 VI	24 VI, 3 VII	22 VI, 9 VII	23 VI, 8 VII	23 VI, 8 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII		18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII

Таблица 2

Воспитание личинок Glyptotendipes на различных субстратах в 1934 г.

Химическая группа	Количество личинок в одной банке				Полученные личинки				Число погибших личинок (в %)				Среднее количество личинок в банке
	1934 г.				1935 г.				1934 г.				
	29 VI, 7 VI	24 VI, 3 VII	22 VI, 9 VII	23 VI, 8 VII	23 VI, 8 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	
Торфянистый ил	50	8	17	24	10	8	27	50	8	17	24	10	10
Саранцовый ил	50	8	15	10	8	26	58	9	8	15	10	8	8
Сухая земля	50	8	15	10	8	26	58	9	8	15	10	8	8

Таблица 3

Воспитание личинок Теродис на различных субстратах в 1935 г.

Химическая группа	Количество личинок в одной банке				Среднее число личинок (в %)				Среднее количество личинок в банке				Длина тела личинок в мм				Среднее развитие личинок																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
	1934 г.				1935 г.				1934 г.				1935 г.				1934 г.				1935 г.																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
	29 VI, 7 VI	24 VI, 3 VII	22 VI, 9 VII	23 VI, 8 VII	23 VI, 8 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII	18 VI, 2 VII																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												
Торфянистый ил	30	6	0	16	11	3	14	4	2,5	2,7	2,2	—	4	3	2,3	4	—	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	III	

илах и на задернованных грунтах прибрежной периодически осушаемой зоны. Здесь и наблюдается концентрация мотыля. В открытых частях водохранилища происходит либо размыв грунтов, либо накопление мало пригодного для жизни личинок торфянистого ила. И это вызывает резкое падение количества личинок и даже полное их отсутствие.

ВЫВОДЫ.

1. В Рыбинском водохранилище обитает 6 массовых и 1 редкий вид рода *Tendipes*: *T. cingulatus* Mg., *T. dorsalis* Mg., *T. obtusidens* G., *T. pilicornis* F., массовые *T. plumosus* L. и *T. (C.) tentans* F. и редкий *T. (C.) paldivittatus* Mell.

2. *T. plumosus* — массовый вид эстуариев рек и единственный представитель рода, обитающий в открытых частях водохранилища. Остальные виды, кроме *T. cingulatus*, найденные в р. Суножке, распространены только в прибрежье.

3. Большинство видов дает две генерации в год. Три вида: *T. dorsalis*, *T. obtusidens* и *T. cingulatus* — имеют массовые одновременные вылеты. Летняя генерация *T. plumosus* и *T. tentans* развивается не полностью в связи с крайне неравномерным развитием личинок. *T. pilicornis* имеет одну генерацию.

4. *T. plumosus* и *T. tentans* откладывают икру у уреза воды в прибрежной зоне.

5. Новорожденные личинки *T. plumosus* и *T. tentans*, как и *Glyptotendipes*, ведут планктонный образ жизни, что обеспечивает распространение их по водоему. Поэтому расстояние от берега вследствие плохой полетоспособности комаров не имеет значения для расселения мотылей по водоему.

6. Воспитание личинок *Tendipes* и *Glyptotendipes* на различных субстратах показало, что личинки хуже всего развиваются на торфянистых илах, лучше — на сапропелевом и гораздо лучше — на сухой элодее или на смеси сухой элодеи с сапропелевым или торфянистым илом.

7. Эти данные говорят о том, что отсутствие или уменьшение количества *Tendipes* в открытых частях Рыбинского водохранилища связано с неблагоприятными условиями обитания личинок. На распространенных (в открытом водохранилище) торфянистых илах, очевидно, хуже условия питания, что подтверждается и опытами воспитания, и фактом низких биомасс бактерий в этих илах.

8. Это же объясняет обилие мотылей, считающихся пелофильными, на плотных задернованных грунтах прибрежной зоны. Мотыль нуждается в субстрате для построения домика, а расти и развиваться может за счет питания взвесями путем фильтрации. В прибрежье этих питательных взвесей очень много, но в открытых частях Рыбинского водохранилища на плотных грунтах, соответствующих областям размыва, седиментация вообще не происходит, а на торфянистых илах осаждающиеся взвеси гораздо менее питательны.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Н. К. 1955. О расселении личинок хирономид по водоему. Вопр. ихтиол., вып. 5.
Бородяч П. Д. 1952. Питание личинок *Chironomus f. l. plumosus* и некоторые другие стороны их биологии. Дисс., Москвитуа.
Боруккий Е. В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. Тр. Лимнологическ. станции в Косине, т. XX.

- Горбунов К. В. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов. Микробиология, т. XV, № 2.
- Греве И. И. 1953. Личинки тендипед Таймырского озера. Тр. Иркутск. гос. ун-в., т. VII, вып. 1—2.
- Константинов А. С. 1952. К биологии и разведению *Chironomus dorsalis* Mg. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. VII (1), отд. биол.
- Константинов А. С. 1954. Опыт массового разведения *Chironomus dorsalis* и дальнейшие исследования его биологии. Тр. Саратовск. отд. Каспийск. фил. Всесоюз. научно-исслед. инст. морск. рыб. хоз. и океанограф., т. III.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955а. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища). Зоол. журн., т. XXXIV, № 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955б. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. И. Шилова. 1955. О временно-планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes* (Diptera, Tendipedidae) ДАН СССР, т. 105, № 1.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1956 гг. См. настоящий выпуск.
- Родина А. Г. 1949. Роль бактерий в питании личинок тендипед. ДАН СССР, т. 17, № 6.
- Сорокин Ю. И. 1958. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Шилова А. И. 1955. О фильтрационном способе питания мотыля (Diptera, Tendipedidae). ДАН СССР, т. 105, № 3.
- Harnisch O. 1950. Studien über die Oxybiose der Larve von *Chironomus* (*Camptochironomus tentans* Fabr.). Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 32.
- Harnisch O. 1954. Beobachtungen über den Nahrungserwerb der Larve *Chironomus plumosus* L. im Grossen Plöner See. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 48.
- Potonie A. 1931. Untersuchungen über die Entwicklung und den Jahreszyklus von *Chironomus*. Zeitschr. f. Fischerei, Bd. XXIX, № 3.
- Sadler W. O. 1935. Biology of the Midge *Chironomus tentans* F. Mem. Cornell Univ. Agr. Exper., 173.
- Thienemann A. 1954. *Chironomus*. Die Binnengewässer, vol. XX, Stuttgart.
- Walshe 1947. Feeding mechanisms of *Chironomus* larvae. Nature, № 160, London.

Т. С. Житенева

О ПИТАНИИ ЛЕЩА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Лещ является основной промысловой рыбой Рыбинского водохранилища. Он отличается низким темпом роста и поздним половым созреванием (Остроумов, 1955). Предполагалось, что причина этого — неблагоприятные кормовые условия водохранилища. Поэтому в нашу задачу при исследовании питания леща входило определение общего характера питания, его сезонных и возрастных особенностей, а также выяснение вопроса об обеспеченности леща кормом.

Материал по лещу собирался из траловых уловов. Траловый лов в Рыбинском водохранилище возможен главным образом на русловых участках Волжского, Моложского и Шекснинского плёсов водохранилища (рис. 1). Эти участки являются местами концентрации старших возрастных групп леща. В работе рассматривается характер питания только старших возрастных групп леща — от 4 до 15 лет, размерами от 170 до 450 мм (табл. 1).

Таблица 1

Количественный состав лещей

Сроки сборов	Размеры леща (в мм)															15 и более
	170	190	210	230	250	270	290	310	330	350	370	390	410	430	450	
Июль — октябрь 1953 г.	—	—	—	5	8	11	15	22	29	32	24	12	3	2	—	163
Май — ноябрь 1954 г.	4	1	10	13	36	39	43	47	69	83	87	45	21	5	7	510
Всего	4	1	10	18	44	50	58	69	98	115	111	57	24	7	7	673

Младшие возрастные группы леща держатся преимущественно на мелководье и улавливаются только неводами.

МЕТОДИКА

При обработке кишечников леща нами не могла быть использована методика, обычно применяемая при исследовании питания бентосоядных рыб, а также методика, разработанная Е. В. Боруцким (1950) для детритофагов рыб. В пищевом коме леща могут одновременно попадаться организмы, различные по своему весу и размерам, например: зоопланктон, моллюски, теняпеллы и детрит. В этом случае не удается правильно взять среднюю пробу штемпель-пипеткой. Также не удается отделить живую часть леща от детрита и слизи. Поэтому при анализе содержимого кишечников леща мы применили иную методику.

В пищевом комке леща обычно находится много слизи, особенно, когда наполнение кишечника слабое. Слизь при первичной обработке по возможности удалялась. Однако часть ее все же неизбежно оставалась и препятствовала точному учету организмов. Поэтому пищевой комок после обычной предварительной обработки и взвешивании на 30—40 млн. помещался в 3—5%-й раствор щелочи (NaOH или KOH). Под действием щелочи слизь разбивалась на мелкие частицы, в результате чего подсчет под микро-



Рис. 1. Места сбора материала по питанию леща (1).

скопом пищевых организмов значительно облегчался. При этом выяснилось, что щелочь принятой нами концентрации не растворяет и не разрушает самих организмов, даже таких нежных, как планктические водоросли. Проба, залитая 3—5%-й щелочью, может безущерба оставаться в растворе в течение одного-двух дней. И. А. Шербинин (1955) рекомендует подобный же метод обработки пищевого комка бентосоядных рыб, но предлагает при этом более высокие концентрации (25—30%). Нам кажется, что необходимости в подобной высокой концентрации щелочи нет, тем более, что щелочь высокой концентрации может разрушать кормовые объекты.

Для учета организмов в пище леща мы пользовались прибором-делителем, дающим возможность правильно взять среднюю пробу, когда в пищевой комок входят организмы, различные по своему размеру и весу (рис. 2).

Прибор состоит из сосуда-кристаллизатора и делителя. Кристаллизатор имеет толстые стенки (3—4 мм), диаметр его — 95—100 мм, высота — 65—70 мм. На дно кристал-

лизатора вставляется пластинка из микропористой резины с гладкой поверхностью, края которой плотно пригоняются к стенкам сосуда. Высота слоя резины — не более 5—7 мм. Делитель делается из тонкой жести и состоит из двух металлических секторов с внутренними углами 36° . При работе сектор ограничивает $1/10$ часть площади и объема пробы. Сверху к каждому сектору припаяна металлическая воронка, отверстие которой закрывается пробкой.

Обработанная щелочью проба выливается в сосуд прибора и разбавляется водой приблизительно на $2/3$ объема сосуда, затем тщательно перемешивается. После перемешивания в сосуд вставляется делитель и плотно прижимается ко дну, а отверстия воронок закрываются пробками. Весь прибор быстро переворачивается над кристаллизатором. Части пробы ($1/10$ в каждом секторе из секторов делителя) сливаются в два стакана. Оставшиеся в секторах организмы смываются в те же стаканы, и проба готова к счету.

Таким образом, в каждом секторе делителя заключается $1/10$ часть пробы. Следовательно, можно просчитать $1/10$ часть пробы, бора ее из одного сектора, или $1/8$ — из двух. Вторым сектором можно пользоваться как контрольным. В случае, если проба содержит много кишечника очень велика, можно просчитать $1/25$, $1/50$ или $1/100$ часть ее. Для этого, получив $1/8$ пробы, надо опять слить ее в сосуд, развести водой и просчитать содержимое двух секторов, получив таким образом количество организмов в $1/25$ части пробы. Для получения $1/50$ части достаточно просчитать содержимое одного сектора.

Неоднократная проверка показала достаточную точность делителя (табл. 2).

К сожалению, мы могли получить представление о весовом значении лишь части групп пищевых объектов: тендипедия, зоопланктонных форм, остракод и клещей. При этом были использованы таблицы восстановленных весов, составленные Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1954) и А. С. Константиновым (1950). Количественный учет тендипедий производился по головным капсулам или нижним губам. Веслоногие учитывались по фуракальным ветвям, ветвистоусые — по постабдоменам. Олигохеты не могли быть учтены ввиду плохой их сохранности в кишечниках. Можно было установить лишь процент их встречаемости в пище. Также мы не могли получить ни фактического, ни восстановленного веса моллюсков, которые при заглатывании сильно дробятся плотными зубами леща. Их раковины часто превращаются буквально в порошок. Учет хотя бы приблизительно их количество по замкам не представляется возможным. В некоторых случаях можно было подсчитать фактический вес моллюсков путем их отмычки от остальных частей пищи, но и здесь мы получали заведомо сниженный вес, так как тонкие раковины моллюсков растворялись под действием формалина и во время отмычки терялась значительная часть измельченных частей. Часто к раковинам моллюсков примешивался в значительном количестве песок. В таком случае раковины и песок взвешивались вместе, затем их заливали 6%-м раствором серной кислоты. Раковины при этом растворялись, а песок снова взвешивался, и затем уже определялся вес раковин моллюсков.

Чтобы иметь хотя бы приблизительное представление о роли тех или иных пищевых объектов, вес которых нельзя было восстановить, мы в случае их одновременного нахождения в кишечнике вынуждены были определять их совместный фактический вес. Так определялся общий фактический вес содержимого кишечников, состоящего только из детрита и олигохет, детрита и моллюсков или из всех объектов, вместе взятых.

Таким образом, при характеристике питания леща мы пользовались фактическими весами пищевых объектов или их групп и восстановленными весами. Определены также индексы наполнения и частота встречаемости.

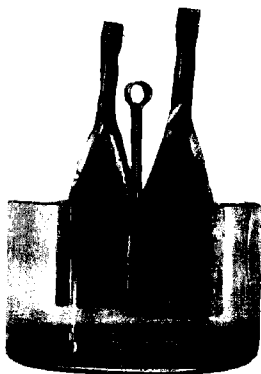


Рис. 2. Делитель проб.

Таблица 2

Состав питания леща

№ пробы	Просмотренная часть пробы	Встретившиеся организмы	Количество (в шт.)
5	1/25	<i>Tendipes</i> sp.	10
		<i>Tendipes</i> sp.	10
		<i>Daphnia longispina</i>	1
2	1/25	<i>Tendipes</i> sp.	13
		<i>Cryptochironomus</i> sp.	1
		<i>Tendipes</i> sp.	16
10	1/10	<i>Tendipes</i> sp.	8
		<i>Daphnia longispina</i>	5
		<i>Tendipes</i> sp.	10
156	1/10	<i>Procladius</i> sp.	1
		<i>Tendipes</i> sp.	8
		<i>Procladius</i> sp.	1
163	1/10	<i>Tendipes</i> sp.	4
		<i>Procladius</i> sp.	2
		<i>Tendipes</i> sp.	80
163	1/10	<i>Procladius</i> sp.	3
		<i>Tendipes</i> sp.	20
		<i>Procladius</i> sp.	1

КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ ЛЕЩА

В Моложском, Шекснинском и Волжском плёсах водохранилища, а также в районах рек Ухры и Согожи состав пищи леща однотипен и включает следующие объекты: детрит, олигохеты, тендипедиды, моллюски, ракообразные, в частности ракушковые рачки, ручейники, клещи, и высшую растительность. Этот состав характерен и для самок, и для самцов, а также для рыб различных размеров и разного возраста, от 5 до 15 лет.

Как правило, детрит заглатывается лещом одновременно с другими, перечисленными выше кормовыми объектами. Иногда же кишечники наполнены только им. Под лупой детрит выглядит в виде темно-коричневой массы, состоящей из мельчайших частиц растительного происхождения. Часто принадлежность этих частиц установить невозможно; по-видимому, встречается детрит и животного происхождения.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1955) относит илы устьевых участков водохранилища, где интенсивно кормится лещ, к сапропелевым, в состав которых входят частицы как растительного, так и животного происхождения, в значительной части планктонного. Илы приносятся в устьевые участки речными водами. По-видимому, в кишечниках леща и встречается этот ил. Слизь и детрит в пищевом комке различаются легко. От олигохет в кишечниках леща остаются обычно только щетинки. Иногда встречаются целые олигохеты наряду с другими пищевыми объектами, чаще всего с детритом. Из тендипедид основное значение в питании леща имеют иллы рода *Tendipes*. *Procladius* встречается значительно реже и составляет незначительную часть по весу. Остальные группы тендипедид в кишечниках леща не обнаружены. Из моллюсков лещ потребляет

Pisidium amnicum, *P. henslovanum*, *Sphaerium corneum*, *S. solidum*, *Valvata piscinalis*, *Dreissena polymorpha*; из ракообразных — *Cyclops* sp., *Acanthocyclops viridis*, *Bosmina coregoni*, *B. longispina*, *Alona* sp.

Состав пищи леща определяется видовым составом беспозвоночных на местах откорма. Несмотря на относительно большую величину биомассы бентоса устьевых участков водохранилища, видовой состав его беден. Ведущими формами здесь являются мотыли. В Волжском плёсе их насчитывается всего четыре формы. Мотыли составляют 88—90% от общей биомассы тендипедид. В августе и мае их биомасса равна соответственно 6.03 и 7.13 г/м². Из остальных тендипедид встречаются *Procladius*, *Hypotendipes*, *Cryptochironomus*. Их биомасса невелика и в августе составляла в среднем 0.42 г/м², а в мае — 0.88 г/м². Из моллюсков для устьевых участков характерны сфериды и унioniды. Из олигохет — тубифициды. Ручейники, клещи и остракоды встречаются в очень небольшом количестве.

По наблюдениям О. А. Ключаревой (1954), состав пищи леща, пойманного в прибрежье, насчитывает до 72 кормовых объектов. Это, несомненно, является результатом большого разнообразия фауны прибрежной зоны водохранилища.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ ЛЕЩА

Разница в питании леща в трех русловых плёсах водохранилища выражается в различном видовом и количественном соотношении перечисленных выше кормовых объектов.

При оценке пищевого значения того или иного вида корма леща мы подразделяли пищу на основную, второстепенную и случайную.

Ряд авторов (Сомов, 1914; Домрачев, 1929; Кузелин, 1930; Панкратова, 1948; Спановская, 1948) отмечает, что основной пищей взрослого леща являются личинки *Tendipedidae*, *Onychochaeta* и в некоторых случаях *Mollusca*. По наблюдениям О. А. Ключаревой, в прибрежных участках Шексинского плёса Рыбинского водохранилища лещ питается преимущественно личинками тендипедид, а также зарослевыми формами ветвистоусых, главным образом из семейства *Chydoridae*.

Для выяснения значения тендипедид, зоопланктона, остракод и клещей в питании леща мы сопоставили индексы наполнения, полученные на основании фактического веса пищи, с индексами по восстановленному весу для перечисленных групп организмов. Полученные результаты представлены на рис. 3. В мае, июне и июле значение тендипедид в пище леща Волжского и Шексинского плёсов ничтожно. В Моложском плёсе оно остается низким в мае и июне. В июле, августе—сентябре и октябре тендипедиды становятся основной пищей леща Моложского плёса.

В Волжском плёсе тендипедиды составляют основную пищу леща только в августе и сентябре, а в Шексинском — только в октябре (рис. 3). В настоящее время нет достаточных данных по сезонной динамике тендипедид устьевых участков водохранилища. Но из имеющихся общих данных по динамике бентоса ясно, что причина того, что наиболее характерные для питания леща тендипедиды не во все месяцы откорма составляют его основную пищу, заключается в том, что биомасса тендипедид устьевых участков водохранилища испытывает значительные колебания, связанные с летом имаго, ростом новых генераций и колебаниями уровня водохранилища. Комбинация этих факторов обусловила в 1953 г. в Волжском плёсе максимум потребления тендипедид не в августе—сен-

тябре, как в 1954 г., а в июле. В августе—сентябре лещ потреблял тендипедид лишь в небольшом количестве.

По данным В. Ф. Фенюк, в Моложском плёсе в отдельные годы наблюдается увеличение биомассы тендипедид весной, падение — летом, а в июле, августе и сентябре — резкое возрастание их биомассы. В 1952—

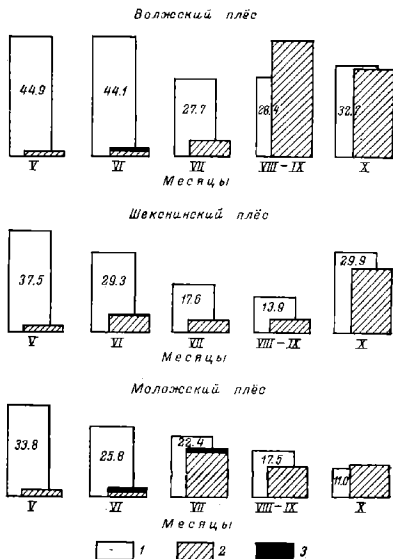


Рис. 3. Соотношение тендипедид, зоопланктона, остракод и клещей в питании леща.

1 — общий индекс наполнения (фантический вес); 2 — индекс по Tendipectidze (восстановленный вес); 3 — индекс по зоопланктону, остракодам, клешням (восстановленный вес).

1953 гг. подобной закономерности не наблюдалось. В 1954 г., по-видимому, произошло повышение биомассы тендипедид уже в июле, что и отразилось на составе пищи леща.

В Шекснинском плёсе, по наблюдениям Н. Ю. Соколовой, очень сильны сезонные колебания донной фауны. Особенно резко увеличивается биомасса тендипедид осенью. Как видно из рис. 3, в Шекснинском плёсе значение тендипедид резко возрастает в пище леща как раз осенью.

Таким образом, тендипедиды становятся основной пищей леща только осенью, когда интенсивность его питания понижается и он фактически прекращает рост. Что же касается зоопланктона, остракод, клещей, а также ручейников и куколок тендипедид, то они в течение всего периода откорма леща существенного значения в питании не имеют несмотря на высокую частоту встречаемости их в его пище (табл. 3, 4, 5; рис. 3).

Таблица 3

Встречаемость кормовых объектов в пище леща (в %) (Волжский плёс)

Кормовые объекты	Май	Июнь	Июль	Август— сентябрь	Октябрь
Детрит	63.6	53.5	82.0	7.7	14.2
Олигохеты	15.2	40.9	78.7	42.4	48.0
Высшая растительность	—	30.2	50.0	3.8	—
Моллюски	15.2	11.6	7.2	15.4	14.2
Тендипедиды	21.2	16.8	25.0	42.4	57.0
Зоопланктон	8.1	14.0	3.5	3.8	14.2
Остракоды	6.2	—	—	—	—
Куколки тендипедид	3.1	9.3	3.6	3.8	—
Ручейники	6.2	—	—	—	28.4
Клещи	3.1	4.6	—	—	—

Таблица 4

Встречаемость кормовых объектов в пище леща (в %) (Шекснинский плёс)

Кормовые объекты	Май	Июнь	Июль	Август— сентябрь	Октябрь
Детрит	35.0	40.7	42.8	48.2	46.2
Олигохеты	20.0	49.8	34.4	55.5	69.3
Высшая растительность	—	4.7	11.4	—	—
Моллюски	40.0	29.8	14.3	26.0	23.1
Тендипедиды	35.0	37.5	28.6	11.1	26.1
Зоопланктон	—	—	—	—	7.7
Остракоды	—	4.7	—	—	7.7
Куколки тендипедид	10.0	9.4	5.7	—	—
Ручейники	—	4.7	—	—	—
Клещи	—	—	5.7	—	—

Таблица 5

Встречаемость кормовых объектов в пище леща (в %) (Моложский плёс)

Кормовые объекты	Май	Июнь	Июль	Август— сентябрь	Октябрь
Детрит	42.0	1.9	6.0	21.8	—
Олигохеты	27.5	17.8	31.2	26.1	27.7
Высшая растительность	4.0	—	—	2.1	—
Моллюски	19.6	7.8	6.0	4.2	—
Тендипедиды	42.0	25.5	37.2	19.7	38.0
Зоопланктон	2.0	35.1	31.2	2.1	—
Остракоды	2.1	5.8	—	—	—
Куколки тендипедид	2.1	3.8	12.0	—	—
Ручейники	—	1.9	—	—	1.1
Клещи	2.1	3.8	—	—	—

Как мы отмечали, для получения хотя бы приблизительного представления о роли в питании леща тех организмов, восстановленный вес которых нельзя было получить, мы в случае их одновременного нахождения в кишечнике определяли их совместный фактический вес. Так мы поступили при выяснении вопроса, что же является основной пищей леща в мае, июне и июле.

На рис. 4 представлены спектры питания леща в мае и июне в Волжском и Шекснинском плёсах. Площадь кругов пропорциональна общему индексу наполнения, установленному на основании фактического веса. Величины секторов пропорциональны индексам, вычисленным по фактическому весу групп организмов, например детрита и олигохет, дет-

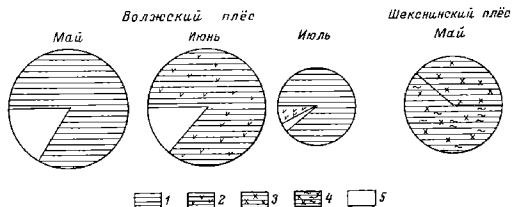


Рис. 4. Спектры питания леща.

1 — детрит+олигохеты; 2 — детрит+олигохеты+высшая растительность; 3 — детрит+олигохеты+моллюски; 4 — детрит+олигохеты+моллюски+куколки тенетидей; 5 — прочие.

рита, олигохет и моллюсков и т. п. Как следует из диаграммы, в мае, июне и июле роль основной пищи леща играл детрит в сочетании с олигохетами. В июне к ним присоединяется высшая растительность. Моллюски вместе с остальными организмами составляют по весу незначительную часть пищевого спектра, что объясняется их низкой биомассой в водохранилище.

В Шекснинском плёсе роль основной пищи в мае играли олигохеты в сочетании с детритом и моллюсками. К сожалению, в последующие месяцы мы не смогли произвести объединения веса пищевых объектов, как это делалось для Волжского плёса, так как в кишечниках лещей, кроме детрита и олигохет, одновременно встречались и другие пищевые организмы. Разграничить вес детрита и олигохет не удалось, поэтому мы применили иную методику. Частота встречаемости кормовых объектов у леща Волжского плёса в мае, июне и июле (табл. 3) и Шекснинского — в мае (табл. 4) совпадает с их весовым соотношением. Это объясняется низкой биомассой олигохет и моллюсков. Считая, что соотношение между весом и частотой встречаемости сохраняется и в остальные месяцы, мы для выявления основной пищи леща в июне, июле, августе—сентябре в Шекснинском плёсе, а в мае и июне — в Моложском водохранилище составили частот встречаемости (табл. 4, 5).

В Шекснинском плёсе в июне, июле, августе и сентябре основную пищу леща составляют олигохеты в сочетании с детритом. В Моложском плёсе в мае детрит в сочетании с олигохетами также играет основную

роль в питании леща. Выделить организмы, которым принадлежит ведущая роль в питании в июне, невозможно.

Судя по частоте встречаемости олигохет (табл. 3, 4, 5) можно сказать, что они занимают одно из первых мест в питании леща. Однако определить их песовое значение оказалось невозможным. По имеющимся данным, биомасса олигохет в Волжском плёсе испытывает значительные колебания (рис. 5).

Сильное уменьшение их биомассы к июлю является, по-видимому, следствием их выедания лещом и другими бентофагами. К середине лета процент встречаемости олигохет в кишечниках леща значительно возрастает.

В мае количество леща в Волжском плёсе на 30 мин. траления колеблется от 1 до 17 шт. Встречаемость олигохет в его пище невысока, биомасса же их по сравнению с последующими месяцами наибольшая (рис. 5). Малая встречаемость олигохет в кишечниках леща при большой биомассе, возможно, объясняется слабой концентрацией рыбы в Волжском плёсе и, следовательно, меньшей вероятностью попадания ее на места скопления олигохет. В июне картина меняется. Уловы леща в Волжском плёсе возрастают до 4—57 шт. на 30 мин. траления. Вероятность попадания его на места концентрации олигохет становится большей, чем в мае, встречаемость олигохет в кишечниках возрастает (рис. 5), а биомасса их падает. В июле уловы леща в Волжском плёсе высокие, частота встречаемости олигохет в кишечниках наибольшая, биомасса олигохет наименьшая. С июля встречаемость олигохет в кишечниках начинает падать, биомасса их несколько возрастает. Вместе с тем с июля начинает увеличиваться значение в пище леща тендипедид. В августе—сентябре замена олигохет личинками тендипедид выражается еще более резко. Таким образом, выявляется довольно четкая связь между биомассой олигохет, концентрацией рыбы и встречаемостью олигохет в кишечниках леща. Видно, как выедание олигохет лещом влияет на колебание их биомассы. Отсюда мы заключаем о первостепенном значении олигохет в питании леща.

Наряду с этим средняя биомасса олигохет в русловых участках плёсов водохранилища невысокая, поэтому детрит в песовом отношении занимает значительное место в пищевом рационе леща. В литературе мы встречаем указания на потребление лещом большого количества детрита (Чернышенко, 1953). А. А. Шорыгин (1952) указывает на присутствие в пище леща грунта, но ни в том, ни в другом случае этому не придается особого значения. Е. В. Боруцкий (1950) в работе по питанию Амурского подуста приводит данные о содержании в детрите азота и редуцирующих веществ. Анализ содержания азота в первом, втором и третьем отделах кишечника подуста показал его минимальную усвояемость. Для нас остается неясным, потребляется ли детрит лещом как корм, или он механически заглатывается во время поисков животного корма.

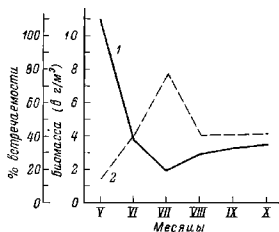


Рис. 5. Соотношение между биомассой олигохет и встречаемостью их в кишечниках леща (Волжский плёс).

1 — биомасса; 2 — встречаемость.

Мы проследили изменение характера питания в Волжском, Шекснинском и Моложском плёсах. Небольшой материал (21 кишечник) из центральной части водохранилища показал, что состав пищи леща здесь такой же, как и в русловых плёсах. Однако это не дает возможности сделать заключение об однотипности питания леща в этих районах. Центральная часть водохранилища отличается чрезвычайной бедностью донного населения: здесь совершенно отсутствуют тендипедиды, а биомасса олигохет не превышает 1 г/м^2 . По-видимому, лещ избегает этих малокормных участков, и его нахождение здесь в незначительном количестве, возможно, объясняется заходом из других районов.

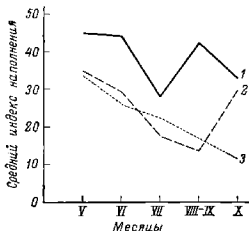


Рис. 6. Изменение индексов наполнения леща по районам.

1 — Волжский плёс; 2 — Шекснинский плёс; 3 — Моложский плёс.

Судя по индексам наполнения, наибольшая накормленность леща наблюдается в мае и июне, затем индексы постепенно падают (рис. 6). В Волжском плёсе в августе—сентябре индексы снова заметно увеличиваются. В Шекснинском плёсе увеличение накормленности наблюдается в октябре. Абсолютное значение индексов наполнения для леща Рыбинского водохранилища достаточно высокое. Например, для северокаспийского леща средний индекс наполнения в летнее время — 18,4, в осеннее — 11,9, т. е. ниже, чем для рыбинского леща. Тем не менее, лещ северного Каспия не испытывает недостатка в животном корме. Особенностью питания леща в водохранилище является то, что при сравнительно высоких индексах наполнения кишечников в основные месяцы откорма состав пищи леща по своим пищевым качествам чрезвычайно низок. В основные месяцы роста — май, июнь, июль (Остроумов, 1955) лещ испытывает недостаток в концентрированном животном корме, так как основной пищей его в эти месяцы являются детрит и олигохеты. При этом детриту в весовом отношении принадлежит ведущая роль, так как биомасса олигохет в устьевых участках низка. Исключением является Волжский плёс, где биомасса олигохет сравнительно высока. Узкий спектр питания леща в данном случае объясняется чрезвычайной видовой бедностью населения русловых участков водохранилища, а не обеспеченностью леща пищей, как это обычно для многокормных водоемов. Учитывая состав пищи леща, а также изменение общих индексов наполнения, можно сказать, что наиболее благоприятны условия откорма для леща в Волжском плёсе, в Моложском же и Шекснинском плёсах они приблизительно одинаковые, однако они значительно хуже, чем в Волжском.

ПИТАНИЕ САМЦОВ И САМОК ЛЕЩА

Как отмечает Г. В. Никольский (1953), при недостатке пищи в водоеме нередко наблюдаются различия в характере питания и составе пищи самцов и самок, чем, по мнению этого автора, достигается ослабление внутривидовых пищевых отношений. Мы не обнаружили различия в видовом составе пищи самцов и самок, а также различия в составе пищи

рыб одноразмерных групп. Величина индексов наполнения у самцов и самок различна, но определенной закономерности в этих различиях установить нельзя (табл. 6).

Таблица 6

Индексы наполнения у самцов и самок

Плёсы водохранилища	Май		Июнь		Июль		Август	
	♂		♀		♂		♀	
Волжский	42.8	26.3	42.9	60.0	23.0	37.0	18.5	38.2
Моложский	48.6	21.9	17.7	36.5	48.0	28.6	14.3	13.6
Шекспинский	41.9	52.3	31.6	28.6	25.3	19.5	11.6	19.3

ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ В СВЯЗИ С ВОЗРАСТОМ ЛЕЩА

Из литературных данных известно, что с возрастом потребление пищи лещом падает. Например, по данным В. П. Воробьева (1937), уменьшение индексов наполнения у самцов леща начинается уже в возрасте 3 лет, у самок несколько позже — в возрасте 4—5 лет, старшие возрастные группы леща (6—7—8—9-летки) имеют очень низкие

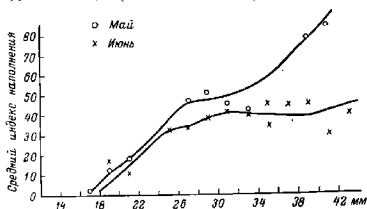


Рис. 7. Изменение индексов наполнения в связи с размерами леща.

индексы наполнения. Как считает Г. С. Карзинкин (1952), такая особенность характерна для всех рыб вообще.

Мы проследили изменение степени накормленности леща в связи с размерами в течение всего периода исследования. При этом данные по трем плёсам водохранилища были объединены. В качестве примера приводим (рис. 7) изменение индексов наполнения леща с увеличением размеров в мае и июне. Как видно из рис. 7, никакого снижения степени накормленности леща с размерами не наблюдается. Для более четкого отражения потребления пищи разноразмерными группами рыб мы построили график фактического потребления пищи, объединив данные по всему водохранилищу. Фактическое потребление пищи (рис. 8) с увеличением размеров леща неуклонно растет. Количество корма в расчете на 1 г веса рыбы остается неизменным для лещей всех размеров (от 180 до 440 мм). Таким образом, никакой тенденции к уменьшению потребления корма с возрастом у леща Рыбинского водохранилища не наблюдается.

Выше мы пришли к выводу, что пищевая ценность корма леща в основные месяцы его нагульного периода очень низкая. Основу пищевого комка в мае, июне и июле составляет детрит. Г. С. Карзинкин (1952) отмечает, что когда рыба находит корм, различный по своим питательным

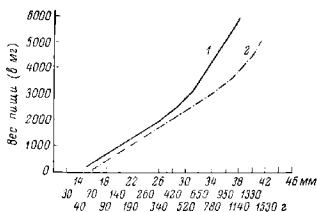


Рис. 8. Потребление пищи лещом различных размерных групп.

1 — май; 2 — июнь.

свойствам, то интенсивность потребления меняется в зависимости от содержания в нем питательных веществ. В водоемах с нормальными кормовыми условиями, обеспечивающими нормальный темп роста и половое созревание рыб, старшие возрастные группы (7—12-летки) потребляют корм в основном как поддерживающий. В Рыбинском водохранилище старшие возрастные группы леща потребляют корм на рост, а также на созревание половых продуктов. Массовое созревание у леща Рыбинского

водохранилища наблюдается в возрасте от 10 до 11 лет. При низкой пищевой ценности корма понятно, что количество его должно быть очень высоким, чтобы обеспечить нормальный белковый обмен рыбы. Это является причиной того, что потребление корма лещом в возрасте от 5 до 14 лет неизменно повышается, а в степени накормленности не наблюдается никакой тенденции к уменьшению, как это характерно для водоемов с высокой биомассой кормовых объектов.

СУТОЧНЫЙ РИТМ ПИТАНИЯ ЛЕЩА И ЗАВИСИМОСТЬ ПИТАНИЯ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

Так как степень накормленности разновозрастных групп леща почти одинакова, то при выяснении суточного ритма питания леща мы допустили смешивание рыб, принадлежащих к различным размерным группам, и исследовали суточный ход питания у самцов и самок до III стадии зрелости половых продуктов, объединив данные по всем плёсам водохранилища.

Несмотря на разницу температуры воды (рис. 9), в мае, июне и июле суточный ритм питания леща одинаков. Отличия наблюдаются только в величине индексов наполнения. На рис. 10 изображен суточный ход питания леща. Лещ начинает питаться с 4 час. Постепенно степень накормленности его нарастает, и максимум потребления пищи приходится на 13—14 час., после чего накормленность снижается и к 19—20 час. достигает минимума. С 21 часа начинается снова подъем и к 22—23 часа наблюдается второй максимум питания, после чего идет резкое снижение, и к 24 час. лещ прекращает питаться. В. П. Воробьев (1937), наблюдая суточный ход питания леща Азовского моря, отметил два максимума в интенсивности его питания: в 4—8 час. и в 16—20 час., определив среднюю продолжительность пищеварения приблизительно в 12 час. В нашем случае средняя продолжительность пищеварения равна приблизительно 5—6 час.

Наш материал позволяет судить о питании леща только с мая до октября. Для леща, обитающего в прибрежной части водохранилища, отмечено начало питания в апреле и прекращение — в ноябре. Обычно начало и продолжительность питания рыб ставят в тесную зависимость от температурного режима водоема. В 1953 и 1954 гг. мы не обнаружили ясной зависимости продолжительности периода откорма леща от температуры воды. На рис. 9 представлены изменения температуры воды в Волжском плёсе. Разница между октябрьскими температурами 1953

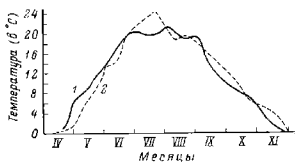


Рис. 9. Сезонные изменения температуры воды в 1953 и 1954 гг.

1 — 1953 г.; 2 — 1954 г.

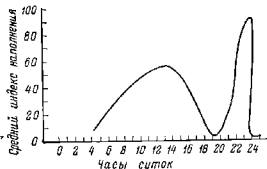


Рис. 10. Суточный ритм питания леща.

и 1954 гг. ничтожна — всего 1° , тем не менее в 1954 г. лещ продолжал питаться и в ноябре, и то время как в 1953 г. наблюдалось полное прекращение питания в октябре. Степень накормленности леща в августе и сентябре 1953 г., т. е. в месяцы, предшествующие полному прекращению питания, была не больше, чем в августе—сентябре 1954 г., когда лещ продолжал питаться в октябре.

ВЫВОДЫ

Таким образом, в питании леща Рыбинского водохранилища наблюдается ряд особенностей, необычных для водоема с нормальными кормовыми условиями.

1. В мае, июне и июле тендипиды не имеют существенного значения в питании леща. Исключением является Моложский плёс, где тендипиды становятся основной пищей леща в июле. Основную пищу леща в это время составляют детрит и олигохеты, причем детриту принадлежит ведущая роль по весу. В августе, сентябре и октябре, когда лещ прекращает свой рост, главную пищу его составляют тендипиды (*Tendipes* sp.). Следовательно, в основные месяцы роста лещ испытывает недостаток в концентрированном корме.

2. Состав пищи леща определяется динамикой биомассы тендипид в устьевых участках водохранилища: в периоды низкой биомассы основную пищу его составляют детрит и олигохеты, в периоды высокой биомассы тендипиды они являются основной пищей.

3. Высокие индексы наполнения не всегда указывают на благоприятные условия откорма. Главную роль в данном случае играет состав пищи. В мае индекс наполнения равен 45 (Волжский плёс), основу пищевого комка составляет детрит. В августе—сентябре индекс наполнения равен 43, основная пища — личинки тендипид.

4. Разницы в видовом составе корма самцов и самок не наблюдается, также нет разницы в составе корма рыб разных размеров групп.

5. Степень накормленности леща в возрасте от 5 до 15 лет остается неизменной. Никакой тенденции к ее понижению с возрастом не наблюдается.

6. В суточном ритме питания леща наблюдаются два максимума.

ЛИТЕРАТУРА

- Борудский Е. В. 1950. Материалы о питании карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) в бассейне Амура. Тр. Амурск. ихтиолог. экспед., т. 1.
- Воробьев В. П. 1937. Питание леща Азовского моря. Зоол. журн., т. XVI, вып. 1.
- Домрачев Н. Ф. 1929. Питание и темп роста леща в Исковском и Чудском озерах. Изв. Отд. прикл. ихтиолог., т. 9, вып. 3.
- Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.
- Ключарева О. А. 1951. Питание бентосоядных рыб в Рыбинском водохранилище. Автореф. дисс.
- Константинов А. С. 1950. Хищники бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиолог. экспед. 1945—1949 гг., т. 1.
- Кулемиш А. А. 1930. Исследование озера Церо в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ростов.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных Дона. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН, вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Никольский Г. В. 1953. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и роста леща Рыбинского водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Панкратова В. Я. 1948. Материалы по питанию волжских рыб. Тр. зоол. инст., т. 8.
- Сомов Н. П. 1914. К вопросу о питании и темпе роста леща в различных водоемах. Сб. по рыбному делу, т. 2.
- Спассовский В. Д. 1948. Питание рыб Учинского водохранилища. Зоол. журн., т. XXVII, № 1.
- Чернышевко А. С. 1953. Материалы по питанию основных видов частичковых промысловых рыб Днепровского бассейна. Сб. работ по днепровск. лиману и низовьям Днестра, вып. 2.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат, М.
- Щербинин И. А. 1955. К методике обработки содержимого кишечника некоторых рыб. Вopr. ихтиолог., вып. 4.

ПИТАНИЕ СЕГОЛЕТКОВ СУДАКА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

ВВЕДЕНИЕ

Питание судака на первом году его жизни в Рыбинском водохранилище представляет значительный интерес, поскольку от того, когда и как он переходит с планктонного питания на хищное, в значительной степени зависит и его годовой прирост, и выживаемость поколения. Судак, являющийся одной из основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища, должен явиться объектом рыбоводства, поэтому выяснение особенностей его питания приобретает важное практическое значение.

Материал по питанию был собран в 1953 и 1954 гг. из разных участков водохранилища (рис. 1) и состоял из 2011 сеголетков, из которых 1148 было поймано в 1953 г. и 863 — в 1954 г. Пробы, как правило, состояли из 15 рыбок разных размеров, отобранных из каждого тралового и неводного улова. Сеголетки судака в наших сборах имели длину тела от 12 до 130 мм (от вершины рыла до основания лучей хвостового плавника). У каждого судачка после его промеров и взвешивания содержимое желудка отделялось от слизи, затем пищевые организмы просчитывались и измерялись под микроскопом, подсушивались на фильтровальной бумаге и взвешивались на аналитических весах. Содержимое кишечника также освобождалось от слизи, после чего просчитывалось и взвешивалось.

Для вычисления реконструированных весов беспозвоночных мы пользовались таблицами А. С. Константинова (1950) и Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954а). Для реконструкции весов отдельных видов рыб нами были составлены кривые зависимостей между размерами некоторых костей и длиной тела, а затем между длиной тела и весом рыбы по общепринятой методике (Линчев, 1950; Фортунатова, 1951).

ОБЩИЙ ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ СЕГОЛЕТКОВ СУДАКА

Состав пищи и его сезонные изменения

В пищевом коме сеголетков судака Рыбинского водохранилища найдено около 90 форм организмов (см. «Приложение»). Наибольшим количеством видов здесь представлены клadoцеры (21), копеподы (15), личинки и куколки тендипедид (23) и рыбы (9). Основная роль в питании судака принадлежала: из беспозвоночных — *Daphnia longispina*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*; из рыб — окуню, плотве и судачку. Второстепенное значение имели: из беспозвоночных — *Sida crystallina*, *Acan-*

cyclops leuckarti, *M. oithonoides*) составляли более 35% от общего веса пищи, тогда как на всех остальных участках водохранилища они не превышали 4%. Для района рр. Ухры и Согожа отмечено в июне наибольшее количество копепоид. В Шекснинском плёсе у г. Череповца в июне того же года *Leptodora kindtii*, встречающаяся здесь в большом количестве, составила 97% от веса пищевого комка. В то же время в остальных частях водохранилища этот рачок в пище судачка давал 6.5%. В Южно-Шекснинском плёсе в июле 1954 г. *Bythotrephes longimanus* по весу было 99%, а в других местах водохранилища — не более 13%.

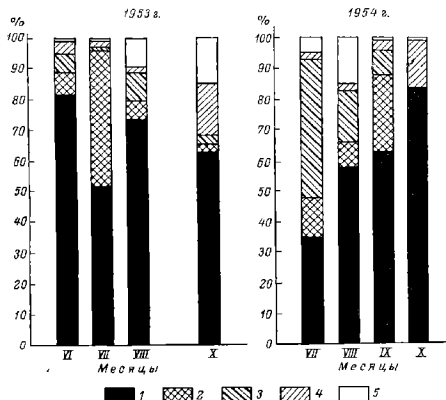


Рис. 2. Весовые соотношения пищевых организмов у сеголетков судака.

1 — *Daphnia longispina*; 2 — *Bythotrephes longimanus*; 3 — *Leptodora kindtii*; 4 — *Copepoda*; 5 — прочие Cladocera.

На рис. 2 дано весовое соотношение зоопланктона в пище сеголетков судака по месяцам 1953 и 1954 гг. Из рис. 2 видно, что *Daphnia longispina*, являющаяся самой распространенной и преобладающей по биомассе формой зоопланктона Рыбинского водохранилища (Мануйлова, 1954, 1958), служила основным кормом для мальков судака при их нехищном питании. Количество этой дафнии в пище мальков заметно снижалось в июле 1953 и 1954 гг., в период падения ее биомассы в плактоне водохранилища.

Второе место по пищевому значению занимали крупные хищные кладоцеры — *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*. В 1953 г. наибольшее потребление *Bythotrephes* совпало с максимумом его развития в водохранилище. В июле 1954 г. судачком больше поедалась *Leptodora*, а к осени — *Bythotrephes*. В связи с тем, что хищных кладоцер в этом году в водохранилище было больше, чем в предыдущем (Мордухай-

Болтовская, 1956), они использовались больше и в течение всего летне-осеннего периода.

Среди прочих клadoцер следует отметить *Sida crystallina*. В 1953 г. она встречалась в пище судака в течение всего лета, численно парастая к осени; в 1954 г. заметное количество ее было только в августе.

Копеподы большого значения в питании сеголетков судака Рыбинского водохранилища в противоположность южным водоемам не имели,

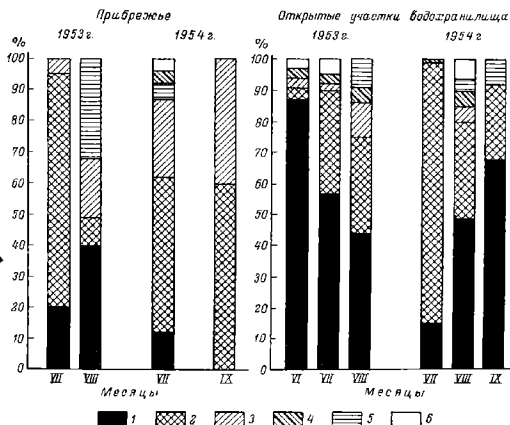


Рис. 3. Значение отдельных видов рыб в питании сеголетков судака (вес в %).

1 — судак; 2 — окунь; 3 — плотва; 4 — снеток; 5 — ерш; 6 — прочие.

так как и в планктоне их было мало. В октябре, когда количество *Daphnia longispina* в планктоне становится уже значительно меньшим, а численность таких холодолюбивых форм, как *Acanthocyclops viridis*, относительно возрастает, они и становятся объектом охоты судачка, составляя около 20% от общего веса потребляемого планктона.

Из состава являло видно, что сеголетки судака предпочитают более крупные формы из числа тех зоопланктоников, которые в то или иное время численно преобладают в водохранилище. Кроме того, в питании сеголетков, несмотря на большие различия в плотности зоопланктона 1953 и 1954 гг. (1953 г. — малая плотность, 1954 г. — большая плотность), сохранились те же основные пищевые организмы и примерно в том же весовом соотношении.

Если при потреблении зоопланктона существенных различий в питании судака на всех участках водохранилища не отмечено (за исключением единичных случаев), то при хищном питании получается иная картина. Здесь резко разграничилось питание в открытых участках водохранилища от питания в прибрежье (рис. 3).

В открытых участках водохранилища в оба года наблюдений в рыбном рационе сеголетков судака преобладали сеголетки окуня и судака. Канныализм особенно ярко проявился в июне 1953 г., в первый месяц жизни судака. Объясняется это тем, что молоди других видов рыб, за исключением окуня, в это время здесь было относительно мало. Окунь же, имевший наибольшую численность, по своим размерам был мало доступен судачку. Так, например, в траловых уловах от 16 июня преобладали судачки размером 6—12 мм, а окуни — 10—18 мм. Разумеется, что возможность заглатывания окуня была очень ограничена, судачка же — облегчена, почему он и поедался так интенсивно.

