

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

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

2

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
1955

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

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

В Ы П У С К

2



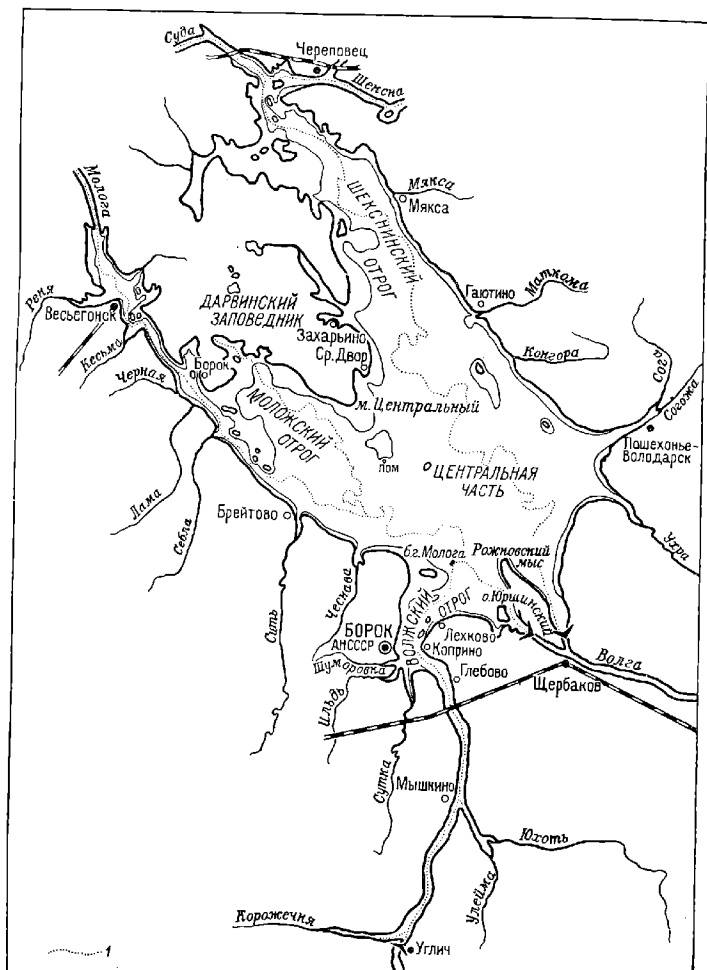
ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва · 1955 · Ленинград

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р
доктор биологических наук
Б. С. Кузнец

По постановлению Президиума Академии Наук СССР от 4 января 1952 г. тематика Научно-исследовательской биологической станции «Борок» им. Н. А. Морозова была перестроена. Ее основной задачей стало изучение Рыбинского водохранилища с точки зрения повышения его биологической продуктивности и рыбохозяйственного освоения. Одновременно были значительно укреплены научные кадры и материально-техническое оснащение станции.

В результате этих мероприятий объем исследовательской деятельности биостанции «Борок» заметно возрос. Ее работы получили вполне определенную и единую направленность. Результатом их и являются статьи, публикуемые в настоящем сборнике. Они основаны в большей своей части на исследованиях, проведенных в 1952 и 1953 гг. на Рыбинском водохранилище. Лишь некоторые статьи, имеющие методическое значение, базируются на работах, выполненных сотрудниками станции на других водоемах.

К моменту реорганизации станции в 1952 г. имелось некоторое количество работ, написанных в разное время ее прежними сотрудниками. Степень их готовности к печати была весьма различна. Неодинаков был и их научный интерес. В настоящее время все эти работы подготовлены к опубликованию. Но руководство станции считает более целесообразным опубликовать в первую очередь результаты новейших исследований, проведенных более совершенными методами, а главное отвечающих современному направлению учреждения. Старые же работы в той мере, в какой они сохранили научную ценность, будут изданы в следующем выпуске «Трудов» биостанции «Борок».



Карта Рыбинского водохранилища.

1 — бывшие русла рек.

ФИТОПЛАНКТОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЕГО ОСНОВНЫХ ГРУПП)

Несмотря на довольно значительный срок существования Рыбинского водохранилища, в печати нет ни одной работы, посвященной изучению фитопланктона этого водоема, хотя несколько научных организаций не только посетили его, но и имели на нем наблюдательные гидробиологические пункты.

С 1944 по 1945 г. сотрудница Всесоюзного института прудового рыбного хозяйства И. В. Комарова производила сборы планктона в водохранилище. Полученные ею материалы относятся главным образом к Волжскому отрогу в районе с. Коприна, приплотинному участку и приустьевому району р. р. Сутки и Сити. В Моложском отроге пробы брались только в одной точке, около с. Морозихи. В Шекснинском отроге и в центральном плесе наблюдения совсем не велись. Как видно из сказанного, эти исследования производились в небольшом районе водохранилища. Кроме того, данные по исследованным районам, приведенные в отчете Комаровой, очень неполны: учитывались только массовые формы и отмечалась частота их встречаемости, но численность их не выражалась в количестве клеток на определенный объем, что, конечно, дает очень слабое представление о количестве организмов фитопланктона.

С 1946 по 1951 г. ВНИОРХ (Всесоюзный Научно-исследовательский институт озерного и речного хозяйства) организовал более подробное обследование всего водохранилища. Собранные сотрудницей ВНИОРХ Е. И. Киселевой материалы по фитопланктону в 1946 и 1948 гг. дают уже более подробное представление о видовом составе альгофлоры и о ее распределении. Однако они охватывают далеко не весь вегетационный период, а лишь март, апрель, половину июля и сентябрь.

Гидробиологические наблюдения, проводимые биостанцией «Борок», были начаты в 1947 г. и до 1952 г. ограничивались только олжским отрогом. За неимением в штате станции альголога сборы систематически не обрабатывались и за этот период не было сделано подлежащей сводки по собранным материалам.

В районе Моложского и Шекснинского отрогов сбор планктона уже ряд лет производится сотрудниками Дарвинского государственного заповедника, но ими обрабатывается только зоопланктон, а из водорослей отмечаются лишь массовые формы.

Из исследований других организаций, работавших на водохранилище, в Волжском отроге, около с. Коприна, известны однорейсовые поездки и использование сборов биостанции «Борок» Водной станцией Института

коммунальной гигиены Академии медицинских наук (1951—1952 гг.), по результатам этих работ нам не известны.

С 1952 г. гидробиологические работы на биостанции были расширены и приобрели в связи с новой проблематикой всей станции определенную направленность. Наблюдения стали проводиться уже не только в Волжском отроге, но охватили все водохранилище.

В конце 1952 г., кроме систематических сборов материала в Волжском отроге, было проведено два довольно подробных ориентировочных рейса по всему водохранилищу, в каждом из которых было сделано по 62 станции.

В 1953 г., с мая по октябрь, были организованы регулярные ежемесячные рейсы по всему водохранилищу, но количество станций было сокращено до 32. Работы проводились на более быстрходном судне, чтобы достичь большей синхронности при взятии проб в разных частях водохранилища. В конце августа 1953 г., кроме того, была проведена одна поездка на Угличское и Ивановское водохранилища.

В целях комплексности гидробиологических работ сборы фитопланктона, производившиеся и обрабатывавшиеся по строго единой методике, шли параллельно сборам зоопланктона и выемкой проб воды для химических и бактериологических анализов.

Собранные нами материалы по фитопланктону за 1952 и 1953 гг. обработаны еще не полностью. Оставлена частично недоработанной систематическая часть, которая будет дана позднее отдельной статьей. Цель данной работы — дать прежде всего ответ на первоочередные вопросы, связанные с общей проблематикой всех гидробиологических работ: 1) каково количество фитопланктона, 2) каково его распределение в водохранилище, 3) каковы сезонные изменения этого распределения.

МЕТОДИКА

Почти все станции ежемесячных рейсов были расположены по руслу бывших рек Мологи, Шексны и Волги. Исключения составляли лишь станции центрального плеса (34, 32, 30, 29, см. рис. 6—10), приуроченные к бывшей Молого-Шекснинской низменности. Глубина в местах взятия проб колебалась от 3 до 20 м. На каждой станции бралась серия вертикальных проб, при этом в первых двух верхних метрах бралась одна средняя проба, а далее до дна — через каждый метр. Выемка проб производилась планктонным батометром конструкции А. В. Фрапцева. Преимущество этого батометра по сравнению с обычными химическими состоит в том, что он вырезает метровый столб жидкости, захватывая в первом верхнем слое и поверхностную пленку. При погружении в воду, имея внутри малое сопротивление, он не нарушает распределение населения воды и позволяет метр за метром изучать толщу воды или взять среднюю тотальную пробу. На рис. 1 дан чертеж этого батометра.

Основой батометра служит толстостенная метровая дюралюминиевая трубка 1 диаметром 58 мм. На ее концы навишлены выточенные из такого же металла муфты 2, 3 высотой 40, толщиной 8 мм. Нижняя крышка батометра 4 пришлифована, подобно крышке батометра Руттнера, к нижней муфте; кроме того, она скреплена с муфтой бронзовой петлей 5, имеющей некоторую слабину, чтобы не нарушать пришлифовку. Для выпуска воды через нижнюю крышку проходит металлическая трубка, на которую надета еще каучуковая с зажимом. К крышке, кроме того, приклепана изогнутая под прямым углом пластина с петлей на свободном конце 6. В петле

укреплен трос, продетый через тонкую трубку, приклепанную к телу батометра. Трос на уровне верхней муфты впаив в спускной крючок 7, вкладывающийся после натяжения в прорез накладки на верхней муфте.

В центр нижней крышки ввинчено кольцо, за которое крепится петля 4-миллиметрового оцинкованного гибкого троса 8, свободно проходящего через отверстие болтика 9 и укрепленного поперек верхней части батометра. По тросу ходит дюралюминиевый чечевицеобразный груз с укрепленным на его верхнем конце спускателем Руттнера. В спускателе имеются два болта: нижний скрытый 10, к которому крепится трос батометра, длиной 125 см и верхний, обычный для батометра Руттнера 11, на который надевается трос от лебедки.

При ударе посыльного груза срабатывает спусковой механизм Руттнера, падает чечевицеобразный груз, сбивает крючок 7 и закрывает верхнюю часть батометра.

Весь батометр висит на петле 8 и так же, как батометр Руттнера, всей своей тяжестью давит на притирку нижней крышки.

Для предохранения от захватывания иловых слоев к нижней муфте прикреплен тросик. При перевозке батометра нижняя крышка его запирается пружиной 12.

Выпущая батометром вода выливалась в ведро, перемешивалась, и 1 или 0.5 мл ее, в зависимости от концентрации планктона, отфильтровывался в фильтровальном приборе (Кислев, 1950 через крупнопористый мембранный фильтр) (с маркой «предварительный» изготовления экспериментальной фабрики ультрафильтров в МКХ, г. Мытищи). Фильтрация производилась не до полной сухости фильтра. Влажный фильтр переносился в пенициллиновеслянки, емкостью 20 мл, и заливался 5 мл фильтра, после чего проба фиксировалась.

Подсчет организмов производился в камере типа Пажота: мелких в камере емкостью 1/100 мл, а крупных — 1/20 мл. Просчитывалась в зависимости от густоты планктона вся камера или ее часть.

Для вычисления биомассы находился средний объем одной клетки для каждого вида, затем вычислялся общий объем биомассы водорослей, который переводился в весовые единицы (Есьрева, 1945).

ФОРМИРОВАНИЕ, СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА

Как формировался фитопланктон Рыбинского водохранилища в период его наполнения, мы не знаем, так как никаких наблюдений в это

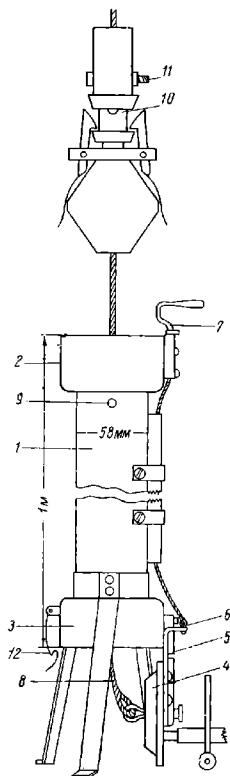


Рис. 1. Метровый батометр конструкции А. В. Францева.

Объяснение и тесты.

время не велось. Но по аналогии с Иваньковским (Неизвестнова-Иакина, 1941) и Учииским (Гусева, 1947б) водохранилищами можно предположить, что в нем так же, как и в этих двух, видовой состав фитопланктона сложился в первый же год его существования и мало чем отличается от настоящего.

Основными источниками поступления планктона в Рыбинское водохранилище являются Волга, Шекса и Молога. Меньшее значение в этом отношении могут иметь Согожа, Ухра и ряд мелких рек.

По количеству воды, подаваемой реками в водохранилище, на первом месте стоит Волга. Приносимые ею воды составляют несколько более $\frac{1}{3}$ (37.2%) объема Рыбинского моря; Молога приносит 19.6 и Шекса — 12.5%, вместе они дают немногим меньше $\frac{1}{3}$ (32.1%), и около 30% вод поступает из Согожи, Ухры и мелких рек и ручьев. В Шексне, выше Череповца, и в Мологе, выше Харламовского, а также во всех мелких реках, даже в местах подпора, где нами в данное время установлены регулярные наблюдения, видовой и количественный составы фитопланктона крайне бедны. Если даже предположить, что до существования водохранилища эти реки несли более богатый планктон, то все же роль волжской воды была несомненно более значительной, так как, пройдя через Иваньковское и Угличское водохранилища, она приносила и приносит хорошо переработанный планктон, из которого выпали уже типично речные формы и остались лишь формы, соответствующие озерным условиям. Поэтому волжский планктон, подав в водохранилище, обогащенное биогенами, несомненно должен был дать резкую вспышку развития и, закрепившись здесь, оттеснить все речные формы, менее приспособленные к условиям малопроточного водоема.

Волжские воды попадают в Рыбинское море по узкому, вытянутому в виде рукава Волжскому отрогу, который, как и Угличское водохранилище, имеет еще ряд гидрологических и биологических черт реки. В нем ясно выражено течение, скорость которого очень изменчива и зависит от сброса воды Угличской ГЭС. Но в планктоне типично речные формы уже отсутствуют. Повидимому, воды Волжского отрога своего специфического планктона, сформированного в нем, не имеют; они несут планктон Иваньковского водохранилища. По видовому составу планктона Волжский отрог и Иваньковское водохранилище сходны. Но планктон последнего далеко не полностью приносится в Волжский отрог. Пройдя Угличское водохранилище, а затем и в самом Волжском отроге он претерпевает существенные количественные изменения.

Основная группа планктона Волжского отрога — диатомовые водоросли. Они не исчезают здесь и в летний период, их количество снижается лишь на короткий срок (рис. 2). Основной фон летнего планктона создают синезеленые водоросли. Одним из поставщиков планктона Рыбинского моря является Иваньковское водохранилище. Доказательством этого служат следующие наблюдения.

В середине августа 1953 г. нам удалось объехать все Иваньковское водохранилище, проехав по Угличскому и Волжскому отрогам. Из прилагаемой схематической карты нашего маршрута (рис. 3, 4) видно, что большинство диатомовых в это время было в верхней части Угличского водохранилища (ниже Иваньковской плотины), в которое сбрасывалось в это время большое количество воды помимо турбины Иваньковской ГЭС. Здесь количество диатомовых водорослей достигало 15 680 клеток в 1 мл и синезеленых — 632 клетки в 1 мл воды (рис. 4). По направлению к г. Угличу количество диатомовых заметно снижалось, достигнув

минимума ниже Угличской плотины. У Углича количество диатомовых снизилось до 600 кл. в 1 мл, а синезеленых до 203. В Волжском отроге, ближе к эстуарной его части, количество планктона начинает вновь парастать, правда, далеко не достигая тех количеств, которые имела волжская вода по выходе из Иваньковского водохранилища. В районе с. Колрина (рис. 4) количество диатомовых достигло только 2363 кл. в 1 мл, а синезеленых — 876. Господствующей группой водорослей в период нашей поездки как в Иваньковском, так и в Угличском водохранилищах были диатомовые водоросли, главную массу которых составляли *Melosira italica* и *Melosira granulata*. В Рыбинском море в центральном его плесе господствовали в это время синезеленые. Доказательством того, что планктон Иваньковского водохранилища доходит до Рыбинского, может служить обнаружение *Melosira granulata*, найденной нами в количествах, равных с *Melosira italica* в Иваньковском, Угличском водохранилищах и в Волжском отроге; в эстуарии Волжского отрога, в централь-

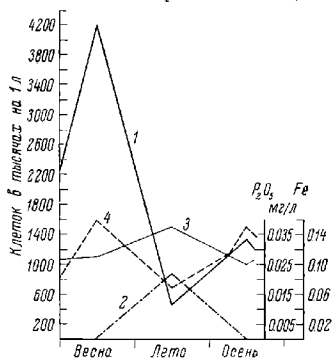


Рис. 2. Сезонная динамика развития фитопланктона в Волжском отроге в соотношении с количествами Fe и P₂O₅.

1 — диатомовые, 2 — синезеленые, 3 — P₂O₅ (мг/л), 4 — Fe (мг/л).

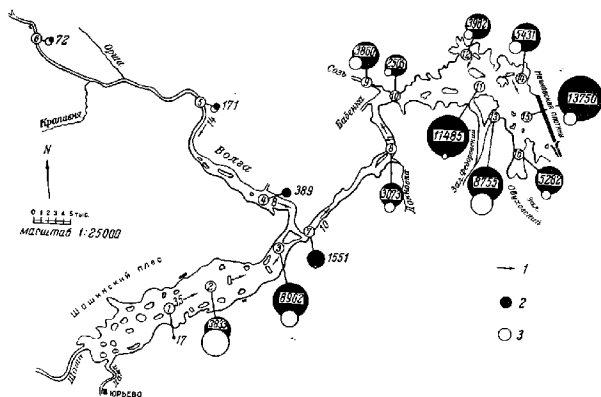


Рис. 3. Количественное распределение диатомовых и синезеленых водорослей в Иваньковском водохранилище (количество клеток в 1 мл).

1 — скорости течения, 2 — диатомовые, 3 — синезеленые; цифры в белых кружках — номера станций.

пой части Рыбинского моря, ее не было не только в данный период, но и позднее. Эта форма, по видимому, очень мало приспособлена к условиям Рыбинского моря и поэтому здесь не закрепляется. *Melosira italica* находит здесь, как видно, благоприятные условия и припесенная сюда несомненно принимает участие в формировании фитопланктона центрального плеса.

Из синезеленых аналогичную роль выполняет *Aphanizomenon flos-aquae* — форма, которая широко распространена в р. Волге (Ессырева, 1945; Киселев, 1948, и др.) и в массовом количестве в определенных пе-

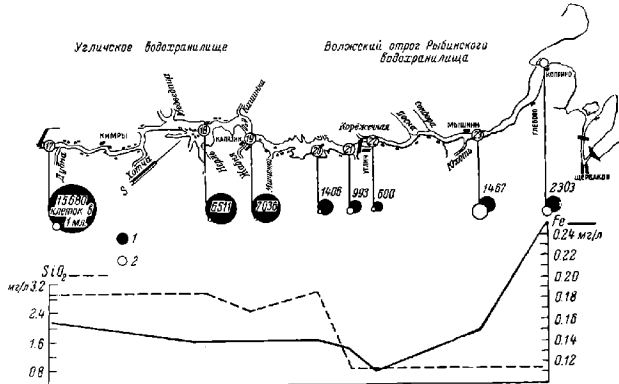


Рис. 4. Количество силиката, железа (мг/л), диатомовых и синезеленых водорослей (клеток л. мг/л) в Угличском водохранилище и Волжском отроге.

1 — диатомовые, 2 — синезеленые; цифры в белых кругах — номера станций.

риоды встречается в Ивановском водохранилище (Неизвестнов-Ивадина, 1941; Киселев, 1948). Из остальных основных форм фитопланктона Рыбинского водохранилища, общих с Ивановским, можно назвать: *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*, *An. Lemmermannii*, *An. spiroides*, *An. Scheremetievi*, *Gomphosphaerium lacustris*, *Woronichinia Naegeliiana*. Как мы уже видели, планктон (рис. 3, 4), вынесенный из Ивановского водохранилища, привносится в Рыбинское море далеко не полностью; большая часть его как бы теряется по пути. Чем вызываются эти потери и каковы их причины?

Киселев (1948) считает, что более подвижная среда, какую мы имеем в реке, больше благоприятствует развитию диатомовых (в частности *Melosira*), тогда как в водоеме полустоячего типа, каким является водохранилище, создаются условия более благоприятные для вегетации синезеленых. На первый взгляд соображения Киселева находят подтверждение и в наших данных. Сейчас же после Ивановской плотины (рис. 4), с возрастанием скоростей течения от 0 до 9 м и более в минуту, количество синезеленых снижается, и около г. Казянина они практически отсутствуют. К Угличской плотине со снижением скоростей течения количество их вновь возрастает, и, несколько уменьшаясь ниже плотины, они дают второй

подъем численности в верхней части Волжского отрога, где течение в момент взятия проб было замедленным. Но сходные изменения численности испытывали у нас и диатомовые водоросли. А если мы проследим количественное распределение этих группы водорослей в Ивановском водохранилище в зависимости от скорости течения, то высказанному Киселевым соображению мы уже совершенно не находим подтверждения. Как в Шошинском плесе, так и в верхней части Ивановского водохранилища в районах с нулевым течением (рис. 3) наблюдается интенсивное развитие как синезеленых, так и диатомовых водорослей, а там, где течение ясно выражено, в районах, находящихся под влиянием рек (Волги, Шоши, Ламы), несущих незначительное количество планктона, количество их резко снижается. Конечно, имеет значение не подвижность среды; существенным фактором здесь является разбавление отстоявшихся вод (в которых уже произошло нарастание планктона) принесенными порциями новых вод, бедных планктоном. По пути от Ивановской плотины до Волжского отрога (рис. 4) наибольшее снижение планктона отмечено нами до Углической плотины, где впадает ряд рек (Дубна, Хотча, Медведица, Нерль, Кашинка, Жабня, Митенка и др.). В отрезке от г. Мышкина до конца Волжского отрога впадающих рек нет, и здесь идет уже увеличение планктона.

На изменение количества планктона, кроме фактора «разбавления» как результат его, несомненно оказывает влияние и изменение первоначального химизма воды.

Из химических факторов, имеющих связь с количественным распределением диатомовых в Углическом водохранилище и Волжском отроге, остановимся на железе и кремнии.

Роль этих элементов в жизни диатомовых водорослей, подробно изученная нами на материале Углического водохранилища, хорошо выражена и здесь. Сопоставляя кривые количества железа и кремния в воде по ходу от Ивановской плотины до конца Волжского отрога с количеством диатомовых водорослей, можно видеть, что наименьшее количество последних отмечено в местах наименьшего количества силиката и железа; резкое увеличение последнего к эстуарию Волжского отрога совпадает с повышением количества водорослей.

Зависимость развития диатомовых водорослей от химических факторов, и в частности от железа, была более подробно прослежена в Волжском отроге в 1952 г. И там, как по его длине, так и по сезонам, в отдельных его пунктах отмечалась связь развития диатомовых с определенной концентрацией железа (рис. 2, 5).

Проследим теперь, какое количество планктона приносят в Рыбинское водохранилище волжские воды и как изменяется его количество и видовой состав по сезонам.

Весной 1952 г. (май—июнь) в эстуарии Волги по линии Борок—Коприно количество планктона было несколько более 8000, а в 1953 г. в это же время было 1954—2628 кл. в 1 мл (табл. 1). Состав его в этом году, так же как и в предшествующем, был следующий: массовая форма *Melosira italica* в сопровождении небольшого количества *M. Binderana* и единичных экземпляров *M. distans* и *M. granulata*; на втором месте — *Diatoma elongatum*, *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus astraea*; в незначительном количестве *Synedra acus*, *S. Ulua*, *Stephanodiscus Hantzschii*, *Nitzschia acicularis*, *N. sigmoides* и *Fragilaria crotonensis*.

Синезеленые водоросли в мае совершенно отсутствовали, а в июне появились в небольшом количестве.

Из остальных групп водорослей изредка попадались *Ankistrodesmus falcatus* и *Scenedesmus quadricauda*. В летний период (июль—август) видовой состав диатомовых водорослей остается тот же, но количество их

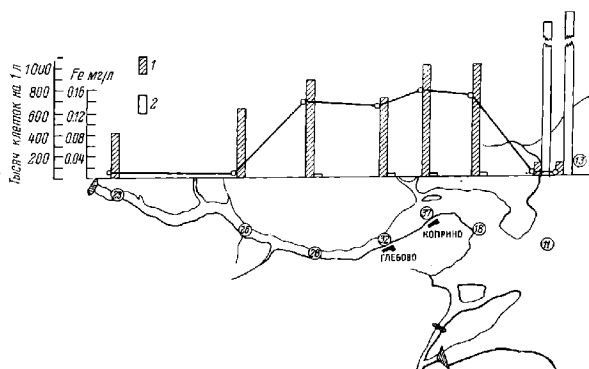


Рис. 5. Количество железа (мг/л), диатомовых и синезеленых водорослей (клеток в 1 мл) в Волжском отроге 16—18 X 1952.

1 — диатомовые, 2 — синезеленые; цифры в белых кружках — номера станций.

снижается. В 1952 г. это снижение было значительным (табл. 1), в 1953 г. количество диатомей в конце июля продолжало оставаться еще довольно большим, их насчитывалось более 1500 кл. в 1 мл. Количество же синезе-

Таблица 1

Количество клеток основных групп фитопланктона и их биомасса при выходе из Волжского отрога (около с. Коприно)

| | Дата | Клеток в 1 мл | | Биомасса в мг/л | |
|-------|-------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|
| | | диатомо- вых | синезеле- ных | диатомо- вых | синезеле- ных |
| Весна | 23 V 1952 | 8720 | 0 | — | — |
| | 11 V 1953 | 1954 | 0 | 1,45 | 0 |
| | 6 VI | 2628 | 232 | 2,87 | 0,02 |
| Лето | 28 VII 1952 | 686 | 366 | — | 0,04 |
| | 30 VII | 840 | 1525 | — | 0,17 |
| | 20 VII 1953 | 1692 | 2538 | 1,36 | 0,20 |
| Осень | 21 X 1952 | 1383 | 58 | 1,19 | 0,005 |
| | 2 IX 1953 | 2363 | 876 | 4,43 | 0,06 |
| | 20 X | 182 | 0 | 0,26 | 0 |

лых водорослей летом заметно нарастает. В 1952 г. их было в июле 366 кл. в 1 мл, а в августе 1525; в июле 1953 г. насчитывалось 2538 кл. в 1 мл. Формы, составляющие синезеленый планктон, следующие: на первом месте — *Aphanizomenon flos-aquae*, в меньшем количестве; на втором месте — *Microcystis aeruginosa*; на третьем месте — *Anabaena flos-aquae*,

An. spiroides, *An. Scheremetievi*, *Gomposphaerium lacustris*. Несколько увеличивается к этому времени и состав синезеленых водорослей за счет главным образом протококковых: *Scenedesmus quadricauda*, *Ankistrodesmus falcatus*, *Crucigenia triangularis*, *Cr. rectangularis*, *Coelastrum microporum*, *Pediastrum Boryanum*, *P. duplex*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Actinastrum Hantzschii*, *Oocystis solitaria*. Из вольвоксовых изредка попадаются: *Pandorina*, *Eudorina*, *Chlamydomonas*. Встречаются в это время и флагеллаты: *Peridinium*, *Trachelomonas*.

Осень в Волжском отроге наступает значительно раньше, чем в центральном плесе Рыбинского водохранилища. Здесь в начале сентября роль синезеленых водорослей в планктоне становится ничтожной, их бывает менее 1000 в 1 мл, а в октябре они совершенно исчезают. Диатомовые же водоросли в сентябре достигают примерно тех же количества, что и весной, однако и для них октябрь является месяцем, завершающим их вегетационный период; они насчитываются в это время очень часто в количествах лишь несколько сотен клеток в 1 мл, несмотря на достаточное еще содержание в воде железа (0.25 мг/л). Снижение температуры воды до 5—6° и, главное, пониженная инсоляция прекращают их развитие. Подо льдом в течение всей зимы встречается из диатомей главным образом *Melosira italica*.

Роль представителей остальных групп водорослей в осенний период ничтожна. Уже в сентябре они встречаются в ограниченном количестве, а в октябре лишь единичными экземплярами.

Таким образом, планктон, приносимый волжскими водами в Рыбинское море, в основном диатомовый. Биомасса их в июне — 2.87 мг/л, а осенью (сентябрь) — 4.43 мг/л. Синезеленые играют незначительную роль только два летних месяца (июль—август), но и в это время, хотя количество их клеток больше диатомовых, биомасса всегда меньше биомассы последних (максимальная 0.2 мг/л — табл. 1).

Посмотрим теперь, какой планктон приносят моложские и шекснинские воды.

Моложский отрог вытянут с северо-запада на юго-восток от с. Харламовского до р. Себлы, образуя два плеса: один между Харламовским и Васьегонским и второй на месте бывшего оз. Перемут (ст. 39, рис. 6—10).

Параллельно Моложскому отрогу в том же направлении расположен Шекснинский отрог. Резкой границы между последним и эстуарием Шексны нет, но по характеру планктона мы условно проводим эту границу несколько севернее с. Мяксы, между станциями 24 и 23. Реки Молога (выше с. Харламовского) и Шексна (выше г. Череповца) в пунктах наших наблюдений хотя и находятся уже под подпором, но течение их хорошо выражено.

Весна в Моложском и Шекснинском отрогах наступает несколько позднее, чем в Волжском, так как паводок в них растянут на более продолжительный срок. В конце мая в Шекснинском и Моложском отрогах количество планктона не доходит до 1000 кл. в 1 мл, и только при входе в эстуарий Моложского отрога мы застали в это время начало цветения диатомовых с количеством клеток 1816 в 1 мл (ст. 36, табл. 2). В Шексне и особенно в Мологе и в Суде планктона в это время заметно меньше, чем в отрогах: всего лишь несколько десятков в 1 мл (табл. 2). Но и позднее в Мологе и Суде развитие диатомовых водорослей остается очень слабым, а синезеленые практически совсем не развиваются.

Первый максимум развития диатомовых водорослей в Моложском и в Шекснинском отрогах, включая и р. Шексну, наступает в июне при количестве их клеток от 1000 до 2000 в 1 мл; в июле их количество снижается

я второй максимум, но несколько меньший, отмечен нами в сентябре (табл. 2).

Синезеленые в отрогах появляются в июне и держатся до конца сентября. В Шекснинском отроге их максимальное количество бывает немногим более 1000 кл. в 1 мл, в Моложском же, особенно в его плесах, они развиваются лучше и временами достигают массового развития (6000—7000, табл. 2).

Таблица 2

Количество клеток синезеленых и диатомовых водорослей (в 1 мл) в верхнем двухметровом слое воды

| Место взятия проб | № станции | Май | | Июнь | | Июль | | Сентябрь | | Октябрь | |
|------------------------|-----------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|
| | | диато- мовые | сине- зеленые | диато- мовые | сине- зеленые | диато- мовые | сине- зеленые | диато- мовые | сине- зеленые | диато- мовые | сине- зеленые |
| Река Шексна | 28 | 194 | 0 | 1354 | 325 | 518 | 476 | 1151 | 262 | 68 | 0 |
| Река Суда | 26 | 19 | 0 | — | — | 148 | 0 | 19 | 0 | 15 | 0 |
| Шекснин- ский отрог | 27 | 719 | 0 | 1240 | 219 | 1118 | 511 | 1363 | 1147 | 87 | 150 |
| | 25 | 221 | 0 | 2022 | 1599 | 802 | 1236 | 1005 | 1201 | 160 | 0 |
| Река Молога | 24 | 590 | 0 | 1675 | 1075 | 561 | 592 | 1570 | 1194 | 1172 | 281 |
| | 37 | 49 | 0 | 28 | 0 | 293 | 0 | 50 | 0 | 26 | 0 |
| Моложский отрог | 38 | 711 | 0 | 2118 | 638 | 1801 | 6456 | 2826 | 815 | 00 | 0 |
| | 39 | 605 | 0 | 1604 | 7974 | 171 | 1726 | 795 | 3548 | 253 | 20 |
| | 36 | 1816 | 0 | 576 | 425 | 610 | 369 | 1924 | 2038 | 1129 | 207 |

В октябре вегетационный период как в Шекснинском, так и в Моложском отрогах заканчивается. Синезеленые исчезают, а диатомовые, хотя еще и сохраняются, но в заметно меньшем количестве (и чем севернее по отрогу, тем их меньше, табл. 2).

Сезонное развитие диатомовых в Моложском и Шекснинском отрогах так же, как и в Волжском, совершенно четко совпадает с изменением количества железа в их водах. Периоды массового развития диатомей (июнь, сентябрь) совпадают с максимальным содержанием в воде железа (0.2—0.4 мг/л), и, наоборот, в июле количество железа в отрогах снижается (до 0.1—0.007 мг/л) и количество диатомовых падает.

Видовой состав диатомовых и синезеленых водорослей в Моложском и в Шекснинском отрогах совершенно такой же, как и в Волжском. Основная форма диатомового планктона и здесь — *Melosira italica*, изредка встречается *M. distans* и *M. Binderana*. В весьегонском плесе и ниже в Моложском отроге в сентябре одновременно развивается *M. granulata*, но далее 34 и 35 станций, т. е. самой верхней части эстуария, она не продвигается. В меньшем количестве встречается *Asterionella formosa*. *Diatoma elongatum* найдена в небольшом количестве только в Шекснинском отроге. *Stephanodiscus astraca* встречается в количестве нескольких десятков, остальные формы лишь единичны. Из синезеленых доминирующая форма — *Aphanizomenon flos-aquae*, на втором месте стоит *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*, *An. spiroides*, *An. Scheremetievi*; *Gomphosphaerium lacustris* и *Woronichinia Naëgeliana* встречаются редко. Из форм, не найденных в Волжском отроге, здесь в небольшом количестве была обнаружена *Oscillatoria Agardhii*. Представители прочих групп в планктоне р. р. Шексны и Мологи, а также в одноименных

отрогах Рыбинского моря, имеют весьма второстепенное значение, попадаются изредка и лишь в единичных экземплярах.

Как видно из вышеизложенного, Шексна и ее отрог могут быть поставщиками также главным образом диатомового планктона. Аналогичная роль р. Мологи и Моложского отрога была бы значительно меньше, если бы не его плесы, где идет парастание не только диатомового, но летом и синезеленого планктона.

Максимальное количество диатомовых, выносимых из Шекснинского отрога (ст. 24), — 1675 кл. в 1 мл, а его максимальная биомасса — 1.79—1.6 мг/л; синезеленых же 1075 кл. с биомассой 0.10 мг/л. Из Моложского отрога (ст. 36) выносятся диатомовых максимально около 2000 с биомассой 4.36 мг/л и столько же синезеленых с биомассой 0.14 мг/л (табл. 2—3).

Таблица 3

Биомасса фитопланктона при выходе из Шекснинского и Моложского отрогов

| | Шекснинский отрог, ст. 24 | | Моложский отрог, ст. 36 | |
|--------------------|---------------------------|-------------|-------------------------|-------------|
| | диатомовые | синезеленые | диатомовые | синезеленые |
| Май | 0.56 | 0.00 | 1.36 | 0.00 |
| Июнь | 1.60 | 0.10 | 0.62 | 0.04 |
| Июль | 1.33 | 0.06 | 0.98 | 0.03 |
| Сентябрь | 1.79 | 0.08 | 4.36 | 0.14 |
| Октябрь | 1.77 | 0.02 | 1.03 | 0.02 |

Периодичности развития планктона в центральном плесе Рыбинского моря несколько иная, чем в его северных отрогах. Цветение диатомовых здесь уже в мае достигает наибольших размеров и на таком уровне остается в июне (рис. 6, 7). Второй (осенней) всплески диатомовых здесь нет. Синезеленые водоросли здесь также появляются в июне, но цветение вызывают в июле. Максимум же это цветение достигает в сентябре. Несмотря на увеличение к осени в водах центрального плеса содержания железа (в среднем 0.07—0.22 мг/л) и на малые дозы фосфора (0.007 мг/л), диатомовые не могут подавить бурное развитие синезеленых, так как последние, концентрируясь в верхних слоях и очень часто образуя при тихой погоде сплошные пленки, затепают диатомовые водоросли, нарушая их нормальное развитие. Картина распределения планктона в центральном плесе довольно пестрая и мало увязывается с химизмом среды отдельных пунктов, но все же некоторые закономерности в распределении планктона существуют.

В мае восточная часть водохранилища беднее планктоном, чем западная (рис. 6). Количество планктона в северо-восточной части центрального плеса в это время не достигает и 1000 кл. в 1 мл. Это является следствием того, что в мае р.р. Ухры и Согожа несут еще большое количество лаводковых вод, очень бедных планктоном, и разбавляют планктон того района, который находится под их воздействием. Но в июне уже количество планктона в эстуарии Согожи повышается с 71 до 840 кл., а в эстуарии Ухры с 131 до 1311 и обедненный планктоном район в восточной части плеса сокращается (рис. 7). В июле оказался очень беден планктоном Моложский отрог (станции 31, 33, 34, 35). В р.р. Сити и Чеснаве (ст. 41) планктона почти не было (рис. 7). Эти реки, особенно

Чеснава, периодически выносят большое количество болотных вод с большой цветностью (120°), с повышенной мутностью, обусловленной взвешенными органическими остатками, с повышенным содержанием железа (0.5 мг/л), по, повидимому, мало активного. Когда вследствие особых гид-

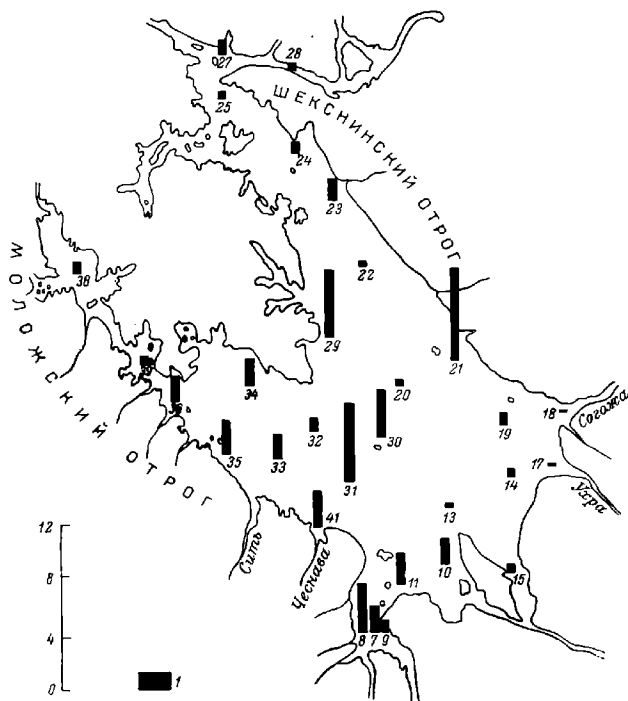


Рис. 6. Распределение диатомовых водорослей в мае 1953 г. (тысячи клеток в 1 мл).

1 — диатомовые; цифры на карте означают номера станций.

рологических условий воды Чеснавы и Сита преобладают над другими водами моложского эстуария, в нем количество планктона снижается.

В остальных частях центрального плеса в весенний период количество диатомовых колеблется от 1000 до 5000—6000 кл. в 1 мл. Среднее количество диатомей во всем центральном плесе вместе с отрогами в мае — июне — 1758—1601 кл. в 1 мл с биомассой 0.96—1.09 мг/л.

Видовой состав диатомового планктона в центральном плесе в основном тот же, что и в отрогах. Господствующая форма его — *Melosira italica* в сопровождении *M. binderana* и *M. distans*, на втором месте стоят

Asterionella formosa и *Stephanodiscus astraea*. *Diatoma elongatum* встречается главным образом в Волжском отроге. В летний период в центральном плесе, так же как и в отрогах, диатомовые не исчезают (рис. 8); снижается лишь их количество. В июле их только в Волжском отроге

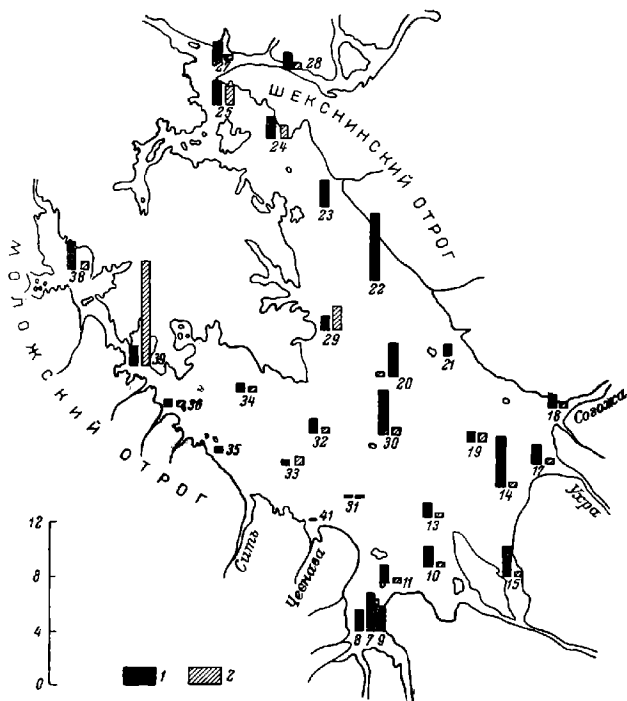


Рис. 7. Распределение диатомовых и синезеленых водорослей в июне 1953 г. (тысяч клеток в 1 мл).

1 — диатомовые, 2 — синезеленые; цифры на карте означают номера станций.

было 1500—2000, в остальных частях водохранилища значительно меньше — 1000 кл. в 1 мл. Наименьшее количество их было в Моложском отроге (станции 31, 32, 33, 34, 35), всего 200—300 в 1 мл. Среднее количество диатомовых в центральном плесе и в отроге в июле — 778 кл. в 1 мл. Такая же картина примерно сохранилась и в сентябре. Среднее количество диатомей в это время было 630, в октябре оно снизилось до 272 кл. в 1 мл.

Сохраняются диатомей в планктоне и зимой (главным образом *Melosira*). Зимние пробы брались нами только в южной части Волж-

2 Труды биологической станции «Борок», п. 2

БИБЛИОТЕКА ИЗДАТЕЛЬСТВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

592-

19

ского отрога по линии Борок—Коприно. Из табл. 4 видно, что в феврале и марте в поверхностной воде было минимальное количество диатомей (33—39 кл. в 1 мл), в апреле оно возросло почти в 5 раз. В придонных же слоях до февраля шло нарастание планктона, а позднее наблюдалось сни-

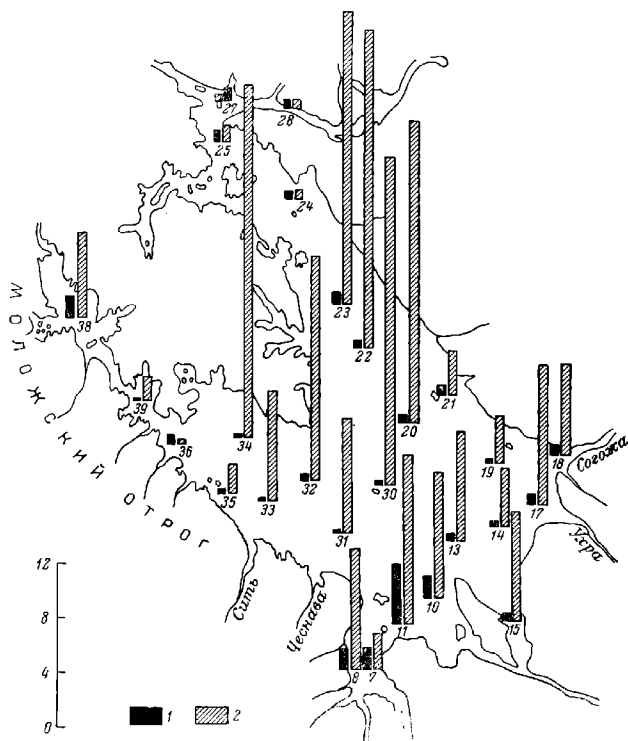


Рис. 8. Распределение диатомовых и синезеленых водорослей в июле 1953 г. (тысяч клеток в 1 мл).

1 — диатомовые, 2 — синезеленые; цифры на карте означают номера станций.

жение более чем в 2 раза. Выход диатомовых (*Melosira italica*) из ила в толщу водной массы в предвесенний период до освобождения водоема от льда был отмечен нами и на Учинском водохранилище (Гусева, 1947а). Видимо, вегетационный период диатомовых начинается с уменьшением снежного покрова и проникновением света в придонные слои.

Установить в каждый отдельный момент связь распределения диатомовых в различных частях центрального плеса и отрогов с концом

трацией железа в этих же точках нам не удалось, по сезонная динамика железа в общем совпадает с динамикой численности диатомей, что видно из табл. 5.

Синезеленые водоросли появляются в планктоне Рыбинского водохранилища позднее, чем диатомовые водоросли, так же как и в большинстве водоемов. В конце мая на мелководьях в окрестностях биостанций мы находили в большом количестве только скопления спор.

В июне синезеленые обычно в средней полосе приступают к вегетации и здесь они в это время встречались (Алабаева, *Arhanizomenon*) не только в виде спор, но и в виде вновь возникших нитей (сначала на мелководьях, а затем и на глубоких местах). Доказательством того, что развитие синезеленых начинается с мелководья, может

Таблица 4
Количество клеток в 1 мл поверхностной и донной воды Волжского отрога

| Дата взятия пробы | Поверхностная | Донная |
|-------------------|---------------|--------|
| 18 XII 1952 | 328 | 248 |
| 10 I 1953 | 72 | 366 |
| 16 II | 33 | 1010 |
| 10 III | 39 | 564 |
| 8 IV | 191 | 378 |

Таблица 5

Среднее количество клеток (в 1 мл), их биомасса (мг/л) и содержание Fe (мг/л) в водах центрального плеса и поступающих из отрогов

| | Центральный плес | | | | | | Отроги | | | | | |
|--------------|-------------------|-------------|------|------------|-------------|-------|-------------------|-------------|------|------------|-------------|-------|
| | количество клеток | | | биомасса | | | количество клеток | | | биомасса | | |
| | диатомовые | синезеленые | Fe | диатомовые | синезеленые | сумма | диатомовые | синезеленые | Fe | диатомовые | синезеленые | сумма |
| Май | 1758 | 0 | 0.17 | 0.96 | 0 | 0.96 | 1453 | 0 | 0.2 | 1.12 | 0 | 1.12 |
| Июнь | 1601 | 260 | 0.18 | 1.09 | 0.08 | 1.12 | 1625 | 577 | 0.31 | 1.72 | 0.06 | 1.78 |
| Июль | 778 | 12351 | 0.07 | 1.18 | 1.04 | 1.17 | 1034 | 1166 | 0.08 | 1.12 | 0.09 | 1.21 |
| Сентябрь . . | 690 | 23358 | 0.22 | 0.90 | 1.77 | 2.67 | 1952 | 1369 | 0.27 | 3.52 | 0.09 | 3.61 |

служить уменьшение их в июне в центральном плесе по сравнению с Моложским и Шекснинским отрогами (рис. 7), где меньше глубины и быстрее идет прогревание воды.

В июле наименьшее количество их концентрировалось вокруг центрального мыса (рис. 8), т. е. также в мелководных местах. Количество синезеленых в июле колебалось от 10 000 до 25 000 кл. в 1 мл. Несколько обеднана в это время была восточная часть центрального плеса (рис. 8) (станции 21, 19, 18, 15, 14, 13) и верхняя часть Моложского отрога, где было 2000—8000 кл. в 1 мл. В эстуариях р. р. Сити и Ухры было 6000—10 000 кл. В сентябре, в период максимального развития синезеленых, их основная масса была отнесена ветрами в восточную часть водохранилища (рис. 9). В эстуарии Ухры в это время было 79 000, а Соколки — 41 000 кл. в 1 мл. На остальных станциях центрального плеса и эстуариев отрогов планктона было от 13 000 до 40 000 кл. в 1 мл. В октябре, с наступлением полной гомотермии, синезеленые исчезают (рис. 10).

Если сопоставить средние количества клеток диатомовых и синезеленых водорослей центрального плеса с количествами, поступающими

в него из отрогов, то видно (табл. 5), что диатомовые в нем почти не нарастают, а осенью даже их количество заметно снижается, синезеленых же увеличивается в 12—17 раз. Аналогичное наблюдается и при сравнении их биомассы. Максимальная биомасса фитопланктона центрального плеса падает на сентябрь; среднее ее количество равно 2.67 мг/л, из которого на долю синезеленых приходится 1.77 и только 0.90 мг/л на долю диатомовых (табл. 5). Средняя биомасса, вносимая в водохранилище всеми

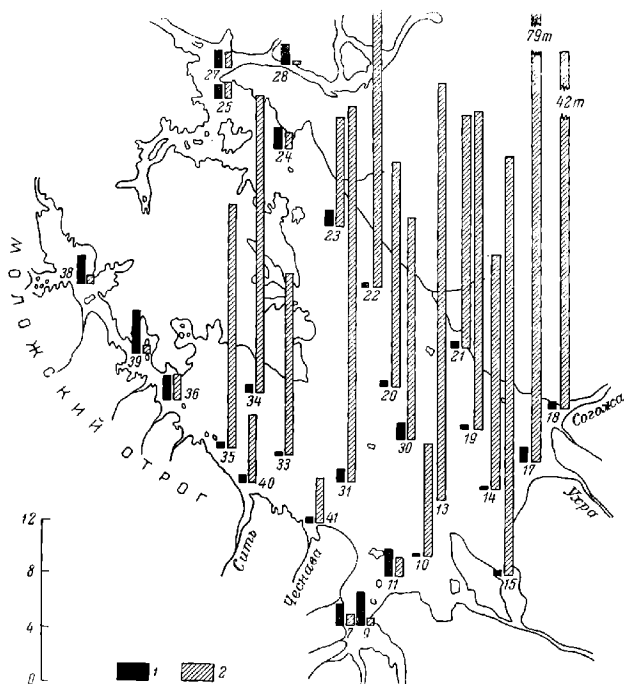


Рис. 9. Распределение диатомовых и синезеленых водорослей в сентябре 1953 г. (тыс.ч. клеток в 1 мл).

1 — диатомовые, 2 — синезеленые; цифры на карте означают номера станций.

тремя отрогами также в сентябре, наибольшая — 3.61 мг/л, из которой 3.52 дают диатомовые, но на синезеленые приходится лишь 0.09 мг/л. Минимальная биомасса отмечена в мас, она образуется исключительно диатомовыми; для центрального плеса она равна 0.96, а для отрогов 1.12 мг/л.

Все это указывает на то, что условия Рыбинского водохранилища благоприятны для развития синезеленых. И действительно, воды его

содержат ничтожные количества марганца, которые скорее могут в нем стимулировать развитие синезеленых, чем угнетать их. Несмотря на длительный срок существования водохранилища, в нем нет недостатка и в биогенах: азота в форме аммиака в центральном плесе в среднем 0.3 мг/л, фосфора 0.006—0.007, очень редко он снижается до 0.002 мг/л. Развитие же диатомовых тормозит здесь более низкая концентрация железа, чем в отрогах (табл. 5).

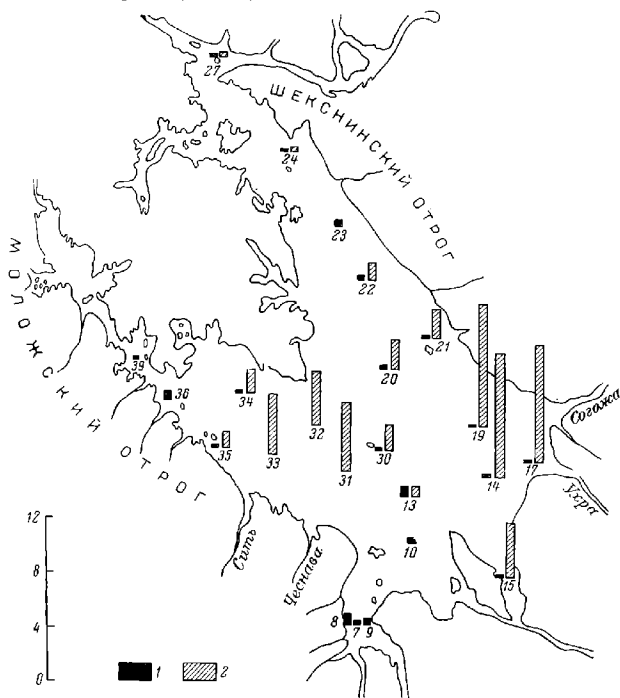


Рис. 10. Распределение диатомовых и синезеленых водорослей в октябре 1953 г. (тысяч клеток в 1 мл).

1 — диатомовые, 2 — синезеленые; цифры на карте означают номера станций.

Несмотря на бурное развитие синезеленых в Рыбинском водохранилище, их общая биомасса, при расчете на весь объем водохранилища, значительно меньше биомассы диатомового планктона, так как синезеленые концентрируются в верхнем слое водной массы, тогда как диатомовые занимают в большинстве случаев всю толщу воды. Приведенные же в данной работе цифровые материалы по количественному распределению синезеленых и диатомовых водорослей в водохранилище относятся лишь

к верхнему двухметровому слою. Но по питательности синезеленые выше диатомовых, так как содержат больше азота и поэтому, вероятно, при отмирании являются хорошим субстратом для бактерий и, кроме того, они лучше поедаются планктонными беспозвоночными.

Массовое развитие синезеленых в водохранилище резких отрицательных воздействий на кислородный режим не оказывает. Ни на одной из наших станций не наблюдалось кислородного дефицита в период цветения синезеленых (июль—сентябрь), наоборот, к концу дня на некоторых из них отмечено даже перенасыщение кислородом, правда незначительное (максимум 140—133% насыщения). Снижение кислорода в ночные часы за счет дыхания синезеленых также невелико. Как показала суточная станция на р. Ильди, в течение ночи в июле при тихой теплой погоде синезеленые (*Anabaena*, *Aphanizomenon*), в количестве значительно большем (100 000—300 000 кл. в 1 мл), чем в водохранилище, способны снизить растворенный кислород не более чем на 3 мг.

Видовой состав синезеленых водорослей в центральном плесе тот же, что и в отрогах. Основной фон создает *Aphanizomenon*, значительно меньше численность *Microcystis aeruginosa*, в сентябре к ним в заметном количестве присоединяется *Gomphosphaerium lacustris*, *Woronichinia Naegelianae*. Роль *Anabaena* очень невелика, она появляется лишь в начале вегетационного периода в количестве нескольких сотен клеток, а затем почти совершенно исчезает.

Мы не остановились на остальных группах водорослей, так как значение их в планктоне весьма ничтожное. Даже в летний период они в общей массе дают обычно не более нескольких сотен клеток в 1 мл.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

По количеству фитопланктона Рыбинское водохранилище нельзя считать мало продуктивным. Несмотря на четырнадцатый год его существования, развитие диатомовых и синезеленых водорослей продолжает вызывать в нем ясно выраженное цветение воды. Среднее количество диатомовых в верхнем двухметровом слое центрального плеса колеблется в зависимости от сезона от 200—300 до 1000 с литним кл. в 1 мл с максимальным количеством в отдельных пробах 5000—6000, синезеленых — от 0 до 23 000 с максимальным количеством в отдельных пробах 30 000—40 000 кл. в 1 мл.

Максимальная биомасса в вегетационный период этих двух групп — 2,67 мг/л — падает на сентябрь, а минимальная — 0,96 — отмечена в мае.

Формирование фитопланктона центрального плеса Рыбинского водохранилища находится под влиянием вод, приносимых его отрогами. Последние приносят в центральный плес главным образом диатомовый планктон, количество которого нарастает довольно слабо, так как железа здесь меньше, чем в отрогах. Синезеленых же в центральном плесе в 12—17 раз больше, чем в отрогах. Развитие диатомовых в отрогах имеет два максимума: весенний и осенний, в центральном же плесе — лишь один весенний. Осенью диатомовые не могут здесь конкурировать с интенсивно развившимися за летний период синезелеными, хотя химические условия в этот период в центральном плесе и соответствуют потребностям диатомовых. Распределение диатомовых водорослей по длине отрогов и по сезонам в отдельных их точках тесно увязывается с изменением кон-

центрации железа. Такой связи распределения диатомового планктона в различных частях центрального плеса уловить не удается, но зависимость сезонного развития диатомовых от изменения концентрации железа здесь также намечается совершенно отчетливо.

Основные факторы, определяющие распределение фитопланктона в различных частях центрального плеса, — метеорологические и гидрологические. Весеннее распределение диатомовых связано с разбавлением фитопланктона водохранилища паводковыми водами, приносимыми впадающими в него реками. Распределение синезеленых зависит от направления и длительности действия ветра.

Весна в Моложском и Шекснинском отрогах несколько запаздывает по сравнению с Волжским отрогом и центральным плесом, так как в двух первых отрогах период паводка более растянутый.

Основные формы весеннего планктона в отрогах и центральном плесе — *Melosira italica*, а летом — *Aphanizomenon flos-aquae*. Осенью в отрогах основной фон планктона образуют *Melosira italica* и *Melosira granulata*, в центральном плесе господствующая роль остается за *Aphanizomenon flos-aquae*.

Никаких вредных влияний массового развития синезеленых на рыб отмечено не было. В связи с цветением нигде не обнаружено заморных явлений.

ЛИТЕРАТУРА

- Гусева К. А. 1947а. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., т. II, 6.
 Гусева К. А. 1947б. Фитопланктон Учинского водохранилища. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., т. II, 2.
 Гусева К. А. 1952. Цветение воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. IV.
 Есырева В. И. 1945. Флора водорослей р. Волга от г. Рыбинска до г. Горького. Уч. зап. МГУ, в. 82; Тр. Бот. сада, кн. V.
 Киселев И. А. 1948. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилищ на Волге. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, в. 3.
 Киселев И. А. 1950. Изучение планктона водоемов. Сер. «В помощь работающим на защитных лесных полосах», № 3. ЗИН АН СССР.
 Незвестнова-Жадина Е. С. 1941. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, в. 1.

К. А. Гусева

О ДВУХ ПЛАНКТОННЫХ МИКРООРГАНИЗМАХ, ПРИНИМАЮЩИХ УЧАСТИЕ В КРУГОВОРОТЕ ЖЕЛЕЗА

В 1949 г. А. С. Разумов описал новую железобактерию — *Galionella Kljasmensis*, которая в определителе бактерий, составленном Н. А. Крыльниковым (1949, стр. 671), значится под иным названием — *Galionella planctonica* Razumov. Этот организм был обнаружен А. С. Разумовым в Клязьминском водохранилище системы канала им. Москвы в поверхностной и донной воде. В наибольших количествах он наблюдался в июне—сентябре при РН равном 7.0—8.5 и окисляемости 7.0—10.0 мг/О₂. К кислороду, по данным Разумова, эта *Galionella* довольно безразлична. Она найдена как при высоком содержании кислорода в поверхностных слоях, так и при очень малом (0.7 мг/л) у дна.

«Малые размеры (0.3—0.5 μ), отсутствие зеленого пигмента и способность жить при полном отсутствии света» дало А. С. Разумову (1949) повод отнести этот организм к классу бактерий, а морфологические признаки — наличие слизистых стебельков, окрашенных в желтый цвет от выделяющегося в них железа, — к роду *Galionella* семейства *Ferribacteriaceae*. В это семейство включены очень мелкие одноклеточные микроорганизмы, принимающие участие в окислении закисного железа, но связь их с настоящими бактериями пока не установлена. Их основные свойства — каталитическое действие на окисление закисного железа и способность синтезировать органические вещества за счет энергии, освобождающейся при этом окислении. Это последнее положение для *Galionella planctonica* А. С. Разумовым не было выяснено. Он отнес найденный им организм к железобактериям лишь на основании присутствия в их стебельках железа. Но с такого рода явлением — пропитыванием слизи железом и ее сорбцией его в слизи — мы сталкиваемся у бесцветных флагеллат (окрашивание стебельков у *Antrophyta*), ряда колониальных и нитчатых синезеленых водорослей (*Glucotrichia*, *Lyngbya* и др.) и даже у более высокоорганизованных зеленых водорослей (*Spirogyra*, *Oedogonium*, *Microspora* и др.).

Кроме основного физиологического вопроса, А. С. Разумовым недостаточно освещены строение и экология этого организма. Поэтому мы считаем нужным поделиться теми дополнительными сведениями об этом организме, которые мы получили при наблюдениях за ним на Учинском водохранилище системы канала им. Москвы и Рыбинском.

Просматривая фитопланктон этих водоемов, мы ежегодно встречаем этот организм в летних пробах и, согласно опубликованным данным А. С. Разумова, принимали его за *Galionella planctonica*, не находив никаких расхождений с данным им диагнозом; мы могли лишь добавить

что колонии имеют вид шара, а не круга, чего не мог установить А. С. Ра-зумов, изучая этот организм на неживом материале. В июле 1951 г., когда *Galionella* появилась в большем количестве, чем обычно, мы обнаружили среди колоний с нормальным размером клеток — 0.5μ — также колонии с более крупными клетками — $1.0-1.5 \mu$ в диаметре, иногда окрашенными в темнокоричневый цвет (рис. 1); они давали реакцию на железо. Стебельки, на которых сидели эти клетки, были окрашены не в коричневый цвет, а в бледножелтый. Это навело нас на мысль, что эти клетки являются покоящимися клетками *Galionella*. Отдельно от колоний мы находили аналогичные клетки в планктоне и в илах. Попытка прорастить коричневые клетки, сидящие на стебельках колонии, в виспячей кашле не удалась, но удалось проследить размножение бесцветных клеток *Galionella* и образование колоний.

Размножение происходит путем отпочковывания дочерних клеток от материнской. При этом обычно плазма в клетках колонии *Galionella* нагипает концентрироваться в месте будущей почки. Чаще всего такое концентрирование плазмы происходит в стороне, противоположной месту прикрепления клетки к стебельку. Вначале на поверхности материнской клетки образуется очень небольшой бугорок (рис. 2, а), который постепенно дорастает до ее размера и, не отрываясь, дает в свою очередь почку в направлении, противоположном месту прикрепления. В результате получается цепочка клеток (рис. 2, б). В природе мы также встречали цепочки, но из 3—4 клеток, не более (рис. 3).

Если же дочерние клетки отпочковываются одновременно от различных участков материнской, то плазма последней разделяется соответственно; тогда получается впечатление, что клетка одновременно делится на 3—4 клетки (рис. 2, в, г). В результате почкования в разных направлениях получается гроздь из клеток (рис. 3, в). Образовавшиеся дочерние клетки частично уносятся током воды, частично же сползают по слизистым ножкам к их основанию и, прикрепляясь здесь, образуют ножки (рис. 3, а, б), постепенно достигающие длины стебельков материнской клетки. Поэтому среди колоний со стебельками одинаковой длины встречаются и такие, у которых длина стебельков различна (рис. 3). Эти стебельки, несомненно, являются своеобразным приспособлением для парения. Никакого активного движения клеток колоний на всех просмотренных нами стадиях развития не наблюдалось. Распределяется *G. planctonica* в Учинском водохранилище по вертикали, как видно из графика (рис. 4), довольно характерно. На глубине 6—7 м ее количество максимум (18 VII—21 VII), а к поверхности и ко дну уменьшается. Максимум этого организма приурочен к большим количествам кислорода в водоеме — $8-9 \text{ мг/л О}_2$. Кислородный интервал, в котором этот организм был найден, — $10-0.5 \text{ мг/л О}_2$. Но очень резко выявляется его отношение к Fe и Mn. 18 VII и 21 VII (рис. 4) на тех горизонтах, где марганца было больше, чем железа, наблюдалось резкое падение количества колоний. 1/VIII на всех горизонтах марганца было больше железа и соответственно количество колоний по всем горизонтам стало заметно меньше, чем в июле.

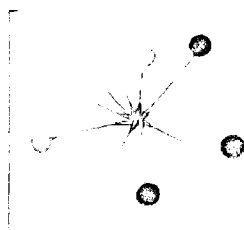


Рис. 1. Колония *Galionella planctonica* с крупными коричневыми клетками.

Поскольку марганец, по данным Гопкинса (Школьник, 1947), регулирует переход закисного железа в окисное и обратно, то может наблюдаться зависимость развития *G. planctonica* от марганца, и объясняется она не столько действием марганца как элемента, а скорее как регулятора этих двух форм железа, но вполне возможно и прямое токсическое действие марганца. Конечно, только чистые культуры могут решить все эти спорные вопросы. Однако получить их нам пока не удалось. Роль *G. planctonica* в круговороте железа в Учинском водохранилище ничтожна,

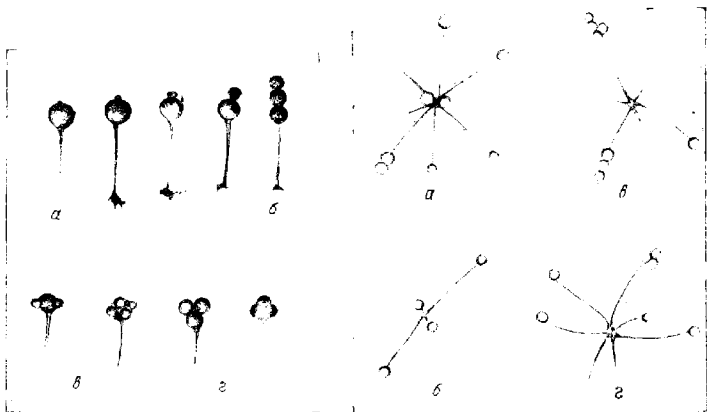


Рис. 2. Почкование клеток *Gallionella planctonica*.

а, б — оплодотворение дочерних клеток в одном направлении; в, г — оплодотворение дочерних клеток в разных направлениях.

Рис. 3. Колонии *Gallionella planctonica*.

а, б — начальные стадии образования стебельков — лучей колонии; в, г — гроздевидное и цепочковидное скопления дочерних клеток на стебельках колонии.

так как и нем она встречается в течение очень короткого периода лета (июнь—сентябрь) в количестве не более 500 колоний на 1 л, состоящих из 10—20 клеток. Колонии с 50 особями, которые наблюдал А. С. Разумов, встречаются чрезвычайно редко.

В Рыбинском водохранилище мы этот организм встречали в небольшом количестве в ряде пунктов. Особенно же часто — в Моложском и Шекнинском отрогах, но и там в количествах не более нескольких сотен колоний в 1 мл. Развитие его приурочено так же, как и в Учинском водохранилище, к летнему периоду. Н. М. Кабаповым этот организм был найден по всему течению Волги, а А. А. Егорова и С. И. Кузнецов встречали его в Белом озере. Как видно, *G. planctonica* очень обычный организм волжской системы (и, вероятно, широко распространен и в других водоемах), но до сего времени пропускался планктонологами и микробиологами.

Несомненно большое значение в круговороте железа, а вероятно, и марганца в водоеме имеет другой, не менее интересный и никем еще не описанный планктонный организм, обнаруженный нами в Учинском

водохранилище. Вводя наблюдения за седиментацией взвешенных в воде веществ, мы обнаружили, что в период зимней и летней стагнации осадки в цилиндрах-ловушках из придонных слоев состояли почти исключи-

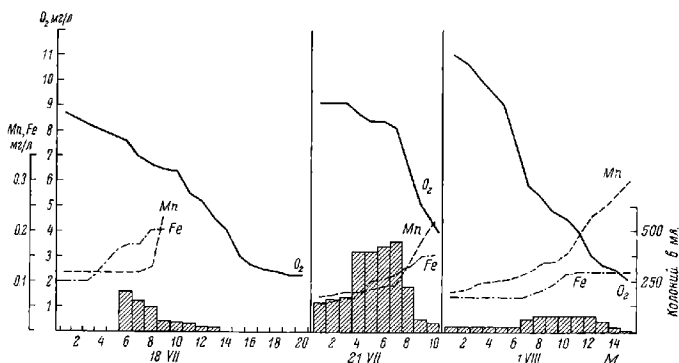


Рис. 4. Количество кислорода, железа, марганца (в мг/л) и колоний *Gallionella planctonica* на разных глубинах Учинского водохранилища.

тельно из темнокоричневых комочков, представляющих скопление изогнутых, иногда переплетающихся, выходящих из одного центра (рис. 5) нитей с тупыми обрубленными концами. Эти нити окрашены в ржаво-желтый

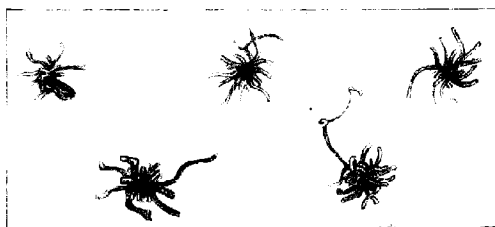


Рис. 5. Старые колонии железобактерий *sp. n.*

цвет от гидрата железа или они темнокоричневые, вероятно, от гидрата марганца.

Отложения гидрата железа и марганца колоний имеют довольно массивный вид, но в то же время колонии очень хрупки и при надавливании распадаются на сегменты. Диаметр колоний не более 10μ , а толщина нитей колеблется в пределах десятых долей микрона. При реакции на железо (желтой кровяной солью и очень слабой соляной кислотой) колонии иногда нацело растворяются, оставляя синее пятно.

Но среди таких колоний встречаются колонии более нежные, также окрашенные в ржаво-желтый цвет, с более тонкими нитями, концы ко-

торых постепенно утончаются (рис. 6). У мелких колоний нити почти прямые, у крупных они изгибаются и переплетаются. Покраской эритрозином, фуксином, гематоксилином с железом-аммиачными квасцами нам не удалось обнаружить никакой плазменной структуры и сегментации в этих нитях. Размеры таких колоний более 10 μ . Чаще всего эти более нежные колонии встречались в культурах, и мы склонны их считать за первоначальные стадии организма, обнаруженного нами.

Что это несомненно колонии какого-то организма в этом мы неоднократно убеждались. Беря из придонных слоев водохранилища воду в кислородные склянки с притертыми пробками и оставляя их стоять хорошо закупоренными, мы обнаруживали увеличение числа колоний. В табл. 1 приведены данные, при которых



Рис. 6. Молодые колонии железобактерий *sp. n.*

в склянки с учинской водой было положено по гвоздику и добавлено по несколько капель дистиллированной воды, насыщенной CO_2 . В зависимости от количества внесенных капель изменялся pH. Через месяц в пределах pH 7.0—6.8 получено наибольшее количество колоний. Исходное количество при постановке опыта было 600 колоний в 1 мл.

Вертикальное распределение этого организма в водоеме, как видно из графика (рис. 7), тесно связано с распределением O_2 . В период стагнации его пребывание приурочено к придонным слоям. Появившись в начале зимней стагнации в небольшом количестве на глубине 7 м и постепенно нарастая ко дну, его количество в конце зимней стагнации на глубине 19 м при O_2 около 1 мг/л достигает 13 000—14 000 колоний в 1 мл. Ближе к весне максимум его развития передвигается на меньшие глубины — 14 м, с количеством 17 000—19 000 в 1 мл. Одновременно количество O_2 на глубине 19 м снижается с 1 до 0.5 мг/л, а на глубине 14 м с 3.5 до 1.5 мг/л O_2 .

Количество марганца сильно возрастает к концу зимы. 10 III на глубине 19 м его было 0.75, а 8 IV стало более 1 мг/л. Количество железа за период зимней стагнации на глубине в период максимального развития нашего организма колебалось от 0.11 до 0.25 мг/л. В середине мая (рис. 7), при почти полной гомотермии, этот организм был обнаружен во всех слоях в количестве 500—600 колоний в 1 мл, в конце мая (23.V) мы его находим в количестве не более нескольких десятков в 1 мл, а к концу июня он исчезает совершенно. Во второй половине июля с началом летней стратификации он опять пышно развивается у самого дна, на глубине 19 м (рис. 7), постепенно убывая до единичных колоний к поверхности водоема. В середине августа, с почти полным исчезновением кислорода у дна, количество колоний резко снижается на всех глубинах, и максимум с 19 опять передвигается на 14 м. В конце августа, с наступлением полной гомотермии, колонии опять исчезают. Куда же исчезают эти колонии? Обычно в начале гомотермии, особенно весенней, можно наблюдать, как колонии начинают обволакиваться гидратом железа и марганца, как постепенно укорачиваются (рис. 8) торчащие в разные стороны нити колоний и как постепенно типичные колонии исчезают, а появляются темнокоричневые круглые комочки — микроскопические железомарганцевые конкреции (рис. 8), которые частично оседают на

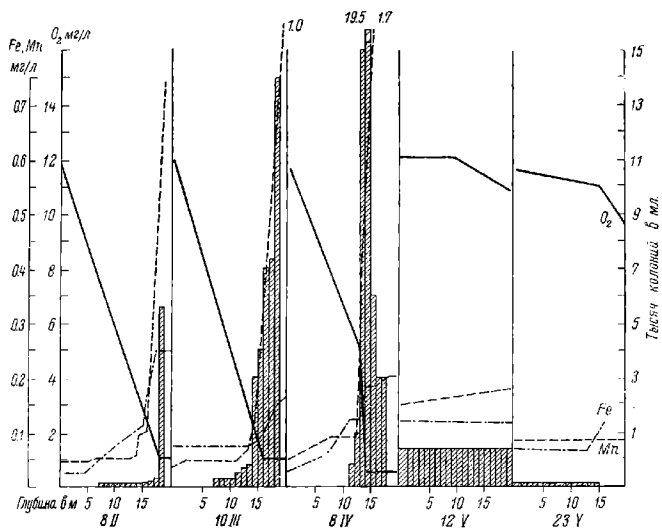
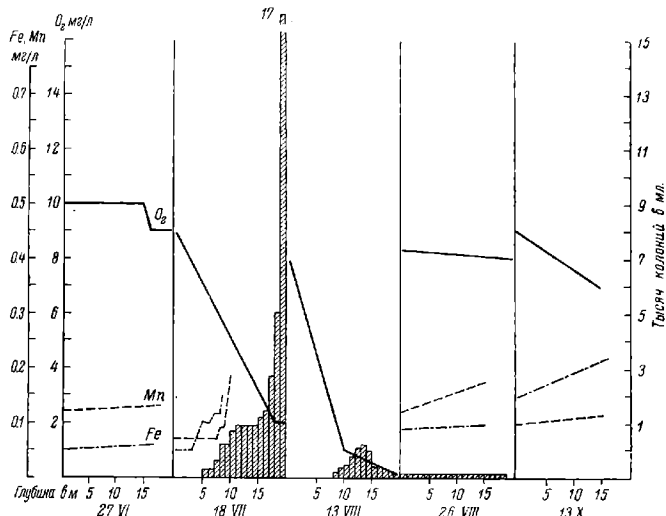


Рис. 7. Количества кислорода, железа, марганца (в мг/л) и колоний железобактерий ср. п. на различных глубинах Учинского водохранилища.

Вверху — с июля по октябрь 1951, внизу — с февраля по май 1952.

Таблица 1

Количество колоний, выросших за месяц в учинской воде с различным содержанием CO_2

| Количество CO_2 , в мг/л | РН | Количество колоний в 1 мл |
|-----------------------------------|-----|---------------------------|
| 0,0 | 7.9 | 620 |
| 6.8 | 7.1 | 960 |
| 13.6 | 7.0 | 820 |
| 20.4 | 6.9 | 2790 |
| 27.2 | 6.8 | 1770 |
| 34.0 | 6.8 | 720 |

Таблица 2

Количество колоний, осевших на площадь 1 см^2 за 10 дней (на различных глубинах в Учинском водохранилище)

| Глубина, в м | Количество колоний | Глубина, в м | Количество колоний |
|--------------|--------------------|--------------|--------------------|
| 3 | 160 000 | 14 | 250 000 |
| 5 | 140 000 | 15 | 600 000 |
| 7 | 150 000 | 16 | 800 000 |
| 9 | 220 000 | 17 | 1 280 000 |
| 11 | 244 000 | 18 | 6 100 000 |
| 12 | 272 000 | 19 | 6 400 000 |
| 13 | 280 000 | 20 | 7 000 000 |

дно, частично вместе с колониями выносятся из водохранилища, освобождая, таким образом, его воды от железа и марганца.

Источником вторичного появления этого организма в придонных слоях являются безусловно илы, где он сохраняется до восстановления стратификации. Стратометрические пробы илов, взятые в конце июня, давали до 8 000 000 колоний в 1 мл в самом верхнем слое ила; в начале

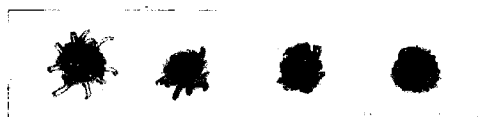


Рис. 8. Стадии постепенного обволакивания гидратом железа и марганца колоний железобактерий *sp. n.*



Рис. 9. Колония железобактерий *sp. n.* из глубоких слоев ила.

июля в этом же месте в илах мы нашли только 100 000—150 000 колоний. В поверхностном слое ила колонии обычно темноокрашенные, в более глубоких слоях ила в конце стагнационного периода полагается больше слабоокрашенных колоний (рис. 9). Вероятно, мертвые колонии, попав в условия восстановительной среды, могут отдавать накопленное железо и марганец.

О количестве колоний, оседающих на различных глубинах в момент стагнации, дает представление табл. 2. Опыт был поставлен в конце марта. От поверхности до глубины 20 м были установлены центрифужные пробирки с верхним диаметром 2 см. Через десять дней был произведен подсчет колоний во всех пробирках. Оказалось, что на глубине 20 м, на площадь 1 см^2 , осело наибольшее количество — 7 000 000 колоний.

Из приведенного видно, что роль описываемого организма в круговороте железа и марганца в водоеме несомненна.

Выделить этот организм в чистую культуру и подобрать для него среду пока не удалось. Его систематическое положение для нас также пока неясно. Но если его можно принять за бактериальный организм,

то по явной способности принимать участие в круговороте железа и марганца его можно отнести к семейству *Ferribacteriaceae*.

Описанный нами организм был найден не только в Учинском водохранилище. В первых числах мая, в самом начале весенней гомотермии, мы обнаружили его в планктоне Рыбинского водохранилища против центрального мыса на станции с глубиной 12 м в количестве 320 колоний в 1 мл; на глубине в 10 м в летних пробах мы его не находили, так как летняя стратификация в Рыбинском водохранилище выражена слабо.

Вероятно, это довольно распространенный организм микробного планктона, но приуроченный к определенным глубинам и поэтому оставшийся незамеченным. Надеюсь, что приведенные данные об этом интересном организме заставят обратить на него внимание не только бактериологов, но и микропланктонистов и объединенными силами он будет изучен, а его систематическое положение определено.

ЛИТЕРАТУРА

- Красильников Н. А. 1949. Определитель бактерий и актиномицетов.
Разумов А. С. 1949. *Galionella Kijasmiensis* sp. n. как компонент бактериального планктона. Микробиология, т. XVIII, в. 5.
Школьник М. Я. 1947. Проблема микроэлементов в свете новейших данных. Природа, № 9.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Первые сведения о фауне и, в частности, о бентосе Рыбинского водохранилища были опубликованы Ласточкиным (1947), который в краткой статье излагает результаты своих наблюдений над заселением этого водоема в первый год его существования. Через три года некоторые новые данные о бентосе появляются в I выпуске «Трудов» биостанции «Борок», в котором Овчинников (1950) и Винберг (1950) описывают бентос Волжского отрога и главным образом его эстуарного участка.

Несколько раньше вышла небольшая статья Фенюк (1949) о бентосе эстуария р. Мологи и прилегающего к нему района. Есть также материалы Овчинникова о бентосе временно затопляемой (осушной) зоны водохранилища по наблюдениям в Волжском отроге в 1947—1949 гг., опубликованные в виде автореферата диссертации (1949).

Все перечисленные работы относятся к отдельным и почти исключительно эстуарным районам водохранилища, на которые распространялись исследования Дарвинского государственного заповедника и биостанции «Борок» до 1952 г.

Реорганизация биостанции «Борок», произведенная в 1952 г., позволила распространить исследования на все Рыбинское водохранилище и значительно их углубить.

Уже в августе 1952 г. была произведена первая гидробиологическая съемка всего водохранилища. В течение 1953 г. была дважды (в мае и сентябре) выполнена съемка бентоса в открытых частях водоема и ежемесячные сборы на 10—12 постоянных станциях. Кроме того, были произведены обширные сборы бентоса и обрастаний в прибрежной зоне, в открытых частях водохранилища в июне и сентябре, а в волжском эстуарии в районе Борка — многократно на постоянных станциях с апреля по декабрь.

Общие закономерности в распределении и составе донной фауны в Рыбинском водохранилище выявились уже после обработки материалов августовской съемки 1952 г. Материалы майской съемки 1953 г. подтвердили и дополнили эти данные. Настоящая работа и написана главным образом на основании материалов этих двух съемок.

Следует заметить, что открытые части Рыбинского водохранилища были исследованы со сборами бентоса ВНИОРХ (Всесоюзным научно-исследовательским институтом озерного и речного хозяйства) еще в 1946 и 1948 гг., однако результаты этих исследований до последнего времени оставались неопубликованными. Уже после окончания настоящей работы вышли из печати доклады, сделанные на Совещании по гидробиологии внутренних вод при Зоологическом институте АН СССР, в том

числе и доклад Ц. И. Иоффе (1954) по донной фауне Рыбинского водохранилища. В последнем автор очень кратко рассматривает состояние бентоса этого водоема в 1946 и 1948 гг., т. е. на 6—8-й годы его существования. Однако приводимые автором данные, представляющие в основном цифры общей биомассы, и особенно выводы относительно формирования бентоса сильно отличаются от наших, полученных при исследовании водохранилища на 12—13-й год.

Основные результаты настоящей работы были доложены в ноябре 1953 г. в Московском обществе испытателей природы.

1. МЕТОДИКА РАБОТ И ОБЪЕМ МАТЕРИАЛОВ

В основу всех выводов о распределении бентоса положены сборы малого коробочного дночерпателя типа Экмана—Берджа площадью $1/25$ м². На станции, как правило, брались не менее двух проб дночерпателя. В 1953 г. с целью охвата возможно большей площади количество дночерпательных проб было увеличено до пяти на станции; меньшее число проб допускалось лишь при большой массе труднопромываемого ила.

Иногда, именно на некоторых «постоянных» станциях для изучения сезонной динамики, брались даже по десять проб. На очень плотных грунтах (задернованных почвах) приходилось иногда применять дночерпатель типа Петерсена с площадью захвата $1/40$ м². Кроме того, в некоторых случаях для учета более крупной фауны применялся и большой дночерпатель Петерсена ($1/10$ м²).

В прибрежной полосе, на глубинах не более $1\frac{1}{2}$ м, на песчаных или плотных задернованных грунтах количественные сборы бентоса производились главным образом трубчатыми дночерпателями (по 4—6 проб на станции).

Все дночерпательные пробы промывались через сито из шелкового газа. В большинстве случаев применялось сито из газа № 15, т. е. с ячейей диаметром 0.40—0.45 мм.

В последнее время мы перешли на наиболее редкие номера (8, 9), с ячейей около 0.8 мм, так как промывка через более редкий газ значительно облегчает разборку, а мелкие организмы, проходящие через ячейки газа (молодь олигохет, тендипедид, остракоды, придонные копеподы и др.), учитываются как микробентос другим орудием лова («микротрубой», пробы которой промываются через густой газ №№ 23—49).

Разборка проб производилась, как правило, в лаборатории в фиксированном (5%-формалином) состоянии. Разборка живых проб удобнее, по, как показал опыт, должна производиться в тот же или в крайнем случае на следующий день после взятия пробы, так как при более или менее высокой температуре олигохеты, находящиеся в массе грунта, скоро погибают и начинают разрываться и распадаться на части.

При разборке проб мы нередко пользовались крепким соляным раствором, с помощью которого легко отделить от грунта всех беспозвоночных, всплывающих на поверхность воды, за исключением моллюсков (кроме того, не всплывает часть олигохет, сплетающихся в комки с частицами грунта).

Выбранные животные, как обычно, после наружного обсушивания взвешивались на торсионных весах с точностью до 1 мг. Мелкие формы часто не взвешивались, а только измерялись, и их вес устанавливался по составленным нами таблицам среднего веса.

Для исследования фауны затопленных деревьев и коряг дночерпатели не могут служить количественным орудием лова. Фауна снималась пинцетом или смыванием водой с поднятых со дна коряг, площадь которых измерялась позже. Все данные по населению коряг вычислялись на 1 м² их поверхности; грунт под деревьями, населенный другой фауной, исследовался дночерпателями.

Материалы, послужившие для настоящей работы, состоят из сборов дночерпателей на 162 станциях и 20 количественных сборов фауны коряг и мертвых лесов: на 89 станциях в августе, 4 станциях в сентябре 1952 г. и 69 станциях в мае 1953 г. Использованы также данные зимних сборов 1952—1953 гг. в волжском эстуарии (на 20 станциях). Кроме того, частично использованы сборы бентоса и фитофилов, сделанные в прибрежной зоне в районе Борка весной и летом 1953 г. и находящиеся ныне в обработке.

В обработке сборов августа и сентября 1952 г. участвовал В. И. Митропольский. Сборы мая 1953 г. были обработаны Т. Л. Протопоповой.

В настоящей работе с соответствующими ссылками частично использованы материалы по бентосу Волжского отрога, собранные в начале августа 1952 г. и обработанные И. Ф. Овчинниковым. Из них взяты только станции, расположенные в эстуарии Волги и в южных частях центрального плеса; они дополняют общую съемку бентоса водохранилища, произведенную вслед за исследованием Волжского отрога во второй половине августа 1952 г.

II. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ БИОТОПОВ ВОДОХРАНИЛИЩА

Рыбинское водохранилище существует уже 14-й год. Это огромный по площади (при заполнении до проектной отметки — 450 тыс. га) водоем довольно сложных очертаний. От большинства водохранилищ, имеющих вытянутую каньонообразную форму, Рыбинское водохранилище отличается своими широкими плесами; поперечник его в самом широком месте достигает 55 км.

Географически водохранилище может быть расчленено на центральный плес и отроги — Волжский, Шекснинский и Моложский. Однако для биолога такое деление дает мало, так как распределение фауны везде подчинено одним и тем же закономерностям. С экологической точки зрения важнее подразделение на эстуарии и собственно водохранилище.

Эстуарии — устьевые участки впадающих в водохранилище рек — обычно представляют собою задивы, воронкообразно расширяющиеся в сторону водохранилища. Более сложную форму имеет эстуарий р. Мологи, в нижней части перехваченный резким сужением. В эстуариях обычно наблюдается более или менее явственная проточность, усиливающаяся к верховьям с переходом в реку.

Собственно водохранилище в противоположность эстуариям не имеет постоянной проточности. При сильном понижении уровня в зимние месяцы в результате расходования воды гидроэлектростанцией в некоторых частях водохранилища возникают течения, но они охватывают ограниченные районы. В свободное ото льда время в тихую погоду течения за пределами эстуариев не замечаются.

Другое экологически весьма важное подразделение водохранилища как в его открытых частях, так и в эстуариях — это деление на зону времен-

ного затопления или осушную (иначе зону колебаний уровня) и зону постоянного затопления (т. е. постоянно находящуюся под водой). Как в большинстве водохранилищ, первая зона весьма велика, так как колебания уровня происходят в широких пределах; это видно, например, из рис. 1, дающего ход изменений уровня (в Щербакове и Коприне) за последние три года. В 1951 г. колебания уровня были нормальными, близкими к проектным, но в 1952 и 1953 гг. они резко отличались от обычных повышением уровня в осенние месяцы: кроме того, в 1952 г. летом уровень был на 2 м ниже проектного.

При нормальном ходе изменений уровня он наиболее высок (и при совершенноном наполнении водохранилища близок к проектному) в течение

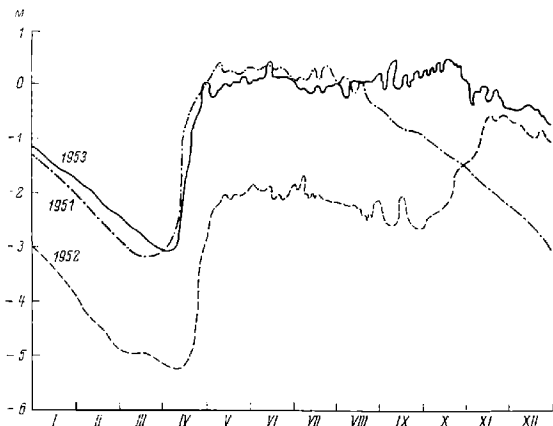


Рис. 1. Кривые колебания уровня воды в Рыбинском водохранилище в 1951—1953 гг.

мая—июля, но уже в августе начинает понижаться. Падение уровня продолжается в течение всей осени и зимы, а особенно быстро в феврале—марте и к началу апреля уровень опускается на 3—5 м (а в некоторые годы даже почти на 6 м). Однако выплывшие из под воды площади дна далеко не все сохнут. Осыханию в точном смысле слова подвергаются лишь верхние горизонты до глубины не более 1—1,5 м (считая от проектного уровня), так как уровень понижается на эту величину обычно только к середине октября—ноябрю, когда наступают морозы и прибрежная зона водоема покрывается льдом. При дальнейшем понижении уровня образовавшийся уже лед ложится на дно. Таким образом, только верхние горизонты зоны временного затопления являются собственно осушной и вместе с тем сильно промерзающей зоной; нижележащие горизонты, составляющие большую часть этой зоны, только обледеневают и лишь частично промерзают.

Значительная часть зоны временного затопления, особенно ее верхние горизонты до глубины 2—3 м, представляет собою прибрежную зону водохранилища со всеми свойственными прибрежным зонам особенностями. Там, где берега открыты и не укреплены лесом, т. е. где были

раньше, до появления водохранилища, дуга или поля, почва совершенно размита волнами и образовался песчаный пляж, реже — песок с камнями или камни (остатки ледниковых морен). Пески чистые или с незначительной примесью ила иногда распространяются на значительную глубину — до 5—6 м.

В тех местах прибрежной зоны, где до образования водохранилища были леса, они в большинстве случаев стоят до сих пор, но в виде мертвых лесов — «сухостоев». Вообще мертвые леса в настоящее время локализуются в основном в прибрежной зоне. Вдали от берегов местами попадаются отдельные деревья или разреженные группы их, но лесные массивы не встречаются.

Это объясняется, очевидно, тем, что леса разрушаются прежде всего от механического действия волнений и особенно льдов во время ледохода. Лежащих на дне коряг вдали от берегов немало и во всяком случае больше, чем стоящих «на корню» деревьев.

У берегов лесные массивы сохранились до сих пор главным образом потому, что, во-первых, затопление прибрежной зоны происходит в основном уже после ледохода, а во-вторых, уровень воды до 1947 г. стоял на 2 м ниже и покрывающие верхние горизонты «осушной зоны» леса только в 1947 г. впервые оказались в воде и начали отмирать. Отмирание лесов, по наблюдениям Куражковского (1953), происходит в течение первых двух лет после затопления (при этом достаточно затопления корневой системы деревьев), но мертвый лес стоит после этого еще долго. По Куражковскому, за пять лет площадь лесов сократилась приблизительно на 20%; средневозрастные участки леса, по его мнению, будут полностью разрушены только через 15—20 лет (хотя подводные части стволов могут просуществовать гораздо дольше).

Мертвые леса, конечно, создают защиту для берегов от размыва прибоем, однако сами подвергаются интенсивному действию волн; на открытых берегах и с внешней стороны грунты под деревьями сильно размываются, превращаясь в светлый, очень тонкий песочек. При этом происходит и подмыв корней деревьев и многие из них падают и ломаются, превращаясь в коряги. На таких-то корягах мы обычно и собирали фауну.

Песчаные пляжи или мертвые леса с их побелевшими стволами, стоящие на берегах как миражи, — вот основные типы пейзажа на открытых берегах Рыбинского водохранилища в настоящее время. Мертвые леса представляют собою следы прошлого, обреченные на исчезновение в процессе дальнейшей эволюции прибрежной зоны, но упавшие деревья и их части — коряги — будут существовать еще много лет, постепенно погружаясь в грунт.

Иную картину мы видим на участках прибрежной зоны, защищенных от действия прибой. Такие участки имеются в заливах, бухтах, под защитой островов и во многих случаях за стеной мертвого леса. Нередко перед мертвыми лесами образуется вал из «плавника» (стволов, сучьев, коряг), за которым создаются условия относительного затишья (лагуна).

Во всех таких защищенных от прибойной волны биотопах грунты не размываются и создается возможность развития водной флоры, которая разбросана отдельными пятнами, не образуя сплошного пояса. По наблюдениям Богачева (1952), флора распространена здесь главным образом до глубины 2—3 м и состоит преимущественно из различных рдестов, к которым в верхних горизонтах присоединяются водяная гречиха, эло-

дея, урути, роголист и жесткая болотная растительность: частуха, ежеголовник, стрелолист и др.

В защищенном от волн побережье грунты в большей или меньшей степени заиляются за счет органических остатков, но в значительной мере сохраняются еще остатки бывших почв с их растительным покровом.

Мертвые леса в защищенных участках сохраняются значительно лучше, чем у открытых берегов. Обычно в таких местах остаются и «мелколесья» и кустарники.

За пределами прибрежной зоны, т. е. зоны с глубинами 2—3 м от проектного уровня, большая часть площади дна или покрыта илистыми отложениями, или представляет собою бывшую почву с остатками исходного растительного покрова.

Илы собственно водохранилища за пределами побережья представляют собою илы особого свойства, которые по своему составу и происхождению могут быть названы торфянистыми. Этот ил специфического характера представляет собою в основе продукт разрушения торфяных мхов. Повидимому, он очень близок к «торфянистым» илам или к илам типа «лю» по классификации Лундквиста (Кузнецов, 1952). Микроскопический анализ показывает, что основная масса этого ила состоит из обрывков тканей сфагновых мхов с характерным для них расположением клеток и из мелких детритных частиц, происхождение которых невозможно установить. И только примесь к ним составляют более или менее сохранившиеся остатки зоопланктона (преимущественно створки босмин и хидорид).

Торфянистые илы имеют темнокоричневый цвет и промываются через промывательные сита (из шелкового газа №№ 8—15, т. е. с ячей 0.8—0.4 мм) с трудом в связи с обилием относительно крупных, но мягких частиц сфагнума; промывание идет значительно хуже, чем обычных озерных и речных илов — сапропелей.

Надо полагать, что главное отличие между сапропелями и торфянистыми илами заключается не в количестве органических веществ, а в их составе, который пока еще не исследован. Возможно, что торфянистые илы отличаются более низким содержанием веществ, доступных для усвоения микробами, и преобладанием стойкого лигнино-гумусового комплекса. На это отчасти указывает и повышенный средний индекс углеродно-азотного отношения, равный 13.5, по Н. и М. Мосевич (1954). В грунтах малых подмосковских водохранилищ, по Стариковой (1954), этот индекс ниже — в среднем 11.0, и содержание лигнино-гумусового комплекса в них высоко (45—47% от всех органических веществ).

Происхождение торфянистых илов ясно: это продукты разрушения торфяников. Торфяные массивы на местности, залитой водохранилищем, занимали обширные пространства, особенно в центральном плесе и Шекснинском отроге. Значительная часть их всплывала и затем постепенно разрушалась, превращаясь в измельченную торфяную крошку. Оседание этой крошки и создает основную часть торфянистого ила. Этот процесс продолжается и в настоящее время. Хотя всплывание новых массивов почти прекратилось, разрушение торфяных островов продолжается, и происходит как бы переотложение торфяников в измельченном состоянии в других местах водоема.

Торфянистые илы занимают преимущественно более глубокие районы водохранилища, в частности все бывшие русла рек и ложа других водоемов. Однако иногда илы торфянистого типа встречаются в защищенных

участках прибрежной зоны. Вдали от берегов они большей частью залегают на глубинах более 6—8 м, но определенную глубину их появления указать нельзя. Это, конечно, связано со сложным, сильно пересеченным рельефом дна: полужидкие илы заполняют все его местные понижения.

Площадь, которую занимают в открытых частях водохранилища торфянистые илы, составляет менее половины, примерно около трети площади его дна за пределами прибрежной зоны.

Остальная же, большая часть дна представляет собою до сих пор неизлеченные и вместе с тем не размытые до корешков пород, преимущественно подзолистые и супесчаные почвы с сохранившейся структурой и остатками растительного покрова, несмотря на четырнадцатый год пребывания под водой. На этих грунтах дночерпатель работает плохо и обычно соскребывает лишь верхний размокший слой, но иногда приносит целые куски дерновины. Места бывших лесов обыкновенно завалены корягами и хворостом; в таких местах дночерпатели работают еще хуже и приносят пробу грунта часто лишь после многократных неудач или вытаскивания сучьев. Местами на дне залегают торфяники с хорошо сохранившимися растениями сфагноума, но с сильным запахом гниения. Однако надо отметить, что таких мест с сохранившимися торфяниками очень мало (они найдены у некоторых торфяных островов, в районе центрального мыса).¹

Кроме торфянистых илов и задернованных почв местами встречаются и более или менее чистые песчаные или глинисто-песчаные грунты, а иногда и размокшие (неплотные) желтые глины. Это или результат размыва, или следы бывших до затопления песчаных пляжей и глинистых обрывов у рек. Нередко также дночерпатели приносят вместе с грунтом куски досок, кирпичей, стекла и других остатков затопленных селений.

Удивительная сохранность исходного почвенного покрова в условиях четырнадцатилетнего затопления поражает исследователя, особенно если учесть очень интенсивную деятельность волнения. Процесс заиления этого водоема оказался значительно более медленным, чем это предполагали многие, например Тихий и Виктор (1940) и Ласточкин (1949), по мнению которых для этого достаточно 10—12 лет. Между прочим, и в существующих уже 17 лет подмосковных водохранилищах, по Стариковой (1954), заиление незначительно.

Правда, общее количество илов, отложившихся за 13 лет, может быть не меньше расчетного. По расчетам через 13 лет Рыбинское водохранилище должно было покрыться слоем отложений толщиной 4—5 см (точнее 39—52 мм). В действительности $\frac{2}{3}$ его дна почти не имеют отложений, но там, где отложились торфянистые илы, их толщина обычно больше указанной. Занос дна отложениями оказался не столько слабым, как крайне неравномерным, но для фауны и кормовой базы рыб это, как мы увидим, имеет большое значение.

В связи с незначительным образованием отложений и размывов вдали от берегов рельеф дна в Рыбинском водохранилище сохранил характерные для наземного рельефа (по сравнению с подводным) неровности и крутизну склонов. До сих пор его дно — «типичная суша», как считает А. В. Живаго. До сих пор до глубинам резко выделяются русла бывших рек, ложа водоемов, террасы и даже обрывы.

¹ Во всяком случае, площадь, занятая ими, во много раз меньше той, которая занята торфяными массивами по карте Шмерляга и др. (1952). Или почти все торфяники уже всплыли, или эта карта не дает правильного представления о распределении торфяных массивов.

Иногда глубина, измеренная в носовой части стоящего на якоре судна (длиной 15—20 м), оказывается на 5 м и более больше или меньше, чем измеренная в его кормовой части.

Таким образом, дно Рыбинского водохранилища отличается чрезвычайной неоднородностью, пестротой. Резкие смены глубин и грунтов без определенной последовательности на первый взгляд очень усложняют картину распределения фауны. Однако, как мы покажем ниже, в действительности эта картина оказывается сравнительно простой вследствие крайней бедности и однообразия бентоса в водохранилище за пределами прибрежной зоны.

Итак, подводя итоги, мы видим, что если в прибрежной зоне преобладают пески или мертвые леса, между которыми разбросаны латпа зарослей, то вне этой зоны преобладают задерживающие почвы, лишь в более глубоких местах покрытые торфянистыми илами.

В эстуариях впадающих в водохранилище рек общая схема распределения биотопов сходна с описанной. Различие заключается преимущественно в преобладании биотопов защищенных мест, что естественно вытекает из размеров и формы эстуариев. Мертвые леса здесь чаще носят характер «непромываемых» сухостоев; у берегов неразмытые почвы встречаются чаще, чем в открытом водохранилище. Вообще в эстуариях заиление идет интенсивнее и задерживаемые почвы не встречаются на таких относительно больших глубинах, как за пределами эстуариев.

По данным августа 1952 г. в Волжском отроге почвы распространялись не глубже 3 м, что соответствует 5 м при проектном уровне; пески преимущественно встречались у подмываемого берега с глинистым обрывом и не глубже 3—4 м, глубже 5 м почти всегда начинались илы.

Илы эстуариев носят совершенно иной характер, чем илы собственно водохранилища. Это илы типа с а п р о п л е й, серые или темносерые, обычно с желтоватым верхним слоем, состоящие из мелких детритных частиц разного происхождения, в значительной части планктонного. В нижних частях эстуариев серые илы постепенно переходят в торфянистые, вверх по течению илы становятся менее мощными, и к ним примешивается песок.

Выше, с переходом эстуария в реку, где прекращается действие подпора, пески получают преобладание. Песчаное дно возникает и в нижерасположенных участках эстуариев, если в них создается постоянная проточность в связи со сближенностью берегов, как, например, в нижней половине моложского эстуария, между Весьегонском и Дарвинским заповедником.

Илистые отложения эстуариев имеют явно иное происхождение, чем торфянистые илы; они формируются, очевидно, за счет детрита, поступающего с речными водами. Последние оттесняют из эстуариев воды водохранилища с торфяным детритом.

Хотя в водохранилище впадает большое количество рек (три крупные — Волга, Шексна, Молога и много мелких — Сить, Согожа, Суда, Сёбла, Чеснава, Ухра, Маткома и другие), площадь эстуариев невелика. Если за границы эстуариев принимать предел распространения серых сапропелевых илов, то общая площадь эстуариев составит всего 18%, т. е. около $\frac{1}{6}$ части всей площади водохранилища. При этом волжский эстуарий простирается приблизительно до Шуморовского острова, тексинский — до района с. Васильевского, моложский — примерно до устья Сёблы и о. Первомайка.

III. СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДОННОЙ ФАУНЫ В 1952 — 1953 гг.

В настоящей работе мы рассматриваем главным образом макрофауну дна, т. е. макробентос. При описании прибрежных биоценозов вкратце рассматривается и фауна обрастаний (эпибиозы) и лишь в двух словах — фауна зарослей, подробно описываемая в другой работе.

Донная фауна Рыбинского водохранилища в общем очень бедна качественно, т. е. по видовому составу.

В открытых частях водоема, вне прибрежной зоны, общее число видов макрофауны, обитающих на дне, едва ли превосходит 50. Наиболее многочисленны, как обычно, насекомые и прежде всего личинки комаров-звонцов, или тендипедид, но и их за пределами прибрежной зоны насчитывается не более 16—18 форм.

Из других насекомых встречаются лишь личинки не более двух-трех видов поденок и ручейников, но они относительно редки и обычно единичны. Ракообразные представлены только водяным осликом, водяных клещей 4—5 видов. Олигохет, по определениям И. И. Малевича, всего 12 видов, принадлежащих к тубифицидам и люмбрикулидам. Пиявок всего 3—4 вида, моллюсков едва ли более 10 видов.

В прибрежной зоне число видов значительно возрастает, главным образом за счет фитофильных форм — брюхоногих моллюсков, тендипедид и других насекомых, пиявок, мшанок, губок. Только в прибрежье были найдены гаммариды, клопы и жуки, личинки стрекоз и некоторые другие группы.

Что касается микробентоса, то он в настоящее время подробно исследуется, по, по имеющимся данным, в Рыбинском водохранилище развит очень слабо. Главную часть его составляют молодые стадии тендипедид, олигохет и водяных клещей. Специально микробентические группы — это цематоды, остракоды и придонные копеподы, представленные немногими видами с невысокой численностью. По предварительным результатам тщательного количественного учета микробентос дает в среднем по водохранилищу биомассу, не превосходящую 0.2—0.3 г/м².

В дальнейшем изложении будет показано, что в среднем эта биомасса составляет не более 5—10% биомассы макробентоса.

Мы будем рассматривать донную фауну отдельно для собственно водохранилища и эстуариев, руководствуясь описанными главными биотопами.

1. Собственно водохранилище (за пределами эстуариев)

Торфянистые илы. Торфянистые илы собственно водохранилища заселены группировкой беспозвоночных, которую можно назвать биоценозом мотылей.

Состав этого биоценоза ясен из табл. 1, в которой мы приводим, как и для других биоценозов, отдельно для обеих съемок (август 1952 г. — 23 станции и май 1953 г. — 16 станций) для каждой формы среднюю биомассу и встречаемость (отношение числа станций, на которых встречен данный вид, к общему числу станций в рассматриваемом биотопе).

¹ Для того чтобы не усложнять таблиц, мы не даем численности видов и крайних величин биомассы, а приводим только средние. Второстепенные виды, встречающиеся на отдельных станциях в незначительном количестве, в таблицах отнесены в категорию прочих. Во всех таблицах биомасса дается в г/м², встречаемость — в процентах.

Таблица 1¹

| | Август 1952 г. | | Май 1953 г. | |
|--|----------------|--------------------|-------------|--------------------|
| | биомасса | встречае- мость | биомасса | встречае- мость |
| <i>Tendipes</i> f. l. <i>Plumosus-Reductus</i> | 1,651 | 61 | 2,080 | 58 |
| <i>T. f. l. Semireductus</i> | 0,417 | 26 | 0,302 | 19 |
| <i>T. f. l. Plumosus</i> | 0,367 | 43 | 0,957 | 25 |
| <i>T. f. l. Reductus</i> | 0,087 | 13 | 0,120 | 12 |
| Мотылей всего | 2,522 | — | 3,409 | — |
| <i>Procladius</i> | 0,105 | 65 | 0,182 | 94 |
| <i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> | 0,135 | 52 | 0,080 | 38 |
| <i>Glyptotendipes</i> gr. <i>griepkoveni</i> | 0,021 | 30 | 0,003 | 13 |
| Другие тендипедиды | 0,100 | — | 0,004 | — |
| Всего тендипедид | 2,893 | — | 3,678 | — |
| <i>Limnodrilus newaensis</i> | 0,339 | 17 | 0,616 | 25 |
| Мелкие <i>Limnodrilus</i> | 0,424 | 78 | 0,373 | 88 |
| <i>Tubifex</i> s. lat. | 0,186 | 56 | 0,047 | 25 |
| <i>Lumbriculidae</i> | 0,028 | 13 | 0,160 | 31 |
| Всего олигохет | 0,977 | — | 1,256 | — |
| <i>Helobdella stagnalis</i> | 0,051 | 30 | 0,078 | 50 |
| <i>Herpobdella</i> | 0,018 | 9 | 0,065 | 38 |
| <i>Valvata piscinalis</i> | 0,865 | 22 | — | — |
| <i>Pisidium</i> sp. sp. | 0,099 | 52 | 0,047 | 44 |
| Прочие формы | 0,075 | — | 0,481 | — |
| Всего | 4,468 | — | 5,545 | — |

Легко видеть, что в фауне торфянистых илов мотыли преобладают: все мотыли вместе, т. е. разные личиночные формы рода *Tendipes*, составляют около 90% (88—92) всех тендипедид по биомассе, биомасса же всех тендипедид составляет 64—65% общей биомассы бентоса. При этом доминирующую роль играют личинки с редуцированными отростками XI сегмента, особенно формы типа *Plumosus-Reductus*, т. е. с сильно редуцированными отростками, но все же сохранившимися в виде коротких придатков или бугорков; типичный *Reductus* относительно редок, формы с развитыми отростками — *Semireductus*, *Plumosus* — уступают первым по обилию и встречаемости.

¹ Во время обработки количественных проб олигохеты не определялись до видов, кроме *Limnodrilus newaensis*, поэтому во всех таблицах приводятся данные для родов. Под названием *Tubifex* s. lat. мы подразумеваем этот род в старом понимании, т. е. как тубифициды с поперечными щетинками; сюда относятся современные роды *Tubifex* s. str., *Pelosciolex* и *Pyodrilus*. Позже виды олигохет (упомянутые ниже в тексте) были определены сотрудницей станции Т. Л. Протопоповой под руководством И. И. Малевича, которому мы считаем долгом выразить свою искреннюю благодарность.

Из других тендипедид наиболее часты и многочисленны хищные личинки *Procladius* и *Cryptochironomus* gr. *defectus*, особенно первая. Остальных тендипедид значительно меньше: сравнительно часто встречаются только *Glyptotendipes*, а другие попадаются на 1—3 станциях (*Tanytarsus* gr. *gregarius*, *T. gr. manicus*, *Polypedilum* gr. *nubeculosum*, *P. gr. scalaenum*, *Endochironomus* gr. *tendens*).

На втором месте по обилию (биомассе) стоят олигохеты. Это в основном тубифициды и преимущественно виды *Limnodrilus*. Наиболее распространен *L. hoffmeisteri*; довольно часто встречается также крупный *L. newaensis*, значительно реже другие лимнодрилы (*L. udekemianus*, *L. clarepedeanus*). Из других тубифицид чаще всего встречается *Tubifex albicola*, реже — *T. barbatus*, *T. tubifex*, *Pelosclex ferox*, *Hyodrilus hammoniensis*.

Любрикулиды представлены преимущественно *Lumbriculus variegatus*, но встречаются и *Rhynchelmis limosella* и *Stylodrilus heringianus*.

Тубифициды имеются во всех пробах, населяя илы, очевидно, на всем их протяжении; любрикулиды встречаются значительно реже. Довольно часто встречаются пиявки и главным образом мелкая двуглазая пиявка *Helobdella stagnalis*, реже нефелида *Herpobdella*.

Моллюсков чрезвычайно мало. Широко распространены только виды горошинок *Pisidium* (*P. casertanum*, *P. supinum* и др.), встречается и затворка *Valvata piscinalis*, иногда шаровка *Sphaerium*, остальные же моллюски, обитающие в эстуарных районах, — униониды, вивипары и другие, — за их пределами почти совершенно не встречаются ни на илах, ни на других грунтах.

Постоянно встречаются водяные клещи, между прочим, как правило, ускользающие при разборке проб, зафиксированных формалином. По данным И. И. Соколова (1955), обработавшего клещей, выбранных из живых проб, в открытых частях водохранилища наиболее часты три вида: *Limnesia maculata*, *Piona coccinea*, *Lebertia schmidtii*. Это мелкие формы, роль которых в биомассе незначительна.

Остальные группы животных попадают в небольшом количестве на одной-двух станциях как случайная примесь: личинки ручейников, поденок *Ordella*, ослики *Asellus aquaticus*, полосатики *Gordiacea*.

Наиболее постоянная группа форм — мотыль (особенно *Plumosus-Reductus*), *Procladius* и лимнодрилы, встречающиеся почти на всех станциях; это те формы, которые, следуя экологической терминологии, можно называть константами; за ними следует другая группа, тоже довольно частых форм, — *Cryptochironomus*, горошинки и пиявки.

Можно оценить значимость видов в биоценозе, как это мы делали в других работах по бентосу, по методике, предложенной Зенкевичем (Зенкевич и Броккая, 1938) и позже несколько видоизмененной нами, а именно используя среднюю биомассу и встречаемость каждого вида. Эти два показателя, дающие представление о распространенности вида и образуемом им количестве живого вещества, перемножаются, образуя «индекс плотности» или «индекс доминирования» вида (так как при этом биомасса колеблется в гораздо больших размерах, чем встречаемость, мы предлагали еще извлекать квадратный корень из цифры средней биомассы). Виды, имеющие наибольший индекс, т. е. наиболее частые и многочисленные, могут считаться руководящими или доминантами; виды, у которых индекс заметно ниже, но все же относительно высок, — субдоминантами, а виды с низким индексом — второстепенными.

По величине индекса (и «плотности» и «доминирования») на первом месте стоят мотыли с редуцированными отростками (*Plumosus-Reductus* и *Reductus*, плохо отличающиеся друг от друга; их общий индекс 101—118), которые и должны считаться руководящей формой биоценоза. В качестве субдоминант оказываются мотыли с развитыми отростками, а если их подразделить, то именно плюмозус (индексы 16—24). Ниже индекс у *Procladius* (7—18) и лимнодрила *L. newaensis* (6—15) и еще ниже у остальных форм (мелких лимнодрилов мы не считаем, так как это группа из нескольких видов).

Общая биомасса бентоса на торфянистых илах очень невысока: средняя за август 4.48, за май 1953 г. — 5.67 (в среднем около 5 г/м²). На отдельных станциях биомасса колеблется в широких пределах от 0.150 до 16.785 г/м².

Трудно сказать, представляет ли эта группировка биоценоз в узком смысле слова, отдельные члены которого биологически связаны друг с другом, или виды, заселяющие торфянистые илы, объединяют только сходные требования к условиям среды. Главные формы известны как пелофилы и «пелофаги» (может быть использующие не столько ил, как его бактериальную флору); таковы мотыли, тубифициды, горошинки. Наряду с ними есть несколько хищников — пиявки, личинки *Cryptochironomus* и *Procladius*. Последние присутствуют почти всегда, но пока неясна роль их и других хищников по отношению к руководящей форме — мотылям. Фауна в целом, как пелофильная, обеднена не только количественно, но и качественно, так как отсутствуют или редки многие формы, обычные для илистых грунтов пресных вод, как, например, моллюски-улитки, выщипары, шаровки, некоторые тендипедиды (*Polypedilum*, формы *Tanytarsus* и др.), коретра (*Chaoborus*) и др.

В пределах области, занятой торфянистыми илами, фауна распределена хоть и неравномерно, но без ясно выраженной зависимости от глубин и элементов бывшего рельефа.

Можно было предполагать, что на бывших руслах и вообще на ложах бывших водоемов бентос может быть богаче, если запление, как мы увидим в последующем изложении, в условиях Рыбинского водохранилища способствует повышению биомассы. Однако различие в биомассе оказалось незначительным. Если выделить станции, сделанные на глубинах более 8—9 м в августе 1952 г. и более 10—11 м в мае 1953 г., т. е., очевидно, приходящиеся на бывшие русла, и вычислить для них среднюю биомассу бентоса, то получим для 1952 г. 5.54, для 1953 г. — 6.21 г/м² при средних биомассах для всех остальных более мелководных станций — 3.92 и 5.12 г/м². Превышение для первых составляет всего 20—40%, причем возможно, что и оно объясняется не столько особенностями условий обитания в бывших руслах, как их расположением, так как высокая биомасса бентоса (выше 10 г/м²) обычно встречалась там, где русло проходит недалеко (не далее 5 км) от берега водохранилища.

Сравнивая фауну торфянистых илов в августе 1952 и в мае 1953 г., мы видим, что она изменялась мало. Все главные формы — доминанты, субдоминанты, константы — остались на своих местах.

В мае по сравнению с августом предшествовавшего года общая биомасса в среднем оказалась выше примерно на $\frac{1}{4}$ и главным образом за счет увеличения количества мотылей (*Plumosus-Reductus*, *Plumosus*) и лимнодрилов (*L. newaensis*). Больше стало также *Procladius* и пиявок, но меньше других тендипедид и моллюсков. Особого значения этим изменениям мы не придаем, зная, что и два соседних подъема дночерпателя

дают разные уловы, тем более, что в августе и мае были различны не только число станций на илах, но и их местоположение. При этих условиях следует считать, что полученные нами во время двух съемок данные оказались чрезвычайно сходными и подтверждают достоверность методики и правильность характеристики фауны.

Но некоторые изменения цифр, очевидно, отражают и динамику фауны. Так, уменьшение числа видов тендипедид и обилия всех форм их, кроме мотылей и *Procladius*, вероятно, есть результат происшедшей в течение периода сентябрь—апрель убыли (вымирание, истребление) этих форм в несвойственной им области (при отсутствии поддержки популяции со стороны имаго, поскольку лётов не было). Увеличение же биомассы мотылей и прокладия могло быть только результатом роста личинок, бывших уже в виде молоди, вероятно, в августе, при незначительной убыли, поскольку условия обитания для них были благоприятными, а уничтожение хищниками (в основном рыбами) за осень и зиму относительно слабо. Вообще в мае, т. е. до первого вылета комаров, биомасса мотылей могла быть наиболее высокой, как это наблюдается во многих водоемах. В майских сборах все мотыли (так же, как и личинки других форм) были крупными (длиной не менее 13—15 мм), а в августе паряду с крупными была и молодежь. Во всяком случае, мы не можем констатировать понижения биомассы фауны в течение осени и зимы и не имеем никаких указаний на «зимнюю смертность».

Задернованные почвы. Фауна задернованных почв может быть охарактеризована по данным 16 станций в августе 1952 г. и 27 станций в мае 1953 г. Приводим соответствующие данные (табл. 2) аналогично данным по предыдущему биотопу.

Из табл. 2 легко видеть, что фауна задернованных почв по видовому составу очень близка к фауне торфянистых илов, так как большинство форм совпадает; однако соотношение их иное, и формы литофильные или вообще обитатели плотных субстратов встречаются здесь чаще и в большем числе, чем на илах. Среди тендипедид количество *Glyptotendipes* значительно больше, а мотылей и *Procladius* меньше, чем на илах; среди олигохет люмбрикулид (*Rhynchelmis limosella*, *Stylodrilus heringianus*, *Lumbriculus variegatus*) не меньше, чем тубифицид, а из последних крупный *Limnodrilus newaensis* редок (среди мелких форм преобладают, как и на илах, *L. hoffmeisteri* и *Tubifex albicola*). Из пиявок преобладает исфелида. Часто встречается обычно связанный с древесными остатками ослик *Asellus*.

Однако и среди форм, связанных с плотными субстратами, нет ни одной, дающей высокое обилие и повсеместную встречаемость. Если вычислить «индексы доминирования», то они окажутся выше всего у лимнодрилов, т. е. группы, состоящей из нескольких видов, да и для них этот индекс относительно очень низок (8—9). Ни одна форма резко не выделяется и не может быть названа руководящей, доминирующей. Мы не замечаем здесь характерной для водных биоценозов и вскрывающейся при количественных исследованиях структуры, выражающейся в наличии нескольких групп видов различной значимости и прежде всего руководящих.

Такие «обезглавленные» комплексы животных, бедные и качественно и количественно, по нашему мнению, указывают на то, что здесь условия обитания для фауны данного водоема в целом неблагоприятны и нет видов, находящихся в этих условиях свой оптимум. Действительно, даже более многочисленные здесь, чем на илах, обитатели плотных грунтов

Таблица 2

| | Август 1952 г. | | Май 1953 г. | |
|--|----------------|--------------------|-------------|--------------------|
| | биомасса | встречае- мость | биомасса | встречае- мость |
| <i>Tendipes</i> f. l. <i>Plumosus-Reductus</i> . | 0.117 | 31 | 0.057 | 11 |
| <i>T. f. l. Semireductus</i> | — | — | 0.034 | 15 |
| <i>T. f. l. Plumosus</i> | — | — | 0.012 | 7 |
| Мотылей всего | 0.117 | — | 0.103 | — |
| <i>Procladius</i> | 0.050 | 50 | 0.058 | 63 |
| <i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> . . . | 0.025 | 38 | 0.010 | 26 |
| <i>Glyptotendipes</i> gr. <i>griepkoveni</i> . . . | 0.061 | 50 | 0.070 | 30 |
| Другие тендипедиды | 0.023 | — | 0.026 | — |
| Всего тендипедид | 0.276 | — | 0.267 | — |
| <i>Asellus aquaticus</i> | 0.043 | 44 | 0.042 | 26 |
| <i>Limnodrilus newaensis</i> | — | — | 0.008 | 11 |
| Мелкие <i>Limnodrilus</i> | 0.121 | 75 | 0.124 | 63 |
| <i>Tubifex</i> s. lat. | 0.023 | 63 | 0.032 | 52 |
| <i>Lumbriculidae</i> | 0.159 | 38 | 0.145 | 33 |
| Всего олигохет | 0.346 | — | 0.309 | — |
| <i>Hebopdella stagnalis</i> | 0.029 | 50 | 0.034 | 41 |
| <i>Herpobdella</i> | 0.078 | 31 | 0.261 | 33 |
| <i>Pisidium</i> sp. sp. | 0.007 | 19 | 0.041 | 30 |
| <i>Sphaerium</i> | — | — | 0.014 | 4 |
| Брюхоногие моллюски ¹ | 0.072 | — | 0.150 | — |
| Прозие формы | 0.016 | — | — | — |
| Всего | 0.814 | — | 1.118 | — |

как нефелида, *Glyptotendipes* и другие дают значительно большее обилие в других биотопах.

Аналогичные комплексы мы находили в солоноватых участках морей и на речных низках, где вся фауна угнетается мощным действием промежуточной солености или механическим действием влекомого грунта (Мордухай-Болтовской, 1941).

Фауна задропованных почв производит впечатление смеси фрагментов различных биоценозов и, прежде всего, уже рассмотренного пелофильного и того, который обитает на мертвых лесах. Поэтому наиболее многочисленные и распространенные формы — лимнодрилы, мотыли, нефелиды, *Procladius*, *Glyptotendipes* — экологически неоднородны.

Чрезвычайно низка общая биомасса этой фауны: в среднем 0.81—1.12, т. е. около 1 г/м². На отдельных станциях колебания биомассы значительны, но не выходят за некоторые относительно узкие пределы: в августе 1952 г. — от 0.065 до 2.763 г, в мае 1953 — от 0.150 до 4.504 г.

¹ Сюда входят 4 вида: *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata*, *Viviparus viviparus* (juv.), *Planorbis* sp., каждый из которых встречен на одной станции единичными экземплярами.

Можно сказать, что на задернованных почвах вне пределов эстуариев и прибрежной зоны поселение всегда крайне бедно.

При этом и здесь данные августа 1952 и мая 1953 г. очень близки, несмотря на то, что опять-таки различно было и местоположение и число станций. Это обстоятельство для данного случая очень важно, так как доказывает известную достоверность методики сборов даже на плотных грунтах, т. е. в условиях, когда можно было ожидать наиболее разнородных и пестрых данных. Так же, как и на торфянистых илах, в мае биомасса оказывается несколько выше, чем в августе (на 35%), но сравнение отдельных групп показывает, что это превышение на задернованных почвах создается за счет нефелид и моллюсков, и едва ли отражает действительную динамику фауны. Олигохет, тендипедид, олигохет остается столько же.

Замечательно, что фауна задернованных почв одинаково бедна по всей их поверхности, несмотря на разнообразие бывших угодий. Исследуем ли мы супесчаные или подзолистые почвы, или остатки бывших селений, или бывших лесов — везде находим ту же по составу и столь же скудную фауну. Очевидно, в настоящее время характер бывших до затопления угодий потерял какое бы то ни было значение для донной фауны. Не замечается и влияния глубины, пока мы не выходим на прибрежные мелководья, т. е. на глубины менее 4—5 м.

Фауна попадающихся местами глинистых грунтов также ничем не отличается от фауны почв. Совершенно такую же бедность показывает и фауна встречающихся кое-где торфяных массивов. Имеющиеся немногие данные по бентосу говорят, что здесь фауна еще беднее, но различие не очень велико.

В области, занятой песчаными почвами, можно заметить только одну закономерность в распределении фауны — это изменение ее количества и состава в зависимости от расстояния от берегов водоема. То же наблюдается и в области, занятой торфянистыми илами.

Закономерность выражается в обоих случаях в основном в том, что с удалением от берегов уменьшается и количество (численность и биомасса) и число видов личинок тендипедид. Это хорошо видно на рис. 2, дающем распределение во всем водохранилище, за исключением песчаного побережья, числа форм личинок тендипедид на разных станциях в августе 1952 и в мае 1953 г. В связи с однородностью этих двух съемок мы изобразили их на одной карте, присоединив еще данные исследований бентоса, проведенных И. Ф. Овчинниковым в Волжском отроге в начале августа 1952 г. Таким образом, на водохранилище оказалась довольно густая сетка из 165 станций,¹ позволяющая выявить общую закономерность. Станции, сделанные на прибрежных песках, мы намеренно не использовали, так как в этом биотопе число (и обилие) всех видов беспозвоночных резко снижается под влиянием мощного триптического фактора — прибой в условиях сыпучего песка.

Рис. 3 и 4, дающие распределение биомассы личинок тендипедид в августе 1952 и в мае 1953 г. без учета прибрежных станций, подтверждают эту закономерность, но в еще более яркой форме, так как биомасса колеблется в гораздо больших пределах, чем число видов. На них легко также видеть, что в августе и в мае картина в принципе одинакова.

¹ Так как в волжском эстуарии было сделано более 50 станций, мы для упрощения карты объединяли по несколько станций на сходных грунтах и нанесли на карту данные всего 15 таких групп станций.

Все рисунки отражают любопытную черту водохранилища: в средних, удаленных от берегов областях водоема, особенно в центральном плесе, тендипедид чрезвычайно мало, а на многих станциях нет совершенно, причем не было ни в августе 1952, ни в мае 1953 г. На

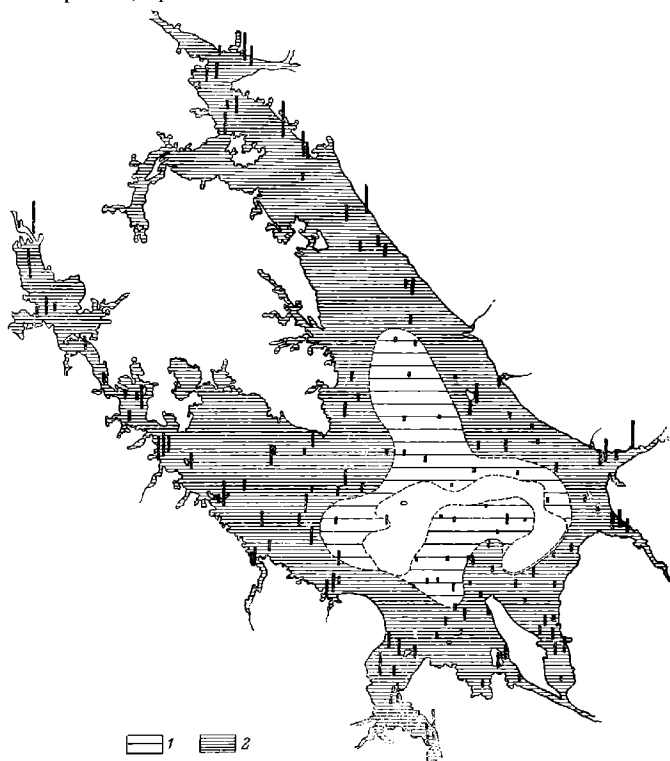


Рис. 2. Распределение числа форм личинок тендипедид (вне прибрежной зоны).

Высота столбика пропорциональна числу форм личинок по сборам дночерпателя.

1 — от 1 до 3 форм, 2 — более 3 форм личинок тендипедид.

рис. 2 околнута прерывистой линией область, на которой тендипедиды в дночерпательных сборах вовсе отсутствовали. Эта область (не заштрихованная) в общем занимает середину центрального плеса, по вместе с тем лежит почти исключительно на задернованных почвах. Ее охватывает другая область более неправильных очертаний с выростами в сторону отрогов, в которой на отдельных станциях встречается от одной до трех форм личинок тендипедид, и именно только мотыли (формы *Plumosus*

Reductus, реже *Plumosus* и *Semireductus*) и значительно реже *Procladius* и *Glyptotendipes* (Gl. gr. *griekoveni*). Это «царство мотылей и прокладиев» занимает обширные пространства, около $\frac{1}{4}$ площади дна всего водохранилища, или 40% его площади за пределами эстуариев и при-

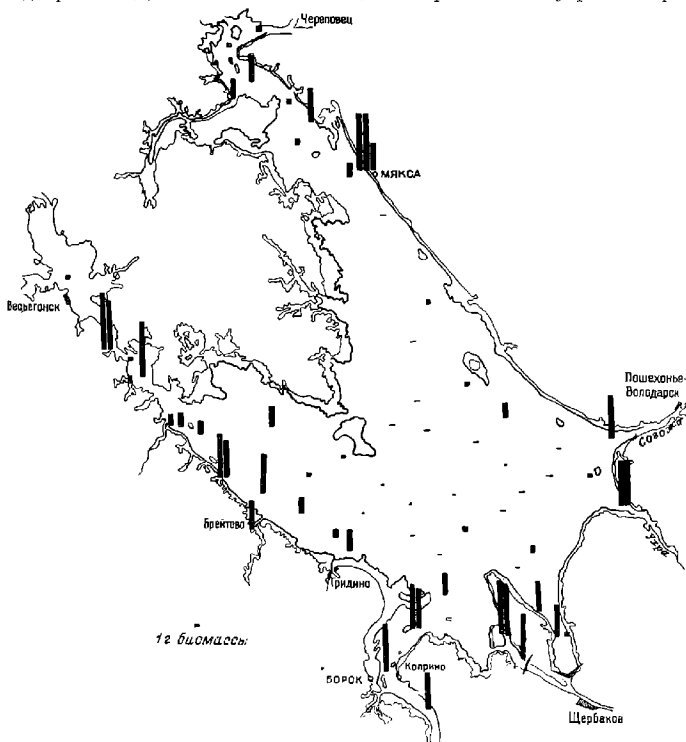


Рис. 3. Распределение биомассы личинок тендипедид (вне прибрежной зоны) в августе 1952 г.

Высота столбика пропорциональна биомассе тендипедид. Очертания водохранилища в 1952 г. показаны жирной линией.

брежья. В эту область входят как почвы, так и торфянистые илы. Граница этой области представляет собой границу захождения вглубь водоема (предел удаления от берегов) других форм тендипедид, именно *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Tanytarsus* gr. *gregarius*, *Endochironomus* gr. *tendens*. Указанные формы не встречались на расстоянии более 5—6 км, в двух случаях 9—10 км, от ближайшего берега (или массива мертвых лесов). Еще ближе к берегу появляются другие формы тендипедид.

Рис. 2 и 3, дающие распределение биомассы тендипедид, отражают преимущественно распределение мотылей, которые благодаря своим крупным размерам составляют ее большую часть. Во всех случаях, когда биомасса более 1.5—2 г. это обусловлено главным образом мотылями.

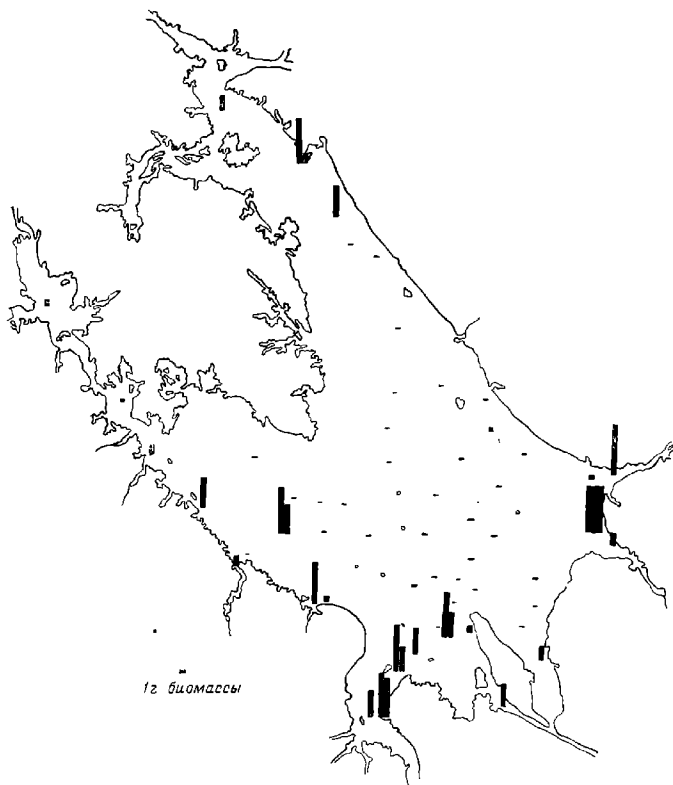


Рис. 4. Распределение биомассы личинок тендипедид (вне прибрежной зоны) в мае 1953 г.

Но вдали от берегов мотылей очень мало, и поэтому на расстоянии более 3—5 км. редко 7—8 км. от берегов ни в августе, ни в мае биомасса тендипедид не превосходит 1 г/м². Наиболее высокие биомассы встречаются в непосредственной близости от берегов.

Итак, с удалением от берегов уменьшается и число видов тендипедид и количество отдельных видов, в частности мотылей. В центральные

области водоема тендипедиды, можно сказать, почти не проникают.

Надо заметить, что область минимума тендипедид расположена несимметрично, ее границы не являются линией, равноудаленной от берегов водоема. Замечается некоторое смещение ее в юго-восточные части водохранилища; в западных и северо-западных частях водоема, в Моложском отроге, граница захождения криптохириномов и танитарзаний выдвинута дальше от берегов, здесь именно и найдены случаи удаления их на 9—10 км (в других случаях — не далее 5—6 км); в этих же частях сравнительно высокие биомассы тендипедид (до 16 г/м²) встречаются относительно далеко от берега, причем как в августе, так и в мае.

Распределение биомассы олигохет, показанное на рис. 5, не обнаруживает такой ясной закономерности, как распределение тендипедид. Правда, вдали от берегов, вернее вообще в открытых частях водохранилища, олигохет обычно мало; относительно высокие биомассы их встречаются преимущественно в эстуариях. Но здесь различие уже главным образом между эстуариями и собственно водохранилищем, а не между более и менее удаленными от берегов точками.

Распределение моллюсков обнаруживает примерно такие же тенденции. Униониды локализуются почти исключительно по эстуариям, а брюхоногие (*Viviparus*, *Valvata*, *Bithynia*) — не столько в эстуариях, как вообще в заливах и вершинах отрогов. Так, например, они постоянно держатся в так называемом Южношекснинском заливе, ведущем к Щербаковской ГЭС.