В последующие месяцы, когда в поколении выделилась группа крупного судака (Вовк и Мойсеев, 1958), обогнавшего в росте окуня, роль последнего возросла. Такие отношения между хищником и жертвой в разные годы проявляются по-разному. Так, в 1953 г. она сложились в пользу окуня. Весна в этом году была ранняя, теплая, нерест окуня также ранний, и мальки его, быстро подрастая, не могли служить пищей для сеголетков судака, следствием чего и явился более выраженный каннибализм, хотя по численности в водосеме окунь значительно преобладал над судаком, составлявшим в уловах малькового трала не более 14%. В 1954 г., несмотря на то, что относительная численность судака была почти такой же, как и в предыдущем году, каннибализм проявлялся меньше и постепенно увеличивался только к осени, когда окунь благодаря интенсивному росту стал уже мало доступным судачку. В связи с тем, что весна в 1954 г. запоздала почти на полмесяца, запоздал и нерест окуня, поэтому мальки его по своим размерам были сеголеткам судака более доступны.

Из рыб, обитающих в открытой части водохранилища, только снеток, судя по его размерам и габитусу, мог бы играть существенную роль в питании сеголетков судака, но в последние два-три года численность снетка в водохранилище была незначительна.

Таким образом, в открытых зонах водохранилища, где видовой состав молоди рыб ограничен, сеголетки судака могут питаться или окунем при определенных условиях, или снетком при вспышке его численности. Если же обстановка складывается так, что ни того, ни другого нет, тогда в большей степени проявляется каннибализм.

В прибрежье водохранилища условия питания совершенно отличны от таковых в открытых участках. Здесь видовой состав молоди рыб разнообразнее, а численность их выше. Поэтому сеголетки судака в течение всего нагульного периода имеют достаточную возможность выбора рыб и по видам, и по размерам. Здесь основными видами, служащими ему пищей, являются окунь, плотва и ерш, каннибализм же проявляется весьма слабо.

Таблица 1

Относительное количество хищничающего судака (в % от общего количества рыб)

Месяц	1953 г.		1954 г.	
	прибрежье	открытая зона	прибрежье	открытая зона
Июль	64	26	50	14
Август	100	24	—	—
Сентябрь	—	—	66	32

Различия рыбного питания мальков судака в прибрежье и в открытых зонах водохранилища заключаются еще и в том, что в прибрежье рыбный корм используется относительно большей частью судачков, чем в открытых зонах (табл. 1). В прибрежье по отдельным месяцам рыбой питалось от 50 до 100% судачка, тогда как в открытых участках — только от 14 до 32%. Это, несомненно, сказывается на темпе роста сеголетков, которые в прибрежье всегда крупнее, чем в открытых участках водохранилища.

Питание судака в зависимости от его размеров

Из литературы известно, что личинки судака переходят на самостоятельное питание еще до полного рассасывания желточного мешка. Вначале, при длине тела в 5—6 мм, они питаются коловратками, науплиальными и копецидными стадиями рачков, мелкими кладоцерами и личинками

двустворчатых моллюсков. У судачков более поздних этапов развития, при длине тела в 8—15 мм, в питании начинают преобладать более крупные, подвижные зоопланктеры — зрелые формы циклопид, каланид и кладоцер. При длине тела в 25—30 мм мальки судака в южных естественных водоемах переходят на питание придонными ракообразными — гаммаридами, мизидами, а затем уже становятся типичными рыбосодами (Никишин, 1909; Сыропатский, 1940; Фесенко, 1953а; Крыжановский, Дислер, Смирнова, 1953; Мордухай-Болтовской, 1954а, 1954б).

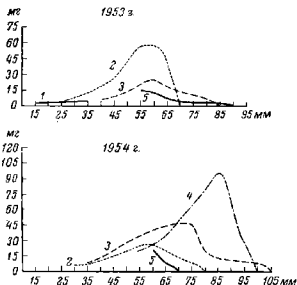


Рис. 4. Зависимость между размерами судака и восстановленным весом потребляемого планктона.

1 — июнь; 2 — июль; 3 — август; 4 — сентябрь; 5 — октябрь.

фаза питания крупными придонными ракообразными выпадает, и часть стада судака очень долго, вплоть до октября, питается исключительно зоопланктоном. Потребление зоопланктона происходит следующим образом. Во второй половине июня у мальков с длиной тела от 15 до 35 мм идет постепенное нарастание веса зоопланктона в пищевом комке. В июле, уже с первой декады, сеголетки дифференцируются на две группы — крупных и мелких (Зовк и Моисеев, 1958). Первые переходят на рыбное питание, вторые остаются планктофагами. У мелких судачков пищевой комок по мере их роста продолжает увеличиваться. По достижении судаком 55—60 мм наступает максимум потребления, после чего оно падает и сеголетки в 70—80 мм зоопланктоном не питаются. В последующие месяцы ход кривых нарастания веса планктона повторяется, но максимум потребления иногда (1954 г.) смещается в сторону больших размеров (на 15—20 мм длины тела) и отмечен в августе при длине тела 75 мм, в сентябре — 85 мм (рис. 4). Часть рыбков может питаться планктоном,

имея длину 95—100 мм. В октябре в открытых участках водохранилища вся группа мелкого судака длиной до 65 мм питалась только зоопланктоном.

Такое длительное питание судака зоопланктоном не является характерным только для Рыбинского водохранилища, оно отмечено Е. А. Фесенко (1953а, 1953б) и Л. Н. Лапицкой (1955) для Цимлянского водохранилища, Г. Н. Рачинским (1954) для рыбхозов нижней Волги и Дона. Происходит это потому, что часть стада судака, имеющая меньшие размеры в результате растянутого нереста или других причин, в водоемах, где нет мизид и бокоплавов, не может сразу перейти на рыбный рацион. Тратя много энергии на добывание пищи, не свойственной для данного этапа развития, и не получая ее в достаточном количестве, сеголетки судака начинают отставать в росте не только от своих собратьев, но и от молоди других видов рыб. Чем дальше, тем все более затруднительным становится переход судака на рыбное питание, и он до осени продолжает питаться планктоном — пищей вынужденной.

По данным А. П. Дрягина (1953) и Л. Н. Лапицкой (1955), судак Цимлянского водохранилища, вынужденный питаться исключительно планктоном, гибнет в октябре—ноябре от истощения. В Рыбинском водохранилище такого явления до сих пор не наблюдалось. Октябрьские судачки хотя и отстали в большинстве случаев от отстающих в росте, но истощенными не были, напротив, в полости тела их было довольно большое отложение жира. Мелкие судачки достаточно жизнестойки и обнаруживаются при расчленении роста среди судаков, достигших промысловых размеров (Барсуков, 1955).

О времени перехода молоди судака к хищному образу жизни в литературе имеются следующие данные. В низовьях Дона судак начинает питаться рыбой при длине тела в 20 мм, при длине тела в 40—50 мм рыба уже преобладает в его рационе, и, достигнув длины 50—70 мм, судак оформляется в типичного хищника (Чугунова, 1931; Сыроватский, 1940; Сыроватская, 1953; Мордухай-Болтовской, 1954а, 1954б). В дельте Волги судачки начинают питаться рыбой, достигнув длины 30—60 мм (Никишин, 1909; Забелин, 1915; Чугунов, 1928; Летичевский, 1951). В нерестово-выростном хозяйстве «Колышней» (дельта Волги) рыба встречается у сеголетков длиной 12—13 мм, а при длине в 31 мм они питаются только рыбой (Матвеева, 1955). В верхнем и среднем течении Днепра мальки судака длиной 18—78 мм в 47 случаях из 60 питаются рыбой (Носаль, 1950). В оз. Ильмень судак начинает питаться рыбой при длине 50—70 мм (Домрачев и Правдин, 1926).

Сеголетки судака в Рыбинском водохранилище уже в июне, при длине тела в 13—15 мм, начинают охотиться за рыбой, но относительное количество таких сеголетков в стаде еще очень незначительно, всего около 4%, и только у более крупных мальков процент хищничающих особей увеличивается до 60. В последующие месяцы в каждой размерной группе в течение лета идет постепенное нарастание относительного количества особей, питающихся рыбой, но вместе с тем, независимо от времени, процент хищничающих рыб у наименьших размеров популяции остается почти постоянным. На рис. 5, где помесечно представлены относительные количества мальков судака, перешедших на рыбный рацион, мы видим полную идентичность хода кривых, сдвигающихся последовательно по мере роста пираво, в сторону больших размеров. Такое повторение кривых говорит о том, что в течение всего нагульного периода хищничает только определенная часть особей данного поколения, которая рано перешла на рыбное питание.

Несмотря на сходство в характере питания судака в оба года наблюдений, имелись и некоторые различия, заключающиеся в том, что в 1953 г.

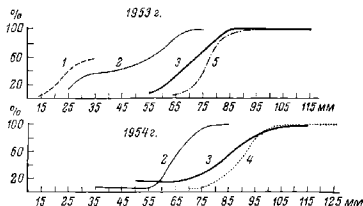


Рис. 5. Относительные количества хищничающего судака в зависимости от его размеров.

1 — июнь; 2 — июль; 3 — август; 4 — сентябрь; 5 — октябрь.

молодь судака перешла на рыбный рацион ранее и при меньших размерах, чем в 1954 г. (рис. 5). Отличался и средний вес личиночного комка,

который в июне 1953 г. составлял 8.6 мг, в августе — 21.4 мг, а в те же месяцы 1954 г. — 19 и 32 мг. По-видимому, тут в значительной мере сказалась большая плотность кормового планктона в 1954 г. Кроме того, вес пищи судака возрастает соответственно увеличению его размеров; на рис. 6 даны месячные кривые, из которых каждая последующая является как бы продолжением предыдущей.

Следует несколько остановиться на соотношениях размеров молоди судака и заглатываемых ею жертв. У особей меньших размеров, даже в пределах короткого периода наблюдений, относительная длина съеденной рыбы, независимо от ее вида, всегда оказывается большей, чем у более крупных (табл. 2).

У маленьких судачков рыба в желудке обычно бывает согнута вдвое, или иногда часть ее торчит изо рта. Длина такой рыбы может составлять 70—

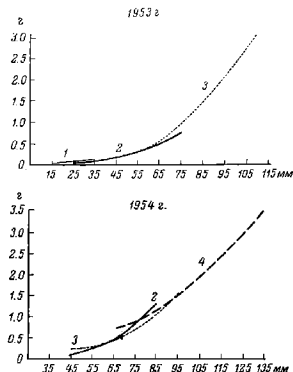


Рис. 6. Зависимость между размерами судака и восстановленным весом потребляемой им рыбы.

1 — июнь; 2 — июль; 3 — август; 4 — сентябрь.

90% от длины судачка. Это отмечено и для других рыб, в частности для китайского окуня — аухи. Личинки его могут заглатывать рыбок

Таблица 2

Соотношение между длиной судака-хищника и жертв

Длина судака-хищника (в мм)	Длина жертв (в % к длине судака-хищника)						
	окунь			судак			снеток
	июль	август	сентябрь	июль	июль	август	плотва
15	—	—	—	73	—	—	—
25	50	—	—	56	70	—	—
35	40	64	—	45	64	—	—
45	—	50	—	—	49	—	—
55	—	—	—	—	44	—	—
65	—	42	58	—	35	—	58
75	—	—	58	—	—	56	50
85	—	—	48	—	—	56	50
95	—	—	—	—	—	51	—

равной себе длины, по мере же роста относительная длина жертвы уменьшается (Захарова, 1950).

Соотношение длин сеголетков судака и его кормовых объектов тесно связано с формой тела последних. Так, в июле у судака длиной 25 мм длина жертв — окуня, судака, снетка — составляла соответственно 50, 73 и 96% от длины хищника (табл. 2). Это указывает на то, что наибольшую относительную длину имели рыбы прогонистые, с наименьшей высотой тела.

Как видим, соотношения длин хищника и жертвы весьма динамичны и давать их в средних величинах без учета размеров хищника, видового состава заглатываемых им рыб и сезона, как это иногда делается (Шмидтов, 1949; Матвеева, 1955), нецелесообразно.

Гораздо больше дают отношения между весом хищника и жертвым, так как в этом случае отражается пищевое значение последней (табл. 3). Относительный вес заглатываемых судаком рыб, так же как и относитель-

Таблица

Изменение относительного веса жертв в зависимости от размеров судака

Длина судака-хищника (в мм)	Вес жертв (в % от веса хищника)						
	окунь			судак			снеток
	июль	август	сентябрь	июль	июль	август	плотва
15	—	—	—	23	—	—	—
25	10.8	—	—	16.7	27.5	—	15.6
35	8.5	34.4	—	10.1	23.6	—	6.5
45	—	16.7	—	—	11.3	—	3.1
55	—	—	—	—	4.6	—	—
65	—	8.9	24.5	—	8.8	—	20.2
75	—	4.8	18.8	—	—	17.5	14.3
85	—	—	13.9	—	—	15.4	14.4
95	—	—	10.6	—	—	10.9	—

ная длина, изменяется в зависимости от размеров хищника и от сезона, но величины получаются иные. Если взять, например, в июле судака длиной 25 мм и относительные длины заглоченного им окуня, судака и снетка, то они составят соответственно 50, 73 и 96%, относительные же веса их будут 11, 17 и 16%. У судака длиной 35 мм относительные длины заглоченных окуня, судака и снетка равны 40, 64 и 65%, а относительные веса — 7, 24 и 8%. В первом случае длины всех трех видов резко отличны, а веса близки. Следовательно, и весовое значение снетка, судака и окуня почти одинаково. Во втором случае длины снетка и судака одинаковы, но относительный вес первого в $3\frac{2}{5}$ раза меньше, чем второго, а окуль, имеющий относительную длину в $1\frac{1}{2}$ раза меньшую, чем у снетка, по пищевой значимости был почти одинаков с последним.

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ПИТАНИЯ И СУТОЧНОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ КОРМА СЕГОЛЕТКАМИ СУДАКА

Суточные ритмы питания

Суточные станции проводились нами неоднократно, но судачки попались не всегда и систематических сборов здесь получить не удавалось. Поэтому для выяснения суточного ритма питания был использован массовый материал из трапового лова в открытых участках водохранилища, где, как говорилось выше, различий в питании по отдельным участкам нет. Но мы считаем, что массовый материал, взятый за длительный период, а не за один сутки, более правильно отражает характер питания в естественной обстановке, поскольку здесь захватываются разные условия, которые могут оказать влияние на суточную ритмику.

Для данного раздела работы из ежемесячных сборов отобран 1321 экземпляр сеголетков судака, пойманных в разные часы суток в течение одной-двух недель (табл. 4).

Таблица 4

Материалы для выяснения суточного ритма питания

Месяц	1953 г.		1954 г.	
	числа	количество рыб (в шт.)	числа	количество рыб (в шт.)
Июль	22—30	427	—	—
Июль	11—24	203	22—29	150
Август	16—27	208	19—31	178
Сентябрь	—	—	1—10	135

Как уже указывалось, сеголетки судака в конце июля дифференцируются на две группы. Одна из них быстро переходит на рыбный рацион, другая же до осени сохраняет планктонное питание. Каждая из этих групп имеет свои ритмы питания, свои рационы. Средние индексы по смешанному материалу в данном случае не выявили бы особенности питания планктофагов и хищников, поэтому мы и рассматриваем их отдельно. Рыб со смешанным питанием среди судачков очень мало, а к осени они почти совсем исчезают. При смешанном питании планктон в весовом отношении играет вообще ничтожную роль.

Суточный ритм питания у сеголетков судака мы определяли на основании суточных изменений индексов наполнения желудков и кишечника

ников по фактическому весу. Для каждого периода наблюдений (табл. 4) была вычерчена круговая диаграмма, разбитая радиусами на 24 сектора соответственно часам суток, на ней в определенном масштабе строятся кривые индексов. Каждая такая диаграмма дает средний суточный ход питания популяции за определенный промежуток времени. На диаграмме же дается продолжительность дневного и ночного периодов (рис. 7).

В естественных условиях суточную ритмику питания обуславливает ряд факторов. К таковым относится прежде всего смена дня и ночи, когда со-

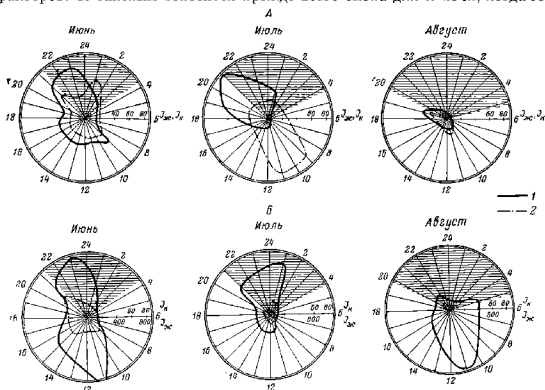


Рис. 7. Суточные ритмы питания сеголетков судака. 1953 г.

А — планктофаги; Б — хищники. Индекс наполнения по наблюдаемому весу: 1 — желудка ($J_{Ж}$); 2 — кишечника ($J_{К}$).

здаются разные условия освещения, а следовательно, и разные условия для охоты за кормовыми организмами. Ритмика связана с поведением этих организмов (например, суточные вертикальные миграции) и с физиологией пищеварения: при достаточном наполнении желудка пищей требуется какое-то время на ее переваривание. Ритмичность в природе может нарушиться резкая смена погоды (ветер, волнение, температура), плотность кормовых организмов и их величина. Например, при малой плотности зоопланктона потребуется гораздо больше времени для насыщения, чем при большей плотности, и ритм питания в первом случае будет выражен менее четко, чем во втором. При рыбном питании добывание корма сложнее, но зато насыщение происходит сразу и ритмика может быть более четкой.

На диаграммах, отражающих планктонное питание, видно, что судак интенсивно питается в течение всей первой половины дня. В 16—19 час. интенсивность питания сильно снижается, а затем начинается вечерний жор, причем вечерние часы приема пищи смещаются по мере уменьшения долготы дня (табл. 5). Ночью сеголетки почти не питаются, хотя и усло-

виях эксперимента (Логвинович, 1955) они в это время довольно активно потребляют зоопланктон.

При рыбном рационе в начале нагульного периода, когда судак питается преимущественно быстро переваривающимися личинками рыб, в ритме питания имеется два максимума — дневной (с 11 до 15 час.) и вечерний (с 21 до 24 час.). Далее же, при потреблении судаком мальков,

Таблица 5

Вечерние часы приема пищи сеголетками судака

Месяц	Часы	Месяц	Часы
Июль	21—23	Август	18—20
Июль	20—21	Сентябрь	17—19

питание становится однократным, с максимумом в утренние часы (август, 11 час.) или в вечерние (июль, с 21 до 24 час.). Так как мы имеем дело не с одной рыбой, а с популяцией, то возможно, что одна часть ее может питаться в утренние часы, другая — в вечерние.

Суточный ритм питания судака с учетом восстановленного веса пищи позволяет в какой-то мере подойти к определению среднесуточного потребления корма сеголетками в разные периоды нагула. Кроме того, мы располагаем наблюдениями за динамикой кормового планктона по данным лова планктоночерпачком (Мануйлова, 1954, 1958), по данным лова торпедой (Мордухай-Болтовская, 1956) и данными по декадным приростам сеголетков судака, что дает возможность осветить количественную сторону питания и ее динамику в течение нагульного периода. Естественно, что этим не исчерпывается полнота охвата всех сторон питания сеголетков судака, но наличие корма, степень его потребления и приросты все же являются основными показателями нагула.

Суточное потребление корма

Прежде чем перейти к дальнейшему анализу питания, считаем необходимым по каждому сроку наблюдений дать описание условий, которые в той или иной степени могли влиять на количественную сторону процесса питания.

1953 г.

Многоводный год. Уровень воды, начиная с мая по октябрь включительно, не опускался ниже 102-й отметки.

Июнь. Наблюдения относятся к третьей декаде (22—30). В начале декады стояла маловетренная погода, температура воды достигала 22,3°; затем астры северных румбов силой в 5—6 баллов снизили температуру воды до 16,2°. Июнь — месяц наибольшей численности зоопланктона. Средняя биомасса его в открытых участках водохранилища в это время равнялась 671,8 мг/м³, из которых на долю клadoцер приходилось 333,5 мг, копекод — 158,1 мг, коловраток — 178,2 мг. Основных кормовых объектов судака в 1 м³ было: *Leptodora kindtii* — 32,5 мг, *Daphnia longispina* — от 25 до 32,5 мг и *Bythotrephes longimanus* — 3,6 мг. В уловах малькового траля преобладали сеголетки окуни (3%), судака (25%) и есика (11%)¹. Остальные виды рыб, не имеющие зна-

¹ Соотношение видов рыб вычислены везде по периодам сбора материала по питанию.

чения в питании сеголетков судака, в открытых участках водохранилища составляли всего 1%. Количество судака на одно траление было 139. Размеры и вес сеголетков судака в третьей декаде июня даны в табл. 6.

Таблица 6

Размеры и вес сеголетков судака в третьей декаде июня 1953 г.

Дата	Длина (в мм)			Вес (в г)		
	максимальная	средняя (планктофаги)	минимальная	максимальная	средняя (планктофаги)	минимальная
20 июня	26	19	13	0.26	0.10	0.03
30 июня	42	30	20	1.10	0.40	0.11
Прирост за декаду	16	11	7	0.84	0.30	0.08

Как видно, размеры судачков колебались в больших пределах, причем средн меньших размеров преобладали планктофаги (96%), а среди более крупных — хищники (60%). В среднем на рыбное питание перешло только около $\frac{1}{3}$ рыб, остальные питались планктоном.

У сеголетков судака, питающихся планктоном (средняя длина 22,5 мм, средний вес 0,159 г.), особи с пустыми желудками составляли около 11%. Фактический вес в течение суток колебался от 0,35 до 1,12 мг, восстановленный — от 0,54 до 3,18 мг. Индексы наполнения были соответственно 15,5—72,1 и 60,5—203,5 процедицимилле.

У судака, питающегося рыбой (средняя длина 28 мм, средний вес 0,319 г.), особи с пустыми желудками составляли около 13%. Фактический вес пищи был 44 мг, восстановленный — от 23 до 140 мг, индексы — от 35 до 970 и от 479 до 1348 процедицимилле.

Таким образом, отношение веса пищи к весу судака при рыбном питании было во много раз больше, чем при планктонном. Отсюда ясно преимущество первого, и, соответственно, с этого момента уже закладывается начало разбивки стада на быстро и медленно растущих сеголетков.

В июле. Во вторую половину июля (11—24) вначале преобладали слабо ветры южных румбов, температура воды достигала 20°, затем, после нескольких дней с северными ветрами до 6 баллов температура снизилась до 18,4°. В течение всего периода наблюдений численность зоопланктона постепенно снижалась, в связи с чем и биомасса его упала до 210 мг/м³, из которой копепода составляли 84 мг, кладоцеры — 69 мг, коловертки — 54 мг. Основных кормовых организмов судака в 1 м³ было: *Daphnia longispina* — 2,5—25 мг., *Leptodora kindtii* — 7 мг и *Bythotrephes longimanus* — 21 мг. В уловах малькового трала по-прежнему преобладали сеголетки окуля (76%), второе место занимали сеголетки судака (14%), третье — сетка (4%), других видов рыб было мало (6%). Среднее количество судака на одно траление — 101 экземпляр. Размеры и вес сеголетков судака даны в табл. 7.

Таблица 7

Размеры и вес сеголетков судака в июле 1953 г.

Дата	Длина (в мм)			Вес (в г)		
	максимальная	средняя (планктофаги)	минимальная	максимальная	средняя (планктофаги)	минимальная
10 июля	60	39	28	3.0	0.82	0.3
20 июля	76	46.6	33	5.8	1.3	0.5
Прирост за декаду	16	7.6	5	2.8	0.48	0.2

Сеголетки судака, питающиеся планктоном, в наших сборах имели среднюю длину 40 мм, средний вес — 0,839 г. Количество особей с пустыми желудками составляло около 13%. Фактический вес пищи колебался от 0,46 до 3,23 мг, восстановленный — от 2,22 до 42,6 мг. Индексы наполнения по фактическим весам колебались от 5,8 до 81,6, по восстановленным — от 27,9 до 268,1 процедицимилле.

При рыбном питании сеголетки судака имели среднюю длину 54,5 мм, средний вес 2,19 г, особи с пустыми желудками составляли 25%, фактический вес пищи колебался от 10 до 228 мг, восстановленный — от 71 до 329 мг. Индекс наполнения по фактическим весам колебался от 97 до 725, по восстановленным — от 97 до 2202 процедиимилле.

А в г у с т. Вторая половина августа (16—27) отличалась преобладанием южных ветров от 1 до 3 баллов. Температура воды большей частью была 18—18,2°, но в некоторые дни падала до 17 или поднималась до 19°. В конце июля началось увеличение численности зоопланктона, и в августе его биомасса достигала 308 мг/м³, где кладочер было 126 мг, копепоид — 100 мг, коловраток — 83 мг. Основные кормовые организмы имели биомассу: *Daphnia longispina* — от 38 до 52 мг, *Leptodora kindtii* — 36,5 мг, *Bythotrephes longimanus* — 50,4 мг. В травяных уловах сеголетки окуны составляли 62%, относительно увеличилось количество сеголетков сетки (23%) и прочих рыб (12%), относительная же численность судака в открытых зонах водохранилища уменьшилась по сравнению с июлем почти в 8 раз (3%). Среднее количество сеголетков судака на трал было 15. Размеры и вес сеголетков судака даны в табл. 8.

Таблица 8

Размеры и вес сеголетков судака в августе 1953 г.

Дата	Длина (в мм)			Вес (в г)		
	максимальная	средний (планктофаги)	минимальная	максимальный	средний (планктофаги)	минимальный
20 августа	109	59	48	19	2,6	1,1
31 августа	116	62	45	28,4	2,9	1,25
Прирост за декаду	7	3	2	4,4	0,3	0,15

При планктонном питании средняя длина судачков по нашим пробам была 61,5 мм, средний вес — 2,83 г. Количество особей с пустыми желудками составило 14%. Фактический вес пищи был 1,2—10,7 мг, восстановленный — от 2,68 до 89,9 мг. Индекс наполнения по наблюдаемому весу колебался от 5,1 до 33,5, по восстановленному — от 11,1 до 68,8 процедиимилле.

При рыбном питании судачки имели среднюю длину 84,8 мм, средний вес — 7,56 г. Число особей с пустыми желудками увеличилось до 34%. Наблюдаемый вес пищи в течение суток колебался от 25 до 760 мг, восстановленный — от 50 до 936 мг. Индекс наполнения по наблюдаемым весам были от 16 до 871, по восстановленным — от 33 до 1260 процедиимилле.

1954 г.

Этот год был маловодным. Уровень водохранилища достиг в мае—июне только 101-й отметки, после чего вследствие сработки воды стал резко падать и в сентябре достиг 99-й отметки. Это в какой-то степени повлияло на условия жизни судака в прибрежье, так как численность сеголетков фитопфильных рыб, служащих судачку пищей, из-за недостатка перестилиц оказалась в 1954 г. меньшей, чем в 1953 г.

И ю л я. Третья декада июля (22—29) характеризовалась преобладанием южных ветров силой в 1—2 балла, максимальная температура воды достигала 21°. После северного ветра в 6 баллов температура снизилась до 18,4° и выше 20° не поднималась. Так же как и в 1953 г., в июле имело место снижение биомассы зоопланктона; она равнялась 358 мг/м³, превышала таковую в 1953 г. почти в 2 раза. Из средней общей биомассы на долю кладочер приходилось 207 мг, копепоид — 101 мг, коловраток — 50 мг. *Daphnia longispina* давала 38 мг, *Leptodora kindtii* — 40 мг, *Bythotrephes longimanus* — 9 мг. Состав молоди в травяных уловах был: окуна — 62%, судака — 27%, сетки — 3% и прочих рыб — 8%. Среднее количество судака на одно траление — 54. Размеры и вес сеголетков судака даны в табл. 9.

В сборах по питанию судачки имели среднюю длину 53 мм, средний вес — 1,9 г. Число рыб с пустыми желудками составляло 10%. Наблюдаемый вес пищи в течение суток был 1,7—9,9 мг, восстановленный — 7,8—40,2 мг. Индекс по наблюдаемым весам колебался от 8,9 до 54,1, по восстановленным — от 41 до 244 процедиимилле.

Судак-хищник имел среднюю длину 67 мм, средний вес — 4,3 г. Рыб с пустыми желудками было 22%. Средний наблюдаемый вес колебался от 36 до 240 мг, восстанов-

Таблица 9

Размеры и вес сеголетков судака в июле 1954 г.

Дата	Длина (в мм)			Вес (в г)		
	максимальная	средняя (планктофаги)	минимальная	максимальный	средний (планктофаги)	минимальный
20 июля	80	47	34	6,8	1,35	0,66
31 июля	93	56	43	10,9	2,15	1,10
Прирост за декаду	13	9	9	4,1	0,80	0,44

лишний — от 110 до 740 мг. Индексы по наблюдаемым весам были от 86 до 488, по восстановленным — от 466 до 1500 процедиимилле.

А в г у с т. В первую половину третьей декады августа (19—23) были ветры северных румбов с силой до 7 баллов, затем направление ветра сменилось на южное, и сила его стала меньше. Температура воды 19 августа была 19,2°, затем колебалась в пределах 16,4—18,4°, а 31 августа упала до 15°. Средняя биомасса зоопланктона равнялась 597 мг/м³, из которых клadoперы составили 372 мг, коленопы — 202 мг, коловратки — 23 мг. Кормовых организмов судака было: *Daphnia longispina* — 350 мг, *Leptodora kindtii* — 36,5 мг, *Bythotrephes longimanus* — 50,4 мг. Состав молоди в травяных уловах несколько изменился: стало меньше окуни (52%), более чем в 4 раза уменьшилось относительное количество судака (6%), зато увеличилось количество плотвы (37%), снетка было 4%, всех прочих рыб — всего 1%. Количество судака на одно травление — 9. Размеры и вес сеголетков судака даны в табл. 10.

Таблица 10

Размеры и вес сеголетков судака в августе 1954 г.

Дата	Длина (в мм)			Вес (в г)		
	максимальная	средняя (планктофаги)	минимальная	максимальный	средний (планктофаги)	минимальный
20 августа	107	66	53	17,6	3,8	1,9
31 августа	112	70	55	20,0	4,4	2,3
Прирост за декаду	5	4	2	2,4	0,6	0,4

Средняя длина сеголетков судака при планктонном питании была 69,5 мм, средний вес — 4,19 г. Количество особей с пустыми желудками составило 17%. Средний наблюдаемый вес личи колебался от 1,1 до 23,3 мг, восстановленный — от 2,1 до 78,5 мг. Индексы по наблюдаемому весу были от 2 до 68,4, по восстановленному — от 3,4 до 256 процедиимилле.

Средняя длина судачков при рыбном питании была 91,5 мм, средний вес — 10,3 г. Количество особей с пустыми желудками составило 44%. Средний вес пищевого комка по наблюдаемому весу был 104—820 мг, по восстановленному — 380—1356 мг. Индексы наполнения колебались по наблюдаемому весу от 95 до 831, по восстановленному — от 310 до 1226 процедиимилле.

С е н т я б р ь. В первой декаде сентября (1—10) преобладали ветры северных румбов большей частью в 3 балла, изредка — в 7 баллов, и продолжалось начавшееся в августе снижение температуры воды от 14,6° 1 сентября до 13° 10 сентября. Максимальная температура не превышала 15,2°. Средняя биомасса зоопланктона сократилась до 298 мг/м³, из которых клadoпер было 147 мг, коленопы — 137 мг, коловраток — 14 мг. *Daphnia longispina* составляла 95 мг, *Leptodora kindtii* — 11 мг, *Bythotrephes longimanus* — 3 мг. В уловах малькового урала сеголетки окуни составили 58%, судака — 18%, снетка — 9%, прочих видов рыб — 15%. Размеры и вес сеголетков судака даны в табл. 11.

Средняя длина судачков-планктофагов в сборах по питанию была 76 мм, средний вес — 5,1 г. Количество особей с пустыми желудками составило 17%. Средний наблюдаемый вес пищевого комка был 0,3—29,1 мг, средний восстановленный — 4,4—71,4 мг.

Таблица 11

Размеры и вес сеголетков судака в сентябре 1954 г.

Дата	Длина (в мм)			Вес (в г)		
	максимальная	средняя (планктофаги)	минимальная	максимальный	средний (планктофаги)	минимальный
1 сентября	115	72	57	21.2	4.6	2.4
10 сентября	117	73	58	21.9	4.8	2.5
Прирост за декаду	2	1	1	0.7	0.2	0.1

Индексы по наблюдаемому весу колебались от 1 до 42, по восстановленному — от 9.7 до 151.7.

Средняя длина судачка-хищника составляла 107 мм, средний вес — 15.7 г. Количество особей с пустыми желудками было 52%. Средний наблюдаемый вес пищевое комка — от 48 до 1800 мг, средний восстановленный — от 800 до 6850 мг. Индексы наполнения по наблюдаемому весу колебались от 29 до 776, по восстановленному — от 122 до 2953 процентимилле.

Иллюстрируя обстановку нагула сеголетков судака только отрывочно, для тех периодов, когда собран материал по питанию, мы видим, насколько она в естественных условиях изменчива. Фактический пищевой рацион в тот или иной период и определяется совокупностью этих условий.

Из сказанного видно, что только температурные условия в течение летних месяцев были сравнительно однообразны. Лишь в конце августа наблюдалось охлаждение воды, которое могло повлиять на активность питания судака и на скорость переваривания пищи. Биомасса же планктона подвержена значительным колебаниям. Естественно, что в местах нагула судака биомасса кормового планктона выше, нежели показанная нами в среднем по водохранилищу, вычисленная на основании лова планктопоемателем.

Суточное потребление корма судаком-планктофагом

Состав популяции сеголетков судака и прирост веса мы принимаем те, которые наблюдались за рассматриваемые периоды непосредственно в водохранилище. Показатели же питания брались нами только для средних размеров сеголетков, отобранных для анализа питания, поэтому они не характеризуют типичных средних величин. Чтобы связать питание и рост сеголетков в тот или иной период, нужно было иметь и весовой прирост, соответствующий нашим размерам. Они получены нами расчетным путем: на диаграммы распределения длины (Вовк и Моисеев, 1958) наносилась средняя длина соответственно средней дате наблюдений. Затем на основе типичной кривой строилась кривая роста, и таким образом находились начальная и конечная длины за декаду. После этого на диаграммах соотношения длины и веса (упитанности) по этим длинам для соответствующего месяца находились начальный и конечный веса сеголетков.

Для определения суточного рациона сеголетков судака при планктонном питании мы пользовались восстановленными и фактическими весами пищи, выраженными в процентах к весу тела судачка, и их изменениями в течение суток. По разнице между этими величинами с известной степенью точности можно представить динамику потребления и переваривания корма у всей совокупности рыб, так как здесь мы имеем дело со стати-

стическими средними, полученными по большим пробам, а не по отдельным особям, как это делается в эксперименте. В опытах с одиночными рыбами точно известен заданный корм и время его переваривания. При статистическом исследовании мы располагаем только данными о наличии пищи в желудке и не знаем ни начального ее веса, ни времени пребывания ее в желудке, особенно при непрерывном питании. Определение степени переваренности планктона по разнице между восстановленным и наблюдаемым весом показало, что через 2-часовые промежутки в часы интенсивного питания судака степень переваренности всегда достигала 70—90% в июне, 60—70% — в июле и августе. Следовательно, продолжительность переваривания планктона и его эвакуация из желудка были в среднем близки к 2 час. Поэтому при определении суточного рациона судачка-планктофага мы считали, что разница между восстановленным весом в данное время и фактическим весом в предыдущие 2 часа и есть количество пищи, съеденной за это время. Имея ряд цифр 2-часового потребления и суммировав их, мы получили суточное потребление. Если за все часы суток наблюдений не было, то сначала высчиталось среднечасовое потребление, а затем уже суточное, с учетом только тех часов, когда рыба питалась. При таком определении суточного рациона упускается из вида, что одновременно с потреблением пищи какое-то количество ее эвакуируется из желудка. Поэтому восстановленный вес может не соответствовать количеству фактически съеденной пищи и требует некоторой поправки. Эту поправку к суточному рациону для каждого срока наблюдений мы находили, пользуясь ночным периодом, когда пища судаком не потреблялась, а только переваривалась. Разница между предыдущим и последующим наполнением желудка показывала скорость переваривания и эвакуации пищи за определенный промежуток времени (Ноникова, 1949). Найдя процент переваривания за 2 часа, мы определяли количество переваренной пищи за сутки, т. е. то, что мы недоучитывали, и прибавляли его к полученному ранее потреблению.

Расчисленное суточное потребление корма сеголетками судака при планктонном питании приводится в табл. 12.

Таблица 12

Потребление зоопланктона сеголетками судака

	1953 г.			1954 г.		
	22—30 VI	11—24 VII	16—27 VIII	22—29 VII	19—31 VIII	1—10 IX
Средняя длина (в мм)	22,5	40,0	61,5	53,0	69,5	76,0
Средний вес (в мг)	159	599	2835	1904	4187	5103
Вес (в мг) в начале декады	70	600	2700	1400	3800	5000
Вес (в мг) в конце декады	310	960	2950	2300	4300	5400
Прирост за декаду (в мг)	240	360	250	1100	500	400
Прирост за день (в мг)	24	36	25	110	50	40
Суточное потребление (в мг)	31,2	103	255	320	607	306
Отношение веса пищи к весу рыбы (в %)	13,6	12,2	9,0	16,8	14,5	6

Мы учитываем, что подобные определения суточного потребления приближены. Но, по нашему мнению, они дают более правильное пред-

ставление о динамике питания, нежели характеристика степени накоренности по индексам наполнения.

Суточное потребление зоопланктона сеголетками судака в июне 1953 г. достигало около $\frac{1}{5}$ веса рыбы, в июле оно составляло около $\frac{1}{8}$, а в августе уменьшилось до $\frac{1}{11}$. В 1954 г. оно составляло в июле и августе примерно $\frac{1}{6} - \frac{1}{7}$ от веса судака, а в начале сентября снизилось в 2 раза. Снижение суточного потребления с возрастом отмечено Кривобоком для сазана, Г. С. Карзинкиным — для щуки, Чаликовым — для молоди осетровых (Черфас, 1952).

Суточное потребление в абсолютных весах по годам различно: в 1954 г. оно оказалось в 2—3 раза больше, нежели в 1953 г. Однако и рыбы, у ко-

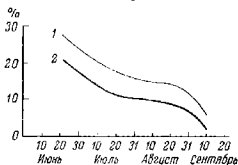


Рис. 8. Изменение потребления зоопланктона на единицу веса тела судака (в %) в 1953 и 1954 гг.

1 — 1954 г.; 2 — 1953 г.

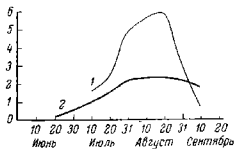


Рис. 9. Динамика потребления зоопланктона в 1953 и 1954 гг. (вес в г).

1 — 1954 г.; 2 — 1953 г.

торых анализировалось питание, были также и 2 раза крупнее, поэтому оценка по абсолютному весу пищи еще недостаточна. Относительный вес пищи в отличие от абсолютного уменьшается по мере роста рыбы, но если взять средние относительные показатели — вес потребленной за сутки пищи на единицу веса рыбы, — то они очень близки: 12—17% в июле и 9—15% в августе. Таким образом, каждый из этих показателей сам по себе еще не дает основания для количественного сравнения эффективности питания в том или ином году. Поэтому чтобы оценить эффективность нагула, необходимо представить себе количественно ход питания по этапам развития или суммарно за весь период роста сеголетков, начиная с момента активного питания и до конца нагула.

Наши данные о характере питания в отдельные моменты нагульного периода позволяют нарисовать динамику за весь нагульный цикл, если увязать его с весовым ростом по каждому году и условиями, в которых протекал нагул.

Относительный вес пищи изменяется закономерно по времени (рис. 8). Взяв кривую среднего роста судака-планктофага за эти годы (Вовк и Моисеев, 1958), мы вычислили потребление корма по декадам (табл. 13) и нагульным периодам. Нам кажется, что это точнее, чем вычисление потребления корма по среднесуточным данным без учета роста рыбы, что иногда делается (Бокова, 1938).

Изменение потребления зоопланктона по декадам в 1953 и 1954 гг. приведено на рис. 9. Во второй и третьей декадах июня 1954 г. наблюдений не было. Поэтому (табл. 13) мы взяли потребление, равное таковому

Таблица 13

Декадный рост сеголетков судака и потребление зоопланктона

Месяц	1953 г.				1954 г.		
	де- када	вес рыбы (в мг)	суточное потребление планктона (в % к весу рыбы)	вес пищи за декаду (в мг)	вес рыбы (в мг)	суточное потребление планктона (в % к весу рыбы)	вес пищи за декаду (в мг)
Июнь . . .	II	100	21.0	210	40	—	890
	III	400	16.8	680	250	—	
Июль . . .	I	820	13.5	1060	820	20.0	1640
	II	1300	11.8	1560	1350	18.0	2430
	III	1950	10.5	2225	2150	16.5	4970
Август . .	I	2300	9.8	2300	3200	15.5	5700
	II	2600	9.0	2340	3500	15.0	5950
	III	2900	7.7	2320	4400	13.5	2760
Сентябрь .	I	3000	6.0	1800	4600	6.0	720

в 1953 г., тем более, что оно было небольшим и в суммарном количестве пищи за нагульный период существенной роли не играло. То же относится и к первой декаде сентября 1953 г. Здесь мы вычислили потребление по 1954 г., так как прирост в сентябре в оба года был незначительным, а питание — ослабленным вследствие начавшегося осеннего охлаждения воды. Последние декады сентября и октябрь мы не принимаем в расчет вследствие того, что питание сеголетков к этому времени совсем ослабевает и прирост веса прекращается.

Из рис. 9 видно, что потребление зоопланктона одним сеголетком в нагульный период 1953 г. было значительно меньше, чем за тот же период 1954 г. В последнем году планктон в августе использовался почти так же интенсивно, как и в июле, тогда как в этом месяце 1953 г. чувствовалось явное напряжение в питании, которое и определило более низкий прирост сеголетков судака в этом году.

Использование зоопланктона по месяцам и за нагульный период в целом характеризуется величинами, приведенными в табл. 14.

Таблица 14

Среднее потребление зоопланктона одним сеголетком (в г)

Месяц	1953 г.	1954 г.
Июнь	0.89	0.89
Июль	4.84	9.04
Август	6.96	14.41
I декада сентября	1.80	2.76
Всего	14.49	27.10

Как видно из табл. 14, среднее потребление планктона одним сеголетком в 1954 г. было в 2 раза больше, чем в 1953 г. Средний прирост веса судачков за нагульный период составил в 1953 г. 3 г, в 1954 — 4.6 г, т. е. в 1½ раза больше. Вес использованного планктона превышал вес

рыбы в 1953 г. в 5 раз, в 1954 г. — в 6 раз. Следовательно, кормовой коэффициент для судака при планктонном питании оказался равным 5—6. Близкие кормовые коэффициенты (4—6.4) были получены Шольцем и Корселиусом для взрослой форели при питании ее дафнией (Карпевич, 1940).

Из хода месячных кривых потребления планктона видно, что решающим месяцем нагула сеголетков судака-планктофага, дающим наибольший эффект весового прироста, является июль. В данном случае фактическое потребление планктона отнесено к одному экземпляру рыбы. Но использование планктона водохранилища всей популяцией судака-планктофага будет значительно отличаться и по сезонам, и по годам, в зависимости от колебаний численности поколений.

В первый период нагула, в июне, численность поколения очень большая, и почти все судаки используют планктон, но биомасса судака относительно невелика. В июле численность судака-планктофага снижается за счет перехода части его на хищное питание, а также за счет естественного разрожения вследствие выедания его хищниками (прежде всего самим же судаком-хищником) или вследствие иных причин. Казалось бы, что потребление планктона должно уменьшиться. Но ведь одновременно с падением численности популяции судака-планктофага происходит и нарастание его биомассы, а следовательно, и увеличение потребления планктона. Таким образом, воздействие биомассы судака-потребителя на биомассу планктона все время изменяется. Чтобы представить количественно динамику этих взаимодействий, необходимо иметь точные данные по учету обеих биомасс, что, конечно, получить трудно. Располагая некоторыми данными по динамике биомассы основного кормового планктона по месяцам и по относительной численности сеголетков судака, мы попытались представить ход использования планктона популяцией в целом за весь пагульный период с учетом изменения численности этой популяции.

Относительная численность судака-планктофага определена по среднему улову (в штуках) на одно траление (рис. 10). На основании этих данных интенсивность потребления планктона всей популяцией по месяцам происходила как это показано в табл. 15.

Как видно из табл. 15, интенсивность потребления планктона всей популяцией сеголетков судака при учете динамики численности послед-

Таблица 15

Интенсивность потребления планктона по месяцам при изменении относительной численности популяции

	1953 г.					1954 г.				
	июнь	июль	август	сентябрь	всего	июнь	июль	август	сентябрь	всего
Относительная численность судака (в шт. на одно траление) . .	139	101	15	4	—	101	54	9	2	—
Месячное потребление одной рыбой (в г) . .	0.9	4.9	7	1.8	14.6	0.9	9	14.4	2.8	27.1
Суммарное потребление (в г)	125	495	105	7	732	91	486	130	6	718
Относительное потребление (в %)	17.1	67.7	14.3	0.9	100	12.7	68.2	18.2	0.9	100

ней приобретает иной вид, нежели при потреблении его одной рыбой. Наибольшее влияние на зоопланктон водохранилища популяция судака оказывает в июле, когда съедается $\frac{2}{3}$ корма от общего потребления его за весь нагульный период. Динамика биомассы кормящихся сеголетков показывает, что чем круче «кривая смертности» (элиминации), тем раньше наступает максимум влияния сеголетков судака на кормовой планктон.

При сопоставлении кривых динамики интенсивности потребления планктона, динамики его биомассы в водохранилище (Мапуйлова, 1954, 1958) и динамики приростов сеголетков судака обнаруживается, что и тот период, когда происходит наибольшее потребление планктона, он испытывает депрессию, и рыба растет наиболее интенсивно (рис. 11). Надо сказать, что на планктон в это время оказывает влияние и молодь других видов рыб, имеющих

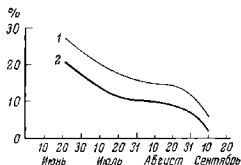


Рис. 10. Средний улов сеголетков судака на одно траление (в шт.).
1 — 1954 г.; 2 — 1953 г.

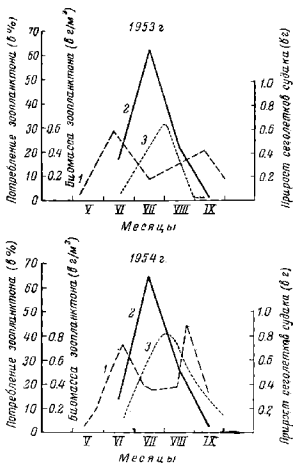


Рис. 11. Динамика биомассы зоопланктона, интенсивность потребления его популяцией сеголетков судака (вес пищи) и прирост сеголетков судака-планктофага.

1 — относительное потребление зоопланктона; 2 — биомасса зоопланктона; 3 — прирост сеголетков судака.

в открытых участках водохранилища большую численность, например сеголетки окуня, а в некоторые годы и снетка. Поэтому со всей очевидностью вскрывается одна из главных причин депрессии биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в середине лета. Насколько велика роль этого фактора, можно показать на следующем примере. В июле 1953 г. 1 млн сеголетков судака съедает 4900 кг планктона. В это время трал залавливал одного сеголетка на 25 м³ воды. При объеме водохранилища примерно в 20 км² это дает цифру абсолютной численности судака порядка 800 млн штук. При такой численности в июле общее потребление планктона судаком достигает 39 тыс. ц. Ясно, что наши расчеты приближительны и приводятся только с той целью, чтобы показать: вопервых, с какого порядка цифрами мы имеем дело, когда рассматриваем

нагул популяции только одного вида — сеголетков судака — в водоеме в целом без учета других планктофагов; во-вторых, как неточны наши представления о зоопланктоне по его остаточной биомассе, если не принимается во внимание темп выедания в момент наблюдений и темп воспроизводства планктона. Поэтому формальное сопоставление остаточной биомассы планктона с индексами наполнения желудков рыб не дает реального представления об интенсивности питания.

Влияние выедания на зоопланктон, по-видимому, не ограничивается простым механическим уменьшением численности зоопланктона.

Оно может вносить и глубокое качественное изменение в возрастную структуру популяции кормового планктона и тем самым непосредственно влиять на темп его воспроизводства. Вначале мальки потребляют более мелкие формы, позже, по мере роста сеголетков, они начинают отбирать более крупные половозрелые формы (табл. 16) и, таким образом, истребляют наиболее плодовые организмы.

В доказательство этого положения приводим рис. 12, где показаны размеры *Daphnia longispina* из проб, взятых планктончерпателем, и из содержимого желудков сеголетков судака. *Daphnia longispina* взята потому, что она является руководящей формой как в зоопланктоне, так и в питании судака. Во все три месяца наблюдений в пробах зоопланктона преобладали формы молодые: неполовозрелые и рачки длиной тела до 1.5 мм составляли в июне 82.4%, в июле — 88.6% и в августе — 100%. Судаком же истреблялись дафнии преимущественно длиной тела выше 1.5 мм, составлявшие в июне 65.4%, в июле — 77.5% и в августе — 45.6% от всех съеденных дафний. Несоменно, что уничтожение огромного количества особей из воспроизводящей части планктона (рис. 12) должно сказаться отрицательно на

Таблица 16

Соотношение между размерами *Daphnia longispina* и сеголетков судака в июне 1953 г.

Размеры судака (в мм)	Средние размеры <i>Daphnia longispina</i> (в мм)
15	1.05
20	1.56
25	1.72
30	1.85
35	2.1

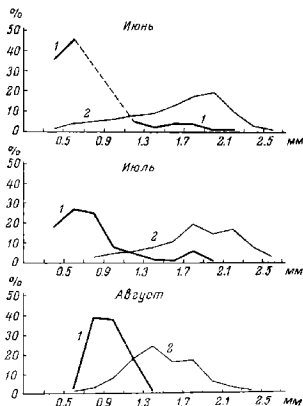


Рис. 12. Размеры *Daphnia longispina* в пробах планктона и в пище сеголетков судака (количество в %).

1 — в планктоне; 2 — в пище судака.

темие воспроизводства. Следует отметить, что наиболее энергично воспроизводящая часть дафний страдает от выедания также в июле (выедается около 77% взрослых от общего количества дафний), в период падения биомассы планктона в результате наибольшего использования его популяцией сеголетков судака.

Суточное потребление корма судаком-хищником

Суточный ритм питания сеголетков судака-хищника существенно отличается от ритма судака-планктофага. Только в начале нагула, в июне, когда питание мальков еще недостаточно специализировалось и, возможно, носило смешанный характер, ритмы питания планктофагов и хищников были более или менее сходными. У судачков-хищников в это время также наблюдалось два максимума питания. Вечерний максимум у обеих групп судачков совпадал даже по времени (с 21 до 23 час.), дневной же у судачка-хищника смещался на часы лучшего освещения (с 12 до 15 час.). Таким образом, в июне совершенно четко выявилось двукратное питание. В это время судачок охотился преимущественно за личинками рыб, легко перевариваемыми в течение полусуток.

В июле судачок-хищник в Рыбинском водохранилище, так же как и в некоторых других водоемах (Кузнецова, 1955), переходит на однократное питание. Скорость переваривания крупных мальков замедляется и растягивается до суток. То же самое К. Р. Фортунатова (1940) указывает и для *Scorpaenopsis*. К осени скорость переваривания еще более замедляется в связи с понижением температуры воды.

Вскрытия большого количества сеголетков судака показывают, что, как правило, в их желудках обнаруживается только одна заглоченная рыбка и в исключительных случаях бывают еще и сильно переваренные, очень небольшие фрагменты второй рыбы. Переваривание пищи происходит в основном в желудке, в кишечник поступают питательные по весу остатки ее (рис. 7). При планктонном же питании наполнение кишечника лишь немногим отличается от наполнения желудка; в кишечниках планктофагов накапливаются непереваженные остатки планктона, потребляемого длительное время. Сеголеток судака в Рыбинском водохранилище при рыбном питании не принимает следующей порции пищи, пока предыдущая не эвакуировалась полностью из желудка. Эти наблюдения и дают нам возможность определить суточное потребление пищи судака-хищника по восстановленным средним весам заглоченной рыбы при двукратном питании в июне и однократном в остальные летние месяцы. Зависимость веса пищи от размеров судака приведена нами выше (рис. 6). Суточное потребление пищи судаком по периодам наблюдений дано в табл. 17, по пробам, взятым на питание. Рост и прирост за декады рассчитаны так же, как и у судачков-планктофагов. При хищном питании значительное количество рыб имеет пустые желудки. Средний процент рыб с пустыми желудками заметно увеличивается из месяца в месяц. Можно предположить, что и добыча жертв становится все более затрудненной. Так, в 1953 г. процент пустых желудков в суточных пробах составлял: в июне — 12,8, в июле — 25, в августе — 34,2; в 1954 г.: в июне — 22, в августе — 44, в сентябре — 52. Поэтому в определении суточного потребления корма пришлось внести поправку на часть рыб, не получивших корма (табл. 17).

По мере роста судака-хищника относительное потребление корма, так же как и у судачка-планктофага, уменьшается, абсолютный же вес пищи возрастает. Потребление рыбы в процентах к весу тела судачка

Таблица 17

Суточное потребление рыбы сеголетками судака

	1953 г.			1954 г.		
	22-30 VI	11-24 VII	16-27 VII	22-29 VII	19-31 VIII	1-10 IX
Средняя длина (в мм)	28.0	54.5	84.8	67.0	91.5	107.0
Средний вес (в мг)	319	2188	7357	4302	10330	15663
Вес в начале декады (в мг)	130	1200	6620	2600	9400	10100
Вес в конце декады (в мг)	510	2280	8520	4640	11100	11200
Приросты за декаду (в мг)	380	1080	1900	2040	1700	1100
Приросты за день (в мг)	38	108	190	204	170	110
Суточное потребление (в мг)	126	325	1450	575	1825	1975
Отношение веса пищи к весу рыбы (в %)	39.6	13.8	19.4	13.4	13.0	12.6
Среднесуточное потребление с поправкой на пустые желудки (в мг)	100	260	960	440	743	952
То же (в %)	31.4	11.9	12.7	10.4	7.2	6.1

в 1953 г. оказалось больше, нежели в 1954 г. Выше указывалось, что сравнение питания только по этому показателю, без учета темпа роста рыбы, еще не дает права судить о том, какой год для питания был более благоприятным.

Рассмотрим еще вопрос питания судачка-хищника в течение всего нагульного периода. В основу расчетов возьмем максимальный рост сеголетков судака (табл. 18), полученный на массовом материале (Вовк и Моисеев, 1958), поскольку этот судак имел несомненно рыбный рацион;

Таблица 18

Декадный максимальный рост сеголетков судака-хищника по годам и потребление ими рыбы

Месяц	декада	1953 г.				1954 г.			
		вес рыбы (в г)	суточное потребление пищи (в % к весу рыбы)	вес пищи на декаду (в г)		вес рыбы (в г)	суточное потребление пищи (в % к весу рыбы)	вес пищи на декаду (в г)	
Июнь	III	1.1	28	2.76	0.66	25		1.65	
	I	3.0	18	5.40	2.10	16		3.36	
Июль	II	5.8	14	8.10	6.80	12		8.20	
	III	10.1	12	12.10	10.90	10		10.90	
Август	I	14.6	11	16.00	14.40	8		11.5	
	II	19.0	10	19.00	17.60	7		12.30	
Сентябрь	III	23.4	9	21.00	20.00	6		12.00	
	I	25.5	8	20.04	21.20	5		10.60	
Всего				95.41				70.51	

средний же рост сеголетков судака-хищника неизвестен, так как в травяных уловах он встречался в меньшем количестве, чем судак-планктофаг. Процент суточного потребления пищи судачком-хищником мы устанавливаем так же, как это делали и для судачка-планктофага, т. е. находим зависимость процента пищи от времени, пользуясь суточным потреблением по нашим наблюдениям, а затем интерполируем декадные отношения веса пищи к весу рыбы.

В 1953 г. по характеру питания и величине потребления рыбы был для судака-хищника лучше, чем в 1954-й. В 1953 г. и рост судака был несколько лучшим. Кормовой коэффициент по рыбе оказался равным 3,7—3,3.

Для судака-хищника, в противоположность судачку-планктофагу, большее значение для нагула имеет вторая половина лета (конец июля—август), когда и питание идет более интенсивно и прирост больше. Спад питания начинается только в сентябре, но потребление пищи здесь еще достаточно большое. Следовательно, рыба еще продолжает нагул, хотя и в сниженном темпе.

Пониженный максимальный рост сеголетков судака-хищника в 1954 г., может быть, объясняется тем, что более обильное питание служачих судаку пищей мальков-планктофагов других видов рыб обеспечило быстрый рост последних и затруднило их использование. Кроме того, урожай молоди в 1954 г. был вообще ниже, чем в 1953 г.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Среди сеголетков судака в Рыбинском водохранилище по характеру питания уже с конца июня выявляются две группы: одна из них быстро переходит на рыбное питание, другая же до осени питается зоопланктоном.

Основными пищевыми организмами судака-планктофага в разных участках водохранилища и в разные годы являются *Daphnia longispina*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*. Иногда судачком в значительных количествах потребляется *Sida crystallina*.

При рыбном питании первостепенное значение имеют сеголетки окуня, плотвы и судака, второстепенное — ерша и снетка. В открытых участках водохранилища потребляются в основном сеголетки окуня, более развит каннибализм; количество рыб, перешедшее на хищное питание, колеблется от 14 до 32%. В прибрежье сеголетки судака используют главным образом плотву и ерша, каннибализм развит гораздо меньше, в иные месяцы совсем отсутствует; число рыб, перешедших на хищное питание, колеблется от 50 до 100%.

2. Абсолютный вес потребляемой сеголетками судака пищи тесно связан с их размерами, но характер соотношений между размерами рыб и весом пищевого комка у судака-планктофага и судака-хищника различны.

У судачка-планктофага в первый месяц жизни вес пищевого комка все время возрастает. В последующие месяцы нарастание веса пищевого комка наблюдается только у сеголетков меньших размеров, у сеголетков же больших размеров вес пищевого комка уменьшается.

При питании рыбой абсолютный вес заглоченной пищи возрастает непрерывно по мере увеличения длины судака, и кривая зависимости между длиной хищника и весом жертвы каждого последующего месяца является как бы продолжением кривой предыдущего месяца.

3. Сеголетки судака начинают охотиться за рыбой в июне, при длине тела 13—15 мм, но число их не превышает 4%. У судачков длиной тела 35 мм количество хищничающих особей увеличивается до 60%. В после-

дующие месяцы в каждой размерной группе идет постепенное увеличение количества особей, питающихся рыбой. Однако независимо от времени процент хищничающих рыб, имеющих наименьшие размеры, остается в течение лета почти неизменным. Идентичность хода месячных кривых (1953 и 1954 гг.), показывающих относительное количество хищничающего судака, говорит о том, что только та часть популяции сеголетков судака в течение нагульного периода питается рыбой, которая рано перешла на рыбный рацион.

4. Судачок-планктофаг интенсивно питается в течение всей первой половины дня, в 16—19 час. темп питания снижается, после чего наступает вечерний максимум питания. Вечерние часы приема пищи смещаются по мере уменьшения длины дня — с 21—23 час. в июне до 17—19 час. в сентябре. Ночью сеголетки судака в водохранилище не питаются.

При рыбном рационе в начале нагульного периода (при питании личинками рыб) в суточном ритме имеется два максимума. Позднее, при потреблении мальков, питание становится однократным, с максимумом или в утренние, или в вечерние часы.

5. Суточное потребление пищи при планктонном питании составляло в июне 1953 г. 19.6%, в июле — 12.2%, в августе — 9% от веса тела судака; в июле 1954 г. — 16.8%, в августе — 14.5%, в сентябре — 7.9% от веса тела сеголетков судака.

Среднее потребление зоопланктона одним сеголетком судака за нагульный период в 1954 г. при большей биомассе зоопланктона было в 2 раза, а прирост — в $1\frac{1}{2}$ раза больше, чем в 1953 г. при меньшей биомассе зоопланктона. Кормовой коэффициент сеголетков судака-планктофага оказался равным 5—6.

6. Динамика потребления зоопланктона всей популяцией сеголетков судака с учетом изменения их численности такова. Наибольшее давление на зоопланктон водохранилища стадо сеголетков оказывает в июле, когда съедается $\frac{2}{3}$ корма от общего потребления его за весь нагульный период. В это же время зоопланктон в массе уничтожается молодью других видов рыб, имеющих гораздо большую численность, чем судак. Максимум потребления зоопланктона совпадает с его депрессией в водохранилище и несомненно, что выедание является одним из главных факторов, усугубляющих эту депрессию. Начиная с августа, питание зоопланктоном ослабевает.

Судаком избираются наиболее крупные половозрелые формы зоопланктона, поэтому влияние выедания на зоопланктон не ограничивается только механическим уменьшением его численности, а может вызвать и глубокие количественные изменения в структуре популяции кормового планктона и тем самым влиять на темп его воспроизводства.

7. При рыбном питании судак в Рыбинском водохранилище, как правило, заглатывает только одну рыбку и не принимает следующей порции пищи до полной эвакуации предыдущей из желудка.

У судака-хищника, так же как и у судака-планктофага, абсолютный вес пищи по мере роста увеличивается, относительный — уменьшается. Суточное потребление рыбы в 1953 г. было равно: в июне — 31.4%, в июле — 11.9%, в августе — 12.7% от веса тела судака; в июле 1954 г. — 10.4%, в августе — 7.2%, в сентябре — 6.1% от веса тела. Кормовой коэффициент выразился цифрами 3.7—3.3.

8. Наибольшее значение для нагула судака-хищника имеет вторая половина лета (конец июля—август), когда питание идет наиболее интенсивно и приросты больше. Спад питания и прироста начинается в сентябре.

В 1954 г. по сравнению с предыдущим годом общее потребление пищи за нагульный период и средний прирост судачка-хищника были меньше. Это, вероятно, связано с меньшим урожаем молоди в 1954 г. и лучшим ростом ее, а следовательно, и меньшей доступностью ее для сеголетков судака.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. В. 1955. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Бок ова Е. 1938. Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой. Рыбное хоз., № 6.
- Вовк Ф. И., М. И. М о и с е е в. 1958. Темп роста сеголетков леща и судака в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.
- Домрачев П. Ф., И. Ф. П р а в д и н. 1926. Исследования рыбных промыслов оз. Ильмень и р. Волхова. Ч. II. Матер. по исслед. р. Волхова и его бассейна, вып. X.
- Дрягин П. А. 1953. О формировании стада рыб в Цимлянском водохранилище в первый год его существования. Рыбное хоз., № 10.
- Забелин В. А. 1915. О питании некоторых хищных рыб в дельте Волги. Матер. к познанию русск. рыболовства, т. IV, вып. 4.
- Захарова Л. К. 1950. Возрастные изменения в строении и характере питания китайского окуня — аухи [*Siniperca hua-tsi* (Bastlewsky)]. Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., вып. 1.
- Карпевич А. 1940. Потребление и усвоение корма рыбами. Рыбное хоз., № 2.
- Ковстагнгов А. С. 1950. Хищники бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. экспед., вып. 1.
- Крыжановский С. Г., Н. Н. Д и с л е р, Е. Н. С м и р н о в а. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae). Тр. Инст. морфол. животных им. Северцова, вып. 10.
- Кузнецова И. И. 1955. Эколого-физиологические наблюдения над молодью судака в рыбноводном хозяйстве дельты Волги. Вопр. ихтиол., вып. 4.
- Лапидная Л. Н. 1955. Питание судака Цимлянского водохранилища. Рукопись, ВНИОРХ.
- Летичевский М. А. 1951. Материалы по биологии молоди окуневых в дельте р. Волги. Тр. Всесоюз. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океанограф., т. 14.
- Лишев М. Н. 1950. К методике изучения состава пищи хищных рыб. Изв. Тихоокеанск. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океанограф., т. 32.
- Логвинович Д. Н. 1955. Материалы по биологии личинок и мальков донских судака и леща и годовиков перкарины. Тр. Азовско-Черноморск. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океанограф., вып. 16.
- Максоева И. М. 1953. Питание молоди хищных рыб Рыбинского водохранилища. Дисс.
- Мануйлова Е. Ф. 1954. Развитие зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1953 г. Рукопись, Инст. биол. водохранилищ АН СССР.
- Мануйлова Е. Ф. 1958. Динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Матвеева Р. Н. 1955. Питание молоди судака в нерестово-выростном хозяйстве в 1953 г. Вопр. ихтиол., вып. 5.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1956. Некоторые данные по биологии *Lepidogaster kindtii* Focke и *Bythotrephes longimanus* Leydig. Рыбинского водохранилища. ДАН СССР, т. 110, № 4.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1952. Питание молоди промысловых рыб. Рукопись, Инст. биол. водохранилищ АН СССР.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954а. Некоторые данные о выращивании молоди судака в нерестово-выростных хозяйствах на Дону. Вопр. ихтиол., вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954б. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 11.
- Пикиши В. Г. 1909. К вопросу о пище рыб. Тр. Ихтиол. лабор. Упр. Касп.-Волжск. рыбных и тюленных промыслов, т. 1, вып. 1.
- Новикова Н. С. 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях. Вестн. МГУ, № 9.

- Носаль А. Д. 1950. Биология судака. Тр. Научно-исслед. инст. прудового и озеро-речн. рыбн. хоз., № 7.
- Рачинский Г. Н. 1954. Выращивание молоди леща совместно с молодьё судака в нерестово-выростных хозяйствах. Автореф. дисс.
- Сыроватская Н. И. 1953. Особенности в биологии размножения донского судака и поведения его молоди. Зоол. журн., т. XXII, вып. 1.
- Сыроватский И. Я. 1940. Материалы по экологии размножения леща и судака на Дону. Работы Дово-Кубанской рыбохоз. станции, вып. 6.
- Фесенко Е. А. 1953а. Питание личинок судака и кормовая база в р. Дон и восточной части Таганрогского залива. ДАН СССР, т. 43, № 3.
- Фесенко Е. А. 1953б. Питание молоди судака в первый год зарегулирования реки Дон. Рыбное хоз., № 10.
- Фортунатова К. Р. 1940. Питание *Scorpena roscus* L. (к методике количественного изучения динамики питания хищных морских рыб). ДАН СССР, т. 29, № 3.
- Фортунатова К. Р. 1951. Методика изучения питания хищных рыб. Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.
- Черкас Б. И. 1952. Рыбоводство в естественных водоемах. Пищепромиздат, М.
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астраханск. рыбохоз. станции, т. VI, вып. 4.
- Чугунов Н. И. 1931. Биология судака Азовского моря. Тр. Азовско-Черноморск. научно-промисл. экспед., вып. 9.
- Имидтов А. И. 1949. Возрастной состав и темп роста судака (*Lucioperca lucioperca* L.) низовья Камы и средней Волги. Изв. Казахск. филпала АН СССР, сер. биол., № 1.
-

ПРИЛОЖЕНИЕ

Организмы, найденные в пищевом комке сеголетков судака
Рыбинского водохранилища (частота встречаемости в %)

Название организмов	1953 г.				1954 г.			
	июнь	июль	август	сеп- тябрь	июль	август	сеп- тябрь	ок- тябрь
Algae								
<i>Anabaena flos-aquae</i> Breb.	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs.	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Botriococcus braunii</i> Kütz.	0.8	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gomphosphaeria</i> sp.	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Microcystis</i> sp.	0.5	—	2.5	—	—	1.9	0.6	—
<i>Pandorina</i> sp.	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pediatrum</i> sp.	0.5	—	—	—	—	—	—	—
Hirudinea								
<i>Eirpobdella</i> sp.	—	—	—	1.2	—	—	—	—
Rotatoria								
<i>Keratella aculeata</i> (O. F. Müller)	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>K. cochlearis</i> (Gosse)	0.5	—	—	—	—	—	—	—
Cladocera								
<i>Acroporus harpae</i> (Baird)	—	—	—	3.5	—	—	—	—
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	—	—	—	—	—	0.6	—	—
<i>A. rectangula</i> Sars	—	—	0.5	2.3	—	—	0.6	—
<i>Bosmina coregoni coregoni</i> Baird.	1.0	1.9	3.9	1.2	6.5	11.6	13.3	—
<i>B. c. longispina</i> Leydig	6.1	4.7	21.7	48.8	5.3	14.8	8.9	—
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	7.9	23.5	15.3	8.1	24.6	17.4	25.3	—
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schödler	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. quadrangula</i> (O. F. Müller)	0.8	—	1.5	2.3	0.4	0.6	—	—
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	—	—	—	—	0.4	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller)	1.6	—	1.0	1.2	0.4	1.9	3.8	—
<i>Daphnia cristata</i> Sars	0.8	—	—	—	1.6	1.9	—	—
<i>D. cucullata</i> Sars	2.7	—	—	—	0.8	2.8	1.3	—
<i>D. longispina</i> (O. F. Müller)	68.6	57.7	58.6	88.4	60.9	60.7	57.6	40.0
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O. F. Müller)	—	0.5	3.5	5.8	0.4	0.6	—	20.0
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	21.4	31.9	53.2	29.1	77.8	73.6	52.2	—
<i>Leydigia leydigii</i> (Schödler)	—	—	—	—	0.4	—	—	—
<i>Limnospida frontosa</i> Sars	2.7	5.6	16.3	—	56.5	54.9	28.5	10.0
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird.	—	—	—	—	—	—	0.6	—
<i>Sida crystallina</i> (O. F. Müller)	—	4.2	32.5	45.4	4.0	23.2	14.6	—
Copepoda								
<i>Acanthocyclops bicuspidatus</i> (Claus)	0.5	—	0.5	—	—	0.6	—	—
<i>A. bisetosus</i> (Rhel.)	0.3	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. viridis</i> (Jurine)	6.6	3.3	11.8	66.3	7.3	21.9	12.0	80.0
<i>Cyclops strenuus</i> Fisch. et C. kol- lensis Lill.	9.5	5.2	10.8	51.2	3.6	7.8	7.6	40.0
<i>C. vicinus</i> Uljan.	—	—	2.5	—	8.1	9.7	3.3	10.0
<i>Diaptomus gracilis</i> Sars et D. gra- ciloides Lill.	3.9	5.2	21.2	20.9	21.8	19.4	11.4	80.0
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch.)	—	—	—	—	—	0.6	—	10.0
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars.	3.9	5.6	17.7	14.0	12.1	8.4	5.7	—

ПРИЛОЖЕНИЕ (продолжение)

Название организмов	1953 г.				1954 г.			
	июнь	июль	август	сентябрь	июль	август	сентябрь	октябрь
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine) . . .	—	—	—	1.2	—	—	—	—
<i>M. fuscus</i> (Jurine)	—	—	—	3.5	—	—	—	—
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus . . .	5.0	1.9	1.5	3.5	21.0	10.0	8.9	10.9
<i>M. oithonoides</i> Sars	4.7	0.5	0.5	2.3	—	—	—	—
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch.) .	0.8	0.5	—	—	0.4	—	1.8	—
	5.8	—	1.5	—	1.6	7.1	1.3	—
Личиночные стадии								
<i>Harpacticoida</i> gen. sp.	0.3	0.5	0.5	2.3	—	—	—	—
<i>Hydracarina</i> gen. sp.	0.8	0.9	0.5	—	0.4	—	—	—
<i>Ostracoda</i> gen. sp.	—	0.5	0.5	—	1.6	1.6	—	—
Odonata								
<i>Sympyca fusca</i> Vanderlinden larvae	—	—	—	—	—	0.6	—	—
Ephemeroptera								
<i>Baetidae</i> gen. sp. larvae	—	—	—	1.2	—	—	—	—
<i>Coleoptera</i> gen. sp. imago	—	0.5	—	—	—	—	—	—
<i>Habrophlebia</i> sp. imago	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hemiptera</i> gen. sp. imago	—	0.5	—	—	—	0.6	—	—
Diptera								
<i>Ablabesmyia</i> ex. gr. <i>monilis</i> L. larvae	—	—	—	—	0.4	—	—	—
<i>Cricotopus</i> ex gr. <i>silvestris</i> F. larvae	—	—	—	1.2	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>defectus</i> Kief. larvae	—	—	—	—	—	0.6	—	—
<i>Endochironomus</i> ex gr. <i>dispar</i> Mg. larvae	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>E. ex tendens</i> F. larvae	—	—	—	—	0.4	1.9	3.8	—
<i>Glyptotendipes</i> ex gr. <i>griepkoveni</i> Kief. larvae	—	—	0.5	1.2	—	1.8	0.6	—
<i>Limnochironomus</i> ex. gr. <i>nervosus</i> Staeg. larvae	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Oethocladiinae</i> gen. sp.	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Polypedilum</i> ex gr. <i>nubeculosum</i> Mg. larvae	0.3	—	—	—	0.6	1.2	—	—
<i>Procladius</i> sp.	0.3	0.9	0.5	—	—	—	—	—
<i>Psectrocladius septentrionalis</i> Tsch.	—	—	0.5	1.2	—	—	0.6	—
<i>Sergentia</i> sp. larvae	—	—	—	—	—	0.6	—	—
<i>Tendipes</i> f. l. <i>plumosus-reductus</i> Seip. larvae	—	0.9	0.5	—	0.4	0.6	0.6	—
<i>Cryptochironomus</i> sp. pupae . .	0.3	—	1.5	—	—	—	—	—
<i>Endochironomus</i> sp.	—	—	—	—	0.8	—	—	—
<i>Eutanytarsus</i> sp.	—	—	—	—	0.4	—	—	—
<i>Glyptotendipes</i> sp.	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Limnochironomus</i> sp.	—	—	—	—	0.4	—	—	—
<i>Pelopiinae</i> gen. sp.	—	—	—	—	0.4	—	—	—
<i>Polypedilum</i> sp.	—	—	—	—	—	0.6	—	—
<i>Procladius</i> sp.	1.0	11.7	7.4	—	6.1	3.2	1.3	—
<i>Tanytarsus</i> sp.	0.8	—	—	—	—	—	—	—

ПРИЛОЖЕНИЕ (продолжение)

Название организмов	1953 г.				1954 г.			
	июнь	июль	август	сентябрь	июль	август	сентябрь	октябрь
<i>Tendipes f. l. plumosus</i> L. pupae	—	0.9	—	—	1.6	0.6	0.6	—
<i>Rezzia</i> sp. larvae	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Trichoptera larvae et imago	—	0.5	1.0	—	—	—	—	—
Pisces								
<i>Abramis ballerus</i> (L.)	—	—	—	—	—	0.6	—	—
<i>A. brama</i> (L.)	—	0.5	—	—	—	—	—	—
<i>Acerina cernua</i> (L.)	0.5	—	2.0	—	—	0.6	1.8	—
<i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	—	0.5	0.5	—	—	0.6	—	1.0
<i>Lucioperca lucioperca</i> (L.)	15.9	12.2	8.9	—	4.4	9.7	14.6	—
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.)	0.5	3.3	1.0	—	0.8	1.8	0.6	—
<i>Pelecus cultratus</i> (L.)	—	—	—	—	—	0.6	—	—
<i>Perca fluviatilis</i> (L.)	1.3	5.6	6.9	—	5.3	4.5	8.9	—
<i>Rutilus rutilus</i> (L.)	0.5	0.9	4.4	—	—	0.6	—	—

Л. К. Захарова

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕРЕСТИЛИЩ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище изучалось нами в 1954—1955 гг. В предыдущие годы условия размножения рыб были изучены в двух районах водохранилища, играющих значительную роль в воспроизводстве стада ценных промысловых видов, — в Моложском плёсе, заливе Бор-Тимохина, и в Волжском плёсе у биостанции «Борок». Однако общего представления о распределении нерестилищ и их размерах у нас не было. Не совсем ясна была также картина обеспеченности нерестилищами отдельных видов при различной высоте уровня. Для выяснения этих вопросов в мае—июне 1954 г. (при низком уровне) и в 1955 г. (при высоком) была обследована прибрежная зона водохранилища.

О распределении нерестилищ мы судили по наблюдениям за нерестом, по нахождению отложенной икры и по результатам лова личинок рыб. Лов личинок производился сачком и сеткой Кори в прибрежной зоне и личинкоуловителем системы Вонка в открытой части водоема.

Икра, найденная в водоеме, дает возможность точно определить места икростояния. Личинок не всегда удается обнаружить в первый момент после вылупления. С началом активного движения они могут несколько отходить от мест, где была отложена икра, но вблизи нерестилищ держатся довольно долго. Лов личинок позволяет выяснить районы, где происходил нерест тех или иных видов.

НЕРЕСТОВЫЕ УЧАСТКИ ВОДОХРАНИЛИЩА

В Рыбинском водохранилище в весенне-летний период на одних и тех же местах нерестуют несколько видов рыб. В разных участках водохранилища условия на нерестилищах различны, что связано с характером береговой линии, воздействием ветров, течениями. Все нерестилища водохранилища могут быть разделены на четыре района, каждый из которых имеет свои отличительные черты. Районы эти следующие: Волжский плёс, юго-западное или брейтольское побережье, побережье полуострова между Шекснинским и Моложским плёсами (Дарвинский заповедник) и северо-восточное побережье (рис. 1).

Особенности нерестилищ и их размеры зависят от высоты уровня воды в данном году. В многоводные годы весной заливаются большие пространства, не находившиеся в предыдущем году под водой и вследствие этого заросшие травами, среди которых большое значение для нереста имеют осоки. В маловодные годы зона растительности совсем не затопляется,

ниже дер. Угольщики. Здесь между островами и берегом глубины небольшие, не более 1 м, дно песчаное, покрытое редкой растительностью, течение довольно быстрое. Небольшие участки затопленного кустарника, которые могут служить нерестилищами, имеются по обоим берегам Волги вблизи с. Еремейцево. Нерестовый участок имеется выше моста у ст. Волга. Затем по левому берегу вниз от дер. Сменцево до дер. Дубец тянется мелководье с кустарниками, пнями, травяным покровом. Местами (у биостанции «Борок») оно отделено от русла Волги островами, которые ослабляют воздействие волны и течения.

В годы высокого уровня в верхнюю часть Волжского плёса обычно поднимаются на нерест лещ и судак. Однако в 1955 г. лещ сюда не подошел. На результатах промысла его нерестовые подходы не отразились. Щука и синоп на этом участке тоже не ловились. В уловах преобладал судак. В большом количестве судак также заходил в р. Юхоть, выпадающую в Волжский плёс, но его ходу препятствовали сети, выставленные рыбаками поперек всего русла в устье Юхоти.

В нижней части Волжского плёса мечут икру все весенне-нерестующие виды рыб водохранилища — судак, лещ, синоп, щука, снеток, ерш, плотва, окунь, густера и др.

В годы низкого уровня в верховьях Волжского плёса нерестилищ почти не остается, в нижней части их площади сильно сокращаются. Сохраняется лишь узкая полоса затопленных вырубок и мертвого кустарника, лишенная травяной растительности.

Юго-западное, или брейтовское, побережье. Нерестовый район расположен от дер. Дубец до узкой части Моложского плёса выше устья р. Лоши. Это побережье подвержено воздействию северо-восточных и северных ветров. Береговая линия изрезана слабо, закрытых заливов нет, прибрежная полоса сильно размывается. Вдоль берега узкой полосой (200—500 м) расположены затопленные леса и вырубки. При высоком уровне растительность заливается, а дно между пнями покрыто травой, при низком уровне этого не происходит. Грунт песчаный. Волной вымываются ямы, по краям которых сохраняется дерн и пучки мелких древесных корней. Они используются рыбами как субстрат для икреметания. Икра откладывается также на плавающие моховые кочки. Глубина на нерестилище не больше 1 м, обычно 30—50 см. На судачьем нерестилище в устье р. Чеснавы глубина 1,5—2 м.

По этому побережью в водохранилище впадает много рек. Значение их в нересте невелико. Для некоторых видов (снеток) имеют нерестовое значение рр. Сить (Лапин, 1955) и Чеснава. В устьях некоторых рек (Чеснава, Удинка), особенно при высоком уровне, образуются небольшие разливы, на которых также нерестует рыба.

К брейтовскому берегу подходят для икреметания в большом количестве судак, лещ, синоп, щука, из малоценных видов — плотва и окунь. В район Залужья—Первомайки подходят лещ и судак. Щука в основном тяготеет к с. Гридино. Там же много судака. Лещ и синоп нерестуют ближе к дер. Дубец.

Побережье полуострова между Шексинским и Моложским плёсами. В этот район входят в основном берега Дарвинского заповедника от разлива в пойме р. Лоши, включая залив Бор-Тимошина, бывшие деревни Яна, Перекладное, с. Средний Двор, дер. Захарино, бывш. дер. Леушино, весь Коротковский залив (бывшая пойма р. Кондоши), до устья р. Суды. Это самый важный для водохранилища нерестовый участок. Условия по всему этому побережью очень

сходны. Береговая линия сильно изрезана, много закрытых от волн заливов. Прибрежная зона мелководна, покрыта остатками лесов и вырубками. При высоком уровне дно до глубины 2—2.5 м покрыто травяной растительностью, значительные площади занимают осоки. При низком уровне этот район сохраняет свое нерестовое значение, хотя характер нерестилищ меняется и площади их сильно сокращаются. Тип нерестилищ совершенно другой, чем у юго-западного берега. Благодаря сильной изрезанности береговой линии и широкой полосе затопленных лесов берега здесь не размываются. Осоковое нерестилище при низком уровне в 1954 г. нами было встречено только в одном месте — в бывшей пойме р. Лоши между островами. На всем остальном побережье нерест происходит в мертвых затопленных лесах, где икра откладывается на погруженный в воду хворост. Наиболее значительные участки таких нерестилищ находятся в заливе Бор-Тимошина, бывших деревнях Яна и Перекладное, а также в Коротковском заливе — в районе затопленных деревень Глухое Раманье и Среднее, куда подходит на нерест большое количество леща. В отдельных заливах встречаются пловучие торфяные острова с погруженными в воду карчами. Они тоже используются рыбами для икрометания.

Побережье Дарвинского заповедника является нерестилищем для всех видов весенне-икромечущих рыб водохранилища при любом уровне: щуки, судака, леща, синца, язя, плотвы, окуня и др.

Северо-восточное побережье. На этом участке водохранилища береговая линия изрезана слабо. Рек немного: две небольшие, Мякса и Маткома, и две более значительные, Согожа и Ухра. Берег от с. Васильевское до пос. Хвощевика открытый, с песчано-каменным грунтом. Здесь возможен нерест только ерша, личинки которого с нерассосавшимися желточным мешком ловились против р. Мяксы.

От пос. Хвощевика до устья р. Ухры вдоль берега непрерывно тянется полоса затопленных лесов. Наибольшая ее ширина в районе с. Гаютино, перед устьем р. Маткомы (2—3 км). Дно здесь при высоком уровне покрыто травой, очень пологое. На расстоянии почти 2 км от берега глубина изменяется очень мало (1—1.5 м). Лес невысокий, но довольно густой, много плавающего хвороста. На ветках деревьев и плавающем мусоре висят пучки прошлогодней травы, которая часто служит субстратом для икры. В остальных местах полоса лесов значительно уже.

Имеются нерестилища вокруг Бабинского и Каменского островов, расположенных около северо-восточного берега. Края этих островов торфяные, пловучие, покрытые осоками, местами погружены в воду.

Наиболее благоприятные для нереста места описываемого района расположены в устье р. Ухры. Это большой залив, дно которого представляет бышую рубку с пнями, кустарником, остатками деревьев. У берега лес и кустарник еще зеленые. До глубины 2 м при высоком уровне, как и в других местах, дно покрывает прошлогодняя и свежая трава. Много плавающего мусора, среди которого размытые дерновины осок, корневища рогоза. Все это используется различными видами рыб для икрометания.

При низком уровне, как и по всему водохранилищу, полоса нерестилищ по северо-восточному побережью сильно сужается. В качестве нерестового субстрата остается только хворост.

От остальных нерестовых районов водохранилища северо-восточное побережье отличается температурным режимом в осенний период. По данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории в отдельные годы (преимущественно многоводные) таяние льда здесь задерживается, ввиду чего поздне прогревается вода. В 1955 г. температура воды этого

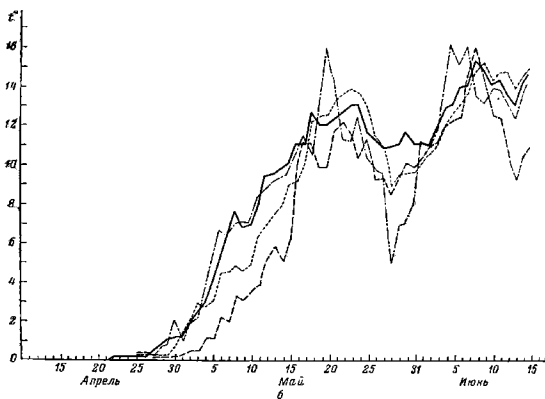
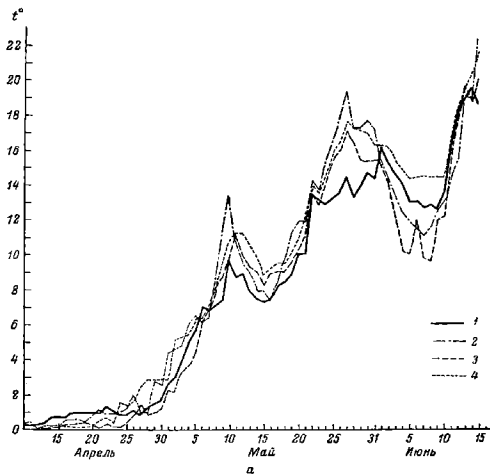


Рис. 2. Температура воды в весенний период в Рыбинском водохранилище в 1954 (а) и 1955 гг. (б).

1 — с. Коприно; 2 — с. Врейтово; 3 — р. Мякса; 4 — г. Пошехонье-Володарск.

побережья сравнивалась с температурой воды остального водохранилища только к середине мая (рис. 2).

На нерестилища у северо-восточного берега подходят все виды весенне-нерестующих рыб водохранилища.

Кроме выделенных нами четырех районов, имеются еще небольшие нерестовые участки в Югском заливе и в Вессьеговском расширении: у деревень Гляиское, Бор-Тимоши против с. Харламовское и в пойме р. Рени. У Рожновского мыса нерестилища возникают только при высоком уровне.

Из сказанного видно, что нерестилища в Рыбинском водохранилище в многоводный год занимают очень большие площади. При низком уровне основные районы нереста остаются те же, только положение нерестилищ смещается от берега в глубь водохранилища, а размеры их сокращаются.

Наш материал, собранный в рейсах, не дает возможности установить точные даты нереста, однако, сравнивая размеры личинок, можно получить представление об относительных различиях в сроках икретания в разных пунктах. А. В. Морозов (1951) предлагает формулу для определения времени нереста по размеру мальков, однако для этого нужно знать еще их размеры в конце вегетационного периода, чем мы не располагали. Для выяснения характера роста личинок окуня и судака мы воспользовались материалами, собранными на наблюдательном пункте биостанции в с. Брейтово в 1954 г. На рис. 3 изображены изменения максимального, типичного и минимального размеров личинок в пробах, отбиравшихся ежедневно. За типичный мы принимаем размер основной массы личинок. Кривая минимальных размеров указывает, что с 30 мая по 6 июля вылупление личинок окуня происходило ежедневно. Затем был небольшой перерыв, и 10 июня появилась новая партия личинок. Они вывелись из последней порции икры. После 10 июня минимальный размер личинок в пробах окуня начал возрастать. У судака минимальный размер за весь период наблюдений не увеличивался совсем. Следовательно, вылупление личинок продолжалось. За 17 дней размер наиболее крупных особей окуня увеличился на 5,5 мм, т. е. прирост за одни сутки составил 0,32 мм, у судака — на 5 мм, прирост — 0,3 мм. Типичный размер окуня увеличился на 4,5 мм, прирост за один сутки составил 0,26 мм, у судака — на 3,5 мм, прирост — 0,2 мм.

Размеры личинок окуня и особенно судака в пробах от 29 мая до 11 июня, т. е. в течение двух недель с того момента, как они начали попадать

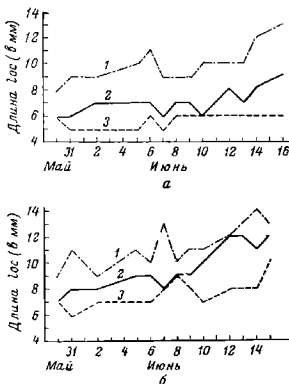


Рис. 3. Рост личинок судака (а) и окуня (б) в 1954 г. в р. Сити (с. Брейтово).

1 — максимальный размер; 2 — типичный; 3 — минимальный.

в наши орудия лова, очень мало изменились. В связи с этим мы считаем, что материал, собранный из разных мест в период, не превышающий две недели, может быть сравнимым. За такой промежуток времени нами собраны пробы по всей акватории водохранилища. Сравнивая их, можно получить представление о различиях в сроках нереста в разных его участках.

Щука

Ни для одного вида рыб условия и эффективность размножения не зависят от колебания уровня водохранилища в такой степени, как для щуки. Основной тип нерестилищ щуки — это захлываемое мелководье с травянистым покровом на дне. При высоком уровне щука может найти такие участки почти по всему побережью водохранилища. Все перечисленные выше районы нерестилищ являются прежде всего местами нереста щуки. Кроме прибрежного мелководья с пиями, кустарником, хворостом, значительные нерестилища щуки располагаются на погруженных в воду краях торфяных островов (Каменский, Бабинский и др.), но условия развития икры у таких островов, видимо, хуже, чем в прибрежье. Здесь наблюдается значительный отход икры (30%), тогда как на других нерестилищах мертвая икра щуки в многоводный год встречается редко. В 1955 г. икры щуки на нерестилищах было много. При рассеянной кладке, которая ей свойственна, нам встречалась икра в каждой пробе скребком по 8—10, а иногда и до 15 икринок. Так как вода в период нереста щуки продолжает прибывать, а нерест сильно растянут, то икра встречается на разных глубинах (до 2 м). Условия для размножения щуки в многоводные годы благоприятны, и она дает в такие годы многочисленное поколение.

В маловодный год мест, пригодных для нормального нереста щуки, почти нет совсем. Ко времени ее нереста мелководья еще не залиты. В зоне затопления нет необходимого для икры субстрата. Часть производителей поднимается по рекам во время их разлива, но там при быстром спаде паводковой воды большое количество икры обсыхает (данные 1952 г. — Захарова, 1955). По краям торфяных островов икра не обсыхает, но гибнет от воздействия ряда неблагоприятных факторов (кислородный и температурный режим и др.). Только к концу нереста щуки начинают затопляться низкие участки с мертвыми лесами, где часть производителей мечет икру. Таким образом, в годы низкого уровня нерестовые площади для щуки очень малы, а условия на них неблагоприятны. Молоди щуки в такие годы исключительно мало. В 1954 г. за всю весну в наших пробах оказались лишь две личинки щуки. Малоподные годы неурожайны для щуки.

В 1955 г. по северо-западному берегу водохранилища на сроках нереста щуки отразилось позднее прогревание воды. Найденная здесь 18 мая икра щуки находилась еще на первых стадиях дробления, а у берегов заповедника и в Волжском плесе в это же время ловились уже ее личинки, икра не встречалась. Таким образом, разница во времени нереста у северо-восточного берега и на остальных участках водохранилища приблизительно равна двум неделям. Размерный состав личинок щуки по разным участкам сравнивать трудно, так как после рассасывания желточного мешка они держатся рассеянно и в пробы попадают по 1—2 экземпляра.

Снеток

Нерест снетка в водохранилище ограничен определенными районами. Его икру, отложенную на пучки мелкой прошлогодней травы, мы находили в Волжском плесе (в прибрежье от дер. Сменцево до р. Сутки).

Ю. Е. Лапиным (1955) прослежен нерест сетка, поднимающегося вверх по р. Сити.

В конце мая и начале июня 1954 г. личинки сетка были распространены по акватории водохранилища неравномерно. Наибольшее количество личинок встречалось в районе бывш. дер. Первомайки, перед устьями рр. Сити и Чеснавы, между дер. Дубец и с. Гридино, в устье р. Ухры и в Шекснинском плёсе — в районе с. Вычелово. Небольшое количество сетка поймано в р. Мологе у заповедного Борка, в районе Яны, Перекладного и Центрального мыса, в Волжском плёсе у с. Коприно, против Рожновского мыса и единично в открытой части Шекснинского плёса — против сел Гаютино и Мякса.

Таким образом, можно считать, что сколько-нибудь значительный нерест сетка происходил по юго-западному побережью водохранилища, в верхних частях Шекснинского плёса и в устье р. Ухры, откуда позже его личинки распространялись по всей открытой части водохранилища.

Район от бывш. дер. Яна до Центрального мыса, вероятно, не является местом нереста сетка. Его личинки могут сюда сплоситься ветровыми течениями от бывш. дер. Первомайки и с. Брейтово. Не исключена возможность ската личинок по р. Шексне и из Белого озера, а поэтому в наших пробах из верхней части Шекснинского плёса могут быть личинки не только от местного нереста.

Окунь

Икра окуня найдена во многих участках прибрежной зоны. Личинки окуня в отличие от личинок других видов рыб уже на самых ранних стадиях встречаются по всему водохранилищу, не только в прибрежье, но и вдали от берегов. Наибольшее количество их ловилось: в Волжском плёсе, на мелководье около дер. Дубец, у бывш. дер. Первомайки, по побережью заповедника — от устья р. Заблудашки до бывш. дер. Леушино, в с. Гаютино, перед устьями рр. Согожи и Ухры. Большое количество личинок окуня в конце мая и середине июня ловилось по судоходному фарватеру между селами Гаютино и Вычелово.

Анализ размерного состава личинок окуня показывает, что его нерест в 1954 и 1955 гг. в Рыбинском водохранилище, как и обычно, продолжался в течение длительного времени. Об этом свидетельствует очень растянутый размерный ряд личинок окуня в пробах. Разница в размерах личинок в одной и той же пробе достигает 1 см (юго-западное побережье в пробах от 10 июня 1954 г. — от 6 до 17 мм). Вследствие непрерывного пополнения мелких личинок за счет выдлившихся вновь средний размер их в пробе первое время изменяется медленно. При сравнении личинок, пойманных в разных пунктах до 9 июня, различия в их размерах выступают довольно отчетливо. Позже — пополнение мелкими личинками больше не происходит, рост становится заметнее, средний размер личинок в пробах неуклонно возрастает (рис. 4 и 5). Но и здесь заметны отклонения в росте личинок по отдельным районам.

В 1954 г. выделяются особенно крупными размерами личинки окуня из заливов Коротовского и Среднего Диора и из проб перед устьем р. Маткомы в с. Гаютино. Самые мелкие личинки пойманы в р. Маткоме, несколько крупнее — в районе рр. Ухры и Согожи и по русловой части Шекснинского плёса между селами Вычелово и Гаютино. В остальных районах размеры личинок сходны между собой и несколько меньше, чем в заливах. На рис. 4 пробы из пунктов с одинаковыми размерами личинок объединены.

Различия в размерах личинок окуня из разных пунктов свидетельствуют о том, что значительная часть их после вылупления продолжает оставаться вблизи мест нереста, по крайней мере первый месяц. Сравнение размеров личинок позволяет предполагать наличие нереста окуня вдали от берегов. Если бы там были личинки окуня, только мигрировавшие из прилегающих участков побережья, то размерный состав их из

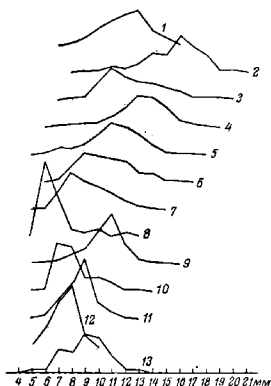


Рис. 4. Размерный состав личинок окуня в разных районах в 1954 г. (в мм).

1 — 17 VI, р. Согоня; 2 — 16—17 VI, с. Гаютино; 3 — 14—16 VI, трасса от с. Вычелово до с. Гаютино; 4 — 14—16 VI, берега Давыдовского запольяния; 5 — 10—11 VI, юго-западное побережье; 6 — 5—8 VI, Волжский плёс; 7 — 9—5 VI, устье рр. Согоня и Ухры; 8 — 2 VI, р. Матисова; 9 — 1—3 VI, с. Гаютино; 10 — 1 VI, трасса от с. Вычелово до с. Гаютино; 11 — 1 VI, Коротовский залив; 12 — 31 V, устье р. Сулы; 13 — 29 V, с. Средний Двор.

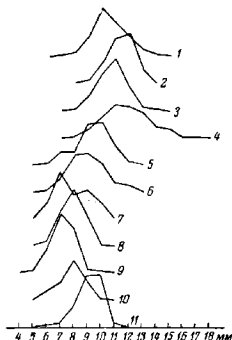


Рис. 5. Размерный состав личинок окуня в разных районах в 1955 г. (в мм).

1 — 16—17 VI, брейтовское побережье; 2 — 15 VI, Вельетонское расширение; 3 — бывш. дер. Яна; 4 — 13 VI, с. Средний Двор; 5 — 11—12 VI, Вережье—Васильевское; 6 — 7—8 VI, Коротовский залив; 7 — 6—7 VI, устье р. Сулы; 8 — 3—5 VI, устье р. Согоня—с. Гаютино; 9 — 4 VI, устье р. Ухры—с. Вабинский; 10 — 3 VI, Центральный плёс; 11 — 3 VI, Южный пролив.

разных или по крайней мере соседних пунктов не различался бы резко, так как происходило бы смешение различных популяций.