Так как крупные моллюски плохо учитываются маленьким дночерпателем, при съемке бентоса в мае 1953 г. одновременно производились сборы более крупным дночерпателем Петерсена (площадью 0.1 м²), сделанные на 33 станциях. Кроме того, в нескольких рейсах на 20 станциях были проведены драгировки. Эти сборы подтвердили наши представления о распределении моллюсков: при драгировках униониды и вальвата были найдены в открытых частях водохранилища, вне прибрежной зоны, только на 4 станциях, и то в единичных экземплярах; живипары только на двух станциях, причем в уже сужающейся части Шекснинского отрога. В дночерпатели, даже большие, эти моллюски в открытых частях водоема вообще не попадают и, таким образом, «формально» в бентосе отсутствуют, имеют «нулевую биомассу», а фактически являются редкими формами.¹

Олигохеты и моллюски показывают, что распределение всех донных беспозвоночных, в том числе и тендипедид, зависит не только от консистенции (механических свойств) грунта, но и от расстояния от берегов и других факторов. К этому мы еще вернемся, а пока перейдем к населению прибрежной зоны.

Прибрежная зона, как мы упоминали, была нами исследована в основном у открытых берегов.

Песчаное прибрежье у открытых, не поросших лесом, берегов населено чрезвычайно бедно. Оно было более или менее подробно обследовано в августе 1952 г., когда на прибрежных песках с глубиной от 0.5 до 3.5 м (т. е. 2.5—5.5 м при проектном уровне) было сделано 9 стан-

¹ За 1952—1953 гг. попадание в дночерпатели унионид и живипар в открытых частях водоема наблюдалось только дважды: один раз — в феврале, недалеко от Грядина, другой раз — в июньском рейсе, к югу от бывшего г. Мологи. Оба местонахождения близки к эстуариям р. р. Чеснавы и Волги.

ний. Население на всех этих станциях было невероятно скудно и вместе с тем по составу очень напоминало фауну задернованных почв.

Две станции были сделаны также на песках, расположенных вдали от побережья, на глубине 5—6 (7—8) м. Фауна их ничем не отличалась

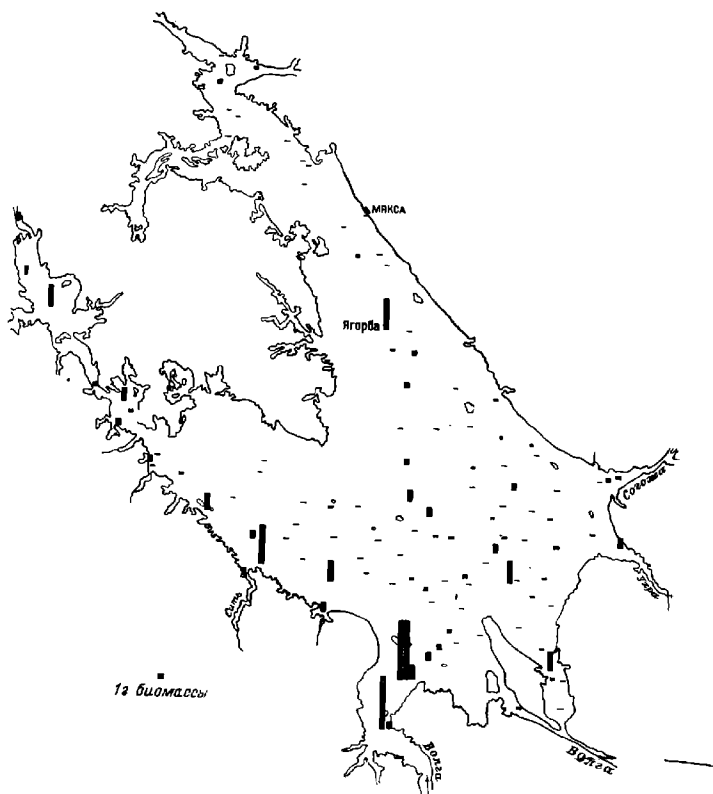


Рис. 5. Распределение биомассы олигохет по данным августа 1952 и мая 1953 г.

от фауны прибрежных песков, поэтому данные всех одиннадцати станций на песках мы использовали совместно.

В мае 1953 г. на песках было сделано всего три станции (из них две на глубине 6—8 м), которые в общем подтвердили данные 1952 г.

Как видно из табл. 3, о биоценозе или вообще сколько-нибудь постоянной группировке организмов на песках говорить еще менее уместно, чем при рассмотрении фауны почв. Видовой состав примерно такой же,

Таблица 3

| | Август 1952 г. | | Май 1953 г. | |
|--|----------------|--------------------|-------------|--------------------|
| | биомасса | встречае- мость | биомасса | встречае- мость |
| <i>Tendipes</i> f. l. <i>Plumosus-Reductus</i> | 0.017 | 18 | 0.025 | 33 |
| <i>Procladius</i> | 0.004 | 9 | 0.007 | 33 |
| <i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> | 0.013 | 54 | — | — |
| <i>Glyptotendipes</i> gr. <i>griepkoveni</i> | 0.002 | 36 | — | — |
| <i>Endochironomus</i> gr. <i>tendens</i> | 0.003 | 9 | — | — |
| <i>Tanytarsus</i> gr. <i>gregarius</i> | 0.001 | 9 | 0.003 | 33 |
| Всего тендипедид | 0.040 | — | 0.035 | — |
| <i>Tubificidae</i> | 0.047 | 36 | 0.107 | 67 |
| <i>Lumbriculidae</i> | 0.008 | 27 | 0.015 | 67 |
| Всего олигохет | 0.055 | — | 0.122 | — |
| <i>Herpobdella</i> | 0.002 | 9 | 0.005 | 33 |
| <i>Helobdella stagnalis</i> | 0.005 | 9 | 0.008 | 33 |
| Прочие | 0.005 | — | 0.047 | — |
| Всего | 0.107 | — | 0.217 | — |

лишь немного беднее, и олигохет тоже больше, чем тендипедид; из последних же в августе наиболее распространенным оказывается *Cryptochironomus* gr. *defectus*, но в мае его уже нет.

Таким образом, этот биотоп лишен характерных для него и специфически ему присущих «псаммофильных» форм. Правда, среди макрофауны пресных вод типичных псаммофилов очень мало, но все же Жадин (1940б) в своих списках «псаммореофилов» приводит несколько форм тендипедид и олигохет, которые здесь не найдены. Может быть, некоторые мелкие псаммофильные виды будут позже найдены в микробентосе.

Причина этой чрезвычайной бедности, иногда почти безжизненности песков заключается, конечно, в воздействии прибойной волны, которая в условиях подвижного, сыпучего грунта является мощным отрицательным механическим фактором. Как на влекомых песках рек, так и в вечно перемываемых песках береговых пляжей постоянная подвижность субстрата да при этом еще отсутствие постоянных резервов пищи (детрита, который не отлагается, а уносится течением и волнами) создают крайне тяжелые условия обитания.

Пески, расположенные не в прибойной зоне, а глубже, вероятно, лежат в местах постоянного размыва дна течениями.

Мертвые леса представляют собою биотоп, коренным образом отличающийся от песков. В противоположность пескам это — обширные скопления плотных, стабильных субстратов, при этом представляющих не только возможность прикрепления, но и различные убежища для населяющей их фауны.

Однако в мертвых лесах всегда имеются два неодинаковых и заселенных неодинаковой фауной биотопа: первый — деревья и их части, второй — грунт под деревьями. Первый заселен, собственно говоря,

не донной фауной, а фауной обрастаний или, как ее иначе называют, перифитоном, или эпibiозами. Второй, напротив, заселен настоящим бентосом, живущим на грунте и в грунте. Таким образом, имеется один двухъярусный биоценоз или, лучше сказать, два расположенные в разных ярусах биоценоза, хотя и воздействующие друг на друга и частично вследствие их близости смешивающиеся, но принципиально различные.

Первый не поддается количественному изучению дночерпателями и был нами исследован сбором фауны с коряг.

Материалы в этих биотопах были собраны только в 1952 г. — во второй половине августа на 6 станциях, и затем в другом рейсе в первой половине сентября еще на 3 станциях.

Характеристику фауны обрастаний на деревьях дают следующие цифры, полученные на основании всех сборов на деревьях и корнях в августе и сентябре 1952 г.¹

Таблица 4

| | Средняя биомасса | Встречае- мость |
|---|---------------------|--------------------|
| <i>Glyptotendipes</i> gr. <i>griekoveni</i> | 11.654 | 100 |
| <i>Endochironomus</i> gr. <i>tendens</i> | 3.442 | 100 |
| <i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i> | 0.249 | 55 |
| Другие тендидиды | 0.758 | — |
| Всего тендидид | 16.103 | — |
| Личинки ручейников | 0.362 | 67 |
| <i>Asellus aquaticus</i> | 0.453 | 67 |
| <i>Herpobdella</i> | 7.548 | 89 |
| <i>Helobdella stagnalis</i> | 0.494 | 67 |
| <i>Cristatella mucedo</i> | 20.431 | 44 |
| Другие мшанки | 8.118 | 22 |
| <i>Bithynia tentaculata</i> | 1.481 | 11 |
| Другие брюхоногие | 1.275 | — |
| Губки | 70.139 | 11 |
| Прочие | 1.521 | — |
| Общая биомасса | 122.925 | |
| Всего без губок | 52.886 | |

Среди «других тендидид» преобладают *Cricotopus* gr. *silvestris* и *Limnochironomus* gr. *nervosus*. Ручейники представлены главным образом личинкой *Cyrtus flavidus*,² живущей без домиков не столько на поверхности деревьев, как под корой.

Под корой вообще фауна гораздо богаче, чем на поверхности коры, и особенно на поверхности оголенных стволов. Щелевидные пространства под корой представляют, очевидно, прекрасные убежища, и здесь мы на-

¹ Здесь приводится биомасса в г на 1 м² поверхности деревьев.

² По определению сотрудницы Зоологического института АН СССР А. К. Чистяковой.

ходим большинство тендипедид и пиявок. Правда, многие личинки тендипедид живут и на поверхности деревьев в построенных ими из детритных частиц и прикрепленных к дереву чехликах.

Большинство составляющих эти обрастания форм — обитатели плотных субстратов, т. е. литофилы в широком смысле слова. Есть среди них и формы по преимуществу фитофильные, живущие главным образом в зарослях, как тендипедиды *Cricolorus* и *Limnochironomus*, что неудивительно, так как многие фитофилы также нуждаются в плотных субстратах; однако они занимают второстепенные места, и типичных зарослевых «тиховодных» легочных брюхоногих, разных тендипедид, жуков, стрекоч и т. д. в мертвых лесах нет, если только они не зарастают водными растениями.

Фауна обрастаний носит характер хорошо очерченного биоценоза, который с полным правом может быть назван биоценозом глиптотендипес. Действительно, личинки *Glyptotendipes* (главным образом из группы *griepkoveni*, реже *polytomus*) по неизменному массовому наличию во всех случаях, на всех станциях должны считаться руководящей формой. За ними следуют пиявки — нефелида (*Neophobdella* sp.) и личинка другого звонца — *Endochironomus* из группы *tendens*. Между пиявками и тендипедидами существует и определенная биологическая связь, вернее отношения хищника и добычи: нефелиды питаются в значительной степени (а может быть и преимущественно) за счет тендипедид, причем, как показали вскрытия, заглатывают их целиком. Пиявки и две указанные тендипедиды — постоянные обитатели затопленных лесов, живущие буквально на каждом дереве и на каждой ветке.

Но очень характерным, хотя и не во всяких сухостоях встречающимся элементом фауны обрастаний являются также сидячие колониальные формы: мшанки, преимущественно *Cristatella*, реже *Plumatella*, и губки, главным образом *Ephydatia*. В среднем и те и другие дают очень высокую биомассу (20.4 и 70.1 г/м²), поэтому по «индексам доминирования» (губки — 771, кристателла — 898) они входят в число субдоминант вместе с пиявкой-нефелидой (индекс 671), в то время как доминантом остается глиптотендипес (индекс 1165).

В данном случае применение индексов замаскировывает существующую в действительности дифференциацию биоценоза, который неоднороден. Губки и мшанки развиваются только в условиях «тиховодья», защищенности от волнения. Возможно, что детальные исследования смогут установить связь этих и других форм с определенными породами деревьев (береза, сосна, ель и др.), их размерами, стадиями разрушения и т. д. Но по имеющимся в настоящее время материалам мы можем различать пока лишь две ясно выраженные модификации биоценоза обрастаний, соответствующие, во-первых, открытым, сильно промываемым сухостоям, во-вторых, защищенным, слабо промываемым волной. Первая количественно беднее и состоит в основном из пиявок и тендипедид, живущих преимущественно под корой. Вторая значительно богаче; в ней, правда, гораздо меньше пиявок, но почти втрое больше тендипедид и, главное, в ней развиваются мшанки, а местами губки и другие формы животных, в большом количестве живущие и на коре. Здесь встречаются и брюхоногие (битиния, реже прудовики, катушки) и есть примесь фитофильной фауны. Приводим для иллюстрации несколько цифр средней биомассы (табл. 5).

На отдельных станциях биомасса колеблется от 13.547 до 811.398. Все эти цифры относятся к 1 м² площади деревьев,

Таблица 5

| | Открытые сухостои | Защищен- ные сухостои |
|---------------------------|----------------------|-----------------------------|
| Глиптотендипес | 6.183 | 16.030 |
| Всего тендипсид | 8.448 | 22.228 |
| Пиявки | 15.666 | 1.925 |
| Мшанки | — | 42.387 |
| Губки | — | 126.250 |
| Общая биомасса | 24.114 | 208.820 |

поэтому трудно сравнивать их с цифрами по другим биоценозам, относящимся к 1 м² площади дна. Что даст эта фауна при проекции на дно?

Деревья, на которых она обитает, конечно, покрывают меньше половины поверхности дна, но, с другой стороны, населенная фауной поверхность субстрата здесь очень велика, особенно у лежащих деревьев (поверхность цилиндра при развертке на плоскость превращается в прямоугольник, ширина которого втрое больше диаметра цилиндра). Поэтому возможно, что при проектировании на дно биомасса фауны обростаний на 1 м² дна окажется не ниже, чем на 1 м² поверхности деревьев.

Во всяком случае ясно, что она значительно богаче рассмотренных ранее, в частности и биоценоза торфянистых илов, но представляет собою совершенно отличный от него биоценоз с иными руководящими формами. Хотя общих видов довольно много («коэффициент общности» высок), но виды, руководящие в одном биоценозе, оказываются второстепенными или просто отсутствуют в другом, и наоборот. Так, мотыли — руководящая форма илов — на мертвых лесах практически отсутствуют.

Обростания мертвых лесов — это вполне сложившийся биоценоз с массовым развитием доминантных и субдоминантных форм. Численность глиптотендипес здесь очень высока и местами достигает 12 000—18 000 на 1 м² поверхности деревьев; немногим уступает ему эндохиромнус, дающий иногда тоже до 12 000 на 1 м²; сравнительно крупных пиявок-пеллид бывает до 1500, а число отдельных колоний мшанки-кристеллы доходит кое-где до 4600 на 1 м².

Вся фауна производит впечатление процветающей. Конечно, для животных, нуждающихся в плотном субстрате, каковы здесь почти все более или менее многочисленные формы, при наличии укрытий от прибойной волны, условия существования оптимальны, так как несомненно хорош кислородный режим и близки источники пищи в виде остатков растительности на мелководье и берегах.

Только здесь мы нашли амфипод, до сих пор не показанных для Рыбинского водохранилища. Это были гаммариды из вида *Rivulogammarus lacustris*, встреченные в двух случаях на стволах затопленных деревьев в районе Среднего Двора (юго-западная часть Шекснинского отрога).¹

¹ Остатки мертвых лесов, встречающиеся вдали от берегов, населены по сравнению беднее, чем леса прибрежной зоны. Сборы фауны с коряг, извлекаемых дночерпателями или плавающих на поверхности воды, дали в среднем около 6,7 г/м² биомассы, образуемой в основном пиявками и тендипсидами. Нередко извлекаемые со дна в откритом водохранилище коряги оказывались почти безжизненными.

В биоценозе обростаний встречались и ручейники, однако их оказалось относительно очень мало. Взрослые ручейники водятся в Рыбинском водохранилище в большом количестве; в летние месяцы, особенно в июне, происходит их массовый лёг, и они роями кружатся над судном во время рейса, по обилию, как кажется, почти не уступая тендипедам. Почти не попадая этих личинок в бентосе, мы ожидали встретить их в массовом количестве в обростаниях, но и там их оказалось немного. Личинок наиболее крупных фриганей (*Phryganea grandis*) мы находили позже в районе Борка на мелководьях, заросших кустарником и травами.

Районы или биотопы, в которых обитает основная масса личинок ручейников, остались невыясненными. Во всяком случае, они находятся в прибрежной зоне, так как за ее пределами личинки ручейников почти не встречаются.

Богатство фауны среди затопленных лесов подтверждает и Фенюк (1949). По ее данным, в 1948 г. на Мишичском полове (в Моложском отроге) затопленный лес, населенный весной беднее других биотопов (лугов, кустарников), летом стал гораздо богаче их: биомасса фауны в июне—августе составляла, главным образом за счет тендипедид, 28—71 г/м². Обследование лесосек показало, что в захлапленном состоянии они гораздо богаче фауной, чем расчищенные и выжженные, очевидно, более бедные и субстратом и убежищами.

Интересной особенностью биоценозов мертвых лесов в Рыбинском водохранилище является полное отсутствие моллюска дрейссены (*Dreissena polymorpha*). Как известно, дрейссена — характернейший обитатель эвипнозов на деревьях, камнях и других субстратах в различных пресных водоемах умеренной полосы. Она имеется и в Рыбинском водохранилище, но по плохо понятным пока причинам держится почти исключительно в волжском эстуарии, не распространяясь за его пределы (редко встречаются лишь единичные особи). Конечно, в осушенной зоне зимой моллюски ежегодно погибали бы, но в летние месяцы мы могли бы находить здесь молодь. Не следует ли искать причин ее отсутствия в условиях питания (недостаток фильтрационной пищи при чрезмерной взмученности)?

Теперь рассмотрим фауну грунта под деревьями в мертвых лесах.

Население этого грунта зависит от характера самого грунта, т. е. от защищенности биотопа, и, кроме того, оно испытывает сильное влияние расположенного над ним биоценоза обростаний.

Среди промываемых открытых сухостоев чистый или почти чистый песок населен бедно. Главную массу фауны на нем составляет тот же *Glyptotendipes*, который живет на деревьях над грунтом, но в песке его гораздо меньше; других форм обростаний, прежде всего пиявок, почти нет, но зато есть обитатели грунтов — олигохеты (люмбрикулиды) и *Glyptochironomus*.

Под защищенными сухостоями грунт представляет или заиленные пески, или неразмытые почвы, более или менее заиленные и покрытые древесной трухой. В фауне здесь также господствует глиптотендипес, которого больше, чем на песках (но, конечно, тоже гораздо меньше, чем на деревьях), но кроме него немало и грунтовых форм, особенно мотылей, и вся фауна в целом по биомассе в полтора раза богаче, чем в грунтах открытых сухостоев.

Приведем несколько средних цифр биомассы фауны на грунте под сухостоями (табл. 6).

Таблица 6

| | Пески под открытыми сухостоями (по трем станциям) | Зайленные пески и почвы под закрытыми сухостоями (по пяти станциям) |
|------------------------------|---|---|
| Глиптотендипес | 3.13 | 5.21 |
| Нефелида | 0.13 | — |
| Мотыли | — | 1.41 |
| Криптохинономус | 0.06 | 0.59 |
| Личинки ручейников | 0.80 | 0.03 |
| Олигохеты | 0.80 | 0.16 |
| Битиния | 0.47 | 0.25 |
| Общая биомасса | 5.49 | 7.65 |

Легко видеть, что если убрать глиптотендипес и других эпibiонтов, то останется меньшая часть: в открытых сухостоях всего 2.2 г, в закрытых — 2.4 г/м². Значит, эти грунты заселяются в значительной степени за счет расселения эпibiозов, которое может быть даже случайным. Но даже без этих элементов они заметно богаче и обогащенных песком прибойной зоны, и голых почв вне прибрежья.

В некоторых участках прибрежной зоны встречаются камни. Это залежи размытых из морен валунов; по сборам в Шекснинском отроге (в районе р. Мяксы) они населены в сущности той же фауной, что и мертвые леса, т. е. биоценозом глиптотендипес, только с относительно низкой биомассой (5—6 г/м²). Обеднение в этом случае, очевидно, связано с недостатком убежищ.

Фауна зарослей прибрежной зоны, развивающихся в заливах и бухтах и среди защищенных мертвых лесов, в течение 1953 г. была подробно исследована как в собственно водохранилище, так и в эстуарии Волги, но подробный анализ ее в связи с глубинами, гидрологическим режимом и характером растительности, а также эволюция в течение года являются предметом другой работы.

Здесь укажем только, что в зарослях мелководьях волжского эстуария, в районе биостанции «Борок» в июне—августе развивается богатое и разнообразное население, тоже двухъярусное: на дне — преимущественно мотыли, с примесью фитофильных форм и биомассой в среднем около 5—10 г/м², а в зарослях — типично фитофильный биоценоз с преобладанием брюхоногих моллюсков — видов катушки (*Planorbis*) и живущих на растениях тендипедид (*Cricotopus*, *Psectrocladius*, *Corynoneura*). Этот фитофильный биоценоз, количественно обследовавшийся зарослечерпателями, развивался в условиях полузаземной—полуводной растительности (манник, полевницы, узколистные рдесты, водяная гречиха, элодея) и давал тоже относительно высокие показатели биомассы — до 30—50, а иногда и до 100 г на 1 м². Значительно более редкие заросли, встречающиеся среди мертвых лесов и состоящие преимущественно из плавающих растений, населены менее богато.

Заканчивая обзор бентоса собственно водохранилища, мы видим, что за пределами прибрежной зоны фауна везде очень бедна, причем более или менее устойчивый, хотя и небогатый биоценоз существует только на зайленных грунтах. Средняя биомасса бен-

тоса для всего водоема вне прибрежной зоны, если принять, что площади, занимаемые илами и иловыми, относятся как 1 : 2, составляет: для августа 1952 г. — 2.1, для мая 1953 г. — 2.6 г/м². Это, конечно, очень низкие цифры, оценку которых мы дадим ниже, после сравнения с другими водоемами.

В прибрежной зоне донсы еще беднее, можно сказать, почти безжизненны, но мертвые донсы, напротив, населены богатым и хорошо сложившимся биоценозом. Если вывести среднюю биомассу этой зоны, принимая, что протяжение лесов вдвое меньше протяжения песков, а ширина их одинакова, то получим около 30 г/м², т. е. цифру, гораздо более высокую.

Эта цифра повысится, если учесть, что среди открытых берегов пятнами разбросаны заливы и укрытия с зарослями.

Переходим к рассмотрению эстуариев.

2. Эстуарии

Эстуарии впадающих в водохранилище рек: Шексны, Мологи, Согожи, Ухры, Сити, Чеснавы, Мяксы, были обследованы нами в августе 1952 (частично) и в мае 1953 г. Несколько станций было сделано и в эстуарии Волги: этот эстуарий вместе с внеэстуарными частями Волжского отрога и Волгой до Угличской ГЭС был объектом продолжавшихся несколько лет исследований И. Ф. Овчинникова и А. Л. Ильинского, но их результаты пока не опубликованы. Данные августовских (точнее с 2 по 7 августа, а на разрезе Борок—Коприно 28 июля) сборов 1952 г. мы используем частично ниже для некоторых средних цифр.

По моложскому эстуарию в районе Дарвинского заповедника подробное исследование бентоса в течение нескольких лет вела В. Ф. Фенюк, которая опубликовала небольшую заметку (1949), а ныне печатает более крупную работу. Наконец, о количественных исследованиях бентоса шекснинского эстуария (со всем Шекснинским отрогом) составлен отчет работниками кафедры зоологии беспозвоночных Московского университета, поэтому подробными исследованиями эстуариев мы не занимались и наши данные носят предварительный характер. Все же мы находим целесообразным их привести, прежде всего потому, что, обследовав несколько мелких эстуариев, не изучавшихся до сих пор, мы убедились, что все они — и мелкие, и крупные — имеют некоторые общие характерные черты в фауне, отличающие их от собственно водохранилища.

Для эстуариев, как мы указывали, наиболее характерным биотопом являются с е р ы е и л ы — сапропели, отлагающиеся во всех эстуариях, обычно начиная с глубины 5—6 м. Приводим (табл. 7) характеристику фауны этих илов для всех эстуариев, кроме волжского, обследованных нами в августе 1952 (16 станций) и в мае 1953 г. (9 станций).

Нетрудно видеть, что это мотылевый биоценоз, очень сходный с тем, который живет на торфяных илах, но более богатый и количественно и по видовому составу. Главное отличие по составу заключается в большем числе видов тендицидид и в присутствии крупных моллюсков — униюид (преимущественно *Anodonta*) и вивипар (встречающихся, правда, в небольшом числе и нечасто). В количественном отношении замечается увеличение биомассы почти всех полофильных форм. Количество мотыля — руководящей формы — да и общая биомасса всей фауны в средних числах примерно в 2½ раза больше, чем на торфяных илах. Исключение составляют только олигохеты, количество которых примерно такое же. Здесь, как

Таблица 7

| | Август 1952 г. | | Май 1953 г. | |
|---|----------------|--------------------|-------------|--------------------|
| | биомасса | встречае- мость | биомасса | встречае- мость |
| <i>Tendipes f. l. Plumosus-Reductus</i> | 1.440 | 88 | 4.514 | 100 |
| <i>T. f. l. Semireductus</i> | 2.232 | 88 | 1.584 | 55 |
| <i>T. f. l. Plumosus</i> | 2.330 | 63 | 1.034 | 55 |
| <i>T. f. l. Reductus</i> | 0.026 | 19 | — | — |
| Мотылей всего | 6.028 | — | 7.132 | — |
| <i>Procladius</i> | 0.238 | 88 | 0.514 | 100 |
| <i>Cryptochironomus gr. defectus</i> | 0.095 | 88 | 0.346 | 89 |
| <i>Glyptotendipes</i> | 0.082 | 50 | 0.018 | 11 |
| Всего тендипедид | 6.448 | — | 8.010 | — |
| <i>Limnodrilus newaensis</i> | 0.218 | 38 | 0.524 | 22 |
| Мелкие тубифициды ¹ | 0.416 | 94 | 0.853 | 100 |
| Всего олигохет | 0.634 | — | 1.377 | — |
| Сфериды | 0.868 | 87 | 0.323 | 77 |
| Увиииды | 0.633 | 31 | 0.045 | 11 |
| <i>Valvata, Bithynia</i> | 0.090 | 13 | — | — |
| <i>Viviparus viviparus</i> | 3.859 | 25 | 3.154 | 38 |
| Прочие | 0.078 | — | — | — |
| Всего | 12.605 | — | 12.909 | — |

и на торфянистых илах, постоянно встречается несколько целофильных форм: мотыль, *Procladius*, лимнодрилы (особенно *Limnodrilus hoffmeisteri*), но к ним присоединяется еще *Cryptochironomus* группы *defectus*; все это — константы, образующие как бы ядро фауны. Другие тендипедиды — *Glyptotendipes*, *Tanytarsus*, *Polypedilum* и др. — встречаются реже, чем константные формы, но все же значительно чаще, чем на илах открытых частей. Мотыль составляет по биомассе 88—90% всех тендипедид.

Августовские данные чрезвычайно близки к майским, что подтверждает правильность и тех и других, но отличаются преобладанием мотылей с развитыми отростками.

Относительное количественное обилие и видовое богатство мотылевого биоценоза в эстуариях говорят о том, что условия существования его здесь лучше, чем в собственно водохранилище.

Еще яснее это видно на материалах из волжского эстуария. Биоценоз, населяющий его сапропелевые илы, при почти том же составе имеет еще более высокую биомассу, чем в эстуариях других рек, больше количество мотыля и крупных моллюсков, причем последние резко повышают общую биомассу.

¹ Из мелких тубифицид часто встречаются еще *Tubifex albicola*, *Limnodrilus udekemianus*, остальные — реже.

Более полное представление о бентосе волжского эстуария можно получить, используя часть обработанных И. Ф. Овчинниковым сборов, произведенных в начале августа 1952 г. Для четырех разрезов поперек эстуария (у Глебова, Борка, Веретеи и Легкова) средние величины биомассы на сорых илах составляют от 23.27 до 157.95 г/м², а биомасса мотылей — от 7.55 до 18.48 г/м²; в среднем же для всего эстуария (всех четырех разрезов) общая биомасса — 73.46, мотыля — 12.05 г/м², т. е. вдвое больше, чем для неволжских эстуариев. При этом мотыль составляет более 95% биомассы всех тендипедид (12.58 г/м²).

Наибольшее количественное богатство наблюдается в средних частях эстуария — на разрез Борок—Коприно, здесь область расцвета мотылевого биоценоза. Илистые грунты населены здесь интенсивно и равномерно. На всех станциях биомасса всегда высока — от 20 до 30 г/м² (не учитывая крупных моллюсков); имеется резко выраженное ядро из констант, причем руководящая форма — мотыли — дает массовое развитие, составляет до 96% биомассы всех тендипедид и почти 80% биомассы всей фауны. Это говорит об особенно благоприятных условиях для развития здесь мотылей. Значительную роль играет здесь и свойственная преимущественно рекам крупная олигохета *Limnodrilus newaensis*. По данным начала августа 1952 г. средняя биомасса бентоса здесь — 23.27 г/м², причем на долю тендипедид приходится 19.25, а из них на долю мотылей 18.48 г/м².

Данные наших зимних исследований (январь—апрель 1953 г.) по разрезу Борок—Коприно, в связи с более полным учетом олигохет, точнее, но относятся к другому сезону. На этом разрезе для трех станций, расположенных глубже 5 м на илах, мы получили следующие средние цифры (в г/м²) для каждого зимнего месяца.

| | Декабрь | Январь | Февраль | Март | Апрель |
|----------------------------------|---------|--------|---------|--------|--------|
| Общая биомасса бентоса | 12.402 | 16.760 | 18.547 | 22.581 | 28.003 |
| Биомасса тендипедид | 10.847 | 12.445 | 12.973 | 16.163 | 13.747 |
| Биомасса мотылей | 10.430 | 11.295 | 11.850 | 14.815 | 12.760 |

В среднем за всю зиму для этих станций общая биомасса составляет 19.653, тендипедид — 13.235 и мотылей — 12.230 г/м². Общая биомасса ниже августовской, но главным образом за счет отсутствия в пробах крупных моллюсков. Униониды и вивипары, вообще свойственные эстуарному сапропелловому биоценозу, встречаются рассеянно и иногда не попадают в дночерпатели на нескольких станциях подряд, но вследствие их большого веса при выведении средних по большому числу станций они составляют значительную, даже большую часть общей биомассы бентоса. Поэтому этот биоценоз можно собственно назвать у н и о н и д н о - м о т ы л е в ы м. В области своего наибольшего развития он количественно богаче мотылевого биоценоза торфогенных илов по общей биомассе в среднем в 15 раз, если учитывать и крупных моллюсков, а если их не учитывать, то в 5 раз по количеству как тендипедид, так и олигохет.

Это относительное богатство эстуариев проявляется не только на сапропелях. Задерпованные почвы и пески в эстуарных районах населены также богаче, чем открытое водохранилище. Задерпованные почвы встречаются недалеко от берегов, начиная с глубин 4—5 м и меньше. Немногочисленные сборы 1952 г., сделанные на них, показывают сильное преобладание тендипедид, в частности мотыля, но с относительно невы-

сокой биомассой, с колебаниями от 0.95 до 15.90 г/м², в среднем для волжского эстуария (начало августа) — 3.86, для других эстуариев — 3.55 г/м². Эта фауна, однако, все же значительно (в 3—4 раза) богаче фауны задернованных почв открытых частей и в основном за счет тендидид, представленных большим числом видов и дающих ⁹/₁₀ всей биомассы.

Задернованные почвы, лежащие на глубинах менее 2—3 м и защищенные от размыва, большей частью зарастают водной флорой, и их фауна обогащается за счет фитофильной, которую мы здесь не рассматриваем.

Пески в эстуариях встречаются преимущественно в прибрежье у открытых берегов (и под глинистыми обрывами), но в суженных частях моложского эстуария встречаются также и на большой глубине (9—13 м), где благодаря проточности дно совершенно размывается. Фауна песков имеет смешанный характер. По семи станциям в эстуариях разных рек, кроме Волги, биомасса их в среднем равна 6.29 г/м², причем более 40% ее дают моллюски (2.60 г/м²) и только 10—15% тендидиды (разные формы). По десяти станциям за начало августа 1952 г. в волжском эстуарии средняя биомасса всего бентоса дала 8.95 г/м², из коих тендидиды дают 55% (4.92 г/м²).

Легко видеть, что и пески в эстуариях гораздо богаче, чем пески открытых частей, хотя и значительно беднее сапропелей.

В сужениях моложского эстуария с речным режимом встречаются, как кое-где и в прибрежной полосе, участки дна, размываемого до камней или гальки. В таких местах развиваются и элементы литофильной фауны, в частности моллюски вивипары (*Viviparus viviparus*), которые на русле у Малиновки на глубине 11 м дают около 100 г/м². Последние, как известно, в реках обычно обнаруживают ясную фито- и литофилию, хотя вместе с тем развиваются и в заиленных водоемах с почти стоячей водой.

Мертвые леса в эстуариях в связи с ослаблением прибойной деятельности чаще оказываются в большей или меньшей мере защищенными, а вследствие этого, как уже было показано, также более богатыми фауной.

Итак, донная фауна в эстуариях по всем биотопам оказывается богаче, чем в собственно водохранилище, причем особенно богат эстуарий Волги.

Предшествовавшие исследователи подчеркивали богатство Волжского отрога, но не указывали на относительное богатство эстуариев вообще. По Иоффе (1954), в 1946—1948 гг. в бывших руслах и ложах озер биомасса бентоса в отрогах возрастала от их верхних участков к центральному плесу. Однако мы думаем, что уже в те годы эстуарии были богаче, так как тот же автор пишет, что затопленная суша в отрогах отличается «значительно большей продуктивностью», чем в центральном плесе, и что максимум бентоса в водохранилище наблюдается на илистых и илисто-песчаных грунтах участков бывших русел, обладающих временной проточностью. Последнее имеет место именно в эстуариях.

IV. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА БЕНТОСА ВОДОХРАНИЛИЩА И ПРИЧИНЫ ЕГО БЕДНОСТИ

После анализа фауны в различных биотопах можно заключить, что в Рыбинском водохранилище обитает собственно только два сложившихся и ясно очерченных биоценоза: биоценоз глиптотендидес — на мертвых лесах и мотылевый биоценоз — на илах. Последний более или менее нормально развивается (в форме унионидно-мотылевого)

лишь в эстуариях, а в собственно водохранилище распространяется лишь в обедненном, угнетенном виде. Остальные биотопы, т. е. разновидности незаилненных почв и песков, заселены крайне бедной смесью фрагментов этих двух биоценозов.

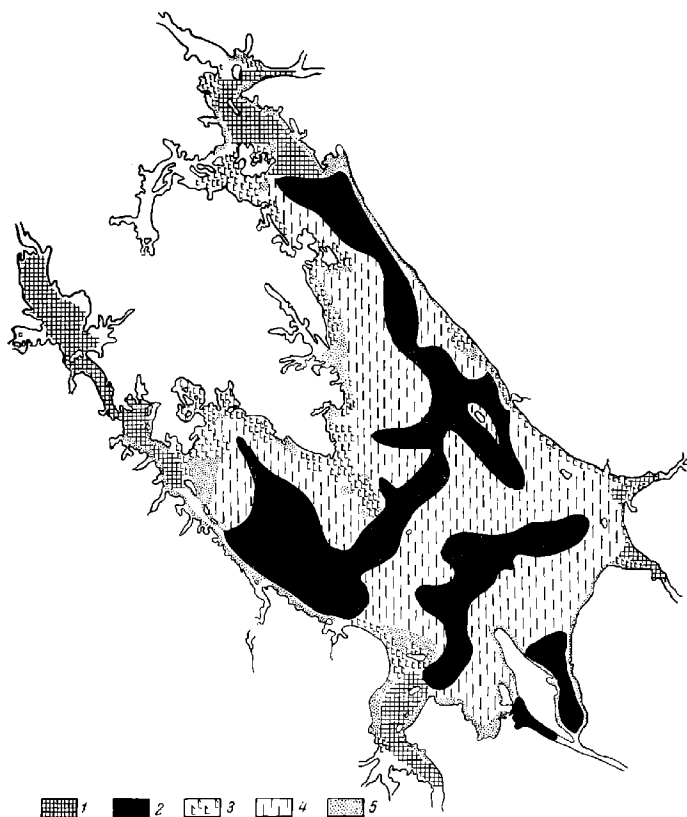


Рис. 6. Схема распределения донных биоценозов в 1952—1953 гг.

1 - - - мотылевый биоценоз эстуарных сапропелей, 2 — мотылевый биоценоз торфягов, 3 — биоценоз глинисто-песчаных, 4 — фауна незаилненных почв, 5 — фауна песков.

Кроме того, в заливах и лагунах среди зарослей обитает еще третий, ф и т о ф и л ь н ы й, биоценоз (с преобладанием катушек), члены которого тесно связаны с растениями и не распространяются за пределы этой зоны.

Схема распределения биоценозов дана на рис. 6.

Такое распределение биоценозов определяет и весьма характерное количественное распределение бентоса. Кроме упомянутых выше карт распределения числа видов и биомассы личинок тендипедид и олигохет,

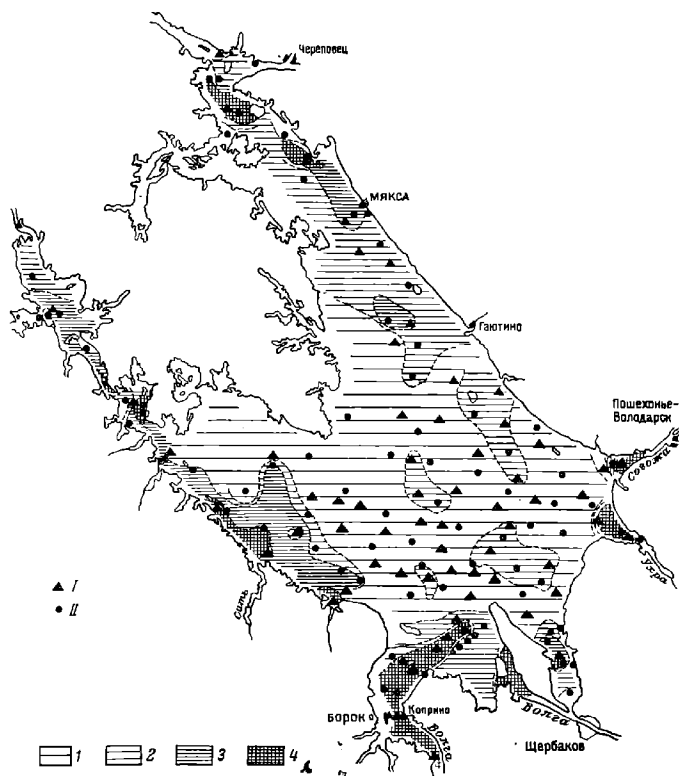


Рис. 7. Распределение общей биомассы в 1952—1953 гг.

I — станции 1952 г., II — станции 1953 г.; 1 — биомасса ниже 1 г/м², 2 — от 1 до 5 г/м², 3 — от 5 до 10 г/м², 4 — выше 10 г/м².

это может быть иллюстрировано еще картой изобент (рис. 7), где изолиниями соединены места с одинаковой общей биомассой бентоса (см. также рис. 8).

Известно, что карты изобент представляют собой очень грубую схему, при этом часто вносящую искажения, так как при проведении изобент, как и всяких изолиний, предполагается равномерное изменение биомассы между двумя точками. Поэтому мы при составлении этой карты не прини

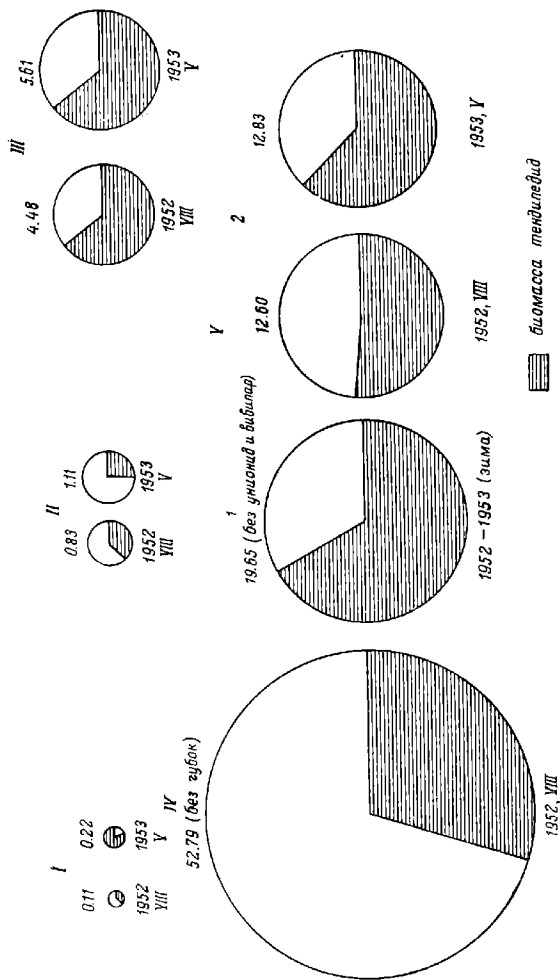


Рис. 8. Биомасса бентоса в основных биотопах Рыбинского водохранилища в 1952-1953 гг. Площади кругов пропорциональны общей биомассе бентоса, которая указана на кругом (в г/м²). I — песок, II — гравий, III — торфяные илы, IV — мертвые леса, V — ситропедия астурия, VI — прочие астурии.

мали во внимание прибрежную зону, где биомасса или резко падает (на песках) или резко возрастает (в сухостоях), но, конечно, не могли учесть всю сложность распределения грунтов, сильно влияющих на биомассу.

При всей неточности карты изобент она отчетливо демонстрирует две характерные особенности Рыбинского водохранилища: во-первых, локализацию основных масс бентоса в эстуариях рек и отчасти вообще по периферии водоема, во-вторых, чрезвычайную бедность его основной площади. Не менее трех четвертей площади дна водохранилища заселены бентосом с биомассой менее 5 г/м^2 , а области с ничтожной биомассой, менее 1 г/м^2 , охватывают $\frac{1}{3}$ всего водоема или более половины (55%) собственно водохранилища за пределами побережья. Огромные пространства открытого Рыбинского моря, измеряемые сотнями тысяч гектаров, представляют собой по сравнению с другими мелководными пресными водоемами какую-то пустыню.

Для сравнительной количественной оценки бентоса Рыбинского водохранилища ниже приводятся данные по биомассе бентоса различных естественных и искусственных водоемов.¹ Для того чтобы такое сравнение было в какой-то степени правомерно, мы привлекаем для него только более или менее крупные водоемы (площадь не менее нескольких десятков квадратных километров), причем лишь лежащие в северной половине умеренной зоны Европейской части СССР (между 56 и 62° с. ш.). При этом используются только данные по открытым частям водоемов, за пределами прибрежной зоны, в которой разнообразие биотопов и несовершенство количественного учета их фауны давало бы часто несравнимые цифры. Приводимая сравнительная таблица, конечно, остается несовершенной хотя бы потому, что в ней не учтены сезонные изменения, которые бывают очень велики, однако все же она позволяет произвести некоторую оценку количественного развития бентоса. Цифры в табл. 8 взяты для озер балтийского бассейна из работы Иоффе (1948), для водохранилищ — из работ Соколовой (1947), Панкратовой (1940), Себенцова и Мейснер (1946, 1947) и из сводки Лешневой (1950).

В этой таблице чрезвычайная количественная бедность бентоса в Рыбинском водохранилище выступает со всей очевидностью. Биомассы, близкие к наблюдающимся здесь (но все же более высокие), встречаются только в крупных олиготрофных карельских озерах, но на значительно больших глубинах.

Из других водоемов столь низкие биомассы встречаются в озерах и прудах с явно неблагоприятными условиями жизни: например в дистрофных или почти совершенно заполненных илстыми отложениями Валдайских озерах, где биомасса равна $0.8\text{—}3.4 \text{ г/м}^2$, в дистрофных Косинских и Петровских озерах с биомассой на илах $1.0\text{—}1.5 \text{ г/м}^2$, в различных заморных озерах, как западносибирское оз. Чаны (в 1930-х годах средняя биомасса 2.6 г/м^2) или в некоторых пойменных водоемах бассейна Волги и других рек. Выше оказывается биомасса бентоса и в других водохранилищах бассейна Верхней Волги, хотя здесь большое значение имеет период обследования (возраст водоема), к чему мы вернемся ниже.

В чем же основная причина бедности дна Рыбинского моря?

Прежде всего, при сравнении с озерами следует учесть, что они всегда покрыты многовековыми отложениями илов, а в Рыбинском водохранилище около $\frac{2}{3}$ площади — плотные почвы. Слабое завлечение, конечно,

¹ Все эти данные относятся к макробентосу. Что касается Рыбинского водохранилища, то, как было указано выше, микробентос в нем очень беден и учет его почти не изменяет цифры биомассы.

Таблица 8

Биомасса бентоса, в г/м², в различных водоемах северной половины Европейской части СССР

| Водоем | Биотоп | Биомасса бентоса | Примечания |
|-----------------------------|--|------------------|--|
| Переславское оз. | Илисто-песчаные грунты | 16,4—23,4 | Без ураниид. |
| Оз. Неро | Илы | 8,1—20,6 | |
| Оз. Селигер | В среднем по озеру | 9,2 | Без крупных моллюсков 13,7. |
| | Профундаль, средняя | 15,0 | |
| Оз. Ильмень | Пески | 18,6 | |
| | Илисто-песчаные грунты | 90,9 | |
| | Илы | 44,8 | |
| Псковское оз. | В среднем по озеру | 48,2 | На 80% площади дна. |
| | Песок, песчаный ил | 9,3 | |
| | Ил | 69,2 | |
| Чудское оз. | В среднем по озеру | 47,0 | На 62% площади дна. |
| | Песок с илом | 4,8 | |
| | Ил | 28,5 | |
| Ладожское оз. | В среднем по озеру | 23,9 | Преимущественная глубина 20—30 м. Преимущественная глубина 20—40 м. Глубже 40 м. |
| | Пески | 2,4 | |
| | Илисто-песчаные грунты | 5,6—8,5 | |
| | Илы | 4,3 | |
| Онежское оз. | Южная часть озера в среднем | 4,3 | Глубже 10—12 м. |
| Учинское водохранилище | Профундаль, илы | 1,0—6,0 | |
| Угличское водохранилище | В среднем на 10-й год существования | 10,1 | Без ураниид, а с ними 267,69 г. |
| Иваньковское водохранилище | На глубине 2,5 м в первые годы | 7,2—14,0 | |
| Верхневожское водохранилище | В среднем по водохранилищу в первые годы | 14,3—10,2 | Без ураниид, а с ними 267,69 г. |
| Рыбинское водохранилище | Илисто-песчаный грунт | 4,7—8,7 | |
| | Илы | 5,3—5,8 | |
| | На 12—13-й годы существования, в открытых частях | 2,1—2,6 | |

одна из важнейших причин исключительной бедности бентоса (около 1 г/м²) ²/₃ его дна. Это, однако, далеко не объясняет всего. Остается налицо несомненная, хотя и не столь бросающаяся в глаза бедность торфянистых илов — в среднем около 5 г/м², а далее 5—8 км от берегов — всегда менее 2—3 г; кроме того, и задернованные почвы не обязательно должны быть столь бедны, как видно по другим водохранилищам и прибрежным заливным лугам. Нормальное количественное развитие бентоса можно констатировать только на эстуарных сапропелях. Очевидно, условия обитания на последних лучше, чем на торфогенах открытого водохранилища.

Мы уже упоминали, что илы этих двух типов хорошо отличаются визуально и микроскопически, но мы пока не знаем их химических особенностей. Мы можем предполагать, что основная масса торфянистого ила — лигнинные остатки сфагнома — хуже усваивается сапрофитными бакте-

риями, чем основная масса сапропелевого ила. При этом мы принимаем, что бактерии или детрит, в котором они составляют едва ли не главную часть — это основной источник питания «иловых» тендипедид — прежде всего мотылей; во всяком случае, как показали Горбунов (1953) и Родина (1949), личинки тендипедид могут жить за счет одних бактерий. Опубликованные к настоящему времени Н. и М. Мосевич (1954) данные о количестве бактерий в грунтах Рыбинского водохранилища в 1948 г. мало помогают в решении этого вопроса, так как авторы не различали разных типов илов, указывая, что вообще наиболее заиленные участки (бывшие русла) наиболее богаты бактериями.

Правда, питание тендипедид изучено недостаточно. Некоторые авторы считают, что мотыли и другие формы питаются преимущественно оседающими планктонными водорослями. С другой стороны, хищные *Cyrtoclopteronomus* и *Procladius* пожирают мелких беспозвоночных.

Но в распределении тендипедид как гетеротопных форм могут играть роль и другие факторы. В самом деле, причину немногочисленности личинок тендипедид на основной площади водохранилища и описанного уменьшения их количества с удалением от берегов, естественно, нужно искать в экологии комаров.

Можно думать, что для комаров открытая поверхность большого водоема с ее крупной волной и отсутствие субстратов представляет крайне неблагоприятные условия для откладки яиц. Тихие погоды в период лета, вероятно, способствуют благополучной яйцекладке. Кроме того, очень важна «полетоспособность» комаров. Трудно представить себе, чтобы живущие всего 2—3 дня зрелые комары улетали на расстояние 20—30 км от берегов, если есть возможность ронять и отложить яйца ближе к берегам. С этой точки зрения уменьшение числа личинок с удалением от берегов представляется не только нормальным, но и неизбежным. Естественно также преобладание вдали от берегов мотыля как личинок наиболее крупных зоофитов.

Что близость берегов имеет большое значение в процессе заселения водохранилищ тендипедидами, признавал в свое время и Ласточкин (1947).¹

Между прочим, такая же локализация личинок наблюдалась нами (Мордухай-Болтовской, 1937) в Таганрогском заливе, где мотыли и прокладии тоже распространяются дальше других форм в сторону моря, но с расширением залива в его срединных частях уменьшаются в количестве, а с переходами в открытое Азовское море вовсе исчезают, сохранившись лишь у берегов. При этом повышение солености здесь не играет решающей роли, так как гипергалинные мелководные лиманы Сиваша опять сплошь по всей площади заселены мотылями.

Что касается заметно большего распространения тендипедид в западных частях водохранилища, то не сказывается ли здесь действие господствующих ветров, в период навигации дующих преимущественно от западных

¹ Себенцов, Мейснер и Михеев (1953), затрагивая вопрос о возможностях заселения тендипедидами крупных водохранилищ, пишут, что, по исследованиям ВНИОРХ, «центральный плес такого озероподобного водохранилища, как Рыбинское, с его широким, в десятки километров, разливом, заселен лишь водным осликом, а не хирономидами». Хотя это далеко не так (по крайней мере в настоящее время ослика в центральном плесе еще меньше, чем тендипедид) важно то, что крайняя бедность открытых частей водоема тендипедидами была замечена ВНИОРХ еще в годы их исследований (1946—1948). Иоффе (1954) об этом прямо не пишет, но также признает, что затопленная суша в узких частях отрогов заселена богаче, чем в центральном плесе, между прочим в связи с ограниченной полетоспособностью комаров.

и северо-западных румбов? Такое объяснение, примененное К. А. Гусевой (1955) по отношению к синезеленым водорослям, которые локализуются больше в восточных частях водоема, представляется нам возможным. Летающие комары у моложских (западных) берегов ветрами сносятся преимущественно на водохранилище, а у шексинских (восточных) — преимущественно на берега, и это повторяется ежегодно.

Для других форм само по себе расстояние от берегов еще не является определяющим фактором распространения. Так, олигохеты биологически вовсе не связаны с берегами, но количество их в открытых частях понижено.

Повидимому, в ряде случаев фактор расстояния действует не непосредственно, а через другие факторы. Возможно допустить, что с удалением от берегов и эстуариев в общем изменяется характер грунта и уменьшается его питательность. Мы упоминали уже об исчезновении в открытых частях также большинства моллюсков, из которых остаются одни горошинки (*Pisidium*). Почему? В чем тут дело? В пище или в условиях дыхания или размножения?

Для унионид, распространяющихся только с помощью рыб (глохидиями), можно представить, что малочисленность придонных рыб весьма затрудняет их распространение, но для шаровок (*Sphaerium*) и брюхоногих необходимо искать других причин. Надо сказать, что пресноводные брюхоногие вообще избегают открытых плесов, что наблюдается и в других больших водоемах, но это явление до сих пор, кажется, не получило исчерпывающего объяснения. Вероятнее всего их лимитируют все же условия питания.

Во всяком случае первоначально, до образования водохранилища, в водоемах (реках, озерах и др.), бывших на залитой позже площади, жили, конечно, и униониды, и брюхоногие, так же как и различные тензидеиды и разнообразная прибрежно-зарослевая фауна. Вся эта фауна исчезла, вымерла за годы существования водохранилища и не восстанавливается вновь.

Массовое вымирание водной фауны происходило, может быть, в первые годы после затопления местности в результате обычных для новообразовавшихся водохранилищ заморозов. В связи с этим важно выяснить, не сказывается ли еще и в настоящее время на бентосе отрицательное влияние тяжелого кислородного режима?

Кислородный режим водохранилища летом и вообще в течение всего времени, пока водоем свободен ото льда, вполне благоприятен. Многочисленные анализы биостанции «Борок» в мае—ноябре 1953 г. неизменно показывали высокое содержание кислорода у дна, всегда не ниже 70% насыщения. Среди анализов за 1952 г. есть случаи очень низкого, близкого к нулю, содержания кислорода в придонном слое только в некоторых точках бывшего русла Волги, на большой глубине, в 15—17 м. Едва ли можно сомневаться в том, что в навигационный период сколько-нибудь обширные заморные явления в Рыбинском водохранилище в настоящее время не имеют места.

Зимний кислородный режим, естественно, хуже, однако до сих пор он изучен совершенно неудовлетворительно. Данные, собранные биостанцией «Борок» 1952—1953 гг., весьма ограничены. Более или менее выяснена картина кислородного режима лишь в волжском эстуарии; в средних частях эстуария, на разрезе Борок—Коприно, в течение зимы 1952—1953 гг. (с декабря по апрель) мы наблюдали постепенное и довольно равномерное снижение количества кислорода, которое с 70—80% в январе—феврале перед ледоходом (в апреле) опустилось до 22—23% насыщения.

При этом поверхностное и придонное содержание его оставалось все время почти одинаковым. Это говорит о том, что кислород потребляется не донными отложениями на месте, а где-то выше по течению (может быть даже в Угличском водохранилище), и сюда приходит уже более или менее обедненная кислородом вода, или же, просто в силу постоянной проточности, непрерывно идет перемешивание всех слоев. Так или иначе, содержание кислорода у дна было даже перед ледоходом еще относительно высоко, поэтому о заморных явлениях не могло быть и речи. Невысокие, но тоже далеко не заморные цифры содержания кислорода у дна (12—18% насыщения) найдены были в феврале 1952 г. и у Легкова, у выхода из волжского эстуария.

Для открытых частей Рыбинского водохранилища данные о зимнем кислородном режиме разрознены. Биостанцией «Борок» производились сборы лишь в районе с. Гридина в феврале 1952 и 1953 гг. Более или менее регулярные наблюдения над кислородным режимом производились по разрезу Брейтово—Измайлово и в районе бывшего г. Мологи Щербаковской гидрометобсерваторией в 1949, отчасти в 1950 г.; данные же за 1951 и 1952 гг. единичны. Полученные результаты в общем однородны. При подледном режиме низкое содержание кислорода у дна, т. е. 3—4 мг/л и меньше (что составляет при температурах, близких к нулю, 30—20% насыщения и менее), наблюдалось почти исключительно в бывших руслах, с глубинами более 10 м, но главным образом в конце зимы, в марте и начале апреля, реже — в конце февраля. При этом случаи отсутствия кислорода в придонном слое воды редки; в имеющихся материалах близкое к нулю содержание кислорода отмечается лишь дважды в русле Мологи: в 1949 г. у бывшего г. Мологи в начале апреля и в 1952 г. у с. Гридина в конце февраля. На меньших же глубинах содержание кислорода при подледном режиме хотя и понижено, но, как правило, составляет не менее 5—6 мг/л или 40—50% насыщения и лишь в марте—начале апреля в некоторых местах понижается до 3—4 мг/л.

Таким образом, мы не имеем пока доказательств и зимних заморов в открытых частях водохранилища. Но следует иметь в виду, что приведенные выше данные по кислородному режиму Рыбинского водохранилища характеризуют преимущественно 1949—1950 гг., а не современное состояние водоема. Правда, нет оснований думать, что кислородный режим водоема ухудшается (в самые первые годы он был безусловно хуже под влиянием гниения затопленной растительности, а потом улучшился),¹ но он может колебаться в зависимости от разных факторов, которые нами еще не изучены. Так, хорошо известно, что самые настоящие заморы, вызывающие передвижения рыб, происходят в зимние месяцы в устьях некоторых рек, впадающих в Моложский отрог, и даже в самом моложском эстуарии. Правда, причина этих заморов, по видимому, заключается в поступлении из Мологи и других рек ее бассейна, имеющих водосбор в болотистых местностях, уже лишенных кислорода вод: заморы здесь, так сказать, аллохтонные, а не автохтонные, и они, видимо, не распространяются на открытые части водоема. Однако есть указания (Васильев, 1955), что в зимы с сильной «сработкой» (т. е.

¹ По данным Н. и М. Мосевич (1954), в 1946 и 1948 гг. кислородный режим Рыбинского водохранилища был уже приблизительно таким же, как и ныне: вполне благоприятный в свободное ото льда время, а в подледный период большей частью тоже удовлетворительный с возникновением заморных условий лишь в некоторых местах.

попижением) уровня заморные явления, может быть за счет распространения этих вод, лишенных кислорода, значительно усиливаются.

Конечно, кислородный режим водохранилища, и особенно во вторую половину зимы, должен быть подвергнут более систематическому изучению. При этом следует обратить особое внимание на придонный слой воды и связь кислородного режима с характером грунта. Как известно, илистые грунты интенсивно потребляют кислород из прилегающего к ним слоя воды.

Возможно, что в самих торфянистых илах, которые состоят из медленно минерализующихся растительных остатков, очевидно продолжающих разлагаться с потреблением кислорода, газовый режим хуже, чем в сапропелях. В пробах «поршневого батометра», применявшегося И. Ф. Овчинниковым, взятых на торфянистых илах, анализ показывал почти всегда отсутствие кислорода, в то время как на сапропелях передно кислород в большем или меньшем количестве присутствовал.¹

Но наибольшую бедность фауны, как мы видели, показывают незаилённые грунты-почвы. Следовательно, как бы плох ни был газовый режим торфянистого ила, условия обитания в нем, очевидно, лучше, чем на голой почве.

Есть еще показатель относительной благоприятности кислородного режима водохранилища: это отсутствие характерного для дна заморных водоемов «замороустойчивого комплекса»: мотыль *Plumosus* — коретра-тубифекс. По крайней мере, этот комплекс не характерен для водохранилища, и мотыль *плумозус*, обычно связанный с тяжелым кислородным режимом, здесь — форма второстепенная, далеко уступающая по обилию мотылю *редуктус*.

Указанием на отсутствие значительных зимних заморов (т. е. массовой гибели фауны от удушья) служит и то, что в мае 1953 г., после зимы, бентос оказался не беднее, а даже несколько богаче, чем в августе 1952 г. Правда, мы не знаем, до каких размеров возрос бы бентос ко времени сильного похолодания и прекращения роста, но, во всяком случае, опустошений в фауне за зиму не замечалось.

Но кислородный режим водохранилища, даже если бы он был зимой очень тяжелым, едва ли может быть причиной бедности тендишедид в летнее время. В самом деле, если бы даже за зиму вымерли все тендишедиды, первый весенний массовый лёт вновь заселил бы водоем личинками, которые, при несомненно хорошем кислородном режиме водохранилища в свободное ото льда время, благополучно развивались бы. Но в августе мы находим их, как видели, очень мало — не больше, чем в мае. Значит, или не было такого массового заселения, или вышедшим из яиц личинкам нечем было питаться, или, наконец, их самих уничтожили хищники, но последнее относится в такой же мере и к эстуариям, однако там личинок много.

Итак, не имея в настоящий момент достаточно полного объяснения крайней бедности всех групп бентоса в открытых частях Рыбинского водохранилища, мы полагаем, что наибольшее значение имеют все-таки размеры водоема и условия питания.

Возможно, что в водохранилище в настоящее время вообще не достаточно пищи. В конце концов пища в основном происходит

¹ Этот «поршневой батометр» при взятии пробы над илистым грунтом одновременно с водой загасывает и ил; поэтому получаемые с его помощью данные относятся собственно не к придонной воде, а к смеси воды с илом. Но над плотными грунтами он дает именно придонный слой воды и имеет преимущество перед вертикальными батометрами Руттнера и других систем.

из растений. Хотя фитошланктон и богат, но зона зарослей относительно слабо развита и не составляет сплошной полосы. Значение этой зоны видно из того, что сохраняющиеся на ней после зимы растительные остатки создают возможность бурного развития зоопланктона в мае, вскоре после заливания, когда вдали от берегов планктон еще очень беден, как это наблюдалось, например, в 1953 г.

Эстуарии богаче бентосом, видимо, потому, что факторы, определяющие его бедность в основном водоеме, здесь большей частью не имеют места. Заиленность грунтов в эстуариях относительно больше, да и сами или другого характера, чем в открытых частях. Близость берегов допускает сплошное заселение всей акватории звонцами, а большая защищенность прибрежной зоны — более интенсивное поступление детрита из зарослей.

Итак, исследования 1952—1953 гг. выяснили состав и распределение донной фауны Рыбинского водохранилища, а также выявили локализацию ее главным образом в эстуариях и некоторых биотопах осушной зоны и чрезвычайную бедность фауны на основной площади водоема за пределами прибрежья. Мы думаем, что основные закономерности в распределении фауны уже ясны, и, хотя можно было бы уточнить наши карты, дальнейшие исследования должны быть направлены главным образом не на детализацию, а на выяснение п р и ч и н наблюдающегося распределения бентоса.

Необходимо проверить правильность высказанных нами объяснений бедности открытых частей и богатства эстуариев и, если они окажутся неверными, найти правильные объяснения.

Для этого следует уточнить и углубить наши знания о с р е д е обитания донной фауны. Необходимо окончательно выяснить кислородный режим придонного слоя воды (и верхнего слоя грунта) в подледный период и влияние на него гидрометеорологических условий. Но прежде всего необходимо исследовать сапропелевые и торфянистые или водохранилища с точки зрения их значения в качестве пищи для беспозвоночных, т. е. со стороны химического состава и бактериального населения. Наконец, необходимо выяснить значение осушного прибрежья для продуцирования бентоса в водохранилище и прежде всего как источника детритной и бактериальной пищи для донных беспозвоночных, для чего следует проследить судьбу покрывающей его макрофлоры при различном ее составе и при разных условиях водного режима.

Однако все эти знания будут недостаточными для выяснения причин распределения фауны, пока мы не будем хорошо знать потребности и особенности составляющих ее видов, их биологию, а знаем мы ее пока плохо.

Изучение э к о л о г и и и б и о л о г и и р у к о в о д я щ и х ф о р м, причем (в связи с рыбохозяйственным значением проблемы, по которой работает биостанция «Борок») особенно кормовых беспозвоночных, является основной задачей в деле выяснения причин наблюдающегося распределения бентоса, планктона и факторов, определяющих их продуцирование. В то время как изучение условий среды обитания беспозвоночных относится к компетенции микробиологов, ботаников и гидрохимиков, эта задача решается зоологами-гидробиологами и становится главным содержанием их работ после того, как выяснены состав и распределение фауны в водоеме.

Биоэкологические исследования должны вестись путем как «полевых» наблюдений в водоеме, так и лабораторных экспериментов. В водоеме

следует собирать материалы для выяснения периодов массового размножения, метаморфоза, питания в естественных условиях, явлений прироста и убыли популяций. Для этого нужны регулярные повторные (сезонные) исследования, начатые уже в 1953 г., а в связи с необходимостью учета молодежи — исследования микробентоса.

Экспериментальные работы в лаборатории должны выяснить жизненные циклы руководящих форм, зависимость их протекания от главных факторов среды (температура, кислород, субстрат, пища) и питание в тех случаях, когда оно не может быть исследовано по сборам в природе.

Особое внимание должно быть уделено тендипедам, у которых прежде всего должен быть установлен видовой состав и поставлено изучение не только личиночных, но и взрослых стадий. В частности очень важны условия размножения комаров и условия питания личинок видов *Tendipes*, *Glyptotendipes*, *Procladius*, *Cryptochironomus*, *Cricotopus*.

Из других групп наиболее важно изучение массовых форм тубифицид — родов *Limnodrilus*, *Tubifex*, наиболее распространенных моллюсков, как сфериид и дрейссены (хотя и немногочисленной, но важной в связи с ее практическим значением), а также массовых донных и фитофильных форм кладоцер и копепоид.

Такому же изучению должны подвергнуться те отсутствующие в водохранилище формы, которые будут признаны желательными для вселения в водоем с целью повышения его продуктивности.

Результатом всех таких исследований должно быть выяснение требований, которые предъявляют к среде обитания руководящие формы бентоса (а также другие формы, которые могли бы быть многочисленными), и тех продукционных возможностей, которые они могут осуществить. И только тогда мы сможем с уверенностью ответить на вопрос, почему в центральном плесе мало мотыля и что нужно, да и возможно ли вообще что-нибудь сделать, чтобы его было много, а если возможно, то нельзя ли сделать так, чтобы вместо мотыля были другие беспозвоночные, которых также охотно едят рыбы.

В связи с бедностью бентоса в Рыбинском водохранилище уместно затронуть вопрос о его формировании.

У. О ФОРМИРОВАНИИ БЕНТОСА И ЕГО ПРОГНОЗАХ

Современное «плачевное» состояние бентоса открытых частей водоема есть результат процесса формирования его фауны, длившегося 12—13 лет. И вот имеющиеся материалы показывают, что это «формирование» заключалось главным образом в том, что первоначально богатая и очень пестро распределенная фауна становилась все беднее и однообразнее.

Исходное (до образования водохранилища) состояние гидрофауны в Верхней Волге, которая по общепринятому подразделению простирается от истоков до Рыбинска, было описано еще в известной монографии Бенинга (1924). Позже бентос того участка русла Волги, который ныне залит водохранилищем, а также бентос Мологи был исследован Ласточкиным (1935, 1936, 1944).

Этот участок верхней Волги, по данным названных авторов, отличался резким преобладанием песчаных грунтов (до 80% дна) и относительно сильным развитием каменистых. Нередко встречались «россыпи» камней среди песков и заиленных песков, частично заросших растительностью; но не было ни сплошных площадей илов, ни тем более задернованных почв.

Фауна каменистых и смешанных грунтов была наиболее богата и разнообразна.