Мелкие размеры личинок окуня в широкой части Шекснинского плёса нельзя объяснить только более замедленным ростом в связи с худшими условиями питания вдали от берегов, как это, по всей вероятности, имеет место у судака. Основная масса личинок окуня, например в пробах от 1 июня между селами Вычелово и Гаютино, имела размер 7 мм, у них только что рассосался желточный мешок, да и то не у всех, поэтому условия питания на них еще не успели сказаться. В этот же день личинки из с. Гаютино (соседний прибрежный район) имели размер 10—11 мм. Вдали от берегов могли быть более низкие температуры, задержавшие нерест и развитие икры, чем объясняются относительно мелкие размеры личинок. Отставание в росте личинок окуня в этом районе наблюдается

и в последующий период, что видно по сборам 14—16 июня (рис. 4). Наибольшее количество особей имело размер 11 мм, тогда как в эти же числа по побережью заповедника от р. Заблудашки до бывш. дер. Леушино они имели 13—14 мм, а в с. Гаютино и у о. Бабинского — 16 мм. В то же время колебания размеров в пробе (от 8 до 19 мм) почти не отличаются от других районов.

Очень малый размер личинок отмечен в р. Маткоме 2 июня (6 мм). Наличие у них желточного мешка говорит о том, что здесь происходит только нерест, а на нагул личинки уходят в продуктивное пространство. Нами пойманы личинки, вылупившиеся последними и еще не успевшие уйти из реки.

В 1955 г. резких различий в размерах личинок окуня в заливах и более открытых участках не наблюдалось. Несколько мельче, чем в остальных

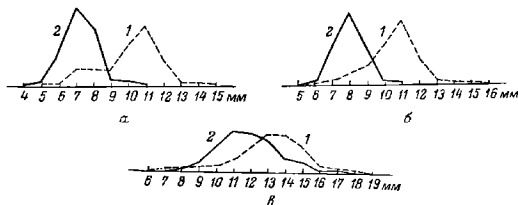


Рис. 6. Размеры личинок окуня в 1954 (1) и 1955 гг. (2).

а — у о. Бабинского; б — в с. Гаютино; в — в с. Средний Двор.

районах, были личинки по северо-восточному побережью (устье р. Ухры, у о. Бабинского, перед устьем р. Согожи), основная масса их в пробах от 3—4 июня имела размер 7—8 мм, тогда как в Югском проливе 3 июня — 9—10 мм. Наиболее крупные личинки окуня были пойманы около с. Средний Двор. Некоторое отставание в росте по северо-восточному побережью можно объяснить неодинаковым прогревом воды в водохранилище. Как уже было отмечено, этот участок в 1955 г. освободился ото льда позднее остального водохранилища, вода здесь прогревалась медленнее (рис. 2). Разница температур у северо-восточного и юго-западного берегов в период с 5 по 15 мая составляла 3,5°, и только к 20 мая эти различия сгладились.

Если сравнить размеры личинок окуня за одни и те же числа в разные годы, то видно, что в 1955 г. они значительно мельче, чем в 1954 г. Массовый размер личинок в пробах в 1954 г. отличался от 1955 г. в с. Средний Двор на 2 мм (13 июня), в с. Гаютино — на 3 мм (3 июля), у о. Бабинского — на 4 мм (4 июня) (рис. 6). Это связано также с температурой воды, при несколько более позднем наступлении весны в 1955 г. В то же время нужно отметить, что для каждого пункта свойствен свой характер кривой размерного ряда (рис. 6), который не изменяется в разные годы. Если весна наступает в разные сроки, то размерный ряд сдвигается в ту или иную сторону, но форма кривой остается та же. Она отражает характер нереста — более дружный или растянутый, что зависит от условий, связанных с местоположением данного пункта на водохранилище.

Для окуня характерна способность метать икру в разных условиях. Им используются все нерестилища, перечисленные нами выше, и, кроме того, он нерестует на таких участках, которые мало пригодны для других видов. Вследствие этого площади нерестилищ окуня в водохранилище очень велики, и личинок его мы встречаем повсеместно.

Судак

Непосредственных наблюдений за нерестом судака на Рыбнском водохранилище провести не удалось. Нами найдено только несколько икринок судака в с. Средний Двор. Личинки его как в 1954, так и в 1955 г. начали ловиться в самом конце мая и начале июня. Однако до 8 июня в пробах, взятых вдали от берегов, они встречались единично или не встречались совсем, что может указывать на отсутствие нерестилищ в открытой части водохранилища.

В этот период большинство личинок имеет еще остатки желточного мешка и держатся они вблизи нерестилищ. Основные районы концентрации личинок судака следующие: Волжский плёс, в заливах около дер. Дубец, прибрежье от дер. Дубец до с. Гридино, от устья р. Сити до бывш. дер. Первомайки, районы Яна—Порекладное и Средний Двор—Букшино, Коротовский залив, с. Гаютино, рр. Согожа и Ухра. Меньше личинок ловилось в Моложском плёсе у заповедного Борка, в верховьях Шекснинского плеса и в р. Суде.

Нерестилища судака расположены перед устьями рек, в заливах и на отдельных участках побережья, где есть затопленные леса и вырубки. Но обычно в глубь затопленных массивов леса судак не заходит, текущие производители ловятся у леса, куда достигает волна и дно размыто до песка. Здесь (на глубине от 1 до 2 м) ловятся не только личинки, но и текущие производители судака, на основании чего можно заключить, что это действительно его нерестилища. В с. Средний Двор, в том участке залива, где было найдено несколько икринок судака, место сравнительно защищенное, залив окружен с трех сторон лесом, глубина 2 м, течения нет, волнение ослабленное. На дне — густой травяной покров из осоки, череды и других растений.

В середине июня много личинок судака ловилось в открытой части водохранилища, юго-восточнее Центрального мыса и особенно в Шекснинском плёсе, от с. Гаютино до р. Мяксы, где их в начале июня не было. На прибрежном мелководье у с. Гаютино, в устьях рр. Согожи и Ухры, молоди судака значительно меньше, вероятно, в связи с его откочевкой в открытую часть.

При рассмотрении размерного состава личинок судака обращает внимание то, что в 1954 г. с 29 мая по 14 июня, а в 1955 г. по 17 июня во всех пунктах водохранилища он совершенно одинаков. Соппадает не только массовый размер в пробах, но и амплитуда колебаний размеров не имеет резких отличий (рис. 7 и 8). Это свидетельствует о более или менее одновременном нересте судака по всей акватории водохранилища. Наблюдения в районе с. Брейтово показывают, что в течение 10—14 дней основная масса личинок в пробах из одного пункта в размере не увеличивается, следовательно, по всему водохранилищу нерест продолжается около 10 дней. Эту общую картину в 1954 г. нарушали только отдельные участки — мелководные заливы Коротовский, Средний Двор, Захарьино, Леушино, где личинки были немного крупнее. Массовый размер их при общей длине 7—10 мм на 1—2 мм больше, чем в других районах. Максимальный

размер личинок в пробе из залива Захарьино больше, чем в р. Заблудашке и у Центрального мыса на 4 мм (разница во взятии проб одна сутки). Здесь перест мог пройти на несколько дней раньше, так как заливы раньше освобождаются ото льда. После 14 июня в 1954 г. в размерах судака из разных районов нет такого сходства. Это объясняется, вероятно, тем,

что после начала активного питания на росте личинок сказываются кормовые условия данного района.

Мелкие личинки встречались у с. Ольхово и в руслах рр. Маткомы и Согони. Подрастающие личинки из речек уходят в предустьевые пространства, где для них имеются более благоприятные условия питания.

В 1955 г. при очень высоком уровне воды создались более однородные условия на всем

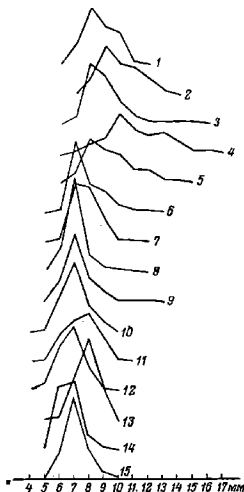


Рис. 7. Размерный состав личинок судака в разных районах в 1954 г. (в мм).

1 — 17 VI, рр. Маткома и Согони; 2 — 15 VI, с. Гайотино; 3 — 15 VI, трасса Ольхово—Хвошевиц; 4 — 14 VI, Захарьино—Лезушино; 5 — 14 VI, с. Средний Двор; 6 — 13 VI, Яна—Центральный мыс; 7 — 11—13 VI, от р. Доша до р. Сить; 8 — 10 VI, от р. Сить до Святого о-ва; 9 — 5 и 9 VI, Водянский плес; 10 — 3—5 VI, устье рр. Согони и Ухры; 11 — 1—3 VI, с. Гайотино; 12 — 1 VI, от с. Вычелово до с. Гайотино; 13 — 31 V, Коротовский залив; 14 — 31 V, устье р. Сулы; 15 — 29 V, с. Средний Двор.

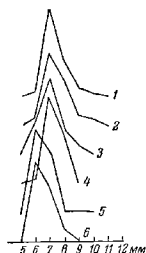


Рис. 8. Размерный состав личинок судака в разных районах в 1955 г. (в мм).

1 — 16—17 VI, юго-западное побережье; 2 — 13—14 VI, побережье Даргинского залива; 3 — 11—12 VI, Веретие—Васильевское; 4 — 7—8 VI, Коротовский залив; 5 — 3—4 VI, устье рр. Ухры и Согони; 6 — 3 VI, Центральный плес.

водохранилище, поэтому и различий в размерах личинок, пойманных в разных участках, не наблюдалось. Если в 1954 г. даже на одном побережье в разных заливах обнаруживались различия в размерах личинок судака (Средний Двор и Захарьино, рис. 7), то в 1955 г. не различались размеры личинок даже отдельных районов (рис. 8). Темпе-

Ерш

Нерестилища ерша, как и судака, до сих пор в водохранилище не были известны. В 1955 г. нам удалось найти икру ерша близ с. Гридино, в устье р. Чесавы, по ее левому берегу. Здесь же, по указанию рыбаков, ловилось и большое количество текущих производителей судака. Расположены эти нерестилища у затопленного леса, но не в лесу. Глубина — 1,5—2 м, дно песчаное, с редким травяным покровом. Икра ерша сильно рассеяна, в скребок попадают отдельные икринки, некоторые из них приклеены к растениям.

В 1954 г. ерш отложил икру на искусственные нерестилища в устье р. Ситя. Эти нерестилища были выставлены на глубинах до 3 м над песчаным дном. Веники были сделаны из еловых и мошкеловых веток. Икра была на придонных вениках. Ерш отложил также икру в гнездах, выставленных для судака в этом же районе. Икра на субстрате сильно рассеяна. В других местах мы ее не находили.

Текущие производители ерша ловились в Бортимонянском заливе среди затопленного леса на участках с песчаным грунтом и редкой растительностью. Личинки его с желточным мешком ловились в районе р. Мяксы. Здесь грунты каменисто-песчаные на большой площади, место открытое, не защищенное от волн. Более взрослые личинки встречались в пробах и в других районах водоема, обычно в открытой части против с. Гакутино и Бабинского острова, около Центрального мыса, в Перекладном, перед устьями рр. Ухры и Согожи.

Синец и лещ

*Нерестилища леща и синца в водохранилище почти повсеместно совпадают. Даже икра откладывается на одни и те же субстраты, только в разные сроки. Распределение нерестилищ этих двух видов можно рассмотреть вместе, отметив некоторые имеющиеся различия.

Обычно в многоводные годы лещ поднимался в верхнюю часть Волжского плёса, на те мелководные участки, которые нами отмечены выше. Однако в 1955 г. он туда почти не подходил. Так же мало в этом районе было и синца. Значительное нерестилище леща и синца расположено выше железнодорожного моста. Ниже, до дер. Смисцево, нерестилищ нет, а затем они тянутся непрерывно вдоль левого берега до района дер. Дубец. По юго-западному побережью нерестилища имеются между дер. Дубец и с. Гридино, ближе к дер. Дубец. В Моложском плёсе нерестилища этих видов расположены: в районе бывш. дер. Залужье и с. Первомайки, в пойме рр. Лоши (у о. Погон) и Рени, у деревень Глинское и Бор-Тимонова и против с. Харламовское. Все эти участки пелелики по площади.

Большие нерестилища тянутся по берегам заповедника, начиная с Бортимонянского залива до с. Леушино. В вершине залива Бор-Тимонова преобладает синец, а ближе к выходу из него — лещ. Такие же большие нерестилища синца и леща находятся в Коротовском заливе. Даже при низком уровне здесь остаются значительные участки нерестилищ, и вследствие того, что общая площадь их в такие годы сильно сокращается, здесь концентрируется большое количество производителей, особенно в районе затопленных деревень Среднее и Глухое Раменье. Небольшие участки нерестилищ расположены по обоим сторонам от устья р. Суды и около островов перед ее устьем. По северо-восточному побережью нерестилища синца и леща имеются у с. Гакутино и в устьях

рр. Согожи и Ухры. За два года наблюдений в обоих участках пами найдена икра обоих видов.

Личинки синца хорошо ловились всеми орудиями лова. В конце мая и начале июня они держатся вблизи нерестилищ, и основная масса их обнаружена в тех районах, которые уже были названы. С середины июня часть личинок синца, как и судака, начинает перемещаться в открытую часть водохранилища. В это время они в большом количестве встречаются по фарватеру между селами Гаютино и Мяска. Часть личинок держится у берегов до осени.

В пробах из с. Гаютино с 1 по 16 июня 1954 г. размер основной массы личинок увеличился с 8 до 10 мм, а максимальный — с 9 до 11 мм, тот и другой — на 2 мм за 16 дней. В заливе Средний Двор с 29 мая по 14 июня, тоже за 16 дней, размер основной массы особей в пробе не изменился совершенно, оставшись равным 8 мм, максимальный же увеличился с 9 до 13 мм, т. е. на 4 мм (рис. 10). Следовательно, размеры личинок синца, пойманных в течение двух недель после вылупления в одном и том же пункте, изменяются мало.

Как в 1954 г., так и в 1955 г. (рис. 11), размерный состав личинок синца в пробах из разных пунктов был очень сходен. Это свидетельствует о том, что перест синца по всему водохранилищу проходил примерно в одни и те же сроки. Однако в некоторых пунктах в составе личинок синца, кроме основной массы, имеющей в период взятия проб размер 8 мм, обнаружены и более крупные особи (10—13 мм). Это наблюдается главным образом в заливах (Средний Двор, Коротовский), где лед таял раньше и некоторое количество производителей могло выметать икру до начала массового нереста. В то же время в 1955 г. низкие температуры в весенний период у северо-восточного берега повели к некоторой задержке начала нереста синца и леща. Здесь, в защищенных местах у с. Гаютино и в р. Ухре, нерест синца начался только 16—17 мая, а у Бабинского и Каменского островов и по ближайшему к ним открытому берегу не было еще подхода производителей. В Воляском плесе и у берегов заповедника икрометание синца в это время уже заканчивалось. Личинки

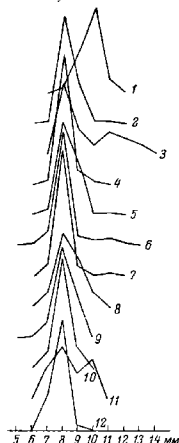


Рис. 10. Размерный состав личинок синца в разных районах в 1954 г. (в мм).

1 — 16—18 VI, с. Гаютино, устье р. Ухры; 2 — 14—16 VI, терраса Васькино—Гаютино; 3 — 14 VI, с. Средний Двор — Леушино; 4 — 13—14 VI, Центральный плес; 5 — 13 VI, Яна—Переключное; 6 — 16—11 VI, юго-западное побережье; 7 — 5 и 9 VI, Волянский плес; 8 — 3—5 VI, от Бабинского острова до Ухры; 9 — 1—3 VI, с. Гаютино; 10 — 31 V, Коротовский залив; 11 — 31 V, устье р. Суды; 12 — 29 V, с. Средний двор.

синца в 1955 г. по северо-восточному берегу не были пойманы, поэтому не удалось сравнить их размеры с размерами личинок из других участков. Массовый перест синца проходил в сроки более сжатые, нежели у судака и окуня. Размерный ряд его личинок очень короткий.

Икрометание леща по северо-восточному берегу в 1955 г. наблюдалось с 28 по 30 мая. В устье Ухры еще 4 июня находили икру леща, а в осталь-

ных районах его нерест проходил с 19 по 21 мая. Нерест леща в 1954 г. прошел очень дружно по всему водохранилищу. Мы его наблюдали 23—24 мая у с. Гридино и заповедного Борка. Затем в течение четырех дней нам встречалась икра. Позже ни в одном пункте икры леща мы не встречали. Следовательно, после этого срока нереста больше не было. Опрос рыбаков также подтвердил, что нерест по всему водохранилищу прошел в одно и то же время.

Личинок леща в наших пробах было очень мало, поэтому дать анализ их размерного состава не представляется возможным.

Язь

Язь в водохранилище распространен неравномерно, районы его обитания, как правило, приурочены к предустьевым пространствам

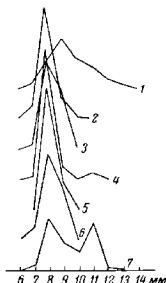


Рис. 11. Размерный состав личинок язя в разных районах в 1955 г. (в мм).

1 — 16—17 VI, бредовское побережье; 2 — 15 VI, Вельское расширение; 3 — 14 VI, устье р. Дюны; 4 — 13 VI, с. Средний Дюор; 5 — 13 VI, с. Захарьино; 6 — 11—12 VI, Веретье — Васильевское; 7 — 7 VI, Коротовский залив.

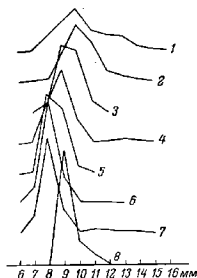


Рис. 12. Размерный состав личинок плотвы в разных районах в 1955 г. (в мм).

1 — 16—17 VI, юго-западное побережье; 2 — 15 VI, Вельское расширение; 3 — 14 VI, быин, дер. Яна; 4 — 13 VI, с. Средний Дюор; 5 — 13 VI, с. Захарьино; 6 — 11—12 VI, Веретье — Васильевское; 7 — 7 VI, Коротовский залив; 8 — 8 VI, Южный залив.

рек, впадающих в водохранилище. Нерестилища язя тоже ограничены этими районами. При высоком уровне икрометание происходит на затопленных мелководьях, обычно среди леса или на вырубках, в заливах и перед устьями речек. Икра откладывается, как и у большинства других видов, на прошлогоднюю осочу, а также часто на ветки живого затопленного кустарника. При низком уровне язь заходит для икрометания в речки и мечет икру на их пойме и в русле, на затопленном хворосте и размытых корнях растений. Встречаются также его нерестилища и в заливах, а также в более открытых участках побережья. Здесь же ловятся и его личинки.

Районы нерестилищ язя на водохранилище следующие: в Волжском плёсе — от с. Сменцево вниз по всему левому берегу до дер. Дубец, в заливах в районе этой деревни; в Бортимонинском заливе, в бывш. дер. Яна, Среднем Дворе, селах Букшино и Захарьино, Коротовском заливе, с. Гаютино, рр. Согоже, Ухре.

Плотва

Плотва — вид, наименее прихотливый в выборе нерестилищ. Это обстоятельство дает ей возможность использовать для икрометания все сколько-нибудь пригодные для нереста участки. Мы не будем еще раз их перечислять. Икру плотвы мы находили на всех нерестилищах, перечисленных нами выше. Там же ловились ее личинки, размерный состав которых показан на рис. 12. Нерестилищами плотва вполне обеспечена при любом уровне воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее мощные нерестилища, по данным, полученным за два сезона, расположены по берегам полуострова между Моложским и Шекснинским плёсами, в Коротовском заливе, с. Гаютино, р. Ухре и в Волжском плёсе (вниз от железнодорожного моста). Кроме того, много мелких нерестилищ встречается почти по всему побережью водохранилища. Площадь нерестилищ зависит от высоты уровня и значительно сокращается с его понижением.

В наиболее благоприятных для нереста местах концентрируется большое количество производителей, что обычно привлекает к себе внимание промысловых организаций. Лов производится по всему побережью, и чем лучше нерестилище, тем интенсивнее в этом районе промысел.

Сохранение запасов ценных промысловых рыб требует обеспечения их нормального размножения. Для этого необходимо в нерестовый период несколько ограничить промысел. Это особенно важно для лет низкого уровня водохранилища. Целесообразно на период икрометания с начала мая до 10 июня установить запрет на лов рыбы всеми орудиями лова в следующих районах, наиболее благоприятных для размножения:

- 1) в Волжском плёсе по левому берегу от устья р. Сутки до рч. Латки у дер. Вертеи;
- 2) в Моложском плёсе в пойме р. Лоши и между островами перед устьем этой реки;
- 3) в заливе у дер. Бор-Тимонина и в районе затопленных деревень Иваньково, Яна, Перекладное;
- 4) на участке Коротовского залива, прилегающего к затопленным деревням Глухое Раменье и Среднее.

Эти районы представляют собой как бы нерестово-выростные хозяйства для водохранилища и вместе с остальными нерестилищами вполне обеспечат необходимое пополнение численности стада промысловых видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Захарова Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 2.
 Лапин Ю. Е. 1955. Сводок Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс., Инст. морфолог. жив. АН СССР.
 Морозов А. В. 1951. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения. Зоол. журн., т. XXX, вып. 5.

ТЕМП РОСТА СЕГОЛЕТКОВ СУДАКА И ЛЕЩА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Темп роста сеголетков рыб, особенно судака и леща, в настоящее время привлекает все большее внимание исследователей в связи с тем, что на водоемах, подвергшихся гидротехнической реконструкции, осуществляется выращивание этих видов в нерестово-выростных хозяйствах. Вообще же познание роста сеголетков и факторов, его определяющих, важно при проведении системы мероприятий по повышению продуктивности и регулированию численности стада этих рыб. В Рыбинском водохранилище лещ и судак являются основными промысловыми рыбами, и увеличение промысловых запасов их проектируется осуществить также путем строительства нерестово-выростных хозяйств, вследствие чего вопрос о росте сеголетков судака и леща в этом водохранилище приобретает особо актуальное значение.

Материалы для данной работы собраны в 1953—1954 гг. во время рейсов, совершавшихся регулярно в течение всей навигации. В открытых участках водохранилища лов производился мальковым тралом и личинкочувовителем, в прибрежье — мальковым неводом, сетью Кори и сачком. За два года собрано: судака в 1953 г. — 1104 экз., в 1954 г. — 1473 экз.; леща в 1953 г. — 537 экз., в 1954 г. — 4036 экз.

МЕТОДИКА

Обилие проб, собранных через известные промежутки времени, казалось бы, позволяло установить кривые роста по средней длине и среднему весу, как это обычно и делается. Однако на деле это оказалось значительно сложнее. Кривые роста, построенные таким способом, приобретали ломаный вид, и нередко более поздние пробы давали меньшие размеры, чем пробы ранних сборов. Установить по таким данным действительную картину роста и величины приростов, не впадая в грубую ошибку, оказалось невозможным.

При обработке материала мы столкнулись с двумя затруднениями. Первое из них — как судить, насколько та или иная проба отражает действительный размерный и весовой состав генерации в водоеме, поскольку орудия лова в разные сезоны обладали разной избирательностью в отношении размеров рыб, а мальки по мере роста меняли места обитания и становились в разной степени доступными для нашего набора орудий лова? Второе — как согласовать между собой средние веса и длины в пробе? В большинстве случаев в пробе средний вес оказывался завышенным по сравнению со средней длиной. В связи с этим нам пришлось не-

сколько по-иному подойти к определению роста длины и веса сеголетков и их упитанности.

Линейный рост. В обширной литературе по росту рыб чаще всего и обстоятельнее описывается линейный рост. Считают, например (Морозов, 1946а), что линейные измерения более удобны в работе, менее

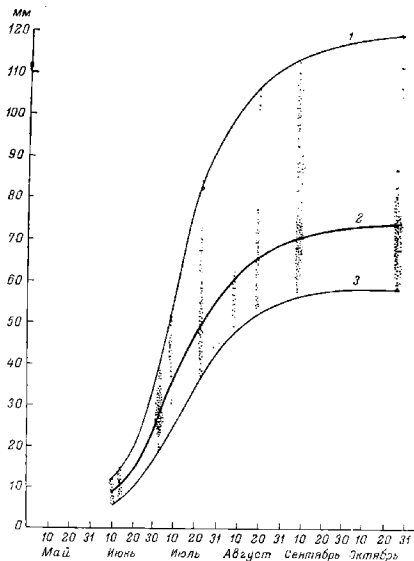


Рис. 1. Диаграмма распределения длин сеголетков судака в 1954 г.

1 — максимум; 2 — МО; 3 — минимум.

варьируют, проще для математической обработки и в то же время вполне достаточно характеризуют процессы роста.

При анализе линейного роста мы не ограничивались нахождением одной средней кривой, считая, что она недостаточна для уяснения особенностей роста генерации. Во всяком водоеме рост сеголетков неодинаков: имеются группы рыб, растущих быстро, нормально или угнетенно. Численное соотношение таких вариаций роста весьма различно, и когда мы прибегаем к средней, то все они затупеиваются, а причины, обусловившие их, остаются неизвестными. Больше того, если в популяции пре-

обладают только две крайних вариации, что имеет место у сеголетков судака, то средняя вообще не может характеризовать действительную картину роста молоди в водоеме.

Чтобы показать все разнообразие роста генерации, мы представили весь эмпирический материал в виде диаграммы распределения, где на абсциссе отлагалось время, на ординате — длина мальков; все случаи наблюдений отмечались точками (рис. 1 и 2). Такая диаграмма отличается иллюстративностью и дает более полное представление об из-

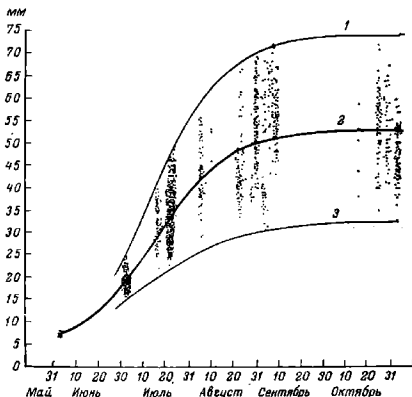


Рис. 2. Диаграмма распределения длин сеголетков леща в 1954 г.

1 — максимум; 2 — средняя длина; 3 — минимум.

менения длин тела у сеголетков и течение периода роста. Она показывает и основные вариации роста: верхний обвод характеризует быстрорастущих рыб, нижний — рыб с угнетенным ростом. В отношении же кривой, которая отражала бы типичный рост, может быть несколько положений: в одних случаях это будет среднеарифметическая кривая, например у леща, в других случаях, когда в распределении проявится асимметрия или дуомершинность, типичный рост может быть отражен одной или двумя модами. Так, у судака на рис. 1 мода (M_0) показывает только одну часть — медленно растущую. Быстрорастущие рыбы из-за своей малочисленности в пробах моды не дали. Подрученные таким путем кривые роста и использовались нами для характеристики темпа роста сеголетков.

Весовой рост. Определение весового роста рыб в водоеме значительно труднее, чем линейного, так как вес сильно изменяется по сезонам и подвержен резким индивидуальным колебаниям. Этим обстоятельством, по-видимому, и объясняется такая слабая изученность темпа

роста веса. Между тем вес является важнейшим показателем роста. Именно благодаря тому, что вес сильно колеблется по сравнению с длиной и резко изменяется от воздействий внешних условий, его выгодно использовать в качестве индикаторов воздействия условий нагула на процесс развития и роста. Прав Е. Г. Бойко (1955), что наибольший практический интерес представляет не длина рыб, а их вес, так как он дает более правильное представление об истинных изменениях роста. Известно, например, что с возрастом приросты длины быстро падают, и мы говорим о затухании темпа роста, тогда как абсолютные приросты веса еще продолжают и показывают обратное. Или другой пример: декадные приросты длины у сеголетков рассматриваемых нами рыб достигают максимума в июле, а веса — в августе, т. е. на месяц или полмесяца позже. При наличии асинхронности темпа роста длины и веса последний более правильно покажет период интенсивного роста. Таким образом, оба показателя различно отражают один и тот же процесс, а поэтому, чтобы убедиться в истинном положении вещей, необходимо рост длины и веса анализировать вместе и согласованно друг с другом.

Таблица 1

Длина, вес и упитанность
сеголетков судака

Длина тела (в мм)	Вес (в г)	Упитанность по Фултоу
50	1.5	1.2
60	2.8	1.3
70	4.3	1.2
80	6.4	1.25
90	9.1	1.11
100	12.8	1.28
110	17.5	1.32

Если методика изучения линейного роста, как и вопрос о линейном росте разработаны более или менее достаточно, то о весе этого сказать нельзя. Еще хуже обстоит дело с изучением темпа роста в течение года, вернее в течение нагульного периода, а в нем, как нам кажется, прежде всего и заключается существо исследования роста. Изучая процесс роста в конкретных условиях, мы можем вскрыть действительные причины, обуславливающие тот или иной результат годового прироста.

Для получения кривых роста веса мы не пользовались средними весами наших проб. Это было вызвано не только тем, что средние не давали закономерной плавной линии, а более существенными обстоятельствами, на которых следует остановиться подробнее. Известно, что у рыб между длиной и весом существуют строго закономерные отношения, изменяющиеся в процессе роста криволинейно. Каждому размеру рыбы соответствует свой средний (нормальный) вес. Когда же мы находим в пробе среднюю длину и вес рыб, то величины эти не согласуются между собой и, как правило, вес оказывается чрезвычайно преувеличенным по отношению к длине. Следовательно, рост веса по таким данным будет искажен, преувеличен. На это обстоятельство чрезвычайно важно обращать внимание потому, что имеющиеся литературные данные по росту сеголетков (Чугунов, 1928; Сыроватская, 1955) в той или иной степени содержат эти ошибки. Чтобы представить, насколько они велики, рассмотрим конкретный пример.

Возьмем эмпирический ряд длин сеголетков судака, соответствующий ему ряд весов и вычислим отношения между ними по индексу Фултона (табл. 1). На основании данных табл. 1 искусственно составим несколько проб (вариационных рядов) с разным соотношением размеров и вычислим для них среднюю длину, средний вес и упитанность (табл. 2). Как

Таблица 2

Размерный состав проб сеголетков судака, их средняя длина, вес и упитанность

Количество проб при длине тела (в мм)							Средняя длина те- ла (в мм)	Средний вес (в г)	% к норме	Упитан- ность по Фултону
50	60	70	80	90	100	110				
1	1	1	1	1	1	1	80	7,8	+22	1,52
1	2	3	4	3	2	1	80	7,25	+18	1,41
1	3	2	1	2	3	4	80	8,2	+28	1,6
1	2	3	4	5	6	7	86	10,4	+31	1,64
7	6	5	4	3	2	1	70	5,17	+20	1,50

видим из табл. 2, для первых трех проб средняя длина одинакова — 80 мм, средний же вес оказался различным. Если же мы сравним эти веса с наблюдаемыми в действительности для длины, из которой мы исходили (табл. 1), то увидим, что все они сильно преувеличены. Ошибка достигает 13—28%. У последних проб, с асимметричными рядами, получилась та же картина, только ошибка в случае правосторонней асимметрии возрастает еще больше (+31%). Коэффициент Фултона во всех случаях оказался неверным, сильно заниженным и вовсе не соответствующим наблюдаемому.

Наши пробы сеголетков действительно имели разный состав и напомнили приведенные в табл. 2 типы вариационных рядов. Например, у судака встречались ряды двувершинные с правой и левой асимметрией. Вполне очевидно, что такая статистическая обработка проб для анализа роста веса абсолютно не подходит.

Чтобы получить кривую весового роста, согласованную с длиной тела, мы прибегали к расчету веса, руководствуясь линейным ростом и упитанностью. Зависимость вес—длина, как известно, строго закономерна и выражается определенной кривой типа $y=ax^b$ (Тюрин, 1927; Есипов, 1929; Лукин, 1932; Терентьев, 1936; Морозов, 1946б).

Таблица 3

Соотношение длины и веса сеголетков судака поколений 1953—1954 гг.

Длина тела (в см)	Средний вес (в г)	Амплитуда веса		Индекс Фултона		
		г	±%	средний	минимальный	максимальный
3	0,40	0,10	25	1,46	1,11	1,87
4	0,89	0,24	26,7	1,39	1,04	1,77
5	1,65	0,46	27,8	1,32	0,95	1,69
6	2,75	0,80	29,1	1,27	0,90	1,65
7	4,37	1,13	25,8	1,27	0,95	1,60
8	6,53	1,48	22,7	1,27	0,95	1,60
9	9,30	1,84	19,8	1,28	1,02	1,53
10	12,8	2,24	17,4	1,28	1,06	1,50
11	17,0	2,52	14,8	1,28	1,09	1,46
12	22,08	2,73	12,4	1,28	1,12	1,44

Средняя кривая зависимости длина—вес показывает весовую норму всех размеров сеголетков, будь то для данной пробы или для всего поколения сеголетков, если она определялась по материалам длительных наблюдений, или, наконец, она может быть средней многолетней и характеризовать в этом случае весовую норму вида. На рис. 3 и 4 нами представлена средняя кривая и амплитуда колебаний упитанности сеголетков судака за два рассматриваемых года. Несмотря на то, что амплитуда веса абсолютно возрастает (± 0.1 до ± 2.73), относительно она падает ($\pm 25-29$ до $\pm 12\%$) при изменении длины тела от 30 до 120 мм.

Следует обратить внимание на то, что по достижении длины 60 мм весовая норма рыбного судака резко изменяется, изменяется и амплитуда колебания веса, что видно из табл. 3.

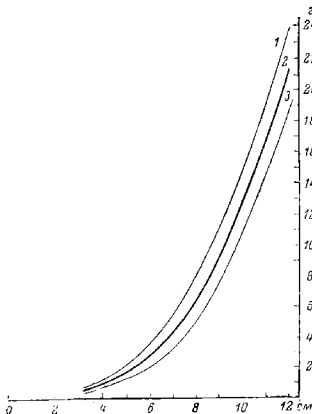


Рис. 3. Зависимость длина—вес у сеголетков судака поколений 1953 и 1954 гг.

1 — максимум; 2 — средняя, 3 — минимум.

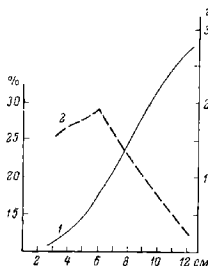


Рис. 4. Амплитуда колебаний веса в граммах (1) и в процентах (2) в зависимости от длины тела сеголетков судака.

Средняя кривая зависимости длина—вес у сеголетков судака может быть выражена следующей формулой: для рыб длиной 3—6 см $G=0.01884 \cdot l^{2.7814}$; для рыб длиной 6—12 см $G=0.01262 \cdot l^{3.002}$.

Только располагая средней кривой и амплитудой колебания веса, мы можем правильно определить и количественно выразить упитанность сеголетков любого размера. В самом деле, располагая этими данными, мы можем для любой длины тела найти основные элементы нормального вариационного ряда (M , m , σ) и использовать их в качестве критерия оценки упитанности. Протяженность вариационного ряда ($\pm 3-3.5 \sigma$) может быть выражена в граммах, процентах или индексах, например индексом Фултона, поскольку известна амплитуда колебания веса. Любой из показателей говорит об одном и том же — о степени отклонения веса данной рыбы от нормы. Вопрос в том, какой из этих показателей наиболее прост и удобен в практической работе.

В целях сравнения упитанности часто пользуются индексом Фултона ($\frac{C \cdot 100}{l^3}$), хотя недостатки его неоднократно отмечались в печати (Терентьев, 1936; Морозов и Дубровская, 1951). Из приведенной табл. 3 видно, насколько он непостоянен. Так, индекс одинаково высокой упитанности выражается числами от 0.9 до 1.2, а одинаково высокой — от 1.44 до

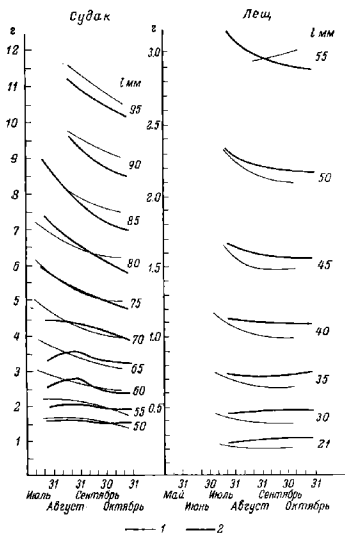


Рис. 5. Сезонные изменения упитанности сеголетков судака и леща.
1 — 1953 г.; 2 — 1954 г.

1.84, тогда как норма для сеголетка с длиной в 30 мм составляет 1.48, т. е. выражается одинаковым числом с высокой упитанностью крупного сеголетка.

Кривая нормального, или, как его иногда называют, «теоретического», веса сеголетков недостаточна для расчисления роста веса по длинам, так как она не отражает интересующей нас специфики весового роста рыб в конкретной обстановке. Для этой цели мы используем сезонные показатели упитанности. Насколько упитанность различна по месяцам у сеголетков леща и судака, видно из рис. 5. У рыб одного и того же размера упитанность убывает от весны к осени. Это как будто противоречит уста-

повысившимся представлениям, что, наоборот, упитанность рыб к осени возрастает. Однако здесь нужно иметь в виду, что отношения эти берутся для одних размеров, но в разный период роста. Судак длиной в 60 мм весной был быстрорастущей рыбой и хорошо упитан, осенью судак такой же длины — это сильно отстающий в росте. Возможно, что он никогда и не был упитанным. Следует обратить внимание на прямую зависимость упитанности от темпа роста. Чем быстрее растет сеголеток, тем выше его относительный вес и, наоборот, с замедлением темпа роста падает и его относительный вес. Это явление наблюдается и в сезонном, и в годовом аспекте смены темпа роста. Этим объясняется и резкий перелом кривой длина—вес у сеголетков судака в период перехода от планктонного питания к хищному.

Итак, рост веса у сеголетков мы вычисляли по длине тела и упитанности, наблюдавшейся в период роста. Таким путем мы получили кривые для всех вариаций роста, а по ним определяли приросты по декадам и месяцам.

РОСТ СЕГОЛЕТКОВ СУДАКА

В Рыбинском водохранилище личинки судака появляются в середине—конце мая и имеют длину около 4—5 мм. Первое время рост их почти незаметен. Так, например, в 1954 г. личинки судака, добытые 29 мая, имели длину 4—9 мм, а 10 июня — 5.5—10 мм. Вследствие поступления в водоем новых и новых порций выклюнувшихся личинок установить рост их статистическим путем не удается.

В начале июня (1953 г.) или в середине его (1954 г.) наблюдается дружный рост всей массы мальков, который уже можно легко установить по пробам. Длина тела мальков в это время дает нормальный вариационный ряд. Имевшиеся до этого различия в размерах, обусловленные различием в сроках выклева, теперь быстро сглаживаются, и вся генерация в этом отношении становится однородной. Средняя длина мальков начинает быстро увеличиваться и за две декады успевает утроиться, достигнув в конце этого периода 30 мм длины при колебании 20—40 мм. Такой дружный рост наблюдался в 1953 г. всю вторую и третью декады июня, а в 1954 г. — с середины июня до середины первой декады июля.

Как показал анализ питания (Романова, 1958), однообразие размерного состава и темп роста мальков в этот период объясняется условиями нагула в водоеме. Планктон в это время имеется в изобилии, а его кормовые достоинства вполне удовлетворяют малька на этом этапе развития.

В процессе дальнейшего роста поколение судака уже с конца июня — начала июля постепенно расчленяется на две группы: быстрорастущую (крупную) и медленно растущую (мелкую). К осени первые оказываются почти в два раза крупнее последних: в среднем соответственно 105—110 и 65—75 мм.

Это же, но еще более четко, показывает и вес. Осенью средний вес мелкого судака составляет 3.5—5 г, крупного 15.2—17.4 г (разница в 5—3½ раза). Нередко в это время встречаются судачки весом в 1.5 г и одновременно с ними — в 30 г, т. е. в 20 раз больше.

Рост длины и веса сеголетков судака в 1953 и 1954 гг. приводится в табл. 4 по основным вариациям роста: крупный, мода, мелкий. О темпе роста судака в течение лета дают представление декадные приросты длины и веса средних размеров медленно растущего судака (Мо_р), а также крайних вариантов роста — крупного и мелкого судака (рис. 6 и 7).

Таблица 4

Рост сеголетков судака поколений 1953—1954 гг.

Месяц	Число	Длина тела (в мм)			Вес (в г)		
		крупный	Мо.	мелкий	крупный	Мо.	мелкий
1953 г.							
Июнь	10	13	10	8	0.03	0.027	0.02
	20	26	19	13	0.26	0.1	0.03
	30	42	30	20	1.1	0.4	0.11
Июль	10	60	39	28	3.0	0.82	0.3
	20	76	46.6	33	5.8	1.3	0.5
	31	90	52	38	10.1	1.95	0.7
Август	10	101	56	41	14.6	2.3	0.9
	20	109	59	43	19	2.6	1.1
	31	116	62	45	23.4	2.9	1.25
Сентябрь	10	120	63	46	25.5	3.0	1.35
	20	123	64	47	26.8	3.1	1.4
	30	126	65	48	27.6	3.2	1.46
Октябрь	10	127	66	48	28.2	3.3	1.5
	20	128	66	48	29	3.3	1.52
1954 г.							
Июнь	10	11	8.3	5	0.01	0.004	0.001
	20	19	14	9	0.14	0.04	0.005
	30	34	25	15	0.66	0.26	0.08
Июль	10	57	37	25	2.1	0.82	0.28
	20	80	47	34	6.8	1.85	0.66
	31	93	56	43	10.9	2.15	1.1
Август	10	101	62	49	14.4	3.2	1.5
	20	107	66	53	17.6	3.8	1.9
	31	112	70	55	20.0	4.4	2.3
Сентябрь	10	115	72	57	21.2	4.6	2.4
	20	117	73	58	21.9	4.8	2.5
	30	118	73	58	22.3	4.9	2.5
Октябрь	10	119	74	59	22.5	5.0	2.5
	20	120	75	59	22.5	5.0	2.5
	31	120	75	59	22.5	5.0	2.5

У каждой вариации нарастание длины и веса протекало асинхронно и различно по годам наблюдений.

В 1953 г. весна была ранняя, теплая и прогревание воды началось в середине апреля. С начала июня до конца августа средняя температура воды колебалась в пределах 18—22°. Осенью, в конце сентября, среднесуточная температура воды упала ниже 8°, а к концу октября — до 2°. Высокий уровень воды установился уже в мае и не падал до осени. Поскольку предшествовавший 1952 год отличался низким уровнем, прибрежная зона в 1953 г. образовалась на площади, заросшей луговой растительностью, что создало благоприятные условия для нагула мальков рыб, обитающих в прибрежье.

Приросты длины в конце июня—начале июля быстро достигли максимума, составляя 17.5—10.5—7.5 мм в декаду, затем начали затухать. У рыб

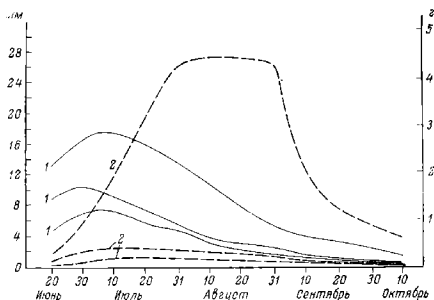


Рис. 6. Декадные приросты длины и веса сеголетков судака в 1953 г.

1 — длина (в мм); 2 — вес (в г).

с замедленным ростом прирост длины практически прекратился уже в середине августа. Таким образом, линейный рост у судака в этом году можно было наблюдать только в пределах 3—3.5 месяцев, дальше при-

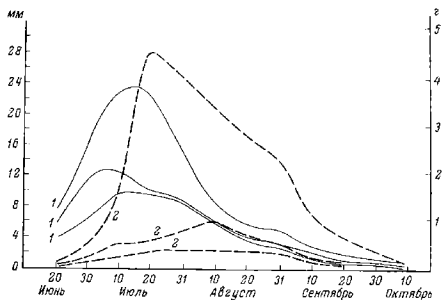


Рис. 7. Декадные приросты длины и веса сеголетков судака в 1954 г.

1 — длина (в мм); 2 — вес (в г).

росты длины если и имели место, то были очень небольшими. По весу же получается несколько иная характеристика роста. Здесь обращает на себя внимание большой разрыв в приростах веса мелкого и крупного

судака. У основной массы мелкого судака (M_0) некоторое увеличение в приростах было только в июле и достигло в среднем 0,4 г в декаду, затем почти до сентября приросты держались на уровне 0,3, а в конце сентября прекратились совсем. Совершенно другую картину мы наблюдаем у быстрорастущих сеголетков. С начала июня приросты у них все время увеличивались и к концу июля достигли наибольшей величины: 4,3—4,5 г в декаду. На этом уровне они держались почти весь август, после чего резко пошли на убыль и в начале октября практически прекратились (0,4 г в декаду при весе рыбы в 28 г). Как видим, весовой рост доходит и исправляет картину роста, показывая, что для крупного судака в 1953 г. решающим периодом был конец июля и август, а весь период роста прослеживается на протяжении 4—4½ месяцев, т. е. на месяц дольше, чем по длине тела.

В 1954 г. весна наступила поздно, вследствие чего начало нагула судака было отодвинуто на 15—20 дней. В середине июня наступило похолодание, в июле же держалась необычно высокая температура воды, достигавшая 26°. Теплая осень тянулась долго, и охлаждение воды шло медленно: только в конце октября средняя температура воды упала ниже 8°. Уровень воды по сравнению с 1953 г. был низким и начал падать с середины июня. Прибрежная зона вследствие того, что она образовалась на местах, не летовавших в предыдущем году, была менее благоприятной для обитания и нагула в ней молоди рыб.

Основной рост сеголетков судака и длину наблюдали в первую половину лета (до половины августа), когда приросты достигали 23—42—10 мм в декаду. Максимум был в середине июля. Во вторую половину лета приросты снизились и составляли 5—3—2 мм, но они были все же лучше тех же приростов в 1953 г.

Отличался и весовой рост. Максимум прироста его у мелких судаков отмечен поздно, только в августе, и составлял в среднем 1 г в декаду, у самых же крупных он достигал во вторую декаду июля 4,7 г.

Продолжительность основного нагула сеголетков судака в 1954 г. была меньше, чем в предыдущем, но суммарный прирост за весь нагульный период был выше.

Таким образом, наиболее интенсивно судак растет при более высокой температуре. Колебания последней в этот период могут быть от 26 до 18°. Прекращение роста, судя по нашим данным, наступает у малорослого судака при охлаждении воды до 12°, у крупного — до 8°.

Одной из основных причин, вызывающих колебание темпа роста, а тем более образование быстрорастущей и медленно растущей групп сеголетков, является пища, ее качество и обеспеченность ею на разных этапах развития. В этом убеждают нас материалы по питанию сеголетков судака (Романова, 1958). Известно, что мальки судака, достигнув определенного размера, перестают питаться планктоном и переходят на питание сначала более крупными беспозвоночными, ведущими придонный образ жизни, а затем рыбой (Мордухай-Болтовской, 1955). В Рыбинском водохранилище переход судака на рыбное питание происходит резко, т. е. непосредственно с планктона на рыбу, и протекает с большими осложнениями. Некоторое время, пока в водоеме имеются личинки судаков или других рыб, они и становятся объектом первой охоты мальков. Однако личинки быстро вырастают и могут выходить из-под влияния хищников, поэтому исход взаимоотношений хищник—жертва решается в пользу тех, кто обгонит другого в росте. И действительно, такая массовая рыба, как окунь, которая хорошо растет на планктонном корме и является для

взрослого судака водохранилища основной пищей (Романова, 1955). для сеголетков не всегда доступна. Личинки окуня рано появляются в водоеме, быстро растут, и потому мальки его используются только крупными сеголетками судака. Мальки плотвы могут судаком потребляться дольше, но они держатся в прибрежье и потому используются ограничено. В открытой части водохранилища подходящими объектами по своим размерам являются личинки и мальки снетка, но снеток распространяется не повсеместно, и численность его по годам очень колеблется. Как правило, малек судака в большом количестве потребляет личинок судака же, которые или позже вывелись, или почему-либо отстали в росте.

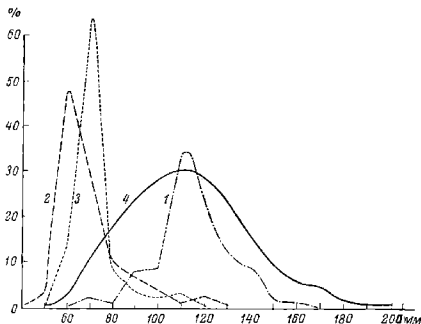


Рис. 8. Размерный состав годовиков судака.

1 — популяция 1953 г. в феврале; 2 — популяция 1953 г. в октябре; 3 — популяция 1954 г. в октябре; 4 — средний многолетний за 1944–1955 гг.

Июль является ответственным периодом в жизни сеголетков судака — это период превращения его в хищника. В это время начинается распад поколения на две части. Обогнавшие в росте судаки попадают в более благоприятные условия дальнейшего нагула, и так как рыбный корм на данном этапе развития более питателен, чем планктонный, то эти судаки получают новый стимул к повышению темпа роста.

У мальков судака, которые продолжают в июле питаться только планктоном или в недостаточном количестве рыбой, все более снижается темп роста, они отстают от других и, таким образом, значительно позднее переходят на хищный образ жизни. Во вторую половину лета такие судаки становятся типичными планктофагами и вскоре перестают расти, достигнув за все лето длины 45–47 мм и веса 1.5–3 г. Они имеют относительно меньший вес, хотя при вскрытиях, как указывает Г. П. Романова, у осенних судачков в полости тела имеются жировые отложения. Показатели упитанности крупных и мелких судаков, как мы видели выше, сильно различаются.