С образованием водохранилища русла полностью покрылись илом и вся эта фауна исчезла, что и надо было ожидать. В исходных биоценозах было мало элементов, которые могли бы заселить илы, образование которых можно было предвидеть. Ласточкин в указанных выше работах предполагал, по аналогии с Днепропетровским водохранилищем, что илы должны заселиться «тубифицидным комплексом» (группа видов *Limnodrilus*, *Puodrilus*, *Tubifex*), и считал, что «иловые биофонды» для такого заселения должны были поступать из водоемов поймы Мологи и Шексны, отчасти и из самих русел, причем вымываемые высокими скоростями в период половодья донные животные должны были аккумулироваться в нижних частях водохранилища. Эта «гипотеза половодного сноса», объясняющая быстрое развитие олигохет, мало дает для установления путей расселения насекомых и моллюсков и во всяком случае не объясняет крайней современной бедности бентоса.

Настоящая фауна дна водохранилища едва ли могла произойти из существовавших здесь ранее биоценозов, это — новообразования, которые, повидимому, и невозможно было предсказать. В самом деле, какую связь с прежней пестрой мозаикой речных биоценозов имеет эта унылая и однообразная картина? На сотни и даже тысячи квадратных километров по понижениям, заполненным торфянистым илом, распространен один и тот же обедненный мотылевый биоценоз, а на обширных пространствах дернистых почв между ними наблюдается очень редкое население из его остатков с примесью другой фауны. Относительно богатая прибрежная лито- и фитофильная фауна почти полностью локализована только у берегов огромного водоема. И лишь в устьях впадающих в него рек обитает более или менее нормально развитый мотылево-унионидный биоценоз примерно такого характера, как в затоках и рукавах бывших рек.

Как сложилась такая картина?

В одной из последних своих работ (1947) Ласточкин пытается до некоторой степени осветить этот вопрос. По его данным, в первый (1941) год существования Рыбинского водохранилища после первоначального процесса всплывания и рассеивания по всему водоему прибрежно-фитофильной фауны уже месяца через полтора началось образование новых биоценозов. На быстро заросшей нитчатками новой прибрежной полосе стал формироваться водорослевый биоценоз. Уже в июне пошло аэрогенное вселение тендипедид, причем сразу же наметилось преобладание мотыля, а к осени фауна нового водоема была уже сравнительно богата. На затопленных лугах, пашнях и низинных болотах к осени первого года численность беспозвоночных составляла от 3200 до 8000 экз., а биомасса — от 11.9 до 58.0 г/м². Даже на песчаном побережье, где новые песчаные пляжи еще не возникали, было уже 5.4—10.8 г/м² биомассы.

Таким образом, уже в первый год, через 6 месяцев после затопления, бентос нового водоема был богаче, чем через 12—13 лет! Правда, Ласточкин пишет, что уже тогда центральные части водоема были заселены беднее, чем прибрежные и эстуарные (Волжский отрог), и упоминает о значении близости берега для заселения дна тендипедами. Но приведенные цифры обилия биомассы и для эстуариев следует признать небывало высокими, если вспомнить, что за несколько месяцев первого года затопления впервые затопленные площади могли заселиться почти исключительно гетеротопами, в основном тендипедами. Ласточкин не приводит средней биомассы, но она составляла, повидимому, не менее 25—30 (а минимальные

в разных биотопах были не ниже $11.9-27.1 \text{ г/м}^2$). В настоящее время дночерпательные сборы дают такие и более высокие цифры только на эстуарных сапропелях, где в фауне большую роль играют олигохеты и моллюски, но тендипедиды дают в среднем (в волжском эстуарии) $12-13 \text{ г/м}^2$. Незаиленные же почвы гораздо беднее.

Когда же произошло обеднение бентоса?

Мы имеем данные Винберга (1950) о бентосе Рыбинского водохранилища в 1945—1946 гг., т. е. на 4-й и 5-й годы его существования. Они относятся главным образом к средним частям волжского эстуария (район биостанции «Борок»). В те годы бывшие пойменные области (на глубине до 8 м) и мелководные зоны (на глубине до 5 м) были еще слабо заилены, и даже в бывшем русле Волги преобладали илистые пески.

На бывших руслах (р. Волги, Сутки) с глубиной 8—14 м в 1945 г. наблюдалась в среднем общая биомасса $26.4-36.5$, из которых тендипедиды составляли $11.4-17.6 \text{ г/м}^2$. Биомасса на затопленных поймах составляла в среднем 14.6 , на мелководьях в среднем 16.1 (в первую половину лета 12.2 , во вторую — 19), а на отдельных станциях достигала $44-52 \text{ г/м}^2$, причем почти исключительно за счет тендипедид.

Таким образом, несмотря на слабое заиление, бентос и в 1945 г. был не беднее, чем в настоящее время. В прибрежных мелководьях мы не наблюдали в 1952—1953 гг. такого массового развития тендипедид, а на русле биомасса была несколько ниже: зимой общая биомасса была в среднем 19.7 , тендипедид 13.2 г/м^2 .

Но довольно значительное повсеместное обеднение бентоса произошло в 1946 г.: биомасса на бывших руслах понизилась до $24-26.4$, на бывших поймах до 6.6 , на мелководьях до $5-11 \text{ г/м}^2$. Количество тендипедид уменьшилось везде в 2—3 раза. Автор не находит объяснений этому, по мы думаем, что оно заключается в значительном (на 2.5 метра) повышении в 1946 г. уровня водохранилища и расширении его акватории, в связи с чем личинки тендипедид были рассеяны по большей площади (и, вероятно, преимущественно локализовались ближе к берегам). Подтверждение этому мы находим в сильном уменьшении количества тендипедид в эстуарии у «Борка» по сравнению с 1952 г. зимой 1953/54 г. после такого же повышения уровня водоема.

Итак, в волжском эстуарии в 1945—1946 гг. бентос по составу и количеству был в общем близок к современному. В 1945 г. он был богаче, в 1946 — беднее. Все же, учитывая слабое заиление эстуария, следует признать, что биомассы бентоса в те годы были относительно очень высокими. Во всяком случае таких высоких биомасс тендипедид, как в 1945 г. ($44-52 \text{ г/м}^2$), в годы наших исследований не встречалось.

Сильное обеднение центрального плеса водохранилища становится особенно очевидным, если сравнить с современными приводимые Винбергом цифры для плесов бывшего русла Мологи (против Чеснавы и Сити), где до 8 пробам в августе—сентябре 1945—1946 гг. средняя биомасса бентоса была 59.8 , из которых тендипедиды дают 33.18 г/м^2 . В настоящее время даже максимальное количество тендипедид на бывших руслах за пределами эстуариев не превосходит $15-16 \text{ г/м}^2$. По мнению Винберга, бентос обследованных им частей центрального плеса совершенно сходен с бентосом волжского эстуария и на аналогичных грунтах имел сходный состав. Отсюда следует, что на 4-й и 5-й годы жизни водохранилища различия между эстуариями и открытыми частями были еще мало заметны.

Винберг считает, что к 1945—1946 гг. на русле Мологи биомасса бентоса, особенно тендипедид, значительно возросла по сравнению с его со-

стоянием до заполнения водохранилища, когда она составляла 3—11 г/м². Вместе с тем, сопоставляя 1944 и 1946 гг., он осторожно замечает, что для Волжского отрога данные за эти годы «не дают оснований считать, что... из года в год идет увеличение количества бентоса».

Одновременно со статьей Винберга была опубликована статья Овчинникова (1950), по данным которого за период 1945—1947 гг. (а по Волжскому отрогу и за 1948 г.) бентос значительно обеднел: биомасса в среднем для водохранилища составляет 6.5, для Волжского отрога — 8.3 г/м². При этом в течение 1945—1947 гг. средняя биомасса бентоса понизилась с 10.92 до 5.38 г/м².¹

Эти цифры говорят как будто о продолжавшемся и в 1947 г. уменьшении количества бентоса. Но этот процесс продолжался и в 1948 г., как можно видеть по данным Иоффе (1954). По ее данным, в 1946 г. средняя биомасса бентоса в Рыбинском водохранилище составляла 8.33, а в 1948 г. — 4.97 г/м². При этом произошло резкое уменьшение количества *Asellus*, господствовавшего в фауне в 1946 г. Цифры Овчинникова и Иоффе основаны частично и на эстуарных сборах, поэтому для собственно водохранилища они, видимо, оказываются преувеличенными и для него лучше воспользоваться цифрами по центральному плесу. В последнем, в 1948 г., по Иоффе, средняя биомасса бентоса была ниже, чем в отрогах и составляла всего 3.8 г/м².

Понижение количества бентоса (тендипедид) до 1947 г. можно было бы связывать с дальнейшим повышением уровня водоема. Но это не подходит для последующих годов, когда уровень уже не превосходил, а часто и не достигал проектной отметки.

Для уточнения мы постарались из собранных И. Ф. Овчинниковым и А. Л. Ильинским в 1949—1950 гг. материалов выбрать только те, которые относятся к центральному плесу, а именно к разрезу Брейтово—Измайлово. По этому разрезу собрано 30 дночерпательных проб, на основании которых мы вычислили среднюю биомассу бентоса для заиленных грунтов, оказавшуюся равной 7.28 г/м², а для почв составившую всего 0.53 г/м². Средняя для всего разреза (при одинаковом числе станций на илах и на почвах) составляет 3.9 г/м².

Как видно, это такая же цифра, как для центрального плеса в 1948 г. (3.8), и немногим более высокая, чем та, которую мы установили в 1952—1953 гг. для открытого водохранилища (на илах — 5, на почвах 1.0, а в среднем — 2.4 г/м²). При этом замечается тот же состав фауны на илах (преобладание мотылей с редуцированными отростками, а в центральных частях водоема — или прокладий, или отсутствие тендипедид) и то же относительное обилие ее на моложской стороне водохранилища.

Все изложенное позволяет заключить, что дифференцировка эстуарных и открытых частей по характеру бентоса и обеднение последних сложились, вероятно, уже через 6—7 лет после возникновения водохранилища, примерно к 1947—1948 гг., что совпало по времени с первым заполнением водохранилища до проектной отметки, хотя в последующие годы наблюдается тенденция к дальнейшему его обеднению.

Однако мы думаем, что началась такая дифференцировка уже раньше, на второй и даже частично на первый год. В самом деле, один из факторов, препятствующих заселению водохранилища тендипедами, — большое

¹ Есть еще цифры, приводимые Слободниковым, Михалевицем и Овчинниковым (1946): 6.7 г/м² для всего водохранилища, 13.7 для Волжского отрога, но они основаны на незначительных материалах 1944—1945 гг.

расстояние до берегов, — мог вступить в действие уже после первого вылета их (когда вылетали комары из личинок, живших на дне бывших рек и озер).

Концентрация тендипедид преимущественно в прибрежно-эстуарной зоне началась уже в 1941 г. Расширение площади водоема в 1946 и 1947 гг. должно было способствовать развитию этого процесса. В дальнейшем он охватил и другие группы. Униониды и другие моллюски, некогда жившие в руслах и ложах затопленных рек и озер, не расселились по водохранилищу, а, наоборот, исчезли; вдали от берегов исчезли многие виды тендипедид, ныне локализующихся в прибрежной зоне; уменьшилось количество олигохет и других форм.

Подробности этого процесса опустошения открытого водохранилища и локализации фауны в эстуариях по имеющимся материалам восстановить невозможно. Быть может, в этом процессе сыграли роль заморы, имевшие место в первые два года, а в дальнейшем — обеднение пищи, начавшееся после разложения и минерализации (или перехода в неусвояемое состояние) основных масс затопленного растительного покрова.¹

Относительное богатство новых водоемов, недавно образовавшихся на затопленных почвах, подтверждается многими данными. Не говоря уже о наблюдениях в других бассейнах, упомянем наблюдения в Моложском отроге Рыбинского водохранилища, где, по Фенюк (1949), наибольшее обилие бентоса (биомасса в средних числах 15.7—27.7, а на отдельных станциях до 53—71 г/м²) наблюдалось на участках, впервые затопленных в 1947—1948 гг.; вообще в новых водоемах, образовавшихся на месте лугов и пашен, биомасса была выше, чем на ложе старых водоемов, существовавших ранее.

В 1947 г. в районе Дарвинского заповедника вновь образовавшиеся водоемы были заселены почти исключительно тендипедидами (на 82—97% по весу, везде — преобладание мотыля *Plumosus* и глинтотепидипес); биомасса бентоса составляла около 4.5—8.5, в старых — около 2.3—2.8 г/м².

Интересно, что автор устанавливает понижение биомассы на мелководьях осушной зоны после того, как она перестала осушаться: в 1947 г. биомасса бентоса составляла в средних числах 4.5—8.5, а в 1948 г., после того как мелководья впервые зимовали под водой, биомасса понизилась здесь до 2.9—6.8 г/м².

Вообще понижение количества бентоса после первых лет богатства наблюдалось уже во многих водохранилищах. Обычно считается, что основная часть площади водохранилища через некоторое время должна заселиться пелофильным биоценозом, который формируется по мере покрытия дна водоема илстыми отложениями. Из года в год фауна этого складывающегося биоценоза становится полноценнее и богаче; как писали многие авторы, олигохеты «наступают на бывшую пойму», мотыли все больше «осваивают илы» и т. д.

¹ По предварительным данным Т. Л. Протопоповой, съемка бентоса Рыбинского водохранилища в сентябре 1953 г. дала еще более низкие средние цифры: общую биомассу — 1.32, биомассу тендипедид — всего 0.86 г/м². При этом торфянистые илы дают в среднем 2.37, а почвы только 0.93 г/м². Таким образом, количество бентоса в сентябре 1953 г. оказалось раза в два ниже, чем в мае 1953 г. Продолжался ли многолетний процесс обеднения бентоса или сказались какие-то особенности 1953 г.? Судить об этом пока трудно, но вообще возможно, что исключительно долго державшийся высокий уровень 1953 г. мог повлиять на распространение тендипедид осенних поколений. Понижение количества мотылей зимой 1953—1954 гг. в эстуарии у «Борка», упомянутое выше, тоже может быть связано с уровнем.

В некоторых случаях такое повышение биомассы бентоса как будто и наблюдалось. Так, Берестов (1941), например, приводит ряд в общем возрастающих цифр для бентоса Днепровского водохранилища в первые четыре года его существования (1932—1935). Возрастание биомассы бентоса, по мнению Лубянова (1952), наблюдалось в этом водохранилище и в первые годы после его восстановления (1947—1950). Однако следует напомнить, что это водохранилище отличается от других своей глубиной (до 60 м) и узостью (ширина до 2—3 км) и значительная часть его дна ранее представляла собою порожистую часть речного русла, ныне покрытую иловыми отложениями.

В других водохранилищах наблюдается обратное: если и идет формирование пелофильного биоценоза, то это сопровождается не повышением, а понижением биомассы бентоса в водоеме в целом. Приведем небольшую сравнительную таблицу (табл. 9) по данным Себенцова, Мейснер и Михеева, 1946, 1953; Соколовой, 1947; Мордухай-Болтовского, 1948; Харина, 1950; Иоффе, 1954).¹

Приведенное в табл. 9 Веселовское водохранилище сильно отличается от водохранилищ бассейна Волги; это довольно сильно осолоненный водоем на небольшой р. Маныче в южной, степной, зоне СССР. Мы все же приводим его, и не только для того, чтобы показать общность явлений в столь разнородных водоемах, но как пример очень сильного уменьшения количества бентоса, дошедшего до такого же состояния, как и в Рыбинском водохранилище. При этом в Веселовском водохранилище рыбопродукция, бывшая в первые годы высокой, в дальнейшем, вопреки утверждениям некоторых авторов, резко понизилась и количественно и качественно.

Факт обеднения бентоса во многих водохранилищах в течение первого, а иногда и второго десятилетия не вызывает сомнений, хотя мы не знаем, всегда ли оно имеет место и не смеяется ли в дальнейшем новым повышением обилия.

Но каковы причины этого обеднения? По всей вероятности, главная причина заключается в сильном уменьшении запасов пищи для бентоса (в основном питающегося растительным детритом и микрофлорой) после разложения огромных массивов растительности, залитой при образовании водохранилища. Этого запаса растительности хватает только, может быть, на первые два-три года; уже на второй год легко распадающихся и усвояемых веществ становится значительно меньше; в дальнейшем же, хотя часто и сохраняется форма растений, в них остаются в основном лишь стойкие соединения вроде лигнина. По данным Горбунова (1953) и Нечаевой (1944), подводная флора разлагается очень быстро и полностью минерализуется в течение нескольких месяцев; наземная растительность, так же как и прибрежно-водная болотная, более устойчива, но в условиях затопления также в основной массе разлагается в течение года.

После распада залитой растительности за пределами прибрежной зоны она уже не восстанавливается. В мелководном же прибрежье растительность (после заливания водная, после обсыхания, если оно проис-

¹ Обнаружив довольно бедный бентос в Рыбинском водохранилище на 6—8-й годы его существования, Иоффе (1954) считает, что водохранилище находится еще в стадии накопления фауны, так как залитая суша осваивается ею медленно, гораздо медленнее, чем предполагалось. Однако правильнее говорить о том, что после быстрого освоения дна в первые годы фауной, особенно насекомыми, началось рассеивание, разрежение и исчезновение, и мы до сих пор видим продолжение этого процесса. Процесс же «формирования» фауны сводится к крайне медленно идущему вместе с заиливанием распространению пелофильного биоценоза, приводящему лишь к незначительному повышению биомассы.

Таблица 9

Средняя биомасса бентоса в некоторых водохранилищах

| Водохранилища | Год поз- ниже- ния | Биомасса бентоса (в г/м ²) в разные годы | Примечания |
|-------------------|--------------------------|---|---------------------|
| Иваньковское . . | 1937 | 1937 — 9,6—19,7 (средняя 13,2) 1939 — 4,2—14,9 | На весь водоем. |
| Учинское | 1936 | 1940 — 4,3* 1936 — 15,5 | |
| Веселовское . . . | 1933 | 1944—1945 — 10,1 (без унйонид) 1933—1934 — 16,8—23,1 | На илистых грунтах. |
| Рыбинское | 1941 | 1938 — 4,8 1939 — 3,1 1948 — 2,6 1941 — 11,9—58,0 1946 — 8,3 1948—1950 — 3,9 (центральный плес) 1952—1953 — 2,1—2,6 (вне эсту- ария) | |

ходит рапо, наземная) ежегодно вновь восстанавливается и вновь распадается, создавая возможность ежегодной бурной вспышки фауны и таким образом воспроизводя явления первого года жизни водохранилища.

Возможно, что наибольший эффект получается именно при раннем осыхании мелководий с зарастанием их наземными травами: возникает аналогия с «летованием» рыбоводных прудов, как известно, способствующим повышению их продуктивности. При этом, вероятно, в процесс продуцирования вовлекается не только растительность, но и почва. Первое затопление водохранилища произошло после исходного и всеобщего «летования» его дна и вызвало особенное богатство фауны.

Для заселения обнажающейся зоны водохранилища само по себе высыхание и промерзание дна большого значения не имеет, поскольку заселяющая ее фауна — в основном или гетеротопная, распространяющаяся по воздуху (насекомые), или приспособленная к прменным водоемам. Весьма возможно, что для количественного развития фауны в открытых частях водоема большую роль играет относительно значение зоны зарослей. В крупных водохранилищах, где эта зона по отношению ко всей площади водоема невелика, она производит недостаточно детрита для «прокормления» всего водоема.

Мы не можем пока даже приблизительно оценить, какое количество и какой именно пищи необходимо для поддержания фауны на относительно высоком количественном уровне, но весьма возможно, что в водохранилищах площадью в сотни тысяч гектар, где вследствие сильного прибоа и сильных колебаний уровня зона зарослей слаба и раздроблена на отдельные пятна, после распадаения затопленной растительности запасов пищи не хватает. Для гетеротопной же фауны и прежде всего тендипедид в крупных водоемах важнейшую роль приобретает и другой фактор —

* Сильное понижение биомассы в Иваньковском водохранилище в 1940 г., по мнению Себенцова, Мейснер и Михеева (1953), связано с резким уменьшением количества мотыля, последовавшим в результате отсутствия летнего осушения пойменных площадей в 1939 г.

большое расстояние от берегов и волнение как препятствия для распространения.

Правда, одной из причин особой бедности Рыбинского водохранилища является также преобладание незаиленных плотных почв, по не столько медленное, как неравномерное заиление тоже, повидимому, характерно для крупных водоемов со сложным рельефом дна, особенно для тех, которые расположены на небольших реках. Дальнейшее формирование водоема должно будет привести в конце концов к заилению большей части дна за прибрежной зоной (за исключением мест, размываемых течениями) и, следовательно, к заселению его биоценозами типа обедненного мотыльевого, который заселяет ныне торфяные илы. Однако биомасса последнего низка: в среднем около 5 г, но более высокие показатели ее наблюдаются преимущественно по периферии. Может быть, будет иметь положительное значение и изменение характера илов: процесс разрушения и переотложения в виде илов торфяных массивов рано или поздно закончится и в конце концов эти илы начнут покрываться детритом иного происхождения, формирующим илы типа сапропелей. Но это перспективы довольно отдаленного будущего, которое отделено от нас несколькими десятками лет. В ближайшие годы нет оснований ожидать существенных изменений в составе и распределении бентоса в Рыбинском водохранилище, если его гидрологический режим останется таким же.¹

При обрисовывающейся картине такой бедности бентоса невольно возникает вопрос о правильности прогнозов гидробиологического режима новообразующихся водохранилищ. Эти прогнозы, как правило, были более оптимистичны, предполагали значительно большее богатство фауны.

Обычно при этом исходили из предположения, что водохранилище в скором времени подвергнется значительному заилению. Ласточкин (1935, 1936) считал, что в водохранилище, которое образуется после сооружения Ярославской или Рыбинской плотины, сформируется относительно богатый биоценоз — «иловой тубифицидный комплекс», сходный с населением илов в озерах.

Грезе, предполагавший через 12 лет заиление всего водоема, предсказывал на основании различных сравнений и расчетов для Рыбинского водохранилища биомассу бентоса от 20 до 47 г/м² (Тихий и Викторов, 1940). По прогнозу Грезе (Иоффе, 1954), средняя биомасса должна была составлять 22 г. Интересно, что позже Ласточкин (1947), пораженный вспышкой жизни в первый год существования водохранилища, считал, что прогнозы Грезе и других авторов были слишком осторожными

¹ Между прочим, высказывалось предположение, не произошло ли обеднение бентоса Рыбинского водохранилища в течение последних лет в результате выедания бентоса рыбами, в общем, конечно, сильно размножившимися по сравнению с первым годом затопления?

Мы не отрицаем возможного влияния этого фактора в некоторых условиях, но в данном случае его влияние мало вероятно: во-первых, для гетеротопных тензидипедид с воздушными стадиями, ускользающими от рыб и перелетающими из других водоемов, трудно представить себе постоянное и притом местами полное выедание; во-вторых, в открытых частях водоема отсутствуют и неормовые объекты, которых рыба вообще не ест (улиопиды, вивипары и др.); в-третьих, небольшие количества бентоса (и кормового и неормового) мы находим в эстуариях, т. е. именно там, где больше всего бентосоядных рыб, в то время как в открытом водохранилище их крайне мало. Можно также указать на несравненно большее количество бентоса в водоемах с высокой рыбопродукцией (Азовское море, Северный Каспий и др.). Сильное выедание бентоса выражается в понижении биомассы только кормовых (но не всех) видов, наблюдающемся в определенные периоды и в ограниченных районах, а не постоянно и везде.

и, как он пишет, «кормовые (для рыб) ресурсы оказались гораздо выше расчетных». Но, как мы видим, через 10 лет обнаружилось нечто совершенно обратное: фауна водохранилища оказалась гораздо беднее, чем по самым осторожным расчетам.

Строя прогноз состояния бентоса в крупном водохранилище на Волге (например Куйбышевском), Жадин (1940, 1948) исходит главным образом из аналогии с речными и озерными биоценозами (отчасти используя и наблюдения на Днепровском водохранилище) и для всех биотопов будущего водохранилища получает население, сильно отличающееся от того, которое мы имеем в Рыбинском водохранилище. Почти во всех случаях биомасса оказывается преувеличенной и руководящие формы часто иными.

На плотных субстратах Жадин предсказывает «литореофильный» биоценоз с преобладанием дрейссены и биомассой 200, а без моллюсков — 15 г/м². Рыбинский же литофильный биоценоз коряг вовсе не имеет дрейссены, в нем преобладает глиптотендипес, но биомасса без моллюсков и даже без губок — 53 г/м². На песках Жадин предполагает 1.3, а мы находим 0.1—0.2 г/м². На илах русел этот автор предсказывает пело-реофильный биоценоз с мотылями, *Limnodrilus*, сфинридами и крупными моллюсками, с биомассой без последних около 400 г/м². Это более или менее соответствует только нашим серым илам эстуариев, но гораздо богаче заиленных русел открытых частей (где всего 5—6 г/м²).

Только пелофильный биоценоз, предсказываемый Жадиным для ложа бывших озер, затонов и глубоких впадин, количественно близок к нашим торфогенным илам, так как для него указывается (но и то для наиболее «застойных» участков) 3—8 г/м². Однако Жадин предполагает, что обедненность этого биоценоза будет связана с заморами, в связи с чем и состав его рисуется автору как заморостойчивый комплекс с мотылем *Plumosus* и коретрами. Мы видели, что в Рыбинском море он не встречается.

Наконец, впервые заливаемые обширные пространства, по мнению Жадина, должны будут заселиться фауной с преобладанием мотылей и губифицид и биомассой 20—30 г/м² при более благоприятных и 10—11 при менее благоприятных кислородных условиях.

Мы видели, что не менее $\frac{2}{3}$ таких пространств в Рыбинском водохранилище занято почвами со скудной фауной с биомассой всего около 1 г/м². Правда, Жадин предполагает заиление этих грунтов, но и на торфогенных илах, отложившихся на этих пространствах, биомасса, как мы видели, составляет всего около 5 г/м².

Вообще прогнозы Жадина оказываются более справедливыми для эстуарных районов. Ни Жадин, ни другие авторы, в том числе и мы, пытавшиеся прогнозировать фауну новообразующихся водохранилищ, не предусматривали отрицательного воздействия факторов, появляющихся в крупных искусственных водоемах: обширность, низкая интенсивность и, главное, крайняя неравномерность (в связи со сложным рельефом) отложения ила; повидимому, недостаточное несоответствующее размерам водоема развитие флоры. Правда, с другой стороны, степень развития водной флоры и населяющей ее фауны недооценивалась. Жадин предполагает, что фитофильный биоценоз в водохранилище должен быть довольно бедным, имея биомассу 3—4 г/м² фауны, живущей среди растений, и 5—10 г/м² фауны, живущей на дне под ними. В действительности, в связи с удивительно быстрыми темпами развития флоры и заселения ее фауной фитофильный биоценоз уже в начале, а тем более в конце лета был гораздо богаче (часто более 50 г/м²).

Эта фауна, повидимому, и является основным потребителем тех масс пищи, которые развиваются за счет водных и наземных растений осушаемых мелководий и лишь в малом количестве попадают из заросших заливов в открытые области водоема.

Очевидно, прогнозы, исходящие из исследований водоемов речной системы, пригодны только в тех случаях, когда возникающее водохранилище в общем и целом сохраняет еще признаки полуречного водоема. В очень крупных водохранилищах с широкими плесами, как Рыбинское, такие признаки сохраняются лишь в эстуариях рек, в основном же водоеме в распределении фауны выступают на первое место другие факторы, и складывающиеся здесь биоценозы не похожи ни на один биоценоз речных систем. При этом формирующаяся здесь фауна носит явно дефектный характер: она несомненно угнетена.¹

Возможно, что в Рыбинском водохранилище сказываются и некоторые особенности исходного растительного покрова (торфяные массивы), но мы думаем, что обедненность донной фауны в открытых областях водоема есть явление общее для всех крупных водохранилищ средней и северной полосы СССР.

VI. О КОРМОВОЙ БАЗЕ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ

Бентос составляет кормовую базу бентосоядных рыб, к которым в Рыбинском водохранилище относятся лещ, плотва, ерш, густера, окунь, белоглазка, карась, линь, отчасти налим, язь, затем редко встречающиеся — стерлядь, сазан и, наконец, некоторые мелкие промысловые рыбы. На основании исследований Ключаревой (1951) и материалов, полученных биостанцией «Борок», можно утверждать, что основной объект питания бентосоядных рыб в Рыбинском водохранилище — это личинки тенципедид. Важное значение для многих рыб имеют также придонно-фитофильные кладоперы; некоторые рыбы (плотва, линь, язь) используют в большей или меньшей мере личинок ручейников и поденок, мелких моллюсков. Олигохеты, по этим данным, играют совершенно второстепенную роль. Ключарева вообще не приводит олигохет в числе кормовых объектов. Нужно, однако, заметить, что благодаря очень тонким покровам олигохеты совершенно перевариваются в кишечниках рыб и часто лишь с трудом могут быть обнаружены, поэтому их значение, вероятно, сильно преуменьшено; несмотря на это, оно все же значительно меньше, чем значение тенципедид. Поэтому есть основания считать карты распределения тенципедид (рис. 2—4) более или менее совпадающими с картой распределения кормовых объектов бентосоядных рыб. И если это так, то ясно, что в Рыбинском водохранилище эти объекты локализируются главным образом в эстуариях рек, а также по периферии водоема. Вне эстуариев наиболее богатые кормовыми объектами участки соответствуют местам расположения массивов мертвых лесов и бухтам — заливам с зарослями водной флоры. Но это мелководные прибрежные районы, которые едва ли могут быть местом длительного обитания взрослых промысловых рыб. За пределами прибрежья наблюдается также некоторое увеличение количества кормовых объектов к периферии водоема (с приближением к прибрежной зоне). Это особенно заметно в Моложском отроге, в то время как вокруг центрального мыса такой

¹ Вопрос о прогнозировании бентоса в Рыбинском и других водохранилищах более подробно рассмотрен в нашей статье, напечатанной в Зоологическом журнале (1955 г., т. XXXIV, в. 5).

тенденции не замечается, что связано, видимо, со сплошным распространением здесь задернованных почв и торфяных массивов.

Хотя мы до сих пор не имеем еще ясного представления о том, какие показатели биомассы необходимы для удовлетворительных условий питания рыб, не приходится сомневаться в том, что пищи в открытых частях водохранилища относительно очень мало. Если, например, в центральном плесе на обширных площадях (двести-триста квадратных километров) дночерпатели не добывают ни одного экземпляра тенципедид, то, очевидно, что рыбам здесь, попросту выражаясь, нечего есть. Иногда биомасса бентоса в водоемах понижается в результате интенсивного выедания его рыбами, так что пониженная биомасса является показателем не низкого ее продуцирования, а усиленного потребления. Однако все-таки в таких случаях значительная часть фауны остается. Как известно, даже в аквариумах длительно пребывающая рыба не может выбрать всех без исключения мотылей. И после периода интенсивного выедания, когда питание рыб ослабевает, биомасса быстро восстанавливается, как это было показано, например, Воробьевым (1947) для Азовского моря. Между тем, в Рыбинском водохранилище и в конце лета и в начале весны бентос практически одинаково беден.

Условия питания бентосоядных рыб в открытых частях Рыбинского водохранилища на 70—80% его площади несомненно неблагоприятны. Рыбинское водохранилище в целом, по крайней мере в настоящее время (1952—1953 гг.), не обладает удовлетворительными кормовыми запасами для этих рыб. О том, что условия питания бентосоядных рыб в этом водохранилище во всяком случае неблагоприятны, говорят и особенности темпа роста рыб Рыбинского водохранилища. По данным Васильева (1955), большинство бентосоядных рыб — лещ, плотва, белоглазка, язь, отчасти густера, линь (в первые годы жизни) — в Рыбинском водохранилище растут хуже, чем в других водоемах, расположенных приблизительно в той же климатической зоне, и, что самое важное, в водохранилище они стали расти хуже, чем в водоемах, бывших ранее на его месте (р. р. Волга, Молога и Шексна и их придаточные водоемы).

Обычно темп роста зависит в значительной степени от условий питания. При этом надо заметить, что материалы, по которым Васильев судил о темпе роста рыб, были собраны преимущественно в волжском, отчасти в молжском эстуариях, т. е. в районах, более богатых кормовыми запасами для бентофагов. В открытых частях водохранилища бентосоядных рыб вообще очень мало. Правда, промысел там почти отсутствует, так что судить об этом по промысловым уловам нельзя, но многочисленные сетные и траловые ловы, производившиеся биостанцией в течение 1953 г. в открытых частях водоема, бентосоядных рыб почти не давали. Естественно, что бентосоядные рыбы, особенно в период интенсивного откорма, будут стремиться к своим кормовым площадям, избегая областей, бедных кормами или даже лишенных их.

Из бентосоядных рыб наиболее важное промысловое значение имеет лещ, и именно лещ, по данным Остроумова (1955), растет в Рыбинском водохранилище особенно плохо. Встречаются лещи с особенно слабым темпом роста: 9—10-годовалые длиной 32—33 см, созревание наступает только в 7—8-летнем возрасте.¹

¹ Между прочим, наблюдается пониженный прирост всех возрастных групп леща в 1952 и особенно в 1950 г. Причину этого можно было бы искать в условиях питания. Последние могли быть хуже обычных в 1952 г., когда в связи с понижением на 2 м уровня обширные пространства осушной зоны не были залиты, но в 1950 г. уровень был лишь немного ниже, чем в близкие годы.

Кроме темпа роста есть еще и другой показатель ненормальных условий питания бентосоядных рыб в Рыбинском водохранилище: это — изменение состава их пищи. По данным Мейснер, уже в 1944—1945 гг. в пище рыб-бентофагов большую роль играли низшие ракообразные, которые, конечно, не могут заменить по кормовой ценности более крупных тендицид и представляют собою в известной мере вынужденную пищу. То же наблюдала в 1949—1950 гг. и Ключарева: большой удельный вес в пище леща низших рачков, преобладание в пище плотвы растений, наличие в пище рыб, а особенно язя, воздушных насекомых, относительно невысокие индексы наполнения, говорящие о низкой интенсивности питания. По мнению этого автора, условия питания плотвы и леща в Рыбинском водохранилище неблагоприятны, причем известную роль в этом отношении играет ерш, который, обладая более высокой «поисковой способностью», чем лещ, обеспечивает себе более или менее нормальное питание тем, что выбирает из бентоса более крупные и ценные кормовые объекты.

Было бы интересно дополнить эти данные, полученные главным образом по сборам береговых неводов, данными из траловых уловов в открытых частях, вне прибрежной зоны. Но мы думаем, что они только подтвердят уже сделанные нами выводы.

Рыбинское водохранилище в настоящий момент не представляет благоприятных условий для развития бентофагов. Совершенно противоположный вывод можно сделать по отношению к планктоноядным рыбам. Васильев в упомянутой выше работе прямо указывает, что темп роста планктоноядных рыб — снетка, ряпушки, синца, уклей — повысился с образованием водохранилища и в настоящее время выше, чем в большинстве других заселяемых ими водоемов средних и северных широт. Это находит вполне естественное объяснение в относительном богатстве зоопланктона Рыбинского водохранилища. По данным Э. Д. Мордухай-Болтовской (1955), зоопланктон в Рыбинском водохранилище в период с июня по октябрь включительно дает довольно высокие биомассы, превосходящие биомассы зоопланктона во многих важных рыбопромысловых водоемах. Между планктоном и бентосом замечается резкая диспропорция: первый — относительно богат, второй — крайне беден. Не входя в обсуждение причин этого явления, заметим, что оно наблюдается и в некоторых других водохранилищах, например в Веселовском (Маньчжурская система), где оно выражено еще ярче (Харин, 1950).

На наш взгляд, рациональное рыбное хозяйство в Рыбинском водохранилище в настоящее время можно строить в основном в расчете на планктоноядных и хищных рыб. Вылов этих рыб, повидимому, может быть значительно увеличен за счет организации промысла в открытых в настоящее время очень слабо облавливаемых частях водоема и применения более активных и ловистых орудий лова.

Вероятно, усовершенствование методики лова повысит и вылов бентосоядных рыб, но рассчитывать на значительное повышение рыбопродукции по бентофагам при современных условиях нельзя.

Для повышения продукции рыб-бентофагов необходимо улучшение условий их питания. Каким образом это может быть достигнуто?

Постепенно условия питания их будут улучшаться с распространением заиления и сопутствующего ему мотылевого биоценоза. Однако этот процесс идет весьма медленно и даже при своем завершении приведет лишь к незначительному увеличению количества бентоса. Следует ставить вопрос о возможности радикальных мероприятий, могущих дать эффект в несколько лет.

Возможно ли обогащение кормовой фауны водохранилища вселением в него некоторых новых беспозвоночных, ценных как кормовые объекты для рыб? Этот вопрос, как известно, затрагивался в печати неоднократно. Несколько лет тому назад Журавель (1946) и автор (1947) предложили использовать в качестве «акклиматизационного фонда» реликтовую каспийскую фауну, обитающую в низовьях южнорусских рек.¹ Позже Журавель (1950) провел опыты вселения некоторых каспийских элементов, а именно мизид, в водохранилища юго-востока Украины, давшие положительные результаты. Мизиды действительно являются в этом смысле очень интересным объектом, как относительно крупные ракообразные, легко доступные рыбе; но при своей подвижности они могут использоваться только молодью хищных рыб, отчасти планктофагами. Вселение мизид, если бы они прижились в Рыбиском водохранилище, может значительно увеличить кормовые запасы молоди судака, в основном на 2—4-й месяцы его жизни (при длине малька 3—6 см), и, вероятно, также окуни и, может быть, некоторых планктофагов. Но необходимость таких мер еще не выяснена. Бентосоядные рыбы, питающиеся в основном путем выбирания малоподвижной добычи из грунта или, при ее недостатке, путем вылавливания придонных, реже планктонных кладоцер, тоже ограниченно подвижных, едва ли могут использовать мизид, за которыми нужно гоняться, как за мальками рыб.

Усиление кормовой базы бентосоядных рыб может идти за счет вселения настоящего бентоса, причем лучше, конечно, энифауны, как более доступной. Из упомянутого каспийского комплекса для этого подходят полихеты-амфаретиды (*Nuapana*, *Nuapaniola*), тонкостворчатые моллюски из кардинид (*Monodacna*, *Adacna*), относительно малоподвижные ракообразные как кузовые и некоторые корофииды. Правда, почти все каспийские формы обладают более или менее выраженной оксифильностью, относительно высокими требованиями к содержанию в воде кислорода. Пока нами плохо изучен зимний кислородный режим водохранилища, трудно давать окончательные суждения о возможности их выживания в нем. Впрочем, можно думать, что некоторые формы (особенно полихета *Nuapana*) легко прижились бы здесь.

Но есть другое опасение: а найдут ли они здесь подходящие условия питания? Если бедность фауны водохранилища вдали от берегов связана с недостатком пищи, то вселение новых форм почти не изменит положения, так как и их тоже будет мало. Но, конечно, известные преимущества перед гетеротопными тендидеидами такие монотопные формы имеют, так как их распространение не зависит от крылатых стадий и в их сезонной динамике не должно быть резких «провалов» от массового вылета взрослых.

Для решения вопроса об акклиматизации новых беспозвоночных нужно, с одной стороны, выяснить условия питания в водохранилище донных беспозвоночных-детритофагов, а с другой стороны, — уточнить требования к кислороду и пище, а также продукционные возможности намеченных к переселению форм.

Такого рода работы были начаты и проводились с успехом на Днепре и Дунае безвременно скончавшимся Ю. М. Марковским, опубликовавшим лишь первые результаты своих исследований (Марковский, 1953).

¹ Эта каспийская фауна совершенно приспособлена к пресной воде и существует в низовьях южных рек совместно с пресноводной, причем при благоприятном кислородном режиме интенсивно развивается в больших массах и при обитании в одном биотопе вместе с пресноводной даже вытесняет ее.

Следовало бы в ближайшее время продолжить их применительно к Рыбинскому водохранилищу.

Повидимому, из указанных выше форм наиболее перспективны, так как обладают наибольшими возможностями к быстрому расселению, моллюски-кардиниды, выпускающие десятки тысяч планктонных личинок.¹

Но если дальнейшие исследования покажут, что в открытом водохранилище наблюдается постоянный недостаток пищи для детритофагов, акклиматизация новых беспозвоночных не даст должных результатов.

Один из способов увеличения рыбопродукции бентофагов может заключаться в мерах по улучшению использования имеющихся в водохранилище запасов кормовой фауны. Так, можно указать на фауну мертвых лесов, повидимому недостаточно используемую плотвой, лещем и другими, роющимися в грунте рыбами. Не следует ли ввести в фауну водохранилища некоторые новые виды рыб, которые хорошо используют фауну обрастаний?

Правда, запасы этой фауны уменьшаются с постепенным разрушением мертвых лесов.

Для общего повышения рыбопродукции водохранилища желательно более полное использование зоопланктона, что могло бы быть достигнуто вселением новых рыб-планктофагов.

Но нельзя ли улучшить условия обитания бентоса путем изменения гидрологического режима?

По этому поводу пока трудно дать определенный ответ, но возможно, что характер колебаний уровня может оказать большое влияние на условия продуцирования всей, в том числе и донной, фауны. Так, если верно, что раннее осыхание прибрежья способствует накоплению пищи и создает условия для массового развития флоры и фауны на следующий год, следует рекомендовать хотя бы частичную (например на 1 м с последующей остановкой) «сработку» уровня водохранилища в конце июля, когда мелководья уже теряют свое нерестово-выростное значение. Во всяком случае, не подлежит сомнению важная, а может быть и решающая роль осушной зоны и именно ее зарастающих (защищенных от прибор) участков для продуктивности всего водохранилища и необходимость ее всестороннего изучения при различных гидрологических условиях.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. В Рыбинском водохранилище следует выделять эстуарии впадающих в него рек (Волги, Шексны, Мологи и остальных), отличающиеся некоторой проточностью и наличием серых илов типа сапропелей, в то время как в основном водоеме постоянных течений нет; отлагающиеся или торфянистого типа, но более половины площади представляет еще незаписленную бывшую почву. В прибрежной (осыхающей или обмерзающей) зоне распространены пески или мертвые леса, а в защищенных

¹ В недавно записанной диссертации Л. П. Максимова (1954), изучавшая биологию одного из каспийских кардинид — монодакты (*Monodactna colorata*) в связи с ее акклиматизацией в других водоемах, пришла к выводу, что живущая в Таганрогском заливе форма этого моллюска не сможет выжить в пресных водохранилищах в связи с потребностью в некотором осолонении. Однако Максимова не исследовала в этом отношении другую, вполне пресноводную форму монодакты, живущую в Дону и Днепре (*M. s. pontica*). Она была изучена Марковским (1953), который перевез этого моллюска в Днепровское водохранилище.

от волнения заливах — заросли водной флоры на сохранившихся задернованных почвах, более распространенные в эстуариях.

2. В основном водоеме, т. е. в собственно водохранилище, за пределами прибрежной зоны бентос очень беден. Торфянистые илы заселены угнетенным биоценозом мотылей с биомассой в среднем 5 г/м^2 , задернованные почвы — фрагментами пело- и литофильных биоценозов с биомассой около 1 г/м^2 . При этом характерно полное отсутствие моллюсков, кроме мелких сферинд. Количество бентоса, главным образом тендипедид, вообще уменьшается от периферии к середине водоема: на расстоянии более $5\text{--}10 \text{ км}$ от берегов встречается всего $3\text{--}4$ формы тендипедид, а в центральных частях на почвах тендипедиды вовсе отсутствуют.

3. В прибрежной зоне пески заселены еще беднее ($0.1\text{--}0.2 \text{ г/м}^2$), но в мертвых лесах, на затопленных деревьях развивается богатый биоценоз глиптотендипес с пиявками и мшанками с биомассой в среднем $50\text{--}120 \text{ г/м}^2$ (а, кроме того, в грунте под деревьями — $5\text{--}10 \text{ г/м}^2$). Богатая фитофильная фауна (тендипедиды и легочные моллюски) развивается также в заросших заливах и защищенных мертвыми лесами лагунах.

4. Эстуарии рек значительно богаче фауной. Основную роль здесь играет населяющий сапропели хорошо развитый мотылевый биоценоз с моллюсками (вивипарами и униюнидами), дающий в средних цифрах $12\text{--}73 \text{ г/м}^2$ и наиболее хорошо выраженный в волжском эстуарии, где одни мотыли дают $8\text{--}18 \text{ г/м}^2$.

Пески и задернованные почвы в эстуариях также богаче (биомасса в среднем $4\text{--}9 \text{ г/м}^2$), биоценозы зарослей распространены шире в связи с меньшим влиянием волнений.

5. Относительная бедность открытых областей Рыбинского водохранилища обусловлена не только слабым, вернее неравномерным, заилением, охватившим лишь около $1/3$ водоема, но, повидимому, и его обширностью, затрудняющей заселение удаленных от берегов частей водоема; кроме того, возможно, имеет значение недостаток пищи для бентоса-детрита, поступающего в основном из осушной зоны, частью из рек. Повидимому, запасов пищи, связанных с водной и наземной растительностью, хватает только для питания фауны, обитающей в прибрежье и эстуариях.

6. При прогнозировании бентоса в Рыбинском и других крупных водохранилищах давались обычно преувеличенные цифры в связи с недооценкой указанных факторов, но по осушной зоне, напротив, — заниженные, так как недоучитывалось заселение ее главным образом гетеротопной фауной (из воздуха), дающей при наличии пищи высокое обилие.

7. В такое состояние бентос пришел приблизительно лет через $6\text{--}7$ после образования водохранилища, и в ближайшем будущем оно едва ли изменится.

В противоположность бентосу зоопланктон относительно богат. Поэтому Рыбинское водохранилище в настоящее время имеет благоприятные условия питания только для рыб-планктофагов. Условия же питания рыб-бентофагов в общем мало благоприятны, что подтверждается не только их локализацией преимущественно в эстуариях, но и пониженным темпом роста и замедленным созреванием.

8. Дальнейшие исследования должны проверить высказанные предположения и уточнить факторы, определяющие распределение бентоса. Поэтому весьма важно выяснить действительную роль осушной зоны, в частности источники и распределение детрита и связанных с ним бак-

терий и основные биологические особенности и экологические требования руководящих форм населения.

Для улучшения кормовой базы бентосоядных рыб необходима разработка определенных мероприятий. Может быть, целесообразно вселение в водохранилище некоторых беспозвоночных каспийского происхождения из низовьев южнорусских рек.

Но если бедность бентоса есть следствие недостатка пищи, то необходимо увеличить ее запасы и, возможно, что это может быть достигнуто изменением режима уровня (например «летованием» больших площадей прибрежья).

ЛИТЕРАТУРА

- Бенинг А. И. 1924. Придонная жизнь реки Волги. Саратов.
- Берестов А. О. 1941. Зообентос Днепровского водохранилища. Всплыв. Днепротр. Гидробиол. ст., II, т. VII.
- Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. Гос. пед. инст., в. XIV (XXIV).
- Васильев Л. И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой иктюфауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1942 гг. Наст. в.
- Винберг Г. Г. 1950. Материалы к количественной характеристике макробентоса Волжского оттока. Тр. НИВБ Борзк, в. 1.
- Воробьев В. П. 1947. Бентос Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. НИРО, в. 13.
- Горбунов К. 1953. Распад остатков высших водных растений и его экологическая роль в водоемах нижней зоны дельты Волги. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. V.
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Наст. в.
- Жадин В. И. 1940а. Жизнь в Куйбышевском водохранилище. Природа, № 6.
- Жадин В. И. 1940б. Фауна рек и водохранилищ. Тр. ЗИН АН СССР, т. V, в. 3—4.
- Жадин В. И. 1948. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII.
- Журавель П. А. 1946. Об увеличении естественных кормовых ресурсов в пресных водоемах. Природа, № 9.
- Журавель П. А. 1950. К проблеме обогащения кормности водохранилищ юго-востока Украины. Зоол. журн., т. XXIX, в. 2.
- Зенкевич Л. А. и В. А. Броцкая. 1938. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Бараньего моря. Уч. зап. МГУ, т. XIII.
- Иоффе Ц. И. 1948. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение. Изв. ВНИОРХ, т. XXVI, в. 2.
- Иоффе Ц. И. 1954. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 2.
- Ключарева О. А. 1951. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. Авторф. дисс.
- Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР.
- Кулешин А. А. 1944. Промысловая иктюфауна бассейна Верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. Гос. пед. инст., в. 2.
- Куражковский Л. Н. 1953. О затопленных лесах Рыбинского водохранилища. Рыбинское водохранилище, ч. I. Изд. Моск. общ. испыт. прир.
- Ласточкин Д. А. 1935. Качественное изменение донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины. Тр. Ивановск. с.-х. инст., в. 1.
- Ласточкин Д. А. 1936. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи. Тр. Ивановск. с.-х. инст., в. 2.
- Ласточкин Д. А. 1944. Кормовые ресурсы Верхней Волги. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2.
- Ласточкин Д. А. 1947. Рыбинское водохранилище. Природа, № 5.
- Ласточкин Д. А. 1949. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. I.
- Лещева С. Г. 1950. Жизнь в озерах. Жизнь пресных вод СССР, т. III.
- Лубянов И. П. 1952. Донная фауна Днепровского водохранилища и вопросы биологической продуктивности. Зоол. журн., т. XXXI, в. 3.

- Максимова Л. П. 1954. Биология молоданы Азовского моря. Автореф. дисс.
- Марковский Ю. М. 1953. Результаты работы Института гидробиологии Академии наук УССР по расселению некоторых кормовых беспозвоночных. Тр. Совещ. по пробл. акклимат. рыб и кормов. беспозвоночн. при ихтиол. комисс. АН СССР.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Наст. в.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1937. Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе. Раб. Доно-Кубанск. рыбохоз. ст., в. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1941. Состав и распределение донной фауны в водоемах дельты Дона. Тр. Аз.-Черн. НИРО, в. 12, ч. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1947. К вопросу об увеличении кормовых ресурсов в пресных водоемах. Природа, № 12.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1948. Донная фауна Манычского водохранилища. Сб. научн. тр. Ивановск. с.-х. инст.
- Мосевич Н. А. и М. В. Мосевич. 1954. Гидрохимический режим Рыбинского водохранилища. Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 2.
- Нечаева Н. 1944. Образование сероводорода в почвах, затопленных водой. Микробиология, т. XIII, в. 2—3.
- Овчинников И. Ф. 1949. Эколого-биологический очерк периодически осушаемой зоны Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс.
- Овчинников И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Тр. НИИС Борок, в. I.
- Остроумов А. А. 1955. О возрасте и росте леща Рыбинского водохранилища. Наст. в.
- Панкратова В. Я. 1940. Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище в связи с искусственным колебанием уровня. Зоолог. журн., т. XIX, в. 5.
- Родина А. Г. 1949. Бактерии, как пища водных животных. Природа, № 10.
- Сдобников В. С., П. А. Михалевич и И. Ф. Овчинников. 1946. Рыбинское море. Наука и жизнь, № 11—12.
- Себенцов Б. М., Д. Бяск и Е. В. Мейснер. 1940. Режим и рыбы Ивановского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Воронежск. отд. Всероссийск. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. III, в. 2.
- Себенцов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1946. Рыбохозяйственное освоение водохранилищ канала Москва—Волга. Рыбное хозяйство, № 4—5.
- Себенцов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всероссийск. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. IV.
- Себенцов Б. М., Е. В. Мейснер и П. В. Михеев. 1953. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения водохранилищ на рках. Тр. Всероссийск. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. VI.
- Соколов И. И. 1955. Водяные клещи Рыбинского водохранилища. Наст. в.
- Соколова Н. Ю. 1947. Бентос Учинского водохранилища по исследованиям 1944—1945 гг. Зоолог. журн., т. XXVI, в. 1.
- Старикова Н. Д. 1954. Донные отложения некоторых водохранилищ канала им. Москвы. Автореф. дисс.
- Тихий М. и П. Викторов. 1940. Запасы рыб и гидростроительство. Пищепромиздат.
- Фенюк В. Ф. 1949. Состав и распределение бентоса в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. Научн.-методич. зап. Главн. упр. по дел. заповедн., в. XIII.
- Харин Н. Н. 1950. Зообентос Веселовского водохранилища. Уч. зап. Ростовск. Гос. ун-в., т. XIII.
- Шмерлинг И. Е., П. Д. Буторов, А. А. Лебедев и А. М. Баранов. 1952. Опыт эксплуатации Рыбинского водохранилища. М., Изд. Мин. речн. флота.

Е. Ф. Мануйлова

ОБ УСЛОВИЯХ МАССОВОГО РАЗВИТИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАЧКОВ

Исключительное значение ветвистоусых рачков как объектов питания рыб вызывает особый интерес к вопросу динамики их численности в водоемах. Высокое кормовое значение планктона озер и прудов чаще всего обуславливается массовым развитием этих животных.

Особенности их биологии — способность к партеногенетическому размножению, быстрота индивидуального развития, приспособленность ряда видов к существованию при широком диапазоне колебаний различных экологических факторов, — все эти важнейшие биологические свойства создают возможность для массового развития ветвистоусых рачков в различных водоемах и их отдельных участках. Однако далеко не всегда их развитие бывает массовым, так же как не во всех водоемах в массовом количестве развиваются одни и те же формы.

Вопрос об условиях, определяющих численность *Cladocera*, разработан еще крайне мало. Это объясняется, с одной стороны, слабой изученностью биологии большинства видов, с другой — недостаточным вниманием при наблюдениях в естественных условиях к вопросу зависимости их развития от различных факторов и, особенно, пищевого. В постоянной работе, главным образом на основании своих собственных наблюдений, мы пытаемся рассмотреть те условия, которые способствуют массовому развитию ветвистоусых рачков в озерах или ограничивают его. Можно полагать, что те же условия определяют развитие *Cladocera* и в водохранилищах.

Мы располагаем материалом по тридцати озерам, на которых производились наблюдения в течение последних 10 лет с применением во всех случаях одной и той же методики сборов и обработки. Объем этого материала около 2000 проб, собранных количественной планктонной сетью (газ № 49) и обработанных счетным методом, в большинстве случаев с полным просчетом рачков. При обработке проб из оз. Ильмень производился подсчет живых и мертвых рачков.

Большая часть приводимых в статье материалов основывается на наблюдениях, произведенных в Новгородской обл. на озерах Валдайского района — Валдайском и Короцком, Окуловского района — Заозерье, Перетно, Завидеть, Запечерье, на оз. Ильмень, а также на круглогодичных исследованиях на оз. Коломенском Калининской обл. На этих водоемах, кроме наблюдений пад термикой и химизмом, нами производились сборы и дальнейшая обработка проб водорослей и бактерий. Фитопланктон собирался фильтрованием 1 л воды с разных глубин через планктонную сетку (газ № 77), бактерии — стерильными банками с последующим взятием из них 10—15 см² на мембранный фильтр для прямого счета. Водоросли обрабатывались просчетом числа клеток массовых форм,

прямой счет бактерий производился по методу Разумова при окраске фильтров 5%-м раствором эритрозина на карболовой воде. Кроме того, для учета бактерий в некоторых случаях применялся посев на мясопептонный и суслый агар-агар. По остальным водоемам (оз. Шитовское, Белое, Черное, Островно Калининской обл., оз. Ужин, Середейское, Ельчинское, Выходно, Моисеевское, Нало, Кривцово, Зван, Боровно Новгородской обл., Петрозаводская губа Онежского озера, дистрофные озера в районе Кончозера, оз. Балхаш, Рыбинское водохранилище) в работе приводятся только частичные данные по численности ветвистоусых рачков.

Наряду с этими материалами в статье использованы аквариальные наблюдения, произведенные нами во время работы на биостанции ЗИН АН СССР Залучье и в последнее время на биостанции «Борок», а также некоторые данные, полученные при работах по применению зеленых удобрений в прудах Валдайского рыбхоза Новгородским отделом ВНИОРХ.

Приводимые в некоторых случаях показатели по биомассе вычислены на основании сведений по индивидуальным весам Грезе (1948), Уломского (1951) и Мордухай-Волтовского (1954).

Гидрохимические исследования озер Новгородской обл. произведены научным сотрудником Новгородского отделения ВНИОРХ Л. Ф. Смирновой, дистрофных озер Карелии — Н. А. Аммосовой, по оз. Балхаш использованы данные Домрачева (1933), по озерам Калининской обл. — Коломенскому, Белому и другим — работа Косинской лимнологической станции по обследованию озер (Россолимо, 1938).

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМОВ И ВИДОВОЙ СОСТАВ ВЕТВИСТОУСЫХ.

Исследованные озера, за исключением солончатого Балхаша и кислых дистрофных ламб Карелии и оз. Черного, несмотря на значительные морфологические и гидрологические различия, имеют много общего в отношении гидрохимических условий. Все они характеризуются благоприятным газовым режимом: высоким содержанием кислорода и небольшим количеством углекислоты в поверхностных, а при незначительных глубинах и в придонных слоях.

Оз. Ильмень выделяется среди исследованных озер своей обширной площадью (колебания площади водного зеркала в зависимости от уровня 658.9—2230.5 км²) и мелководностью, которая, при наличии постоянно взмучиваемых мощных иловых и песчаных отложений, обуславливает сильную мутность воды.

Небольшие Валдайские озера, не превышающие по площади 1000 га, за исключением мелководных Короцкого и Моисеевского, обладают значительными глубинами (до 27—50 м) и в соответствии с этим хорошо выраженной термической и газовой стратификацией в летний период. Все они довольно близки по минеральному режиму и имеют средние показатели кальция, нитратов, окисляемости и щелочную или близкую к нейтральной реакцию воды. Мелководное оз. Короцкое выделяется более высоким содержанием железа и большей щелочностью, приближаясь по другим показателям к остальным озерам этой группы.

Из группы Окуловских озер, размеры которых не превышают 900 га, Перетно и Заозерье выделяются сильной проточностью, Боровно и Завидчье — большими, чем остальные озера, глубинами (до 19 м). Гидро-

химические показатели всех озер средние, за исключением оз. Завидичье, обладающего более высокой окисляемостью (до 20 мг/л O_2) и слабкокислой реакцией воды.

Оз. Коломенское небольшое, мелководное, хорошо прогреваемое, с очень невысоким содержанием минеральных веществ и щелочной реакцией.

Оз. Шитовское, прилегающее к первому и сходное с ним морфологически, выделяется очень высоким содержанием кальция (до 60 мг/л).

Кислые ламбы в районе Кончозера представляют собой небольшие замкнутые лесные озера с площадью 0.5—1 км², с резкой газовой стратификацией, со значительной окисляемостью (20—43.7 мг/л O_2) и кислой реакцией (pH 6.8—5.6) в более дистрофированном из них (Крюк-ламба).

Оз. Черное имеет по сравнению с ними более кислую реакцию воды, невысокую окисляемость и более благоприятный газовый режим.

Оз. Балхаш характеризуется резким различием содержания солей в отдельных участках, в связи с чем разделяется (Домрачев, 1933) на пять районов, минерализация воды в которых возрастает на протяжении с юго-запада на северо-восток по мере удаления от р. Или.

Видовой состав Cladocera в исследованных озерах очень сходен, за исключением Балхаша, где развивается эндемичный вид *Daphnia balchashensis* и отсутствуют другие представители этого рода, и кислых озер, бедных ветвистоусыми. Основные различия в видовом составе касаются развития пелагических представителей рода *Bosmina*, отсутствующих в кислых озерах и в Балхаше. В отношении остальных форм в исследованных озерах (кроме Балхаша) имеется большое сходство как в комплексе открытой части, так и литорали. Так, почти во всех водоемах встречаются *Daphnia cristata*, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, в подавляющем большинстве *Daphnia cucullata*, *Daphnia longispina*, *Limnoscida frontosa*, *Ceriodaphnia reticulata*, *C. pulchella* и др. В Балхаше комплекс форм открытой части объединен и включает *Daphnia balchashensis*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Leptodora kindtii*.

ЧИСЛЕННОСТЬ ВЕТВИСТОУСЫХ В ВОДОЕМАХ И ЗАВИСИМОСТЬ ЕЕ ОТ ТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Численность разных видов Cladocera в исследованных нами водоемах была неодинакова и в периоды максимумов массовых форм колебалась (в тыс./м³): *Daphnia longispina* — 2—30, *Daphnia cristata* — 6—40, *Daphnia cucullata* — 15—135, *Bosmina coregoni* s. str. — 10—63, *Diaphanosoma brachyurum* — 20—21, *Chydorus sphaericus* — 6—120, *Limnoscida frontosa* — 10—15. Виды, развивающиеся среди зарослей, в отдельных участках достигали значительно большей численности, чем виды пелагические. Так, в августе 1952 г. в пелагиали оз. Заозерье количество всех Cladocera не превышало 30 тыс., а в зарослях оно составляло около 500 тыс. в 1 м³. Некоторые *Ceriodaphnia* (*C. reticulata*, *C. pulchella*, *C. quadrangula*), *Bosmina longirostris* в открытой части озер развивались в количестве не более 1 тыс., а в литорали достигали 500 тыс. в 1 м³.

Прежде всего различия в численности разных видов ветвистоусых рачков обуславливаются особенностями биологического цикла каждого из них: продолжительностью индивидуального развития от рождения до половозрелости и колебанием числа партеногенетических яиц.

Индивидуальное развитие более крупных по размерам, как правило, происходит медленнее, чем развитие мелких. По нашим наблюдениям,

в аквариальных условиях, при температуре около 18° , развитие *Limnoida*, *Simoccephalus*, *Sida*, имеющих крупные размеры тела, длится около 2 недель, *Daphnia longispina hyalina* — 7 дней, мелких — *Ceriodaphnia*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* — 3—4 дня, *Daphnia cucullata* и *D. cristata* — 5—6 дней. Существенным фактором численности ветвистых рачков является плодovitость. Максимальное зарегистрированное нами число яиц у разных видов составляло: у *Chydorus sphaericus* — 2, *Bosmina obtusirostris* — 4, *B. longirostris*, *Ceriodaphnia reticulata* — 12, *Diaphanosoma brachyurum* — 6, *Daphnia cristata* и *D. cucullata* — 16, *D. longispina* — 30.

При низких температурах развитие и созревание зародышей *Cladocera*, а также рост молоди замедляются. По нашим наблюдениям в аквариумах (при кормлении бактериями и дрожжами) у *Daphnia cristata* при $6-7^{\circ}$ период между 1-й и 2-й линьками длится 8 дней, между 2-й и 3-й — 5; соответствующие сроки при 13° укорачиваются вдвое. При $10-16^{\circ}$ развитие от рождения до половозрелости у *Daphnia cucullata* и *Bosmina coregoni* занимает 10—8 дней, при температуре выше 18° — 5—4 дня. Созревание зародышей при температуре выше 20° у *Daphnia cucullata* длится 1 сутки, у *Daphnia longispina hyalina* — 2, при $16-17^{\circ}$ эти сроки увеличиваются вдвое.

Сокращение периода развития при повышении температуры в значительной степени является причиной того, что массовое развитие большинства видов происходит в летнее время. Этим же обстоятельством можно объяснить наступление весенней массовой вспышки некоторых круглогодичных форм. Обычной круглогодичной формой в озерах северных и средних широт является *Daphnia cristata*. По нашим наблюдениям, в озерах максимум размножения этого вида имеет место весной (при незначительном прогревании водоема — в летние месяцы) и обычно совпадает с температурой воды около $16-18^{\circ}$. Зимой, когда развитие происходит медленно (при температуре до 12° около 24 дней), *D. cristata* обычно встречается лишь единично. Весной, с началом прогревания воды, численность этой формы постепенно возрастает в связи с более быстрым развитием (при $12-16^{\circ}$ — 10—12 дней), которое еще более ускоряется при $16-18^{\circ}$, когда от рождения до половозрелости проходит всего 6 дней.

В оз. Коломенском в 1947 г. весенняя вспышка имела место при температуре около 16° в первой половине июня, в 1948 г., при более раннем прогревании, — в первой половине мая.

Как позволяют заключить наши наблюдения, можно предполагать, что повышение температуры выше 20° ведет к угнетению ассимиляционных процессов и ослаблению интенсивности партеногенетического размножения *D. cristata*.

Поэтому дальнейшее прогревание воды, обычно происходящее вслед за массовой вспышкой, резко сокращает численность этого вида. Осеннее охлаждение, повышая интенсивность партеногенетического размножения, вызывает второй, меньший по численности, максимум развития, обычный для этой формы в озерах средних широт.

Отрицательное действие повышенных температур на массовое размножение *D. cristata* можно подтвердить следующими данными. В оз. Валдайском, по наблюдениям Грезе (1948), в 1940 г. весенний максимум развития этого вида имел место в конце июня—начале июля, осенний — в сентябре. По сведениям, полученным нами из Гидрометслужбы, вторая декада июля 1940 г. отличалась высокими температурами воды — средняя 20.2 и максимальная 25.6° . Количество *D. cristata* в это время

составляло не более 1600 в 1 м³. По нашим наблюдениям, в июле 1950 г., когда при максимальном прогреве воды температура поверхностных слоев не превышала 18.2°, количество *D. cristata* достигало 22 000 в 1 м³, при этом в 1950 г. резкого сокращения численности этого вида, подобного тому, какое наблюдалось в летние месяцы 1940 г., не происходило. То же было в Петрозаводской губе Онежского озера в 1946 г., когда наибольшей численности *D. cristata* достигла в июле и августе при температуре около 18°, и летней депрессии в ее развитии не наблюдалось.

С весенним прогреванием воды в планктон вступает ряд более теплолюбивых форм *Cladocera*, у которых массовое развитие происходит в середине или во второй половине лета. К таким видам, несомненно, относятся *Daphnia cucullata* и *Diaphanosoma brachyurum*.

В оз. Коломенском у этих видов в 1946 и 1947 гг., заметно отличавшихся по температурным условиям, более сильное размножение имело место в год с более высокими летними температурами.

Наряду с тем, что для некоторых видов можно установить связь максимального развития с определенным термическим оптимумом, у других массовое развитие может происходить при самых различных температурных условиях. К таким видам, несомненно, относятся эвритермная *Daphnia longispina*, которая в массовом количестве встречается и в летние месяцы, но в то же время в ряде водоемов может сильно размножаться подо льдом. Так, по данным С. Н. Уломенского (1951) в оз. Шарташ в 1950 г. массовая вспышка развития (около 10 000 в 1 м³) этого вида имела место во второй половине февраля. В Рыбинском водохранилище летом 1953 г. численность *D. longispina hyalina* не превышала 6 000 в 1 м³, в то же время в марте 1954 г. подо льдом в некоторых участках количество ее составляло около 9000 в 1 м³.

ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАЧКОВ ОТ ПИЩЕВЫХ УСЛОВИЙ

Как для эвритермных форм, так и для тех, у которых намечаются более узкие границы температурного оптимума, массовое развитие не может полностью определяться одними температурными условиями. Экспериментальные исследования (Гаевская, 1946; Родина, 1950), работы по разведению живых кормов, проводимые Н. С. Гаевской, а также наши собственные наблюдения в аквариальных и естественных условиях показывают столь большое значение пищи для партеногенетического размножения ветвистоусых рачков, что становится несомненным, что в водоемах наступление их массового развития в сильной степени зависит от этого фактора, важнейшего в жизни всех организмов.