Годовой прирост. К осени поколение судака приходит значительно измененным по соотношению численности крупных и мелких

судаков. Мелкие судаки, отстав в росте по весу почти в 20 раз, легко становятся жертвой крупных сеголетков. Таким образом, в течение всего периода роста идет потребление одной части поколения другой частью. Как сильно проявляется каннибализм, можно судить по процентному соотношению рыб, извлеченных из желудков крупных судачков. В 1953 г. в пище сеголетков судаков судачки же составляли от 18 до 87%, а в 1954 г. — от 12 до 68% (Романова, 1958). В случае усиленного истребления мелкого судака численное соотношение частей будет изменяться в сторону повышения удельного веса крупных. Размер сеголетков в октябрьских сборах 1953 и 1954 гг. показывает, что к концу года все же преобладает мелкий судак, длиной 70—75 мм, а крупный составляет

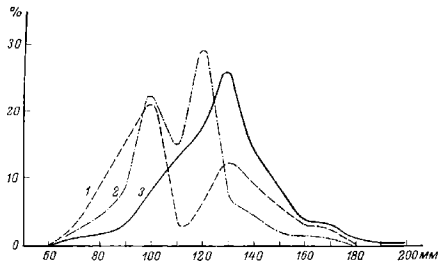


Рис. 9. Размерный состав годовиков судака (по данным В. В. Барсукова).

1 — поколение 1944 г.; 2 — поколение 1945 г.; 3 — поколение 1946 г.

небольшую часть. Однако пробы годовиков судака поколения 1953 г. были совершенно иного состава: в них преобладал крупный судак, мелкого же, наоборот, было очень мало, что показывают процентуальные кривые на рис. 8.

Каков же все-таки средний размер судака и каково соотношение размерных групп судака к концу первого года жизни? Для выяснения этого вопроса мы пользовались расчисленными длинами годовиков судака поколений с 1944 по 1951 г. (Барсуков, 1955). Средняя процентуальная кривая за все годы воспроизведена нами на том же рис. 8. Как видим, она приобрела вид нормального вариационного ряда, где размерные группы скрылись за средней, равной 127 мм.

Чтобы выявить состав этих поколений, мы приводим процентуальные кривые длин за каждый год (рис. 9 и 10). Здесь мы видим, что поколения имели самую разнообразную структуру. В одни годы (1944, 1945, 1947, 1948) поколения резко делились на две группы в самых различных их соотношениях, в другие (1946, 1949, 1951 гг.) — поколения хотя и дали односторонний ряд, но право- и левосторонняя асимметрия показывает на неоднородность состава, на преобладание одной из групп в том или ином году.

Среди годовиков имеются крупные судаки, достигающие на первом году 200 мм длины. Кривые размерного состава годовиков показывают,

что мелкие судаки, несмотря на их отсталый рост и значительное истребление, выживают до промысловых размеров и составляют большую долю отдельных поколений. Следует заметить, что, перезимовав, мелкий судачок сразу с песны находит благоприятные условия для перехода на рыб-

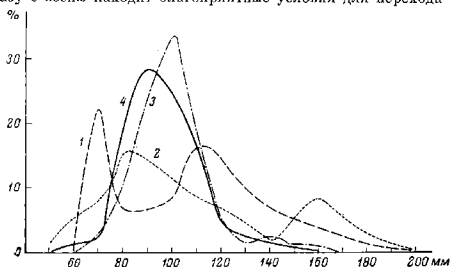


Рис. 10. Размерный состав годовиков судака (по данным В. В. Барсукова).

1 — поколение 1947 г.; 2 — поколение 1948 г.; 3 — поколение 1949 г.; 4 — поколение 1951 г.

ный корм (на личинок, мальков) и оказывается в более выгодном положении по сравнению с сеголетками, впервые переходящими на рыбный корм.

Средние размеры годовиков за девять лет мало отличались друг от друга, тогда как размеры мелкого (Mo_1) и крупного (Mo_2) были подвер-

Таблица 5

Размеры годовиков судака (в мм)
поколений 1944—1954 гг.

Поколения	Mo_1	Mo_2	M
1944 г. . .	100	130	113
1945 г. . .	100	120	113
1946 г. . .	—	130	127
1947 г. . .	70	115	108
1948 г. . .	80	160	110
1949 г. . .	100	140	102
1951 г. . .	90	—	96
1953 г. . .	60	110	—
1954 г. . .	70	—	—

жены значительным колебаниям. Это указывает на то, что рост сеголетков протекал в эти годы по-разному (табл. 5). Приросты длины на первом году жизни судака поколений 1944—1954 гг., установленные путем обратных расчислений, достигают в среднем 112 мм. Из табл. 6 вытекает, что судак Рыбинского водохранилища как будто немного, на 2—3 см, отстает

в росте от годовиков среднего течения Волги и Камы. Если же учесть, что средние размеры годовиков судака не всегда отражают истинный годовой прирост, и принять во внимание только крупного судака, растущего на рыбном корме, то различий этих мы не обнаружим.

Таблица 6

Рост годовиков судака по водоемам

Водоем	Длина тела (в мм)	Автор и годы исследований
Рыбинское водохранилище	(84)—112—(129)	В. В. Барсуков, 1944—1954.
Верховья Камы	124	М. И. Меньшиков, 1931.
Низовья Камы	145	А. И. Шмидтов, 1946—1947.
Волга у р. Свииги . . .	134	А. И. Шмидтов, 1947.
Цимлянское водохранилище	99	П. А. Дрягин, 1952.
Низовья Дона	139	П. А. Дрягин, 1952.

Естественно, что рост годовиков судака в южных водоемах выше благодаря более продолжительному периоду нагула и иным условиям питания, поэтому и сравнивать южного судака с рыбинским нельзя. В наших широтах судак хотя и имеет сжатый нагульный период (4—5 месяцев), но при хороших условиях питания он может и не уступать в темпе роста южному судaku.

В этой связи представляет интерес рост сеголетков судака в Цимлянском водохранилище. Несмотря на южное положение последнего, а следовательно, и более продолжительный период нагула, рост сеголетков судака в нем остается низким. По-видимому, в Цимлянском водохранилище имеет место аналогичная картина распада поколения сеголетков судака на две размерные группы. Приведенные в табл. 6 средние размеры сеголетков этого водохранилища относятся только к медленно растущей группе. В низовьях Дона в это время ловится судак более крупных размеров, относящийся ко второй группе — быстрорастущей. Возможно, что в Цимлянском водохранилище отношение хищник—жертва в период перехода судака на рыбный корм еще более обострено, чем в Рыбинском. Можно полагать, что продолжительное существование сеголетков судака на планктонном корме в условиях высокой температуры воды не только тормозит их рост, но и приводит к потере упитанности и даже истощению мальков. В ноябре судаки в Цимлянском водохранилище при длине 90 мм имеют вес (5.2)—5.9—(7) г (Дрягин и др., 1954), тогда как в Рыбинском водохранилище судак этого же размера весит (7.5)—9.3—(10.8) г.

Повышение темпа роста сеголетков судака в Рыбинском водохранилище возможно осуществить двумя путями: 1) вселением в водохранилище крупных беспозвоночных (ракообразных), необходимых малькам в июле—августе, и 2) увеличением численности мальков других видов рыб, преимущественно пелагических, как например снетка.

В соответствии с особенностями роста сеголетков судака выращивание их в нерестово-выростных хозяйствах возможно на планктонном и рыбном кормах. В первом случае биотехника выращивания мальков

должна быть направлена на интенсификацию роста с таким расчетом, чтобы судачки имели преимущество в своих размерах перед жертвой и, попадая в водохранилище, могли бы беспрепятственно перейти на рыбный корм.

РОСТ СЕГОЛЕТКОВ ЛЕЩА

В Рыбинском водохранилище личинки леща появляются в первых числах июня. Некоторое время, до завершения личиночной стадии и перехода на более поздние этапы развития — стадии малька, рост леща

статистическим путем установить не удастся. Только с конца июня, когда мальки достигают 16—26 мм длины, вся генерация леща приобретает однородный размерный состав, и рост в длину хорошо прослеживается по пробам.

Кривые роста в длину мы определяли графически по диаграммам распределения, о чем сказано выше. Поскольку наблюдалось нормальное распределение длин, кривые линейного роста мы получали для трех вариантов: среднего, максимального (крупного) и минимального (мелкого). Кривые весового роста рассчитывались по длине тела и сезонной упитанности. Линейный и весовой рост сеголетков поколений 1953 и 1954 гг. приводится в табл. 7. Приросты длины и веса вычислялись за каждую декаду по соответствующим кривым роста и приведены на рис. 11 и 12.

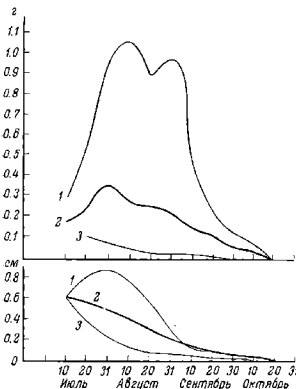


Рис. 11. Декадные приросты длины и веса сеголетков леща в 1953 г.

1 — максимум; 2 — средняя длина; 3 — минимум.

74 мм и среднего веса 2—2.5 г с колебаниями от 0.4 до 7 г. Обращает на себя внимание большая амплитуда колебаний первого годового прироста — по длине более чем в 2 раза и по весу более чем в 17 раз.

Поколения леща как в 1953 г., так и в 1954 г. к осени достигали почти одинакового среднего размера (49—53 мм). Продолжительность нагульного периода за эти годы также была примерно одинакова. Начинаясь нагул в первых числах июня и заканчиваясь в конце сентября (1953 г.) и начале октября (1954 г.) при общей продолжительности 120—130 дней. Однако процесс нагула по годам шел неодинаково.

В 1953 г. максимальные приросты длины у среднего леща были в первой декаде июля (6 мм), у крупного — в третьей декаде июля (8—9 мм), приросты веса у среднего леща были в третьей декаде июля (350 мг), а у крупного — в первой декаде августа (1060 мг). В 1954 г. максимальные приросты длины у среднего и крупного леща наблюдались в первой

декаде августа (8—11 мм), а приросты веса у среднего — в конце июля (472 мг), у крупного — во второй декаде августа (1750 мг). При этом у крупного леща во второй декаде августа наблюдалась некоторая депрессия в росте, связанная, по-видимому, с наступившим в это время похолоданием. У мелких лещей в начале июля прирост равен 4—6 мм, затем он постепенно снижается. Весовой прирост у них не достигает 100 мг в декаду даже в лучшее для пагула время.

Таким образом, абсолютные приросты, решающие годовой прирост леща, приходится на конец июля—август, т. е. на самое теплое время года и максимум развития зоопланктона (Мордохай-Болтовская, 1955; Мануйлова, 1958). В период интенсивного роста сеголетков леща температура воды в водохранилище держалась в пределах 18—22° (26°). С дальнейшим охлаждением воды приросты веса сравнительно быстро пошли на убыль, хотя обилие планктона могло бы обеспечить нормальный рост. Более резкое снижение темпа весового роста наблюдается после падения температуры воды ниже 12°, а при охлаждении воды до 9—6° рост сеголетков прекращается.

Несмотря на то, что условия пагула сеголетков леща в Рыбинском водохранилище в отдельные годы различны как по гидрологическому режиму, так и по динамике кормовых ресурсов, тем не менее средние годовые приросты поколений разных лет колеблются в небольших пределах. В этом можно убедиться, сопоставив средние приросты годовиков поколений 1938—1951 гг., полученные путем обратных расчетов (Остроумов, 1955), с нашими данными, полученными из непосредственных наблюдений (табл. 8). Средний размер годовиков за последние 15 лет равен 48 мм, отклонение от средней составляет ± 5 —7 мм. Если эти показатели среднего линейного прироста перевести в весовые, с учетом упитанности леща в октябре, то мы получим различия, которые приведены в табл. 9. Если разница в росте годовика леща разных поколений абсолютно невелика и достигает в среднем 12 мм длины и 1.5 г веса, то относительно она довольно существенна и составляет по длине более 25%, а по весу более 100% от минимальной величины.

Совпадение рассчитанных размеров годовиков с нашими наблюдениями еще раз подтверждает правильность расчета по номограммам (Вовк, 1955). К сожалению, мы не можем сравнить размеры

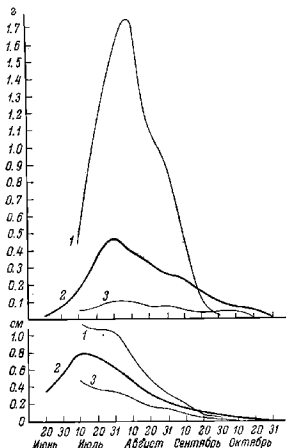


Рис. 12. Декадные приросты длины и веса сеголетков леща в 1954 г.

1 — максимум; 2 — средняя длина; 3 — минимум.

Таблица 7

Линейный и весовой рост сеголетков леща по декадам

Месяц	Число	Длина тела (в мм)			Вес (в г)		
		наиболь- ший	средняя	наимень- ший	наиболь- ший	средний	наимень- ший
1953 г.							
Июнь	30	26.0	21.0	16.0	0.25	0.15	0.08
	10	32.0	27.0	22.0	0.55	0.32	0.16
Июль	20	40.2	23.0	25.3	0.99	0.55	0.26
	31	49.0	37.7	28.0	0.6	0.90	0.33
Август	10	56.5	41.5	29.2	2.26	1.17	0.37
	20	62.0	44.4	30.0	2.84	1.42	0.39
	31	64.8	46.3	30.5	3.38	1.63	0.42
Сентябрь	10	66.0	47.7	30.8	3.62	1.77	0.42
	20	66.8	48.5	30.9	4.22	1.89	0.42
	30	67.2	49.0	31.0	4.47	1.95	0.42
Октябрь	10	67.3	49.2	31.0	4.62	1.99	0.42
	20	67.3	49.3	31.0	4.68	2.0	0.42
1954 г.							
Июнь	10	—	8.5	—	—	0.007	—
	20	—	12.0	—	—	0.02	—
	30	22.0	17.5	13.0	0.15	0.05	0.03
Июль	10	33.3	25.4	17.5	0.58	0.25	0.07
	20	44.0	32.8	21.5	1.55	0.57	0.13
	31	54.5	39.3	24.5	3.0	1.04	0.22
Август	10	62.2	43.8	29.0	4.75	1.43	0.32
	20	67.0	47.0	30.0	5.9	1.75	0.37
	31	70.0	49.1	30.0	6.8	2.0	0.44
Сентябрь	10	72.0	50.6	30.7	7.25	2.23	0.48
	20	72.5	51.5	31.0	7.30	2.36	0.49
	30	73.0	52.3	31.5	7.25	2.45	0.52
Октябрь	10	73.3	52.7	32.0	7.15	2.5	0.50
	20	73.7	52.9	32.0	7.15	2.55	0.56
	31	74.0	53.0	32.0	7.15	2.55	0.56

Таблица 8

Длина тела годовиков леща

Год	Длина тела (в мм)	Год	Длина тела (в мм)	Год	Длина тела (в мм)
1933	43	1944	51	1949	43
1940	53	1945	49	1950	41
1941	53	1946	48	1951	47
1942	48	1947	45	1953	49
1943	55	1948	47	1954	53

Таблица 9

Вес годовиков леща

	Длина тела (в мм)	Вес (в г)	
		средний	амплитуда
Минимум	43	1.3	1.1—1.5
Среднее	48	1.9	1.62—2.2
Максимум	55	2.8	2.5—3.2

годовиков нашего леща с таковыми из других водоемов, поскольку там они получены путем расчисления по методу Э. Леа, отличного от нашего. Приняв за норму годового прироста средний многолетний размер годовика, можно считать рост сеголетков в 1953 г. средним, а в 1954 г. — хорошим. Вообще же рост леща в Рыбинском водохранилище на первом году довольно низкий. Это особенно заметно при сравнении его с лещом Цимлянского водохранилища, где сеголетки к осени достигают 52—108 мм длины и 3—19 г веса, а средний вес по отдельным пробам сентября и октября составляет 4.9—11 г (Дрягин и др., 1954). В дельте Волги сеголетки леща в октябре достигают длины 81 мм и веса 10.6 г (Чугунов, 1928). Такие различия в росте леща естественны для водоемов, расположенных в различных климатических зонах.

Относительно плохой рост рыбинских сеголетков объясняется прежде всего коротким периодом нагула. Последний в свою очередь ограничивается не столько сезонной динамикой кормовых ресурсов, сколько термикой водохранилища.

За короткое лето сеголетки леща не достигают такой стадии развития, при которой они переходят на питание бентосом, обеспечивающим наиболее высокие приросты веса. В южных водоемах, как известно, хороший рост леща обуславливается именно этим обстоятельством. Сеголетки леща при длинном нагульном периоде во второй половине лета успевают значительно повысить приросты за счет использования бентоса. В Рыбинском водохранилище основной прирост веса приходится также на вторую половину лета, но при интенсивном использовании зоопланктона. По данным Т. С. Житеневой (1958), у сеголетков леща Рыбинского водохранилища до поздней осени сохраняется планктонный рацион, и только крупные лещи, свыше 50 мм, в небольшой части успевают использовать тендипедид. Между тем возможности для питания бентосом в прибрежье Рыбинского водохранилища имеются (Мордухай-Болтовской, 1955), но лещ не может ими воспользоваться.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. В. 1955. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Рукопись.
 Бойко Е. Г. 1955. Колебание роста судака Азовского моря. Тр. Азовско-Черноморск. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океанограф., вып. 16.
 Вовк Ф. И. 1955. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
 Дрягин П. А. 1953. О формировании состава рыб в Цимлянском водохранилище в первый год его существования. Рыбное хоз., № 10.

- Дрягин П. А., Г. Г. Галкин, С. М. Сорокин. 1954. Условия размножения и рост рыб в Цимлянском водохранилище в первый год его существования. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIV.
- Есипов Е. К. 1929. В вопросе о зависимости между длиной тела рыбы и его весом. Тр. Сибирск. научн. рыбохоз. станции, т. III, вып. 3.
- Лукин А. В. 1932. К вопросу о зависимости между длиной и весом тела рыб. Уч. зап. Казанск. ун-в., кн. 5—6, вып. 1.
- Мануйлова В. Ф. 1958. Динамика численности и биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища. См. настоящий выпуск.
- Меньшиков М. И., А. И. Букирев. 1934. Рыбы и рыболовство верховья р. Камы. Тр. биол. научно-исслед. инст., т. VI, вып. 1—2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Некоторые данные о выращивании молоди судака в нерестово-выростных хозяйствах на Дону. Вопр. ихтиол., вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Морозов А. В. 1949а. О линейном росте рыб и методах его изучения. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., т. XVI, вып. 1.
- Морозов А. В. 1949б. Об экспоненциальном и параболическом росте. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-в., т. XVI, вып. 1.
- Морозов А. В. и К. П. Дубровская. 1951. О коэффициенте упитанности рыб. Зоол. журн., т. XXX, вып. 3.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Романова Г. П. 1955. Питание судака Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Романова Г. П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. См. настоящий выпуск.
- Сыроватская Н. И. 1955. Материалы по скату и росту молоди допских рыб. Тр. Азовско-Черноморск. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океанограф., вып. 16.
- Терентьев П. В. 1936. К вопросу о взаимоотношении веса и размеров у амфибий. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6.
- Тюрин П. В. 1927. О зависимости между длиной рыбы и ее весом. Тр. Сибирск. ихтиол. лаборат., т. II, вып. 3.
- Чугунов Л. Н. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астраханск. научн. рыбохоз. станции, т. VI, вып. 4.
- Шмидтов А. И. 1949. Возрастной состав и темп роста судака низовьев реки Камы и Средней Волги. Изв. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол., № 1.

В. Э. Беккер

О ВОЗРАСТНОМ СОСТАВЕ И РОСТЕ ГУСТЕРЫ
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Материал по возрасту и росту густеры был собран нами летом 1954 г. Кроме небольших собственных сборов, в наше распоряжение были переданы данные биологического анализа и чешуя рыбинской, средневолжской и нижнекамской густеры, хранившиеся в ихтиологической лаборатории биостанции «Борок» АН СССР. Возможностью воспользоваться этими материалами мы обязаны А. А. Остроумову.

В общей сложности нами определен возраст 1593 экземпляров густеры. Рост рассчитан у 311 рыб из Рыбинского водохранилища, у 125 рыб — из средней Волги и у 112 рыб — из нижней Камы, всего — у 558 рыб. Кроме того, для построения номограммы, использованной при расчете роста, измерена чешуя 442 рыб. Для определения возраста полового созревания использованы данные, относящиеся к 414 рыбам. Подсчет и измерения годовых колец на чешуе проводились под бинокулярным микроскопом МБС-1 (объектив 2×, окуляр 8×). Большая часть чешуи исследована без предварительной очистки. Благодаря хорошей видимости колец затруднений при их подсчете и измерении обычно не встречалось. При определении возраста и измерении радиусов для построения номограммы просматривалось по три чешуи от каждой рыбы, а при расчете роста — по одной.

О возрастном составе стада рыбинской густеры мы имеем возможность судить на основании материала, полученного из сетных и траловых уловов. Эти уловы недостаточно полно отражают состав стада густеры. В частности, в них отсутствуют годовики и двухгодовики, обитающие в прибрежье и, следовательно, находящиеся вне зоны действия трала; с другой стороны, небольшие размеры густеры в этом возрасте почти исключают возможность ее вылова ставными сетями, наименьший размер ячеек которых 24 мм. Также, по-видимому, неточны соотношения и других молодых возрастных категорий — трех-, четырех- и пятигодовиков. С большей полнотой в уловах представлены возрастные группы, начиная с шести лет.

Наиболее старая густера, встреченная нами, имела возраст 15+ (самка, длина тела 28.2 см, вес 540 г).

Как видно из рис. 1, около 25% рыб из траловых уловов имеют возраст 10 и более полных лет. Наличие большого количества старых рыб свидетельствует о недоедании стада рыбинской густеры промыслом.

Опытный лов ставными сетями велся в Волжском плесе водохранилища в районе биостанции «Борок» преимущественно в нерестовый период. Как и следовало ожидать, при лове на перестылях значительно мень-

ший удельный вес в уловах имеют четырехгодовики и совершенно отсутствуют неполовозрелые трехгодовики.

Приведенные графики (рис. 1) показывают резкое преобладание в 1954 г. восьмигодовиков поколения 1946 г. Для проверки нами был определен возраст густеры из сетных уловов 1953 г. в том же районе.

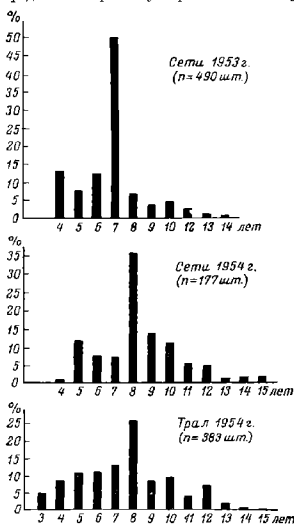


Рис. 1. Возрастной состав густеры в сетных и траловых уловах.

ления. Этому способствовали и благоприятные температурные условия.

Нет сомнения в том, что численность поколений связана и с рядом других факторов, и неверно было бы ставить ее в зависимость только от высоты уровня и температуры. Однако пример 1946 г. весьма наглядно показывает, что такая зависимость реально существует.

При сравнении средних размеров густеры из сетных¹ и траловых уловов видно, что «сетная» густера несколько крупнее «траловой» (рис. 2). Причина этого явления кроется, очевидно, в отрицательном действии сетей.

Для определения возраста полового созревания густеры Рыбинского водохранилища нами использованы данные из осенних и зимних уловов

Оказалось, что и в этом году также преобладали в уловах рыбы поколения 1946 г.

Судя по траловым уловам, более верно отражающим соотношение возрастных групп, несколько повышена численность поколений 1944 и 1942 гг. В сетных прибрежных уловах также несколько выделяется поколение 1949 г. Следует указать, что в небольшой пробе из уловов промыслового невода из 57 экземпляров густеры 30 рыб относились к этому поколению.

Высокая численность поколения 1946 г. отмечена для ряда видов рыб в Рыбинском водохранилище — у леща (Васильев, 1950; Остроумов, 1955), чехони (Поддубный, 1958) и особенно у судака (Варсуков, 1956). Общей причиной этого явления особо благоприятные условия размножения рыб (Васильев, 1950, 1955; Захарова, 1955; Остроумов, 1955). Значительно повышенный по сравнению с предыдущим годом уровень воды и водохранилище обеспечил наличие больших нерестовых площадей и тем самым высокую эффективность нереста и многочисленность появившегося в этом году по-

¹ Речь идет об уловах стандартного порядка ставных сетей с ячеей от 24 до 70 мм.

1953 и 1954 гг. (рис. 3). Зрелыми считались рыбы, половые продукты которых к октябрю находились в стадии зрелости не ниже третьей. Среди самцов-трехгодовиков половозрелые рыбы составили 10%; все самки в этом возрасте оказались незрелыми. Созревание самцов заканчивается к 8 годам и самок — к 10 годам. Возраст массового наступления половой зрелости самцов 4—5 лет, самок — 6—7. Наименьший размер производителей — 9 см. Такой же размер указывает и Л. К. Захарова (1955). Сравнение с литературными данными (Пробатов, 1929; Дрягин, 1949;

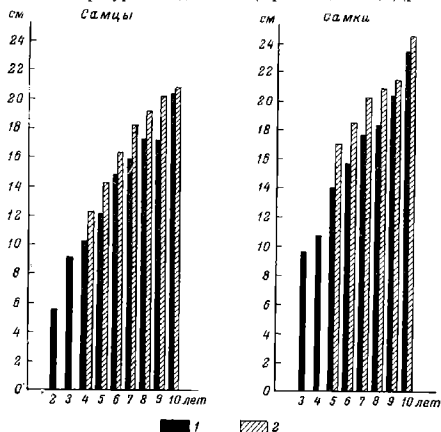


Рис. 2. Размерный состав густеры в сетях и траловых уловах.
1 — тралы; 2 — сети.

Штейнфельд, 1949) указывает на сравнительно позднее наступление половой зрелости у густеры Рыбинского водохранилища. Такое замедление развития является, возможно, следствием неблагоприятных условий существования. В пользу этого предположения говорит также и значительная растянутость возрастного ряда впервые созревающих рыб.

О росте густеры мы можем составить себе представление на основании непосредственных наблюдений и по данным обратных расчетов. Основным сначала на имеющихся у нас данных прямых измерений и взвешиваний. В табл. 1 приводятся показатели линейного роста сеголетков, пойманных мальковой волокушей в разных водоемах.

Как видно, рост сеголетков густеры в средней Волге, Дону и Рыбинском водохранилище сходен. Значительно выше рост сеголетков оказался в Цимлянском водохранилище, где, по данным Н. И. Сыроватской, летом 1952 г. сложилась особо благоприятная обстановка для питания рыб, так как в этом году впервые была залита донская пойма.

Данные о росте старших возрастных групп рыбинской густеры приводятся в табл. 2 по пробам из траловых уловов.

Приведенные цифры относятся к густере из июльских уловов, когда на весе тела в меньшей степени сказывается вес половых продуктов.

К сожалению, наш материал не позволяет вскрыть сезонную динамику роста. Можно лишь сказать, что в 1954 г. у половозрелой рыбинской

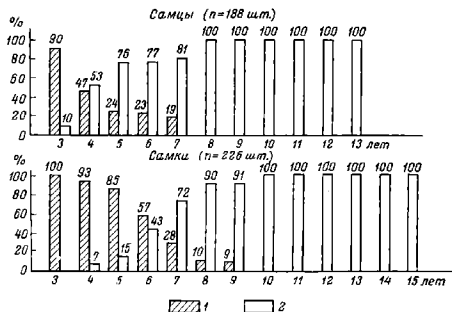


Рис. 3. Возраст полового созревания густеры Рыбинского водохранилища.

1 — неполовозрелые; 2 — половозрелые.

густеры закладка очередного годового кольца имела место во второй декаде июня.

Обратное расчисление роста густеры выполнено по чешуе методом Ф. И. Вовка (Вовк, 1955). Нами построены номограммы по материалам, собранным в Рыбинском и Цимлянском водохранилищах. Обе они оказа-

Таблица 1

Длина тела сеголетков густеры

Водоем	Время лова	Размер (в мм)	Автор
Рыбинское водохранилище	Июль 1954 г.	29	Паша данные.
	Август 1954 г.	35	
	Июль 1940 г.	28	
	Июль 1940 г.	22	
Волга у с. Тетюши	Июль 1940 г.	22	А. Л. Штейнфельд (1949).
	Июль 1941 г.	21	
	Сентябрь 1941 г.	28	
	Июль 1948 г.	35	
Озеро Долгое	Август 1951 г.	32	Н. И. Сыроватская (1953).
	Июль 1948 г.	35	
	Август 1952 г.	47	
Дон, среднее течение			
Цимлянское водохранилище, средний плес			

Таблица 2

Длина и вес густеры Рыбинского водохранилища

	Возраст (в годах)										
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+
Длина тела (в мм) . . .	94	106	132	152	168	180	196	217	234	246	260
Вес (в г) . . .	24	40	55	88	123	170	206	266	341	371	415

лись в равной мере пригодными для реконструкции роста как рыбинской, так и допской густеры. Разница при расчислении роста одной и той же рыбы по обеим номограммам не превышает 2—3 мм, что практически не имеет значения. Это обстоятельство подтверждает положение автора метода о видовой специфичности связи между ростом тела рыбы и чешуей.

Для обратного расчисления роста взята чешуя рыб из траловых уловов, дающих наиболее достоверный материал. Помимо результатов расчисления, в табл. 3 приводятся наблюдаемые размеры самцов и самок, а на рис. 4 — средние годовые приросты. Как видно, самки растут несколько быстрее самцов, и уже в восьмилетнем возрасте их размер больше размера девятилетних самцов. Самки в возрасте 12 лет превосходят по длине даже пятнадцатилетних самцов.

Наиболее интенсивен рост густеры на первом году жизни. В последующие годы наблюдается постепенное замедление темпа роста.

Наш материал позволяет проследить рост 13 поколений густеры. На рис. 5 приведены отклонения годовых приростов отдельных поколений от среднего годового прироста рыб разных поколений. На рис. 5 внизу даны отклонения средней температуры за июнь—сентябрь месяцы от среднего ее значения за этот же период 1941—1953 гг. и колебания уровня в июле.

Годами пониженного роста большинства поколений были 1941, 1942, 1945 и особенно 1950 г. В последнем случае и температура и уровень также были пониженными. Наиболее низкий темп роста обнаружен у рыб самого многочисленного поколения 1946 г. В первые два года, когда основную пищу густеры составляет зоопланктон, рыбы этого по-

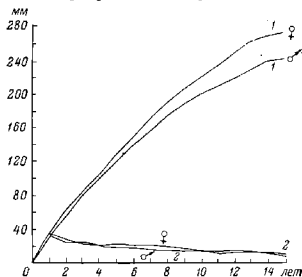


Рис. 4. Рост (1) и годовые приросты (2) густеры Рыбинского водохранилища.

ления росли не хуже других. С переходом к донному питанию темп роста их снизился.

В. В. Васнецов указывает, что рост густеры в первый год заполнения водохранилища улучшился (Васнецов, 1950). Л. И. Васильев, изучавший рост рыб водохранилища в последующие годы, приходит к выводу, что темп роста густеры в водохранилище почти не изменился (Васильев, 1955).

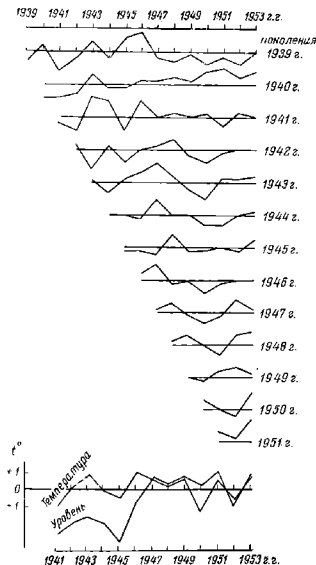


Рис. 5. Отклонения годовых приростов от среднего годового прироста рыб разных поколений.

До образования водохранилища А. А. Кулемин исследовал рост густеры в участках верхней Волги, позднее вошедших в пределы водохранилища. Из сравнения данных А. А. Кулемина (1944) с нашими видно, что за период существования водохранилища рост густеры замедлился, но при этом следует учитывать различие в методах расчисления роста, примененных А. А. Кулеминым и нами. Более показательное сравнение роста рыбной густеры с ростом ее в средней Волге и нижней Каме по материалам, собранным в 1954 г. сотрудниками биостанции «Борок» Л. К. Захаровой и Р. С. Сергеевым и обработанным нами тем же методом

Таблица 3

Рост густеры Рыбинского водохранилища (в мм) по данным обратного расчисления

Положения	Возраст (в годах)															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	n
Самцы																
1939 г.	28	47	69	91	110	128	146	170	190	202	208	216	226	231	238	2
1940 г.	28	51	67	83	105	122	136	150	165	177	192	209	225	239		1
1941 г.	29	50	85	112	124	148	163	179	192	200	208	218	228			3
1942 г.	35	61	84	100	121	137	157	170	178	191	201	211				5
1943 г.	33	56	85	110	138	161	175	185	201	212	223					4
1944 г.	34	59	81	105	124	142	156	171	186	193						12
1945 г.	32	54	74	98	117	135	152	168	183							12
1946 г.	36	67	89	109	128	145	163	178								17
1947 г.	33	60	81	98	118	130	147									15
1948 г.	37	65	87	105	125	146										11
1949 г.	35	60	87	107	127											13
1950 г.	36	61	81	104												
1951 г.	37	64	93													
М	33	58	82	102	121	140	155	172	185	197	206	214	226	235	238	133
Длина изме- ренная	—	56	93	103	121	148	150	174	172	205	—	—	—	—	—	163
Самки																
1939 г.	34	72	84	98	128	145	172	199	206	214	229	238	248	256	267	1
1940 г.	32	58	77	95	113	132	156	179	199	216	231	248	260	275		5
1941 г.	35	58	82	106	128	153	175	195	213	224	233	250	265			5
1942 г.	37	62	87	104	126	151	173	190	204	216	228	242				16
1943 г.	37	60	80	101	128	148	166	182	198	215	230					11
1944 г.	34	61	84	111	135	155	171	185	201	217						21
1945 г.	35	84	86	111	132	150	169	185	204							18
1946 г.	36	67	89	109	125	144	163	183								33
1947 г.	37	69	93	111	131	150	172									17
1948 г.	34	62	86	109	130	156										12
1949 г.	34	60	86	109	133											18
1950 г.	39	66	88	116												6
1951 г.	38	65	97													15
М	35	63	87	106	128	148	169	188	204	217	230	244	253	265	267	178
Длина изме- ренная	—	52	97	107	140	158	176	184	203	232	231	245	—	—	—	178
Длина расчи- сленная $\delta\varphi$	34	60	84	104	124	144	162	180	194	207	218	229	242	250	253	311

Волка. Это сравнение показывает (табл. 4), что в Рыбинском водохранилище густера растет почти так же, как в средней Волге, и несколько лучше, чем в нижней Каме.

Полагая, что условия роста густеры в верхней Волге до создания водохранилища едва ли были лучше, чем в ее среднем течении в настоящее время, мы приходим к заключению, что рост густеры в Рыбинском водохранилище по сравнению с периодом до заполнения водохранилища заметно не изменился.

Выполненное исследование позволяет сделать следующие выводы.

1. В уловах встречается густера в возрасте до 15 лет; свыше 25% рыб имеют возраст 10 и более лет, что говорит, с одной стороны, о слабом

Таблица 4

Рост густеры (в мм) в средней Волге, Нижней Каме и Рыбинском водохранилище (расчисление по Вовку)

Место наблюдений	Пол	Возраст (в годах)												N
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Средняя Волга, 15 км выше г. Ставрополи	♂♂	34	59	81	98	114	126	139	149	163	184	—	—	24
	♀♀	32	58	79	99	121	143	161	181	204	225	231	260	104
	♂♀	32	58	79	99	120	140	151	173	195	216	—	—	125
Нижняя Кама, 80 км выше устья	♂♂	31	59	77	92	108	120	144	146	154	—	—	—	35
	♀♀	31	58	76	93	115	136	144	161	—	—	—	—	77
	♂♀	31	58	76	92	111	131	144	157	—	—	—	—	112
Рыбинское водохранилище . .	♂♀	34	60	84	104	124	144	162	180	194	207	218	229	294

использовании промыслом стада этого вида, а с другой — о высокой потенциальной возможности рыбинской густеры к воспроизводству.

2. Среди различной мощности поколений особенно высокой численностью отличается поколение 1946 г.

3. Сопоставление темпа роста густеры из Рыбинского водохранилища, средней Волги и нижней Камы позволяет думать, что за время существования водохранилища рост густеры заметно не изменился.

4. Пониженный темп роста поколения 1946 г., а также растянутость возрастного ряда впервые созревающих рыб и позднее наступление половой зрелости говорят о неблагоприятных условиях питания рыбинской густеры.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. 1956. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Васильев Л. И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение 2. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 1.
- Васильев Л. И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Васнецов В. В. 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 1.
- Вовк Ф. И. 1955. О методе реконструкции роста рыб по чешуе. Труды биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Дрягин П. А. 1949. Густера. Промысловые рыбы СССР. М.
- Захарова Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна верховьев Волги в связи с проблемой освоения Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. гос. пед. инст., Естественное, 2.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 2.
- Пробатов А. Н. 1929. Материалы по возрасту рыб Псковского водоема. Изв. Отд. прикл. ихтиолог., т. IX, вып. 1.
- Поддубный А. Г. 1958. Особенности роста чехони Рыбинского водохранилища и смежных водоемов. См. настоящий сборник.
- Сыроватская И. И. 1953. Создание запасов ценных рыб в Цимлянском водохранилище. Рыбное хоз., № 49.
- Штейнфельд А. Л. 1949. Густера средней Волги и ее значение в рыбном промысле. Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, вып. 5.

Характер роста и его показатели очень близки у всех рассчитанных рыб, что доказывает правильность определений. Вместе с тем, рассматривая табл. 1, мы наглядно убеждаемся в несостоятельности отрицания И. П. Лаптевым (1953) всякой достоверности обратных расчислений темпа роста по чешуе.

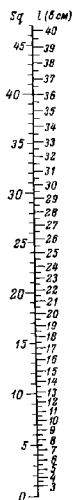


Рис. 1. Монограмма для расчисления роста чехони методом Вовка.

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ УЛОВОВ

Закладка годовых колец на чешуе чехони Рыбинского водохранилища происходит в мае—июле. Как показали наблюдения, раньше всего прирост нового года появляется на чешуе у молодых незрелых рыб длиной менее 240 мм. Рыбы, достигшие половой зрелости и участвовавшие в нересте, имеют годовое кольцо и новый прирост чешуи в июне—июле, т. е. после икрометания. Позже всех годовое кольцо закладывается у старой чехони, длиной 350—400 мм (конец июля). Закладка колец в летнее посленерестовое время отмечена многими авторами для рыб из различных водоемов и, по-видимому, является закономерной. В связи с этим утверждение В. Н. Тихонова (1928) о зимней закладке годовых колец у азовской чехони кажется сомнительным.

При рассмотрении чешуи обращает на себя внимание различный характер годовых колец. Как правило, первые 3—5 лет жизни рыбы отражаются на чешуе плавной сменой рядов суженных и удаленных склеритов, тогда как последующие отмечены обычно резким переходом между летней и зимней зонами. Поскольку чехонь созревает в трех-пятилетнем возрасте, можно предположить наличие связи между нерестом и характером расположения склеритов, т. е. ответить утвердительно на вопрос о существовании нерестовых марок.

Продолжительность жизни чехони в Рыбинском водохранилище больше, чем в других водоемах. Максимальный возраст 13+ определен нами у самки длиной 456 мм и весом 1025 г. Самый старый самец 12+ имел длину 426 мм и вес 825 г. Самки в возрасте 11—12 лет довольно обычны в уловах, самцы этого возраста, напротив, встречаются исключительно редко. Чехонь средней Волги имеет значительно меньшую продолжительность жизни. В нашем материале предельный возраст чехони в районе Куйбышевского водохранилища — 5—6 лет. В Горьковском водохранилище и районе Ярославля встречается пятидесятителая чехонь, правда, в небольшом количестве. По литературным данным (Дозмачев и Прандин, 1926; Тихонов, 1928; Лукин, 1945; Лукин и др., 1950), чехонь живет больше 6—9 лет. В рр. Волге, Шексе и Мологе, до образования Рыбинского водохранилища, чехонь также была менее долгожизненна. Так, в верхней Волге А. А. Кулемин (1944) не находил рыб старше семилетнего возраста.

Нами определен возрастной состав чехони сетных уловов 1952—1955 гг. и траловых уловов 1953—1955 гг. Соотношение различных возрастных групп в уловах даст общее представление о возрастной структуре стада, урожайности отдельных поколений и степени промыслового воздействия. Рассматривая рис. 2, мы видим следующее: 1) уловы состоят в основном

из пяти-десятигодовалых рыб; 2) доминирующее значение имеет поколение 1946 г.: шестигодовики в 1952 г., семигодовики в 1953 г. и т. д.; 3) в 1955 г. в траловых уловах ведущее место принадлежит шести-семигодовикам (поколение 1949 и 1948 гг.), в то время как в сетных уловах, как и в прошлые годы, преобладает чехонь поколения 1946 г.; 4) удельный вес молодых рыб в уловах повышается постепенно.

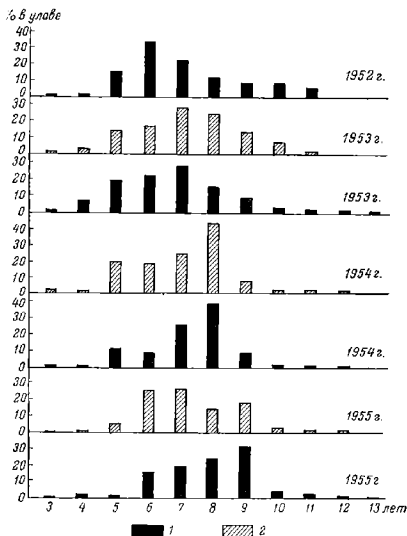


Рис. 2. Возрастной состав уловов рыбинской чехони.

1 — состав сетных уловов чехони; 2 — состав траловых уловов чехони.

Нужно отметить, что отдельные поколения чехони в Рыбинском водохранилище (кроме 1946 г.) не отличаются резкими колебаниями численности. Это говорит об относительной стабильности условий размножения и выживания ее в водоеме. Поколение 1946 г. появилось в исключительно благоприятных условиях. Ранний нерест и прекрасные условия нагула молоди за счет бурного развития пищевых организмов на свежезатопленных землях (1946 год — первый год высокого уровня) обеспечили высокую урожайность молоди всех без исключения видов рыб.

Возрастной состав самцов и самок различен. У первых несколько преобладают более молодые рыбы, в следствие меньшей продолжительности

жизни имеется меньший набор возрастных групп. Относительная численность отдельных поколений у самцов и самок одинакова.

Возрастной состав популяций чехони в отдельных районах водохранилища (Волжский, Моложский, Шекснинский плёсы) очень сходен. В открытой части Центрального плёса намечается некоторое преобладание старых рыб (9—12 лет), ведущих хищный образ жизни.

Рассмотрим возрастной состав стада чехони из смежных водоемов. До образования Угличского водохранилища чехонь встречалась на участке Волги выше Углича исключительно редко. Также только единичные экземпляры отмечены в уловах по водохранилищу в 1942—1945 гг. (Себенцов и Мейснер, 1947). К 1953 г. численность углической чехони несколько возросла. Ниже приводится состав ее уловов из опытных сетей в 1953 г.:

Возраст . . .	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	N
% в улове . .	7.4	37.0	34.0	13.2	5.1	2.9	0.6	186

Наибольший удельный вес имеют, как видим, молодые рыбы, только что достигшие половой зрелости. Отсутствие промысла чехони на водохранилище исключает возможность вылова старших возрастных групп. Поэтому можно предположить, что формирование углического стада чехони началось не в первые годы после образования водохранилища, а (в отличие от рыбинского) значительно позднее — в 1947—1948 гг.

Возрастной состав стада чехони Волги в районе Горьковского водохранилища по уловам 1955 г. отличается резким преобладанием трех (2+)- и четырехлеток (3+):

Возраст . . .	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	N
% в улове . .	1.6	51.3	29	7.1	5	2.8	2	1.2	240

Эти же возрастные группы доминируют и у речной чехони, обитающей в районе Куйбышевского водохранилища:

Волга у Казани (1955 г.)

Возраст . . .	1+	2+	3+	4+	5+	N
% в улове . .	4.2	56.3	26.4	8.4	4.2	70

Волга у Ульяновска (1955 г.)

Возраст . . .	1+	2+	3+	4+	5+	N
% в улове . .	7.5	37.5	17.5	30	5	41

Чехонь средней Волги, как сообщает А. В. Лукин, образует мощные зимние скопления в затоках, где и вылавливается в большом количестве. Преобладание в стаде средневожжской чехони в 1944 г. молодых рыб он объясняет массовым ныловом ее в предыдущие годы, а также следствием заморов 1941—1942 гг. В исследованных А. В. Лукиным уловах чехони трехлетки составляли 77%, четырехлетние рыбы — 20%.

Стадо чехони оз. Белого (Вологодская обл.) находится под интенсивным воздействием промысла (Дрягин, 1933), запасы ее иссякают. При анализе возрастного состава ее уловов в 1954 г. заметно резкое преобладание в стаде молодой неполовозрелой рыбы:

Возраст . . .	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	N
% в улове . .	45.0	22.6	6.5	9.7	6.5	6.5	3.2	72

Таким образом, из сравнения различных водоемов видно, что стадо рыбинской чехони отличается по возрастному составу преобладанием

в уловах половозрелых старшевозрастных рыб, что на наш взгляд является показателем устойчивого состояния ее запасов в водохранилище и недоиспользования их промыслом. Н. И. Чугунова (1955) считает, что характер возрастного состава стада не является достаточно надежным показателем степени промыслового воздействия. Большое количество молоди, по мнению автора, говорит о богатом пополнении, а высокий удельный вес старых рыб в уловах отражает большой приплод предыдущих лет. Это, видимо, справедливо для тех популяций, условия воспроизводства которых резко отличаются в отдельные годы. Рыбинская чехонь живет в относительно стабильных условиях, ход пополнения численности у нее, как мы видим, равномерный, и в данном случае возрастной состав ее стада дает право говорить о недолове.

РОСТ

Материал по молоди, собранный из уловов малькового и разноглубинного тралов в 1953—1954 гг., позволяет дать общую характеристику роста рыбной чехони за первый год жизни.

В мелкоячейные орудия лова мальки начинают попадаться примерно на 20-й день после начала нереста, во второй половине июня. Держатся они обычно в поверхностных слоях воды, питаются планктоном и мелкими наземными насекомыми, попадающими в воду.

Линейный и весовой рост молоди чехони показан на рис. 3. Кривые приростов изображены в более крупном масштабе, чем кривые роста. Высокий темп линейного роста сохраняется, как видим, с мая до конца августа. В сентябре температура воды начинает быстро снижаться и темп роста резко падает. Кривая декадных приростов длины тела молоди четко повторяет температурную. Максимальные линейные приросты отмечены в последних числах июня и конце июля—начале августа, при наиболее высокой температуре воды.

Нарастание веса тела идет вначале несколько медленнее. Максимальные весовые приросты имеют место в августе перед началом осеннего похолодания. В сентябре темп весового роста начинает быстро снижаться, а в конце месяца, при температуре воды 8—10°С, рост практически заканчивается. Продолжительность периода нагула в среднем — 4 месяца: с 10—15 июня (время появления питающихся личинок) по 1—10 октября. В годы с теплой весной и ранним нерестом при достаточной обеспеченности молоди пищей и повышенной температуре воды время нагула может увеличиться до 4.5—5 месяцев, как например в 1954 г. Размер сеголетков чехони в ноябре этого года был 98 мм и вес 8.1 г. В предыдущем холодном 1953 г. молодь имела среднюю длину 87 мм и вес 5.4 г.

Для чехони (табл. 2) по сравнению с другими карповыми рыбами водохранилища характерен очень высокий темп роста в первое лето жизни.

Таблица 2

Средняя длина и вес рыбных сеголетков в октябре 1953 г.

	Чехонь	Синец	Лещ	Густера	Плотва	Уклей	Язь
Длина (в мм)	87	75	51.0	34.3	46	41.0	66
Вес (в г)	5.4	5.3	2.3	0.6	1.6	0.8	5.3

Среди других рыб чехонь обгоняет в росте сеголетков окуня (67.4), судака (66.0), ерша (42.0), но отстает от ряпушки (91.0) и налима (118 мм).

Сеголетки рыбной чехони перегоняют в росте чехонь Горьковского водохранилища (82 мм), озер Ильмена и Белого (66 мм). Чехонь Угличского водохранилища в первый год жизни по росту не отличается от рыбной, а южная значительно перегоняет ее в октябре—ноябре,

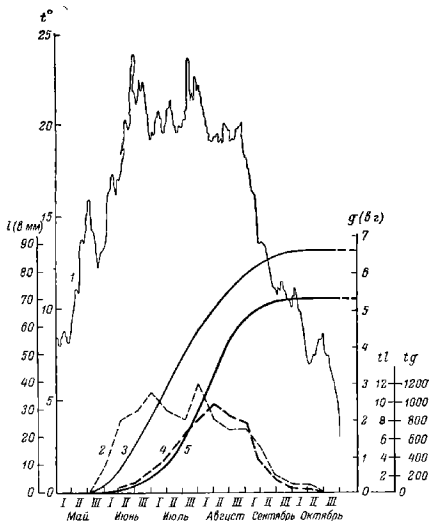


Рис. 3. Рост сеголетков чехони в 1953 г.

1 — температура воды; 2 — приросты длины (в мм); 3 — линейный рост;
4 — приросты веса (в мг); 5 — весовой рост.

так как наша чехонь в это время прекращает питаться и почти не растет (Поддубный, 1955).

Изучение линейного роста взрослой чехони Рыбинского водохранилища проведено на материале двух лет (1953 и 1954 гг.). Для получения наблюдаемых длин (табл. 4) использованы промеры 591 экземпляра чехони майских уловов, взятых перед закладкой годового кольца. Рост рассчитан у 710 экземпляров (табл. 3а и 3б).

Различие в темпе роста самцов и самок существенно. Самки крупнее самцов. Заметное отставание в росте у последних начинается после наступления половой зрелости, в возрасте 3—4 лет. К 10—11 годам разница

Таблица 3а
Линейный рост чехони (в мм) Рыбинского водохранилища
Самки

Положение	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_9	l_{10}	l_{11}	l_{12}	l_{13}	N
1941 г.	95	154	199	236	270	307	332	349	363	374	389	398	404	10
1942 г.	92	153	211	240	279	308	333	358	368	374	394	405		20
1943 г.	89	145	186	235	269	299	318	327	354	363	377			10
1944 г.	89	142	199	237	268	293	306	329	342	354				30
1945 г.	94	156	199	238	250	295	329	330	344					39
1946 г.	114	170	208	250	267	291	307	321						65
1947 г.	96	158	200	223	262	250	302							67
1948 г.	90	144	183	229	246	274								58
1949 г.	91	131	182	212	246									64
1950 г.	88	143	182	222										24
1951 г.	87	135	185											20
1952 г.	89	150												10
1953 г.	93													6
М	93	143	194	232	255	293	313	336	354	369	386	401	404	423
г	93	55	46	38	33	28	25	18	16	15	17	15	8	710

Таблица 3б

Самцы

Положение	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_9	l_{10}	l_{11}	N
1943 г.	89	145	185	231	261	281	297	301	317	327	340	4
1944 г.	89	142	190	229	250	279	289	314	327	340		13
1945 г.	94	154	204	236	253	285	303	314	329			23
1946 г.	114	170	211	250	261	287	294	311				56
1947 г.	96	158	199	216	250	265	284					50
1948 г.	90	144	176	216	240	264						50
1949 г.	91	130	178	202	237							31
1950 г.	89	147	182	219								24
1951 г.	87	135	185									20
1952 г.	89	150										10
1953 г.	93											6
М	93	147	190	224	250	277	293	310	324	333	340	287
г	93	54	43	34	26	27	16	17	14	9	7	

Таблица 4

Размеры чехони (в мм)

	Возраст (в годах)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Непосредственные наблюдения . .	90	148	196	237	267	291	311	326	341	353
Расчисление по Вовку	93	148	192	228	258	286	310	323	339	350
Расчисление по Леа	68	115	161	205	248	283	309	328	340	352

достигает 36—46 мм. Расхождение в росте самцов и самок отмечено многими авторами для чехони из различных подосмов.

Сравнивая расчисленные длины, мы не обнаруживаем феномена Р. Ля. Размеры чехони очень близки к непосредственно наблюдаемым (табл. 4).

Расчисление методом Леа приводит к ошибке в основном у молодых рыб, причем искусственное занижение составляет 10—33 мм, или 4—27%.

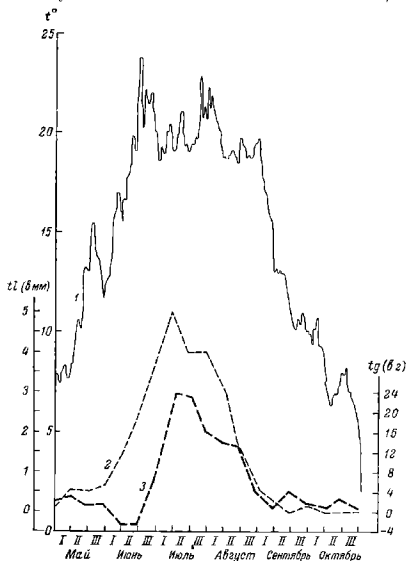


Рис. 4. Декадные приросты длины и веса у самок 6+ в 1953 г.
1 — температура воды; 2 — линейные приросты; 3 — весовые приросты.

Прежде чем перейти к анализу роста отдельных поколений, рассмотрим рост взрослой чехони Рыбинского водохранилища в течение нагульного периода на примере шестигодовых самок улова 1953 г. Крылья сезонного изменения приростов их длины и веса изображены на рис. 4.

Интенсивный линейный рост начинается у взрослой чехони в последних числах мая и продолжается до второй половины августа, т. е. 3—3½ месяца. Прирост длины за это время составляет 93% от годового. Весовой рост начинается позднее — в 20 числах июня, после икрометания, и продолжается до первой половины сентября, т. е. приблизительно 3 месяца.

Прирост веса за это время составляет 99,7% от годового. У самок наблюдается падение веса в конце мая—первой половине июня, связанное с икрометанием. Падение это у самок выражено слабо и отсутствует, как можно было видеть, у молоди.

Величины декадных приростов повторяют ход температурной кривой, что подчеркивает связь скорости роста чехони с температурой воды в первую очередь — через изменение интенсивности потребления пищи и обмена веществ. Это позволяет определить продолжительность нагульного периода чехони по его температурным границам и использовать полученные данные при анализе роста отдельных поколений. Температура начала нагульного периода равна 10—12°, а конца его 8—10° С.

Средние годовые приросты длины тела у одновозрастных рыб различных поколений подвержены довольно значительным колебаниям. Намя подсчитаны отклонения линейных приростов для каждого поколения рыбной чехони от средних многолетних (рис. 5).

Очень хороший рост всех поколений чехони наблюдается в 1946 г. Некоторые поколения хорошо росли в 1949, 1951 и 1953 гг. Родами, неблагоприятными для роста чехони, оказались 1945, 1950 и 1952. Показатели роста чехони в 1947—1948 гг. близки к средним многолетним. Как показано на рис. 5, хорошим ростом чехонь отличается в многоводные и теплые годы. Подобная зависимость установлена также для леща и судака Рыбинского водохранилища А. А. Остроумовым (1955) и В. В. Барсуковым (1955).

Колебания уровня водохранилища имеют серьезное значение в росте рыб. При низком уровне в равнинных водохранилищах типа Рыбинского освобождаются от воды большие площади земли, на которых бурно развивается наземная растительность. Летовавшие земли, затопленные в многоводный год, становятся мощным резервуаром пищи для молоди и взрослой рыбы. Если год высокого уровня отличается к тому же еще благоприятным температурным режимом, то появляется возможность усиления темпа роста рыбы как за счет большей интенсивности питания, так и за счет большей продолжительности вегетационного периода.

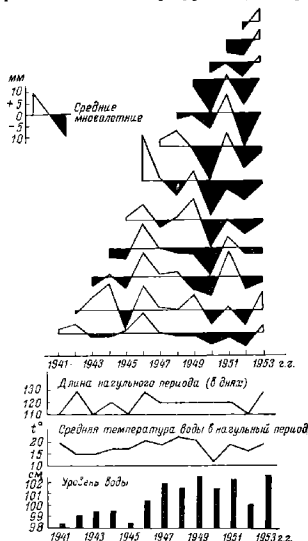


Рис. 5. Отклонения линейных приростов чехони в отдельные годы от средних многолетних. Верхние 12 кривых отражают рост поколений чехони 1942—1952 гг.

Для общей характеристики нарастания веса тела у чехони Рыбинского водохранилища использованы осенние уловы 1953 г.

На основании непосредственных взвешиваний отдельных экземпляров нами установлены средние веса для каждой возрастной группы (табл.5).

Таблица 5
Средний вес чехони (в г)

	Возраст (в годах)													Сред- нее
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Самки	6	30	65	110	160	230	300	386	450	540	653	740	790	392
Самцы	6	30	65	100	140	190	250	296	337	370	418	—	—	270
Оба пола . . .	6	30	65	105	150	210	285	241	392	455	535	—	—	—

Наблюдаемые веса так же, как и фактические длины, не позволяют достаточно полно судить о росте. Основные закономерности весового роста чехони мы попытались выяснить путем построения кривых соотношения веса тела с его длиной. Материал, использованный при этом, группировался по месяцам следующим образом: май — 480 экземпляров чехони, июнь — 576, июль — 611, август — 480, октябрь — 398 и январь—февраль — 270. Для каждого месяца вычерчивалась своя кривая.

Имея кривые отношений G/l , легко проследить весовой рост каждой возрастной группы в течение нагульного периода, как это сделано для самок 6+ (рис. 4), а также определить, какой вес соответствует данной расчисленной длине.

Последнее дает возможность представить весовой рост чехони на протяжении всего ее жизненного цикла (табл. 6). Веса, соответствующие расчисленным длинам, определялись нами по кривой, отражающей вес чехони осенью после окончания летнего роста.

Таблица 6
Весовой рост и приросты веса чехони

	Возраст (в годах)													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Весовой рост (в г)														
Самки	5	37	76	128	183	267	350	430	510	580	670	745	790	
Самцы	5	36	72	116	166	218	268	315	358	390	412	—	—	
Приросты веса (в г)														
Самки	—	32	36	52	55	84	83	80	80	80	80	75	35	
Самцы	—	31	36	44	50	52	50	47	43	32	22	—	—	

Весовые приросты увеличиваются, как видим, у самок и самцов чехони до шестилетнего возраста. У средневозрастной чехони нарастание массы тела идет равномерно и весовые приросты близки по величине. Заметное снижение, связанное со старостью, наступает у самцов 9—10 лет, у самок 12 лет, т. е. в самом конце жизненного цикла.

При сравнении темпа роста чехони волжских водохранилищ и оз. Белого с ростом ее в других водоемах возникают известные трудности, поскольку расчисления производились различными методами. Сегерстрель (Segerstråle, 1933) предложил способ перевода длин, расчисленных методами Леа, в систему эмпирической зависимости. Способ этот, который мы и воспользовались, заключается в восстановлении величины возрастных колец на чешуе и в определении по ним соответствующих длин рыбы по номограмме. Пересчитанные таким образом длины чехони приведены в табл. 7.

Наибольшей длиной отличается донская и нижневолжская чехонь. Волжская в районе Куйбышевского и Горьковского водохранилищ также несколько перегоняет в росте рыбинскую, начиная со второго года жизни. Чехонь Угличского водохранилища по темпу линейного роста мало отличается от рыбинской. Ильменская чехонь растет хуже, а белозерская — значительно хуже. Сравним линейные приросты за отдельные годы жизни (рис. 6). Приросты первых 3—4 лет у южной чехони оказываются значительно выше, но уже на четвертом году они начинают выравниваться, и далее северная чехонь растет лучше. Рост у нее равномерный, и падение его скорости плавное.

Сравнение характеристик роста, вычисленных методом В. В. Васнецова (1934), позволило установить у рыбинской чехони три периода роста (у чехони из южных водоемов их два). Первый период проходят незрелые и созревающие рыбы в возрасте 1—6 лет, второй — зрелая чехонь 6—11-летнего возраста и, наконец, третий — старая 11—13-летняя чехонь. Характеристики роста соответственно: 3.70, 1.59 и 0.73. Разный характер роста делает понятным различие северной и южной чехони; южная — более быстрорастущая и жизненный цикл у нее короче. Кроме этого,

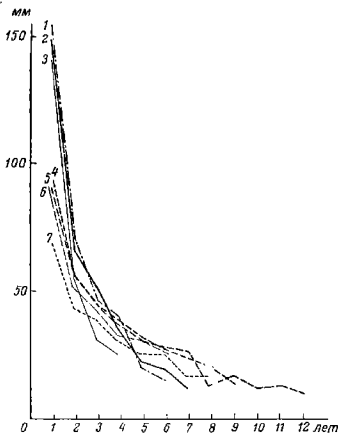


Рис. 6. Годовые приросты чехони (в мм).

1 — Дон; 2 — нижняя Волга; 3 — Аральское море; 4 — Рыбинское водохранилище; 5 — Угличское водохранилище; 6 — оз. Ильмень; 7 — оз. Белое.

Таблица 7

Длина чехони в различных водоемах (в мм)

Водоем	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_9	l_{10}	l_{11}	Год вылова	Автор
Дон	154	223	279	317	336	351			—	—	—	—	В. Н. Тихонов (1928).
Дельта Волги . .	148	212	269	297	319	337	349		—	—	—	—	
Район Куйбышев- ского водохрани- лища	85	166	211	247	280				—	—	—	1955	Наши данные.
Горьковское водо- хранилище . .	83	166	218	249	284	302	328	343	—	—	—	1955	
Рыбинское водо- хранилище . .	93	148	194	232	265	293	318	336	354	369	386	1953	
Угличское водо- хранилище . .		147	190	224	250	277	293	310	324	333	340		
Озеро Ильмень . .	90	146	190	228	260	287	311	331	345	—	—	1954	П. Ф. Домра- чев и Ф. И. Правдин (1926). Наши данные.
Озеро Белое . .	91	142	184	216	246	272	—	—	—	—	—	1953	

она несколько раньше достигает половой зрелости (в возрасте 3 лет, а северная в массе созревает только в 4-летнем возрасте).

Весовой рост чехони из разных водоемов показан в табл. 8.

Одновозрастная донская чехонь опережает в весовом росте рыбинскую. Также несколько лучше растет чехонь в Горьковском водохранилище. Чехонь Куйбышевского и Угличского водохранилищ мало отличается по темпу весового роста, а белозерская и ильменская значительно отстают от рыбинской.

Таблица 8

Весовой рост чехони (в г) из различных водоемов

Водоем	Возраст (в годах)								Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Река Дон	14	55	150	195	295	384	580	—	В. П. Тихонов (1928).
Горьковское водохранилище	—	35	98	156	247	295	375	430	
Район Куйбышевского водохранилища	10	34	79	132	210	—	—	—	Наши данные.
Рыбинское водохранилище	5	37	76	126	180	268	346	424	
Угличское водохранилище		36	72	116	166	218	264	315	
Озеро Белое	6	29	66	116	155	209	290	342	
Озеро Ильмень	—	27	46	75	107	130	—	—	П. Ф. Домрачев и Правдин (1926).
	4	15	34	62	102	160	—	—	

Рассмотрим теперь рост чехони в районе донского водохранилища (табл. 9) до и после образования Рыбинского водохранилища. Выводы о влиянии на рост чехони при этом даны А. А. Кулемина (1944).

Таблица 9

Линейный рост чехони (в мм) в районе верхней Волги

Водоем	Возраст (в годах)						N	Автор
	1	2	3	4	5	6		
Волга в Тутаевском районе	91	155	192	202	246	—	51	} А. А. Кулемин (1944). Наши данные.
Волга в Моложском районе	105	176	221	249	271	295	62	
Рыбинское водохранилище	93	148	192	218	258	285	710	

Учитывая возможную ошибку при небольшом количестве исследованных А. А. Кулеминым рыб, можно говорить об отсутствии изменений темпа линейного роста у волжской чехони в условиях водохранилища. Весовой рост, как можно видеть из табл. 10, подвергся изменению.

Таблица 10

Весовой рост чехони (в г) в районе верхней Волги

Водоем	Возраст (в годах)					Автор
	2+	3+	4+	5+	6+	
Волга в Тутаевском районе	51	69	90	199	—	} А. А. Кулемин (1944). Наши данные.
Волга в Моложском районе	50	80	139	—	254	
Рыбинское водохранилище	65	105	150	210	285	

После образования водохранилища темп весового роста чехони повысился. Современная чехонь более упитана, что, несомненно, связано с улучшением условий питания ее в водохранилище по сравнению с рекой.

Представление об упитанности рыбинской чехони мы можем получить из анализа изменения ее веса в течение года. Минимальный вес, жирность, а следовательно, и упитанность чехонь имеет в конце периода нереста. После окончания нереста начинается интенсивный рост, а упитанность быстро повышается. Максимально упитана рыбинская чехонь в сентябре—октябре, и вылов ее в это время с хозяйственной точки зрения представляет наибольший интерес. У молоди, еще не достигшей половой зрелости, упитанность начинает равномерно повышаться с мая, достигая наибольшей величины в августе—сентябре. Более старая чехонь упитана лучше, так как темп линейного роста у нее замедлен и поступающие питательные вещества в период нагула расходуются в основном на увеличение массы тела. Самцы менее упитаны, чем самки.

Средние коэффициенты упитанности, вычисленные по формуле Фрумкина, показывают, что упитанность рыбинской чехони выше араль-

Таблица 11

Коэффициент упитанности чехони

Водоём	Месяцы наблюдений												Автор
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Аральское море (оба пола)	—	—	—	—	0.88	0.80	0.85	0.89	0.95	0.96	1.21	—	Г. В. Никольский (1940). Ихпш данные.
Рыбинское водохранилище:	1.11	1.12	1.16	1.17	—	0.94	1.12	1.17	1.15	1.13	—	—	
♂	1.07	1.08	1.09	1.10	—	0.90	1.07	1.14	1.10	1.10	—	—	
♀													

ской (табл. 11) и близка к азовской (табл. 12). Угличская и Горьковская чехонь, по нашим данным, не отличается по упитанности от рыбинской, а белозерская упитана значительно хуже. Данные по упитанности чехони в других водоемах, кроме перечисленных, в литературе отсутствуют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные материалы позволяют сделать следующие основные выводы.

Чешуя чехони является достаточно хорошим материалом для определения возраста и обратного расчисления роста.

Чехонь Рыбинского водохранилища отличается большой продолжительностью жизни, равномерным ходом пополнения численности и преобладанием в стаде старшевозрастных рыб, что говорит о достаточно хороших для нее условиях существования в водоеме и вместе с тем о значительном недоиспользовании запасов промыслом.

Молодь чехони по темпу линейного роста в первое лето жизни значительно опережает сеголетков других карповых рыб, обитающих в водохранилище.

Чехонь Рыбинского водохранилища и смежных водоемов растет более равномерно, чем южная, вследствие чего линейные приросты у северной чехони больше начиная с 4-го года жизни.

Чехонь Рыбинского водохранилища имеет более высокий темп весового роста, чем он был свойствен популяции этого вида, обитавшей ранее в реках бассейна верхней Волги.

Верхневолжские водохранилища расположены в северной части ареала чехони, генеративно тепловодной. Поэтому климатические условия района — температурный режим, длина вегетационного периода и т. п. — не могут не отразиться через интенсивность обмена веществ на показателях роста рыбы. Температурный фактор в известной степени лимитирует возможности роста и развития, ограничивая их в каких-то пределах, определяемых видовой спецификой рыб. Это характерно для че-

Таблица 12

Коэффициент упитанности чехони

Водоем	Максимум	Минимум	Среднее у молодых	Среднее у старых
Азовское море	1.34	0.43	0.75	1.03
Рыбинское водохранилище . . .	1.31	0.37	0.87	1.10

хони всех водоемов, лежащих на границе ее распространения (оз. Белое, Ильмень, р. Волхов и др.). Однако по сравнению с белозерской и ильменской рыбинская чехонь обладает лучшим ростом. Причина этого заключается в высокой обеспеченности ее пищей, что подтверждается высокой упитанностью и жирностью водохранилищной чехони. Численность чехони в Рыбинском водохранилище неуклонно увеличивается, значительно возросла встречаемость ее в промысловых уловах. Наибольший удельный вес в них имеют поколения, появившиеся на свет уже после образования водохранилища.

Нужно ожидать, что условия обитания чехони в новых средневолжских водохранилищах также окажутся достаточно благоприятными, а сама рыба станет ценным компонентом промысловой ихтиофауны этих водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. В. 1955. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Рукопись.
- Васнецов Б. В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. Зоолог. журн., т. XIII, вып. 3.
- Вовк Ф. И. 1955. К методике реконструкции роста рыб по чешуе. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Домрачев П. Ф. и Ф. И. Правдин. 1926. Рыбы озера Ильменя и реки Волхова и их рыбохозяйственное значение. Матер. по исслед. р. Волхова и его бассейна, т. X.
- Дрягин П. А. 1933. О рыбных ресурсах Белого озера. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озери. и речн. хоз., т. 16.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. нед. инст., т. 2.
- Лаптев И. П. 1953. О методах обратного расчисления роста рыб. Тр. Томск. гос. ун-та, сер. биол., т. 125.
- Лукин А. В. 1945. О водном заморе. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. гос. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
- Лукин А. В., К. И. Васинин, Ю. К. Попов. 1950. Малоценные и сорные рыбы Татарской республики, их значение в промысле и пути хозяйственного использования. Изв. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол., т. 2.
- Никольский Г. В. 1940. Рыбы Аральского моря. Изд. Моск. общ. испыт. природы.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Поддубный А. Г. 1955. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок», вып. 2.
- Себецов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всесоюз. научно-исслед. инст. пруд. рыбн. хоз., т. IV.
- Тихонов В. Н. 1928. Чехонь бассейна Азовского моря. Тр. Азовско-Черном. экспед., т. III.
- Чугунова Н. И. 1955. О восстановлении истории индивидуальной жизни рыбы по ее чешуе. Зоолог. журн., т. XXXIV, вып. 5.
- Segers trälé. 1933. Über scalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fischen. Acta Zool. Fennica, Bd. 15.

Н. А. Изюмова и А. А. Шигин

ПАЗИТОФАУНА РЫБ ВОЛГИ В РАЙОНАХ ГОРЬКОВСКОГО И КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Изучение паразитофауны рыб Волги началось в основном с начала нашего столетия, но особенно интенсивно ведется с 20-х годов. Вслед за С. Д. Лавровым (1907) паразитофауной рыб бассейна Волги занимался ряд авторов (Левашев, 1921, 1924; Скрибин, 1924; Быховский 1929; Карохин, 1933; 1935; Иванов, 1933, 1940, 1946; Иванов и Мурыгин, 1937; Догель и Быховский, 1939; Дубинин, 1949, 1952; Дубинина, 1949; Лавров, 1949; Судариков, 1952; Кошова, 1951, 1954, 1955 и др.). Существенной особенностью перечисленных работ является то, что они носят, как правило, фаунистический или биологический характер и касаются лишь определенных, далеко не всех групп паразитов. Исключение из этого составляет крупная работа В. А. Догеля и Б. Е. Быховского (1939), в которой авторы дают обстоятельную сводку всей паразитофауны рыб Каспия и дельты Волги, а также работа А. Ф. Кошовой (1955) по паразитам рыб Волги в районе Куйбышева.

Несмотря на значительное количество работ, посвященных паразитофауне рыб Волги, мы не можем сказать, что весь бассейн этой реки охвачен паразитологическими исследованиями в одинаковой степени. Наиболее тщательно изученной оказалась паразитофауна рыб дельты Волги и ее нижнего течения, а средняя Волга и до настоящего времени остается очень слабо изученной. Однако именно эта часть Волги сегодня привлекает к себе особое внимание в связи с предстоящим в недалеком будущем превращением ее в сплошной каскад крупных искусственных водохранилищ.

Изменение гидрологического режима, которым будет сопровождаться процесс формирования новых водохранилищ на Волге, не может не отразиться на взаимоотношениях различных групп животных, в том числе на рыбном населении и на паразитофауне рыб. В ходе этих изменений на вновь создаваемых водохранилищах могут сложиться благоприятные условия для развития некоторых паразитов рыб, что может привести к энцозотиям рыб и домашних животных, а также к усилению паразитарных заболеваний местного населения. Следует особо отметить, что такие условия могут сложиться прежде всего в перестое-выростных хозяйствах, организация которых проектируется в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ.

Для выяснения чрезвычайно важных как в теоретическом, так и в практическом отношении вопросов формирования паразитофауны создаваемых водохранилищ необходимо знать исходную фауну паразитов рыб. С этой целью нами и было предпринято соответствующее обследование

в районе Горьковского и Куйбышевского водохранилищ непосредственно перед их заполнением.

Обследованию был подвергнут весь участок Волги от Щербакова до Куйбышева. Сбор материала производился в трех экспедиционных рейсах в течение лета и осени 1955 г., с июля по октябрь. За это время методом полных паразитологических вскрытий было обследовано 369 экземпляров рыб, относящихся к 19 видам. Из них 171 экземпляр был вскрыт в районе Горьковского водохранилища (15 видов) и 198 — в районе Куйбышевского (13 видов). Инвазированными оказались 90,0% исследованных рыб, причем для района Горьковского водохранилища процент заражения (99,4%) оказался несколько выше, чем для района Куйбышевского (81,8%) (табл. 1).

Таблица 1

Количество обследованных рыб по видам и районам исследований

№ п/п	Название рыбы	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища		Всего		
		вскрыто	заражено	вскрыто	заражено	вскрыто	заражено	% зара- жено
1	Лещ (<i>Abramis brama</i> Linné)	23	23	35	33	58	56	96,6
2	Густера (<i>Blicca bjoerkna</i> Linné)	12	12	20	18	32	30	93,8
3	Белоглазка (<i>Abramis sapo</i> Pallas)	—	—	13	11	13	11	84,6
4	Синец (<i>Abramis ballerus</i> Linné)	—	—	5	3	5	3	60,0
5	Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> Linné)	9	9	5	4	14	13	92,9
6	Елец (<i>Leuciscus leuciscus</i> Linné)	8	8	—	—	8	8	100,0
7	Язь (<i>Leuciscus idus</i> Linné)	7	7	10	9	17	16	94,1
8	Голавль (<i>Leuciscus cephalus</i> Linné)	11	11	—	—	11	11	100,0
9	Жерех (<i>Aspius aspius</i> Linné)	12	11	12	6	24	17	70,8
10	Уклея (<i>Alburnus alburnus</i> Linné)	15	15	—	—	15	15	100,0
11	Чехонь (<i>Pelecus cultratus</i> Linné)	17	17	27	18	44	35	79,5
12	Щиповка (<i>Gobitis taenia</i> Linné)	6	6	—	—	6	6	100,0
13	Пескарь (<i>Gobio gobio</i> Linné)	9	9	—	—	9	9	100,0
14	Щука (<i>Esox lucius</i> Linné)	12	12	7	6	19	18	94,7
15	Судак (<i>Lucioperca lucioperca</i> Linné)	9	9	16	16	27	27	100,0
16	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> Linné)	11	11	23	18	34	29	85,3
17	Ерш (<i>Acerina cernua</i> Linné)	10	10	—	—	10	10	100,0
18	Сом (<i>Silurus glanis</i> Linné)	—	—	5	4	5	4	80,0
19	Стерлядь (<i>Acipenser ruthenus</i> Linné)	—	—	20	16	20	16	80,0
	Всего	171	170	198	162	369	332	90,0

Рыба для вскрытий добывалась промысловыми орудиями лова: сетями, неводами и тралом и, как правило, вылавливалась в русле Волги, ее протоках и затонах. Некоторое исключение из этого составляет июльский рейс в район Горьковского водохранилища, в котором основное

внимание было обращено на изучение паразитофауны рыб приустьевых участков впадающих в Волгу притоков (р. Великая в Ярославской обл. и р. Цокша — в Костромской).¹

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Паразитофауна рыб Волги в районе Горьковского и Куйбышевского водохранилища включает в себя 99 видов, которые по отдельным классам распределяются следующим образом:

Кл. Споровики (Sporozoa)	16 видов
Кл. Инфузории (Infusoria)	3 вида
Кл. Дигенетические сосальщики (Trematoidea)	18 видов
Кл. Моногенетические сосальщики (Monogenoidea)	26 »
Кл. Ленточные черви (Cestodea)	11 »
Кл. Круглые черви (Nematoda)	11 »
Кл. Скребни (Acanthocephala)	5 »
Кл. Пиявки (Hirudinea)	2 вида
Кл. Пластинчатожаберные (Lamellibranchia)	1 вид
Кл. Ракообразные (Crustacea)	6 видов

Ниже приводится список обнаруженных паразитов с указанием по каждому из них хозяев, места паразитирования в теле рыбы, а также показателей зараженности рыб отдельно для района Горьковского и Куйбышевского водохранилищ (табл. 2).

Из приведенной табл. 2 видно, что паразитофауна рыб Волги на участке Куйбышевского водохранилища наряду с некоторыми общими чертами имеет и значительные отличия от паразитофауны рыб района Горьковского водохранилища. Отличия эти касаются как видового состава паразитофауны рыб, так и степени зараженности рыб сравниваемых участков Волги. Причем фауна паразитов рыб в Куйбышевском участке беднее, чем в Горьковском. Подробнее на этом мы остановимся при разборе отдельных групп паразитов.

Споровики

В обследованных нами рыбах найдено 16 видов споровиков, 15 из которых представлены микоспоридиями, относящимися к 4 родам, и 1 — микоспоридией *Blistophora acerinae*. Наибольшее число видов (10) относится к роду *Muxobolus*.

В районе Горьковского водохранилища зарегистрировано 14 видов споровиков, из которых наиболее обычными являются *Muxidium lieberkühni* (у 50% вскрытых щук), *Muxobolus musculi* (у 64.7% чехоней), *Muxobolus volgensis* (мелкие цисты у 44.4% судаков) и *Muxobolus bramae* (на жабрах леща — 14.7%, язя — 42.9% и голавля — 27.3%). Остальные виды споровиков более редки и встречаются обычно в очень незначительном количестве (табл. 2).

Рыбы района Куйбышевского водохранилища заражены споровиками в еще меньшей степени. Здесь зарегистрировано только 9 видов микоспоридий, 5 из которых встречены всего по одному разу. Наиболее обычные здесь те же самые виды, что и в районе Горьковского водохранилища.

¹ Между авторами работа распределялась следующим образом: сборы и обработка материалов нильского реisa в район Куйбышевского водохранилища произведены Н. А. Изюмовой (145 экз.), а нильского реisa в район Горьковского водохранилища и сентябрьского в район Куйбышевского и Горьковского водохранилищ — А. А. Шигин; литературное оформление статьи проводилось совместно.

Таблица 2

№ п/п	Названия паразитов	Рыбы	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища	
				% зараженных	Количество паразитов (минимум — максимум; среднее)	% зараженных	Количество паразитов (минимум — максимум; среднее)
1	Muxidium liebeckthni . . .	Шука.	Мочевой пузырь.	50,0	20—20 : 20	28,7	—
2	M. pfefferi	Елец.	Почки.	20,0	7—7 : 7	—	—
		Язь.	»	14,3	2—2 : 2	—	—
3	Muxosoma dujardini . . .	Шука.	Жабры.	8,9	150—150 : 150	14,8	Мало.
		Елец.	»	16,6	2—4 : 3	—	—
4	Muxobolus bramae	Чехонь.	»	17,4	4—60 : 95	11,4	Мало.
		Язь.	»	—	1—4 : 2	8,7	»
		Голавль.	»	42,9	2—6 : 4	—	—
5	M. carassii	Язь.	Стенки кишечника.	27,3	1—1 : 1	—	—
6	M. cuprini	Плотва.	Почки.	14,3	15—15 : 15	—	—
7	M. dispar	Голавль.	»	11,1	1—2 : 2	—	—
8	M. dogieli	Язь.	Жабры.	19,2	—	10,0	Мало.
9	M. ellipsoides	Чехонь.	Сердце.	5,9	2—2 : 2	—	—
10	M. exiguus	»	Жабры.	—	—	3,7	Мало.
		Плотва.	»	25,0	2—3 : 3	—	—
		Елец.	»	—	—	2,8	Мало.
11	M. musculi	Белоглазка.	Мышцы.	—	—	46,1	»
		Чехонь.	»	64,7	Умеренно	28,8	Умеренно.
12	M. oviformis	Голавль.	Хвостовой плавник.	9,1	3—3 : 3	—	—
		Пескарь.	То же.	—	1—1 : 1	—	—
		Уклея.	Жабры.	11,2	3—3 : 3	—	—
13	M. physophilus	Елец.	Плавательный пузырь.	12,5	4—4 : 4	—	—
14	M. volgensis	Судак.	Жабры.	44,4	2—5 : 4	28,0	Мало.
15	Henleghya psogozemica .	Шука.	»	8,3	20—20 : 20	14,3	»

Таблица 2 (продолжение)

№ п/п	Название паразитов	Рыба	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища	
				% зараж- ения	количество парази- тов (минимум — максимум : сред- нее)	% зараже- ния	количество паразитов (минимум — максим- ум : среднее)
16	<i>Pistophora aserinae</i> . . .	Окунь.	Стенки кишечни- ка. Жабры.	9.1	Много.	—	—
17	<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	Лещ.	»	21.7	8—75 : 25	2.8	2—2 : 2
		Плотва.	»	44.4	1—25 : 8	—	—
		Елец.	»	25.0	2—6 : 4	—	—
		Язь.	»	14.3	4—4 : 4	—	—
		Голавль.	»	54.6	4—50 : 19	—	—
		Жерех.	»	16.6	2—4 : 3	—	—
		Чехонь.	»	5.9	2—2 : 2	—	—
		Щука.	»	8.3	6—6 : 6	—	—
		Судак.	»	22.2	4—25	—	—
		Елец.	»	12.5	10—10 : 10	—	—
18	<i>Trichodina domerguei</i> . .	Язь.	»	14.3	50—50 : 50	—	—
		Чехонь.	»	17.6	2—6 : 5	—	Мало.
		Судак.	»	22.2	До 100	12.5	«
		Окунь.	»	9.1	4—4 : 4	—	—
		Сом.	»	—	—	20	Очень много.
		Окунь.	Мочевой пузырь.	9.1	10—10 : 10	—	—
19	<i>T. urticae</i>	Сом.	Кишечник.	—	—	20	16—16 : 16
		Щука.	»	33.3	1—20 : 9	14.3	18—18 : 18
		Судак.	»	55.6	2—67 : 28	12.5	19—49 : 34
		Окунь.	»	9.1	17—17 : 17	—	—
		Лещ.	Жабры.	30.4	1—12 : 4	5.6	4—6 : 5
		Густера.	»	23.9	2—16 : 7	5.0	2—2 : 2
		Плотва.	»	22.2	1—2 : 2	—	—
		Елец.	»	76.0	2—26 : 10	—	—
		Язь.	»	28.6	2—4 : 3	—	—
		Уклея.	»	90.0	1—20 : 7	—	—
20	<i>Vaccinulus polymorphus</i> .						

Таблица 2 (продолжение)

[illegible]

Таблица 2 (продолжение)

№ п.п.	Название паразитов	Рыбы	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Кузбассовского водохранилища	
				% заражен- ния	количество паразитов (минимум — максимум : среднее)	% заражен- ния	количество паразитов (минимум — максимум : среднее)
27	<i>Azygia lucii</i>	Шука.	Желудок.	41,7	2—6 : 4	28,7	1—3 : 2
28	<i>Phyllodistomum folium</i>	Окунь.	»	44,4	1—21 : 8	—	—
29	<i>P. pseudofolium</i>	Шука.	»	9,1	1—1 : 1	—	—
30	<i>P. elongatum</i>	Окунь.	Почки.	16,7	1—2 : 2	14,3	7—7 : 7
		Ерш.	»	36,4	1—1 : 1	—	—
		Чехонь.	»	60,0	1—3 : 3	—	—
		Лещ.	»	5,9	2—2 : 2	—	—
		»	»	—	—	7,6	4—4 : 4
		»	»	8,7	3—4 : 4	2,8	1—1 : 1
		Густера.	»	14,3	3—19 : 7	—	—
		Яз.	»	18,2	1—1 : 1	—	—
		Голавль.	»	23,0	1—9 : 2	—	—
		Дерех.	»	13,3	1—4 : 2	16,6	2—3 : 2
		Уклея.	»	18,6	2—4 : 3	—	—
		Щиповка.	»	22,2	1—1 : 1	—	—
		Пескарь.	»	—	—	—	—
		Белоглазка.	»	88,9	3—1116 : 208	15,3	6—8 : 7
		Судак.	»	70,0	2—344 : 43	98,7	7—1000 : 143
		Лещ.	Хрусталик.	91,7	16—190 : 46	45,7	6—36 : 16
		Густера.	»	100	8—189 : 39	25,0	2—18 : 10
		Щука.	»	87,5	1—66 : 28	20,0	6—6 : 6
		Елец.	»	100,0	6—176 : 44	80	4—16 : 3
		Яз.	»	90,3	2—14 : 3	—	—
		Голавль.	»	33,3	3—25 : 15	—	—
		Дерех.	»	73,3	1—11 : 4	—	—
		Уклея.	»	76,4	2—30 : 7	44,4	2—34 : 12
		Чехонь.	»	16,7	4—12 : 8	28,7	2—2 : 2
		Шука.	»	33,3	1—8 : 6	—	—
		Судак.	»	72,7	2—86 : 31	—	—
		Окунь.	Студенистое тело глаза.	—	—	—	—
31	<i>P. dogieli</i>	Шука.	Желудок.	41,7	2—6 : 4	28,7	1—3 : 2
32	<i>P. angulatum</i>	Окунь.	»	44,4	1—21 : 8	—	—
33	<i>Diplostomulum spathaceum</i>	Шука.	»	9,1	1—1 : 1	—	—
		Окунь.	»	16,7	1—2 : 2	14,3	7—7 : 7
		Ерш.	»	36,4	1—1 : 1	—	—
		Чехонь.	»	60,0	1—3 : 3	—	—
		Лещ.	»	5,9	2—2 : 2	—	—
		»	»	—	—	7,6	4—4 : 4
		»	»	8,7	3—4 : 4	2,8	1—1 : 1
		Густера.	»	14,3	3—19 : 7	—	—
		Яз.	»	18,2	1—1 : 1	—	—
		Голавль.	»	23,0	1—9 : 2	16,6	2—3 : 2
		Дерех.	»	13,3	1—4 : 2	—	—
		Уклея.	»	18,6	2—4 : 3	—	—
		Щиповка.	»	22,2	1—1 : 1	—	—
		Пескарь.	»	—	—	—	—
		Белоглазка.	»	88,9	3—1116 : 208	15,3	6—8 : 7
		Судак.	»	70,0	2—344 : 43	98,7	7—1000 : 143
		Лещ.	Хрусталик.	91,7	16—190 : 46	45,7	6—36 : 16
		Густера.	»	100	8—189 : 39	25,0	2—18 : 10
		Щука.	»	87,5	1—66 : 28	20,0	6—6 : 6
		Елец.	»	100,0	6—176 : 44	80	4—16 : 3
		Яз.	»	90,3	2—14 : 3	—	—
		Голавль.	»	33,3	3—25 : 15	—	—
		Дерех.	»	73,3	1—11 : 4	—	—
		Уклея.	»	76,4	2—30 : 7	44,4	2—34 : 12
		Чехонь.	»	16,7	4—12 : 8	28,7	2—2 : 2
		Шука.	»	33,3	1—8 : 6	—	—
		Судак.	»	72,7	2—86 : 31	—	—
		Окунь.	Студенистое тело глаза.	—	—	—	—

Таблица 2 (продолжение)

№ п/п	Название паразитов	Рыбы	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища	
				% заражены	количество паразитов (минимум : максимум : среднее)	% заражены	количество паразитов (минимум : максимум : среднее)
33	<i>Diplostomulum spathaceum</i>	Ерш. Белоплутка. Окунь.	Хрусталик. » Студенистое тело глаза.	100 — 18,2	4—56 : 16 — 6—58 : 32	— 15,2 4,3	— 8—16 : 12 16—16 : 16
34	<i>D. clavatum</i>	Щука. Язь. Елец. Густера. Елец. Жерех. Судак. Окунь. Ерш.	» Полость тела. » » » » » » »	16,7 14,3 4,4 33,3 12,5 8,3 66,7 81,8 90	9—19 : 14 1—1 : 1 1—1 : 1 3—130 : 41 6—6 : 5 5—5 : 5 7—67 : 26 1—150 : 43 2—100 : 41	— — — — — — — 30,4 —	
35	<i>Tetracotyle percaefluviatilis</i>	Язь. Щука. Елец. Густера. Плотва. Елец. Язь. Голавль. Жерех. Уклея. Чехонь. Щиповка. Пескарь. Щука. Судак. Окунь. Ерш.	Жабры, сердце. Плавники. Мышцы. » » » » » » » » » » » » » » »	14,8 11,8 73,3 75,0 77,8 37,5 85,7 86,4 16,5 80,0 82,4 100,0 88,9 75,0 33,3 9,1 80,0	3—6 : 5 1—4 : 9 1—25 : 10 3—120 : 61 14—100 : 61 3—75 : 27 4—75 : 20 1—50 : 35 2—100 : 51 1—25 : 5 1—24 : 9 15—75 : 40 3—25 : 12 3—100 : 25 6—25 : 16 2—2 : 2 6—12—8	— — — — — — — — — — — — — — — — —	
36	<i>Sanguinicola volgensis</i>	Язь. Щука. Елец. Густера. Плотва. Елец. Язь. Голавль. Жерех. Уклея. Чехонь. Щиповка. Пескарь. Щука. Судак. Окунь. Ерш.	Жабры, сердце. Плавники. Мышцы. » » » » » » » » » » » » » » » »	14,8 11,8 73,3 75,0 77,8 37,5 85,7 86,4 16,5 80,0 82,4 100,0 88,9 75,0 33,3 9,1 80,0	3—6 : 5 1—4 : 9 1—25 : 10 3—120 : 61 14—100 : 61 3—75 : 27 4—75 : 20 1—50 : 35 2—100 : 51 1—25 : 5 1—24 : 9 15—75 : 40 3—25 : 12 3—100 : 25 6—25 : 16 2—2 : 2 6—12—8	— — — — — — — — — — — — — — — — — —	
37	<i>Trematoda sp. (metacercaria)</i>	Язь. Щука. Елец. Густера. Плотва. Елец. Язь. Голавль. Жерех. Уклея. Чехонь. Щиповка. Пескарь. Щука. Судак. Окунь. Ерш.	Жабры, сердце. Плавники. Мышцы. » » » » » » » » » » » » » » » » »	14,8 11,8 73,3 75,0 77,8 37,5 85,7 86,4 16,5 80,0 82,4 100,0 88,9 75,0 33,3 9,1 80,0	3—6 : 5 1—4 : 9 1—25 : 10 3—120 : 61 14—100 : 61 3—75 : 27 4—75 : 20 1—50 : 35 2—100 : 51 1—25 : 5 1—24 : 9 15—75 : 40 3—25 : 12 3—100 : 25 6—25 : 16 2—2 : 2 6—12—8	— — — — — — — — — — — — — — — — — — —	

Таблица 2 (продолжение)

№ п/д	Название паразитов	Рыбы	Пораненные органы	Район Горьковского водо- храмизца		Район Куйбышевского водо- храмизца	
				% зараже- ния	количество па- разитов (минимум — максимум : сред- нее)	% зараже- ния	количество паразитов (минимум — максимум : среднее)
37	<i>Trematoda</i> sp. (metacercaria)	Белоголазка. Синец.	Мышцы.	—	—	23,7	6—8 : 7
38	<i>Dasytyrogynus auriculatus</i>	Донец.	Жабры.	21,7	6—22 : 15	40,0	8—9 : 9
39	<i>D. alatus</i>	Укляя.	»	6,7	2—2 : 2	5,8	6—15 : 11
40	<i>D. amphibothrium</i>	Елец.	»	60,0	2—32 : 9	—	—
41	<i>D. cordus</i>	Елец.	»	37,5	2—16 : 5	—	—
42	<i>D. cornu</i>	Донец.	»	13,1	6—46 : 19	—	—
43	<i>D. crucifer</i>	Густера.	»	33,3	2—14 : 8	—	—
44	<i>D. crucifer</i>	Плотва.	»	33,3	8—26 : 19	—	—
45	<i>D. cryptomerus</i>	Донец.	»	4,4	2—2 : 2	—	—
46	<i>D. difformis</i>	Плотва.	»	55,6	2—42 : 25	—	—
47	<i>D. falcatus</i>	Щекать.	»	44,4	2—6 : 4	—	—
48	<i>D. fraternus</i>	Голавль.	»	15,2	4—6 : 5	—	—
49	<i>D. minor</i>	Донец.	»	33,2	4—78 : 24	8,5	2—4 : 3
50	<i>D. nanus</i>	Укляя.	»	13,3	2—2 : 2	—	—
51	<i>D. parvus</i>	Донец.	»	6,7	4—4 : 4	—	—
52	<i>D. propinquus</i>	Плотва.	»	4,4	14—14 : 14	—	—
53	<i>D. similis</i>	Голавль.	»	11,1	20—20 : 20	—	—
54	<i>D. simplicimalleata</i>	Белоголазка.	»	54,6	2—10 : 7	—	—
55	<i>D. sphirna</i>	Густера.	»	20,0	1—2 : 2	38,4	2—22 : 12
56	<i>D. tuba</i>	Елец.	»	32,8	2—12 : 9	—	—
57	<i>D. tuba</i>	Язь.	»	30,9	4—58 : 14	—	—
58	<i>D. tuba</i>	Щекать.	»	20,0	2—6 : 5	—	—
59	<i>D. tuba</i>	Чехонь.	»	32,4	10—78 : 42	22,2	1—48 : 15
60	<i>D. tuba</i>	Донец.	»	21,7	2—12 : 7	—	—
61	<i>D. tuba</i>	Густера.	»	58,3	4—26 : 13	—	—
62	<i>D. tuba</i>	Елец.	»	12,5	2—2 : 2	—	—
63	<i>D. tuba</i>	Язь.	»	71,4	14—38 : 27	8,3	2—2 : 2
64	<i>D. tuba</i>	Щекать.	»	16,6	4—6 : 5	—	—

Таблица 2 (продолжение)

№ п/п	Название паразитов	Рыбы	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Кузнецкого водохранилища	
				% заражен- ных	количество парази- тов (минимум— максимум : сред- нее)	% заражен- ных	количество паразитов (минимум—максимум : среднее)
56	<i>D. zandti</i>	Лещ.	Жабры.	—	—	2,8	4—4 : 4
57	<i>D. wunderi</i>	» Судак.		34,8	2—104 : 26	11,4	9—28 : 18
58	<i>Ancystrocephalus paradoxus</i> {	Окуль.		66,7	2—14 : 7	12,5	6—24 : 15
59	<i>Tetraodonchus monenteron</i> . {	Щука.		8,1	2—2 : 2	3,4	2—2 : 2
60	<i>Gyrodactylus medius</i>	Лещ.		66,7	2—16 : 6	57,2	4—62 : 20
61	<i>G. parvicorpus</i>	Язь.		4,4	10—10 : 10	—	—
62	<i>Diclibothrium armatum</i>	Лещ.		14,3	2—2 : 2	—	—
		Стерлядь.		—	—	8,5	2—64 : 24
		Лещ.		85,2	1—16 : 7	25,0	1—2 : 2
		Густера.		58,3	4—16 : 8	60,0	2—16 : 8
63	<i>Diplozoon paradoxum</i>	Плотва.	Полость тела. Кишечник.	55,6	1—4 : 2	35,0	4—6 : 5
		Елец.		50,0	2—6 : 4	20,0	16—16 : 16
		Язь.		42,9	2—4 : 3	10,0	8—8 : 8
		Голавль.		27,3	2—2 : 2	—	2—6 : 4
		Жерех.		75,0	1—7 : 3	33,3	—
		Уклея.		46,7	1—4 : 2	—	—
		Чехонь.		11,8	1—1 : 1	—	—
		Белоглазка.		—	—	69,2	4—18 : 11
		Сиг.		—	—	20,0	4—4 : 4
		Стерлядь.		—	—	45,0	1—4 : 2
64	<i>Amphilina foliacea</i>	Лещ.	Полость тела. Кишечник.	47,8	1—29 : 8	42,8	1—21 : 8
		Густера.		8,3	22—22 : 22	20,0	2—2 : 2
		Плотва.		22,2	2—2 : 2	—	—
		Елец.		25,0	1—13 : 7	—	—
		Жерех.		8,3	1—1 : 1	—	—
		Щиповка.		16,3	8—8 : 8	—	—
		Язь.		—	—	10,0	6—6 : 6
		Лещ.		13,1	1—68 : 24	5,6	4—4 : 4
		Густера.		25,0	1—2 : 1	5,0	1—1 : 1
65	<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	Лещ.	Полость тела. Кишечник.	—	—	—	—
		Густера.		—	—	—	—
		Плотва.		—	—	—	—
		Елец.		—	—	—	—
		Жерех.		—	—	—	—
		Щиповка.		—	—	—	—
		Язь.		—	—	—	—
		Лещ.		—	—	—	—
		Густера.		—	—	—	—
66	<i>Caryophyllaeus fenitica</i>	Лещ.		—	—	—	—

Таблица 2 (н. родоимение)