Весьма существенная роль бактерий в питании, а через него и в размножении планктонных организмов (Родина, 1951) вполне подтверждается проведенными нами наблюдениями над биологией размножения ветвистоусых рачков в естественных водоемах. Однако выявившаяся в результате экспериментов неравноценность различных групп бактерий, а также и водорослей, в значительной степени осложняет выявление этой зависимости в естественных водоемах. Вопрос о том, могут ли различные ветвистоусые рачки достигать массового развития при питании в водоемах только бактериальной пищей, или для этого необходимо присутствие водорослей, остается еще не вполне ясным. В условиях эксперимента для нормального развития одного из наиболее крупных представителей *Cladocera* — *Daphnia magna* — необходимо присутствие как тех, так

и других (Гаевская, 1946), однако наблюдения в естественных условиях позволяют предположить, что массовое развитие мелких видов может происходить и при отсутствии водорослей.

При проведении нами аквариальных наблюдений над различными видами ветвистоусых, при кормлении их бактериями и дрожжевыми грибами с исключением из пищи водорослей, мы получали устойчивые культуры с интенсивным размножением *Daphnia cucullata*, *D. cristata* и *Bosmina longirostris* из оз. Коломенского, *Daphnia longispina hyalina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina coregoni* и *Chydorus sphaericus* из Рыбинского водохранилища. Очень часто в аквариумах плодовитость была много выше наблюдавшейся в это время в естественных условиях. У *Daphnia cristata* в водоеме зимой число яиц было 1—2, в лабораторных культурах — 10—12, а в одном из аквариумов, содержавшемся на холоду и имевшем лед на поверхности воды — 16. У *Daphnia longispina* в июле в водохранилище число яиц не превышало 6, а в аквариумах достигало 20—26.

При проведении нами опытов в прудах по изучению действия зеленых удобрений в зоне удобрений, где сильно увеличивалось количество бактерий (при учете на мясо-пептонном агаре с 200—400 до 15 000—20 000 в 1 см³), на пятый день после внесения удобрений количество яиц значительно возросло у всех видов ветвистоусых рачков (числитель дробей — число яиц до внесения, знаменатель — на пятый день внесения удобрений): *Bosmina longirostris* — 0—2/4—6, *Acroporus harpae* — 0—1/2, *Ceriodaphnia quadrangula* — 1—2/6—8, *C. reticulata* — 0—1/2—4, *Diaphanosoma brachyurum* — 0—1/2—4, *Macrothrix laticornis* — 1—2/4—6, *Pleuroxus laevis* — 0—2/2—4.

Как показали наши наблюдения, плодовитость Cladocera в естественных условиях постоянно колеблется (табл. 3).

Таблица 1

Изменение среднего количества яиц *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni* и общего числа бактерий (в тыс./см³) в озерах Заозерье и Ильмень

| | Заозерье, 1951 г. | | | | | | Ильмень, 1952 г. | | | | |
|------------------------------------|-------------------|-------|--------|--------|--------|---------|------------------|-------|--------|--------|---------|
| | 11 VI | 25 VI | 11 VII | 27 VII | 4 VIII | 17 VIII | 13 VI | 28 VI | 15 VII | 28 VII | 11 VIII |
| Общее число бактерий | 1408 | 437 | 725 | 495 | 1200 | 1620 | 1937 | 2125 | 5100 | 2150 | 1025 |
| <i>Daphnia cucullata</i> | 4.5 | 0.25 | 1.6 | 0.8 | 1.8 | 2.0 | 8 | 3.0 | 1.0 | 1.6 | 3.5 |
| <i>Bosmina coregoni</i> | 3.0 | 0.6 | 2.0 | 1.1 | 1.8 | 0.8 | 6 | 3.0 | 5.0 | 1.3 | 2.5 |

Средняя плодовитость одних и тех же видов Cladocera в Заозерье была меньше, чем в Ильмене, где общее число бактерий было более высоким и снижалось в июне и июле. В соответствии с этим динамика численности и биомассы Cladocera в этих озерах была различна. В Ильмене в это время наблюдалась максимальная численность рачков. В Заозерье размножение массовых видов — *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Bosmina coregoni* и *B. crassicornis* — было ослаблено. Это может быть объяснено происходившим в этот период цветением воды.

Отрицательное влияние цветения воды хорошо известно, однако характер действия водорослей на планктонных беспозвоночных до сих пор

не выяснен. Допустить, что отрицательное влияние синезеленых водорослей объясняется только их ядовитым действием, о котором известно из литературных данных (Жадин и Родина, 1950), по нашему мнению, недостаточно.

По нашим наблюдениям на двух озерах — Заозерье и Перетно — летнее цветение воды, вызванное массовым развитием *Aphanizomenon flos-aquae*, сопровождалось сильным падением общего числа бактерий. Исследования на Учинском водохранилище (Гусева, 1952) показали, что период нарастания численности синезеленых водорослей сопровождается угнетением развития бактерий, что, по предположению автора, в значи-

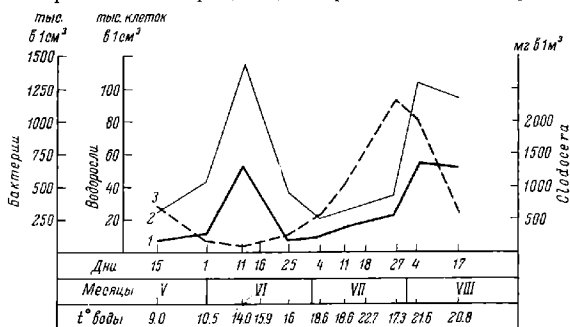


Рис. 1. Изменение биомассы *Cladocera* общего числа бактерий и водорослей в оз. Заозерье в 1951 г.

1 — *Cladocera*, 2 — водоросли, 3 — бактерии.

тельной степени связано с борьбой за питательные вещества между этими группами организмов.

В оз. Заозерье весной имело место массовое развитие *Melosira*, в это время количество бактерий и биомасса *Cladocera* увеличивались в связи с происходившим прогреванием воды (рис. 1). Начиная со второй половины июня в течение всего июля в озере происходило непрерывное колоссальное развитие *Aphanizomenon*. Так как колонии этого вида водорослей не могут служить пищей ветвистоусым рачкам (просмотр их кишечника в это время показал полное отсутствие водорослей), то период их массового развития, сопровождавшийся падением общего числа бактерий, характеризовался ухудшением условий питания рачков и в соответствии с этим их низкой численностью и минимумом биомассы. Только в начале августа с уменьшением количества *Aphanizomenon*, появлением других водорослей и увеличением общего числа бактерий биомасса *Cladocera* вновь стала возрастать.

Очень сходная с той, что описанная картина динамики численности *Cladocera*, водорослей и бактерий наблюдалась в 1951 г. в оз. Перетно, где цветение воды, начавшееся несколько позднее, чем в Заозерье, и продолжавшееся в течение июля, сопровождалось падением количества ветвистоусых рачков с 40 (в июне) до 8 тыс. в 1 м³ (в июле) и уменьшением общего количества всех форм зоопланктона с 116 до 29 тыс. в 1 м³. При этом число клеток синезеленых водорослей возросло: *Aphanizomenon*

до 14 840, *Anabaena* — до 1500 в 1 см³, а общее число бактерий упало с 1 780 300 в июне до 562 500 в 1 см³ в июле.

В оз. Ильмень в 1952 г. развитие водорослей не носило характера цветения воды, и в то время как в озерах Заозерье и Перетно в июле при максимуме их развития численность и биомасса *Cladocera* были низки, в Ильмене этот период характеризовался наибольшими показателями количества бактерий и биомассы *Cladocera*. Наблюдения, проведенные на постоянном пункте в северной части озера, показали, что сильное развитие синезеленых водорослей *Anabaena* (в середине августа) и *Gom-*

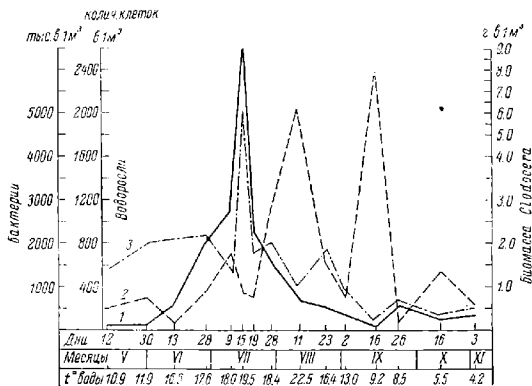


Рис. 2. Изменение биомассы *Cladocera* общего числа бактерий и водорослей в оз. Ильмень в 1952 г.

1 — *Cladocera*, 2 — водоросли, 3 — бактерии.

phosphaeirium (в середине сентября-октября) также ведет к уменьшению общего числа бактерий (рис. 2).

Изменение биомассы ветвистых рачков в Ильмене не всегда соответствовало колебаниям общего числа бактерий. Это, повидимому, в значительной степени может быть связано с постоянной гибелью *Cladocera* в Ильмене при взмучивании донных отложений во время волнений, происходивших очень часто летом и осенью 1952 г.

Таким образом, наблюдения на озерах Заозерье, Перетно и Ильмень показывают, что сильное развитие синезеленых водорослей может вызвать падение общего числа бактерий, что ограничивает размножение ветвистых рачков, однако, видимо, не все виды синезеленых водорослей влияют отрицательно на их численность. Массовое развитие ряда мелких видов, например *Gloeococcus schoeteri*, повидимому, может дать обратный эффект в связи с тем, что эти виды сами могут быть использованы рачками в качестве пищи.

Наблюдения в оз. Короецкое (табл. 2) показывают исключительно высокую численность некоторых *Cladocera* наряду с очень сильным развитием синезеленых водорослей. В течение всех летних месяцев 1950 г. в этом озере происходило интенсивное цветение воды. В июне преобладающим видом был *Gloeococcus schoeteri*, количество которого заметно

Таблица 2

Изменение количества водорослей, бактерий и Cladocera в оз. Корюккое в летние месяцы 1950 г.¹

| | 6 VI | 5 VII | 19 VIII |
|--|-------|--------|---------|
| <i>Gloeococcus schroeteri</i> | 16070 | 8430 | 1040 |
| <i>Microcystis</i> , <i>Coelosphaerium</i> | 2200 | 14300 | 28750 |
| <i>Anabaena</i> , <i>Aphanizomenon</i> | 1160 | 12470 | 55250 |
| Бактерии | 1653 | 1695 | 2749 |
| <i>Bosmina coregoni coregoni</i> | 52.5 | 68.2 | 19.6 |
| <i>Daphnia cristata</i> | 28.02 | 12.7 | 0.001 |
| <i>Daphnia cucullata</i> | 20.5 | 133.08 | 10.8 |
| <i>Chydorus sphaericus</i> | 1.4 | 53.3 | 135.0 |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | 0.2 | 1.5 | 9.7 |

снизились только в августе. В июле и особенно в августе усилилось развитие *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Microcystis*. При этом в общем числе бактерий существенных колебаний не замечено. Численность *Cladocera* была очень высокой в июне и июле, только в августе количество *Bosmina* и *Daphnia* сильно снизилось, в то время как развитие *Chydorus* и *Diaphanosoma* усилилось.

Наряду с наблюдаемым в оз. Корюккое, где при достаточном количестве бактериальной пищи и большом водорослей происходит массовое развитие ветвистоусых рачков, мы можем привести данные по трем небольшим мелководным сильно заросшим водными растениями озерам, в которых численность ветвистоусых рачков очень мала при слабом развитии водорослей и бактерий.

Известно, что заросли высших водных растений, особенно жестких, поглощая значительное количество питательных веществ, угнетают развитие водорослей. Среди исследованных нами водоемов имелись два озера, характеризующиеся полным отсутствием проточности, мощными иловыми отложениями и сильным развитием высшей водной растительности. Одно из них, оз. Кривцово (площадь 80 га, глубина до 2 м), было обследовано нами в августе 1951 г. Водная растительность занимает в этом озере около 90% площади, при этом жесткая — тростники и камыши, окаймляющие берега и островки, — составляет около 50%, остальная площадь занята телорезом, рдестами и карликовой кубышкой. Водоросли *Melosira*, *Microcystis* и *Gloeococcus* найдены в озере в числе не более 10 клеток в 1 см³, общее число бактерий — 725 тыс. в 1 см³. При этом ветвистоусые рачки — *Bosmina longirostris* и *Daphnia cristata* — были найдены в количестве не более 1000 в 1 м³. То же наблюдалось нами в заросшем тростником (80% площади) и рдестами оз. Налю, где при почти полном отсутствии водорослей (*Melosira* и *Microcystis* встречаются единично) и небольшом количестве бактерий (650 тыс. в 1 см³) летом 1951 г. из *Cladocera* были найдены только *Bosmina longirostris* в количестве около 1 тыс. в 1 м³.

В пойменном озере Никольском (дельта р. Меты) с очень сильным зарастанием (75% всей площади) тростником, рогозом и рдестами в течение всех летних месяцев 1952 г. водоросли были развиты очень слабо.

¹ Количество бактерий, водорослей и *Cladocera* даны в тыс./см³.

7 Труды биологической станции «Борок», в. 2.

Из них чаще других встречались *Pediastrum*, *Melosira*, *Tabellaria*, *Coccosphaerium* и *Dinobryon* с общим числом клеток, не превышающим 150 в cm^3 ; количество бактерий составляло около 1 млн в 1 cm^3 ; ветвистоусые рачки (*Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*) были немногочисленны и не превышали 6 тыс. в 1 m^3 . Эти данные показывают, что в озерах с сильным зарастанием водной растительностью развитие ветвистоусых рачков ограничено и условия питания в этом безусловно играют большую роль, однако, кроме того, в данном случае допустимо предположить и влияние химизма водоемов и, в частности, газового режима, для которого, в таких озерах характерен дефицит кислорода в течение большей части года.

Может быть это обстоятельство в значительной степени объясняет то, что заросли водной растительности крупных озер, где газовый режим обычно благоприятен, очень часто являются местами массового развития ветвистоусых рачков; однако и пищевые условия литорали озер, благодаря более интенсивному водообмену, повидимому, более благоприятны, чем в замкнутых заросших озерах. Известно, что в полуразложившихся водных растениях развивается масса целлюлозных бактерий, являющихся важным звеном в пищевой цепи пресных водоемов (Горбунов, 1946). Прибрежная зона зарослей значительно богаче дрожжевыми грибами и азотобактером, весьма питательными для водных животных (Родина, 1950), чем отдаленные от берегов части озер. Таким образом, в зарослях водной растительности крупных водоемов наряду с благоприятным газовым режимом для ветвистоусых рачков создаются и хорошие пищевые условия.

Следует отметить, что заросли водной растительности не все в одинаковой степени богаты ветвистоусыми рачками. Тростники, камыши, а также обычно и хвощи относительно бедны ими, тогда как в зарослях осоки и особенно элодеи рачки развиваются иногда в огромном количестве.

Наши наблюдения в оз. Заозерье показывают (табл. 3), что в зарослях элодеи в течение всех сроков наблюдений бактерий было больше, чем

Таблица 3

Сравнительная численность ветвистоусых рачков и общего числа бактерий в открытой части и в прибрежных зарослях элодеи оз. Заозерье в 1951 г.¹

| | 1 VI | 11 VI | 16 VI | 25 VI | 4 VII | 27 VII |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|--------|
| Бактерии | 2.240 | 3.132 | 244 | 976 | 1044 | 586 |
| Заросли элодеи | | | | | | |
| <i>Polyphemus pediculus</i> | 47.6 | 128.6 | 3.5 | 23.8 | 7.5 | 16.0 |
| <i>Bosmina longirostris</i> , <i>Bosmina obtusirostris</i> | 22.0 | 132.6 | 17.5 | 109.5 | 83.4 | 0.4 |
| <i>Ceriodaphnia pulchella</i> | — | — | 4.8 | 54.4 | 5.5 | 13.0 |
| Все Cladocera | 112.4 | 314.2 | 37.4 | 213.9 | 854.3 | 67.6 |
| Бактерии (открытое озеро — 600 м от берега) | 663 | 1.408 | 426 | 437 | 250 | 495 |
| <i>Bosmina crassicornis</i> , <i>Bosmina coregoni</i> | 7.4 | 20.4 | 6.1 | 4.2 | 1.7 | 2.1 |
| <i>Daphnia cristata</i> , <i>Daphnia cucullata</i> | 3.3 | 4.2 | 7.2 | 9.7 | 13.9 | 3.9 |
| Все Cladocera | 15.2 | 34.7 | 18.6 | 18.1 | 15.1 | 10.9 |

¹ Количество рачков и бактерий дано в тыс./ cm^3 .

в открытой части озера, чему соответствовало и более сильное развитие литоральных видов *Cladocera*. Здесь так же, как в открытом озере, проявилось влияние цветения воды, которое вызвало в июне и июле уменьшение численности бактерий и отчасти рачков.

Как можно видеть, в ряде случаев изменения численности *Cladocera* и бактерий не падают в соответствии одно с другим. Совершенно ясно, что простое сопоставление не может выявить всей сложности этой зависимости, в которой должны проявляться особенности развития бактерий при различных условиях и влияние выедания их организмами планктона. Последнее может определяться размерами организмов, так как потребность в пище должна быть различна — крупные формы потребляют больше бактерий, чем мелкие (Родина, 1950). Зависимость потребления пищи от температурных условий, выявленная Кастальской-Карзинкиной (1942), также, наверно, у разных видов проявляется неодинаково. Таким образом, среди самих рачков создаются сложные взаимоотношения, в которых пищевая конкуренция в ряде случаев может, повидимому, быть определяющим фактором развития вида. При усиленном размножении крупных видов может сократиться развитие мелких. Так, в Ильмене в середине июля 1952 г. имел место сильный подъем развития бактерий и при этом в очень большом количестве размножилась *Limnospida frontosa*, в то время как численность *Daphnia cucullata* резко сократилась (рис. 3).

Некоторые виды, обычно встречающиеся лишь в небольшом количестве, при отсутствии пищевой конкуренции могут достигнуть массового развития. *Bosmina obtusirostris lacustris* веслой 1950 г. в оз. Ваддайском имела численность не более 2 тыс. в 1 м^3 , в то время как в планктоне было много коловраток (до 70 тыс.) и других *Cladocera* (4,5 тыс. в 1 м^3). Являясь stenotherмной формой и совершая сезонные вертикальные миграции, в июле этот рачок в глубинных слоях (20—30 м) при очень низкой численности других организмов зоопланктона (3950 в 1 м^3) развивался в количестве до 20 тыс. в 1 м^3 .

Diaphanosoma brachyurum и *Chydorus sphaericus*, являющиеся по нашим наблюдениям наименее требовательными среди *Cladocera* к условиям обитания, в массовом количестве обычно развиваются тогда, когда ослабляется развитие других. Так, при цветении воды, когда сильно уменьшается численность других форм, возрастает количество названных видов и при этом *Chydorus* в некоторых озерах достигает особенно сильного развития (Короцкое, Коломенское). *Diaphanosoma brachyurum*, встречающаяся при значительной солености в солоноватых озерах, где развитие других пресноводных форм подавлено, может развиваться в очень большом количестве — в оз. Чаны до 61 тыс. в 1 м^3 (Зверева, 1927). То же иногда наблюдается и в кислых озерах. Так, в оз. Черном при $\text{pH}=5.1$ в открытой части в июле 1947 г. *Bosmina obtusirostris obtusirostris*, *Bythotrephes longimanus* и *Holopedium gibberum* встречались лишь

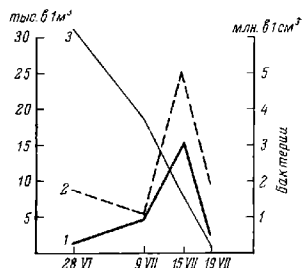


Рис. 3. Изменение числа бактерий, *Limnospida frontosa* и *Daphnia cucullata* в оз. Ильмень в 1952 г.

1 — *L. frontosa*, 2 — бактерии, 3 — *D. cucullata*.

единичными особями, в то время как *Diaphanosoma brachyurum* была развита в количестве до 24 тыс. в 1 м³. Эти особенности динамики численности *Diaphanosoma* и *Chydorus* объясняются, видимо, тем, что оба эти вида являются эвритопными и более пластичными в отношении химизма воды, чем многие другие, а также, возможно, и тем, что они имеют меньшую потребность в пище, и поэтому их массовое развитие может происходить и при таких пищевых условиях, которые ограничивают развитие других форм.

ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАЧКОВ ОТ ХИМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Вопрос о зависимости численности ветвистоусых рачков от химизма воды по имеющимся у нас материалам может быть затронут лишь очень незначительно.

Как позволяют заключить наши наблюдения в отношении газового режима, массовое развитие ветвистоусых рачков может происходить при самых различных условиях насыщения воды кислородом. Только резкий дефицит кислорода может ограничить их развитие. Так, ряд видов (*Daphnia cristata*, *D. cucullata*, *D. longispina*, *Bosmina crassicornis*) встречался нами в глубоководных слоях различных озер при содержании кислорода 15—30% насыщения. В отношении содержания CO₂ из имеющихся материалов можно видеть, что количество его до 30 мг/л не ограничивает развитие *Cladocera*, более высокое содержание, возможно, является ядовитым.

Влияние солевого режима на развитие ветвистоусых рачков в исследованных водоемах проявляется только при заметном отклонении от средних химических показателей.

В солоноватых озерах развитие пресноводных видов *Cladocera* находится в зависимости от степени минерализации. Как показывают данные по оз. Балхаш, их численность уменьшается по мере нарастания солености (табл. 4).

Таблица 4
Среднее количество *Cladocera* (тыс./м³) в открытой части оз. Балхаш
в июле—августе 1944 г.

| Районы | I | II | III | IV | V |
|--|--------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Общая минерализация (сухой остаток в мг/л) | 450.0—1526.0 | 1074.0—1858.0 | 2024.0—2691.0 | 2778.0—3780.0 | 4048.0—5088.0 |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | 9650 | 5250 | 5970 | 5680 | 1780 |
| <i>Daphnia balchasbensis</i> | 5460 | 4260 | 1960 | 2100 | 880 |
| <i>Leptodora kindtii</i> | 350 | 220 | 104 | 38 | 2 |

Беклемишев и Баскина-Заколкина (1933) на основании своих опытов высказывают предположение, что главным фактором, ограничивающим развитие *Daphnia*, а может быть и других *Cladocera* (за исключением *Polypheidae*), в солоноватых водах является, наряду с высоким осмотическим давлением, ядовитое действие чрезмерных концентраций ионов

магния, не уравновешенных достаточным количеством кальциевых солей. Такая неуравновешенность кальция и магния в Балхаше очень заметна и особенно резко проявляется в восточных районах.

В отношении различных представителей рода *Bosmina* (исключая *B. longirostris* и *B. obtusirostris*), судя по их распространению по водоемам, можно предполагать, что эта группа рачков является наиболее чувствительной к химическим факторам. Отсутствие этих рачков в озерах соленоватых и даже слабо кислых,¹ неодинаковый видовой состав в очень сходных на первый взгляд водоемах и сильные различия в численности, — все это показывает, что химические факторы должны играть большую роль в их массовом развитии.

Среди дафний чрезвычайно широко распространена и наиболее приспособлена к различным экологическим условиям *D. longispina*. Видимо, для этого вида решающим фактором массового развития почти всегда является пищевая. Развиваясь в кислых и соленоватых озерах Карагандинской обл. (Домрачев, 1935) при солёности до 4.077 ‰, этот вид из всех других представителей рода несомненно является наиболее пластичным по отношению к химизму воды. Для развития *Daphnia cucullata*, по-видимому, имеет значение реакция воды, так как уже при слабо кислой этот вид не развивается; не встречается он и при повышенной минерализации, что известно из работы Ваглера (Vagler, 1923).

Daphnia cristata в пресноводных водоемах, очевидно, в большем количестве может развиваться в более мягких водах. Так, из двух озер (Коломенском и Шитовском), совершенно сходных по происхождению, гидрологическим и многим химическим показателям, *D. cristata* в первом (при содержании Са 2.0 мг/л) является массовой формой, во втором (количество Са до 60 мг/л) отсутствует.

Повышенная чувствительность к содержанию Са у *Holopedium gibberum*, отмеченная Тинеманом (Thienemann, 1926), может объяснить тот факт, что в массовом количестве этот вид развивается только в озерах с низким его содержанием, что особенно характерно для дистрофных озер с кислой реакцией. Как показала Таусон (Tausson, 1932), кислая реакция воды благоприятствует размножению *H. gibberum*. Во всех исследованных водоемах этот вид найден, но только в кислых дистрофных озерах Карелии он развивается в массовом количестве.

В кислых озерах по мере возрастания кислотности и окисляемости численность встречающихся здесь *Cladocera* уменьшается. В трех дистрофных озерах — Ковер-ламбе, Поль-ламбе и Крюк-ламбе, — из которых первое наименее дистрофно, последнее — наиболее, в июле 1946 г. количество *Daphnia cristata* составляло (в 1 м³): в Ковер-ламбе — 19 700, Поль-ламбе — 4960, Крюк-ламбе — 250. *Holopedium gibberum* в Ковер-ламбе встречался в количестве 9200, а в остальных — около 3000, *Ceriodaphnia pulchella* было в Ковер-ламбе 30 000, в Поль-ламбе — 4700.

О МАССОВОЙ ГИБЕЛИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАЧКОВ И ОТРИЦАТЕЛЬНОМ ВЛИЯНИИ ВЗМУЧИВАНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА ИХ РАЗМНОЖЕНИЕ

Вопросу о причинах гибели организмов зоопланктона до сих пор уделялось очень мало внимания, так как при гидробиологических исследованиях учет отмерших организмов в большинстве случаев не произ-

¹ Винберг (1928) отмечал присутствие *B. coregoni* в кислых озерах, но это, видимо, объясняется тем, что он при определении придерживался другой классификации.

водится. Кастальская-Карзинкина (1935) разработала методику для распознавания отмерших к моменту лова организмов в фиксированном материале, пользуясь окраской эритрозином. По данным этого автора, у рачков при гибели происходит разрушение мускулатуры и в местах ее распада появляется зернистость. Этот признак, по нашим наблюдениям, достаточно хорошо виден и без окраски. Кроме того, нами отмечено, что при гибели у рачков происходит распад пигмента глаза и в некоторых случаях (*Chydorus*, *Bosmina*) его смещение.

Ряд факторов, обуславливающих массовую гибель ветвистоусых рачков, установлен нами лишь предположительно и только по вопросу о влиянии взмучивания донных отложений нами получены вполне определенные данные.

Как следует из изложенного, прежде всего массовая гибель ветвистоусых рачков может быть вызвана недостатком пищи. Материалы по оз. Заозерье достаточно подтверждают основательность этого предположения.

Очень существенным фактором массовой гибели ветвистоусых рачков является резкое изменение температуры. Сильное похолодание ведет к гибели теплолюбивых форм, перегревание ограничивает развитие видов с более низким температурным оптимумом. Нами наблюдалась массовая гибель теплолюбивой южной формы *Moina rectirostris* при резком охлаждении воды. В июне 1949 г. *M. rectirostris* при прогревании воды до 21° внезапно появилась в массе в зоне удобрений одного из зимовальных прудов Ваддайского рыбхоза. Уже через 6 дней после ее массового появления при происшедшем резком понижении температуры воды до 13° произошла ее массовая гибель.

В колебаниях численности *Daphnia cristata* в исследованных нами озерах подмечена определенная связь с термическими условиями. Быстрое летнее повышение температуры в мелководных озерах, несомненно, может служить причиной массовой гибели этого вида. Это же возможно по отношению и к некоторым *Bosmina*.

Значительная гибель имеет место при весеннем прогревании у тех видов ветвистоусых рачков, которым свойствен цикломорфоз (*Daphnia cristata*, *D. cucullata*, *Bosmina*).

По нашим наблюдениям в 1947 г. в оз. Коломенском за период с 24 V по 22 VI при повышении температуры воды от 13 до 21° у *D. cucullata* сменилось 5 поколений, у *D. cristata* и *B. coregoni coregoni* — 4. При этом появление каждого нового поколения, отличающегося рядом морфологических признаков, сопровождалось гибелью предшествующего. Можно представить себе как велика гибель молоди и взрослых особей этих видов при весеннем прогревании, а также при осеннем охлаждении, когда изменения морфологических признаков идут в обратном направлении. Наконец, массовая гибель рачков может быть вызвана взмучиванием донных отложений.

Как показали исследования Рылова (1940), заглатывание рачками-фильтраторами минерального сестона в реках вызывает их гибель. Имея это в виду, можно предположить, что в мелководных обширных по площади водоемах, подвергающихся сильному воздействию ветров и обладающих мощным слоем донных отложений при взмучивании последних должны в массе гибнуть многие организмы планктона. Наряду с заглатыванием взмучиваемых частиц можно допустить и их механическое воздействие на нежные раковинки ветвистоусых рачков.

Материал по вопросу гибели *Cladocera* при взмучивании донных отложений получен нами при сборах зоопланктона в оз. Ильмень в 1952 г. на трех постоянных станциях в северной части, на разрезах в июне и октябре (19 станций) и во время специального выезда в октябре. В связи с тем, что лето и осень 1952 г. отличались очень частыми ветрами, часть материала оказалась собранной во время значительного волнения и сильного взмучивания. Весной и летом 1952 г. уровень воды в Ильмене был значительно ниже, чем в другие годы (начиная с 1931 г. этот уровень был ниже только в 1940 г.), в связи с чем его максимальная глубина не превышала 6 м. При этом уже ветер со скоростью 5 м/сек. (4 балла) вызывал такое волнение, что происходило не только взмучивание песка в прибрежной части, но также и илистых и илисто-песчаных грунтов в открытой части озера, причем прозрачность воды составляла всего 0.7—0.2 м. По наблюдениям 1952 г. можно привести следующие данные, показывающие отрицательное влияние взмучиваемости от волнения.

По наблюдениям 15 VII в 7 ч. утра в 7 км от устья Волхова при глубине 5 м, очень слабых волнений и ветре (1 балл) количество (в 1 м³) *Bosmina coregoni* составляло: живых 3890, мертвых 320 (12 : 1), *Daphnia cucullata* — живых 5370, мертвых 230 (23 : 1). В этот же день в 12 ч. в 20 км от устья Волхова при тех же глубине и грунте (ил), но при значительном ветре (5 баллов) и волнении у *B. coregoni* было: живых 3040, мертвых 1230 (2.3 : 1), *D. cucullata* — живых 3010, мертвых 1380 (2.2 : 1). При работе на разрезе р. р. Волхов—Ловать 15 X при ветре силой в 5 баллов средняя численность *B. coregoni* составила: живых 4200, мертвых 490 (8 : 1). Во время наблюдений на разрезе р. р. Шелонь—Войцы 16 X при отсутствии ветра среднее количество этого же вида оказалось: живых 14 300, мертвых 240 (55 : 1).

Выезд 8 X позволил взять пробы при значительном волнении после сильного шторма, продолжавшегося в течение двух дней (сила ветра до 9 баллов). Первый пункт наблюдений находился в 7 км от берега на глубине 5 м, второй — в 17 км от берега на глубине 6.0 м; в обоих случаях грунт представлял собою ил с небольшим количеством песка, прозрачность воды равнялась 0.2—0.3 м; в пробах при этом оказались в большом количестве мертвые особи не только ветвистоусых рачков, но также веслоногих и коловраток (табл. 5).

Таблица 5

Соотношение живых и мертвых организмов зоопланктона в юго-западном районе оз. Ильмень 8 октября 1953 г., спустя 6 час. после шторма

| | Первый пункт наблюдений | | | Второй пункт наблюдений | | |
|--|-------------------------------|---------|-----------------------------|-------------------------------|---------|-----------------------------|
| | количество в 1 м ³ | | соотношение живых и мертвых | количество в 1 м ³ | | соотношение живых и мертвых |
| | живые | мертвые | | живые | мертвые | |
| <i>Bosmina coregoni</i> | 13630 | 2610 | 5 : 1 | 14080 | 17160 | 1 : 1.1 |
| Молодь <i>B. coregoni</i> | 6090 | 790 | 8 : 1 | 6160 | 8800 | 1 : 1.2 |
| <i>Daphnia cucullata</i> | 1020 | 35 | 27 : 1 | 440 | 5280 | 1 : 12 |
| <i>Daphnia cristata</i> | 1540 | 440 | 3.5 : 1 | 240 | 1020 | 1 : 4 |
| <i>Chydorus sphaericus</i> | 5220 | 580 | 9 : 1 | 11000 | 3960 | 2.9 : 1 |
| <i>Diaptomus graciloides</i> | 1160 | 70 | 16 : 1 | 2420 | 1320 | 1.8 : 1 |
| <i>Asplanchna priodonta</i> | 1450 | 600 | 2 : 1 | 1760 | 1980 | 1.1 : 1 |

Приведенные данные показывают, что в Ильмене при взмучивании группа имеет место массовая гибель ветвистоусых рачков. Если учесть, что в 1952 г. ветры силой 4 балла и больше были очень часты (в мае — 19, в июне — 15, июле — 17, августе — 14, сентябре — 22, октябре — 13 дней), то можно представить, каким мощным отрицательным фактором развития зоопланктона в Ильмене является взмучивание донных отложений при волнении.

Постоянными пунктами наблюдений в течение лета 1952 г. были один в открытом озере (в 7 км от устья р. Волхов, глубина 5 м, ил), другой — в устье р. Меты (глубина 0.9—1.2 м, песок). Два наблюдения, произведенные в этих пунктах при ветре 3—4 балла, показали, что на мелководных участках действие волнения проявляется сильнее и гибель рачков здесь более значительна (табл. 6).

Таблица 6

Соотношение мертвых и живых *Cladocera* в открытом и прибрежном участках северной части оз. Ильмень при силе ветра 3—4 балла

| | Открытое озеро | | Прибрежье | |
|--------------------------------|----------------|--------|-----------|--------|
| | 13 VI | 11 VII | 13 VI | 11 VII |
| <i>Daphnia cucullata</i> . . . | 10:1 | 10:1 | 1:5 | 1:1.2 |
| <i>Bosmina coregoni</i> . . . | 17:1 | 22:1 | 2:1 | 1:1.2 |

Приведенные материалы ясно показывают отрицательное воздействие волнения на развитие ветвистоусых рачков в оз. Ильмень. Можно с уверенностью предполагать, что и в других водоемах, подверженных сильному воздействию ветров, особенно в таких мелководных и обширных по площади озерах как Ханка, юго-западная часть оз. Балхаш, этот фактор играет очень большую роль.

ВЛИЯНИЕ ВЫЕДАНИЯ РЫБАМИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАЧКОВ НА ИХ ЧИСЛЕННОСТЬ

Крайне мало изученный вопрос о влиянии на численность ветвистоусых рачков потребления их рыбами представляет значительный интерес. Несомненно, что выедание *Cladocera*, входящих в пищевой рацион всех планктоноядных рыб и являющихся часто их излюбленными кормовыми объектами, происходит очень интенсивно и может оказывать заметное влияние на динамику численности рачков. Однако разрешение этого вопроса связано с большими трудностями, так как предварительно требуется выяснить численность рыбной популяции и размеры суточного потребления корма рыбами. Кроме того, необходимо хорошо знать кормовую базу рыб и характер ее использования. Несовершенство методики выявления рыбных запасов, определения продукции планктона и неизученность пищевых рационов пресноводных планктоноядных рыб сильно затрудняют выявление зависимости численности зоопланктона от потребления его рыбами.

На основании наших наблюдений в оз. Заозерье, мы можем привести следующие небольшие материалы по этому вопросу. В оз. Заозерье (пло-

щадь около 1000 га, наибольшая глубина — 8 м), по данным ихтиолога Новгородского отделения ВНИОРХ М. Б. Зборовской, приблизительно вычисленное количество планктоноядных рыб составляет на 1 га: сеголетков окуня — 10 880 экз., окуня — 424, плотвы — 42, уклей — 61, ряпушки — 1. Изучение питания этих рыб, произведенное нами, показало следующее.

Преобладающий вид рыб Заозерья — окунь — потребляет зоопланктон не только на ранних стадиях, но также и взрослых. В кишечниках окуня, по обработанным нами материалам 1951 г., организмы зоопланктона встречаются до возраста 6+. Как показали наблюдения Грезе (1939) и исследования ВНИОРХ в 1949 и 1950 гг., в озерах Новгородской обл. частичное питание взрослого окуня зоопланктоном характерно для этого вида. Кроме окуня, в Заозерье зоопланктон активно используется плотвой, в пище которой он составляет около $\frac{1}{4}$. В пище уклей зоопланктон занимает около 70% пищевого спектра (остальная часть — воздушные насекомые).

В пище всех планктоноядных рыб Заозерья, особенно у окуня, преобладают Cladocera и Calanoida.

По имеющимся данным (Грезе, 1939), суточный рацион сеголетков окуня составляет $\frac{1}{8}$ веса, что в Заозерье в первой половине лета равняется 0.38 г. При пересчете на 1 га площади озера суточное потребление сеголетка окуня в этом озере составит 4.1 кг/га. Если же учесть, что зоопланктон потребляется и другими рыбами, то можно считать, что суточная потребность всех рыб в оз. Заозерье приблизительно составляет около 5 кг/га. Сравнение потребления и остаточной биомассы основных пищевых объектов Cladocera и Calanoida показывает, что биомасса этих рачков в водоеме даже в период их максимального развития (осенний максимум *Bosmina*) превышает суточное потребление не более как в 4 раза.

Средняя биомасса Cladocera и Calanoida под 1 га поверхности
в оз. Заозерье в разные месяцы 1951 г. (в кг)

| V | VI | VII | VIII | X |
|-----|------|------|------|-------|
| 0.5 | 7.54 | 6.21 | 8.17 | 19.92 |

При рассмотрении численности Cladocera в Заозерье (данные получены на основании обработки 120 проб) можно видеть, что в течение всего периода наблюдений она была невелика. Обычные для большинства озер максимумы весенний *Bosmina* и *Daphnia cristata* и летний *Daphnia cucullata* были выражены очень слабо (табл. 7).

Чтобы представить влияние потребления рыбами на развитие Cladocera в оз. Заозерье, можно произвести анализ динамики численности массовых видов — *Bosmina* и *Daphnia*, — сопоставив их количество в водоеме с возможной продукцией за определенный период времени.

Зная плодовитость и скорость развития при определенных температурных условиях, можно произвести подсчет возможной продукции за определенное время, включающей: 1) имеющуюся молодежь; 2) молодежь от достигших половозрелости животных, если период между наблюдениями превышает срок развития одного поколения; 3) имеющихся взрослых; 4) молодежь, которая должна отродиться от взрослых с учетом времени развития зародышей и плодовитости.

Если произвести эти расчеты для периода с 1 по 16 июня, когда условия развития зоопланктона были наиболее благоприятными (весеннее про-

Таблица 7

Динамика численности Cladocera в о. Заозерье в 1951 г. (среднее количество в 1 м³)

| | V | VI | VII | VIII | X |
|--|------|-------|-------|-------|-------|
| <i>Daphnia cristata</i> | 450 | 5950 | 2670 | 1450 | 1640 |
| <i>Daphnia cucullata</i> | 80 | 1910 | 6570 | 7740 | 1160 |
| <i>Bosmina crassicornis</i> | 500 | 2230 | 1300 | 1760 | 6640 |
| <i>Bosmina coregoni coregoni</i> | 620 | 2800 | 730 | 510 | 800 |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | 50 | 740 | 1630 | 2510 | 80 |
| <i>Limnosedra frontosa</i> | 10 | 150 | 200 | 10 | |
| <i>Leptodora kindtii</i> | 10 | 50 | 110 | 210 | |
| <i>Chydorus sphaericus</i> | 460 | 1330 | 2250 | 12480 | 40 |
| Всё Cladocera | 3090 | 15710 | 15510 | 26680 | 11820 |

гревание, нарастание количества бактерий, отсутствие цветения воды), и учесть, что в этот период может развиваться два поколения *Bosmina* и одно с отрождением молоди *Daphnia*, то возможная продукция этих видов составит величину, значительно превосходящую их фактическую численность в водоеме.

Такая значительная разница между возможной продукцией и фактическим количеством *Bosmina* и *Daphnia* только частично может быть отнесена за счет естественного отмирания (связанного с прохождением цикломорфоза), в основном же эта разница определяется, повидимому, выеданием, что вполне согласуется с вышепроизведенными расчетами суточной потребности в корме большинства рыб в Заозерье.

Таким образом, фактор выедания, несомненно действующий в условиях прудовых рыбных хозяйств, и в озерах должен играть существенную роль и только при учете его возможна правильная оценка их кормности.

ВЫВОДЫ

Динамика численности ветвистоусых рачков находится в зависимости от сложной совокупности ряда факторов, из которых наиболее существенным следует признать пищевой. Повышение температуры, ускоряющее развитие зародышей и созревание молоди, в значительной степени обуславливает нарастание их численности, однако только при наличии обеспеченности пищей возможно массовое развитие отдельных видов.

Количество бактерий в водоемах в большинстве случаев является существенным условием обеспечения пищей ветвистоусых рачков. По вопросу о значении различных водорослей для массового размножения рачков в естественных условиях требуются дальнейшие наблюдения. Чрезмерное развитие некоторых синезеленых водорослей, которые сами не могут служить пищей для Cladocera, может вызывать падение численности бактерий и таким образом значительно ухудшать кормовые условия для ветвистоусых рачков. Межвидовая пищевая конкуренция и выедание рыбами являются существенными факторами численности Cladocera. Дальнейшее изучение закономерностей массового развития ветвистоусых рачков представляет особый интерес, так как оно может послужить для более правильной оценки кормности и продуктивности водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. и В. И. Баскина-Закогодкина. 1933. Экспериментальные предпосылки экологической географии внутренних морей. Изв. Пермск. ун-та, т. VIII, в. 9—10.
- Винберг Г. Г. 1928. Планктологические и физико-химические исследования Попова пруда. Тр. Звенигород. гидрофизиол. ст.
- Гаевская Н. С. 1946. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Московск. инст. рыб. прм. и хоз. им. Микояна, в. 3.
- Горбунов К. А. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов. Микробиология, т. XV, в. 6.
- Грезе В. С. 1939. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окушем-сеголетком. Изв. ВНИОРХ, т. XXI.
- Грезе В. С. 1948. Материалы по продуктивности зоопланктона в Валдайском озере. Изв. ВНИОРХ, т. XXVI, в. 2.
- Гусева К. А. 1952. Цветение воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. IV.
- Домрачев П. Ф. 1933. Материалы к физико-географической характеристике оз. Балхаш. Исслед. озер СССР, 4—5.
- Домрачев П. Ф. 1935. Озера Карагандинской области. Изв. ВГО, т. 67, в. 6.
- Жадин В. И. и А. Г. Родина. 1950. Биологические основы водоснабжения и очистки вод. Жизнь пресных вод, III.
- Зверева О. С. 1927. Количественный учет и биологические черты зоопланктона озера Чаны. Тр. Сибирск. ихтиол. лаб., т. II, в. 4.
- Кастальская-Карзинкина М. А. 1935. Методика определения живых и отмерших компонентов планктона на фиксированном материале. Тр. Лимнолог. ст. в Косине, в. 19.
- Кастальская-Карзинкина М. А. 1937. Опыт применения метода учета живых и отмерших компонентов в изучении планктона Глубокого озера. Тр. Лимнолог. ст. в Косине, в. 21.
- Кастальская-Карзинкина М. А. 1942. Материалы по питанию дафний. Зоолог. журн., т. XXI, в. 4.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 2.
- Родина А. Г. 1950. Экспериментальное исследование питания дафний. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. II.
- Родина А. Г. 1951. О роли бактерий в продуктивности водоемов. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 1.
- Россолимо Л. Л. 1938. Материалы по озерам верховьев водоразделов рек Мсты, Волчины и Тверцы. Тр. Лимнолог. ст. в Косине, доп. 1.
- Рылов В. М. 1940. Об отрицательном значении минерального сестона в питании некоторых планктонических Entomostraca в условиях речного течения. ДАН СССР, т. XXXIX, в. 7.
- Уломский С. Н. 1951. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 1.
- Скадовский С. Н., А. П. Щербаков, Г. Г. Винберг. 1928. Предварительное сообщение о результатах гидробиологических и физико-химических исследований Петровских озер Тверской губ. Тр. Звенигород. гидрофизиол. ст.
- Tausson A. 1932. Die Abhängigkeit der Verbreitung von *Holopedium gibberum* Zadd. von einigen Faktoren des äusseren Mediums. Arch. f. Entwicklmech. d. Organism. Bd. 12, H. 4.
- Thienemann A. 1926. *Holopedium gibberum* in Holstein, Zeitschr. f. Morph. und Ökol. d. Tiere. Bd. 5, H. 4.
- Wagler E. 1923. Über die Systematik, die geographische Verbreitung und die Abhängigkeit der *Daphnia cucullata* Sars von physikalischen und chemischen Einflüssen der Milieus. Int. Rev. d. Ges. N. und H., Bd. XI.

Э. Д. Мордухай-Болтовская

МАТЕРИАЛЫ ПО РАСПРЕДЕЛЕНИЮ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ
ЗООПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА¹

До сих пор не было опубликовано ни одной работы, посвященной специально зоопланктону Рыбинского водохранилища.

В статье И. Ф. Овчинникова (1953) имеются общие сведения о зоопланктоне без упоминания видов и их сезонной динамики и приводятся некоторые данные по биомассе сестопа, определенной отстойным методом.

В статье Н. Д. Бородич (1950) дается горизонтальное распределение фитопланктона в Волжском отроге, о зоопланктоне упоминается лишь вскользь.

В работе Е. И. Киселевой (1954) по планктону Рыбинского водохранилища (1946 и 1943 гг.), кроме характеристики фитопланктона, дается краткий очерк зоопланктона водохранилища с приведением только общей численности и биомассы в отрогах и центральном плесе, но без указания роли отдельных групп и руководящих форм. Данные, приведенные Киселевой, относятся только к марту, апрелю, июлю и сентябрю. Большие материалы по зоопланктону Волжского отрога и частично открытых частей водохранилища были собраны в 1947—1951 гг. А. Л. Ильинским, но его данные до сих пор не опубликованы.

На основании обработанных нами материалов за 1952 и частично за 1953 г. мы даем общую картину сезонной динамики и распределения зоопланктона Рыбинского моря. Безусловно, полученные результаты не являются окончательными и требуют согласования их с данными по гидрохимии, бактериологии и фитопланктону.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

До августа 1952 г. для сборов по количественному учету планктона применялись только захлопывающиеся сетки Джеди из газа №№ 53 и 25. Кроме того, сбор материала при наличии на биостанции только небольшого фанерного катера был возможен только в Волжском отроге и прилегающей к нему открытой части водохранилища. После получения биостанцией хорошего морского судна появилась возможность впервые в августе 1952 г. совершить большую экспедицию по всему Рыбинскому водохранилищу (89 станций). С этого времени методика сбора зоопланктона была значительно усовершенствована применением, кроме сетки Джеди, планктоночерпателя Богорова емкостью 50 л из мельничного газа № 61. Для лова крупных ракообразных — *Leptodora*, *Bytho-*

¹ Содержание настоящей статьи в виде краткого предварительного сообщения было опубликовано в ДАН СССР (т. ХСIV, в. 2).

terphes и др. — применялась сеть Кори из газа № 25. Для более точного установления видового состава планктона использовался торпедообразный планктоноуловитель с разными номерами мельничного газа. При применении сетки Джели в поверхностном слое через нее процеживалось 100—200 л воды.

Нами обработаны сборы, произведенные в 1952 и с января по май 1953 г. — в общей сложности до 230 проб. Материал фиксировался 4% формалином. Для количественного учета материал брался из пробы штемпель-пипеткой в 0.2 см³, по 2—4 пипетки. Пробы предварительно концентрировались до возможно малого объема — 10—20 см³. Крупные ракообразные просчитывались во всей пробе в камере Богорова. Биомасса зоопланктона высчитывалась по средним весам организмов с учетом их размеров по таблицам Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954а). Кроме того, нами дополнительно были вычислены средние веса для лептодоры, *Bythotrephes*, лимносиды и босмин (*B. coregoni gibbera* и *s. longispina*) путем выборки и взвешивания 100—200 экз. на аналитических весах.

Исследованиями были охвачены все отроги Рыбинского водохранилища (Моложский, Волжский, Шекснинский) и его центральный плес. Кроме того, небольшой материал был собран в некоторых впадающих в водохранилище реках: Сяти, Суде, Шексне, Волге, Учме, Ухре, Согоже, Сутне, Чеснаве.

СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА

В дополнение к имеющимся материалам мы приводим еще следующие, ранее не отмеченные фитофильные и придонные, а также истинно планктонные виды кладоцер и копэпод:

- | | |
|---|--|
| 1. <i>Hyocryptus agilis</i> Kurz | 8. <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch) |
| 2. <i>Alonopsis elongata</i> Sars | 9. <i>Eucyclops macruroides</i> (Lill) |
| 3. <i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird | 10. <i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch) |
| 4. <i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine) | 11. <i>Cyclops vicinus</i> Uljan |
| 5. <i>Monospilus dispar</i> Sars | 12. <i>Acanthocyclops bicuspidatus</i> (Claus) |
| 6. <i>Anchistropus emarginatus</i> Sars | 13. <i>Acanthocyclops bisetosus</i> (Rehb) |
| 7. <i>Bythotrephes cederstroemii</i> Schödler | |

Основной планктонный комплекс в Рыбинском водохранилище имеет примерно такой же состав, как в большинстве озер средней полосы Европейской части Союза, как это видно из сводки Лепневой (1950).

В зоопланктоне Рыбинского водохранилища наиболее распространенными, ведущими формами являются следующие.

Rotatoria

- | | |
|--------------------------------------|---|
| 1. <i>Conochilus unicornis</i> Rouss | 3. <i>Keratella cochlearis</i> (Gosse) |
| 2. <i>Polyarthra trigla</i> Ehrbg | 4. <i>Notholca longispina</i> (Kellie.) |

Cladocera

- | | |
|--|-------------------------------------|
| 1. <i>Daphnia hyalina</i> Leydig | 4. <i>Leptodora kindtii</i> Focke |
| 2. <i>Bosmina coregoni</i> Baird | 5. <i>Limnoscidea frontosa</i> Sars |
| 3. <i>Chydorus sphaericus</i> O. F. Müller | |

Copepoda

- | | |
|--|--------------------------------------|
| 1. <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus) | 3. <i>Diaptomus graciloides</i> Lill |
| 2. <i>Mesocyclops oithonoides</i> (Sars) | |

Эти формы встречаются во всех участках водохранилища в большем или меньшем количестве.

Состав зоопланктона Рыбинского водохранилища и его руководящие формы, судя по материалам более ранних исследований (Киселева, 1954), по крайней мере начиная с 1946 г., мало изменился и его можно считать в основном сформировавшимся несколько лет тому назад. Основу биомассы зоопланктона составляют ветвистоусые рачки, главным образом *Bosmina coregoni* и *Daphnia hyalina*. Существенную роль играют также *Chydorus sphaericus*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, а из веслоногих — *Diaptomus graciloides*. По численности же в зоопланктоне Рыбинского водохранилища с июня по сентябрь включительно преобладают коловратки, главным образом колонии *Cochilus unicornis* и только в октябре они уступают место ветвистоусым.

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Представление о горизонтальном распределении зоопланктона мы можем получить по данным августа 1952 г., когда впервые была выполнена подробная съемка всего водохранилища и сборы зоопланктона сделаны на 60 станциях. В это время зоопланктон всех основных отрогов и центрального плеса по биомассе и видовому составу был однороден.

Средняя биомасса зоопланктона в августе 1952 г., в г/м³

| Центральный плес | Моложский отрог | Шекснинский отрог | Волжский отрог |
|---------------------|--------------------|----------------------|-------------------|
| 0,501 | 0,550 | 0,468 | 0,669 |

Однако это не означает, что зоопланктон в разных участках водохранилища распределяется совершенно равномерно. На отдельных станциях его биомасса колеблется в широких пределах — от 0.02 до 3.3 г/м³, как это ясно видно на рис. 1.

В этом отношении интересен Южношекснинский отрог, представляющий собой в сущности небольшой залив. Зоопланктон имеет здесь очень низкую биомассу (от 0.06 до 0.36 г/м³ на отдельных участках) вследствие относительно небольшого количества руководящих кладочер: *Bosmina coregoni*, *Daphnia hyalina*, *Leptodora kindtii* и др. Возможно, это объясняется тем, что в этом заливе материал был собран в один день после шторма, а как известно, взмучивание донных отложений оказывает отрицательное влияние на развитие зоопланктона, что в последнее время подтверждают и данные Мануйловой (1955).

Несколько отличаются от собственно водохранилища по количеству и видовому составу зоопланктона эстуарии впадающих в него рек (Волги, Мологи, Шексны, Сити, Согожи и др.). В этих участках зоопланктон весной и в начале лета по числу видов и количественно богаче, чем в открытых частях; осенью, наоборот, эстуарии беднее зоопланктоном, как это показывает рис. 2. Повидимому, высокая биомасса зоопланктона эстуариев весной и в начале лета объясняется тем, что здесь в это время создаются особенно благоприятные условия для существования организмов, вследствие притока органических веществ и биогенов с весенними водами из рек и осушной зоны. В последней жизнь развивается раньше, чем в центральной части водохранилища, так как она прогревается быстрее вследствие незначительной глубины. Осенью же в эстуариях число видов

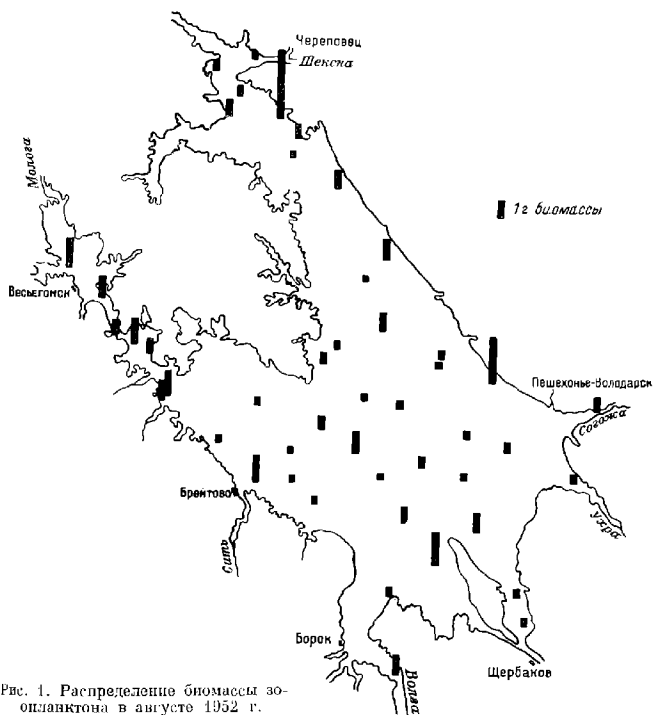


Рис. 1. Распределение биомассы зоопланктона в августе 1952 г.

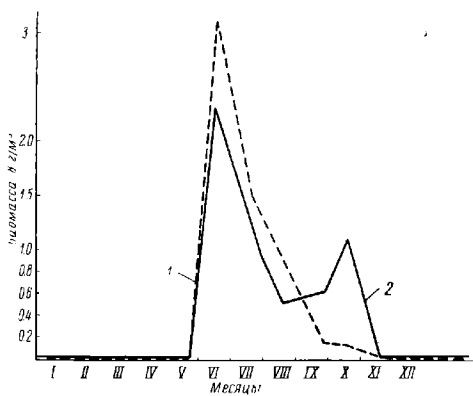


Рис. 2. Динамика биомассы зоопланктона водохранилища и эстуария в течение года.

1 — эстуарий, 2 — водохранилище.

и количество организмов убывают скорее, вероятно, вследствие более раннего похолодания температуры.

Средняя биомасса зоопланктона рек, впадающих в водохранилище, например Ухры, Согожи, Соги, Шексны и др., по данным августа 1952 г. довольно низка — 0.25 г/м^3 . Исключение составляет р. Сить у Брейтова. Здесь зоопланктон довольно разнообразен и его биомасса составляет 0.86 г/м^3 .

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА

Сезонные изменения в зоопланктоне Рыбинского водохранилища очень сильны: общий ход изменений и численности зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1952 г. виден из табл. 1 и рис. 3 и 4.

Численность и биомасса зоопланктона зимой очень низки, весной быстро повышаются и достигают максимума в конце июня за счет кла-

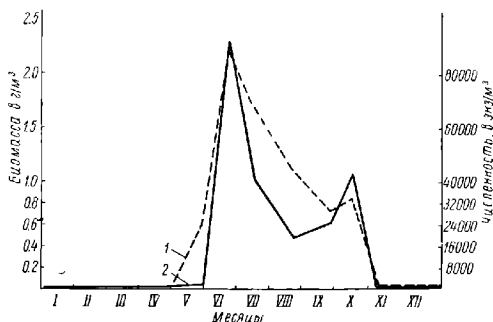


Рис. 3. Динамика средней биомассы и численности зоопланктона в 1952 г.

1 — численность, 2 — биомасса.

доцер, хотя наибольшую численность в это время дают коловратки — 134 937 экз. в 1 м^2 . В июле и августе количество коловраток продолжает оставаться довольно высоким, но общая биомасса зоопланктона сильно понижается, так как количество кладоцер значительно падает. Затем некоторый рост биомассы наблюдается в сентябре и новый пик биомассы — в октябре за счет босмины при слабом повышении численности вследствие значительного обеднения водоема коловратками. К декабрю резко понижается и численность и биомасса всех групп, оставаясь низкой всю зиму.

З и м а. Для характеристики зимнего периода использовались данные как 1952 (февраль, апрель и декабрь), так и 1953 г. (январь, февраль, март и апрель).

Сборы материала в течение зимних месяцев в 1952–1953 гг. производились на разрезе Борок—Коприно (участок волжского эстуария) ежемесячно на 3 станциях: левая, правая поймы и русло р. Волги, а в феврале и апреле также на разрезах Гридино—Леонтьевское, Дуброво—Легково, Могильцы—Веретей и в районе б. г. Молога (участки открытого водохранилища или непосредственно прилегающие к ним части волж-

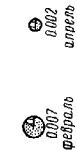


Рис. 4. Биомасса зоопланктона и его основных групп в Рыбинском водохранилище в 1952—1953 гг. Площадь кругов пропорциональна общей биомассе зоопланктона. Диаметр каждого круга обозначает биомассу, в г/м³. 1 — клadoцеры, 2 — конопоиды, 3 — коловраты.

Таблица 1

Средняя биомасса руководящих форм зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1952 г., в г/м³

| Вид | Конца мая— начало июня | Конца июня | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь |
|--------------------------------------|---------------------------------|---------------|-------|--------|----------|---------|
| <i>Bosmina coregoni</i> | 0.006 | 1.701 | 0.129 | 0.045 | 0.149 | 0.533 |
| <i>Daphnia hyalina</i> | 0.001 | 0.135 | 0.683 | 0.136 | 0.057 | 0.046 |
| <i>Chydorus sphaericus</i> | 0.001 | 0.041 | 0.079 | 0.035 | 0.043 | 0.012 |
| <i>Mesocyclops leuckarti</i> | 0.009 | 0.061 | 0.038 | 0.026 | 0.003 | 0.003 |
| <i>Diaptomus graciloides</i> | 0.002 | 0.017 | 0.067 | 0.063 | 0.029 | 0.041 |
| Общая биомасса | 0.070 | 2.267 | 1.020 | 0.466 | 0.557 | 1.063 |

Таблица 2

Средняя численность основных групп зоопланктона в подледный период в 1952 и 1953 гг. в Рыбинском водохранилище, в экз./м³

| Группы зоопланктона | Зима 1952 г. | | | Зима 1953 г. | | | |
|-----------------------------|--------------|--------|---------|--------------|---------|------|--------|
| | февраль | апрель | декабрь | январь | февраль | март | апрель |
| Копеподы | 240 | 177 | 72 | 109 | 82 | 35 | 113 |
| Кладоперы | 8 | — | — | 23 | 25 | — | — |
| Коловратки | 8138 | 5670 | 1673 | 368 | 963 | 2587 | 1581 |
| Общая численность | 8386 | 5847 | 1745 | 500 | 1070 | 2622 | 1694 |

ского астурия). Зоопланктон на всех разрезах в течение всего последнего периода 1952 и 1953 гг. был чрезвычайно беден, даже в условиях благоприятного кислородного режима в волжском астурии. Численно преобладали коловратки (табл. 2), особенно *Keratella cochlearis* и *Polyarthra trigla*, затем копепоиды. Преобладание коловраток над ракообразными в зимнее время отмечено также для Иваньковского водохранилища (Себенцов, Биск и Мейснер, 1940; Неизвестнова-Жакина, 1941).

Кладоперы почти совершенно отсутствовали и только единичными особями в январе и феврале встречались *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* и *Daphnia hyalina*. Из веслоногих единично встречались метануплии, копепоиды и *Acanthocyclops bicuspidatus*. В январе 1953 г. обнаружен еще *Acanthocyclops viridis* и придонная форма *Parascyclops fimbriatus*. Коловратки представлены несколькими видами — *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra trigla*, *Notholca longispina*, *N. acuminata* и *Illoricata* sp. В феврале, марте и апреле среди веслоногих преобладающими являются копепоиды: *Diaptomus graciloides*, *Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops bicuspidatus*, *Eucyclops serrulatus*. Наибольшая биомасса копепоид приходилась на середину февраля и начало апреля 1953 г.

Таблица 3

Средняя биомасса и общая биомасса основных групп зоопланктона зимой 1952 и 1953 гг., в г/м³

| Группа зоопланктона | Зима 1952 г. | | | Зима 1953 г. | | | |
|-------------------------|--------------|--------|---------|-------------------------|---------|--------|--------|
| | февраль | апрель | декабрь | январь | февраль | март | апрель |
| Кладоперы . . . | 0.0001 | — | — | Единич- ные особи | — | — | — |
| Копеподы . . . | 0.0004 | 0.0009 | 0.0003 | 0.0007 | 0.0019 | 0.0004 | 0.0013 |
| Коловратки . . | 0.0066 | 0.0043 | 0.0008 | 0.0003 | 0.0004 | 0.0015 | 0.0013 |
| Общая био- масса . . | 0.0071 | 0.0033 | 0.0013 | 0.0011 | 0.0023 | 0.0019 | 0.0026 |

Таблица 4

Средняя биомасса зоопланктона в подледный период и придонном и поверхностном слое, в г/м³

| Слой | Декабрь | Январь | Февраль | Март | Апрель |
|---------------------|---------|--------|---------|--------|--------|
| Поверхностный . . . | 0.0015 | 0.0016 | 0.0012 | 0.0031 | 0.0018 |
| Придонный | 0.0005 | 0.0005 | 0.0033 | 0.0007 | 0.0025 |

Биомасса простейших совершенно ничтожна и составляет стотысячные доли грамма. Из простейших главным образом встречаются *Arceia vulgaris* Ehrb, *Diffugia acuminata* Ehrb, *Centropixis aculeata* (Ehrb), *Tintinnopsis lacustris* Entz. В вертикальном распределении зоопланктона определенной закономерности не наблюдается (табл. 4). Общая биомасса поверхностного слоя в декабре, январе и марте была несколько выше придонной, но последняя в феврале и апреле превышала поверхностную; эти колебания, вероятно, случайны. По составу, биомассе и численности в зимний период 1952 и 1953 гг. зоопланктон был очень сходен, что видно из табл. 2 и 3.

Очень низкая биомасса зимой и в предвесенний период (март, апрель) объясняется, повидимому, не только низкой температурой, но и недостатком пищи для зоопланктеров.

Весна. Начало весны в водоеме, по данным сборов в воляжском эстуарии и наблюдениям в 1953 г., относится к маю. С повышением температуры воды постепенно развивается и зоопланктон. Основу биомассы в конце мая—начале июня при температурах воды от 10.8 до 17.1° составляют копеподы (рис. 4—биомасса 0.044 г/м³), главным образом *Mesocyclops leuckarti* и *M. oithonoides*. Кладоперы и коловратки по биомассе стоят на втором месте (0.013 г/м³), много личиночных стадий копепод—в среднем 16 380 экз./м³. Кладоперы имеются в небольшом количестве (рис. 4), но уже представлены почти всеми формами: *Bosmina coregoni*, *Limnoscidea frontosa*, *Leptodora kindtii*, *Daphnia hyalina*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia quadrangula*.

Среди кладоцер преобладающими формами для этого периода являются лимносиды, босмина и лептодора. Среди коловраток особенно много

расцветают *Conochilus unicornis*, мелкие *Ilorica* sp., *Keratella cochlearis* и *K. quadrata*. Количество *Conochilus* в некоторых участках достигает 42 560 отдельных особей в 1 м³ (обычно в колонии *Conochilus unicornis* до 25 особей). Основной комплекс коловраток, характерный для водохранилища, уже представлен. Попадаются еще единичные экземпляры холодолюбивой *Notholca acuminata*.

В конце июня, судя по материалам, собранным в открытой части Волжского отрога и южных частях центрального плеса, картина резко меняется и основу биомассы при температурах от 17.4 до 21.5° составляют уже не веслоногие, а ветвистоусые, главным образом *Bosmina*

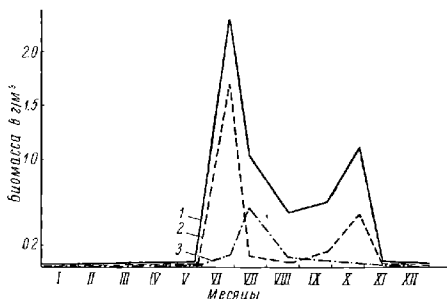


Рис. 5. Динамика биомассы зоопланктона и его руко-водящих форм в 1952 г.

1 — общая биомасса, 2 — *Bosmina coregoni*, 3 — *Daphnia hyalina*.

coregoni (рис. 4, 5), биомасса которой в некоторых местах достигала 4.35 г/м³. Общая биомасса на разных станциях колеблется от 0.97 до 4.57 г/м³. Основные формы босмин в это время: *Bosmina coregoni longispina*, *B. c. coregoni* и *B. c. gibbata*, причем первая преобладает над остальными. Большую роль в биомассе играют также *Daphnia hyalina* и *Chydorus sphaericus*. Как и в мае, много личиночных стадий копе-под: науупии, метануупии и копеодиты, в среднем 23 417 экз./м³. Видовой состав веслоногих остается приблизительно таким же, как и в мае, но биомасса несколько увеличивается; попрежнему преобладают циклопы и прежде всего *Mesocyclops leuckarti*.

Среди коловраток в еще большем количестве развивается *Conochilus unicornis*, численность которой составляет в среднем 87 441 экз./м³, а на отдельных станциях 218 050 экз./м³, затем *Keratella cochlearis*, *Polyarthra trigla* и типичная целагическая форма *Notholca longispina* (рис. 11). Максимальная общая численность и биомасса зоопланктона приходится на конец июня, как показано на рис. 3.