№ п.п.	Название паразитов	Рыбы	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища	
				% заражений	количество паразитов (минимум : максимум : среднее)	% заражений	количество паразитов (минимум : максимум : среднее)
66	<i>Caryophyllaeides fennica</i>	Елец.	Кишечник.	12,5	1—1 : 1	—	—
		Яз.	»	42,9	1—6 : 5	—	—
		Шиповка.	»	33,3	1—2 : 2	—	—
		Белоглазка.	»	—	—	7,6	1—1 : 1
		Щука.	»	75,0	1—39 : 6	42,9	1—2 : 1
67	<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Окунь.	»	15,2	1—3 : 2	—	—
		Сом.	Печень.	—	—	20,0	1—1 : 1
		Щука.	»	8,3	1—1 : 1	14,3	1—1 : 1
		Окунь.	»	—	—	26,8	1—4 : 9
		Голавль.	Кишечник.	9,1	2—9 : 9	—	—
68	<i>Eubothrium stassum</i>	Пескарь.	»	11,1	2—2 : 2	—	—
		Ерш.	»	10,0	2—2 : 2	—	—
		Елец.	Полость тела.	12,5	1—1 : 1	—	—
		Уклея.	»	13,8	1—1 : 1	—	—
		Щука.	Семечник.	8,3	2—2 : 2	—	—
69	<i>Diphylobothrium latum</i>	Ерш.	Кишечник.	20,0	1—4 : 3	—	—
		Сом.	»	—	—	20,0	1—1 : 1
		Голавль.	»	18,2	2—4 : 3	—	—
		Окунь.	»	27,3	1—3 : 2	—	—
		Елец.	»	12,5	2—2 : 2	—	—
70	<i>Proteocephalus cernuae</i>	Яз.	»	28,6	2—2 : 2	—	—
		Голавль.	»	27,3	4—9 : 6	—	—
		Жерех.	»	8,3	1—1 : 1	—	—
		Синец.	»	—	—	8,3	3—3 : 3
		Щука.	»	16,7	2—5 : 4	20,0	4—4 : 4
71	<i>P. sp.</i>	Судак.	»	11,1	2—2 : 2	—	—
		Лен.	Печень.	13,1	1—5 : 2	—	—
		Густера.	»	8,3	1—1 : 1	—	—
		Елец.	»	12,5	3—3 : 3	—	—
72	<i>P. oscuatus</i>	Елец.	»	—	—	—	—
		Яз.	»	—	—	—	—
		Щука.	»	—	—	—	—
		Окунь.	»	—	—	—	—
		Ерш.	»	—	—	—	—
73	<i>P. sp.</i>	Елец.	»	—	—	—	—
		Яз.	»	—	—	—	—
		Щука.	»	—	—	—	—
		Окунь.	»	—	—	—	—
		Ерш.	»	—	—	—	—
74	<i>P. sp.</i>	Елец.	»	—	—	—	—
		Яз.	»	—	—	—	—
		Щука.	»	—	—	—	—
		Окунь.	»	—	—	—	—
		Ерш.	»	—	—	—	—
75	<i>Rhaphidascaris acis</i>	Елец.	»	—	—	—	—
		Яз.	»	—	—	—	—
		Щука.	»	—	—	—	—
		Окунь.	»	—	—	—	—
		Ерш.	»	—	—	—	—

Таблица 2 (продолжение)

№ п/п	Название паразитов	Рыбы	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища	
				% зара- знен- ия	количество паразитов (минимум — максимум : среднее)	% зара- знен- ия	количество паразитов (минимум — максимум : среднее)
75	<i>Rhabdiascatis acus</i>	Язь. Уклея. Чехонь. Судак.	Печень.	28,6	2—8 : 5	—	—
			»	6,7	1—1 : 1	—	—
			»	5,9	1—1 : 1	—	—
76	<i>Contracosium bidentatum</i>	Стерлядь. Уклея. Лещ.	Желудок.	68,7	1—7 : 2	—	—
			Кишечник.	40,0	1—4 : 2	15,0	1—2 : 2
			»	—	—	2,8	1—1 : 1
77	<i>Rhabdochona denudata</i>	Язь. Головень.	Студенистое тело глаза.	18,2	4—7 : 6	10,0	3—3 : 3
			То же.	11,8	1—28 : 15	—	—
			»	44,4	4—31 : 15	6,3	4—4 : 4
78	<i>Desmidozocella</i> sp.	Окунь. Язь. Жерех.	Кишечник.	18,2	6—30 : 18	—	—
			»	28,7	1—4 : 3	—	—
			»	8,3	2—2 : 2	—	—
79	<i>Camallanus lacustris</i>	Шука. Судак. Окунь.	»	8,3	3—3 : 3	—	—
			»	66,7	1—6 : 3	18,8	2—6 : 4
			»	45,4	1—6 : 2	17,3	1—15 : 8
80	<i>C. truncatus</i>	Ерш. Головень. Жерех.	»	10,0	3—3 : 3	—	—
			»	9,1	1—1 : 1	—	—
			»	25,0	1—9 : 4	—	—
81	<i>C. larvae</i> sp.	Пескарь. Судак. Окунь.	»	11,1	1—1 : 1	—	—
			»	100	3—120 : 30	50	2—6 : 4
			»	54,5	2—38 : 12	—	—
82	<i>C. truncatus</i>	Ерш. Лещ.	»	10,0	1—4 : 4	—	—
			»	4,4	2—2 : 2	—	—
			»	72,7	1—16 : 9	—	—
83	<i>C. larvae</i> sp.	Головень. Уклея. Чехонь.	»	6,7	1—1 : 1	—	—
			»	41,2	1—11 : 3	3,7	1—1 : 1
			»	16,7	1—1 : 1	—	—
84	<i>C. larvae</i> sp.	Шука. Судак.	»	22,2	2—6 : 4	6,5	2—2 : 2

Таблица 2 (продолжение)

№ деп	Название паразитов	Рыбы	Паразитные органы ¹	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища	
				% заражен- ия	количество паразитов (минимум — максимум; среднее)	% зараже- ния	количество паразитов (минимум — максимум; среднее)
81	<i>C. larvae</i> sp.	Окунь. Ерш. Жерех.	Кишечник. »	— 10,0	— 2—2 : 2	4,3	2—2 : 2 —
82	<i>Phyllostoma abdominalis</i>	Лещ.	Полость тела. Под кожей.	14,4	1—1 : 1	8,3	3—3 : 3 —
83	<i>Cyathopsis acipenseris</i>	Стерлядь. Елец.	Кишечник. »	12,5 14,3	12—12 : 12 2—2 : 2	10	7—12 : 10 —
84	<i>Capillaria tuberculata</i>	Язь. Стерлядь.	» »	— —	— —	—	— —
85	<i>C. brevispicula</i>	Сом. Окунь.	» »	— —	— —	10 60	4—9 : 7 2—63—24
86	<i>Echinorhynchus clavula</i>	Язь. Шука.	» »	— 8,9	— 1—1 : 1	4,3 10	3—3 : 3 1—1 : 1
87	<i>Acanthocephalus luci</i>	Судак. Окунь.	» »	11,1 18,2	33—33 : 33 3—7 : 3	— —	— —
88	<i>A. anguillae</i>	Язь. Жерех.	» »	25,6 16,8	1—1 : 1 1—1 : 1	10	1—6 : 3 6—6 : 6
89	<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	Лещ. Язь.	» »	— —	— —	— 2,8	— 4—4 : 4
90	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	Уклея. Жерех. Лещ.	» » »	6,7 8,7 8,3	1—1 : 0 1—1 : 1 8—8 : 3	10 — —	1—1 : 1 — —
91	<i>Piscicola geometra</i>	Густера. Плотва. Жерех. Шука.	» » » »	11,1 8,9 8,3 11,1	1—1 : 1 2—2 : 2 2—2 : 2 2—2 : 2	— — — —	— — — —
92	<i>Hemiclepsis marginata</i>	Сом. Лещ.	» »	— 4,4	— 1—1 : 1	20	— 3—3 : 3
93	<i>Glochidium</i> sp.	Густера. »	Полость рта. Жабры.	4,4 8,9	2—2 : 2 2—2 : 2	— —	— —

Таблица 2 (продолжение)

№ пп	Название паразитов	Рыбы	Пораженные органы	Район Горьковского водохранилища		Район Кузнецовского водохранилища	
				% зараженных	число паразитов (минимум — максимум : среднее)	% зараженных	число паразитов (минимум — максимум : среднее)
93	<i>Glochidium</i> sp.	Елец.	Жабры.	25,0	2—3 : 2	—	—
		Язь.	»	28,6	2—2 : 2	—	—
		Голавль.	»	9,1	24—24 : 24	—	—
		Жерех.	»	8,3	4—4 : 4	—	—
		Уклея.	»	18,8	2—9 : 6	—	—
		Чехонь.	»	47,0	2—64 : 20	—	—
94	<i>Ergasilus sieboldi</i>	Щука.	»	33,3	4—10 : 7	—	—
		Судак.	»	44,4	6—52 : 23	—	—
		Окунь.	»	54,5	2—650 : 131	19,4	19—55 : 38
		Ерш.	»	80,0	16—54 : 32	—	—
		Лещ.	»	8,7	4—4 : 4	—	—
		Язь.	»	28,6	2—3 : 3	10	16—16 : 16
95	<i>Lamprologena pulella</i>	Уклея.	»	6,7	2—2 : 2	—	—
		Чехонь.	»	5,9	2—2 : 2	—	—
		Щука.	»	41,7	2—6 : 4	71,5	2—16 : 6
		Голавль.	»	33,6	1—10 : 4	—	—
		Жерех.	»	8,3	2—2 : 2	25,0	2—10 : 5
		Лещ.	»	—	—	2,8	1—1 : 1
96	<i>Achtheres percarum</i>	Язь.	»	—	—	20	2—4 : 8
		Судак.	»	—	—	28	4—4 : 4
		Окунь.	»	11,1	6—6 : 6	25,0	2—12—7
		Язь.	Плавники.	42,9	1—3 : 2	4,3	2—2 : 2
		Голавль.	»	28	1—1 : 1	—	—
		Жерех.	»	8,3	1—1 : 1	—	—
97	<i>Tracheliastes polycarpus</i>	Лещ.	»	13,1	1—4 : 3	—	—
		Щука.	»	25,0	2—20 : 8	—	—
		Уклея.	»	33,3	1—2 : 1	—	—
		Голавль.	»	38,4	1—6 : 3	—	—
		Щука.	»	25,0	2—6 : 4	—	—
		Судак.	»	38,3	1—15 : 6	—	—
98	<i>Argulus coregoni</i>	Елец.	»	—	—	—	—
		Язь.	»	—	—	—	—
		Судак.	»	—	—	—	—
		Окунь.	»	—	—	—	—
		Голавль.	»	—	—	—	—
		Жерех.	»	—	—	—	—
99	<i>A. foliaceus</i>	Лещ.	»	—	—	—	—
		Язь.	»	—	—	—	—
		Судак.	»	—	—	—	—
		Окунь.	»	—	—	—	—
		Голавль.	»	—	—	—	—
		Жерех.	»	—	—	—	—

Инфузории

В нашем материале паразитические инфузории представлены всего тремя видами, из которых один (*Trichodina urinaria*) обнаружен только раз в количестве 10 экземпляров, а два других вида (*Ichthyophthirius multifiliis* и *Trichodina domerguei*) довольно обычны в рыбах района Горьковского водохранилища. Хотя они встречаются и в небольшом количестве, но у широкого круга хозяев, при частоте встречаемости, доходящей у голавля до 54.6% (*Ichthyophthirius*) и у судака до 22.2% (*Trichodina*).

Инфузории — наиболее характерные показатели степени зараженности рыбы русла Волги и приустьевых участков ее притоков. При сравнении рыб, добытых из приустьевых участков притоков Волги и из русла ее, выяснилось, что первые заражены *Ichthyophthirius multifiliis* на 40.0% и *Trichodina domerguei* — на 21.8%, а вторые соответственно — на 1.25 и 5.0%.

Дигенетические сосальщики

Из 18 видов трематод, зарегистрированных нами, 13 представлены взрослыми формами, 4 — личиночными и 1 — *Bucephalus polymorphus* — во взрослом состоянии паразитирует у хищных, а в личиночном — у многих карповых рыб.

Из форм, для которых рыбы являются окончательными хозяевами, наиболее распространены *Allocreadium isporum*, *Sphaerostoma bramae* и *Phyllodistomum dogieli*, встреченные почти у всех карповых рыб, а также характерные для хищных рыб *Bucephalus polymorphus*, *Bunodera luciopercae* и *Azygia lucii*. К ним же следует причислить и специфического паразита судака *Phyllodistomum angulatum*, обнаруженного почти у всех вскрытых судаков при интенсивности заражения, достигающей 1000 и более паразитов в одной рыбе. Остальные виды трематод редки или паразитируют в малоценных рыбах, а поэтому не могут иметь большого практического значения.

Личиночные формы трематод представляют наибольший интерес и с точки зрения их патогенности для рыб и главным образом как источники паразитарной инвазии домашних животных и человека. Поэтому на них мы остановимся подробнее.

В мускулатуре всех обследованных рыб, за исключением сома и стерляди, были обнаружены личинки трематод. В некоторых случаях зараженность ими была настолько велика, что в 2-граммовой пробе, взятой со спинной части тела рыбы, насчитывалось по 100 и более таких личинок. Определить их всех не удалось, однако не вызывает сомнения, что они относятся по крайней мере к 3 видам, а именно: *Opisthorchis felipeus*, *Pseudamphistomum truncatum* и *Linstowiella viviparae*. Взрослые формы этих трематод были экспериментально выращены А. Ф. Кошевой (1955) из рыб Волги в районе Куйбышева, а два первых из них были получены нами при скормливанні стерильному котенку личинок трематод из мускулатуры карповых рыб, добытых в 20 км ниже Костромы.

Несомненно серьезное вредное влияние оказывают на рыб Волги, особенно района Горьковского водохранилища, паразиты рода *Diplostomulium*, которые зарегистрированы у 14 из 19 обследованных видов рыб при наибольших показателях зараженности у язя, густеры, плотвы и других карповых рыб, а также у окуня и ерша. В последних случаях паразиты локализовались в стекловидном теле глаза (окунь) или в стекло-

видном теле и хрусталике (срш). Концентрируясь в паружном слое хрусталика на стороне, обращенной к свету, эти личинки нередко образуют здесь сплошную пленку, которая приводит к частичной слепоте рыбы.

Значительное распространение у рыб средней Волги имеет и тетрако-тилез, вызываемый паразитированием в рыбах личинок рода *Tetracotyle*. Основными носителями этого паразита являются окунь, судак, срш и густера.

Моногенетические сосальщики

В нашем материале моногенетические сосальщики представлены 26 видами, относящимися к 6 родам. Большинство видов (20) входят в род *Dactylogyrus*. За исключением *Diplozoon paradoxum*, для всех моногенетич. характерна узкая специализация по отношению к хозяевам. Так, 16 видов сосальщиков встречены каждый только у одного вида хозяев, а остальные — у двух или трех видов близкородственных рыб.

В районе Горьковского водохранилища нами зарегистрировано 22 вида моногенетических сосальщиков, которые обнаружены у всех рыб, кроме щуки. В районе Куйбышевского водохранилища обнаружено 12 видов моногенетич. Как и в Горьковском водохранилище наиболее обычным здесь является *Diplozoon paradoxum*.

В обоих исследованных районах наблюдается определенная сезонность в заражении рыб дактилогиридями. Так, в районе Горьковского водохранилища заражение падает к осени (22 вида летом и 9 осенью). В районе Куйбышевского водохранилища нами установлена осенью более высокая зараженность рыб дактилогиридями, чем летом. Однако мы воздерживаемся от сопоставления этого факта с данными по району Горьковского водохранилища ввиду того, что материалы по этим двум районам были различны по характеру сбора и по видовому составу рыб.

Цестоды

Ленточных червей нами зарегистрировано 11 видов, из которых определено только 7. Остальные 4 вида не удалось установить точно ввиду того, что они были представлены молодыми недоразвитыми особями.

В целом цестодная инвазия у исследованных рыб невелика. Обычными можно считать всего 4 вида: *Caryophyllaeus laticeps* и *Caryophyllaeus fennica*, часто встречающихся у карповых рыб, *Tripanophorus nodulosus*, довольно часто находимого у щуки и некоторых других хищных рыб, и самого распространенного паразита стерлядей *Amphilina foliaceae*.

Особого внимания заслуживает нахождение у щуки плероцеркоида *Diphyllbothrium latum*. Это позволяет уже сейчас сказать, что район Горьковского водохранилища в отношении дифиллоботриоза неблагоприятен.

В зараженности цестодами рыб Горьковского и Куйбышевского водохранилищ не наблюдается каких-либо существенных различий, а имеющиеся могут быть отнесены за счет недостаточности исследованного материала.

Нематоды

Как и цестоды, круглые черви встречались относительно редко. Из 11 зарегистрированных нами видов круглых червей к числу более или менее обычных могут быть отнесены виды рода *Camallanus*, личиночные формы *Rhaphidascaris acus* и *Desmiodercella* sp.

Зараженность рыб нематодами в районе Куйбышевского водохранилища значительно ниже, чем в районе Горьковского; в первом совершенно не зарегистрирован *Rhaphidascaris acus*, а зараженность рыб видами рода *Camallanus* много слабее, чем во втором (табл. 2).

Скребни

Скребни — один из самых редких эндопаразитов рыб исследованного участка Волги. В районе Горьковского водохранилища встречаются всего 3 вида скребней, а в районе Куйбышевского — 5. На общем фоне крайне слабой зараженности рыб скребнями несколько выделяется *Echinorhynchus clavula*, обнаруженный у 3 видов рыб, причем у сомов довольно часто (у 3 из 5 вскрытых) и в значительном количестве (до 69 экземпляров в одной рыбе).

Пиявки и моллюски

В районе Горьковского водохранилища на рыбах паразитируют 2 вида пиявок: *Piscicola geometra* и *Hemiclepsis marginata*. Первая из них обнаружена на 8 видах рыб, а вторая — в одном экземпляре на леще. В районе Куйбышевского водохранилища всего однажды была найдена *Piscicola geometra*, а *H. marginata* совершенно не встречалась.

Личиночные стадии униирид обнаружены на 12 видах рыб в районе Горьковского водохранилища и у 1 вида — в районе Куйбышевского. Наиболее поражен этим паразитом окунь. В районе Горьковского водохранилища этот вид заражен на 54,6% при интенсивности пиявки, достигающей до 650 экземпляров на одной рыбе.

Как пиявки, так и глосидии распределяются по Волге неравномерно, встречаясь в основном у рыб приустьевых участков ее притоков и затонов.

Ракообразные

Паразитические раки в нашем материале представлены 6 видами. Наиболее распространены из них *Argulus foliaceus*, *Ergasilus sieboldi*, *Lamproglana pulchella* и *Tracheliastes polycolpus*. Два последних чаще всего встречаются у язя и голавля. Интенсивность заражения во всех случаях невелика.

Временно паразитирующие на рыбах виды рода *Argulus* распределяются по Волге своеобразными очагами, приуроченными к приустьевым участкам некоторых из ее притоков. В частности, массовое нападение карповых вшей на сеголетков окуня нам пришлось наблюдать в устье р. Покиши (Костромская обл.). Зараженные окуньки группировались в большие стаи, по несколько сот штук в каждой, и держались неподвижно, как парализованные, у самой поверхности воды. Нам удалось выловить 98 таких окуньков, с которых было снято 112 экземпляров *Argulus foliaceus*.

По нашим материалам, паразитофауна рыб Волги в районе Куйбышевского водохранилища и по видовому составу и в количественном отношении оказалась значительно беднее, чем в районе Горьковского. Это видно из следующих данных:

1) в районе Куйбышевского водохранилища зарегистрировано 62 вида паразитов, тогда как в районе Горьковского их найдено 85, т. е. на 23 вида больше;

2) соответственно и зараженность по названным районам выражается цифрами 81.8 и 99.4% от общего числа вскрытых рыб;

3) в районе Куйбышевского водохранилища из 48 видов паразитов, общих для обоих сравниваемых участков, 37 встречены реже, чем в районе Горьковского; характерно, что в число этих 37 видов входят все основные паразиты рыб средней Волги.

Материалы по летней и осенней зараженности рыб в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ позволили установить наличие сезонных изменений паразитофауны. Как видно из приведенной табл. 3 только в отношении двух групп паразитов (скребней и дигенетических сосальщиков) не наблюдается заметной сезонности в заражении ими рыб на протяжении летне-осеннего периода. Зараженность рыб представителями остальных групп паразитов в районе Горьковского водохранилища к осени снижается, причем наиболее четко это снижение выражено в заражении рыб инфузориями (почти в 8 раз), паразитическими раками (более чем в 3 раза), моногенетическими сосальщиками, нематодами и цестодами (в 2—2 $\frac{2}{3}$ раза) и другими.

В районе Куйбышевского водохранилища, за исключением дигенетических сосальщиков и моллюсков, зараженность рыб всеми группами паразитов к осени увеличивается, особенно резко моногенетическими сосальщиками (в 30 раз), споровиками (в 4 раза), инфузориями (от 0 до 12.9%) и нематодами (в 3 раза).

Таблица 3

Процент зараженности рыб Волги района Горьковского и Куйбышевского водохранилищ

Группы паразитов	Район Горьковского водохранилища		Район Куйбышевского водохранилища	
	июль—август ¹	октябрь ¹	июль ²	сентябрь—октябрь ¹
	вскрыто рыб			
	98 экземпляров, 15 видов	73 экземпляра, 14 видов	136 экземпляров, 12 видов	162 экземпляра, 11 видов
Споровики	28.6	34.7	7.4	29.0
Инфузории	29.6	4.1	—	12.9
Дигенетические сосальщики	98.0	91.8	60.8	66.0
Моногенетические сосальщики	80.6	30.1	1.5	46.7
<i>Diplozoen paradoxum</i>	35.8	23.3	24.3	19.4
Нематоды	50.0	20.6	5.9	19.4
Цестоды	41.8	19.2	14.7	32.3
Скребни	6.1	4.1	4.4	9.7
Пиявки	7.1	—	—	1.5
Моллюски	35.8	—	2.2	—
Ракообразные	25.5	7.1	7.4	12.9
Количество видов паразитов	80	46	34	53

Различия в зараженности рыб районов Горьковского и Куйбышевского водохранилищ в значительной степени объясняются характером сбора материала (о чем говорилось выше) и некоторыми отличиями видового состава вскрываемых рыб.

¹ Исследователь А. А. Шигин.

² Исследователь Н. А. Изюмова.

ВЫВОДЫ

1. В рыбах средней Волги зарегистрировано 99 видов паразитических организмов, 16 из которых представлены споровиками, 3 — инфузориями, 18 — дигенетическими и 26 — моногенетическими сосальщиками, 11 — цестодами, 11 — нематодами, 5 — скребнями, 2 — пиявками, 6 — паразитическими ракообразными и 1 вид — моллюсками.

2. Наибольшее количество видов паразитов отмечено у леща (36 видов) и язя (30 видов), наименьшее — у синца (4 вида), щиповки (5 видов), сома и стерляди (по 6 видов) и пескаря (9 видов). Количество видов паразитов, обнаруженных у других видов рыб, колеблется от 11 до 22.

3. Из наиболее патогенных паразитов рыб средней Волги можно отметить личиночные формы трематод, источниками заражения которыми являются рыбацкие птицы, домашние животные и человек.

4. В составе паразитофауны рыб района Горьковского водохранилища зарегистрированы личиночные формы *Opisthorchis felineus* и *Diphyllbothrium latum*, являющиеся опасными паразитами человека и домашних животных.

5. С формированием Горьковского и Куйбышевского водохранилищ создадутся более благоприятные условия для увеличения численности рыбацких птиц, что повлечет за собой увеличение диплостоматозной, лигулезной и тетракотилеозной зараженности рыб, которые могут принять характер эпизоотических вспышек. Кроме того, увеличение роли рыбы в питании местного населения и некоторых домашних животных (кошки, собаки) может привести не только к массовому заражению рыб личинками *Opisthorchis felineus* и *Diphyllbothrium latum*, но и представляет опасность заражения местного населения описторхозом и дифиллоботриозом. Все это уже в настоящее время требует принятия необходимых мер профилактики названных заболеваний рыб, домашних животных и человека.

7. При организации на создаваемых водохранилищах перестроенных хозяйств рыбохозяйственным организациям необходимо иметь в виду возможные вспышки дактилогирозных заболеваний молоди рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауэр О. Н. 1954. Формирование паразитофауны рыб в новых водохранилищах. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН, АН СССР, вып. 4.
- Быховский Б. Е. 1929. Trematodes рыб окрестностей г. Костромы. Тр. Ленингр. общ. естествозн., т. 59.
- Догель В. А. 1932. Пресноводные Muxosporidia СССР. Определители организмов пресных вод СССР, т. 4.
- Догель В. А. и Б. Е. Быховский. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Дубинин В. Б. 1949. Экспериментальные исследования над циклами развития некоторых паразитических червей животных дельты Волги. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, т. 1.
- Дубинин В. Б. 1952. Фауна личинок паразитических червей позвоночных животных дельты Волги. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Дубинин М. Н. 1949. Влияние на паразитофауну рыб их зимовки в зимовальных ямах дельты Волги. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, т. 11.
- Гусев А. В. 1952. Моногенетические сосальщики рыб реки Волги. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, т. 14.
- Иванов А. С. 1933. Материалы к гельминтофауне рыб нижней Волги. Паразитические черви окуновых рыб. Тр. Астраханск. гос. мед. инст., т. 2.
- Иванов А. С. 1940. Материалы к гельминтофауне рыб нижней Волги. Паразитические черви лососевых, сельдевых, шуковых и сомовых рыб. Тр. Астраханск. гос. мед. инст., т. 7.

- Иванов А. С. 1946. К гельминтофауне карповых рыб дельты Волги. Сб. работ по гельминтолог., посвящ. К. И. Скрябину, М.—Л.
- Иванов А. С. и И. И. Мухомов. 1937. Материалы к гельминтофауне рыб нижней Волги. Паразитические черви осетровых рыб. Сб. работ по гельминтолог., посвящ. К. И. Скрябину, М.—Л.
- Карохин В. И. 1933. К фауне Plathelminthes рыб среднего Поволжья. Уч. зап. Казанск. гос. ветер. инст., т. 41.
- Карохин В. И. 1935. К фауне нематод рыб среднего Поволжья. Тр. Уральск. гос. ветер.-зоотех. инст. в г. Троицке, т. 1.
- Кошева А. Ф. 1951. Роль питания и образа жизни в формировании паразитофауны карповых рыб. Тр. Татарск. отд. Всесоюз. научно-исслед. инст. озера и речн. хоз., т. 6.
- Кошева А. Ф. 1954. Характеристика паразитофауны основных промысловых рыб в районе г. Куйбышева в связи со строительством Куйбышевского гидроузла. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 4.
- Кошева А. Ф. 1955. Паразиты рыб средней Волги, их эпизоотологическое и эпизоо-мическое значение. Автореф. дисс. Л., ВНИОРХ.
- Лавров С. Д. 1907. Результаты исследования фауны червей рек Волги и притоков озер у Саратова. Работы Волжск. биол. станции, вып. 3(3).
- Лавров Г. Д. 1949. Паразитарная зараженность судака из р. Волги в Саратовской области. Уч. зап. Саратовск. гос. пед. инст., т. 3.
- Леващов М. М. 1921. О паразитах хитовой сельди *Caspialosa kessleri*. Работы Волжск. биол. станции, вып. 4(2).
- Леващов М. М. 1924. К паразитологии белорыбца (*Stenodus leucichthys*) в каспийско-черноморского лосося (*Salmo trutta labrax*). Работы Волжск. биол. станции, вып. 7(4—5).
- Маркевич А. П. 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Изд. АН УССР.
- Скрябин К. И. 1923. Паразитические Nematodes пресноводной фауны Европы и отчасти Азиатской России. Пресноводная фауна Европейской России, т. 2.
- Скрябин К. И. 1924. К фауне паразитических червей стерляди Волжского бассейна. Русск. гидробиол. журн., № 3.
- Столяров В. П. 1952. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 7(4).
- Столяров В. П. 1954. Паразитофауна промысловых рыб Рыбинского водохранилища за первые семь лет его существования. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 4.
- Судариков В. Е. 1952. Некоторые итоги изучения гельминтофауны позвоночных Горьковской области. Тр. Гельминтолог. лаб. АН СССР, т. 4.

Н. А. Изюмова

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

(лещ, чехонь, судак, окунь)

Рыбинское водохранилище, созданное в 1941—1942 гг., до сих пор является одним из наиболее крупных искусственных водоемов страны. Изучение паразитофауны рыб в этом водосме было начато В. П. Столяровым (1954) почти с момента его образования и проводилось до 1948 г. Работа В. П. Столярова интересна и важна в том отношении, что она отражает динамику паразитофауны рыб в процессе становления водохранилища. Однако целый ряд вопросов, касающихся главным образом динамики паразитов в зависимости от сезона года и возраста рыб-хозяев, остался невыясненным. Между тем развернувшееся гидростроительство и создание новых водохранилищ на Волге ставят перед паразитологами ряд конкретных вопросов, особенно в связи с проблемой повышения рыбопродуктивности этих водоемов. Кроме того, всесторонние и глубокие исследования паразитологов необходимы для решения ряда задач в связи со строительством нерестово-выростных хозяйств на искусственных водоемах. В частности, на Рыбинском водохранилище строительство такого хозяйства начнется уже в 1957 г. Необходимость продолжения и углубления паразитологических исследований на этом водохранилище диктуется еще и тем, что с него начинается целый ряд средних и нижне-волжских водохранилищ. Сложившаяся уже паразитофауна рыб Рыбинского водохранилища безусловно будет оказывать свое влияние на фауну соседних.

Нами изучалась динамика паразитофауны основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища в различные сезоны года. Данная работа представляет собой лишь предварительное сообщение, касающееся четырех видов рыб: леща, чехони, судака и окуня. Исследование проводилось в Волжском плесе водохранилища, где были возможны стационарные наблюдения. Материал добывался из сетных, неводных и траловых уловов. Полному паразитологическому обследованию подвергались половозрелые рыбы промысловых размеров. Вскрытие рыб производилось круглогодично. Однако в процессе работы удалось установить три сезонных аспекта: зимний, летний и осенний, которые и приписываются нами при дальнейшем рассмотрении материалов.

ЛЕЩ

Для изучения сезонной динамики паразитофауны леща был вскрыт 81 экземпляр рыб, 36 самок и 45 самцов. Средняя длина их 356 мм, средний вес — 948 г, средний возраст — 9 лет. Всего в леще нами было заре-

Таблица 1

Список паразитов леща

№ п/п	Название паразитов	Пораженные органы	Январь—апрель		Май—август		Октябрь—ноябрь	
			% заражения	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражения	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражения	среднее количество паразитов на 1 рыбу
Sporozoa								
1	Myxobolus bramae Reuss	Жабры.	53.3	Много	9.9	Мало.	13.2	Мало.
2	M. dispar Théloan . . .	»	53.3	»	—	—	—	—
3	M. exiguus Théloan . . .	»	53.3	»	26.0	Мало.	39.6	Мало.
4	Myxidium pfefferi Auorbach	Мочевой пузырь.	6.6	»	—	—	—	—
Digenea								
5	Sphaerostoma bramae (Müller)	Кишечник	100	17	23.2	15	59.4	37
6	Phyllodistomum elongatum Nybelin	Почки.	6.6	411	4.9	3	6.6	4
7	Diplostomulum spathaceum (Rudolphi)	Глаза.	6.6	11	9.9	17	—	—
8	Tetracotyle variegata (Creplin)	Сердце.	—	—	6.9	7	26.4	2
Monogenea								
9	Dactylogyrus auriculatus (Nordmann)	Жабры.	—	—	27.3	21	—	—
10	D. falcatus (Wedl)	»	—	—	36.0	27	—	—
11	D. nanus Dogiel et Bychowsky	»	—	—	2.3	4	—	—
12	D. wunderi Bychowsky	»	—	—	6.9	29	—	—
13	Gyrodactylus medius Kathariner	»	—	—	2.3	1	—	—
14	Diplozoon paradoxum Nordmann	»	20.0	6	43.1	4	26.4	5
Cestoidea								
15	Caryophyllaeus laticeps (Pallas)	Кишечник.	40.0	40	34.9	11	85.8	42
16	Ligula intestinalis (L.)	Полость тела.	6.6	4	—	—	—	—
Nematodes								
17	Rhabdiascaris acus (Bloch)	Печень.	33.3	6	6.9	2	—	—
18	Phyllometra ovata (Zeder)	Плавательный пузырь.	—	—	4.5	2	—	—
Acanthocephala								
19	Acanthocephalus anguillae (Müller)	Кишечник.	13.3	3	6.9	3	—	—
20	Neoechinorhynchus rutili (Müller)	»	—	—	18.1	3	—	—

Таблица 1 (продолжение)

№ п/п	Название паразитов	Пораженные органы	Январь—апрель		Май—август		Октябрь—ноябрь	
			% зараженны	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% зараженны	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% зараженны	среднее количество паразитов на 1 рыбу
	Hirudinea							
21	<i>Piscicola geometra</i> L.	Жабры, кожа.	40.0	2	—	—	13.2	4
	Lamellibranchia							
22	<i>Glochidium</i> sp.	Жабры, плавники.	20.0	27	—	—	—	—
	Crustacea							
23	<i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann	Жабры.	6.6	1	13.6	4	13.2	4
24	<i>Tracheliastes maculatus</i> Kollar	Кожа.	46.6	3	2.3	2	46.2	4
	Всего видов		16		19		10	

гистрировано 24 вида паразитов (табл. 1). Как видно из табл. 1, в различные сезоны года паразитофауна леща изменяется как в количественном отношении, так и по видовому составу. Эти изменения связаны с рядом факторов: с биологией паразитов и их хозяев-рыб, с характером питания рыб, а также с биологией животных, являющихся промежуточными хозяевами паразитов.

По сезонам паразитофауна леща претерпевает следующие изменения.

Зимой (январь—апрель) в период ледостава паразитофауна складывается из 16 видов. Обращает внимание наличие большого количества микоспоридий на жабрах рыб (*Mухоболus bramae*, *M. dispar*, *M. exiguus*). Значительно заражены рыбы в этот период пиявками и глохидиями. Моногенетические сосальщики, за исключением *Diplozoon paradoxum*, отсутствуют.

В летние месяцы (май—август) насчитывается 19 видов паразитов. По сравнению с зимой добавляются четыре вида *Dactylogyrus* и один вид *Gyrodactylus*. Увеличивается число рыб, зараженных *Diplozoon paradoxum*. В то же время наблюдается значительное уменьшение микоспоридий как по количеству чисел, так и по количеству видов. Совсем исчезают *Mухоболus dispar* и *Myxidium pfeifferi*. Снижается зараженность рыб дигенетическим сосальщиком *Sphaerostoma bramae*. Скребли и нематоды поражают немногих рыб и в небольшом количестве. Глохидии и пиявки отсутствуют полностью.

Осенью (октябрь—ноябрь) встречается 10 видов паразитов. По сравнению с летом несколько увеличивается зараженность рыб *Mухоболus bramae* и *M. exiguus*. То же относится и к *Sphaerostoma bramae*. Резко возрастает количество рыб, зараженных рачком *Tracheliastes maculatus*. В то же время уменьшается число рыб, зараженных *Diplozoon paradoxum*. Нематоды и скребли исчезают. Глохидии продолжают отсутствовать.

Как видно, наибольшее количество видов паразитов встречается летом, наименьшее — осенью. Сезонные изменения в паразитофауне леща зависят от ряда причин. Остановимся на некоторых из них.

Заражение рыб микоспоридиями носит явно сезонный характер. В массе они поражают рыб главным образом зимой. Это связано с тем, что образование спор происходит у них в зимний период, и именно в это время лещи залегают в ямы, что создает оптимальные условия для заражения рыб. Летом микоспоридии либо отсутствуют полностью, либо встречаются в небольшом количестве.

Изменения в зараженности рыб сосальщиком *Sphaerostoma bramaе* связаны, видимо, с циклом развития паразитов. По нашим наблюдениям, с конца мая до конца октября в кишечнике лещей встречаются главным образом молодые экземпляры червей. В течение зимы происходит созревание их, и к весне рыба в значительной степени освобождается от паразитов. Однако такой четкой цикличности, как это имеет место у *Bunodera luciopectae*, нет, и полного освобождения рыб от половозрелых червей не происходит. Только летом на жабрах леща встречаются 4 вида *Dactylogyrus* и 1 вид *Gyrodactylus*. Это говорит о явной зависимости этих форм от температуры среды. Наблюдения показывают, что в середине мая, когда температура воды в прибрежной зоне достигает 14—15°, на жабрах лещей появляются *Dactylogyrus auriculatus* и *D. falcatus*. Число червей на одной рыбе в это время небольшое, но к началу июня оно значительно увеличивается. Червь, отсаженный в солонки, откладывает яйца (*D. auriculatus*, как правило, по одному яйцу, *D. falcatus* — по 3—5 яиц).

В июне на жабрах рыб появляются *D. wunderi*. В конце августа и в сентябре наблюдается снижение температуры воды (средняя температура сентября +10°). Это, безусловно, тормозит кладку и развитие яиц дактилогирид. Уже в августе наблюдается уменьшение количества червей на жабрах и числа зараженных ими рыб. В октябре черви полностью исчезают. Следует заметить, что численность дактилогирид на жабрах рыб зависит не только от температуры, которая играет существенную роль в биологии паразитов (ускоряет или тормозит кладку и развитие их яиц), но и от продолжительности жизни червей, которая в данном случае, видимо, весьма ограничена.

Diplozoen paradoxum встречается на рыбах в течение круглого года. Однако наибольший процент заражения им рыб падает на летний период. Летом мы находим на жабрах рыб молодых особей и дипории. По всей видимости, срок жизни этих червей значительно более длительный, чем у дактилогирид, что, однако, требует экспериментальной проверки.

Caryophyllaeus laticeps встречается в кишечнике леща в течение круглого года. Заражение рыб происходит летом. К осени количество зараженных рыб и особенно число червей в рыбе увеличивается. У отдельных лещей встречалось до 240 экземпляров червей. В течение зимы значительная часть их отмирает и покидает рыбу, но полного освобождения ее от паразитов не происходит. Это несколько не соответствует наблюдениям М. Н. Дубининой, проводившимся в дельте Волги, а также установившемуся мнению об освобождении рыб от этих паразитов в зимний период.

Заражение рыб пиляками, гложидиями и рачками, главным образом *Tracheliastes maculatus*, носит явно сезонный характер.

М. Н. Дубининой (1949) обнаружено у лещей дельты Волги также 24 вида паразитов. В общих чертах фауна паразитов и их сезонная динамика в этом районе совпадают с описанными нами для Рыбинского водохранилища.

Некоторые различия в видовом составе обуславливаются наличием в дельте Волги ряда эндемичных форм. Кроме того, несомненно, на составе фауны Рыбинского водохранилища и дельты Волги сказывается значительное различие климатических условий этих районов.

ЧЕХОНЬ

Анализу подверглись 62 экземпляра рыб, из них 46 самок и 16 самцов. Средняя длина рыб — 355.1 мм, средний вес — 279.2 г, средний возраст — 7 лет.

Паразитофауна чехони насчитывает всего лишь 13 видов (табл. 2). И здесь в заражении рыб паразитами наблюдается определенная сезонность.

Зимой (январь—апрель) встречается 8 видов паразитов. В этот период преобладают 3 вида — *Dactylogyrus simplicimalleata*, *Desmidocerella larvae* sp. и *Sphaerostoma bramae*. Остальные паразиты поражают небольшое количество рыб и встречаются единично.

Летом (май—июль) встречается небольшое количество видов паразитов (10). Появляются *Trichodina*, личинки *Camallanus*, *Ergasilus sieboldi*. В то же время отсутствуют взрослые *Camallanus truncatus*. Резко уменьшается количество рыб, зараженных *Sphaerostoma bramae*. Но-прежнему остается высоким процент заражения рыб *Dactylogyrus simplicimalleata* и *Desmidocerella larvae* sp.

Осенью (октябрь—ноябрь) найдено всего лишь 4 вида паразитов. Обращает внимание значительное заражение рыб *Tetracotyle variegata*, которые локализируются в сердце. Уменьшается количество рыб, зараженных *Dactylogyrus simplicimalleata* и *Desmidocerella* l. sp. На основании наших наблюдений можно сделать вывод о слабой зараженности чехони паразитами. Из 13 зарегистрированных всего лишь четыре вида следует считать основными паразитами чехони: *Sphaerostoma bramae*, *Tetracotyle variegata*, *Dactylogyrus simplicimalleata*, *Desmidocerella larvae* sp. Заражение рыб *Sphaerostoma bramae* происходит летом и ранней осенью. К весне рыбы в значительной степени освобождаются от паразитов. Наибольшее заражение рыб *Tetracotyle variegata* наблюдается осенью. Летом и зимой процент заражения невелик. Паразиты локализируются в луковице аорты. *Dactylogyrus simplicimalleata* больше всего встречаются на рыбах зимой. Как показали наблюдения, снятые с жабр черви в январе и феврале откладывали по 2—3 яйца. В наших опытах развитие яиц происходило при средней температуре 5—6° (опыты при более низких температурах мы не смогли поставить). Личинки появлялись на 16—21-й день. Развитие было растянуто, при этом 15% яиц подверглось распаду. Заметим, что температура воды у дна, в том месте, где постоянно ставились сети, была 1°. Этот опыт говорит о возможности размножения червей при низких температурах. Несколько непонятно, почему этот вид не был обнаружен В. П. Столяровым. Вероятно, *D. fallax* указан им для чехони ошибочно. Личинки *Desmidocerella* встречаются в стекловидном теле чехони в течение круглого года. Наибольший процент заражения ими — летом. Для Рыбинского водохранилища они отмечаются впервые. Однако возможно, что они не были обнаружены ранее вследствие мелких размеров.

Все остальные паразиты, кроме вышеназванных 4 видов, встречаются редко и в небольшом количестве.

Таблица 2

Список паразитов чехони

№ п/п	Название паразитов	Поражаемые органы	Январь—апрель		Май—июнь		Октябрь—ноябрь	
			% заражении	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражении	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражении	среднее количество паразитов на 1 рыбу
Infusoria								
1	<i>Trichodina domerguei</i> Wallengren	Плавник, жабры.	—	—	7.0	Много.	—	—
Digenea								
2	<i>Sphaerostoma brahami</i> (Müller)	Кишечник.	26.6	4	7.0	4	12.5	6
3	<i>Azygia lucii</i> (Müller)	»	—	—	7.0	1	—	—
4	<i>Diplostomulum spathaceum</i> (Rudolphi)	Хрусталик.	3.8	10	7.0	12	—	—
5	<i>D. clavatum</i> (Nordmann)	Стекловидное тело глаза.	3.8	8	—	—	—	—
6	<i>Tetracotyle variegata</i> (Creplin)	Сердце.	3.8	2	3.5	1	37.5	3
Monogenea								
7	<i>Dactylogyrus simplicimalleata</i> Bychowsky	Жабры.	96.4	82	82.2	94	80.0	57
Cestoidea								
8	<i>Proteocephalus larvae</i> sp.	Кишечник.	—	—	3.5	1	—	—
Nematodes								
9	<i>Camallanus larvae</i> sp.	»	—	—	10.5	5	—	—
10	<i>C. truncatus</i> (Rudolphi)	»	7.6	4	—	—	—	—
11	<i>Desmadocerella larvae</i> sp.	Стекловидное тело глаза.	34.2	26	67.8	21	25.0	12
Hirudinea								
12	<i>Piscicola geometra</i> L.	Жабры, кожа.	7.6	2	—	—	—	—
Crustacea								
13	<i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann	Жабры.	—	—	7.0	3	—	—
Всего видов			8		10		4	

Такой состав паразитофауны определяется в значительной степени образом жизни и характером питания чехони. По способу питания чехонь является типичным полифагом. Она питается в Рыбинском водохранилище планктоном, мальками рыб и даже наземными насекомыми, падающими в воду, причем в ряде случаев воздушное питание оказывается преобладающим. В меньшей степени в питание чехони входят представители донной фауны — олигохеты и тендипедиды. Таким образом, пищевые связи

чехони и пелагический образ жизни отрывают ее от дна водоема, где создаются наиболее благоприятные условия для контакта между личинками паразитов и рыбами. В результате у чехони отсутствуют микоспоридии, скребни, глосидии.

Несмотря на систематическое родство чехони и леща, различие биологии существенным образом сказалось на их паразитофауне. Лещ в течение всего теплого времени года держится ближе к берегам, занимает хорошо прогреваемые, обильные растительностью участки подохранилища. Уже это обстоятельство, а также питание бентосом и залегание зимой в ямы способствуют контакту леща с личинками и спорами паразитов.

Биология чехони резко отлична. По данным А. Г. Поддубного, чехонь, будучи пелагической рыбой, отсутствует на заросших прибрежных мелководьях. Она держится на глубине не менее 3—3,5 м и обычно находится в толще воды близ поверхности. Зимой она залегает в руслах бывших рек, где имеются течения. Все это определяет значительные различия в паразитофауне леща и чехони, у которых нами установлено всего лишь 4 общих вида паразитов.

Слабая зараженность чехони паразитами увеличивает ее промысловую ценность.

СУДАК

Полному паразитологическому анализу подверглись 72 экземпляра судака. Из них 38 самок и 34 самца. Средняя длина рыб — 428 мм, средний вес — 996 г, средний возраст 7+ лет. Паразитофауна судака насчитывает 23 вида (табл. 3).

Наибольшее количество видов паразитов (22) приходится на зиму. Характерно, что зимой, когда, казалось бы, заражение рыб должно быть минимальным, мы встречаем у судака почти всех паразитов, кроме *Trichodina*. Многие из них поражают большое количество рыб и встречаются в массе. К ним относятся *Muxobolus volgensis*, *Bunodera luciopercae*, *Ancyrocephalus paradoxus*, *Phyllodistomum angulatum* и др.

Летом (май—август) встречается 21 вид паразитов из 23 зарегистрированных. Из отсутствующих зимой появляется *Trichodina domerguei*. Отсутствие в летнем списке *Diplostomulum clavatum* и *Diphyllbothrium latum* вряд ли можно отнести за счет сезона, так как эти паразиты встречаются в подохранилище у судака очень редко и в небольшом количестве.

Осенью (октябрь—ноябрь). Зарегистрировано 15 видов паразитов. Довольно резкое уменьшение количества паразитов осенью по сравнению с летом происходит за счет отсутствия *Trichodina*, двух видов *Diplostomulum*, глосидий и др. Однако с сезонными изменениями температуры можно связать, по всей видимости, только два вида — *Trichodina* и *Glochidium*, тогда как отсутствие других паразитов в этот период объясняется иными причинами.

*Muxobolus volgensis*¹ встречается на жабрах, роговице, челюстях, жаберных крышках рыб главным образом зимой. Количество цист бывает так велико, что они гроздьями покрывают всю поверхность жаберных лепестков, чем, безусловно, нарушается газовый

¹ Некоторые авторы — М. И. Дубинина (1949), Г. Д. Лавров (1949а, 1949б) и др. — считают эту форму *M. mülleri*. Однако В. А. Догель (1932) отмечает, что вид *M. mülleri* Reuss является сборным. Поэтому правильнее будет отнести микоспоридии судака к *M. volgensis*.

Таблица 3

Список паразитов судака

№ п.п.	Название паразитов	Пораженные органы	Январь—апрель		Май—август		Октябрь—ноябрь	
			% заражений	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражений	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражений	среднее количество паразитов на 1 рыбу
Sporozoa								
1	Myxobolus volgensis Reuss	Жабры.	62.8	Много.	29.6	Мало.	87.5	Мало.
Infusoria								
2	Trichodina domerguei Wallengren	»	—	—	3.7	—	—	—
Digenea								
3	Bunodera luciopercae (Müller)	Кишечник.	100	353	59.2	46	100	254
4	Azygia lucii (Müller)	Желудок.	29.6	3	14.8	2	31.3	2
5	Phyllodistomum angulatum Linstow	Почки, мочевого пузыря.	92.5	401	96.2	380	93.8	467
6	Epiplostomulum clavatum (Nordmann)	Глаза.	3.7	28	—	—	—	—
7	D. spathaceum (Rudolphi)	»	7.4	5	3.7	16	—	—
8	Tetracotyle variegata (Creplin)	Полость тела.	44.4	8	3.7	5	18.7	2
Monogenea								
9	Ancyrocephalus paradoxus Creplin	Жабры.	62.8	21	40.7	24	75.0	25
Cestoidea								
10	Diphyllobothrium latum (L.)	Мускулатура, полость тела.	3.7	1	3.7	2	—	—
11	Tripanophorus nodulosus (Pallas)	Кишечник.	7.4	1	—	—	—	—
12	Proteocephalus percae (Müller): взрослые личинки	» »	3.7 22.2	4 4	— 3.7	— 19	— 6.3	— 1
Nematoda								
13	Rhaphidascaris acus (Bloch)	Печень.	3.7	1	3.7	3	—	—
14	Camallanus lacustris (Oega)	Кишечник.	88.8	15	77.7	35	93.7	40
15	C. larvae sp.	»	40.7	13	59.2	28	93.7	28
16	C. truncatus (Rudolphi)	»	100	69	62.9	23	56.2	21

Таблица 3 (продолжение)

№ п/п	Название паразитов	Пораженные органы	Январь—апрель		Май—август		Октябрь—ноябрь	
			% заражений	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражений	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% заражений	среднее количество паразитов на 1 рыбу
17	<i>Desmidocorella larvae</i> sp.	Стекловидное тело глаза.	3.7	10	11.1	16	25.0	34
Acanthocephala								
18	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)	Кишечник.	33.3	3	3.7	2	31.2	7
Hirudinea								
19	<i>Piscicola geometra</i> L.	Кожа, рот, жабы.	70.3	5	7.4	3	12.5	2
Lamellibranchia								
20	<i>Glochidium</i> sp.	Жабы, плавники.	—	—	3.7	12	—	—
Crustacea								
21	<i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann	Жабы.	3.7	2	7.4	4	6.2	3
22	<i>Achteres percarum</i> Nordmann	*	44.4	4	40.7	7	37.5	9
23	<i>Argulus foliaceus</i> (L.).	Кожа.	11.1	1	3.7	1	—	—
Всего видов паразитов			22		21		15	

обмен рыбы. Весной и летом наблюдается значительное уменьшение как числа зараженных рыб, так и количества цист. Цисты в этот период так малы, что почти незаметны простым глазом. Осенью, в октябре—ноябре, снова появляется масса очень мелких цист, преимущественно на жабрах, причем к зиме они достигают размеров горошины и расселяются по голове рыбы. *Binodera luciopercae* обнаруживает цикличность, отмеченную Э. М. Лиймалом (1940) и М. С. Комаровой (1941). Зимой черви буквально забивают весь кишечник (у некоторых рыб тысячи экземпляров). Это не может не сказаться на упитанности рыбы, когда и без того питание ее ослаблено. Наряду с половозрелыми червями встречаются и молодые формы, что свидетельствует о более позднем заражении. *Ancystocercus paradoxi* встречается круглый год. Размножение червей происходит в конце лета. Поэтому наибольший процент заражения рыб падает на осень. Зимой черви находятся в состоянии оцепенения. Однако очень быстро, через полчаса после пребывания рыбы в лаборатории при температуре 15—16°, они начинают активно двигаться. В личинке большинства червей имеются яйца, но откладки их в лабораторных условиях зимой не наблюдалось. Видимо, для этого нужно более длительное пребывание червей в условиях оптимальной температуры.