В середине июля 1952 г. была сделана суточная станция у северной части Шуморовского острова, т. е. у выхода из волжского эстуария. Было собрано 15 проб со дна и поверхности. Пробы брались через каждые 3—4 часа. При температурах от 18.8 до 20° общая биомасса была ниже, чем в июне, хотя все же довольно высокая — в среднем 1.02 г/м³, но на первом месте оказывается уже *Daphnia hyalina*, а не *Bosmina*, как в июне. Среди коловраток явно преобладала *Euchlanis dilatata*, затем

Notholca longispina и *Polyarthra trigla*. Количество *Conochilus* упало до 5027 экз./м³.

В поверхностном слое наибольшую численность дают копеподы и коловратки (табл. 5). Кладоцеры преимущественно сосредоточены у дна. Среди них основную массу составляет *Daphnia hyalina* и *Chydorus sphaericus*, распределяющийся более или менее равномерно в толще воды.

Из копепод, кроме *Mesocyclops leuckarti*, в июле несколько возрастает количество *Diaptomus graciloides* и *D. gracilis*. Число науплиев и копеподитов в поверхностном слое достигает 54 458 экз./м³.

Таким образом, в июле возрастает общая численность копепод, значительно падает численность кладоцер и немного — коловраток.

Интересно проследить суточное перемещение биомассы зоопланктона в поверхностном и придонном слоях. Кладоцеры дают в течение суток два пика биомассы в поверхностном слое — в 10 и 22 часа, и два пика в придонном — в 2 и 18 часов, причем им в общем соответствуют минимумы у поверхности. На данной станции максимум придонной биомассы кладоцер всегда был выше максимума биомассы в поверхностном слое. Копеподы дают по одному максимуму биомассы в придонном слое (в 18 час.) и в поверхностном (в 22 часа), причем биомасса их в поверхностном слое выше, чем в придонном.

Коловратки дают большую биомассу всегда в поверхностном слое; в придонном биомасса их ничтожно мала.

Таблица 5

Средняя численность организмов зоопланктона в июле 1952 г. в поверхностном и придонном слоях

| Виды | Поверх- ностный слой | Придонный слой |
|--|----------------------------|-------------------|
| Копеподы | 69944 | 10847 |
| Личиночные стадии | 54458 | 6798 |
| <i>Mesocyclops leuckarti</i> | 4656 | 1980 |
| <i>Diaptomus graciloides</i> | 1664 | 1157 |
| Кладоцеры | 7393 | 19238 |
| <i>Bosmina coregoni</i> | 572 | 4215 |
| <i>Daphnia hyalina</i> | 606 | 7220 |
| <i>Chydorus sphaericus</i> | 4468 | 4453 |
| Коловратки | 217878 | 24440 |
| <i>Conochilus unicornis</i> | 8531 | 1523 |
| <i>Keratella cochlearis</i> | 12625 | 1664 |
| <i>Keratella quadrata</i> | 10219 | 1023 |
| <i>Polyarthra trigla</i> | 32688 | 5759 |
| <i>Notholca longispina</i> | 36875 | 5366 |

Хищные кладоцеры *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* в наибольшем количестве пахотались в поверхностном слое в 23—24 часа; по мере приближения утра они постепенно уходили вглубь. Явление суточных миграций хищных кладоцер подтвердилось также на суточной станции, проведенной 17—18 VI 1953 г.

Для второй половины августа (с 13 по 29), когда была сделана съемка всего Рыбинского водохранилища с 60 планктонными станциями, характерно сильное падение биомассы (рис. 3) по сравнению с июнем—июлем, несмотря на высокую температуру воды (до 20°)

и благоприятный кислородный режим (в среднем 60—70% насыщения). Общая биомасса в среднем по всему водоему — 0.5 г/м³, а на отдельных станциях от 0.02 до 3.31 г/м³. Руководящие формы кладоцер — *Chydorus sphaericus* и *Daphnia hyalina*, первая преобладает численно, вторая дает наибольшую биомассу. Но оба вида встречаются в небольшом количестве.

Руководящими формами копепод в августе являются *Mesocyclops leuckarti* и *Diaptomus graciloides*; среди коловраток, так же, как и в июне, опять преобладает *Conochilus* (в среднем 16 013 экз./м³), затем *Polyarthra trigla*, *Keratella cochlearis* и *Notholca longispina*. Основная масса копепод, особенно их личиночных стадий, а также коловраток (кроме *Conochilus unicornis* и *Notholca longispina*) сосредоточена в эстуариях, кладоцеры же предпочитают центральный плес. Особенно заметно снизилось в водоеме количество *Keratella quadrata* (в среднем только 587 экз./м³, рис. 11).

По сравнению с прошлыми месяцами очень возросла численность *Chydorus sphaericus* — в среднем до 9647 экз./м³.

Многочисленные августовские сборы в придонном и поверхностном слоях не дают ясной картины вертикального распределения зоопланктона. Возможно, это связано с господствовавшей в это время штирмовой погодой. В среднем биомасса в поверхностном слое — 0.73 г/м³, т. е. в 1½ раза выше, чем придонная, равная 0.46 г/м³.

В с е н т я б р е (с 25 IX по 2 X) сборы были сделаны главным образом в Шекснинском и Моложском отрогах и центральном плесе (всего 17 проб). Сентябрь при температурах воды от 7 до 11° характеризуется некоторым повышением биомассы зоопланктона — до 0.57 г/м³ — за счет *Bosmina coregoni* и *Daphnia hyalina*, а также *Diaptomus graciloides* и *D. gracilis*. *Mesocyclops leuckarti* попадает только единичными экземплярами. Встречаются также *Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops viridis* и значительно реже *Heteroscope appendiculata*. Кладоцеры представлены главным образом *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia hyalina*, *Ceriodaphnia quadrangula*. *Daphnia cristata* и *D. cucullata* в пробах не встречались; *Leptodora* и *Bythotrephes* единичны. Среди коловраток над всеми преобладает *Keratella cochlearis* (в среднем 24 927 экз./м³), остальные в значительно меньшем количестве.

Для сентября характерен начинающийся второй подъем численности и биомассы копепод и коловраток.

В о к т я б р е (с 16 по 21) зоопланктон был собран в количестве 14 проб в Волжском отроге и прилегающей к нему открытой части водохранилища. При температуре от 3.1 до 6.4° биомасса зоопланктона Рыбинского водохранилища даст второй в году максимум за счет *Bosmina coregoni* (рис. 5, табл. 1). Общая биомасса в этом месяце на отдельных станциях колеблется очень сильно — от 0.008 до 1.9 г/м³. Весьма характерно для октября сильное изменение состава зоопланктона. Руководящей формой копепод является *Diaptomus graciloides*; в несколько большем количестве, чем в сентябре, появляются *Cyclops strenuus* и *Acanthocyclops viridis*. Почти исчезают представители сем. *Sididae* и кладоцеры-хищники — *Leptodora* и *Bythotrephes*.

Состав коловраток сводится к 4—5 видам: *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra trigla*, *Notholca longispina*, *N. acuminata*. Характерно также понижение численности основных групп и сокращение числа видов зоопланктона; особенно заметно это снижение у копепод и коловраток. Интересна начавшаяся еще в сентябре концентрация наибольшей

численности зоопланктеров в центральной части водохранилища, что связано, вероятно, с более быстрым охлаждением воды в более мелководных эстуарных участках, а также с уменьшением стока речных вод и вод осуш-

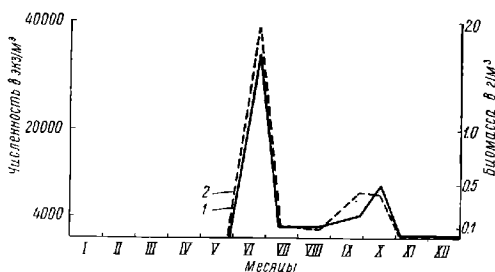


Рис. 6. Динамика биомассы и численности *Bosmina coregoni* в 1952 г.

1 — биомасса, 2 — численность.

ной зоны, что весной и летом, повидимому, являлось одной из причин богатства населения в эстуариях.

В н о я б р е сборов не было. В д е к а б р е мы застаем уже чрезвычайную бедность зоопланктона, так что, очевидно, сильное падение биомассы и обеднение ее состава произошло в течение ноября.

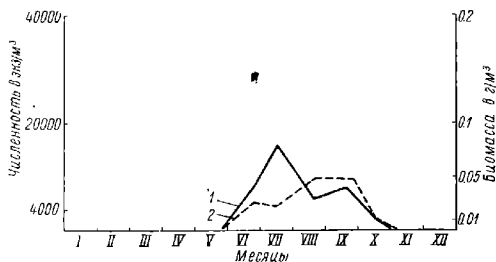


Рис. 7. Динамика биомассы и численности *Chydorus sphaericus* в 1952 г.

1 — биомасса, 2 — численность.

Для биомассы и численности зоопланктона Рыбинского водохранилища характерна двугорбность кривых сезонных изменений. Анализ изменений численности и биомассы отдельных видов показывает, что из руководящих кладоцер в течение года *Bosmina coregoni* (рис. 6) дает явную двугорбную кривую с максимумами в июле и октябре. У *Chydorus sphaericus* (рис. 7) двугорбность выражена слабее, а у *Daphnia hyalina* (рис. 8) наблюдается один максимум численности в июне и биомассы в июле. Среди копепод двугорбность кривой численности и биомассы

в июле—августе и октябре наблюдается у *Diaptomus graciloides* и *D. gracilis*, как показано на рис. 10, у *Mesocyclops leuckarti* одна вершина численности и биомассы в июне (рис. 9).

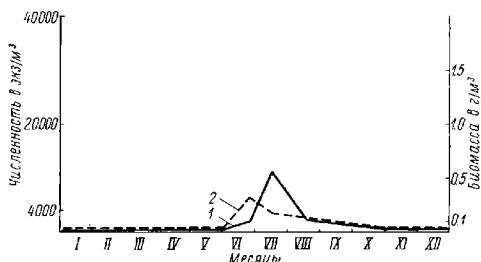


Рис. 8. Динамика биомассы и численности *Daphnia hyalina* в 1952 г.

1 — биомасса, 2 — численность.

Среди коловраток (рис. 11) двувёршинную кривую численности имеют: *Colpochilus unicornis* с максимумами в июне и августе, *Keratella*

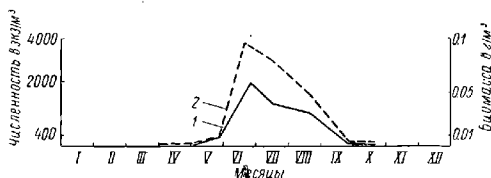


Рис. 9. Динамика биомассы и численности взрослых *Mesocyclops leuckarti* в 1952 г.

1 — биомасса, 2 — численность.

cochlearis в июне и сентябре, *K. quadrata* в мае и июле. При этом интересно, что максимум развития одного вида керателл приходится на

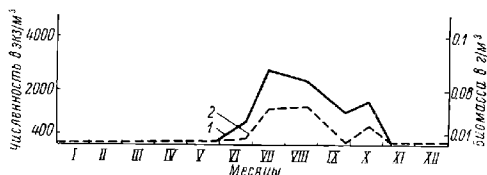


Рис. 10. Динамика биомассы и численности *Diaptomus graciloides* и *D. gracilis* в 1952 г.

1 — биомасса, 2 — численность.

минимум развития другого, и только в сентябре *Keratella quadrata* одновременно с *K. cochlearis* даст, правда очень незначительное, повышение

численности. Коловратки *Notholca longispina* и *Polyarthra trigla* оба дают один пик массового развития в июле.

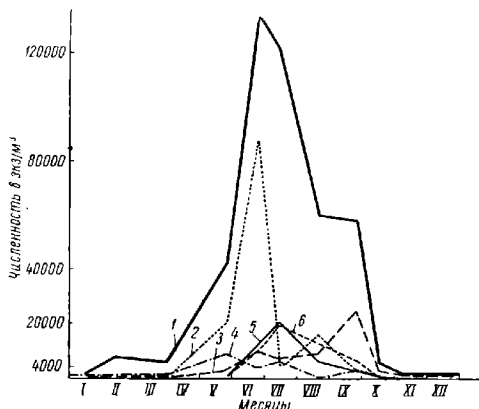


Рис. 11. Динамика численности основных видов коловраток в течение 1952 г.

1 — общая численность, 2 — *Conochilus unicornis*, 3 — *Keratella cochlearis*, 4 — *K. quadrata*, 5 — *Notholca longispina*, 6 — *Polyarthra trigla*.

Сопоставляя кривые численности и биомассы руководящих форм (рис. 6—11), нетрудно заметить, что у кладоцер повышению биомассы

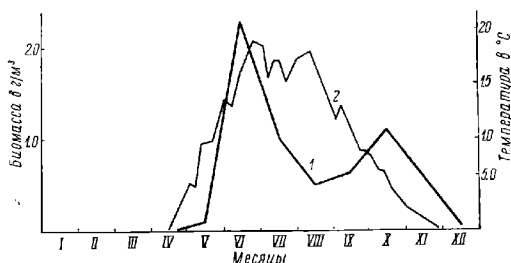


Рис. 12. Динамика биомассы зоопланктона и температуры воды в 1952 г.

1 — биомасса, 2 — температура.

обычно предшествует повышению их численности, что объясняется, естественно, появлением большого количества молоди.

В общем, динамика зоопланктона по составу и по количеству (биомассе) носит явно двувёршинный характер. Два подъема биомассы зоопланктона разделены периодом значительного понижения.

Сопоставляя кривые динамики зоопланктона с кривой температуры воды (рис. 12), легко видеть, что они не совпадают. Если весной первый подъем биомассы зоопланктона идет одновременно с повышением температуры, то во второй половине лета кривые имеют обратный ход и минимум биомассы зоопланктона почти соответствует максимуму температуры. Отсюда можно сделать заключение, что падение биомассы зоопланктона и прежде всего босмин и дафний в конце лета вызвано другими причинами. Возможно, что оно связано с ритмом жизненных циклов ракообразных. Из литературы (Гусева, 1952) известно, что максимум развития бактерий и фитопланктона обычно предшествует всплеске зоопланктона и поэтому максимум фито- и зоопланктона никогда не совпадает. Интересно при этом отметить, что как раз массовое развитие диатомовых водорослей, совпадающее с максимумом содержания железа в воде (Гусева, 1947), несколько предшествует массовому развитию босмины и также дает два пика весной и осенью, и, наоборот, повышение содержания в воде P_2O_5 , способствующее массовому развитию синезеленых водорослей, соответствует падению биомассы ракообразных в водоеме, так как синезеленые являются плохим кормом для зоопланктона (Гаевская, 1946; Родина, 1948). По мнению других авторов (Разумов, 1948), массовое развитие синезеленых водорослей оказывает отрицательное влияние на сапрофитные бактерии, которые играют большую роль в питании ветвистоусых ракообразных. Но более вероятно прямая связь с условиями питания рачков-фильтратов. Может быть падение их биомассы в августе есть следствие уменьшения количества бактерий в предшествующие недели. Весьма вероятно также, что одной из причин, вызывающих падение биомассы и численности в августе, является выедание зоопланктона рыбами и хищными планктонными ракообразными. Среди планктонных беспозвоночных хищниками в открытой части являются *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Heterosope*, частично и некоторые циклопы: первые два в летние месяцы являются массовыми формами.

Планктонное питание рыб наиболее интенсивно в летние месяцы, когда в водохранилище много планктонной молодежи разных видов.

Таким образом, падение биомассы в августе скорее всего вызвано целым рядом обстоятельств, а не одним фактором.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЗООПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Интересно сравнение данных по биомассе и качественному составу зоопланктона Рыбинского водохранилища с данными по другим водоемам. Видовой состав зоопланктона Рыбинского водохранилища мало чем отличается от состава планктона Угличского (Себенцов и Мейснер, 1947), Ивановского (Неизвестнова-Жакина, 1941), Учинского (Рылов, 1941) водохранилищ и озер средней полосы Союза (Лепнева, 1950; Жакин, 1950).

Численное преобладание ракообразных над коловратками, характерное для водохранилищ, в 1952 г. имело место в Рыбинском водохранилище только в августе и октябре,¹ но основу биомассы в течение всего года в Рыбинском водохранилище составляли ракообразные.

Сравнивая численность зоопланктона Рыбинского и Учинского водохранилищ, можно заметить, что максимумы их почти совпадают. То же

¹ Преобладание ракообразных наблюдалось также в водохранилищах Ивановском (Неизвестнова-Жакина, 1941) и Днепровском (Мельников, 1939).

можно предположить в отношении биомассы. К сожалению, данных по биомассе зоопланктона внутренних пресных водоемов опубликовано очень мало. Приводим для сравнения немногие имеющиеся данные по внутренним водоемам, а также по Таганрогскому заливу и Азовскому морю.¹

Как видно из табл. 6, биомасса зоопланктона Рыбинского водохранилища в летние месяцы довольно высока. Она выше, чем в полоях Дона и Волги и чем в Азовском море.

Таблица 6

| Водоемы | Биомасса зоопланктона, в г/м ³ | Месяц, год |
|-------------------------------|---|------------------|
| Рыбинское водохранилище . . . | 1.40 | VI—VII—VIII 1952 |
| Веселовское водохранилище . . | 8.4 | V—VII 1947 |
| Уральские озера: | | |
| Турояк | 0.27 | VIII 1947 |
| Сивара | 0.26 | VII |
| Чебаркуль | 0.49 | VIII |
| Шарташ | 1.90 | VII |
| Аксайско-Донское займище . . | 0.22 | IV—V |
| Полои дельты Волги | 0.40 | V—VI |
| Кубанские лиманы | 4.82 | V |
| Таганрогский залив | 2.1 | VI—VII—VIII 1949 |
| Азовское море | 0.6 | VII—VIII |

Если сравнить ее с биомассой озер горного Урала, то, по терминологии Уломского, Рыбинское водохранилище можно приравнять к эвтрофным водоемам этой полосы, а по отношению к другим сравниваемым водоемам Рыбинское водохранилище является скорее среднекормным. Киселева (1954) в своей работе тоже отмечает, что по биомассе зоопланктона Рыбинское водохранилище приближается к среднекормным озерам бассейна Балтийского моря и Урала. Но по ее данным, в 1948 г. средняя биомасса ракообразных зоопланктона в июле и сентябре составляла только 0.216—0.300 мг/м³. Возможно, что в 1952 г. весь комплекс условий развития зоопланктона был более благоприятным и поэтому биомасса была выше, чем в 1948 г., однако следует принять во внимание различия в методике сбора и обработки материала, особенно в вычислении биомассы по средним весам.

Для сравниваемых озер и водохранилищ характерно, что основу биомассы зоопланктона летом составляют кладоцеры, а зимой и ранней весной — копеподы и коловратки, в отличие от Таганрогского залива и Азовского моря, в которых по биомассе на первом месте стоят копеподы.

По данным, полученным на основании сопоставления планктона с питанием молоди рыб в различных водоемах Донских и Кубанских рыбхозов, интенсивное питание личинок и молоди судака наблюдается уже при биомассе кормового зоопланктона 0.5—0.6, даже 0.3 г/м³ (Ф. Д. Мордухай-Болтовской, 1954б). В то же время в Рыбинском водохранилище в летние месяцы биомасса зоопланктона составляла 0.5—2 г/м³. О благоприятных условиях питания летом 1952—1953 гг. говорят высокие индексы наполнения желудка молоди судака и окуни. Так, по материалам

¹ Использовались данные Харина (1948), Уломского (1951), Пидык и Новожиловой (1951).

нашей лаборатории, в июне 1953 г. средний индекс по судаку 270, а по окуню 270.8.

Повидимому, зоопланктон Рыбинского водохранилища в летние месяцы достаточно богат для того, чтобы обеспечить интенсивное питание рыб-планктофагов и планктоноядной молоди хищных и бентосоядных рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Бородич Н. Д. 1950. Горизонтальное распределение планктона в Волжском отроге. Тр. НИИС «Борок», в. 1.
- Гаевская Н. С. 1946. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов, ч. IV. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., т. LI, в. 2.
- Гусева К. А. 1947. Причины периодичности в развитии фитопланктона в водоеме. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., т. LII, в. 6.
- Гусева К. А. 1952. Цветение воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., т. IV.
- Жадин В. И. 1950. Жизнь в искусственных водоемах. Жизнь пресных вод СССР, т. I.
- Киселева Е. И. 1954. Планктон Рыбинского водохранилища. Труды проблемы. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. II (Проблемы гидробиологии внутренних вод, 2).
- Лепнева С. Г. 1950. Жизнь в озерах. Жизнь пресных вод СССР, т. I.
- Мануйлова Е. Ф. 1955. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. Наст. в.
- Мельников Г. Б. 1939. Дніпровське водосховище. Зоопланктон водосховища. Вісник Дніпропетр. гідробіолог. ст., т. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954а. Материалы по среднему весу беспозвоночных. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954б. К вопросу о выращивании молоди судака в рыбхозах на Дону. Вопросы ихтиологии, вып. 2.
- Неизвестова-Жакина Е. С. 1941. Планктон Ивановского водохранилища. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, в. 1.
- Овчинников И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Тр. НИИС «Борок», в. I.
- Пицк Г. К. и А. Н. Новожилова. 1951. О динамике зоопланктона Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. н.-п. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., в. 15.
- Разумов А. С. 1948. Взаимоотношение между сапрофитными бактериями и планктонными водорослями. Сб. «Вопросы санитарной бактериологии». Изд. АМН.
- Родина А. Г. 1948. Водоросли как пища Cladocera. ДАН СССР, т. LIX, № 2.
- Рылов В. М. 1941. Зоопланктон Учинского водохранилища. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, в. 1.
- Себенцов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всероссийск. н.-п. инст. пруд. рыбн. хоз., т. IV.
- Уломский С. Н. 1951а. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., т. 3.
- Уломский С. Н. 1951б. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. 1.
- Харин Н. И. 1948. Зоопланктон Манычских водоемов. Уч. зап. Ростовск. н./Д. Гос. унив. им. Молотова, т. 12.

И. И. Соколов

ВОДЯНЫЕ КЛЕЩИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Настоящая статья представляет собой результат обработки коллекции водяных клещей (Hydrachnellae), переданной мне для определения биостанцией «Борок».

Основным районом сборов служил Волжский отрог Рыбинского водохранилища и некоторые впадающие в него реки, значительно меньшая доля материала падает на само водохранилище.

Сборы производились научными сотрудниками станции И. Ф. Овчинниковым и, частично, А. Л. Ильинским в различные сезоны 1949—1952 гг. В качестве орудия лова служил дночерпатель Бёрджа, преимущественно размера $1/25$ м². Хотя при проведении соответствующих гидробиологических работ путем гидрологических разрезов водяным клещам не уделялось специального внимания, тем не менее по этой группе был получен довольно значительный материал.

Всего нами было обработано 142 пробы, которые содержали в общей сложности 500 экз. водяных клещей, относящихся к 37 различным видам и одной разновидности.

Приводим систематический список всех найденных видов с указанием их местонахождения.

HYDRACHNELLAE

Сем. LIMNOCHORIDAE

1. *Limnochares aquatica* (L.).

Волжский отрог на разрезе Могильцы—Вертея, 14 II 1950; р. Ильдь—пловая форма.

Сем. EYLAIIDAE

2. *Eylais hamata* Koch.

Шуморовский о-в, 29 VI 1949.

3. *Eylais discreta* Koen.

Мелководья у Борка, 15 VI и 6 VII 1951, ♀.

4. *Eylais tantilla* Koen.

Мелководья у Борка, 22 VIII 1951.

Сем. HYDRYPHANTIDAE

5. *Hydryphantes placationis* Thor.

Залив р. Ильдь у дер. Мурзино, 7 VI 1951.

6. *Hydryphantes dispar* (U. Schaub.).

Р. Ильдь у дер. Мурзино, 24 VIII 1951.

Сем. HYDRODROMIDAE

7. *Hydrodroma* (syn. *Diplodontus auct.*) *despiciens* (O. Müller).

Р. Ильдь, мелководья у Борка, 21 VIII 1951.

Сем. LIBERTIIDAE

8. *Lebertia* (*Pilolebertia*) *inaequalis* (C. Koen) S. Thor.

Форма 2-го членика пальпы (горбом посредине) соответствует рисунку Тора. На II паре ног: на 4-м членике — 0, на 5-м 3 плавательных волоска: на IV паре — 5 и 8 (9) плавательных волосков; на 1-м членике 4 шипа, 6 вентральных волосков. У самки на половых створках около 15 волосков, у самца — около 24. Общий конец II эпинер несколько шире, чем указывается.

Выше устья р. Корожечной, 10 V 1951; разрез Сменцево—Глебово, 27 III 1951; Волжский отрог в 2 км от Юршинского о-ва, 15 III 1951.

9. *Lebertia* (*Mixolebertia*) *schmidti* S. Thor. (рис. 1 и 2).

Шов между эпинерами II укорочен у самки сильнее, чем у самца. На 3-м членике пальпы дистальная из трех внутренних щетинок прикреплена обычно более проксимально, ближе к средней щетинке, чем у экземпляра на рис. 2. На 1-м членике IV пары ног около 7 шипов.

На разрезе Борок—Коприно, в разное время 1949—1952 гг., район Сутки; Гридинский залив, 25 VI 1952; у с. Еремейцево, 11 V, 27 VII и 12 X 1951; у железнодорожного моста, 11 V и 12 X 1951; разрез Легково—Дуброво, 8 VII 1951; разрез Сменцево—Глебово, 27 VIII 1951; против р. Юхоти, 23 VII 1951; русло Волги у Каменника, 23 VI 1952; р. Молога у заповедника, 26 VI 1952; р. Корожечная, 14 X 1951, 1 экз.

10. *Lebertia* (*Apolebertia*) *dubiaeformis* Sokol. (рис. 3 и 4).

Самец до сих пор не был известен. Меньше самки, хотя вообще размеры колеблются у обоих полов. Морщинистость кожи у некоторых экземпляров незаметна, в то время как пористость резко выражена. На 1-м членике ноги IV пары 7 шипов. Число волосков на внутреннем крае половых створок у самца не менее 32, у самки около 17.

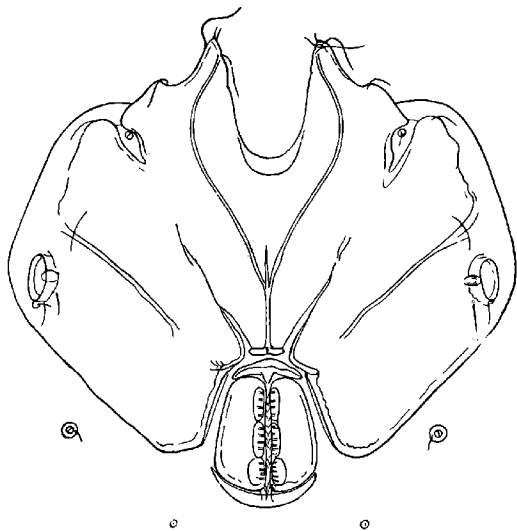


Рис. 1. *Lebertia schmidtii* S. Thor ♀, эпимеральная область.

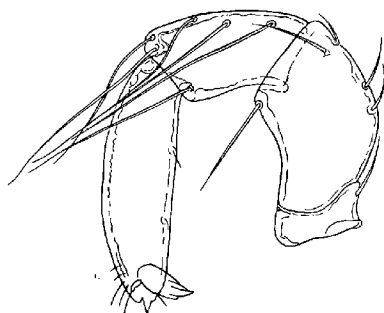


Рис. 2. *Lebertia schmidtii* S. Thor, правая палепа с внутренней стороны.

Разлив у с. Еремейцево, 12 X 1951; выше с. Еремейцево, 25 VII 1951; разрез Борок—Коприно, 3 VI 1950 и 27 IX 1951; разлив против р. Юхоти у острова, 23 VI 1951; русло р. Мологи у заповедника, 26 VI 1952; р. Корожечная, 14 X 1951.

Сем. LIMNESIIDAE

11. *Limnesia maculata* (O. F. Müller).

Разрез Борок—Коприно; разрез Брейтово—Измайлово; разрез у Красной Учмы, 25 V 1952; у Рожновского мыса, 23 VI 1952; Югский

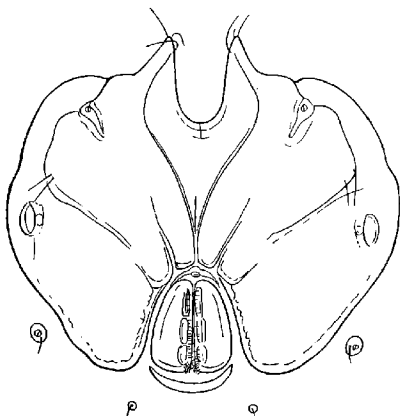


Рис. 3. *Lebertia dubiaeformis* Sokol., ♂, эпимеральная область.

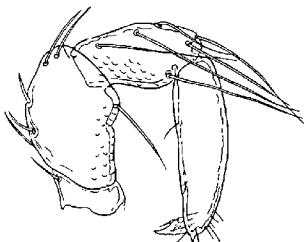


Рис. 4. *Lebertia dubiaeformis* Sokol., левая пальпа с внутренней стороны.

пролив, 12 VII 1950; у железнодорожного моста; у с. Еремейцево; выше устья р. Корожечной, 10 V 1951; разрез Верхне-Никульское—Глинник, 18 VIII 1950; у с. Златоручья, 23 VIII 1951; Шуморовский о-в, 29 VI 1949; Волжский отрог, 15 III 1951; р. Ильдь; фарватер р. Учмы, 13 X 1951; р. Сутка, 17 V 1951; залив и пойма р. Чеснавы, 25 VI 1950; р. Молога, русло и пойма; водораздел Волги и Шексны, 23 VI 1952.

12. *Limnesia undulata* (O. F. Müll.).

Разрез Легково—Дуброво, 25 V 1951; ниже дер. Мурзино, 10 VIII 1950; залив р. Ильди, 10 VIII 1950; левая часть поймы р. Мологи, 25 VI 1952.

13. *Limnesia fulgida* C. L. Koch.

Зона временного затопления на р. Ильди, 27 X 1951.

Сем. HYGROBATIDAE

14. *Hygrobates longipalpis* Herm.

Разрез торфяной остров—бывший г. Молога, 23 X 1951.

15. *Hygrobates nigromaculatus* (Lebert.).

Разрез торфяной остров—бывший г. Молога, 23 X 1951; разрез Сутка—Петраково, 10 II 1950; водораздел Волги и Шексны, 23 VI 1952.

Сем. *UNIONICOLIDAE*16. *Unionicola (Hexatax) crassipes* (O. F. Müll.).

Разрез Борок—Коприно; разрез Сутка—Петраково, 10 II 1950; р. Ильдь у Шуморовки, 15 XII 1950.

17. *Neumania deltoides* (Piers.).

Разлив у с. Еремейцево, 12 X 1951; разрез Борок—Коприно, 27 IX 1951; разрез Верхне-Никольское—Глиняник, 18 VIII 1950; ниже дер. Мураино, 18 VIII 1950; разлив р. Сутки близ Шуморовки, 18 VIII 1950; разрез Сутка—Петраково, 17 V 1951; р. Ильдь ниже дер. Мураино, 10 VIII 1950; р. Ильдь у Шуморовки, 15 XII 1950.

18. *Neumania vernalis* (O. F. Müll.).

Р. Ильдь у дер. Мураино, 24 VIII 1951.

19. *Neumania spinipes* (O. F. Müll.).

Р. Ильдь у дер. Мураино, 24 VIII 1951.

Сем. *PIONIDAE*20. *Forelia liliacea* (O. F. Müll.).

Разрез Борок—Коприно, 2 X 1950; разрез Легково—Дуброво, 24 VII 1950 и 8 VII 1951; Шуморовский о-в, 29 VI 1949.

21. *Forelia variegator* (C. L. Koch).

Выше устья р. Корожечной, 10 V 1951; разрез Борок—Коприно, 27 VI 1952.

22. *Piona coccinea coccinea* (C. L. Koch).

Разрез Борок—Коприно, разные месяцы 1949—1952 гг.; разрез Легково—Дуброво, 24 VII 1950 и 25 V 1951; у с. Еремейцево, 12 X 1951; у железнодорожного моста, 12 X 1952; устье Латки, Могилицы, 2 IV и 10 VIII 1951; разлив ниже дер. Мураино, 10 VIII 1950; Шуморовский о-в, 29 VI 1949; разрез Сутка—Петраково, 10 II 1950; разрез Могилицы—Веретей, 14 II 1950; Югский пролив, 12 VII 1950; разрез Брейтово—Измайлово, 19 VI и 13—14 IX 1950; р. Ильдь, у Шуморовки, 15 XII 1950; фарватер р. Учмы, 13 X 1951; р. Чеснава, 25 VII 1950; р. Молога и водораздел Волги и Шексны, 25 VI 1952.

23. *Piona coccinea stjördalensis* S. Thor.

Разрез Борок—Коприно; Гридинский залив, 25 VI 1952; залив р. Ильдь, 10 VIII 1950.

24. *Piona uncata* (Koen.).

Русло Волги у Каменниковского о-ва, 23 VI 1952; залив р. Чеснавы, 25 VI 1952.

25. *Piona disparilis* (Koen.).

Разрез Борок—Коприно, 31 VII 1950 и 25 VII 1951; разлив у с. Еремейцево, 12 X 1951.

26. *Piona variabilis* (C. L. Koch).

Русло р. Чеснавы против пристани, 25 VII 1950; мелководья у Борка, 23 VI 1951.

27. *Piona rotunda* (Krmr).

Русло р. Чеснавы, 25 VII 1950; р. Молога, 25 VI 1952.

28. *Piona rotundoides* (S. Thor).

У данного экземпляра полные пластинки далеко выдаются за задние углы эпимер IV, но число присосок около 25.

Разрез Борок—Коприно, 31 VII 1950.

Сем. MIDEIDAE

29. *Midea orbiculata* (O. F. Müll.).

Югский пролив, 12 VII 1950; р. Молога, 25 VI 1952.

Сем. MIDEOPSIDAE

30. *Mideopsis orbicularis* (O. F. Müll.).

Разрез Борок—Коприно, в разные месяцы 1949—1952 г.; у с. Еремейцево, 12 X 1951; разрез Легково—Дуброво, 8 VIII 1951; разрез Сменцево—Глебово, 27 III 1951; разлив ниже дер. Мурзино, 10 VIII 1950; разрез Сутка—Петраково, 10 II 1950 и 17 V 1951; разрез Сутка у дер. Позднеевки, 12 VIII 1950; левая часть поймы р. Мологи, 25 VI 1952.

Сем. ARRHENURIDAE

31. *Arrhenurus* (A.) *maculator* (O. F. Müll.).

Зона временного затопления на р. Ильди, 27 X 1951; р. Ильдь у дер. Мурзино, 24 VIII 1951.

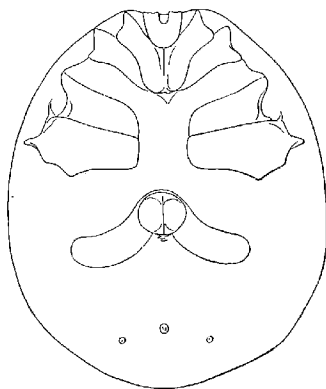


Рис. 5. *Arrhenurus abbreviator* Berl., ♀, вид с вентральной стороны.

32. *Arrhenurus* (A.) *affinis* Koen.

Зона временного затопления на р. Ильди, 27 X 1951.

33. *Arrhenurus* (A.) *abbreviator* Berlese (рис. 5).

Зона временного затопления на р. Ильди, 27 X 1951 — этот вид приводится для фауны СССР впервые.

34. *Arrhenurus* (A.) *crassicaudatus* Kramer.

Разрез Борок—Коприно, 1949—1952 гг.; у железнодорожного моста, 12 X 1951; у с. Еремейцево, 12 X 1951; разрез ниже дер. Мурзино, 10 VIII 1950; р. Ильдь, зона временного затопления, 27 X 1951; фарватер р. Учмы, 12 X 1951; р. Чеснава, 25 VII 1950; район Хохотки, 31 VII 1950.

35. *Arrhenurus* (A.) *crenatus* Koen.

Р. Ильдь, у дер. Мурзино, 24 VIII 1951.

36. *Arrhenurus* (A.) *tricuspikator* (O. F. Müll.).

Залив р. Ильди, левый берег ниже дер. Мурзино, 10 VIII 1950.

37. *Arrhenurus* (*Megaluracarus*) *globator* (O. F. Müll.).

Зона временного затопления на р. Ильди, 27 X 1951; р. Ильдь у дер. Мурзино, 24 VIII 1951.

38. *Arrhenurus* (*Micruracarus*) *forpicatus* Neum.

Зона временного затопления на р. Ильди, 27 X 1951.

Для получения более наглядной картины распределения в обследованном районе указанных 38 форм гидрахпелл целесообразнее всего рассмотреть в отдельности, с одной стороны, виды, встречающиеся в самом Рыбинском водохранилище и Волжском отроге, а с другой стороны, — виды, обнаруженные в реках, впадающих в водохранилище.

Начнем с Волжского отрога, поскольку основной материал относится именно к нему. В общей сложности на него падает 97 проб, взятых в разные месяцы 1949—1952 гг. Как уже указывалось, пробы брались дпочерпателям во время производства гидрологических разрезов в самых различных участках Волжского отрога. По количеству разрезов отдельные участки были затронуты весьма неодинаково. Подавляющее количество проб, именно 52 пробы, приходится на направление Борок—Коприно, на разрез Легково—Дуброво падает 7 проб, на разрез у с. Еремейцево — 6 проб. На остальные 20 разрезов, затрагивающих различные другие участки, по большей части единично, приходится в общей совокупности 32 пробы. Впрочем указанная неравномерность, поскольку можно судить по видовому составу клещей на отдельных станциях, вряд ли отражается сколько-нибудь существенным образом на полученной нами общей картине распределения их в Волжском отроге водохранилища.

Несмотря на то, что гидрахпеллы попадались в пробах по большей части в ограниченном количестве, часто в единичных экземплярах, тем не менее здесь удалось обнаружить в общем 18 видов и 1 разновидность — количество, позволяющее довольно определенно судить об общем характере гидракаринофауны Волжского отрога. Полученные нами результаты представлены суммарно в табл. 1, где отдельные виды расположены в порядке частоты встречаемости.

Как видно из табл. 1, основной тон по частоте встречаемости и по количеству экземпляров задают здесь 4 вида: *Piona coccinea coccinea*, *Lebertia schmidtii*, *Limnesia maculata* и *Mideopsis orbicularis*. Заметно реже встречаются следующие 5 форм: *Neumania deltoides*, *Piona coccinea stjórdalensis*, *Lebertia dubiaeformis*, *Arrhenurus crassicaudatus* и *Limnesia undulata*. Остальные 10 видов были обнаружены по большей части на единичных станциях и в очень ограниченном числе, часто в одном лишь экземпляре.

В эколого-географическом отношении почти все указанные виды представляют собой широко распространенные в палеарктике формы, носящие эвритермический и до известной степени эвритопный характер. Исключение составляют пока два вида рода *Lebertia*, поскольку экология их и географическое распространение еще не достаточно выяснены. Так, *L. (Mixolebertia) schmidtii* S. Thor была обнаружена до сих пор в Выгозере

Таблица 1

Частота нахождения водяных клещей на разных разрезах Волжского отрога¹

| Названия видов | Разрезы | | | | |
|---|-------------------|---------------------------|------------------------|------------------------------------|---------------------------|
| | Борок— Коприно | Легко- во—Дуб- рово | у с. Ермей- цево | 20 раз- личных разре- зов | всего экзем- пляров |
| <i>Piona coccinea coccinea</i> | 33 (217) | 2 (2) | 11 (2) | 17 (9) | 63 (34) |
| <i>Lebertia schmidtii</i> | 21 (17) | 2 (2) | 8 (5) | 8 (7) | 39 (31) |
| <i>Limnesia maculata</i> | 9 (9) | — | 1 (1) | 23 (9) | 33 (19) |
| <i>Mideopsis orbicularis</i> | 15 (10) | 1 (1) | 3 (3) | 12 (8) | 31 (32) |
| <i>Neumania deltoidea</i> | 1 (1) | — | 8 (1) | 8 (4) | 17 (6) |
| <i>Arrhenurus crassicaudatus</i> | 8 (5) | — | 2 (2) | 3 (2) | 13 (9) |
| <i>Piona coccinea stjórdalensis</i> | 5 (3) | 2 (2) | 1 (1) | 1 (1) | 9 (6) |
| <i>Lebertia dubiaeformis</i> | 2 (2) | — | 5 (3) | 1 (1) | 8 (6) |
| <i>Limnesia undulata</i> | — | 6 (2) | — | 2 (2) | 8 (4) |
| <i>Hygrobatas nigromaculatus</i> | 1 (1) | — | — | 4 (3) | 5 (4) |
| <i>Unicicola crassipes</i> | 4 (3) | — | — | 1 (1) | 5 (4) |
| <i>Forelia liliacea</i> | 1 (1) | 2 (2) | — | 1 (1) | 4 (3) |
| <i>Piona disparilis</i> | 2 (1) | — | 1 (1) | 1 (1) | 4 (3) |
| <i>Lebertia inaequalis</i> | — | — | — | 3 (3) | 3 (3) |
| <i>Forelia variegator</i> | 1 (1) | — | 1 (1) | 1 (1) | 3 (3) |
| <i>Eylais hamata</i> | — | 1 (1) | — | 1 (1) | 2 (2) |
| <i>Limnochares aquatica</i> | — | — | — | 1 (1) | 1 (1) |
| <i>Piona rotundoides</i> | 1 (1) | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Midea orbiculata</i> | — | — | — | 1 (1) | 1 (1) |
| Всего видов | 14 | 7 | 10 | 18 | 19 |

(Карелия), некоторых озерах Большеземельской тундры и некоторых озерах Камчатки, а *L. (Apo)lebertia dubiaeformis* Sokol. была известна пока лишь из Карельских озер — Габозера и Сайзера.

Следует вместе с тем отметить отсутствие многих, также широко распространенных представителей так называемой зарослевой фауны, что объясняется взятием указанных проб дночерпателем в участках, лишенных зарослей макрофитов, часто на относительно значительных глубинах, например на разрезе Борок—Коприно до 16 м, на разрезе Легково—Дуброво до 19 м.

При составлении табл. 2 характер грунта, который отмечен на переданном нам общем перечне для всех проб, во внимание не принимался, поскольку громадное большинство найденных форм является хорошими плывцами и поэтому находится лишь в косвенной зависимости от грунта и связано больше с наличием тех активно передвигающихся организмов, которые служат для них основным источником питания — различные рачки, мелкие личинки насекомых, сами гидрахнеалы и т. п.

Что касается собственно Рыбинского водохранилища, то относящийся к нему материал был представлен всего 13 пробами, заключавшими в себе 52 экземпляра клещей. Здесь было констатировано 10 различных видов и 1 разновидность. Распределение их по различным участкам водохранилища видно из табл. 2.

¹ В табл. 1—3 первые цифры обозначают число экземпляров, цифры в скобках — число проб.

Таблица 2

Частота встречаемости отдельных видов водяных клещей в некоторых участках Рыбинского водохранилища

| Названия видов | Названия участков | | | | | | |
|---|---------------------|------------------------|------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------|---------------|
| | у бывшего г. Мологи | торфяное о-ва у Мологи | Гридинский залив | водораздел Волги и Шексны | разреэ Грейгоно-Измайлово | у Рожновского мыса | Югский пролив |
| <i>Limnesia maculata</i> | 4 (2) | — | — | 12 (1) | 4 (1) | 1 (1) | 2 (1) |
| <i>Piona coccinea coccinea</i> | 1 (1) | — | — | 2 (2) | 4 (3) | — | 1 (1) |
| <i>Piona coccinea stjördalensis</i> | — | — | 1 (1) | — | — | — | — |
| <i>Lebertia schmidtii</i> | 1 (1) | — | 1 (1) | 1 (1) | — | — | 1 (1) |
| <i>Lebertia dubiaeformis</i> | 8 (1) | — | — | — | — | — | — |
| <i>Piona rotunda</i> | 4 (1) | — | — | — | — | — | — |
| <i>Hygrobatas nigromaculatus</i> | — | 1 (1) | — | 1 (1) | — | — | — |
| <i>Midea orbiculata</i> | 1 (1) | — | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Limnesia undulata</i> | 1 (1) | — | — | — | — | — | — |
| <i>Hygrobatas longipalpis</i> | — | 1 (1) | 1 (1) | — | — | — | — |
| <i>Piona uncata</i> | — | — | — | 1 (1) | — | — | — |
| Всего видов | 7 | 2 | 3 | 5 | 2 | 1 | 4 |

Из общего числа 11 отмеченных здесь форм наибольшую частоту встречаемости обнаружили 3 вида: *Limnesia maculata*, *Piona coccinea* и *Lebertia schmidtii*. Остальные попадались почти исключительно в единичных экземплярах. Материал является, таким образом, недостаточным для общей характеристики фауны гидрахнелл водохранилища. Дальнейшие исследования должны несомненно увеличить общий список форм. Только в отношении трех упомянутых видов можно уже сейчас предположить, что они представляют собой тот небольшой комплекс, который окажется, вероятно, основным для всего водоема. За это говорит и то, что как раз эти 3 вида являются наиболее характерным элементом в комплексе видов из Волжского отрога.

Большинство остальных видов найдено также в Волжском отроге, за исключением *Hygrobatas longipalpis*, *Piona rotunda* и *P. uncata*, что является чистой случайностью.

Иная картина получается при ближайшем рассмотрении видового состава клещей, добытых в различных реках, впадающих в водохранилище. К сожалению, приходящийся на долю последних материал значительно беднее. Он представлен всего 20 пробами (71 экз.) и относится в общей сложности к 5 рекам. Однако подавляющее количество проб падает на р. Ильдь (10 проб) и р. Чеснаву (6 проб). Всего здесь удалось констатировать 25 видов и 1 разновидность водяных клещей. В табл. 3 приводится их распределение по отдельным рекам.

При сравнении этого списка со списком видов из Волжского отрога, здесь насчитывается на 7 видов больше, несмотря на то, что общее количество проб было в пять раз меньше. Это обстоятельство не должно нас удивлять, поскольку большая часть проб из р. Ильди относится к участкам, богатым разнообразной водной растительностью, служащей, как известно, излюбленным местом пребывания большого количества видов гидрахнелл. Из означенного числа 26 форм 16 видов их отмечено в списке

Таблица 3

Частота встречаемости отдельных видов гидрахнелл в некоторых реках, впадающих в водохранилище

| Названия видов | Ильдь | Че- сна- ва | Сут- ка | Уч- ма | Корожеч- ная | Всего экземпля- ров |
|---|--------|-------------------|------------|-----------|-----------------|---------------------------|
| <i>Arrhenurus maculator</i> | 63 (3) | — | — | — | — | 63 (3) |
| <i>Limnesia maculata</i> | 16 (7) | 3 (2) | 1 (1) | 3 (1) | — | 23 (11) |
| <i>Arrhenurus globator</i> | 17 (2) | — | — | — | — | 17 (2) |
| <i>Piona coccinea coccinea</i> | 2 (1) | 6 (4) | — | 3 (1) | — | 11 (6) |
| <i>Piona coccinea stjórdalensis</i> | 2 (1) | — | — | — | — | 2 (1) |
| <i>Limnochares aquatica</i> | 11 (4) | — | — | — | — | 11 (4) |
| <i>Hydrodroma despicens</i> | 8 (5) | — | — | — | — | 8 (5) |
| <i>Neumania deltoides</i> | 5 (3) | — | 1 (1) | — | — | 6 (4) |
| <i>Piona uncata</i> | — | 4 (1) | — | — | — | 4 (1) |
| <i>Arrhenurus crassicaudatus</i> | 1 (1) | 1 (1) | — | 1 (1) | — | 3 (3) |
| <i>Piona rotunda</i> | — | 2 (2) | — | — | — | 2 (2) |
| <i>Piona variabilis</i> | — | 3 (2) | — | — | — | 3 (2) |
| <i>Hydryphantes dispar</i> | 2 (1) | — | — | — | — | 2 (1) |
| <i>Limnesia undulata</i> | 2 (1) | — | — | — | — | 2 (1) |
| <i>Arrhenurus affinis</i> | 2 (1) | — | — | — | — | 2 (1) |
| <i>Arrhenurus abbreviator</i> | 2 (1) | — | — | — | — | 2 (1) |
| <i>Hydryphantes placationis</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Lebertia schmidtii</i> | — | — | 1 (1) | — | — | 1 (1) |
| <i>Lebertia dubiaeformis</i> | — | — | — | — | 1 (1) | 1 (1) |
| <i>Limnesia fulgida</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Neumania spinipes</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Neumania vernalis</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Unicicola crassipes</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Arrhenurus crenatus</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Arrhenurus tricuspidator</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| <i>Arrhenurus forpicatus</i> | 1 (1) | — | — | — | — | 1 (1) |
| Всего видов | 21 | 6 | 3 | 3 | 1 | 26 |

гидрахнелл из Волжского отрога. Сюда относятся: оба вида р. *Hydryphantes*, *Hydrodroma despicens*, *Limnesia fulgida*, *Neumania vernalis* и *N. spinipes*, *Piona variabilis*, *P. rotunda*, *P. uncata*¹ и 7 видов рода *Arrhenurus*. Все они могут считаться более или менее характерными представителями «зреловой фауны», являясь по большей части широко распространёнными по всей Палеарктике эвритермическими формами. Интерес представляет нахождение среди них двух самок *Arrhenurus abbreviator* Berlese, поскольку этот вид, известный из Франции, Испании, Италии, Югославии, Румынии, Венгрии и Германии, в фауне СССР до сих пор не был обнаружен и приводится здесь впервые. Ни в одной из рек не было найдено реофильных форм, что объясняется тем, что они подцеры и не имеют течения. 12 видов из общего списка являются общими с Волжским отрогом.

Итак, можно сказать, что обработанные нами сборы биостанции позволили получить для обследованного района Рыбинского водохранилища довольно определенную картину придонной фауны клещей. Следует,

¹ Оба вида *Piona* найдены в самом водохранилище.

однако, заметить, что, поскольку ловы производились дночерпателем, а этим прибором вылавливается, несомненно, далеко не все количество приходящихся на охватываемую им площадь ($1/_{25}$ м) дна таких мелких и при том хорошо плавающих форм, как водяные клещи, то при комбинации с иной методикой ловов (сачок, салазочный трал и т. п.) будет вне всякого сомнения обнаружен и ряд других видов гидрахнелл. Для более полной характеристики фауны последних желательны дополнительные сборы в прибрежной зоне водохранилища, в особенности в участках с богатой водной растительностью.

Г. В. Никольский

О БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВАХ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА НА ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Перед рыбной промышленностью нашей страны поставлена задача значительного увеличения вылова рыбы. В рыбном хозяйстве внутренних водоемов это связано не только, а пожалуй, в большинстве районов и не столько, с освоением новых рыбных ресурсов или усилением использования недоиспользуемых видов, сколько с повышением продуктивности стад промысловых рыб, паселяющих наши внутренние водоемы, с реконструкцией их фауны и обеспечением тем самым увеличения их продуктивности и повышения качества сырья.

Решение этой задачи, естественно, возможно только на основе знания и использования тех закономерностей, которым подчиняются биологические процессы, происходящие во внутренних водоемах.

Отсюда понятно, что при построении рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах необходима разработка и тех биологических основ, на которых это хозяйство должно строиться.

В этой статье я лишен возможности остановиться на всех тех даже основных вопросах, которые перед нами стоят в области разработки биологических основ рыбного хозяйства внутренних водоемов. Я могу коснуться лишь тех, на которые, как мне представляется, должно быть обращено наибольшее внимание.

По мнению большинства биологов рыбохозяйственников, основной проблемой, которая стоит сейчас перед нами в деле разработки биологических основ рыбного хозяйства во внутренних водоемах, является «проблема повышения продуктивности водоемов», или, точнее, проблема повышения продуктивности популяций промысловых организмов в водоемах.

Важнейшим положением нашей современной трактовки проблемы продуктивности является представление о продуктивности водоемов как результата взаимодействия организмов, их среды и формы хозяйства. Рассматривая проблему продуктивности водоемов, как и проблему плодородия почвы, как биолого-экономическую проблемы, мы исходим из положения, что форма хозяйства является важнейшим элементом, определяющим продуктивность водоемов. Конечно, при этом не отрицается тот очевидный факт, что продуктивность водоемов есть объективное свойство водоемов, — но только в том смысле, что в живой природе всегда идет процесс воспроизводства живого, однако естественно, что целесообразно этот процесс воспроизводства жизни в водоемах называть их продуктивностью.

И не буду сейчас останавливаться на критике натуралистического представления о продуктивности водоемов. Ошибочность и бесплодность этой точки зрения сейчас достаточно ясна. Отмечу только, что, к сожалению, после пересмотра наших представлений о продуктивности водоемов и выработки правильной точки зрения в этом вопросе, мы еще не сформулировали достаточно четкого определения этого понятия. Несомненно, что это необходимо сделать возможно скорее.

Также я должен подчеркнуть, что мы, употребляя термин «потенциальная продуктивность» и понимая под этим возможный выход полезной продукции с неиспользуемого или недоиспользуемого водоема, должны рассматривать «потенциальную продуктивность» также в аспекте определенной формы хозяйства.

Я остановился на этом вопросе потому, что для нас очень важно отметить, что через форму хозяйства мы можем обеспечить высокую продуктивность водоемов.

На современном уровне хозяйства во внутренних водоемах мы можем в значительной мере взять под свой контроль все звенья воспроизводства хозяйственно ценной продукции и обеспечить достаточно полное управление им. При условии достаточного пополнения убыли, не превышающей воспроизводительной способности стада, численность стад промысловых видов определяется обеспеченностью пищей. Естественно, поэтому, что чем полнее используются промысловыми рыбами кормовые ресурсы водоема, тем выше его продуктивность, тем больше выход продукции.

Поэтому мне представляется, что одним из основных разделов исследований, которые должны предшествовать разработке системы мероприятий, обеспечивающих повышение продуктивности того или иного водоема, является анализ кормовой базы рыб и характера ее использования последними. На основе этого анализа мы выявляем, с одной стороны, те кормовые ресурсы, которые недоиспользуются рыбами, и, с другой стороны, устанавливаем те противоречивые пищевые отношения между промысловыми и непромысловыми видами, которые ограничивают обеспеченность пищей промысловых рыб. Анализ многолетней и сезонной динамики кормовой фауны позволяет нам выявить, насколько стабильна обеспеченность пищей промысловых рыб на всех этапах их онтогенеза в различные годы. Естественно, что этот анализ должен сочетаться с анализом биологических показателей потребителей корма для того, чтобы мы могли оценить, насколько удовлетворяются их потребности. На основе этих материалов мы уже можем подойти к разработке проекта реконструкции ихтиофауны в целях обеспечения возможности получения от нее наибольшей продукции высокого качества. При этом приходится учитывать и то положение, что чем стабильнее и разнообразнее кормовая база, тем более разнообразную промысловую фауну мы можем создать в водоеме.

Общезвестно положение, что чем ближе к продуцентам в пищевой цепи стоит хозяйственно ценный биопродукт, тем выше выход продукции с такого водоема, разумеется при полном использовании кормовых ресурсов и при обеспечении нормального воспроизводства и сведения до минимума непродуцительной гибели объекта промысла. Естественно, однако, что практически мы никогда не имеем такого случая, когда максимальная продукция водоема может быть достигнута только за счет второго звена трофической цепи, т. е. за счет растительноядных или детритоядных рыб. Всегда, как правило, часть растительности и детрита не

может быть использована растительноядными рыбами и потребляется другими животными, которые могут служить кормом рыбам, питающимся зообентосом или зоопланктоном.

Надо также отметить, что обеспечение выхода продукции за счет растительноядных рыб делается возможным только в водоемах умеренных и низких широт, где имеет место достаточно длительный период вегетации, и растительноядные рыбы могут быть обеспечены пищей, позволяющей им накопить достаточное количество питательных веществ для проведения зимовки. В наших водоемах, как мне представляется, построение хозяйства с частичным использованием растительноядных рыб без подкорма, как правило, возможно в водоемах Европейской части СССР не севернее 50—55° с. ш. В более северных широтах построение хозяйства с использованием частично растительноядных рыб возможно только при условии подкорма. Практически в водоемах озерного типа (озера, водохранилища), а часто и в прудах, приходится строить хозяйство не только на втором, но и на третьем и четвертом звеньях трофической цепи, поскольку не все корма каждого ее звена могут быть использованы хозяйственно ценными организмами.

Если проектирование реконструкции использования кормовой базы существующих водоемов строится на основе анализа их кормовой базы, питания и пищевых связей рыб, то для вновь создаваемых водоемов, для которых эта работа имеет наибольшее значение, мы можем в значительной степени строить наши проекты на основе аналогий и, естественно, что эти наши построения будут носить более приближенный характер.

Разумеется, работа по поднятию продуктивности водоемов путем повышения обеспеченности пищей хозяйственно ценных рыб не может ограничиваться только реконструкцией использования существующей кормовой базы. Необходимо проведение широкого круга работ по увеличению и улучшению качества кормовой базы как путем вселения кормовых объектов, так и путем создания более благоприятных условий для местной кормовой фауны.

Мы все время говорили о мероприятиях, связанных с использованием естественной кормовой базы водоема, базирующейся как на естественном биостоке, так и на органических веществах грунтов и продуктах распада организмов. Однако построение рационального высокопродуктивного хозяйства иногда должно включать и удобрение и искусственный подкорм, даваемый на тех стадиях развития промысловых рыб или их кормовых объектов, когда они наиболее слабо обеспечены пищей. В наиболее совершенном виде эта форма повышения продуктивности водоемов приводит к своего рода «стойловому хозяйству», которое, пока, правда, возможно только в прудовых условиях.

Второй круг вопросов, с учетом которых должно вестись проектирование мероприятий по повышению продуктивности водоемов, — это вопросы пополнения стада. Мы постоянно, особенно в водохранилищах, сталкиваемся со случаями, когда условия воспроизводства стада нарушаются и величина пополнения не может обеспечить нормальной (т. е. обеспечиваемой кормами) численности стада, а кормовые ресурсы оказываются недоиспользуемыми. Для решения этой задачи необходимо в первую очередь установить, каковы те условия, которые вызывают снижение пополнения, и на каком этапе развития оно имеет место. В зависимости от этого, естественно, и включается в проект проведение той или иной системы мероприятий, обеспечивающей повышение урожайности.

И здесь не буду останавливаться на тех методах, которыми приходится пользоваться для повышения урожайности молоди. Это могут быть и искусственные нерестилища, которые оказываются необходимыми в случае недостатка естественного нерестового субстрата, что часто имеет место, особенно в водохранилищах, или выростные хозяйства, или иные способы, обеспечивающие повышение урожайности.

Для повышения выживания молоди существенное значение может и должна иметь биотическая мелиорация, главным образом направленная на защиту икры и молоди рыб от хищников, болезней и паразитов, часто приводящих к массовой гибели рыб. В этом отношении надо особое внимание обратить на роль водных беспозвоночных, которые, как известно, наносят существенный урон стаду промысловых рыб, поедая их икру и молодь.

Здесь мы подошли уже к следующей группе вопросов — к регуляции убыли.

Чем больше мы сократим естественную гибель стада промысловых рыб, тем больший процент вылова от всей популяции мы сможем получить. Понятно, что процент вылова от всей популяции будет различным у видов с различным типом динамики стада, будет он меняться и в зависимости от состояния популяции. К сожалению, однако, приходится отметить, что мы еще для очень немногих видов знаем величину процента возможного вылова от всей популяции и почти не знаем закономерностей его изменения в связи с изменением численности популяции.

Кроме повышения использования кормовой базы, управления воспроизводством и сокращения убыли, важнейшим методом повышения продуктивности стад промысловых рыб является правильная эксплуатация их стад. Последняя достигается путем правильной организации добычи, установления правильных сроков лова, размеров добываемых рыб, районов лова и т. п.

Правила рыболовства должны быть не столько сводом санкций за неправильное использование сырьевой базы и нарушение условий ее воспроизводства, сколько руководством к наиболее рациональному использованию стад промысловых рыб.

Нужно признать, что претензии Главрыбвода к нам, ученым, по поводу того, что мы мало работаем над биологическим обоснованием правил рыболовства, мне представляются вполне законными.

В каких направлениях мне представляется необходимым реорганизовать использование сырьевой базы для обеспечения повышения продуктивности стад объектов промысла?

На основе анализа сезонной динамики кормовой базы, питания, роста и жиронакопления промысловых рыб необходимо установить сроки, когда промысловый объект является наиболее ценным и когда кормовые ресурсы оказываются в достаточной степени использованными.

Естественно, что когда сроки наиболее рационального вылова установлены биологами, они должны быть пересмотрены через призму экономики с учетом вопросов потребления, транспорта, возможностей обработки и т. п. Естественно, также, что с учетом экономики рациональные сроки лова могут сдвинуться по сравнению со сроками, предложенными биологами, но учет биологических показателей должен быть обязательным исходным элементом при планировании рационального графика сезонного хода добычи рыбы.

Для большинства весеннерестующих рыб повышение продуктивности их стад путем правильного сезонного распределения добычи должно

сводиться к переносу основного вылова с весенних на осенние месяцы. При этом достигается обеспечение нормального нереста стад промысловых рыб, более полного использования промысловыми рыбами своей кормовой базы, получение сырья наиболее высокого качества. Как показывают произведенные подсчеты, только за счет изменения сезонного графика вылова возможно по отдельным видам увеличение веса годового улова до 25%.

Тесно связан с первым кругом вопросов вопрос о географическом размещении вылова. Если мы добиваемся переноса основного вылова с периода размножения, как это имеет место сейчас, на период окончания нагула, то, естественно, что при этом должны измениться и районы рыболовства.

Изменение районов добычи имеет особое значение для проходных рыб. По ряду видов проходных рыб перенос основного вылова из среднего течения рек в низовья и приустьевые участки моря позволяет на 8—10% увеличить жирность сырья и значительно повысить качество получаемой икры.

Наиболее сложен, и, пожалуй, наиболее слабо разработан вопрос повышения продуктивности стад промысловых рыб путем использования промыслов наиболее рационального размерного и возрастного состава уловов. При проектировании возрастного и размерного состава уловов, мы должны учитывать: 1) обеспечение необходимого воспроизводства стада, в том числе и получение наиболее высококачественных половых продуктов; 2) наиболее полное и эффективное использование кормовой базы с учетом «оплаты корма» рыбами различного возраста.

Практически достижение определенного размерного и возрастного состава уловов может быть обеспечено как путем установления определенной промысловой меры и ячеи орудий лова, так и путем дифференцированной оплаты за рыбу разного размера. Однако для того, чтобы мы могли дать промышленности исходные материалы по этому вопросу, необходимо проведение еще более широких исследований. Мы должны установить ценность половых продуктов рыб разного размера и возраста, темп весового и линейного прироста и «оплату корма» у рыб разного возраста, решать и другие более частные вопросы.

Как показывают подсчеты, рациональный по размеру и возрастному составу вылов может обеспечить значительный прирост продуктивности стада промысловой рыбы. Установление рационального размерного и возрастного состава уловов имеет наибольшее значение для рыб, у которых популяция состоит из большого числа возрастов. Из наших озерных рыб правильный состав уловов особенно важен для леща, сазана, сигов.

Все сказанное показывает, что перед нами, учеными и практиками, стоит очень большая и серьезная задача по организации сырьевой базы нашей рыбной промышленности, по разработке путей ее наиболее рационального использования. В настоящее время мы обычно ограничиваемся только вопросами рыбоводства, мелиорации и защиты от вылова молодежи. Однако, как видно из изложенного, перечисленные методы повышения продуктивности водоемов далеко не охватывают всего круга вопросов. В систему, обеспечивающую рациональную организацию сырьевой базы, входит, как видно из изложенного, и ряд других вопросов. Мне представляется, что, приступая к составлению плана построения рационального рыбного хозяйства на том или ином водоеме, мы должны в первую очередь спроектировать ту сырьевую базу и систему мероприятий по ее вос-

производству, которая обеспечивает возможность получения наибольшей рыбной продукции наиболее высокого качества.

Планируя построение рыболовства, мы должны, как я уже указывал, исходить из рациональных сроков и районов лова и необходимости изъятия рыб определенного размерного и возрастного состава, что должно обеспечить получение наибольшего вылова.

Для осуществления перестройки нашего рыбного хозяйства мы должны значительно усилить как наши исследования по вопросам сырьевой базы и сделать их более целеустремленными, так и усилить практические работы в области сырьевой базы.

Мне думается, что как в Министерстве рыбной промышленности, так и в бассейновых главках и трестах необходимо создать отделы или управления сырьевой базы, которые ведали бы не только вопросами рыболовства, мелиорации и выполнением правил рыболовства, но и всеми остальными вопросами, связанными с рыбопродуктивностью и рациональным использованием сырьевой базы.

Естественно, что поднятые мною вопросы не могут считаться решенными и пути обеспечения высокой продуктивности наших водоемов и рациональной эксплуатации стад промысловых рыб разработанными, но несомненно одно, что без коренного усиления наших исследований и практических работ по вопросам сырьевой базы, мы не сможем перестроить наше рыбное хозяйство на рациональной основе.

Только путем резкого усиления работ по сырьевой базе можно обеспечить значительное увеличение уловов в наших внутренних водоемах.

Л. И. Васильев

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОМЫСЛОВОЙ ИХТИОФАУНЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗА ПЕРИОД 1941—1952 гг.

В Рыбинском водохранилище, включая и нижние участки впадающих в него рек, к концу первого десятилетия его существования зарегистрирован 31 вид рыб. Из этого количества только 17 видов, или около 55%, имеют то или иное значение для промысла. Из остальных видов одни по своей малочисленности (стерлядь, ряпушка, хариус, сазан, подуст, голавль, елец, сом, берш) не являются промысловыми, другие также малочисленны и не представляют пищевой ценности (верховка, пескарь, шиповка, вьюн, голец). Некоторые из непромысловых видов занимают небольшие участки, встречаясь только в притоках (хариус, подуст, верховка, голец, пескарь, вьюн.)

Сравнение ихтиофауны водохранилища с видовым составом рыб верхней Волги до зарегулирования показывает, что в бассейне водохранилища в настоящее время отсутствуют лишь проходные виды, проникновению которых препятствуют плотины на Волге и Шексне у Щербакова. Правда, уже ко времени сооружения плотины проходные осетровые были очень редки в этих местах, редка была и каспийская минога. Белорыбца встречалась чаще других. После сооружения Рыбинского водохранилища ежегодно она подходит к плотинам и вылавливается здесь в количестве до десятка особей. В мае 1953 г. в нижнем бьефе белорыбицы скопилось больше, чем в другие годы, она попадалась почти ежедневно, а в иные дни и по нескольку экземпляров.

В водохранилище и низовьях впадающих в него рек основными промысловыми рыбами в последние годы являются лещ, щука, плотва, судак: второстепенное значение имеют налим, снеток, окунь и еще меньшее — язь, линь, чехонь, синец, карась, густера; совершенно подчиненную роль в промысле играют уклея, жерех, сом.

ОБЩИЕ УЛОВЫ РЫБЫ В ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Рыбохозяйственная эксплуатация водохранилища началась с первого года его существования. Сведения о вылове рыбы, начиная с 1941 по 1952 г., представлены ниже.

| | 1941 | 1942 | 1943 | 1944 | 1945 | 1946 | 1947 | 1948 | 1949 | 1950 | 1951 | 1952 |
|----------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Уловы в тыс. п. . | 1.1 | 4.8 | 15.8 | 27.7 | 22.2 | 20.7 | 25.1 | 30.5 | 26.7 | 21.5 | 26.6 | 31.5 |

Это сводка дает представление об учетных уловах. Истинное количество рыбы, ежегодно изымаемой из водохранилища, значительно выше, так как в общий учитываемый улов не входят результаты потребительского лова, имеющего довольно широкое распространение на водохранилище с самого начала его эксплуатации.

В итоге в рассматриваемое время рыбная промышленность получала из Рыбинского водохранилища максимум около 7 кг рыбы-сырца с 1 га поверхности в год при расчете на всю площадь водоема при полном проектном уровне.

Причины низкой рыбопродукции Рыбинского водохранилища, по нашему мнению, заключаются в следующем.

Во-первых, как теперь выяснено работами биостанции Борок (Мордухай-Болтовский, 1955), биомасса бентоса водохранилища невелика; основная промысловая рыба-бентофаг, лещ, растет в водохранилище медленно (Васильев, 1950а; Остроумов, 1955), дает слабый ежегодный весовой прирост, что задержало увеличение его биомассы. Земедельным оказался рост и других полных или частичных бентофагов — глазача, язя и плотвы.

Во-вторых, у ряда видов структура стада и запасов еще находится в процессе формирования. Вылов огромного количества так называемой «мелочи» в первые годы и затем в годы после новых повышений уровня говорит о продолжающемся процессе повышения численности отдельных видов и, следовательно, о продолжении процесса формирования их стада (табл. 1). Некоторые промысловые виды, численно вылавливаемые в массу, в весовом отношении в истекшем периоде составляли относительно небольшие величины. В первую очередь это относится к плотве, окуню, затем к щуке, лещу, судаку и др. За истекшие годы шло, с одной стороны, нарастание численности отдельных видов (лещ, судак, чехонь, синец и некоторые другие), с другой — накопление старших возрастов, а значит и нарастание биомассы этих видов.

Третьей причиной низкой рыбопродукции водохранилища мы считаем недоиспользование промыслом некоторых видов: плотвы, окуня, чехони, синца. Численность двух первых видов, особенно плотвы, остается высокой с первых лет, а последнего (синца), судя по возрастающей встречаемости (табл. 2), увеличивалась и продолжает расти, что подтверждается и повышением роли молоди синца в промысловой категории «мелочь» (табл. 3). Развитие лова исключительно крупноячейными сетями, снижение роли неводного и недостаточное развитие лова мелкоячейными сетями в весенний и летний периоды приводит к еще большему снижению добычи этих видов.

Четвертой причиной следует считать неполный охват промыслом акватории водохранилища и, в частности, его открытой части, где, по последним наблюдениям биостанции, в определенное время имеются промысловые скопления чехони, синца и судака.

Не последнюю роль в снижении рыбопродуктивности водохранилища должен играть и снос рыбы в нижний бьеф, куда ежегодно сбрасываются огромные массы воды. Этот сброс достигает в иные годы $\frac{2}{3}$ всего объема воды водохранилища. Сбрасываемая вода увлекает с собой и рыбу, преимущественно молодь. Достаточно сказать, что основная масса рыбинского снетка вылавливается не в самом водохранилище, а ниже плотины, куда он проходит вместе с водой через турбины гидроэлектростанции на Шексне (Васильев, 1951 и 1952). Вместе со снетком проходят и другие виды рыб, иногда составляющие значительную примесь в уловах снетка

(Чиркова, 1955). Снеток промыщляется в нижнем бьефе лишь в августе, сентябре и октябре, после того, как сеголетки достигнут промысловых размеров. Но и в другое время года также имеет место снос личинок и молоди. О сносе рыбы, до сих пор не исследованном, мы пока знаем немного, однако известно, что через турбины гидроэлектростанции проходит и крупная рыба.

ВИДОВОЙ СОСТАВ УЛОВОВ РЫБЫ В ВОДОХРАНИЛИЩЕ ПО ДАННЫМ ПРОМЫСЛОВОЙ СТАТИСТИКИ

Промысловый лов в Рыбинском водохранилище осуществляется через систему рыболовецких колхозов и гослова, объединяемых Рыбинским рыбколхозсоюзом и Рыбинским рыбопромысловым трестом. Кроме того, до 1952 г. включительно ловом рыбы занимались так называемые второстепенные заготовители. Их доля в ежегодных уловах в последнее время равнялась примерно 20—30% и, следовательно, на долю организаций Министерства рыбной промышленности падало от 70 до 80%. Данные по видовому составу уловов рыбы организациями Минрыбпрома представлены в табл. 1.

Таблица 1

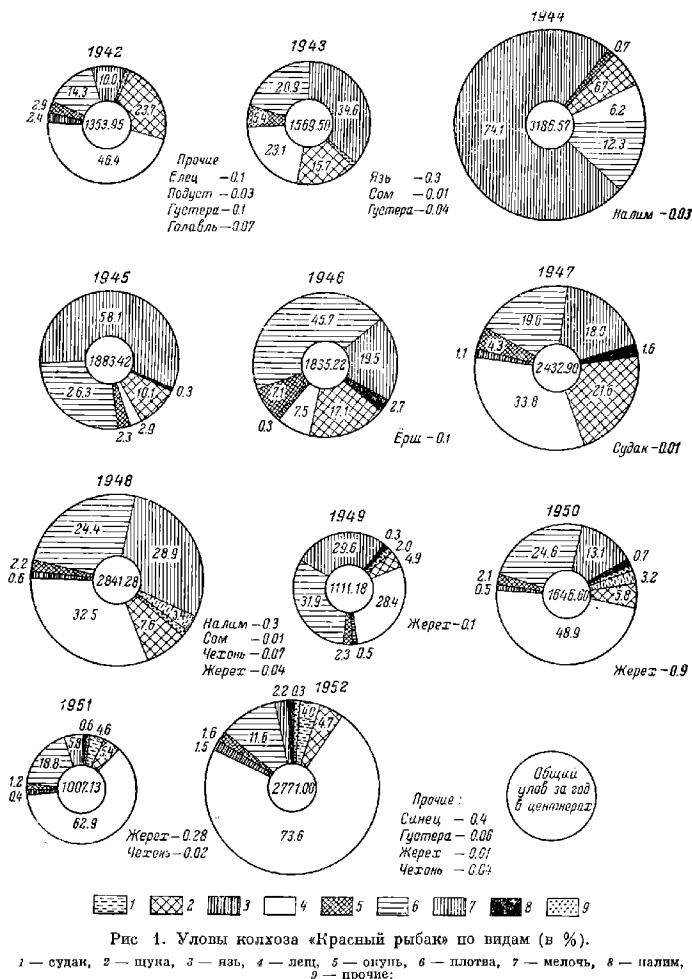
Видовой состав уловов в Рыбинском водохранилище по годам (в %)

| Виды | 1945 | 1946 | 1947 | 1948 | 1949 | 1950 | 1951 | 1952 | Примечание |
|------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|---|
| Щука | 31.4 | 29.2 | 29.2 | 17.1 | 15.8 | 19.3 | 17.6 | 15.4 | |
| Лещ | 9.5 | 16.4 | 17.5 | 15.0 | 20.4 | 26.0 | 35.8 | 34.2 | |
| Судак | — | 0.02 | 0.03 | 1.4 | 1.5 | 2.6 | 3.5 | 10.2 | |
| Плотва | 12.8 | 16.2 | 14.1 | 15.5 | 15.4 | 15.9 | 13.0 | 11.4 | |
| Окунь | 1.5 | 2.6 | 3.7 | 8.1 | 2.0 | 1.6 | 1.6 | 1.9 | |
| Налим | 1.6 | 8.5 | 1.2 | 1.0 | 1.4 | 2.8 | 3.3 | 3.5 | |
| Карась | 0.3 | 0.4 | 0.1 | 0.2 | 0.02 | — | 0.04 | — | |
| Линь | 0.4 | 0.1 | 0.06 | 0.1 | 0.1 | 0.1 | 0.7 | 0.6 | |
| Язь | 1.1 | 0.9 | 0.5 | 0.8 | 0.5 | 0.2 | 0.3 | 0.8 | |
| Снеток | — | — | — | 0.01 | 0.6 | 6.0 | 9.4 | 2.6 | |
| Чехонь | — | — | — | — | — | — | 0.06 | 0.6 | |
| Прочие | 0.7 | 0.08 | 0.01 | 0.19 | 0.08 | 0.2 | 0.1 | 0.6 | Густера, ерш, сом, жерех, уклей, си-нец |
| Мелочь | 40.7 | 30.6 | 33.6 | 46.1 | 42.2 | 25.3 | 14.6 | 18.2 | |

В материалах Рыбинского рыбопромыслового треста, начавшего свою деятельность с 1947 г., не сохранилось сведений о видовом составе уловов в первые годы промысловой эксплуатации водохранилища.

В этом отношении пробел в известной мере восполняется данными об уловах колхоза «Красный рыбак» и нашими видовыми анализами уловов за период 1944—1952 гг. Старейший на Рыбинском водохранилище, организованный в 1940 г. колхоз «Красный рыбак» занимается промыслом рыбы с первого года существования нового водоема. Нам представилась возможность использовать полностью сохранившиеся сведения о его уловах, начиная с 1942 г. Уловы колхоза составляли значительную долю в скупке рыбы Рыбинским трестом: в 1942 г. — 77%, в 1943 — 40,

в 1944 — 40%. В дальнейшем, с развитием промысла по всему водохранилищу, уловы этого колхоза установились в среднем на уровне около



10% всей рыбы, поступавшей в трест. Эти сведения являются достаточно представительными для суждения об изменениях в видовом составе,

10 Труды биологической станции «Борок», в. 2.

Таблица 2

Изменения в видовом составе уловов по анализам с 1944 по 1952 гг. (в % по количеству особей)

| Плотва | Окунь | Щука | Судак | Щесть | Синец | Галазач | Чехонь | Густера | Брюх | Елец | Линь | Карась | Верх | Гольян | Жерех | Рыбушка | Снеток | Налим | Уклея | Вязь | Полусть |
|---|-------|------|-------|-------|-------|---------|--------|---------|------|------|------|--------|------|--------|-------|---------|--------|-------|-------|------|---------|
| Первый год наполнения водохранилища (1941); по данным Васнецова . | 22.9 | 11.0 | 21.6 | 0.1 | 9.3 | — | 1.0 | 0.4 | 9.9 | 0.1 | 16.9 | 0.3 | — | 3.0 | 0.1 | — | — | — | 1.1 | 0.6 | 1.7 |
| По анализам в период наполнения до проектной отметки (1944—1946 гг.) | 60.0 | 11.7 | 1.6 | 0.6 | 2.3 | 1.2 | 0.5 | 0.2 | 4.7 | 15.0 | 0.7 | 0.3 | 0.3 | 0.3 | — | — | — | 0.1 | — | 1.1 | — |
| По анализам в период после польежа уроща до проектной отметки (1947—1952 гг.) | 52.8 | 11.2 | 1.1 | 2.5 | 10.1 | 1.9 | 0.1 | 1.1 | 5.2 | 6.9 | <0.1 | 0.2 | <0.1 | <0.1 | 0.1 | 0.1 | 5.4 | 0.1 | 0.2 | 0.8 | — |

хотя и обладают с биологической точки зрения некоторыми недостатками, присущими вообще промысловой статистике. Возможно, что благодаря расположению угодий колхоза «Красный рыбак» в Волжском отроге, не подвергавшемся заморам, видовой состав его уловов может иметь несколько специфический оттенок.

Уловы колхоза «Красный рыбак» за 11 лет (1942—1952) представлены на рис. 1.

Результаты наших видовых анализов проб из уловов промысловыми орудиями лова (265 анализов), приведенные в табл. 2 (в % по количеству особей каждого вида), объединены по двум периодам: 1) период еще незаконченного наполнения водохранилища, т. е. до 1946 г. включительно, и 2) период с 1947 по 1952 г. — после первого подъема уровня до проектной отметки. Для сравнения привлечены данные видовых анализов В. В. Васнецова (1950), проведенных им в конце лета 1941 г., спустя 3—4 месяца после начала заполнения Рыбинского водохранилища.

Материал табл. 2 в общем подтверждает ход и направление изменений видового состава, отмечаемых в промысловой статистике.

Из рассмотрения приведенных в табл. 1 и 2 и на рис. 1 материалов выясняются следующие положения.

1. В видовом отношении за истекший период уловы претерпели значительные изменения.

2. Определилось в первые же годы сокращение или полное выпадение из промысловых уловов типичных реофилов (глазач, елец, голавль, подуст), как это установлено и по другим водохранилищам (Короткий, 1937; Себенцов и др., 1940; Себенцов и Мейснер, 1947).

3. По некоторым видам наблюдается падение их значения в уловах (щука).

4. Ряд видов показал за время существования водохранилища и подъема и падение их роли в уловах (окунь, налим, плотва, лещ).

5. Стали постоянными компонентами ихтиофауны и даже вступили в разряд промысловых новые для водохранилища виды (снеток, ряпушка).

6. Получили значение промысловых виды, в первые годы не игравшие почти никакой роли в уловах (чехонь, синец).

7. Показали огромный рост в уловах судак, ставший промысловой рыбой с 1947 г., и лещ, занимающий в настоящее время первое место в уловах.

РАЗВИТИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РЫБ

Два комплекса причин определили характер и направление изменений в видовом составе уловов. Первый из них, биологический, заключается в видовой специфике, в изменениях численности и в характере развития отдельных видов. Этот комплекс зависит, в свою очередь, от изменения условий среды. Второй комплекс заключается в изменениях организационно-технического характера, т. е. в изменениях количества и распределения ловцов, в оснащенности промысла (моторизация), в изменениях величины освоенной промыслом акватории, в массовом внедрении крупноячейного сетного и относительном снижении роли неводного лова, в применении новых, более совершенных орудий лова (сети из капронового материала, рамовые сети). В 1953 г. положено начало применению тралового лова. Влияние организационно-технических причин на качественные и количественные показатели промысла несомненно, и с ними необходимо считаться. Но еще большее значение в условиях формиру-

щегося водоема имели факторы биологические. К рассмотрению основных причин этой категории, определивших изменения видового состава рыбного населения водохранилища, а отсюда и уловов, мы теперь и переходим.

В первые годы существования нового водоема ведущее положение в уловах заняли щука, лещ, плотва и промысловая категория «мелочь», причем последняя в течение ряда лет занимала первое место. В 1944 г. в колхозе «Красный рыбац» из общего улова за год в 3186.5 ц «мелочь» составила 74.1% или около 2370 ц.

Представление о видовом составе этой категории дают видовые анализы, приведенные в табл. 3. Чтобы выявить, равноценны ли в видовом отношении уловы «мелочи» разных лет, результаты анализов даны по двум периодам 1948—1950 и 1951—1952 гг.

Таблица 3
Видовой состав промысловой категории «мелочь» (в % по количеству особей)

| Виды | По анализам 1948—1950 гг. | По анализам 1951—1952 гг. |
|------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| Плотва | 73.4 | 40.8 |
| Лещ | 9.2 | 3.4 |
| Густера | 2.5 | 7.1 |
| Окунь | 7.8 | 19.3 |
| Ерш | 5.3 | 18.2 |
| Судак | 0.04 | 1.5 |
| Синец | 0.5 | 4.4 |
| Сяток | 0.05 | 2.8 |
| Уклея | 0.1 | 1.0 |
| Щука | 0.08 | 0.09 |
| Чехонь | 0.3 | 0.18 |
| Язь | 0.4 | 0.5 |
| Елец | 0.01 | 0.1 |
| Ряпушка | 0.2 | 0.27 |
| Жерех | 0.03 | 0.03 |
| Налим | 0.01 | — |
| Глази | — | 0.03 |

других видов. Совершенно очевидно, что увеличение количества молоди сига, густеры, ерша, окуня и других видов в известной мере отражает общий рост их численности.

Материалы, представленные в табл. 1 и на рис. 1, показывают, что после бурного нарастания «мелочи» в первые годы наполнения водохранилища, в 1945—1947 гг. определилось снижение ее значения в уловах; далее, в 1948 и 1949 гг., значение этой категории в уловах вновь поднялось.

Сопоставление данных по уловам «мелочи» с высотой весеннего уровня воды в водохранилище по отдельным годам показывает, что пока основным орудием лова был прибрежный невод, в годы, следующие за годами с более высоким против предыдущего уровнем, уловы «мелочи» повышались. Так, вслед за первыми годами (1941—1943), когда уровень каждого последующего года был выше предыдущего, шло нарастание количества «мелочи» в уловах. В 1944 г. уровень был значительно ниже уровня 1943 г., а в 1945 — ниже всех предыдущих лет. После этого уловы «мелочи» в 1946 и в 1947 гг. довольно резко снизились. В 1946 г. уровень был поднят выше всех предыдущих лет, а в 1947 г. была впервые достиг-

нута проектная отметка. За этим последовала новая волна повышения роли «мелочи» в уловах.

В дальнейшем эту закономерность по уловам проследить не удастся, так как в промысле, начиная с 1948—1949 гг., во все возрастающем объеме стали применяться крупнейшие сети, роль же прибрежного неводного лова относительно сократилась. Существование у рыб водохранилища сильных и слабых поколений и связь их с ходом уровней по годам для нас выяснилась еще при исследовании возрастного состава в 1948—1949 гг., что мы и отметили в одной из прежних работ (Васильев, 1950в).

В первые годы существования водохранилища, пока имели место ежегодные повышения уровня, ежегодно заливались новые пространства суши с остатками травостоя, что создавало благоприятную обстановку для нереста, развития икры и выживания молоди. После достижения проектного уровня аналогичная обстановка возникала при чередовании лет с низким и высоким уровнями, когда зона, заросшая при низком уровне наземной растительностью, в годы высокого уровня заливалась вновь.

Очевидно, что влияние высоты уровня на численность разных видов различно и что другие факторы — метеорологическая обстановка года, структура нерестового стада и пр. — могут усилить или снизить влияние уровня.

В 1952 г., при исключительно низком уровне, не наблюдавшемся перед этим уже в течение шести лет, оказались не залитыми более 700 км² побережья, в результате чего были исключены все площади, пригодные для нормального нереста карповых, щуки, снетка. В результате создавшегося положения в конце июня при анализе неводных уловов среди половозрелых самок леща, синца, густеры и язя оказалось от 30 до 50% особей с псевдистанной, начавшей перерождаться икрой. Сеголетки карповых и щуки встречались осенью этого года в весьма ограниченном количестве. На численности снетка, имеющего короткий жизненный цикл, сокращение площади нерестилищ сказалось катастрофически, запасы его резко сократились, однако сеголетки окуня и ерша встречались в уловах «мелочи» в массе. Много было и сеголетков судака.

Приведенные факты с достаточной определенностью показывают влияние режима уровня на формирование видового состава ихтиофауны. Значения некоторых других наиболее существенных факторов мы коснемся при рассмотрении развития отдельных видов.

Щука занимала в 1945—1948 гг. после «мелочи» второе место в уловах колхозов и гослова (табл. 1). Позднее, в 1951 г., щука занимала второе место, в остальные годы — третье, уступив с 1949 г. свое положение лещу. В общем же за восьмилетний период (1945—1952) четко определилось падение роли щуки в уловах.

Данные колхоза «Красный рыбак» (рис. 1) за 11 лет (1942—1952) отмечают три этапа в развитии уловов щуки. Первый этап — относительное снижение уловов в 1942—1944 гг., второй — подъем в 1945—1947 гг., третий — резкое снижение в 1948 г. и последующая стабилизация на сравнительно низком уровне от 4.7% до 5.8% всего улова рыбы в колхозе. Анализы уловов по количеству особей (табл. 2) также показывают снижение роли щуки.

Массовое появление щуки в уловах в первые годы после заполнения установлено для многих водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Учинское и др.). Также везде отмечается и последующее относительное снижение ее уловов.

Очевидно в водоемах, заливаемых при наполнении водохранилищ (озерах поймы, старицах, реках, мелких притоках и пр.), запасы щуки, как правило бывают значительны и промыслом используются слабо, а в силу этого отсутствует и верное представление о размерах ее запасов в этих водоемах. Связанная по своей биологии с побережьем и зарослями щука в первые годы существования водохранилища при прибрежном лове была одним из основных объектов промысла. Обеспеченное достаточным количеством половозрелых особей, оказавшееся в водохранилище стадо щуки определяло ее усиленное размножение в первоначальный период. Причины последующего снижения численности щуки — явления, характерного для всех построенных водохранилищ, — пока не ясны, но очевидно кроются, в конечном счете, в особенностях их гидрологического режима.

Массовый нерест щуки в Рыбинском водохранилище протекает в период весеннего подъема уровня воды. Выметанная на мелководье икра с весенней прибылью воды покрывается слоем воды глубиной в 1.5—2 м и более. Недостаток кислорода в придонном слое, а также заиливание приводят, по нашим наблюдениям, к большому отходу икры.¹ Мощный слой воды затрудняет в дальнейшем всплывание вышедших личинок к поверхности для первоначального наполнения газом плавательного пузыря, что должно вызывать массовую гибель личинок и, как следствие, появление слабых поколений. Это мы считаем одной из возможных причин, сдерживающих рост численности щуки в водохранилище. Второй вероятной причиной, действующей в том же направлении, является необеспеченность в последние 4—5 лет щуки специфичным для нее нерестовым субстратом. Ранее, в 1944, а затем и в 1945 г., при уровнях более низких, чем в предыдущие годы, мы наблюдали нерест щуки среди затопленного соснового леса, причем икра выметывалась на мох, подстилавший лес до затопления. Заливавшийся в течение 3—4 лет потемневший, но не разложившийся мох сохранял упругость и, повидимому, служил удовлетворительным субстратом, погибшей икры среди мха было немного.

В 1946 г. наблюдался новый подъем уровня с заливанием новой надпойменной террасы. В этом году нам удалось наблюдать массовый нерест щуки на вновь залитых суходолах. Здесь икра откладывалась на дерники белоуса, душистого колоска и т. п. Урожайность 1946 г. для щуки отмечена последующими возрастными анализами уловов. Щука, очевидно, предпочитает откладывать икру среди остатков невысокой густой и упругой наземной растительности. В более поздние годы существования водохранилища подобные субстраты постепенно исчезли, что вместе с неблагоприятными для щуки особенностями режима уровня, структурными изменениями в стаде и, возможно, другими отрицательными факторами ограничило рост ее численности.

Лещ в последние годы занял первое место в уловах (табл. 1), но постепенное повышение его значения шло с отступлениями в сторону снижения.

Так, судя по уловам колхозов и гослова, после постепенного нарастания значения леща в 1945—1947 гг. в 1948 г. последовало небольшое снижение, а затем, с 1949 г., — новое повышение, неуклонно продолжавшееся до последнего времени. В общем уловы леща возросли с 1945 по 1952 г. в 5.3 раза.

В уловах леща в колхозе «Красный рыбак» (рис. 1) за 11 лет были более резкие колебания, чем в уловах щуки. В общем здесь определились

¹ Наблюдения проводились в районе биостанции Борок в 1951 г. Среди выловленной с глубины 1.5—2 м икры от 30 до 50% было мертвой.

следующие два этапа. После больших уловов в 1942 г. идет последовательное понижение до 1945 г. включительно, когда доля леща равнялась лишь 2.9%. Затем наступает период быстрого повышения, и доля леща после некоторого снижения в 1948 и 1949 гг. доходит в 1952 г. до 73.6% всего улова колхоза. Падение значения леща в уловах 1944—1946 гг. отмечается и анализами уловов по количеству особей (табл. 2). Очевидно, что общий постепенный рост и колебания уловов леща кроются в особенностях колебания его численности и биомассы.

На рассмотрении особенностей хода изменений численности леща в водохранилище мы считаем необходимым остановиться более подробно, так как выясняющиеся при этом некоторые основные положения распространяются и на другие виды рыб.

Популяция леща, поступившая в водохранилище из Волги и ее притоков, имела сложную возрастную структуру. Результаты анализов возрастного состава леща из неводных уловов в Волге выше Углича в 1937 г., припавшие нами ранее (Васильев, 1950б),¹ показывают наличие особей от 2- до 15-летнего возраста. По анализам Кулемина (Кулемин, 1944) в те же годы в Волге, в районе будущего Рыбинского водохранилища, лещ ловился в пелуда в возрасте от 1 года до 14 лет.

Объединив те и другие данные, мы получили следующий возрастной состав леща в уловах в верхней Волге до ее зарегулирования (табл. 4).

В табл. 4 даны результаты наших анализов возраста леща из уловов в водохранилище в 1944—1947 гг. и процентные соотношения половозрелых и неполовозрелых лещей из Волги и из водохранилища в указанные годы. Последнее требует некоторых разъяснений.

У средневолжского леща половая зрелость наступает по достижении 5—6 лет. Непосредственных исследований по возрасту созревания верхневолжского леща нет. Однако известно, что половозрелый лещ, пришедший в озеро Неро на икрометание из притока Волги — р. Которосль,² имел возраст от 6 до 13 полных лет (Кулемин, 1934). Повидимому, в Волге в районе будущих Рыбинского и Угличского водохранилищ, половое созревание леща наступало также в шестигодовом возрасте. Следовательно, волжский лещ поступил в водохранилище с относительно большим запасом половозрелых возрастных групп — его «остаток» (Монастырский, 1949, 1951, 1952) состоял (табл. 4) из десяти поколений, давая в неводных уловах почти 64%. В водохранилище произошло омоложение состава стада.

Половое созревание леща в Рыбинском водохранилище наступает в более позднем возрасте. Определение возраста 79 экземпляров леща из материалов 1950 г., пойманных в апреле, мае и начале июня, показало, что они имели от 6 до 13 лет и относились к поколениям 1937—1944 гг. У них наблюдались все стадии зрелости — от I до VI. Некоторые пойманные в начале июня отнерестившиеся особи были в стадии VI—II. Всех особей, имевших в апреле—мае половые продукты в III—IV стадии зрелости и выше, мы считаем половозрелыми, готовыми к нересту в текущем году, с гонадами в стадии III и ниже — неполовозрелыми.

Данные по возрасту, размерам и весу этих лещей сведены в табл. 5. В нее не включены особи поколений 1937—1939 гг., начавшие свой рост за несколько лет до создания водохранилища. Их было всего 3 экз., оказавшихся половозрелыми самцами.

¹ По материалам Всероссийского института прудового рыбного хозяйства с любезного разрешения дирекции (профессора Б. М. Себенцова) и автора материалов кандидата биологических наук С. П. Пахомова.

² Р. Которосль впадает в Волгу у г. Ярославля

Таблица 4
Возрастной состав леща из уловов и нерхней Волге до зарегулирования и в Рыбинском водохранилище в 1944—1947 гг.

| Место и период наблюдений | Возраст | | | | | | | | | | | | | | | Из них | |
|---|---------|------|------|------|------|------|------|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|--------------------------------------|--|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 1—5 годов- вников (не- зрелых) | 6-годов- ной и старше по- ловзрелых |
| Верхняя Волга до за- регулирования . . . Рыбинское водохрани- лище (1944—1947 гг.) | 1.7 | 5.0 | 6.3 | 10.8 | 12.4 | 12.4 | 11.1 | 6.0 | 11.0 | 8.4 | 5.4 | 4.3 | 4.1 | 0.6 | 0.5 | 36.2 | 63.8 |
| | 9.7 | 11.0 | 30.3 | 27.3 | 14.8 | 3.9 | — | — | — | 1.3 | 1.7 | — | — | — | — | 93.1 | 6.9 |

Цифры табл. 5 показывают, что у лещей Рыбинского водохранилища половая зрелость впервые наступает в 8-годовалом возрасте. Зрелые лещи (оба пола) в этом возрасте составили около 30%, причем средняя длина (*l*) зрелых особей равнялась 36.3, незрелых — 34.2 см.

Округленно можно считать, что половая зрелость у рыбинского леща наступает не ранее достижения им 35 см длины.

В 9-годовалом возрасте становятся зрелыми большинство самцов и половин самок, а в 10-годовалом — все самцы и большая часть самок. Было основание ожидать, что в 11-м годовалом возрасте и все самки окажутся половозрелыми, однако исследование возраста и зрелости 181 экз. крупного леща, пойманных в марте, апреле и мае 1951 г., показало, что дело обстоит несколько иначе. Исследованные особи из этого материала относились к десяти возрастным группам (6—16-годовики). Основную массу — 77.3% — среди них составляли 8—10-годовики, т. е. поколения 1941, 1942 и 1943 гг. — первых лет существования водохранилища. Все 6-годовики были неполовозрелы. Единственный встреченный нами половозрелый самец 7-годовик был 30.3 см длиной и весил 600 г. Этот наиболее скороспелый экземпляр пойман нами на нерестилище с текущими молоками (стадия V).

Среди 156 особей от 8- до 16-годовиков оказалось незрелых самцов 45.4%, незрелых самок 79.2%. Лещи в возрасте от 12-годовалого и старше все половозрелые, но среди 11-годовиков были и неполовозрелые, как самки, так и самцы.

Материалы по возрасту полового созревания леща, собранные в январе—мае 1952 г. (184 экз.), подтвердили все основные выводы, сделанные по материалам предыдущих лет.

В копейном счете, на основании исследования почти 450 экз. крупного леща от 5- до 16-годовалого возраста, выяснилось следующее.

1. Половое созревание леща в Рыбинском водохранилище наступает в 8-годовалом возрасте, но единичные особи, очевидно только самцы, могут созреть и к 7 годам.

Таблица 5

Возраст и размеры при наступлении половой зрелости у леща Рыбинского водохранилища по материалам 1950 г.

| Поколения и возраст | Пол | Полово- зрелые, в % | Непо- лово- зрелые, в % | Средние размеры <i>l</i> и колеба- ния, в см |
|--------------------------------|-----|---------------------------|----------------------------------|---|
| 1944 г., 6-годовики | ♂ | — | 100.0 | 25.3 |
| | ♀ | — | — | 25.0—26.0 |
| 1943 г., 7-годовики | ♂ | — | 100.0 | 28.8 |
| | ♀ | — | 100.0 | 26.5—31.5 |
| 1942 г., 8-годовики | ♂ | 46.1 | 53.9 | 35.3 |
| | ♀ | 14.3 | 85.7 | 28.5—39.5 |
| 1941 г., 9-годовики | ♂ | 75.0 | 25.0 | 37.7 |
| | ♀ | 50.0 | 50.0 | 32.0—44.0 |
| 1940 г., 10-годовики | ♂ | 100.0 | — | 42.0 |
| | ♀ | 67.7 | 33.3 | |

2. К 11 годам становятся половозрелыми почти все особи.

3. Темп полового созревания замедленный, растянутый на 3—4 года.

Дальнейшее исследование вопроса о половой зрелости леща показало, что явление в целом осложняется еще неежегодностью икрометания.

Мы уже указали, что в 1952 г., исключительно неблагоприятном для размножения по условиям уровня воды, в посленерестовый период в уловах было обнаружено значительное количество самок карповых с невыметанной перерождающейся икрой. В меньшем масштабе подобное явление наблюдалось и в некоторые другие годы, например в 1950 г.

Известно (Мейен, 1944), что если рыба по тем или иным причинам не смогла отнереститься в данном году, то это может вызвать пропуск нереста и в следующем. Поэтому среди 9-, 10- и 11-годовиков рыбинского леща вполне возможно встретить и впервые созревающих особей и уже метавших икру ранее, но пропустивших нерестовые периоды по указанным причинам.

Тщательное исследование препаратов чешуй лещей в возрасте старше 8 лет убедило нас, что у многих особей, очевидно метавших икру ранее, годовые кольца очень часто имеют структуру, характерную для колец с нерестовыми отметками,¹ описанными рядом авторов (Чугунова, 1940; Дементьева, 1952, и др.). У особей моложе 8-годовалого возраста кольца такой структуры нами не были найдены. Повидимому, и на чешуях рыбинского леща в год нереста могут появляться нерестовые отметки.

Случаи нахождения простых колец после одного или нескольких колец с нерестовыми отметками подтверждают возможность пропуска нерестовых сезонов.² Несколько особей старше 8 лет, пойманных в преднерестовый и нерестовый периоды, с нерестовыми отметками на чешуе, отложившимися в предыдущие годы, в текущем году имели слабо развитые половые продукты, в стадиях II, II—III или III. Это также подтверждало пропуск нерестового периода.

¹ В распознавании таких колец нам оказала помощь Т. Ф. Дементьева.

² Встретившиеся А. А. Остроумову в материале 1953 г. 12-годовалые лещи с незрелыми половыми продуктами (Остроумов, 1955), очевидно также относятся к особям, ранее нерестившимся, но пропускающим данный нерестовый сезон.

Таблица 6

Возрастной состав леща в 1948—1952 гг. по анализам проб из уловов в Волжском отроге (в %)

| Год | Возраст | | | | | | | | | | | | | | | |
|------|---------|------|-----|-----|------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|-----|----|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| 1948 | — | 13.6 | — | — | 27.3 | 34.9 | 22.7 | — | — | 1.5 | — | — | — | — | — | — |
| 1949 | 1.3 | 10.4 | 7.3 | 3.2 | 13.0 | 31.8 | 17.6 | 13.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | — | — | — | — | — |
| 1950 | — | 1.9 | — | 3.8 | 0.9 | 4.7 | 34.0 | 27.4 | 17.0 | 5.7 | 2.0 | — | — | 0.9 | — | — |
| 1951 | — | — | — | — | 0.6 | 3.6 | 9.0 | 18.8 | 41.0 | 20.2 | 2.8 | — | — | 0.5 | — | 1.0 |
| 1952 | — | — | — | — | 2.7 | 4.1 | 13.8 | 23.6 | 34.5 | 17.4 | 2.7 | 0.4 | 0.4 | 0.4 | — | — |

В результате изложенного выясняется четвертое положение, касающееся вопросов половой зрелости рыбинского леща, — возможность после пропуска нереста по тем или иным причинам появления второго пропуска из-за задержки в развитии половых продуктов следующей генерации, что и отражается на структуре соответствующих годовых колец чешуи.

Таким образом, массовое созревание рыбинского леща запаздывает по сравнению с верхневолжским примерно на два года, и все лещи до 7-годовалого возраста включительно практически могут считаться неполовозрелыми.

Запаздывание половой зрелости могло явиться фактором, задерживающим рост численности леща в Рыбинском водохранилище, ибо к состоянию половой зрелости первые особи из первого поколения леща, появившегося в новых условиях, подошли лишь в 1949 г. и это могли быть только самцы.

Нерестовое стадо леща, поступившее в водохранилище из Волги и обладавшее большими способностями к воспроизводству, в первые годы при условиях, благоприятных для нереста, развития икры и роста молоди, дало ряд сильных поколений — 1941, 1942 и 1943-гг. Нашими возрастными анализами эти поколения прослеживаются до последнего времени, составляя ежегодно основную массу уловов леща. Так, немногочисленные сборы 1944 г. целиком состоят из особей этих поколений. В пробах 1945 г. эти поколения составили 61.3%, в 1946 — 86.6, в 1948 — 84.9, в 1949 — 63.0, в 1950 — 78.4, в 1951 — 80.0, в 1952 — 54.6%.

В 1944 г. при удовлетворительных условиях размножения появилось, очевидно, численно довольно хорошее поколение. Оно прослеживается в уловах (по нашим пробам) начиная с 1949 г. и в 1952 г. составило уже 23.6% (табл. 6).

В 1945 г. уровень был более низкий, нежели во все предыдущие годы, что должно было отрицательно сказаться на размножении. Но исключительно благоприятные температурные условия весны и начала лета этого года в какой-то степени снизили отрицательное влияние фактора

уровня. Особи поколения этого года встречались в уловах, начиная с 1949 г.; в 1952 г. в возрасте 7-годовиков они составили, по нашим пробам, уже 13.8%.

Новые повышения уровня в 1946 и 1947 гг. создавали каждый раз обстановку полного обеспечения субстратом для кладки и развития икры. Неплохими были в эти годы и гидрометеорологические условия, особенно весной 1946 г. Однако в результате сильно сократившейся к этому времени численности нерестового стада поколение 1946 г. должно быть отнесено только к средним по мощности, а 1947 — к слабым.

Далее, в 1948 и 1949 гг., могли появиться лишь слабые поколения, так как остаток от волжского нерестового стада в эти годы был уже весьма малочислен, сильные же поколения 1941—1943 гг. были еще неполовозрелы. Часть созревших самцов поколения 1941 г. должна была в 1949 г. дать пополнение, но это не повысило воспроизводительную способность нерестового стада.

Низкий весенний уровень и необычно холодные весна и лето 1950 г., отличавшиеся штормовыми ветрами, не способствовали появлению численно хорошего поколения, хотя нерестовое стадо и продолжало возрастать за счет пополнения из всех трех сильных поколений первых лет (1941—1943) существования водохранилища. Из лещей, пойманных нами на нерестилищах в 1951 г., 92.3% относились к этим поколениям и только 3.0% принадлежали к поколениям речного периода (1938—1939 г.). Встречавшиеся на нерестилищах 6- и 7-годовалые лещи поколений 1945—1944 гг. все были неполовозрелы, за исключением одного самца, 7-годовика.

Самок, как и следовало ожидать, вследствие их более позднего в сравнении с самцами созревания, на нерестилищах было немного — 11.3%.

Какие же структурные изменения произошли во всем стаде леща за время существования нового водоема?

Мы уже указали, что популяция верхневолжского леща поступила в водохранилище с довольно сложной структурой стада, в котором имелось по крайней мере 10 половозрелых поколений. Половозрелые поколения, считая с 6-годовалого возраста, в неводных уловах в Волге составляли около 64% (табл. 4 и рис. 2).

С первых лет заполнения водохранилища начался процесс пополнения стада за счет появления новых мощных поколений (1941—1943 гг.) и снижения численности старых речных поколений в результате естественной убыли, воздействия промысла и заморов. В общем к 1948 г. структура всего стада леща приобрела такой вид: численность нерестового стада была ничтожна, а молодежь и «резерв» (Дрягин, 1953) составляли основную массу всего стада. Уже в период 1944—1947 гг. в неводных уловах неполовозрелая часть составляла 93% (табл. 4). Пополнение нерестового стада вплоть до 1948 г. было незначительным и шло только за счет старых речных поколений, уже сильно ослабленных. Нерест носил разрозненный характер, нерестилищ и значительных нерестовых скоплений леща найти не удавалось, ловились лишь единичные нерестующие особи.

Пополнение из новых поколений вследствие их замедленного роста и задержки полового созревания стало поступать лишь с 1949 г., когда созрела часть самцов рождения 1941 г. В 1951 г. нерестовое стадо рыбного леща перешло в новое положение: оно состояло, как уже было показано, в основном из особей поколений 1941—1943 гг. и небольшого остатка речных поколений. Следовательно, на этом этапе развития в Рыбинском водохранилище нерестовое стадо леща по своей структуре долж-

но быть отнесено ко второму типу «нерестовых популяций» Монастырского.

В настоящее время нерестовое стадо леща переходит опять в состояние третьего типа «нерестовых популяций», когда остаток, состоящий в основном из сильных поколений 1941—1943 гг., доминирует в его составе.

В ближайшие годы, судя по анализам возрастного состава уловов за 1948—1952 гг. (табл. 6), в нерестовое стадо будут поступать пополнения из небольшой и средней мощности поколений 1944—1948 гг. С 1959 г. начнется пополнение нерестового стада из поколения 1951 г., а с 1961 — из поколения 1953 г.; оба эти поколения, судя по мощности нереста, по

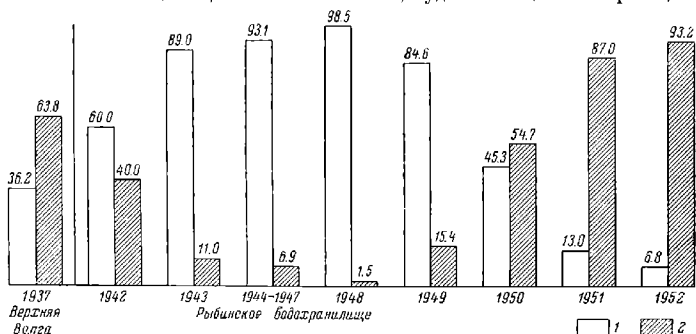


Рис. 2. Соотношение половозрелого и неполовозрелого леща в уловах в верхней Волге в 1937 г. и в Рыбинском водохранилище в 1942—1952 гг. (в %).

1 — неполовозрелый, 2 — половозрелый; цифры над столбиками означают общий улов за год (в %).

экологической обстановке в годы их появления и по данным уловов молоди в 1953 г., должны быть очень сильными.

Структурные изменения в составе уловов леща, отражающие в какой-то мере структурные изменения во всем стаде, схематически изображены в виде соотношения половозрелой и неполовозрелой частей стада на рис. 2.

В основу построения схемы положены анализы неводных уловов в Волге данные по размерному составу промысловых уловов, и наши возрастные анализы. В возрастных анализах уловов леща из верхней Волги (1937 г.) за половозрелого леща мы считаем всех особей от 6-годовиков и старше. С 1942 по 1947 г. половозрелый лещ относился к поколениям речного периода, когда половозрелость наступала в 6-годовалом возрасте. Начиная с 1948 г., к половозрелым мы относим лещей уже только от 8 лет и старше. В необычайно высоком темпе нарастания значения крупного леща в уловах этого периода сыграла роль техника лова — более широкое применение крупноячейных сетей. Очевидно подъем кривой уловов крупного (половозрелого) леща при использовании лишь неводного лова был бы более пологим.

Плотва по значению в общих уловах организаций Министерства рыбной промышленности (табл. 1) в 1945 г. занимала третье место после «мелочи» и щуки. В 1948 г. ее значение было почти равно лещу, во все осталь-

ные годы — 1946—1947 и 1949—1952 — плотва стояла на четвертом месте. В уловах колхоза «Красный рыбак» (рис. 1) в 1942—1945 гг. плотва была на втором месте, в 1946 и 1949 — на первом, в 1947—1948 — на третьем, в 1950—1952 — вповь на втором.

Приведенные показатели удельного веса плотвы в уловах должны сильно отличаться от количества фактически изымаемой из водохранилища. Как уже было показано, плотва в промысловой категории «мелочь» (табл. 3) составила в 1948—1950 гг. 73,4, в 1951—1952 — 40,8%. В отдельные годы доля плотвы в составе «мелочи» поднималась более чем до 80%. Поэтому не будет большой ошибкой считать, что среди изымаемой из водохранилища рыбы плотва до 1950 г. в среднем составляла не менее 30% по весу; упадок же вылова ее в последние годы (1951 и 1952) зависит исключительно от изменений в технике лова (повышение роли крупноячейного сетного промысла), а отнюдь не от снижения численности. При своем небольшом индивидуальном весе плотва среди промысловых видов должна стоять по количеству вылавливаемых особей (не считая снетка) на первом месте, даже, возможно, и в 1951 и 1952 гг.

Основные черты развития плотвы в водохранилище сводятся к следующему.

Структура нерестового стада волжской плотвы, так же как и леща, явилась весьма существенным фактором ее численности в Рыбинском водохранилище в первые годы заполнения. Плотва в верхней Волге до зарегулирования ловилась в возрасте до 11-годовиков (Васильев, 1950в). Полная зрелость плотвы в Рыбинском водохранилище начинается у части особей с 3-годовалого возраста. При более высоком темпе роста в верхней Волге (Васильев, 1950а) плотва должна была созревать не позже этого же возраста и, следовательно, в нерестовом стаде волжской плотвы участвовало не менее восьми поколений. 6-, 7- и 8-годовики, т. е. метавшие икру по крайней мере два, три и четыре раза, составляли вместе 25% улова (Васильев, 1950в).

Исключительно благоприятная обстановка для нереста и развития икры и молоди в первые годы заполнения водохранилища обусловила появление весьма обильных поколений (Васильев, 1950б и 1950в). У плотвы, рыбы менее требовательной по сравнению с лещем ко многим условиям нереста, и нарастание численности выразилось еще более резко. Плотва может метать икру при весьма различных температурах (Черфас, 1950), при этом при более низких, нежели лещ, на весьма различных субстратах, включительно до плавающего растительного мусора, (наши наблюдения в 1949 г.) на более мелких местах и т. д. Среди исключительно мощных поколений первых лет заполнения водохранилища остаток старого волжского стада вскоре занял скромное место, стадо плотвы омолодилось (Васильев, 1950в). Дальнейшее повышение уровня в 1946 и в 1947 гг. вызвало новое увеличение численности. К этому времени достигли половой зрелости и вступили в нерестовое стадо новые мощные пополнения из поколений первых лет существования водохранилища. По анализам за 1948—1950 гг. удельный вес отдельных поколений плотвы (в %) в уловах представляется в следующем виде.

| 1948 | 1947 | 1946 | 1945 | 1944 | 1943 | 1942 | 1941 | 1940 | 1939 |
|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 2.8 | 9.8 | 42.8 | 15.6 | 9.2 | 13.3 | 3.5 | 0.6 | 0.6 | 1.8 |

Мощное поколение 1946 г. за это трехлетие дало основную массу в уловах. Среди предыдущих поколение 1944 г., показавшее в 1947 г. кратко-

временное повышение своего значения в уловах (Васильев, 1950в) на протяжении 1948—1950 гг., упало до 9.2%. Попрямеему в эти годы имело значительный удельный вес поколение 1943 г., и еще в заметном количестве ловилось поколение 1942 г. Большое значение этого поколения в промысловых уловах прослежено нами на протяжении семи лет, с 2-годовиков в 1944 (Васильев, 1950в) до 8-годовиков в 1950 г.

Обращает на себя внимание присутствие в уловах на протяжении этого трехлетия поколений 1941, 1940 и 1939 гг. Последнее, появившееся еще за два года до создания водохранилища, в 1949 г. имело уже 10-годовалый возраст. Однако для плотвы, как и для леща, не все годы были благоприятны и не каждый год в результате нереста она оставляла поколение одинаково большой мощности, несмотря на огромную численность нерестового стада. В этом отношении показателен 1952 год, когда все места, пригодные для нормального нереста промысловых рыб-фитофилов, остались вне воды. Этот год был плохим и для плотвы. Икра была отложена на старый растительный мусор, лежащий на дне, где, по наблюдениям биостанции, имела место недостаточность и даже полное отсутствие кислорода, особенно в ночное время. В конечном счете, при осеннем ловле мальковым неводом сеголетки плотвы были малочисленны.

Предварительная обработка материалов за 1953 г. показала малую приспособленность плотвы в 1952 г. Для плотвы, рыбы преимущественно прибрежной, жизненно необходим верхний двухметровый слой воды с зарослями водных растений. В 1952 г. это условие полностью выпало, что отразилось и на размножении, и на росте.

Сходные условия, но менее ярко выраженные, наблюдались в 1945 и отчасти в 1948 и 1950 гг. Хорошими по условиям размножения были 1946, 1947, 1949, 1951 и 1953 гг. Все эти годы уровень был более высоким, пажели в предшествовавшие им, и они дали сильные поколения.

В последнее время значительная часть уловов плотвы состоит из крупных особей весом в 200—500 г. Просмотр части материалов по возрасту плотвы, собранных в 1953 г., показал присутствие в уловах 10—11- и, в меньшем количестве, 12- и 13-годовиков. Следовательно, во-первых, в водохранилище происходит накопление старших возрастных групп, во-вторых, возрастная структура всей популяции рыбной плотвы должна быть очень сложна. Молодь и резерв имеют в своем составе, помимо численно слабых и средних поколений, три сильных поколения — 1949, 1951 и 1953 гг., остаток же нерестового стада состоит не менее, чем из восьми—девяти поколений.

В составе нерестового стада имеется еще некоторый, повидимому, небольшой, остаток сильных поколений 1942 и 1943 гг. остатки сильных поколений 1946 и 1947 гг. и остатки других, более слабых поколений. Весной 1954 г. начнет поступать пополнение из сильного поколения 1951 г. Последнее, имевшее задержку в росте в 1952 г., будет иметь растянутое на 3—4 года половое созревание. В 1956 г. подойдут к состоянию зрелости первые особи (очевидно самцы) поколения 1953 г. Численность поколения 1952 г., судя по тому, что наблюдалось в этом году, должна быть совершенно ничтожна, а потому не может играть какой-либо роли в дальнейшем повышении численности плотвы.

Таким путем примерно до 1959 г. в нерестовое стадо плотвы будут поступать пополнения из прослеженных нами поколений, и при отсутствии каких-либо особо неблагоприятных обстоятельств численность популяции плотвы в ближайшие годы будет поддерживаться на высоком уровне.

Нерестовое стадо такой структуры, какая наблюдается в настоящее время, обладает большими возможностями к воспроизводству.

Анализ материалов, рассмотренных нами ранее (Васильев, 1950а) 1950б и 1950в) и обобщенных в настоящей статье, позволил установить следующие этапы развития плотвы в водохранилище.

Первый этап — огромное возрастание численности в 1941—1945 г., обеспеченное благоприятными условиями размножения и структурой нерестового стада волжской популяции плотвы. Волжское нерестовое стадо имело сложную структуру. Оно включало в себя остаток от восьми-девяти поколений и, очевидно, обладало значительной численностью. К концу первого этапа развития оно растворилось в массе молоди первых поколений весьма высокой численности.

В промысле этот этап развития популяции плотвы выразился в нарастании величины ее уловов в 1943—1946 гг. и под рубрикой «плотва» и в составе категории «мелочь» (рис. 1). Уловы колхоза «Красный рыбак» в отношении изменений плотвы весьма представительны, так как Волжский отрог, где основная масса уловов приходится на долю этого колхоза, давал от 45.3% до 75.6% всего улова плотвы Рыбинского треста.

Второй этап — дальнейший рост численности в 1946—1947 гг. уже за счет нерестового стада иной структуры, когда пополнение (поколения 1941—1944 гг.) могло преобладать над остатком (II тип «нерестовых популяций» Монастырского). Этот этап развития отразился в промысле новым повышением значения плотвы в уловах 1948—1949 гг. (рис. 1).

Третий этап — усложнение структуры нерестового стада за счет больших остатков от сильных поколений водохранилищного периода, достигших половой зрелости, откуда следует и накопление старших возрастов.

В дальнейшем изменения численности плотвы будут регулироваться условиями нереста, нагула, хищниками и промыслом. Отметим, что по отношению к плотве промысловые организации в настоящее время, при развитии крупноячеинного сетного лова и снижении роли неводного, занимают неправильную позицию, и величина уловов плотвы не отражает действительной численности этого вида в водохранилище.

Таким образом, ход изменения численности плотвы в водохранилище имеет общие черты с таковым леща. У обоих видов имелось исходное нерестовое стадо сложной структуры. Эта структура при наличии исключительно благоприятных условий размножения в первые годы предопределила появление новых поколений огромной численности. Далее у обоих видов с подходом к состоянию зрелости новых, очень сильных поколений нерестовое стадо временно изменило свой тип. Различие здесь между лещем и плотвой состояло лишь в темпе развития, зависящем от возраста полового созревания, более раннего у плотвы. Наконец, дальнейшее развитие с переходом нерестового стада опять в положение III типа «нерестовых популяций» также характерно и для плотвы и для леща. У обоих видов оно зависит в основном от условий нереста и нагула.

Основные черты развития в водохранилище стада леща и плотвы свойственны в той или иной степени и ряду других видов: густере, окуню, синцу и щуке.

Судак, промысел которого до 1947 г. был запрещен, встречался в уловах с первых лет эксплуатации водохранилища лишь отдельными особями. Исключительно прибрежный промысел неводами, распространенный в первые годы, не охватывал основных мест обитания судака — бывших русел и прирусловых участков крупных рек и открытую часть водохранилища.

Это способствовало сохранению небольшой популяции судака, поступившей в новый водоем вместе с водами Волги и из ее притоков, а также охраняло от вылова ежегодно остававшуюся в результате размножения молодь, которая в возрасте сеголетков уже в конце июня встречается даже в открытой части водохранилища.

Речная популяция судака была очевидно невелика: в уловах, наблюдение за которыми мы начали с 1944 г., особи речных поколений встречались единично. В общем из 191 экз. судака наших сборов в период 1944—1951 гг. на долю речных поколений приходится только около 1%; среди остальных судаков из наших сборов преобладали поколения 1942 г. — 18.9%, 1946—51.3% и 1947—5.8%, составившие в общем 76.0%. На долю всех остальных поколений в этих сборах падало лишь около 23%.

Возрастные анализы уловов судака в 1944—1951 гг. показывают преобладание особей в возрасте от однодневиков до четырехгодовиков, что свидетельствует о молодости его стада, начавшего возрастать численно лишь в условиях водохранилища.

В 1947 г. по всему водохранилищу в уловах неводами двухлетки (1+) судака попадались в огромном количестве. Это было весьма обильное поколение 1946 г.

В 1946 г. старое нерестовое стадо судака получило пополнение в виде части созревших особей хорошо сохранившегося поколения 1941 г. — первого года существования нового водоема. Пополнение нерестового стада повысило его воспроизводительную способность, что при прочих весьма благоприятных условиях определило появление сильного поколения.

Поколение 1946 г. в дальнейшем показало свою мощь, составляя основу уловов на протяжении ряда лет. В 1952 г. его доля в уловах равнялась 66.7%. Возрастной состав уловов судака в 1952 г. (табл. 7) уже значительно отличается от такового в первые годы эксплуатации водохранилища (Васильев, 1950в).

Таблица 7

| | Возраст | | | | | | | | | | Всего |
|---------------------------------------|---------|---|-----|-----|------|------|-----|-----|-----|-----|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| Количество экзем- пляров | — | — | 4 | 6 | 58 | 228 | 31 | 9 | 4 | 2 | 342 |
| Процент | — | — | 1.2 | 1.8 | 16.9 | 66.7 | 9.0 | 2.6 | 1.2 | 0.6 | 100 |

В уловах за 1944—1947 гг. 5- и 6-годовики, т. е. резерв и половозрелая часть, составляли всего лишь 4%, в уловах же 1952 г. возрастные группы от 5-годовиков и старше составили уже 97.0%.

Основная причина в сдвиге возрастного состава уловов в сторону половозрелой части заключается в изменениях структуры стада судака, в накоплении старших возрастных групп, которые были весьма малочисленны в предыдущее четырехлетие. Известное значение в изменении возрастного состава уловов имела в техника лова, — более широкое применение сетных орудий. Тем не менее, роли структурных изменений в стаде должно быть отведено основное место. Связанные со структурными изменениями стада высокие темпы увеличения численности судака находят отражение в возрастании уловов: со времени разрешения промысла судака его уловы возросли в несколько сотен раз (табл. 4).

Достаточный запас половозрелых возрастных групп, обеспеченность кормовой базой в виде огромного количества молоди «сорных» рыб (ерша, плотвы, окуня), развившихся в последние 5—6 лет за счет снетка, и видящая по почти ежегодному обилию молоди обеспеченность условиями нереста, — все это предопределяет и дальнейший рост численности судака.

О возрастном составе и численности стада судака в верхней Волге ничего не известно. Исследований в этом направлении не было. Если судить по ограниченности речных поколений в наших сборах в первые годы наблюдений в Волжском отроге водохранилища, начатых в 1944 г., волжское стадо судака было немногочисленно. Именно поэтому, вероятно, развитие судака, несмотря на ряд благоприятствующих факторов, шло вначале замедленным темпом. Только с подходом к состоянию зрелости хорошо сохранившихся поколений водохранилищного периода численность судака стала быстро возрастать.

Таким образом, развитие судака в водохранилище существенно отличалось от развития видов, речное стадо которых обладало большой общей численностью и мощным нерестовым стадом сложной структуры. К последним, как следует из предыдущего, относились щука, лещ и плотва. К этой же группе видов должны быть отнесены окунь и густера.

Окунь — озерно-речной вид нашел в водохранилище все необходимые ему жизненные условия. Волжская популяция его была велика: еще в 1950 г. в уловах встречались 10-годовалые особи из поколения 1940 г., а до 1947 г. сохранились особи из поколений 1939 и 1938 гг., т. е. появившиеся за один, два и три года до создания водохранилища (Васильев, 1950в).

С первых же лет в новом водоеме окунь занял по численности одно из первых мест. Несмотря на небольшой индивидуальный вес, его доля в уловах колхоза «Красный рыбак» (рис. 1) возросла в 1946 г. до 7.1%. В общих уловах организаций Минрыбпрома доля окуня также была довольно велика вплоть до 1948 г. (табл. 1). Окунь занимал, как показано ранее (табл. 2), видное место и в составе промысловой категории «мелочь» (табл. 3). Падение значения окуня в уловах после 1948 г. только относительное, численность же его, судя по количеству молоди, остается весьма высокой.

Развитие крупнейшего сетного лова за счет снижения роли пеговодного повышает возможности дальнейшего развития окуня. Молодь окуня, ведущая в Рыбинском водохранилище пелагический образ жизни, вероятно, играет некоторую положительную роль. Через молодь окуня хищники, в частности судак, в питании которого роль молоди окуня велика (Романова, 1955), используют большие запасы планктона водохранилища.

Окунь, как и плотва, в водохранилище недоиспользуется. Необходимо усиление промысла обоих видов главным образом соответствующими сетями в период нереста.

Ерш — один из самых нежелательных компонентов ихтиофауны, в водохранилище весьма многочислен. Промысловая статистика не дает верного представления о его численности, однако опыт лова снетковыми пеговодами в феврале—марте 1952 г. показал обилие ерша. Постоянно составляя большую долю в прилове к снетку (до 71.5%), он часто бывал вообще основной рыбой в улове (до 50%).

Об обилии и размножении ерша, особенно в последние годы, говорит и его доля в составе категории «мелочь», что уже видно из табл. 2.

Единственный «безвредный» способ борьбы с засорением водоемов ершом является пока отлов его производителей в период нереста. Этот способ и следует широко использовать в водохранилище.

Густера. Стадо густеры верхней Волги имело сложную структуру с большим запасом половозрелых поколений. Еще в 1945 г. ее речные поколения составляли в уловах 84.4%. В их составе были 12-годовики. Естественно, что в условиях водохранилища численность густеры несколько возросла, чего статистика уловов не отражает. Густера, как правило, не сдается на промысловые пункты отдельной «породой», а идет в составе «мелочи» — мелкого и среднего леща, иногда вместе с плотвой. Однако по структуре речного стада можно было ожидать, что густера в водохранилище разовьется гораздо более широко.

Мы считаем общее понижение температуры воды в водохранилище и поздний нерест густеры (середина июня) основными факторами, лимитирующими ее развитие. Поздно появляющаяся молодь густеры при укороженном вегетационном периоде бывает слабо подготовлена к зимовке и, очевидно, в значительной части выпадает. Кроме того, отрицательную роль играет выход личинок густеры в период полного развития жизни на мелководьях и, в частности, различных врагов молоди рыб (молодь щуки, личинки жуков, гидры и пр.). В это же время в прибрежных зарослях, особенно по ночам, наблюдается недостаток кислорода.

Тем не менее, густеры в водохранилище много, и к ней также для ограничения ее численности должен быть применен отлов во время нереста.

Снеток, происхождению и развитию которого посвящена наша специальная статья (Васильев, 1951), после бурного развития до 1950 г. в следующем трехлетии численно сократился. В 1952 г. выпадение почти всех нерестовых площадей приостановило дальнейший рост его популяции и резко сократило на ближайшие годы его численность. Последняя в самом водохранилище ежегодно снижается выносом и нижний бьеф, особенно при большом сбросе воды. Численность снетка находится в полной зависимости от режима уровня.

Чехонь. Численность чехони в водохранилище медленно и неуклонно повышается. Возрастной состав волжского стада чехони, его структура и мощность и вообще вся ее биология в верхней Волге остались неисследованными.

Имея своеобразный характер питания, чехонь находит пищу во всех участках водохранилища — от прибрежных до центральных его частей. Это определяет ее широкое распространение и способствует дальнейшему росту ее численности.

В центральном плесе водохранилища работами биостанции обнаружены значительные скопления чехони, пока не используемые промыслом; вообще чехонь используется совершенно недостаточно; вылавливаемая она не получает правильного отражения в промысловой статистике. Развитие промысла чехони и изучение ее биологии в условиях водохранилища — очередные задачи промышленности и науки.

Налим. Специальный промысел налима недостаточен, вследствие чего и действительная роль его в водохранилище неясна. Очевидно, состояние его запасов таково, что можно говорить об организации в отдельных местах его специального промысла.

Карась и линь в силу специфики их биологии — обитание в затопленных лесах и кустарниках — промыслом используется мало. Об этом говорит и возрастной состав наших сборов; половозрелые особи составляют основу уловов. Опыт лова ловушками типа вентерей подсказывает перспективность развития промысла этих видов. Биология карася и линя в условиях водохранилища пока неясна.

Синец получил в водохранилище сильнейшее развитие и является одной из наиболее перспективных рыб. Прекрасный рост синца в новых условиях (Васильев, 1955), обеспеченность пищей, обилие молоди, возрастающей численно с годами (табл. 3), — все это предопределяет дальнейший рост его численности. Возрастного состава волжского стада и развития синца в первые годы мы касались ранее (Васильев, 1950б и 1950в).

Промысел использует синца слабо, а статистика, не отражая полностью его уловов, не дает представления и о его численности. Всемерное расширение лова этой рыбы — ближайшая задача промышленности.

Из приведенного краткого обзора изменения численности промысловых рыб водохранилища выясняется наличие довольно больших резервов, неиспользуемых рыбной промышленностью. Усиление лова ряда рассмотренных видов должно значительно повысить выход продукции с каждой гектара площади Рыбинского водохранилища.

Исследование возрастного состава леща, плотвы, синца, густеры, окуня, судака и других видов (Васильев, 1950б) обнаруживает наличие в их стадах поколений, преобладающих в уловах на протяжении ряда лет. Выясняется, что сильные поколения у многих видов появились в одни и те же годы. Иными словами, в водохранилище имелись урожайные и неурожайные годы, общие для разных видов. Урожайными для большинства видов оказались 1941, 1942 и 1943, затем 1946, 1947 и 1951 гг.; менее четко и не у всех видов выступает урожайность 1948 и 1949 гг.

Сопоставление показывает, что в годы повышения уровня воды наблюдалось и появление сильных поколений, даже при недостаточно благоприятных других факторах. В этом случае основным определяющим условием для большинства видов являлась полная обеспеченность субстратом для кладки икры. Влияние других факторов также несомненно, но в отдельных случаях отрицательное значение одного фактора может компенсироваться особенно благоприятной для размножения комбинацией других. Далее выясняется, что повышение или снижение темпа роста у отдельных видов имело исключительное значение для их развития в водохранилище.

Решающее значение в формировании рыбного населения Рыбинского водохранилища имели следующие факторы.

1) Предусмотренные техническим проектом обязательные ежегодные колебания уровня, резко отличающие Рыбинское водохранилище от многих естественных пресноводных озерных водоемов, а также значительная разница между наивысшими уровнями в различные годы. Понижение уровня воды в водохранилище влечет за собой осушение больших площадей, а недобор весной одного метра уровня воды лишает рыбное население (фитофилов) почти нацело мест, пригодных для нормального нереста. При низком стоянии уровня в том или ином году свободная от воды площадь быстро покрывается растительностью, которая при более высоком уровне в следующем году служит субстратом для откладки икры. Вполне очевидно, что постепенное на протяжении ряда лет наполнение водохранилища с затоплением каждый год новых площадей имело важное значение для нарастания численности рыбного населения.

2) Общее понижение температуры воды, определившееся после сооружения водохранилища, сокращение вегетационного периода, сокращение периода оптимальных температур для некоторых видов (лещ) оказали существенное влияние на ход формирования рыбного населения и развитие отдельных видов.

3) Газовый режим, главным образом недостаточность кислорода, в отдельных мелких обособлениях (заливах) и в придонном слое на мелководьях или при особых условиях на большей части площади водохранилища также оказали огромное влияние на развитие ихтиофауны.

4) Недостаточность кормовой базы для бентофагов и полная обеспеченность пищей планктофагов весьма существенно отразились на формировании популяций отдельных видов.

ВЫВОДЫ

1. Постепенное в течение ряда лет наполнение водохранилища, а затем чередование лет с высокими и низкими подъемами воды обеспечивали необходимые условия для икрометания в годы с уровнем, повышенным против предыдущего. Это указывает на возможность в водохранилищах подобного типа путем регулирования уровня создавать нормальные условия для кладки икры ежегодно. В Рыбинском водохранилище для этого необходима сработка уровня к 15 июля на 1 м.

2. Годы с особо низким стоянием весеннего уровня, подобно 1945 и 1952 г., выводят из строя все нерестилища фитофилов, пригодные для нормального нереста. Это приводит к появлению весьма слабого по численности очередного поколения или к полному выпадению его. У некоторых видов выпадение очередного поколения вызывает катастрофическое уменьшение численности всей популяции.

При наблюдаемом в настоящее время темпе роста леща, состоянии и перспективах пополнения его нерестового стада и при существующей кормовой базе бентофагов нет необходимости в проведении каких-либо широких рыбоводных мероприятий для повышения численности леща. Для обеспечения нормального естественного нереста леща необходимо:

а) категорически запретить лов на местах зимних залежек крупного леща, взяв эти места под наблюдение и охрану;

б) запретить неводный лов на нерестилищах в период размножения.

3. Состояние возрастной структуры популяций плотвы, окуня и густеры при возникновении комплекса благоприятных условий может дать всплеску их массового размножения. Поэтому численность этих видов следует снижать путем усиления лова соответствующими сетями во время нереста, а также путем установки искусственных нерестилищ с последующим уничтожением отложенной на них икры этих видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев Л. И. 1950а. Темп роста рыб Рыбинского водохранилища по материалам из его южной части. Тез. докл. на совещ. н.-и. учрежд., изуч. Рыбинск. водохранил. Ярославль, июнь 1950.
- Васильев Л. И. 1950б. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища. Тр. НИИС «Борок», в. I.
- Васильев Л. И. 1950в. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Возрастной состав рыб. Тр. НИИС «Борок», в. I.
- Васильев Л. И. 1951. О сетке Рыбинского водохранилища. Зоолог. журн., т. XXX, в. 6.
- Васильев Л. И. 1952. О ряпушке Рыбинского водохранилища. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., т. IV.
- Васильев Л. И. 1955. О росте сига в Рыбинском водохранилище. Наст. в.
- Васнецов В. В. 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища. Тр. НИИС «Борок», в. I.