В заражении рыб *Proteocephalus percae* обнаруживается определенная цикличность. В течение лета и ранней осени происходит заражение рыб личинками червей. Зимой они достигают половозрелости, а весной происходит освобождение рыб от половозрелых червей.

Глохидии встречаются на рыбах главным образом зимой.

Сезонные изменения паразитофауны судака исследовали также Г. Д. Лавров на Волге в районе Саратова и М. Н. Дубинин в дельте Волги. Г. Д. Лавров обнаружил 25 видов паразитов. Как видно, общее количество их видов у судаков нижней Волги и Рыбинского водохранилища почти одинаково. Однако их видовой состав отличается значительно. Так, у судаков Рыбинского водохранилища отсутствуют *Castia necatrix*, *Henneguya*, *Ichthyophthyrus*, *Bucephalus polymorphus*, *Neascus musclicola*, *Spiroptera* sp., *Porrocoecum* sp., *Echinorhynchus clavula*. В свою очередь у волжских судаков отсутствует ряд паразитов, имеющих в Рыбдаском водохранилище. Так, например, обращает внимание полное отсутствие у них ленточных червей — *Diphyllbothrium latum*, *Triacnophorus nodulosus*, *Proteocephalus percae* и др.

По данным М. Н. Дубининой, в дельте Волги у судака, так же как и в Рыбинском водохранилище, насчитывается 23 вида паразитов. Как и в предыдущем случае, имеется ряд различий в видовом составе паразитов дельты Волги и Рыбинского водохранилища, а также наблюдаются некоторые отклонения в сроках их обитания на рыбах, как например *Trichodina*, *Glochidium* и др. При некотором различии видового состава паразитофауны судака указанных районов найденные нами закономерности сезонных изменений сходны с теми, которые были указаны М. Н. Дубининой для дельты Волги и С. Д. Лавровым — для средней Волги.

ОКУНЬ

Исследовано 52 экземпляра рыб, из них 39 самок и 13 самцов. Средняя длина их — 232 мм, средний вес — 241 г, средний возраст — 8+ лет.

Зарегистрировано 27 видов паразитов (табл. 4). В паразитофауне окуня также наблюдаются сезонные изменения.

Зимой (январь—апрель) насчитывается 18 видов паразитов. Наблюдается сильное заражение рыб в этот период *Bunodera luciopercae*, *Diplostomulum spathaceum*, *Tetracotyle percae-fluviatilis*, глохидиями. Характерными для зимнего сезона являются *Myxobolus carassii*, пиявки и глохидии.

Летом (май—июль) встречается 25 видов паразитов. По сравнению с зимой сокращается количество рыб, зараженных *Bunodera luciopercae*. Наряду с этим появляются *Trichodina* на жабрах и мочевом пузыре, *Gyrodactylus* и *Ancyrocephalus paradoxus*, а также рачки.

Осенью (октябрь—ноябрь) отмечено 20 видов паразитов. Исчезают виды, связанные с высокими температурами — *Trichodina*, *Gyrodactylus*, некоторые рачки. Увеличивается заражение рыб *Triacnophorus nodulosus*. В конце октября появляются единичные глохидии. Основными паразитами окуня в исследованном участке водохранилища следует считать *Bunodera luciopercae*, *Diplostomulum spathaceum* и *D. clavatum*, *Tetracotyle percae-fluviatilis*, *Triacnophorus nodulosus*; *Camallanus lacustris*, *Acanthocephalus lucii*, *Myxobolus carassii* встречаются главным образом зимой. Однако как число зараженных рыб, так и количество цист не бывает большим. Летом заражение незначительное, к осени оно несколько усиливается. *Trichodina domerguei* и *T. urinaria* появляются летом. Осенью с понижением температуры *T. domerguei* исчезает. *T. urinaria*, несколько более защищенная от воздействия внешней среды, остается в мочевом пузыре до октября.

Таблица 4

Список паразитов окуня

№ п/п	Название паразитов	Пораженные органы	Июль—август		Май—июль		Октябрь—ноябрь	
			% зараженности	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% зараженности	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% зараженности	среднее количество паразитов на 1 рыбу
Sporozoa								
1	Myxobolus carassii Klokaceva	Жабры.	15.3	Много.	6.6	Мало.	10.0	Мало.
Infusoria								
2	Trichodina domerguei Wallengren	»	—	—	6.6	Мало.	—	—
3	T. urinaria Dogiel . . .	Мочевой пузырь.	—	—	26.4	Много.	10.0	Мало.
Digenea								
4	Bucephalus polymorphus larvae Baer	Плавники.	—	—	—	—	10.0	2
5	Sphaerostoma bramae (Müller)	Кишечник.	7.6	12	—	—	—	—
6	Bunodera luciopercae (Müller)	»	87.4	79	80.0	74	70.0	49
7	Azygia lucii (Müller) . .	»	23.7	1	13.5	2	10.0	1
8	Phyllodistomum angulatum Linstow	Желудок.	3.8	1	6.6	10	—	—
9	Diplostomulum clavatum (Nordmann) . . .	Глаза.	65.3	15	73.3	15	40.0	16
10	D. spathaceum (Rudolphi)	Полость тела.	87.1	44	73.3	34	50.0	16
11	Tetracotyle percae-fluviatilis Diesing . . .	Глаза.	46.0	8	73.3	23	30.0	3
Monogenea								
12	Ancyrocephalus paradoxus Creplin	Жабры.	—	—	6.6	10	—	—
13	Gyrodactylus sp.	Плавники.	—	—	13.5	2	—	—
Cestoidea								
14	Diphyllbothrium latum (L.)	Полость тела, мускулатура.	11.5	2	13.5	2	10.0	7
15	Triaenophorus nodulosus (Pallas)	Печень, кишечник.	53.4 3.8	5 1	60.0 6.6	3 1	70.0 —	7 —
16	Proteocephalus percae (Müller)	Кишечник.	38.4	8	33.3	4	20.0	9
Nematoda								
17	Camallanus lacustris (oega)	»	61.5	68	80.0	12	50.0	7
18	C. larvae sp.	»	19.2	5	20.0	2	10.0	9

Таблица 4 (продолжение)

№ п/п	Название паразитов	Пораженные органы	Январь—апрель		Май—июль		Октябрь—ноябрь	
			% зараженности	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% зараженности	среднее количество паразитов на 1 рыбу	% зараженности	среднее количество паразитов на 1 рыбу
19	<i>C. truncatus</i> (Rudolphi)	Кишечник.	80.7	5	33.3	5	30.0	8
20	<i>Desmidocerella</i> larvae sp.	Глаза.	—	—	20.0	5	20.0	29
Acanthocephala								
21	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)	Кишечник.	61.5	9	66.6	5	40.0	4
22	<i>A. anguillae</i> (Müller)	»	19.2	6	33.3	2	10.0	7
Hirudinea								
23	<i>Piscicola geometra</i> L.	Кожа, жабры.	30.7	4	13.5	2	10.0	10
Lamellibranchia								
24	<i>Glochidium</i> sp.	Жабры, плавники.	65.5	70	6.6	18	30.0	8
25	<i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann	Жабры.	—	—	6.6	32	30.5	5
26	<i>Achteres percatae</i> Nordmann	»	—	—	20.0	2	—	—
27	<i>Argulus foliaceus</i> (L.)	Кожа.	—	—	20.0	3	—	—
Всего видов			18		25		20	

Находки единичных личинок *Bucephalus polymorphus* на плавниках рыб, а также *Sphaerostoma bramae* и *Phyllodistomum angulatum* в кишечнике следует считать случайными. *Bunodera luciopercae* поражает много рыб. В июле черви почти полностью исчезают. В конце июля или в начале августа появляются молодые черви. Наибольшая зараженность рыб *Diplostomulum spathaceum* и *D. clavatum* наблюдается летом. Колебания процента заражения вряд ли зависят от температурных изменений, так как освобождение рыб от паразитов, видимо, не происходит. Заражение этими формами, так же как и многими другими (*Tetragostyle percuae-luviatilis*, цестодами, нематодами, скребнями), связано в основном с особенностями питания окуня.

Proteocephalus percuae, так же как и у судака, обнаруживает определенную цикличность в заражении. В течение лета и ранней осени встречаются молодые формы, которые зимой достигают половозрелости и к весне покидают рыбу.

Triacnophorus nodulosus встречается главным образом в личиночном состоянии и поражает печень рыб. Взрослые паразиты встречаются в кишечнике редко и в небольшом количестве.

Забегая несколько вперед, заметим, что обследованная нами молодь окуня на 100% заражена *T. nodulosus*. На водохранилище летом наблюдается гибель окушников от этих паразитов. Учитывая, что значительная

часть молоди окуня скатывается через плотину в Волгу, а теперь уже — в среднесвожские водохранилища, можно сделать вывод, что окунь Рыбинского водохранилища является источником триенофороза для этих водохранилищ.

Личинки *Diphyllbothrium latum* найдены в яичниках, полости тела и мускулатуре рыб. Заражение ими окуня почти одинаково в течение круглого года и связано, вероятно, с питанием молодью рыб.

Глохидии на жабрах и плавниках окуня появляются в конце октября. В массе они поражают рыб зимой, а летом исчезают полностью. Была всего одна находка рыбы, зараженной глохидиями, — в первых числах мая.

Как видно из изложенного, паразитофауна окуня и судака в значительной степени сходны. Однако имеется и ряд различий, которые объясняются, с одной стороны, специфичностью некоторых паразитов (*Trichodina urinaria*, *Tetracotyle percae-fluviatilis*), а с другой — различиями в биологии этих рыб. Окунь, как известно, подвижен и в зимний период. В ямы, подобно судаку, не залегает. Поэтому многие паразиты, свойственные так называемому ямному периоду, у окуня либо отсутствуют, либо представлены в незначительном количестве (миксоспоридии, пиявки, раки).

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ПАЗАРИТОВ

В различные времена года, особенно на границах сезонов, в водоеме происходят довольно резкие изменения температурного, гидрологического и кислородного режима. Эти изменения отражаются на образе жизни рыб и, естественно, не могут не сказаться на их паразитах. Изучение паразитофауны рыб в сезонном аспекте позволяет установить ряд таких закономерностей, которые остаются незамеченными при исследовании без учета сезонности.

Как показали наблюдения, большинство паразитов определенно реагирует на сезонные изменения. Однако интенсивность этой реакции не всегда одинакова. Остановимся лишь на некоторых особенностях сезонной динамики отдельных паразитов.

Определенная цикличность в заражении рыб миксоспоридиями позволяет считать, что процесс спорообразования у многих форм происходит зимой. Это безусловно имеет свой биологический смысл, ибо как раз в этот период происходит процесс заражения рыб в силу их малой подвижности, что отмечает и М. Н. Дубинина. Распространенное мнение, что моногенетические сосальщики находятся на рыбах только летом, было уже опровергнуто Б. Е. Быховским и частично М. Н. Дубининой.

Наши материалы показывают, что разные группы *Monogenea* по-разному реагируют на понижение температуры воды осенью и зимой. Имеется группа форм (главным образом дактилогриды), почти полностью исчезающих при понижении температуры: *Dactylogyrus auriculatus*, *D. falcatus*, *D. nanus*, *D. wunderi*. То же относится и к некоторым представителям рода *Gyrodactylus*. Другая группа *Monogenea* представлена видами, которые с понижением температуры не исчезают, но количество зараженных ими рыб и число их на рыбах уменьшается: *Diplozoon paradoxum*, *Ancyrocephalus paradoxus*, *Tetraodon monogenea* (материал по последнему виду не вошел в эту статью). Третья группа *Monogenea* включает виды, которые в течение круглого года держатся на рыбах почти в одинаковом количестве (например, *Dactylogyrus simplicialleata*). Дальнейшие исследования, несомненно, дополнят каждую из этих групп новыми представителями.

Для нас неясно, почему дактилогирусы, паразитирующие на жабрах леща, почти полностью исчезают осенью и зимой. В то же время на жабрах родственной ему чехони паразиты остаются в течение круглого года. Есть основания предполагать, что дактилогириды леща более теплолюбивы и имеют более короткий жизненный цикл, чем дактилогирусы чехони. С понижением температуры осенью приостанавливается кладка яиц, их развитие и многие черви погибают. Однако возможно, что осенью, перед залеганием в ямы, на жабрах лещей остается еще значительная часть червей, которые могли бы перезимовать. Условия же зимовки лещей, особенно в водохранилище, связаны, как правило, с залеганием в глубокие ямы, где создается дефицит кислорода. Поэтому оставшиеся черви, чувствительные к этому дефициту, погибают. По-видимому, *Dactylogyrus simplicimalleata*, паразитирующие на жабрах чехони, могут переносить низкие температуры, и продолжительность их жизни больше, чем у лещевых дактилогирид. Кроме того, и характер зимовки чехони иной, чем у леща. Зимнее залегание чехони в водохранилище происходит на руслах бывших рек, где имеются течения. Дефицита кислорода там не бывает. Весьма вероятно, что постоянная аэрация жабер в свою очередь способствует пребыванию паразитов на рыбе в течение круглого года. Однако для того, чтобы с полной определенностью ответить на этот и многие другие вопросы, необходимы глубокие и разносторонние экспериментальные исследования.

Цикличность многих кишечных паразитов связана с характером питания рыб. Как правило, летом и ранней осенью, в период активного питания, происходит накопление паразитов. Зимой количество их достигает максимума, а к весне рыбы в значительной степени освобождаются от них. Однако имеются паразиты, например *Triaenophorus nodulosus* у окуня, которые не обнаруживают ясной цикличности в заражении рыб. Это объясняется тем, что личинки паразитов, попавшие в рыбу на стадии малька, остаются в печени до конца ее жизни. Почти полное отсутствие взрослых паразитов в кишечнике окуней говорит о том, что каннибализм у окуня в водохранилище почти не имеет места.

Глохидии в водохранилище появляются только осенью. Так, первые личинки были встречены на жабрах и плавниках окуней в конце октября. В течение всей зимы они в массе встречаются почти на всех рыбах. Весной, в конце апреля—начале мая они исчезают. Лишь единичные экземпляры их встречаются в первых числах мая. Становится понятным, почему В. П. Столяров не обнаружил глохидиев на рыбах водохранилища в 1945—1948 гг., вскрывая их только летом. Наши наблюдения по глохидиям совершенно не согласуются с данными многих исследователей. Так, например, А. П. Маркевич (1951) пишет, что глохидии зимой никогда не встречаются. М. Н. Дубинина наблюдала массовое заражение рыб глохидиями в дельте Волги в первой половине лета, главным образом в июне, т. е. тогда, когда в Рыбинском водохранилище они не встречаются совсем. Но всей вероятности, каждый по-своему прав. Дело, видимо, в условиях размножения моллюсков в данном водоеме. Однако это положение требует специальной проверки.

ВЫВОДЫ

1. Нельзя согласиться с широко распространенным в паразитологии мнением о значительном обеднении паразитофауны рыб в зимний период. Проведенное исследование показало, что для многих паразитов как раз

в зимний период значительно возрастают экстенсивность и интенсивность заражения.

2. Круглогодичные исследования паразитофауны рыб позволяют наиболее полно выяснить состав паразитов, их динамику и патогенность.

3. Паразитофауна леща представлена значительным количеством видов паразитов, среди которых, безусловно, есть опасные для рыбы. Кишечные паразиты, поглощая значительную часть пищи, при явном недостатке корма в водохранилище не могут не оказать отрицательного влияния на упитанность и темп роста леща. Дактилогириды, паразитирующие на жабрах леща, летом при наличии благоприятных для них условий, могут вызвать массовое заражение и даже гибель молоди рыб, особенно в условиях нерестово-выростных хозяйств.

4. Паразитофауна чехони относительно бедна. Среди паразитов почти нет опасных для рыбы. Слабая интенсивность и экстенсивность заражения чехони паразитами, безусловно, способствует хорошей упитанности и быстрому темпу роста ее в водохранилище.

5. Паразитофауна судака представлена значительным количеством видов паразитов. Неприятные условия для рыб создаются зимой, когда жабры большинства их поражаются миксоспоридиями, затрудняющими газообмен, а кишечник забит сосальщиками и нематодами. Летом рыбы в значительной степени освобождаются от паразитов, и этот период совпадает с периодом интенсивного питания судака. Такая цикличность в заражении рыб паразитами создает благоприятные условия для их дагула и роста.

6. Паразитофауна окуня, хотя и включает в себя большое количество видов паразитов, однако в целом не представляет опасности для рыб, за исключением *Triaenophorus nodulosus*. Этот вид, поражающий главным образом молодь, вызывает гибель ее и может служить источником эпизоотий во вновь создаваемых водохранилищах, расположенных ниже Рыбинского.

7. Окунь и судак водохранилища являются носителями личинок опасного для человека паразита *Diphyllbothrium latum*.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховский Б. Е. 1929. Trematodes рыб окрестностей г. Костромы. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 59, вып. 4.
- Догель В. А. 1932. Пресноводные Muxosporidia СССР. Определитель организмов пресных вод СССР, т. 4.
- Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Учгедиз.
- Дубинина М. П. 1949. Влияние на паразитофауну рыб их зимовки в ямочальных ямах дельты Волги. Паразитол. сб. ЗИИ АН СССР, т. 11.
- Комарова М. С. 1941. К познанию жизненного цикла *Bunodera luciopectae*. ДАН СССР, т. 31, вып. 2.
- Лавров Г. Д. 1949а. Паразитарная зараженность судака из р. Волги в Саратовской обл. Уч. зап. Саратовск. гос. нед. инст., вып. 13.
- Лавров Г. Д. 1949б. Сезонная и возрастная изменчивость паразитофауны судака. Автореф. дисс., Саратов.
- Лиймап Э. М. 1940. Новые данные по жизненному циклу сосальщиков *Bunodera luciopectae* (O. F. Müller). Бюлл. Моск. общ. ест. природы, отд. биол., т. 69, вып. 3—4.
- Маркевич А. П. 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Изд. АН Укр. ССР.
- Поддубный А. Г. 1955. Чехонь Рыбинского водохранилища. Дисс.
- Столяров В. П. 1952. К паразитофауне Рыбинского водохранилища. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 71, вып. 4.
- Столяров В. П. 1954. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 72, вып. 4.

И. И. Малевяч и Г. Б. Зерина

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ
(OLIGOSCHAETA) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Существенной особенностью гидрологического режима Рыбинского водохранилища являются периодические и притом значительные колебания его уровня, амплитуда которых достигает 5 м. Подъемы уровня воды, приходящиеся на апрель и май, связаны с весенними паводками, а понижения, идущие более или менее постепенно с июля по март, обуславливаются сработкой воды на выработку электроэнергии. В результате этого вся мелководная прибрежная зона оказывается то покрытой водой, то постепенно освобождающейся от воды и становящейся снова сушей, причем площадь этой периодически затопляемой ежегодно и снова обсыхающей затем территории достигает 50% всей площади, занятой водохранилищем.

Отмеченные особенности водохранилища неизбежно должны были как-то сказаться на процессе формирования его олигохетофауны. В самом деле, малощетинковые черви, являясь первичноводными организмами, могли расселяться по водохранилищу только из водоемов, существовавших здесь прежде, т. е. Волги, Мологи, Шекены и других рек, а также пойменных водоемов, озер, болот, оказавшихся залитыми водами водохранилища. С другой стороны, и в самих этих водоемах, после того как они вошли в состав водохранилища, условия существования допных организмов существенно изменились, а следовательно, это не могло не отразиться на составе их олигохетофауны.

Все это делало чрезвычайно интересным изучение фауны и распределения малощетинковых червей Рыбинского водохранилища, и поэтому мы охотно приняли на себя обработку сборов, проведенных в 1949—1951 и частично в 1952 гг. научными сотрудниками биостанции «Борок» и переданных нам И. Ф. Овчинниковым и Ф. Д. Мордухай-Болтовским. В настоящей статье мы используем также результаты обработки некоторых сборов, проведенных на водохранилище сотрудниками Даринского государственного заповедника, кафедры зоологии беспозвоночных Московского университета и Зоологического музея МГУ, переданных нам Н. Ю. Соколовой. Кроме того, благодаря любезности дирекции биостанции «Борок» мы получили возможность лично побывать на водохранилище в августе 1953 г. и провести там сборы олигохет, что было особенно важно, так как полученные нами раньше сборы представляли выборку из дионергических проб, промытых через сита, и, как всегда в таких случаях, почти совершенно не содержали мелких видов олигохет (эолосоматид, нантид и даже некоторых тубифицид), т. е. большинства встречающихся в пресных водоемах видов олигохет. С этим связана неравноценность

бывшего в нашем распоряжении материала: данные по зоосоматидам и наидидам собраны только во время нашего двухнедельного пребывания в Борке, когда мы имели возможность проводить сборы лишь на Волжском плёсе водохранилища и некоторых других водоемах в ближайших окрестностях биостанции; в этой части наш список, несомненно, неполон.

В систематическом обзоре найденных видов мы не приводим представителей сем. *Enchytraeidae*; в некоторых пробах они попадались главным образом неполовозрелыми и единичными экземплярами. Характерный для рек *Protoparus volki* Mich. не был, однако, найден ни разу.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР НАЙДЕННЫХ ВИДОВ

Сем. *Aeolosomatidae*

1. *Aeolosoma quaternarium* Ehrenb. Река Треновка, в обрастаниях.
2. *Aeolosoma hemprichi* Ehrenb. Река Шуморовка, среди зарослей; лужа около пристани, среди нитчаток.
3. *Aeolosoma variegatum* Vejd. Лужи по берегу р. Шуморовки, среди зарослей.
4. *Aeolosoma tenebrarum* Vejd. Прибрежные заросли Волжского плёса водохранилища, в различных местах.

Сем. *Naididae*

5. *Chaetogaster diastrophus* (Gruith.). Прибрежные заросли Волжского плёса водохранилища и пр. Суноги, Шуморовки, Ладки, а также в небольших лужах. Обычен.
6. *Chaetogaster diaphanus* (Gruith.). Прибрежные заросли Волжского плёса водохранилища, лужи по берегу р. Шуморовки, р. Треновка; преимущественно среди зарослей на заиленном песке, на глубине до 2 м.
7. *Chaetogaster crystallinus* Vejd. Прибрежные заросли у заболоченного берега Волжского плёса водохранилища.
8. *Chaetogaster langi* Bretsch. Река Шуморовка и Волжский плёс водохранилища, среди прибрежных зарослей, на глубине до 1 м. Обычен в обрастаниях.
9. *Chaetogaster limnaei* Baer. На различных видах прудовиков и катушек в Волжском плёсе водохранилища, среди прибрежных зарослей.
10. *Amphichaeta leydigii* Tauber. Только в р. Ладке, на мелких местах с довольно быстрым течением (перекаты). Вид, характерный для рек.
11. *Uncinaxis uncinata* (Ørsted.). Шекшинский плёс и Югский залив водохранилища, на заиленном песке и глубине 0.7—1 м.
12. *Orphidoulais serpentina* (Müll.). Шекшинский и Волжский плёсы водохранилища, р. Шуморовка и небольшие водоемы (лужи) в ее пойме; среди зарослей.
13. *Nais communis* Piquet. Волжский плёс водохранилища (во многих местах, на глубине до 2 м), пр. Ладка и Треновка, пруды, каналы. Один из наиболее звытопных видов; обычен.
14. *Nais variabilis* Piquet. Волжский плёс водохранилища (во многих местах, среди зарослей у берега), пр. Шуморовка и Треновка, пруды, лужи, каналы. В окрестностях Борка является наиболее часто встречающимся видом семейства наидид.
15. *Nais simplex* Piquet. Этот вид найден только один раз, среди зарослей около лодочной пристани, на заиленном песке (Борковское прибрежье).

orbata Müll. Река Треновка, обрастая с баржи; р. Шумордестов и водяной гречихи. Вид, характерный для обрастает в сравнительно крупных водоемах.

pendoobusa Piquet. Прибрежные заросли и затопленный а Волжском плесе водохранилища, рр. Треновка, Шуморовка, парке и другие небольшие водоемы.

ardalis Piquet. Среди зарослей в Волжском плесе водохранилища около Григорова, в устье р. Треновки.

retscheri Mich. В устье р. Треновки, на глубине около 2 м, песке (найден 1 раз).

appendiculata (d'Udek.). Прибрежные заросли Шекснинского плеса водохранилища (до глубины 3.5 м), пруды, заболоченные водоемы.

skyella comata (Vejd.). Этот вид найден один раз, среди волжском плесе водохранилища, на расстоянии около 1.5 км

а *lacustris* L. Среди зарослей в Волжском плесе водохранилища Шуморовке и Треновке; нередко массами. В заболоченных местах, как правило, отсутствует.

а *parasita* (Schm.). Найден один раз, среди прибрежных Шуморовке. Характерна для обрастаний больших неглубоких водоемов.

ligitata (Müll.). Река Треновка, на заиленном песке (глубина

obtusata d'Udek. Волжский плес водохранилища, среди зарослей 1—1.5 м и р. Шуморовка, среди зарослей у пристани (оно).

а *longiseta* Ehrenb. Волжский плес водохранилища, у зарезняка (около 1 км от берега) и на заболоченном участке у пристани.

а *aquiseta* Bourne. Прибрежные заросли Волжского водохранилища; каналы на болоте между Борком и Чепцовым.

а *rosea* Piquet. Река Треновка, на глубине около 2 м, на песке; р. Ладка, на мелком месте с быстрым течением; прибрежные Волжского плеса водохранилища; пруды и парки, у берега.

Сем. Tubificidae

rilus limnobius Bretsch. Волжский плес водохранилища, в — Коприно, на илистом грунте, на глубине 5—15 м.

rilus pluriseta (Piquet.) Волжский плес водохранилища, дышащим видом; кроме того, — р. Ладка, среди зарослей на дне.

rilus piqueti Kowalewski. Найден только один раз, вместе дышащими, в Волжском плесе водохранилища, на глубине; впервые был найден нами в 1950 г., в одном из прудов. Последующие годы мы его обнаружили в небольшом водоеме опра, недалеко от Борисоглебска (Малевиц, 1956б). По-видимому в СССР этот вид был найден Д. А. Ласточкиным, приводя указания местонахождения в обзоре пресноводных олигохет

drilus hoffmeisteri Clap. Встречается часто, нередко массами в водохранилищах, Волжский, Моложский и Шекснинский биологической станции «Воронеж», в. 3

синийский плёсы, на глубинах от 0.2 до 17.5 м, чаще на илистых и песчано-илистых грунтах. Наибольшее наблюдавшееся количество — около 2000 на 1 м² дна. Найден также в рр. Волге, Ламе, Ладке, Ильте, Сутке, Шуморовке, Треновке, в прудах и в заболоченных водоемах.

33. *Limnodrilus udekemianus* Clap. Встречается значительно реже предыдущего. Волжский и Шекснинский плёсы водохранилища, преимущественно на илистых грунтах, на глубине от 0.5 до 13 м; также в рр. Чеснаве, Сутке, Ильте, Шуморовке, Музге и прудах. Наибольшее наблюдавшееся количество — около 360 на 1 м² дна.

34. *Limnodrilus claredeanensis* Ratz. Волжский и Моложский плёсы водохранилища, в основном на песчано-илистых грунтах, на глубинах от 4 до 19 м; преимущественно единичные экземпляры, нечасто.

35. *Limnodrilus helveticus* Piquet. Волжский и Шекснинский плёсы водохранилища, нечасто, обычно единичные экземпляры, преимущественно на илистых и песчано-илистых грунтах, на глубине 13.5—19 м. Отметим, что в отношении длины и ширины пениальной трубки наблюдались иногда переходы между пропорциями, характерными для данного вида и типичными для *L. hoffmeisteri* (у некоторых экземпляров отношение длины к ширине пениальной трубки было не 5 : 1, а 6 : 1 и даже почти 7 : 1). На изменчивость этого вида указывали также С. А. Грабье (Грабье и Черносытов, 1929) и О. В. Чекаповская (1952). Впервые в СССР этот вид был найден С. А. Грабье в оз. Чалкар и нами (Малевич, 1929) в одном из озер Мещерской низменности. Довольно широко распространен в южных районах европейской части Союза и в Сибири; недавно найден и в Московской области: нами — в Москве-реке и Н. Я. Сокольской — в Глубоком озере (неопубликованные данные).

36. *Limnodrilus parvus* South. Волжский плёс водохранилища, на илистом грунте и глубине 6.5—8 м; найден только два раза. В СССР указывался Д. А. Ласточкиным для ряда рек средней полосы: Волги, Оки, Мологи, Шоксы.

37. *Limnodrilus newacensis* Mich. Один из наиболее распространенных видов тубифицид в водохранилище. Волжский, Моложский и Шекснинский плёсы, открытая часть водохранилища, рр. Молога, Сутка, Корожечная, Ильте, Юхоть, Кесьма, Черная, Суда и др.; на глубинах от 0.5 до 19 м, чаще от 5 до 17 м, преимущественно на песчано-илистых и илистых грунтах, но изредка даже на песчано-каменных. Наибольшее обнаруженное количество — около 1500 на 1 м²; обычно значительно меньше — от 25 до 200 на 1 м². В водоемах, не связанных непосредственно с водохранилищами и реками, ни разу обнаружен не был.

38. *Limnodrilus michaelsoni* Last. Найден только один половозрелый экземпляр этого вида, в Волжском плёсе водохранилища; вероятно, он встречается чаще, но в неполовозрелом состоянии этот вид трудно отличить от более крупного *L. newacensis*.

39. *Hydrilus hammoniensis* Mich. Открытая часть водохранилища, Волжский, Моложский и Шекснинский плёсы, рр. Черная, Суда, Ильте, Ладка, пруд в парке. Преимущественно на илистых, также на песчано-илистых грунтах, на глубинах от 0.2 до 18 м, встречается часто. Наибольшее наблюдавшееся количество — около 1000 на 1 м², но несомненно, что эта цифра значительно ниже действительной, так как большинство червей попадалось неполовозрелыми и не учитывалось нами, потому что их почти невозможно отличить от неполовозрелых *Tubifex tubifex*.

40. *Hydrilus moldaviensis* (Vejd et Mrazek). Открытая часть водохранилища, Волжский и Шекснинский плёсы, рр. Волга и Шексна выше

водохранилища. Встречается довольно часто, на глубинах от 1 до 18 м, преимущественно на илистых и песчано-илистых грунтах. Наибольшее наблюдавшееся количество — до 2500 на 1 м² дна. Д. А. Ласточкин считает этот вид типичным для рек.

41. *Tubifex tubifex* (Müll.). Встречается, видимо, несколько реже двух предыдущих; численность половозрелых экземпляров — от нескольких десятков до 500—600 на 1 м² дна. Учитывая, однако, невозможность точного определения молодёжи тубифицид (а таковой в пробах значительно больше, чем взрослых червей), можно думать, что действительная встречаемость и численность этого вида значительно выше. Найден в открытой части водохранилища, в Волжском и Шекснинском плёсах, в рр. Волге, Ильти, Сутке и Ладке, в небольших прудах и ручьях. Этот вид обладает широким экологическим диапазоном, встречается и в чистых родниках с холодной водой и в сильно загрязняемых местах.

42. *Tubifex templetoni* South. Довольно редкий вид. Найден в двух пробах, в Волжском и Шекснинском плёсах водохранилища, на глубине около 8 м, на илистом грунте. Указывался в СССР для р. Оки (Ласточкин, 1927) и Днепра (Ласточкин, 1936; Ярошенко, 1941), был также найден нами в Галицком озере (Малевич, 1952).

43. *Psammoryctes barbatus* Grube. Волжский, Шекснинский и Моложский плёсы водохранилища; рр. Волга, Сутка, Ильти. Обычно на илистых и песчано-илистых грунтах, преимущественно на глубинах 5—17 м. Встречается довольно часто. Считается типичным для рек; по-видимому, способен выдерживать некоторое загрязнение (Малевич, 1926).

44. *Psammoryctes albicola* Mich. Найден только 2 раза: в р. Волге ниже Углича, на глубине 12,5 м, на каменисто-песчаном грунте и в небольшом пруду недалеко от Борка.

45. *Peloscolex ferox* (Eisen). Открытая часть водохранилища, Волжский и Шекснинский плёсы, на глубинах до 13 м, преимущественно на илистых грунтах, реже — на песчано-илистых; как правило — единичные экземпляры, самое большое до 100 на 1 м².

Сем. Lumbriculidae

46. *Lumbriculus variegatus* (Müll.) Прибрежно-болотный вид, держится среди зарослей и растительных остатков, преимущественно на глубине от 0,2 до 1,5 м, иногда даже в сыром грунте на берегу, у самой воды.

Нередко встречается на нерестилищах сига, линя, щуки. Численность обычно невысока — 50—300 экземпляров на 1 м². Найден в ряде проб из Волжского и Шекснинского плёсов и один раз в открытой части водохранилища, на расстоянии 37 км от берега и глубине 9,5 м (пореговой с растительными остатками).

47. *Rhynchelmis limosella* Hoffm. Открытая часть водохранилища (2 пробы), Волжский и Шекснинский плёсы, на глубине от 2,5 до 7 м. Преимущественно на илистых грунтах; обычно — единичные экземпляры.

48. *Stylocdrilus heringianus* Clap. Найден только в одной пробе, в Волжском плёсе водохранилища, на глубине 4 м.

Сем. Lumbricidae

49. *Eiseniella tetraedra* (Sav.) f. *typica*. Найдена на нерестилищах сига и щуки, в р. Ильти, в небольшом болоте на берегу р. Ладки. Дер-

яются около воды и в прибрежной полосе водосмов, на глубине до 1 м. обычно среди зарослей и скоплений растительных остатков.

50. *Allobophora caliginosa* (Sav.) f. *typica*. Берег Волжского плёса водохранилища, в сырой почве у воды.

51. *Dendrobaena octaedra* (Sav.). Недалеко от берега Волжского плёса водохранилища и в парке, среди растительных остатков.

52. *Bimastus tenuis* (Eisen.). В сырой почве около гнилого пня, недалеко от берега водохранилища.

53. *Octolasion lacteum* (Orley). На нерестилище синца, среди зарослей, на глубине 0,35 м и на сырых лугах.

54. *Lumbricus rubellus* Hoffm. На сыром лугу около берега Волжского плёса водохранилища и на берегу пруда в парке.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Подводя итоги рассмотренному материалу, мы должны еще раз указать на отмеченную уже во введении его неоднородность, связанную с различием методики, применявшейся при взятии проб. Очень обширные сборы, переданные нам на обработку, были сделаны в различных частях водохранилища и впадающих в него рек, на разных глубинах и грунтах; но они (за исключением 2—3 проб) не содержат зоосоматид, найдид и мелких тубифицид (виды рода *Aulodrilus*). Наши сравнительно небольшие сборы (40 проб), при которых применялась методика отмучивания и фильтрации через планктонную сеть с последующей выборкой живых олигохет под лупой, обеспечивали достаточную полноту материала; но они, по недостатку времени, были ограничены только ближайшими окрестностями биостанции и прибрежной полосой. Все это крайне затрудняет сравнительную оценку олигохетофауны различных биотопов, и потому общая характеристика распределения найденных видов по грунтам и глубинам, приведенная ниже, носит предварительный характер.

Распределение олигохет по глубинам. Нам представляется целесообразным выделить 3 основные зоны: 1) прибрежное мелководье, примерно до глубины 3—4 м, т. е. обширную зону, пересыхающую при низком стоянии воды; 2) зону средних глубин, примерно от 4 до 10—12 м; 3) зону больших глубин, свыше 12—15 м, соответствующую положению бывших русел рек.

В первой зоне, т. е. мелководной, характеризующейся обычно сильным развитием прибрежно-водной растительности, нами найдено свыше 30 видов малощетинковых червей, подавляющее большинство которых приходится на долю найдид; зоосоматиды также были найдены только здесь. Наиболее частыми и характерными здесь являются: *Stylaria lacustris*, *Nais variabilis*, *Chaetogaster diastrophus*, *C. langi*, *C. diaphanus*, *Nais communis*, *N. pseudobubusa*, *Slavina appendiculata*, местами — *Nais barbata*, *Ophidonais serpentina*, виды рода *Pristina* и рода *Dero*. Тубифицид здесь меньше, представлены они на мелководье, главным образом тремя видами: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* и (реже) *Lumbriculus variegatus*. Кроме того, из люмбрикулид здесь довольно обычны *Lumbriculus variegatus*. Указание Г. Г. Винберга (1950), что малощетинковые черви встречаются на мелководных участках только в виде редких единичных экземпляров, обусловлено, вероятно, прежде всего тем, что им учитывались только относительно более крупные тубифициды, а найиды терялись, поскольку пробы брались дночерпателем и промывка велась через металлические сита.

Зона средних глубин характеризуется возрастанием до максимума количества встречающихся здесь видов тубифицид. Здесь найдены все 17 видов этого семейства, обнаруженных нами вообще в районе Борка. Наиболее часто встречаются следующие виды: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. newaensis*, *Hydrilus hammoniensis*, *L. moldaviensis*, *Psammoryctes barbatus*; реже — *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus claparedianus*, *L. udekemianus*, *Peloscoides ferox*; остальные виды были встречены только по 1—2 раза. Здесь обнаружены также все 3 вида люмбрикулид, но встречаются они тут нечасто; чаще других в этой зоне — *Rhynchelmis limosella*. По наблюдениям у нас нет сведений для этой зоны, так как сами мы сборов здесь не производили; несомненно, что количество их должно сильно снижаться здесь, но во всяком случае в верхней части этой зоны, до глубины 5—7 м, они, вероятно, встречаются.

Зона больших глубин (зона фарватеров рек) характеризуется сокращением числа встречающихся видов, причем, по-видимому, полностью отсутствуют наидиды и люмбрикулиды. Зато несколько ведущих видов тубифицид здесь очень характерны и встречаются нередко в значительном количестве. Это в первую очередь крупный *Limnodrilus newaensis*, затем *Psammoryctes barbatus*, *Hydrilus hammoniensis*, *L. moldaviensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. На эти же глубины приходится большая часть происхождения *Limnodrilus helveticus*, встреченного вообще всего 7 раз.

Распределение олигохет по грунтам. На этикетках проб встречается много различных наименований грунтов, часто трудно различимых одно от другого. Поэтому для первого приближения мы решили разделить все грунты на 4 группы: 1) песчаные и песчано-каменистые, 2) илесто-песчаные и илестенные пески, 3) илестые и илы с растительными остатками, детритом, 4) глинястые.

Песчаные и песчано-каменистые грунты. Из наидид (на мелководье) с этими грунтами связана прежде всего *Amphichaeta leydigii*, найденная нами только в небольшой речке Ладке, впадающей в Волжский плёс; встречаются также *Nais barbata*, *N. pseudoobtusata*, *N. communis*, *Chaetogaster diastrophus*, *C. langi*, *Pristina rosea*. Из тубифицид чаще других встречается *Limnodrilus newaensis*, затем *Psammoryctes barbatus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Hydrilus moldaviensis*, значительно реже — *Limnodrilus udekemianus*, *Hydrilus hammoniensis*, *Tubifex tubifex* и *Psammoryctes albicola*.

Илесто-песчаные грунты и илестенные пески. В прибрежной мелководной зоне на этих грунтах довольно богата фауна наидид, из числа которых прежде всего можно отметить *Uncinella uncinata*, *Nais barbata*, *N. pseudoobtusata*, *N. variabilis*, *Stylaris lacustris* (этот вид является наиболее распространенным и многочисленным в прибрежной полосе подохранлища), затем *Nais communis*, *N. pardalis*, *Chaetogaster diaphanus*, *C. diastrophus*, *C. langi*, *Deroobtusata*, *Pristina rosea*. Из тубифицид здесь, как и на песчаных грунтах, на первом месте стоит *Limnodrilus newaensis*, чаще всего встречающийся именно здесь. Этот наиболее крупный и сильный вид среди тубифицид обладает, как известно, утолщенным передним отделом тела с сильно развитой мускулатурой и мощными порочковидными диссипиментами, что обеспечивает ему возможность зарываться в песчаные грунты и удерживаться даже на довольно сильном течении. Далее следует назвать *Psammoryctes barbatus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Hydrilus hammoniensis*, *L. moldaviensis*, значительно реже — *Limnodrilus udekemianus*, *L. claparedianus*, *L. helveticus*, *Tubifex tubifex* и др.

Илистые грунты и их с растительными остатками. Из числа нандид чаще встречаются здесь или характерны для этих грунтов такие виды, как *Slavina appendiculata*, *Vejdovskyella socata* (в наших сборах вид редкий), *Nais communis*, *N. variabilis*, широко распространенная *Stylaria lacustris*, *Chaetogaster langi* и другие виды этого рода, *Orphidonais serpentina*, *Pristina longiset*, *P. aquiseta*. Тубифиды особенно богато представлены именно на илистых грунтах; здесь были встречены почти все представители этого семейства, найденные в районе нашей работы. Наиболее часто встречающимися на илистых грунтах оказались: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Hyodrilus hammoniensis*, *I. moldaviensis*, *Limnodrilus newaensis* (последний, однако, реже, чем на илисто-песчаных грунтах), *Tubifex tubifex*, *Psammoryctes barbatus*, *Limnodrilus udekemianus*, *Peloscoclex ferox*; только на илистых грунтах были найдены все 3 вида рода *Aulodrilus*.

Глинистые грунты. По ним у нас оказалось мало материала. Здесь были встречены из нандид только *Nais communis*, *N. pseudo-obtusa*, *Slavina appendiculata*, а из тубифидов — *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *Tubifex tubifex*, *Psammoryctes barbatus*, *Hyodrilus hammoniensis* и *I. moldaviensis*.

ДОПОЛНЕНИЕ

Летом 1954 г. в Борке работала наша сотрудница, студентка Московского городского педагогического института им. В. П. Потемкина И. Е. Локшина, которой удалось найти несколько видов олигохет, отсутствовавших в наших сборах, и тем самым пополнить список видов, встречающихся в окрестностях биостанции. С ее разрешения приводим здесь эти виды: *Naemona waldvogeli* Bretsch. — пруд в Борковском парке, *Pristina bilobata* (Bretsch.) — р. Суножка, *Pristina foreli* (Piquet) — р. Суножка и пруд в парке, *Aelosoma niveum* Leidig — устье р. Ладки.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1950. Материалы к количественной характеристике макробентоса Волжского отрога водохранилища. Тр. биолог. станции «Борок», вып. 1.
Грaбье С. А. и И. В. Чернопоситов. 1929. Олигохеты озера Чалкара. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 8—9.
Ласточкин Д. А. 1927. Материалы по фауне *Oligochaeta-limnicola* России. IV. *Oligochaeta-limnicola* реки Оки. Работы Окской биолог. станции, т. V, вып. 1.
Ласточкин Д. А. 1933. Гидробиологическое исследование рек Волги и Мологи. Тр. Ивановск. с.-х. инст., вып. 2.
Ласточкин Д. А. 1949. Кольчатые черви (Chaetopoda). Жизнь пресных вод СССР, т. II. Изд. АН СССР, М.—Л.
Малевиц И. И. 1926. Заметки по фауне *Oligochaeta* СССР. Русск. гидробиол. журн., т. V, № 11—12.
Малевиц И. И. 1929. *Oligochaeta* водоемов Мецкерской низменности. Тр. Косинск. биолог. станции, вып. 9.
Малевиц И. И. 1952. Олигохеты Галицкого озера и прилегающих водоемов. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. IV.
Малевиц И. И. 1956а. Малоцетинковые черви (*Oligochaeta*) Московской области. Уч. зап. Моск. пед. инст. им. Потемкина, т. 61.
Малевиц И. И. 1956б. К фауне малоцетинковых червей (*Oligochaeta*) реки Хопра и ее поймы. Уч. записки Моск. пед. инст. им. Потемкина, т. 65.
Овчинников И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Труды биолог. станции «Борок», вып. 1.
Чекановская О. В. 1952. К фауне малоцетинковых червей (*Oligochaeta*) Зап.-Казахстанской области. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. XI.
Ярошенко М. Ф. 1941. Зообентос Вильянин, Вильной и Малишевки. Наук. зап. Днепропетр. держ. ун-в., т. XXII.

	Стр.
От редакции	8
Ф. Д. Мордухай-Болтовской. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища	7
А. Н. Крепке. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища	20
Т. Н. Курдина. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика	35
М. И. Новожилова. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища	52
Ю. И. Сорокин. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища	66
Ю. И. Сорокин. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища	89
К. А. Гусева. Влияние режима уровней Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона	112
А. П. Белавская. Изменение высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1954—1955 гг.)	125
Ф. Д. Мордухай-Болтовской, Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища	142
Т. Л. Поддубная. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг.	195
А. В. Моисаков. Зоопланктон волжского устьевго участка Рыбинского водохранилища за период 1947—1954 гг.	214
Н. А. Дзюбан. Зоопланктон водохранилищ канала Волго-Дон им. В. И. Ленина (по материалам 1954 г., третий год существования канала)	226
Е. Ф. Мануйлова. Биология <i>Daphnia longispina</i> в Рыбинском водохранилище	236
А. И. Шидова. Материалы по биологии мотыля (<i>Tendipes Mg.</i>) Рыбинского водохранилища	250
Т. С. Житенева. О питании леща в Рыбинском водохранилище	259
Г. П. Романова. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище	273
Л. К. Захарова. Распределение перестигий промысловых рыб в Рыбинском водохранилище	304
Ф. И. Вовкя М. И. Моисеев. Темп роста сеголетков леща и судака в Рыбинском водохранилище	321
В. Э. Беккер. О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища	341
А. Г. Поддубный. Особенности роста чехони Рыбинского водохранилища и смежных водоемов	349
П. А. Изюмова и А. А. Шигли. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ	364
Н. А. Изюмова. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь)	384
И. И. Малевич и Г. Б. Зевина. Материалы по фауне малощетинковых червей (<i>Oligochaeta</i>) Рыбинского водохранилища	399

*Утверждено к печати
Институтом биологии содогранилиц
Академии наук СССР*

*

Редактор издательства *Г. И. Козлова*
Технический редактор *Р. А. Аронс*
Корректоры *Н. Г. Гилинская и И. П. Палкина*

Сдано в набор 12/III 1958 г. Подписано
к печати 7 /VI 1958 г. РИСО АН СССР
№ 8-80В. Формат бумаги $70 \times 108^{1/16}$.
Бум. л. $12^{3/4}$. Печ. л. $25^{1/2} = 34.93$ усл.
печ. л. + 4 вкл. Уч.-изд. л. $34.01 + 4$ вкл.
(1.08). Изд. № 684. Тип. зак. № 590.

М-18705. Тираж 1200.

Цена 25 р. 35 к.

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-164, В. О., Менделеевская лин., д. 1

1-й тип. Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-34, В. О., 9 линия, д. 12

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Но- мер	Слова	Напечатано	Должно быть
1	2 снизу	Üse	Use
9	5 сверху	Palla	Pallas
1	2 снизу	Penfoun	Penfound
5	Рис. 2, подпись, 2 сверху	станции 1953 г.	станции 1953 г.
0	7 сверху	1.5—2 мм	1.5—2 м
2	11 снизу	Coryboneura ger.	Coryboneura gr.
6	Левый столбец, 4 снизу	Ulyodrilus	Ulyodrilus
8	7 снизу	босмин	из босмин
9	12 сверху	B. angularis	B. angularis
9	6 снизу	geschlechtes	Geschlechtes
2	23 "	E. ex tendens	E. ex gr. tendens
3	2 "	тезонам	сезонам
7	1 "	итанность	учитанность

Труды биологической станции «Борон», вып. 3