- Деметтьева Т. Ф. 1952. Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия. Тр. Всесоюзн. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. XXI.
- Дрягня П. А. 1953. О возрастной структуре популяций у рыб. Зоолог. журн., т. XXXII, в. 1.
- Замахаяев Д. Ф. 1940. Нерестовые марки на чешуе каспийской сельди. Тр. Всесоюзн. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. XIV.
- Короткий И. J. 1937. Іхтіофауна проріжистої частини Дніпра та її зміни під впливом побудування греблі Дніпрельстану. Вісн. Дніпропетр. гідробіолог. ст., т. II.
- Кулемин А. А. 1934. Исследование Ростовского озера (Неро) в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении, ч. IV. Рыбохозяйственная бонитировка. Сб. «Рыбное хозяйство Ивановской промышленной области и его перспективы», в. 2.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна Верхней Волги. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., т. II.
- Мейен В. А. 1944. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. Изв. АН СССР, сер. биолог., № 2.
- Монастырский Г. Н. 1949. О типах нерестовых популяций у рыб. Зоолог. журн., т. XXVIII, вып. 6.
- Монастырский Г. Н. 1951. Методика оценки состояния запасов и прогнозы численности северокаспийской воблы волжской сельди. Тр. Всесоюзн. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. XVIII.
- Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб. Тр. Всесоюзн. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. XXI.
- Мордухай-Волтовский Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Наст. в.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Наст. в.
- Романова Г. П. 1955. Питание судака (*Lucioperca lucioperca* L.) Рыбинского водохранилища. Наст. в.
- Себенцов Б. М. и др. 1940. Режим и рыбы Иваньковского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Воронежск. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. III, в. 2.
- Себенцов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всероссийск. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. IV.
- Черкас Б. Н. 1950. Рыбоводство в естественных водоемах. Пищепромиздат.
- Чиркова З. Н. 1955. О распределении и росте осетров окуня в Рыбинском водохранилище. Наст. в.
- Чугунова Н. И. 1940. К методике изучения возраста воблы по чешуе (на основании исследования чешуи меченых рыб). Тр. Всесоюзн. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. XI.

А. А. Остроумов

О ВОЗРАСТНОМ СОСТАВЕ СТАДА И РОСТЕ ЛЕЩА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В Рыбинском водохранилище в последние годы лещ занимает первое место в промысловых уловах. Является он также одной из наиболее ценных рыб по своим пищевым качествам. Эти обстоятельства заставляют особо внимательно подходить к изучению его биологии. Вместе с тем многие весьма существенные стороны жизни рыбинского леща до сих пор недостаточно выяснены. В частности, вопросы состава стада, темпа полового созревания и роста леща, несмотря на то, что они освещались в литературе (Васнецов, 1950; Васильев, 1950), потребовали дополнительного изучения. Литературные данные, касающиеся этих вопросов, относятся в основном к первым 7—8 годам существования водохранилища и не всегда основаны на достаточном по количеству материале.

В 1953 г. биостанцией Борок проводились широкие исследования биологии рыб Рыбинского водохранилища и условий их жизни. В результате оказалось возможным изучить возрастной состав, рост, питание, распределение и особенности размножения большинства видов рыб, населяющих водохранилище, в том числе и леща. Исследование возрастного состава леща позволило определить относительную численность поколений, уточнить представление о темпе полового созревания и подойти к решению вопроса о причинах колебания численности стада леща. Изучение роста дало возможность дополнить имеющиеся литературные данные и поставить вопрос о необходимости коренного улучшения кормовой базы леща.

Изучение состава стада и роста леща требует продолжения. В настоящей статье изложены лишь основные результаты проведенных исследований по биологии леща Рыбинского водохранилища.

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ СТАДА ЛЕЩА

Определение возрастного состава стада рыб в больших водоемах озерного типа сопряжено с некоторыми затруднениями в силу невозможности применения одного и того же орудия лова в прибрежных и открытых участках водоема. В частности, в Рыбинском водохранилище траловый лов практически осуществим только в глубоководной зоне и невозможен в прибрежной на глубине до 2—2,5 м. Неводной лов осваивает только очень узкую прибрежную зону. Учитывая это, мы производили сбор материалов для определения возрастного состава стада леща как из уловов опытного трала с ячеей в мотне 6 мм, так и из неводных уловов. Составление этих материалов может дать достаточное представление о составе стада.

Наряду с пробами из траловых и неводных уловов изучены также пробы из уловов промысловых сетей. К настоящему времени значение сетного промысла в Рыбинском водохранилище неизмеримо выросло по сравнению с первыми годами существования этого водоема. В частности, основная масса леща вылавливается крупноячеистыми сетями. Представление о составе сетных уловов дает возможность судить о возрастном составе леща, изымаемого промыслом, а также может дополнить результаты изучения состава стада.

Всего определен возраст 1554 экз., в том числе из траловых уловов — 567, из неводных — 199 и из сетных — 788. Определение возраста, как и расчисление темпа роста, проводилось по чешуе, под стереоскопическим микроскопом МБС-1 (объектив 2, окуляр 8). Прекрасные оптические свойства этого микроскопа значительно облегчают выявление и подсчет годовых колец. Как правило, определение возраста леща не представляло затруднений; сомнительные экземпляры чешуи встречались лишь в виде исключения.

П. Н. Морозова (1952) обращает внимание на трудность определения возраста аральского леща в связи с наличием кольца, расположенного вблизи центра чешуи. Обратные расчисления по методу Э. Леа показали, что длина тела в момент закладки этого кольца значительно меньше непосредственно определенных размеров годовиков. В таких случаях Морозова, повидимому, не принимала первое кольцо за годовое.

М. И. Меньшиков и А. И. Букирев (1934) указывает, что на большинстве чешуй камского леща также имеется вблизи центра кольцо, которое они называют дополнительным, образовавшимся в первое лето жизни леща.

А. В. Лукин (1939) приводит данные, на основании которых он отрицает наличие малькового кольца на чешуе леща из средней Волги, с ним соглашается Г. Х. Шапошникова (1948).

Так как критерием для признания или отрицания мальковых колец служат результаты сравнения расчисленных данных с размерами, которые получались при непосредственном изменении годовиков, то крайне существенным является вопрос, по какому сектору чешуи производится расчисление роста и каким методом расчисления пользуются авторы?

Г. Н. Монастырский (1926) показал, что у плотвы и сивоглазых результаты расчисления по переднему и заднему секторам чешуи несходны. К таким же выводам позднее пришел Сегерстрёл (Segerstråle, 1932, 1933), в начале в отношении леща, а впоследствии язя и окуня. При этом он установил, что в первые годы жизни леща рост переднего сектора чешуи отстает от роста заднего сектора.

А. В. Лукин и Г. Х. Шапошникова определяли возраст и расчисляли рост леща по заднему краю чешуи, что дает лучшие результаты, нежели расчисление по переднему краю; П. Н. Морозова производила расчисление по переднему краю чешуи. Хотя на переднем секторе чешуи леща годовые кольца выражены более отчетливо, нежели на заднем, но расчисление по переднему сектору по методу Э. Леа всегда дает сильно преуменьшенные результаты для первых лет и особенно для самого первого года жизни. Это, вероятно, и послужило причиной сомнений Морозовой в определении первого годового кольца. К сожалению, Меньшиков и Букирев не указывают, по какому сектору они производили расчисление роста. Можно лишь предположить, что они пользовались передним сектором, так как расчисленная ими длина тела леща при закладке первого годового кольца действительно очень невелика.

Однако расчисление и по заднему сектору чешуи как методом Э. Леа, так и с помощью логарифмических скал Монастырского, не всегда дает удовлетворительные результаты, как это показал Ф. И. Вовк (1955), предложивший свой, более объективный, способ расчисления роста. Метод Вовки имеет несомненное преимущество перед другими, широко практикуемыми методами еще и в том отношении, что он дает сходные расчисления как по переднему, так и по заднему секторам.

На чешуе рыббинского леща первое кольцо также довольно часто расположено вблизи центра. В результате обратного расчисления методом Вовки удалось установить, что лещ в момент закладки первого кольца имеет длину тела от 36 до 93 мм. Такие же размеры наблюдались как у годовиков из весенних сборов, так и у сеголетков из сентябрьских и октябрьских сборов, следовательно, нет оснований считать мальковыми кольца, расположенные близко к центру чешуи. Подробные данные о результатах расчисления длины тела в момент закладки первого годового кольца приведены в разделе о росте леща.

Литературные данные о возрастном составе леща Рыбинского водохранилища очень скудны. Опубликованы всего лишь две работы, одна из которых относится к первому году заливания водохранилища (Васнецов, 1950), а во второй рассматриваются материалы, собранные в 1944—1948 гг. (Васильев, 1950). Автор первой работы приводит очень небольшую, а поэтому недостаточно убедительный материал о возрасте 20 экз. леща. На основании этих данных можно лишь сказать, что в первый год заливания в Рыбинском водохранилище имелись лещи в возрасте до 9 лет. Были ли в то время в водохранилище лещи старшего возраста и каково было соотношение возрастных групп, на эти вопросы автор ответа не дает. В работе имеется указание, что среди исследованных половозрелых рыб можно выделить до пяти возрастных групп. К сожалению, результатов вскрытий, которые подтвердили бы это положение, автор не приводит.

Васильев, определив возраст 271 экз. леща, приходит к заключению, что в первые годы существования водохранилища в леводонных уловах леща преобладали младшие возрастные группы, от годовиков до шестигодовиков, и что наиболее мощными были поколения 1941, 1942, и 1943 и 1946 гг. К сожалению, данные, приведенные Васильевым, нечетко отражают изменения возрастного состава из-за отсутствия достаточного количества материала. Невозможность получения репрезентативных проб автор объясняет особенностями распределения леща и специфичностью промысла того времени. Несмотря на это, выводы Васильева, как будет показано, в основном оказались верными.

Анализ наших материалов лучше всего начать с траловых уловов, наиболее полно отражающих состав стада леща. В табл. 1 приведены данные о возрастном составе летних и осенних уловов.

Очень позднее половое созревание леща в Рыбинском водохранилище не всегда позволяет в экспедиционных условиях определить пол молодых рыб (в возрасте до 6 лет, а иногда и старше), поэтому экземпляры, у которых пол не установлен, представлены в таблице довольно сложным набором возрастных групп. Не включены в таблицу данные о рыбах моложе 2 лет, так как точное выделение мелких мальков леща в экспедиции также затруднительно.

Безусловно, в дальнейшем, после окончания лабораторной обработки сборов молоди, приведенные здесь данные будут дополнены сведениями, относящимися к годовикам и сеголеткам.

Таблица 1

Возрастной состав леща из траловых уловов (в %)

| Возраст | Июль—август | | | | Октябрь | | | | Июль—октябрь | |
|-----------------------|-------------|------|------------------|------|---------|------|------------------|------|-------------------|---------|
| | ♀ | ♂ | пол не определен | ♀♂ | ♀ | ♂ | пол не определен | ♀♂ | всего экземпляров | процент |
| 2+ | — | — | 55.5 | 8.8 | — | — | 70.3 | 15.6 | 61 | 10.6 |
| 3+ | — | — | 20.6 | 3.2 | — | — | 24.3 | 5.4 | 22 | 3.9 |
| 4+ | — | — | 4.8 | 0.8 | 4.5 | 8.0 | 5.4 | 6.0 | 13 | 2.3 |
| 5+ | — | — | 11.1 | 1.8 | 1.5 | 1.6 | — | 1.2 | 9 | 1.6 |
| 6+ | 3.9 | 5.1 | 3.2 | 4.2 | 6.0 | 4.7 | — | 4.2 | 24 | 4.2 |
| 7+ | 15.5 | 15.4 | 1.6 | 13.2 | 32.8 | 44.4 | — | 29.9 | 103 | 18.2 |
| 8+ | 11.1 | 12.2 | 3.2 | 10.2 | 16.4 | 6.3 | — | 9.0 | 56 | 9.9 |
| 9+ | 3.9 | 7.0 | — | 14.5 | 1.5 | 3.2 | — | 1.8 | 21 | 3.7 |
| 10+ | 14.9 | 18.0 | — | 13.8 | 4.5 | 8.0 | — | 4.8 | 63 | 11.1 |
| 11+ | 34.8 | 35.9 | — | 23.8 | 26.8 | 20.6 | — | 18.5 | 150 | 26.5 |
| 12+ | 13.3 | 5.8 | — | 8.2 | 3.0 | 1.6 | — | 1.8 | 36 | 6.3 |
| 13+ | 1.1 | 0.6 | — | 0.8 | 3.0 | — | — | 1.2 | 5 | 0.9 |
| 14+ | 0.5 | — | — | 0.2 | — | — | — | — | 1 | 0.2 |
| 15+ | 0.5 | — | — | 0.2 | — | — | — | — | 1 | 0.2 |
| 16+ | 0.5 | — | — | 0.2 | — | — | — | — | 1 | 0.2 |
| 17+ | — | — | — | — | — | 1.6 | — | 0.6 | 1 | 0.2 |
| Всего экземпляров . . | 181 | 156 | 63 | 400 | 67 | 63 | 37 | 167 | 567 | 100 |

Как видно, возрастной состав самок и самцов не обнаруживает заметных различий. И самцы и самки старше 12 лет встречаются в незначительном количестве. В летних пробах не встречены самки старше 16 лет (16+) и самцы старше 13 лет (13+). Однако это не является предельным возрастом рыбинского леща: так, в октябре был выловлен самец в возрасте 17+. Возрастной состав леща из летних и осенних уловов в основном сходен. Различия в значении отдельных возрастных групп не имеют существенного характера и объясняются меньшим количеством проанализированных рыб из осенних уловов. И в летних и в осенних уловах преобладают одни и те же поколения: 11-, 7- и 2-годовики. В обоих случаях немногочисленные рыбы в возрасте 3+, 4+, 5+, 6+, 9+ и старше 12 лет. Среднее положение по численности занимают 8- и 10-годовики. Меньшее количество последних в октябрьских пробах объясняется меньшим объемом осенних материалов.

Таким образом, возрастной состав траловых уловов леща достаточно убедительно свидетельствует о высокой численности поколений 1942, 1946 и 1951 гг., о средней численности поколений 1943 и 1945 и о малочисленности поколений 1944, 1947, 1948 и 1950 гг. Оценить поколение 1941 г. по материалам, особенно осенним, собранным в 1953 г., довольно трудно.

Судя по летним сборам, определенно можно сказать лишь то, что это поколение не было малочисленным.

Из неводных уловов нами определен возраст 199 экз. леща, пойманных в июне и июле. Если учесть, что сборы производились в различных участках водохранилища, то это количество возрастных определений следует считать небольшим. Две пробы, полученные из Волжского отрога, — па тоне Кочеринской (колхоз «Красной рыбаки») и у о. Радонского, — вклю-

чают 84 экз.; пробы, собранные в устье р. Согожи, — 43; на западном побережье водохранилища, в районе Залужья — 21; в Шекснинском отроге, в районе Захарьина, — 37 и в устье р. Кессы — 14 экз.

Естественно, что каждая из перечисленных проб не отражает возрастной состав леща в том или ином участке. Однако взятые вместе они дают возможность судить о составе популяции леща в узкой прибрежной зоне водохранилища вообще и, кроме того, могут послужить дополнением к пробам из траловых уловов. Учитывая это, мы объединили все материалы из неводных уловов с 3 VI по 29 VII 1953 г.

| | | | | | | | | | | | |
|-------------------------|------|-----|------|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-------|
| Возраст | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | 6+ | 7+ | 8+ | 9+ | 10+ | 11+ | Всего |
| Всего экземпляров . . . | 56 | 12 | 31 | 10 | 16 | 32 | 4 | 10 | 9 | 19 | 199 |
| Процент | 28.2 | 6.0 | 15.6 | 5.0 | 8.2 | 16.1 | 2.0 | 5.0 | 4.5 | 9.5 | 100 |

В отличие от траловых материалов пробы из неводных уловов представлены преимущественно рыбами младших возрастов. Это соответствует литературным данным (Васнецов, 1950) и результатам траловой съемки, проведенной в 1953 г., согласно которым крупные лещи старших возрастов в летнее время отходят от берегов, сосредотачиваясь в глубоких местах, расположенных в некотором удалении от берега. Несмотря на это, в неводных уловах так же отчетливо, правда в несколько меньшей мере, чем в траловых уловах, видно более высокое значение 11-годовиков. Наиболее многочисленны в них 2- и 7-годовики. Эти выводы полностью совпадают с результатами анализа траловых сборов: средней численности было поколение 1949 г. (4-годовики), малочисленны 3-годовики (пополнение 1950 г.). По данным Л. К. Захаровой (1955) и наблюдениям Л. И. Васильева, в 1952 г., в связи с низким уровнем воды, нерестилища леща были очень сокращены и как результат этого эффективность перероста была низкой. Следовательно, есть основание предполагать, что поколение 1952 г. также малочисленно.

Выводы, сделанные в результате изучения возрастного состава траловых и неводных уловов, подтверждаются данными анализа сетных уловов (табл. 2). В таблицу вошли данные, относящиеся к категории крупного леща.

Таблица 2

Возрастной состав уловов из промысловых сетей (категория крупного леща, в %)

| Дата | Пункт | В о з р а с т | | | | | | | | | | Всего экзэм- пляров |
|--|-----------------------------------|---------------|-----|------|-----|------|------|------|-----|-----|-----|---------------------------|
| | | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 18 | |
| 28 II— 12 III 16 V— 9 VI 31 VII 22—31 X | Горелово, Брей- тово, Приворот | — | 9.8 | 9.0 | 7.5 | 14.3 | 42.8 | 12.8 | 2.2 | 0.8 | 0.8 | 133 |
| | | — | 8.6 | 5.8 | 0.7 | 11.5 | 47.5 | 18.8 | 5.8 | 1.4 | — | 139 |
| | Легково Верхне-Николь- ское | — | — | 4.8 | 4.8 | 14.3 | 47.6 | 19.0 | 9.5 | — | — | 21 |
| | | 2.2 | — | 20.0 | 4.5 | 20.0 | 40.0 | 8.9 | 2.2 | — | — | 45 |
| | Процент . . . | 0.3 | 7.7 | 8.9 | 4.1 | 13.9 | 44.7 | 15.1 | 4.1 | 0.9 | 0.3 | |
| | Всего экзэм- пляров . . . | 1 | 26 | 30 | 14 | 47 | 151 | 51 | 14 | 3 | 1 | 338 |

Если принять во внимание крупнотеленность промысловых сетей (ячей от 50—60 до 90 мм), то становится вполне понятным отсутствие или небольшое количество в их уловах рыб младших возрастных групп. В частности, 7-годовики, обильно представленные в траловых и неводных уловах, здесь составили всего лишь около 8%, однако 11-годовики так же преобладают в сетных как и в траловых уловах, составляя в них около 50%. Удельный вес 10- и 12-годовиков вполне соответствует данным траловых проб.

Показательно большое сходство состава отдельных проб, несмотря на то, что некоторые из них сравнительно невелики и что пункты, где были взяты пробы, значительно удалены друг от друга. Верхне-Никульское и Легково расположены в Волжском отроге. Брейтово — в устье р. Сити, а Приворот — в Моложском отроге, в устье р. Сёблы.

Для возрастного состава проб из группы мелкого и среднего леща характерно резкое преобладание симятодовиков,

| | | | | | | | | |
|-------------------|-----|------|------|-----|-----|-----|-----|-------------------|
| Возраст | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | Всего экземпляров |
| Количество (в %) | 4.7 | 54.0 | 19.0 | 6.4 | 6.4 | 5.4 | 3.1 | 63 |

Таким образом, сопоставление состава уловов различных орудий лова приводит к вполне определенным, и, как нам представляется, надежным выводам о возрастном составе стада и относительной численности различных поколений леща.

Лещ Рыбинского водохранилища характеризуется сложным возрастным составом, — большим числом поколений, входящих в состав его стада. Свойственны ему также значительные колебания численности поколений.

Изучением причин колебаний численности леща в других водоемах занимался ряд исследователей (Троицкий, 1935, 1949; Дойников, 1939; Деметьева, 1941, 1952; Войко, 1951; Танасийчук, 1952). Результаты этих исследований показали, что решающее влияние на численность поколений оказывают высота весеннего паводка, его продолжительность и сроки его наступления. Количество производителей в данном случае является фактором подчиненным. От особенностей паводка в дельте Волги, в Урале и на Дону зависят размеры нерестилищ, обеспеченность молоди леща кормом на ранних стадиях развития, продолжительность задержки в пойменной системе, размеры гибели и, в конечном счете, количество молоди, поступающей в море, где находятся ее основные кормовые площади. Играет при этом существенную роль и температурный режим в период перероста. В некоторых случаях отмечено значительное влияние на численность молоди тех условий, в которых живут подростки мальки. Таким образом, численность поколений определяется сложным комплексом факторов, выявление которых потребовало бы систематических и многолетних исследований. Учитывая это, нельзя, безусловно, ожидать в настоящее время подробного освещения причин колебания численности поколений леща Рыбинского водохранилища, как это уже сделано для азовского и особенно каспийского леща. Однако упомянутые результаты исследований дают возможность пойти отправную точку хотя бы для первого приближенного решения этого крайне важного вопроса.

Говоря об изменениях численности леща в Волжском отроге водохранилища в период с 1941 по 1948 гг., Л. И. Васильев (1950) указывает, что причинами, уменьшающими его численность, являются: усиленный вылов

мелкого леща, гибель при заморах, выедание хищниками и, особенно, ухудшение условий нереста.

Позднейшими исследованиями (Г. П. Ромазова, 1955) установлено, что лещ истребляется хищниками в очень небольшом количестве; следовательно, хищники не могут оказывать существенного влияния на его численность.

Заморные явления имеют место в водохранилище, и они в какой-то степени сказываются на рыбах всех возрастов, однако гибель леща при заморах также не должна быть большой; во всяком случае, таких резких колебаний численности поколений, какие выявляются при изучении возрастного состава, заморы не могут вызвать; об этом свидетельствуют поколения 1941—1942 гг., появившиеся в первые годы существования водохранилища и сохранившие высокую численность до настоящего времени. Эти же поколения, как и поколения 1945 г. и, особенно, 1946 г., также свидетельствуют, что вылов молодежи леща не оказал решающего влияния на их численность.

Вместе с тем, Л. И. Васильев совершенно прав, считая, что условия нереста, сильно варьирующие в водохранилище, действительно вызывают резкие колебания численности поколений. Подобно тому, как в южных бассейнах особенности речного паводка определяют эффективность нереста, условия откорма молодежи вблизи нерестилищ и количество скатывающихся в море мальков леща, так в Рыбинском водохранилище эффективность нереста и численность поколений леща прежде всего зависят от уровня воды в преднерестовый и нерестовый периоды.

По наблюдениям Л. К. Захаровой (1955) и Л. И. Васильева (1955) высокая эффективность нереста наблюдается при более высоком уровне воды по сравнению с предыдущими годами. Чем ниже уровень, тем меньше площади нерестилищ, тем меньше эффективность нереста леща.

На основании данных Копринского водомерного пункта, расположенного в Волжском отроге, можно судить о направлении и степени изменений уровня в водохранилище в течение ряда лет. Выяснилось, что в весенний период (с 15 апреля по 31 мая) 1942, 1943, 1946, 1949 и 1951 гг. уровень воды был значительно выше, чем весной предшествующих лет, а как уже указывалось, именно в эти годы появились поколения леща большой и средней численности. В противоположность этому, в 1944, 1948, 1950 и 1952 гг., для которых характерны малочисленные поколения, уровень воды в весенний период был значительно ниже уровня предшествующих лет. Таким образом, для девяти отмеченных лет выявляется четкая зависимость между характером изменений уровня воды, а следовательно увеличением или сокращением площади нерестилищ и численностью поколений.

При наличии такой прямой зависимости можно согласиться, что численность рыбинского леща в значительно меньшей степени определяется другими факторами: количеством производителей, температурным режимом в нерестовый период, условиями откорма в водохранилище. Однако в некоторые, правда сравнительно редкие годы, действие и других факторов, помимо уровня воды, также может оказывать решающее влияние на численность поколений. Об этом можно судить по данным двух лет. В 1945 г. уровень воды был значительно ниже, чем в 1944 г., а поколение 1945 г., судя по материалам возрастного анализа, оказалось средним по численности. В противоположность этому поколение 1947 г., когда уровень воды был выше, чем в предыдущем году, вполне определенно характеризуется как малочисленное. Безусловно, приведенные материалы поз-

воляют считать весенний уровень воды решающим условием эффективности нереста и численности поколений леща, однако эта связь может осложняться и в иные годы осложняется действием других факторов.

Температурный фактор не объясняет особенностей численности поколений 1945 и 1947 гг. Весной 1947 г. температура воды была заметно выше, чем в 1945 г. Среднедекадная температура воды в Волжском отроге весной 1947 г. колебалась в пределах 7.1—19.1°, в то время как в 1945 г. — 6.1—16.6°. Несмотря на более благоприятные температурные условия, в которых появилось и начало свой рост поколение 1947 г., оно оказалось малочисленным.

О количестве производителей в прошлые годы сказать что-либо определенное очень трудно. У Л. И. Васильева есть указание, что уловы леща в первые годы после заливания водохранилища уменьшились, а затем, к 1947—1948 гг. вновь увеличились. При этом он имеет в виду увеличение уловов за счет молодых поколений 1942—1944 гг. Рыбы этих поколений созрели лишь к 1950—1952 гг., когда действительно количество производителей леща, судя по промысловым уловам последних лет, резко возросло. Что же касается более или менее достаточных представлений об относительном количестве производителей в каждый из годов первого десятилетия существования водохранилища, то таковые у нас отсутствуют. Повидимому, и в условиях Рыбинского водохранилища, так же как в Волго-Каспии и в Азовском море, количество производителей не ограничивает численность поколений.

Возможно, что существенным фактором могут оказаться условия питания рыб, особенно молоди, отдельных поколений. Систематические данные об изменениях кормовой базы за каждый год существования водохранилища отсутствуют. Однако лучшим показателем степени обеспеченности пищей отдельных поколений является темп их роста. Поэтому к данному вопросу следует вернуться после специального рассмотрения материалов о росте леща в водохранилище.

Изучение возрастного состава уловов позволило установить возраст полового созревания рыбинского леща. Полное освещение этого вопроса, как известно, значительно затрудняется растянутостью периода полового созревания рыб одного и того же поколения. Поэтому обычно в литературе приводятся указания лишь о наиболее раннем возрасте полового созревания и о возрасте массового созревания рыб. Однако и эти данные имеют большое значение как для понимания ряда важнейших сторон их биологии, так особенно и для решения существенных практических задач. Установление, хотя бы приблизительно, возраста полового созревания рыбинского леща представляет также несомненный интерес и для изучения характера изменений его биологических особенностей под влиянием условий, существующих в водохранилище.

Для определения возраста полового созревания использованы результаты вскрытий леща из осенних, зимних и весенних уловов. В эти сезоны зрелый лещ имеет половые продукты в стадии не ниже III+ (Дрягин,

| Возраст | | 3+ | 4+ | 5+ | 6+ | 7+ | 8+ | 9+ | 10+ | 11+ | 12+ | 13+ | 15+ | 17+ | Всего всех плавов |
|-------------------|----------|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------------------------|
| Самцы | незрелые | 1 | 5 | 1 | 4 | 27 | 12 | 6 | 6 | 6 | — | — | — | — | 68 |
| | зрелые | — | — | — | — | 1 | 4 | 3 | 11 | 38 | 13 | 5 | 2 | 1 | 78 |
| Самки | незрелые | — | 5 | 1 | 5 | 27 | 18 | 11 | 9 | 18 | 4 | — | — | — | 98 |
| | зрелые | — | — | — | — | 1 | 1 | — | 6 | 19 | 7 | 3 | 1 | 1 | 39 |

1952). Поэтому в группу незрелых включены рыбы с половыми продуктами в стадии I и II, а в группу зрелых — со стадиями III и выше.

Половой зрелости рыбинский лещ начинает достигать с возраста полных 7 лет. Неполовозрелые самцы встречаются до 11-летнего возраста, составляя среди 11-годовиков более 13%. Период полового созревания самок более растянут: неполовозрелые самки встречены и среди 12-годовиков. Массовое созревание и самцов и самок наблюдается в возрасте 10—11 лет.

Значительная продолжительность периода полового созревания установлена для некоторых рыб более точным методом — путем подсчета нерестовых отметок на чешуе. В частности, по данным Т. Ф. Деметьевой (1952), впервые нерестующий волго-каспийский лещ имеет возраст от 2 до 6 полных лет. Каспийский пузанок, жизненный цикл которого еще короче, созревает в возрасте от 2 до 5 лет (Махмудбеков, 1947; Остроумов, 1949). К сожалению, на чешуе рыбинского леща нерестовые отметки установить пока не удалось.

Наиболее рано созревает лещ в южных водоемах: в Аральском (Морозова, 1952), Каспийском (Терещенко, 1917) и Азовском (Дмитриев, 1931) морях. По данным Шапошниковой (1948), средневожжский лещ начинает созревать с 5 лет, при этом массовое созревание происходит у самцов в возрасте 6—7 и у самок 8—9 полных лет. П. А. Дрягин и Р. Х. Муратова (1948), наблюдавшие перест леща у г. Чебоксар, указывают те же сроки его созревания. Возраст зрелого леща, пришедшего из р. Которосли в озеро Неро и нерестовавшего там, колебался в пределах от 6 до 13 лет (Кулемин, 1934). Наблюдениями П. Н. Морозовой (1952) установлено начало созревания леща из Псковского озера с 5 лет, при массовом созревании в семилетнем возрасте. Она же ссылается на наблюдения Вильсона, установившего созревание леща в оз. Ильмень в возрасте 6—7 лет. М. И. Меньшиков и А. И. Букирев (1934) считают, что созревание леща в верхней Каме происходит в возрасте 6—8 лет. В том же возрасте, на 7—8 году жизни, наступает половая зрелость у леща в Сямозере, расположенном в Южной Карелии (Потапова, 1951).

Сравнение наших данных с литературными приводит к заключению, что в Рыбинском водохранилище лещ достигает половой зрелости позднее, нежели в средней Волге, бассейне верхней Волги и в Псковском озере, и сходен в этом отношении с лещем на верхней Каме и водосмов Южной Карелии.

Известно, что темп полового созревания рыб, как и других позвоночных, определяется комплексом факторов внешней среды, из которых наиболее существенны пища, температура, свет и течение воды (Светозаров и Штрайх, 1941; Поликарпова, 1942; Мейен, 1944, и др.). Некоторые из этих факторов, особенно температура, связаны преимущественно с географическим (широтным) положением водоема, в то время как другие — со специфическими особенностями водоема, в меньшей степени зависящими от его географического положения. Безусловно, более позднее созревание рыб в северных водоемах в сравнении с южными — явление закономерное, определяющееся особенностями температурного режима. Однако исключительно позднее созревание леща в Рыбинском водохранилище можно объяснить только особенностями его кормовых условий, вызывающими также и замедление его роста. Непосредственная связь между ростом и сроками созревания рыб хорошо вскрыта Г. Н. Монастырским (1952). Несомненно, что условия питания леща, создавшиеся в водохра-

нилище, явились причиной нежелательных для хозяйства изменений сроков его созревания.

РОСТ ЛЕЩА

Изучение роста леща проведено путем обратного расчисления по чешуе методом Ф. И. Вовка (1955), а также путем непосредственного измерения длины тела и определения веса рыбы. Чешуи всегда бралась под спинным плавником, из первого ряда над боковой линией. Поскольку годовые кольца значительно отчетливее выражены на переднем секторе чешуи, то измерение всегда проводилось по переднему краю.

Перед расчислением у 699 рыб были измерены передний и задний радиусы для построения номограммы. Результаты измерений переданы Ф. И. Вовку. Построенная им номограмма, опубликованная в его работе (1955), использовалась в дальнейшем для расчисления роста. Измерение радиусов и расстояний от центра до годовых колец проводилось всегда при одном и том же увеличении (бинокулярный микроскоп МБС-1).

Рост расчислен у 248 экз. леща в возрасте от 2 до 15 лет. Таким образом оказалось возможным восстановить рост почти всех поколений, входящих в состав стада леща.

При расчислении роста леща по переднему краю чешуи методом Э. Леа очень резко проявляется феномен Р. Ли (Морозова, 1952, и др.). Принятый нами метод гарантирует от этой ошибки, о чем можно судить по вычисленным размерам годовиков (табл. 3).

Таблица 3

Длина тела годовиков леща, вычисленная по переднему радиусу

| Возраст | l_1 | n | Возраст | l_1 | n |
|---------|-------|-----|---------|-------|-----|
| 2 | 47 | 16 | 9 | 51 | 15 |
| 3 | 41 | 6 | 10 | 55 | 33 |
| 4 | 43 | 28 | 11 | 48 | 48 |
| 5 | 47 | 6 | 12 | 53 | 25 |
| 6 | 45 | 12 | 13 | 53 | 7 |
| 7 | 48 | 29 | 15 | 43 | 3 |
| 8 | 49 | 20 | | | |

Как видно из этой таблицы, не имеется никакой тенденции к уменьшению расчисленной длины тела годовиков с возрастом, несмотря на большой набор возрастных групп, относящихся к тому же к разным поколениям.

Расчисление по заднему краю чешуи безусловно дает более правильные результаты, нежели по переднему (имеется в виду метод Э. Леа). Однако хотя и в меньшей степени, все же и в этом случае феномен Р. Ли проявляется. А. В. Лукин (1939) отрицает это, пытаясь доказать справедливость своего утверждения сравнением вычисленных размеров рыб, относящихся к одному поколению, но имеющих разный возраст. Действительно, за исключением одного оговоренного им случая, три остальных как будто бы подтверждают отсутствие феномена Р. Ли. Однако в материалах Г. Х. Шапошниковой (1948, табл. 7) по росту того же средневолжского леща уменьшение размеров годовиков с возрастом налицо. На первый взгляд оно мало заметно, так как разница в возрасте сравниваемых рыб одного

и того же поколения составляет всего лишь один год. Если же сравнить вычисленные длины рыб, взятых из крайних включенных в табл. 7 (Шапошникова, 1948) категорий, можно легко убедиться в проявлении так называемого феномена Р. Лп: 4, из категории 1936 г. — 5.1, а из категории 1929 и 1930 гг. — 3.8 см.

Обычно для проверки возможности применения того или иного метода обратного расчисления роста сравнивают расчисленные величины с непосредственно измеренными. Наиболее убедительно при этом сравнение с длинами измеренных годовиков, выловленных весной, или же сеголетков, пойманных поздней осенью. 21 мая 1953 г. в Волжском отроге против р. Латки выловлены 30 мальков леща, длина тела которых колебалась от 39 до 76 мм. Годовое кольцо на чешуе этих мальков еще отсутствовало. Судя по времени их лова, это, несомненно, были годовики.

| | | | | | | | | |
|-----------------------------|----|----|----|----|----|----|-------|------------------|
| Длина тела, (мм) | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | Всего | Средняя длина |
| Количество эк- земпляров | 1 | 7 | 11 | 4 | 4 | | 30 | 56.5 |

Как уже указывалось, расчисленная длина годовиков колебалась от 36 до 93 мм. Средняя длина по непосредственным измерениям вполне соответствует данным, помещенным в табл. 3, особенно если учесть, что рост годовиков уже начался.

По наблюдениям Л. И. Васильева, сеголетки, выловленные в конце сентября, октябре и январе, когда рост почти полностью прекращается, имели следующие размеры (табл. 4).

Таблица 4

| Дата | Количество экземпля- ров | Длина тела, в мм | | |
|------------|--------------------------------|------------------|-------------------|---------|
| | | минималь- ная | макси- мальная | средняя |
| 8 I | 25 | 42 | 61 | 51 |
| 22 IX 1951 | 25 | 31 | 49 | 40 |
| 12 X | 14 | 29 | 46 | 37 |
| 12 IX 1952 | 23 | 33 | 55 | 43 |
| 18 X | 15 | 42 | 56 | 48 |

Почти все авторы (Домрачев и Правдин, 1926; Маркуп, 1929; Шапошникова, 1948, и др.) отмечают отсутствие различий в росте самцов и самок леща. К такому же выводу приводят и наши материалы. В качестве примера приводим результаты обратного расчисления длины тела одиннадцати годовиков (в мм).

| | | | | | | | | | | | | |
|---------------|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Возраст . . . | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 1. |
| Самки | 49 | 99 | 130 | 162 | 198 | 223 | 253 | 282 | 299 | 324 | 343 | 348 |
| Самцы | 46 | 95 | 128 | 162 | 201 | 233 | 250 | 278 | 289 | 325 | 343 | 348 |
| Разница . . . | +3 | +4 | +2 | 0 | -8 | 0 | +3 | +4 | +1 | -1 | 0 | 0 |

Различия столь незначительны, что в дальнейшем все материалы по росту самцов и самок объединены. Данные по росту леща различных поколений приведены в табл. 5.

Таблица 5

Рост различных поколений леща по данным обратных расчислений (мм)

| Поколения | Возраст | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|---------|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | n |
| 1938 г. . | 43 | 82 | 123 | 156 | 182 | 223 | 248 | 284 | 308 | 349 | 375 | 391 | 405 | 420 | 431 | 3 |
| 1940 г. . | 53 | 94 | 139 | 175 | 204 | 231 | 260 | 290 | 314 | 334 | 347 | 365 | 376 | | | 7 |
| 1941 г. . | 53 | 97 | 135 | 167 | 204 | 237 | 265 | 296 | 315 | 333 | 352 | 365 | | | | 25 |
| 1942 г. . | 48 | 97 | 129 | 162 | 197 | 223 | 252 | 282 | 300 | 325 | 343 | | | | | 48 |
| 1943 г. . | 55 | 98 | 135 | 173 | 212 | 246 | 274 | 295 | 323 | 341 | | | | | | 33 |
| 1944 г. . | 51 | 98 | 142 | 181 | 214 | 245 | 270 | 299 | 319 | | | | | | | 15 |
| 1945 г. . | 49 | 99 | 140 | 176 | 209 | 239 | 269 | 294 | | | | | | | | 20 |
| 1946 г. . | 48 | 96 | 136 | 176 | 205 | 238 | 265 | | | | | | | | | 29 |
| 1947 г. . | 45 | 95 | 143 | 166 | 209 | 239 | | | | | | | | | | 12 |
| 1948 г. . | 47 | 92 | 123 | 160 | 189 | | | | | | | | | | | 6 |
| 1949 г. . | 43 | 72 | 118 | 157 | | | | | | | | | | | | 28 |
| 1950 г. . | 41 | 86 | 104 | | | | | | | | | | | | | 6 |
| 1951 г. . | 47 | 90 | | | | | | | | | | | | | | 16 |
| Среднее | 48 | 91 | 130 | 168 | 202 | 235 | 262 | 286 | 313 | 336 | 354 | 373 | 390 | 420 | 431 | 248 |

Для сравнений расчисленных данных с результатами непосредственных измерений приводим цифровые материалы, относящиеся к лещу из октябрьских траловых уловов. К сожалению, многие возрастные группы в октябрьских уловах представлены небольшим количеством экземпляров. Следует учесть также, что годовое кольцо у рыбинского леща закладывается в первой половине июня, так что наиболее пригодны к сравнению с расчисленными данными были бы измерения рыб, пойманных в конце мая—июне. Однако мы пока не располагаем весенними материалами из траловых уловов. Это обстоятельство несколько отразилось на результатах сопоставления: во многих случаях расчисленные величины оказались несколько большими, чем полученные при непосредственном измерении. Повидимому, линейный рост леща продолжается в период с октября по июнь (точнее, дачивается раньше июня), хотя темп его в это время и невысок.

Средняя длина непосредственно измеренных годовиков (в мм) взята из данных, относящихся к 21 V 1953 г., а двухгодовиков — из материалов Л. И. Васильева (117 экз., выловленных 8—12 IX 1952 г.).

| | | | | | | | | | | | | |
|---|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Возраст | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| Обратное расчисление | 48 | 92 | 130 | 168 | 202 | 235 | 262 | 286 | 313 | 336 | 354 | 373 |
| Непосредственно измеренных | 56 | 85 | 133 | 145 | 187 | 219 | 251 | 272 | 317 | 327 | 364 | 366 |
| Количество измеренных экземпляров | 30 | 117 | 26 | 9 | 10 | 2 | 7 | 50 | 15 | 3 | 8 | 31 |

Учитывая время сбора непосредственно измеренных рыб, можно сказать, что расчисленные данные достаточно правильно отражают линейный рост леща.

Сравнение наших данных с литературными дает возможность судить о характере изменения роста леща за период существования водохранилища. Для этого мы воспользовались работой А. А. Кулемина (1944),

Таблица 6

| Возраст | Длина тела и возраст | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------|---------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | Линейный рост леща (в см) | | | | | | | | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Годы сбора | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | |
| Рыбное водохранилище | 4,8 | 9,2 | 13,0 | 16,8 | 20,2 | 23,5 | 26,2 | 28,6 | 31,3 | 33,6 | 35,4 | 37,3 | 39,0 | 42,0 |
| | 5,2 | 10,2 | 14,4 | 18,1 | 21,8 | 26,5 | | | | | | | | |

изучившего рост леща в верхней Волге и Мологе до образования водохранилища, а также в первые годы его заливания. Одновременно проведено сравнение с ростом леща из других перхневолжских водохранилищ.

В свое время Г. Х. Шапошникова высказала предположение, что кормовые условия, создаваемые в водохранилищах, окажутся благоприятными для леща и других донных рыб. В связи с этим, по прогнозу Шапошниковой, рост леща в водохранилищах будет более интенсивным, нежели в Волге.

Д. И. Биск в работе, написанной совместно с Б. М. Себенцовым и Е. В. Мейсер (Себенцов, Биск, Мейсер, 1940), изучив рост леща в Ивановском водохранилище в первые два года его существования, отметил некоторое отставание в сравнении с ростом волжского леща. Однако Биск высказал предположение, что со временем после установления нормального режима в водохранилище рост леща улучшится. Позднейшие исследования, относящиеся к другим волжским водохранилищам, не подтвердили предположения об улучшении в них роста леща. Б. М. Себенцов и Е. В. Мейсер (1947) выявили значительное ухудшение роста леща в Угличском водохранилище. А. А. Светонидова (1947) и Л. И. Васильев (1950) отметили низкий темп роста леща в Учинском и Рыбинском водохранилищах. Наши материалы также свидетельствуют об этом. При этом из сравнения их с данными по росту леща в водохранилище в первые годы его существования и по его росту в Верхней Волге до заливания водохранилища, непосредственно явствует, что ухудшение роста началось сразу после образования водохранилища и, возможно, продолжается в настоящее время.

В еще большей степени наблюдается отставание весового роста леща, данные о котором получены в результате непосредственного взвешивания рыб из неводных (июнь—июль) и траловых (август—октябрь) уловов. Из табл. 7 видно, что увеличение в весе происходит с июня по август. Сопоставление августовских и октябрьских материалов свидетельствует о фактическом прекращении весового роста после августа.

Рыбинский лещ значительно отстает в весовом росте не только в сравнении с волжским, моложским и шекснинским, исследованными до образования водохранилища, но и с лещем

Таблица 7

Средний вес леща (в г)

| Водоем | Месяц, год | Средний вес леща в возрасте | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|------------|-----------------------------|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|
| | | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | 6+ | 7+ | 8+ | 9+ | 10+ | 11+ | 12+ |
| Рыбинское водохранилище | июнь 1953 | | 54 | 88 | 138 | 153 | 211 | | | | | |
| | июль | 27 | 55 | 134 | 215 | — | 383 | | | | | |
| | август | 42 | 43 | 142 | 218 | 381 | 531 | 712 | 855 | 1034 | 1004 | 1410 |
| | октябрь | 46 | 58 | 144 | 257 | 336 | 425 | 678 | 749 | 1058 | 1057 | |

из Иваньковского и Угличского водохранилищ в первые два года их существования.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1955), исследовав распределение бентоса в Рыбинском водохранилище в 1952—1953 гг. и сравнив свои данные с литературными, приходит к заключению о значительном уменьшении биомассы донных организмов. По его мнению, обеднение донной фауны началось вскоре после заливания водохранилища и окончательно вылилось, примерно, к 1947 г., когда водохранилище было заполнено до проектной отметки. Существенно, что значительное уменьшение биомассы отмечено и для тех групп организмов (тондопедиды), которые являются основным и наиболее ценным кормом рыб-бентофагов и, в частности, кормом леща. Несомненно, что это не могло не отразиться на росте рыбы.

В связи с указанием примерных сроков обеднения донной фауны, сделанным Мордухай-Болтовским, представляет интерес сравнение годовых приростов за период существования водохранилища (табл. 8). Данные о годовых приростах получены в результате обратного расчисления роста.

Естественно, что приросты колеблются, и иногда значительно, по годам. Однако тенденция к интенсивному уменьшению годовых приростов на протяжении 12-летнего периода заметна лишь для годовиков.

Таблица 8

Годовые приросты леща в Рыбинском водохранилище (мм)

| Годы роста | 1940 | 1941 | 1942 | 1943 | 1944 | 1945 | 1946 | 1947 | 1948 | 1949 | 1950 | 1951 | 1952 |
|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| t_1 | 53 | 53 | 48 | 55 | 51 | 49 | 48 | 45 | 47 | 43 | 41 | 47 | |
| t_2 | | 41 | 44 | 49 | 43 | 47 | 50 | 48 | 50 | 45 | 29 | 45 | 43 |
| t_3 | | | 45 | 38 | 32 | 37 | 44 | 41 | 40 | 48 | 31 | 46 | 18 |
| t_4 | | | | 36 | 32 | 33 | 38 | 39 | 36 | 40 | 23 | 37 | 39 |
| t_5 | | | | | 29 | 37 | 35 | 39 | 33 | 33 | 29 | 43 | 29 |
| t_6 | | | | | | 27 | 33 | 26 | 34 | 31 | 30 | 33 | 30 |
| t_7 | | | | | | | 29 | 38 | 29 | 28 | 25 | 30 | 27 |
| t_8 | | | | | | | | 30 | 28 | 30 | 21 | 29 | 25 |
| t_9 | | | | | | | | | 24 | 22 | 18 | 28 | 20 |
| t_{10} | | | | | | | | | | 22 | 18 | 25 | 18 |
| t_{11} | | | | | | | | | | 20 | 23 | 19 | 18 |
| t_{12} | | | | | | | | | | | | 18 | 13 |
| t_{13} | | | | | | | | | | | | | 11 |

12*

Уменьшение приростов годовиков становится особенно ясным при сравнении среднегодовых приростов длины тела в периоды до и после 1947 г. (в мм).

| | | | | | | |
|-------------|----|----|----|----|----|----|
| Периоды . . | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1941—1946 | 51 | 46 | 39 | 35 | 34 | 30 |
| 1947—1952 | 45 | 48 | 37 | 36 | 34 | 31 |

Различие в среднегодовых приростах на втором году жизни начинает сглаживаться и к четвертому году совершенно исчезает. Объяснение этому можно видеть лишь в том, что ухудшение условий питания леща произошло в первые два-три года существования водохранилища. О приростах леща на четвертом году жизни и позднее мы располагаем материалами, начиная лишь с 1943 г. Повидимому, в этом году кормовая база для четырехлеток и рыб старших возрастов уже определилась как недостаточная. Ухудшение же условий питания для молодых рыб, особенно для годовиков, произошло несколько позднее, примерно с 1947 г.

Из табл. 8 также видно, что самые неблагоприятные условия роста леща были в 1950 и 1952 гг. Бросается в глаза, что в 1950 г. рост всех поколений, а в 1952 почти всех, был наименьшим.

Значение для роста биофагов размеров нагульной площади, зависящей в водохранилище от высоты уровня воды, бесспорно. И это в исключительной степени проявилось в 1950 и в 1952 гг. в связи с очень низким уровнем в эти годы.

Влияние температуры на рост рыб, отмеченное рядом авторов, особенно резко наблюдалось в финских водоемах (Segerstråle, 1932). Пониженная температура воды в летний период (май—август) отмечена в Рыбинском водохранилище в 1950 и 1952 гг.; это также могло задержать рост леща в указанные годы.

Годы наиболее замедленного роста (1950, 1952) явились вместе с тем годами малочисленных поколений леща, однако в другие годы резких различий в приростах не наблюдалось, хотя колебания численности поколений были выражены весьма заметно. Основываясь на этом, можно предположить, что условия роста не являются фактором, оказывающим решающее влияние на численность поколений.

Резюмируя изложенные материалы по росту, можно сказать, что для леща Рыбинского водохранилища в настоящее время характерны исключительно низкий темп роста и значительные колебания годовых приростов, по крайней мере в некоторые годы. Причиной плохого роста является необеспеченность пищей, обусловленная как невысокий биомассой донных организмов, так и наличием конкурентов. Необеспеченность кормами и плохой рост вызывают позднее наступление половой зрелости.

Г. В. Никольский (1950) определил показатели, позволяющие судить о состоянии стада данного вида рыб. В частности, он указал, что если для рыб того или иного стада характерны колебания годовых приростов, растянутость периода полового созревания и позднее наступление половой зрелости, то в этом случае целесообразно увеличение вылова, так как кормовые ресурсы используются непродуктивно. В другой работе этот же автор (1947) на ряде примеров, в том числе и на примере аральского леща, показал, что необеспеченность пищей резко влияет на рыб старших возрастов. Как уже было указано, в Рыбинском водохранилище замедление роста старших возрастов леща началось раньше, чем молодых, особенно годовиков.

Основываясь на положениях Г. В. Никольского, нельзя считать временный промысел леща напряженным; можно даже рекомендовать некоторое увеличение его вылова. Наряду с этим, совершенно необходима борьба с его конкурентами (ерш, густера и другие малоценные донные рыбы).

Правда, некоторые конкуренты леща, как показали работы Г. П. Романовой (1955), являются основными кормовыми объектами такой ценной промысловой рыбы, как судак. Однако задача увеличения продуктивности стада леща делает совершенно необходимым ограничение их численности в водохранилище.

Безусловно, одной из кардинальных мер улучшения состояния стада леща было бы значительное увеличение биомассы зообентоса, особенно наиболее ценных в пищевом отношении тендицидид. Желательна также попытка иселения отсутствующих в водохранилище некоторых видов корифид и, может быть, моллюсков. Вопрос об акклиматизации беспозвоночных в Рыбинском водохранилище более подробно разбирается в статье Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955). Без решительного и возможно быстрого улучшения кормовой базы леща в условиях, сложившихся в водохранилище к настоящему времени, состояние его стада не только не улучшится, но, возможно, будет ухудшаться и в дальнейшем.

ВЫВОДЫ

1. В Рыбинском водохранилище лещ встречается в возрасте до 18 лет, при этом рыбы старше 12 лет составляют очень небольшую часть уловов.

2. Соотношение возрастных групп свидетельствует о значительном колебании численности поколений. На основании исследований, проведенных в 1953 г., установлено, что наиболее многочисленными оказались поколения 1942, 1946 и 1951 гг. Поколения 1944, 1947, 1948 и 1950 гг. малочисленны. Среднее положение по численности занимают поколения 1943, 1945 и 1949 гг.

3. Важнейшим фактором, определяющим численность поколений, является уровень воды в нерестовый период. Высокий уровень обуславливает расширение нерестовых площадей и тем самым обеспечивает повышенную эффективность нереста и большую численность поколения. Низкий уровень, как правило, отрицательно сказывается на эффективности нереста и численности поколения.

В некоторые сравнительно редкие годы, помимо уровня воды, численность поколений леща обуславливается и другими, пока не вскрытыми факторами. Однако выяснилось, что к числу таких факторов в Рыбинском водохранилище нельзя отнести влияние промысла, замороз, хищников, количества производителей и температурных условий.

4. Для рыбического леща характерны растянутость периода полового созревания и позднее наступление половой зрелости. Самцы созревают в возрасте 7—11 полных лет, самки — в возрасте 7—12. Основная масса леща становится зрелой в возрасте 10—11 лет.

5. Лещ Рыбинского водохранилища отличается исключительно замедленным темпом роста: сравнение с литературными данными показывает, что скорость роста леща уменьшилась за период существования водохранилища. Низкий темп роста, как и замедленное половое созревание, являются результатом небеспечности стада леща кормами.

6. Для улучшения состояния стада леща необходимо коренное улучшение его кормовой базы. Это возможно путем некоторого усиления его

промыслового лова, борьбой с его конкурентами и увеличением биомассы донных организмов, которые входят или могли бы войти в состав его иници. Разработка путей увеличения биомассы бентоса в Рыбинском водохранилище требует специальных и неотложных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойко Е. Г. 1951. Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донских судака и леща. Тр. Аз.-Черн. и.-и. инст. рыбн. хоз. и океанограф., 15.
- Васильев Л. И. 1950. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища. Тр. НИРС «Борок», в. I.
- Васильев Л. И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой иктыофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. Наст. в.
- Васнецов В. В. 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища. Тр. НИРС «Борок», в. I.
- Вовк Ф. И. 1955. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. Наст. в.
- Дементьева Т. Ф. 1941. К вопросу о причинах колебания урожая молоди леща в Волго-Каспийском районе. Рыбн. хоз., 2.
- Дементьева Т. Ф. 1952. Биологический цикл северо-каспийского леща. Тр. ВНИРО, XXI.
- Дмитриев Н. А. 1931. Лещ Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. научно-пром. эксп., 6.
- Дойников К. Г. 1939. Азовский лещ. Рыбное хоз., 7.
- Домрачев П. Ф. и И. Ф. Правдин. 1926. Рыбы озера Ильменя и реки Волхова и их хозяйственное значение. Матер. по иссл. р. Волхова и его бассейна, X.
- Дрягин И. А. 1952. О колевых исследованиях размножения рыб. Изв. ВНИОРХ, XXX.
- Дрягин П. А. и Р. Х. Муратова. 1948. Наблюдения над размножением рыб в пойме р. Волги. Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, 3.
- Захарова Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Наст. в.
- Кулемин А. А. 1934. Исследование Ростовского озера (Неро) в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Сб. «Рыбное хозяйство Ивановской промышленной области и его перспективы», в. 2.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая иктыофауна бассейна Верхней Волги. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., т. II.
- Лукин А. В. 1939. Рост леща Средней Волги. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. ун-в., VI, 1—2.
- Маркун М. И. 1929. О росте леща Псковского водоема. Изв. Отд. прикл. иктыол., X, 2.
- Махмудбеков А. А. 1947. О созревании различных форм каспийского пузанка. Зоолог. журн., т. XXVI, в. 2.
- Мейен В. А. 1944. Изменение полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. Изв. АН СССР, 2.
- Меньшиков М. И. и А. И. Букреев. 1934. Рыбы и рыболовство р. Камы. Тр. Пермск. биол. в.-и. инст., т. VI, в. 1—2.
- Монастырский Г. Н. 1926. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи. Сб. статей по метод. опред. возр. и роста рыб. Красноярск.
- Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб. Тр. Всесоюз. н.-и. инст. морск. рыб. хоз. и океаногр., т. XXI.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Наст. в.
- Морозова П. Н. 1952. Лещ Аральского моря. Изв. ВНИОРХ, т. XXX.
- Никольский Г. В. 1947. О циклических отношениях пресноводных рыб и их динамика во времени и пространстве. Изв. АН СССР, сер. биол., в. 1.
- Никольский Г. В. 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путей управления численностью стада рыб. Зоолог. журн., т. XXIX, в. 1.
- Остроумов А. А. 1949. Темп полового созревания каспийского пузанка. Зоолог. журн., т. XXVIII, в. 5.
- Поликарпова Е. Ф. 1942. Зависимость икротетания от внешней среды. Изв. АН СССР, сер. биол., в. 1—2.
- Потапова О. И. 1951. Материалы к размножению леща в Сямозере. Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III.
- Романова Г. П. 1955. Питание судака (*Luciopeca luciopeca* L.) Рыбинского водохранилища. Наст. в.

- Световидова А. А. 1947. Возрастной состав и темп роста рыб Учтинского водохранилища. Отр. прир. Подмоск. и Моск. обл.
- Светозаров Е. и Г. Штрайх. 1941. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных. Усп. совр. биол., т. XIV, в. 1.
- Себеицов Б. М., Д. И. Биск и Е. В. Мейснер. 1940. Режим и рыба Ивановского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Ворожежск. отд. Всероссийск. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. III, в. 2.
- Себеицов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Учтинского водохранилища. Тр. Всероссийск. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. IV.
- Танасийчук В. С. 1952. К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Северном Каспии. Тр. ВНИРО, т. XXI.
- Терещенко К. К. 1917. Лещ Каспийско-Волжского района. Тр. Астрахан. ихтиолог. лабор., т. IV, в. 2.
- Троицкий С. К. 1935. Материалы к оценке состояния запасов азовско-донского леща. Раб. Доно-Кубанской научн. рыбохоз. ст., 3.
- Троицкий С. К. 1949. Пути воспроизводства основных промысловых рыб Краснодарского края. Тр. Рыбов.-биол. лабор. Азчеррыбвода, 1.
- Шапошникова Г. Х. 1948. Лещ и перспективы его существования в водохранилище на Волге. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, 1932.
- Sege rsträ l e C. 1932. Über die jährliche Zuwachszonen der Schuppen und Beziehungen zwischen Sommertemperatur und Zuwachs bei *Abramis brama*. Acta Zoologica Fennica, 13—14.
- Sege rsträ l e C. 1933. Über scalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fischen. Acta Zoologica Fennica, 15.

А. Г. Поддубный

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРЕДЕЛЕНИИ И ВОЗРАСТНОМ СОСТАВЕ ЧЕХОНИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Образование Рыбинского водохранилища, повидимому, благоприятно отразилось на состоянии стада чехони, ранее обитавшей в рр. Волге, Шексне, Мологе и их притоках. В настоящее время это один из наиболее широко распространенных в водохранилище видов рыб. Чехонь встречается в значительном количестве как в открытой части (центральный плес), так и в отрогах. Являясь чисто пелагической рыбой, она обычно избегает мест с глубинами менее 3—3,5 м, а поэтому совершенно отсутствует на заросших прибрежных мелководьях.

Изучение распределения чехони в водохранилище производилось путем анализа траловых уловов экспедиционного судна «Академик Невмезинов». Размеры уловов чехони, выраженные в процентах к общему улову ее во всех тралениях данной экспедиции, наносились на карту. После этого методом графической интерполяции определялись районы равной концентрации. Данные сетных уловов использовались при этом как вспомогательные. Траловые рейсы были проведены в июле, августе и октябре 1953 г., а сетные ловы в течение всего летнего периода. Использование этих материалов позволило получить первое представление о характере летнего и осеннего распределения чехони (рис. 1 и 2).

Основная масса чехони летом держится в южной, юго-восточной части водохранилища и вдоль его западного побережья. Районом наибольшей концентрации можно считать предустьевые участки рр. Согожи и Ухры, где отмечены не только большие траловые уловы, но и высокие уловы ставных сетей (124 шт. на порядок из 6 сетей за 8 час. лова) в течение всего лета. В этой части водохранилища, повидимому, расположено одно из наиболее мощных нерестилищ чехони, что подтверждается обилием в уловах нерестующих производителей в V—VI стадиях зрелости и мальков в мелководных тралах и желудках хищников (данные Романовой).

Икрометание у чехони Рыбинского водохранилища единовременное (см. подробнее статью Сергеева, Пермитина и Ястребкова в настоящем сборнике), но значительная растянутость сроков нереста обеспечивает многократное использование нерестилища и устойчивую концентрацию рыбы в этом районе.

Второе место по уловам занимают западное побережье и южная часть Моложского отрога. Уловы предплотинного района, Волжского отрога и прилегающей к ним части собственно водохранилища колеблются в пределах от 2 до 10% общего улова трала. Центральный плес (открытая часть) несколько беднее чехонью, а наиболее разреженно она встречается

в Шекнинском отроге (всегда меньше 1% от общего улова); не редко здесь наблюдается ее полное отсутствие.

Осеннее распределение чехони в основном сходно с летним, однако осенью наблюдалась несколько большая привязанность рыбы к бывшим

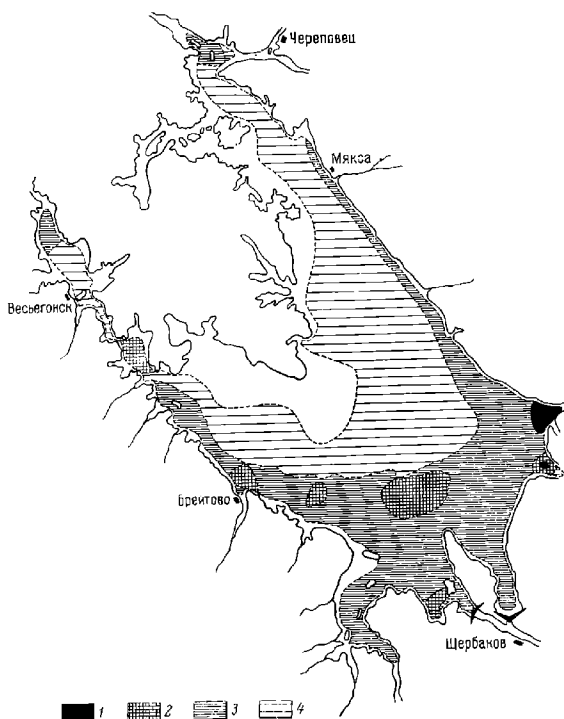


Рис. 1. Распределение чехони летом 1953 г.

Улов чехони в % от всего улова трала: 1 — от 10 до 30%; 2 — от 5 до 10%;
3 — от 2 до 5%; 4 — от 0 до 2%.

русловым участкам рек, вошедших в состав водохранилища (рис. 2). В районе центрального плеса в это время чехонь встречается чрезвычайно редко.

Основным фактором, определяющим летнее распределение чехони (исключая время нереста), являются, повидимому, условия питания. По данным Г. П. Романовой, чехонь имеет довольно широкий спектр питания, в котором преобладают молодь рыб и насекомые, как водные, так и наземные. В июле главной пищей чехони были куколки мотылей

(Tendipes), готовящиеся к вылету и поднимающиеся в поверхностные слои воды.

В августе чехонь питалась почти исключительно рыбой, а именно сеголетками и годовиками окуня, которые находились в поверхностных слоях воды указанных районов обитания чехони. В сентябре при темпе-

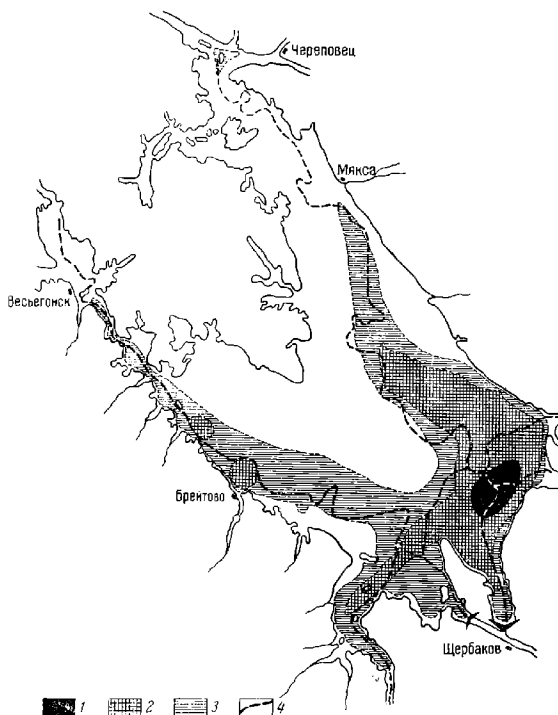


Рис. 2. Распределение чехони осенью 1953 г.

Улов чехони в % от всего улова траля: 1 — от 10 до 30%; 2 — от 5 до 10%; 3 — от 0 до 5%; 4 — бывшие русла рек.

ратуре воды $9-10^{\circ}$ питание чехони резко снизилось. В это время основной пищей ее были сенокосы, а также водные и наземные насекомые, падающие в воду во время массового лёта или приносимые ветром. В октябре в питании преобладали рыба (молодь судака, окуня, плотвы) и беспозвоночные. Интенсивность питания становится в это время уже совсем низкой. В зимние месяцы чехонь Рыбинского водохранилища не питается.

Места зимовки чехони в водохранилище еще не изучены. Можно предполагать, что ими являются районы бывших русел рек в южном секторе

водохранилища, где сходятся потоки выносимых через плотину вод. Здесь зимой устанавливается наиболее благоприятный кислородный режим, что вместе с большой глубиной делает эти районы более пригодными для зимующей рыбы, нежели другие.

Для всестороннего освещения вопроса о росте чехони в водохранилище мы, к сожалению, не располагаем еще достаточным материалом. Ограничимся приведением некоторых данных только о росте молоди чехони в Волжском отроге у о-ва Шуморовского. Были обработаны наиболее массовые пробы молоди, полученные из уловов малькового пелагического трала и тралов с мелкочейной делью в мотне (8 мм).

Размеры молоди, пойманной 11 VII (1953 длина до конца чешуйного покрова в мм)

| | | | | | | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---------|
| 27 | 29 | 31 | 33 | 35 | 37 | 39 | 41 | 43 | 45 | 47 | 49 | 51 | 53 |
| 4 | 10 | 6 | 20 | 18 | 9 | 15 | 9 | 6 | 23 | 12 | 4 | 4 | |
| M = 39.7 | | | | | | | | | | | | | N = 140 |

Размеры молоди 27 VIII

| | | | | | | | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---------|
| 72 | 74 | 76 | 78 | 80 | 82 | 84 | 86 | 88 | 90 | 92 | 94 | 96 | 98 | 100 |
| 2 | 5 | 4 | 4 | 4 | 8 | 12 | 23 | 16 | 18 | 18 | 14 | 4 | 2 | |
| M = 87.9 | | | | | | | | | | | | | | N = 131 |

Материалы сентябрьских и октябрьских рейсов невелики количественно (было поймано всего 15 шт), что делает невозможным построение для них подобного размерного ряда. Размеры молоди, пойманной 14 X, колеблются от 90 до 104 мм.

Сравним рост молоди чехони Рыбинского водохранилища с ростом ее в других водоемах. В. Н. Тихонов (1928) приводит следующие данные о размерах азовской молоди (мм).

Середина июля

| | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|---------|----|----|----|----|
| 31 | 33 | 35 | 37 | 39 | 41 | 43 | 45 | 47 |
| 8 | 17 | 18 | 19 | 22 | 17 | 8 | 1 | |
| M = 38.1 | | | | N = 110 | | | | |

Конец августа

| | | | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|--------|
| 77 | 79 | 81 | 83 | 85 | 87 | 89 | 91 | 93 | 95 | 97 |
| 1 | 2 | 4 | 10 | 10 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | |
| M = 85.9 | | | | | | | | | | N = 38 |

Для молоди из Волго-Каспийского р-на Н. И. Чугуновым (1928) приведены следующие цифры (мм): июль — 30, октябрь — 106.3. Для Аральского моря (середина июля) размеры молоди следующие (Г. В. Никольский, 1940): 1-я проба — средний размер 26.3, 2-я — 40.8 мм. П. Ф. Домрачев и И. Ф. Правдин (1926) дают для оз. Ильмень и р. Волхова средний размер сеголетка чехони в августе 40 мм.

Таким образом, молодь из Ильменя и Волхова значительно отстает в росте от рыбинской (наш сеголеток в августе имел 87.9 мм).

Для выяснения возрастного состава уловов чехони было проведено определение возраста у 586 экз. рыб, пойманных разноглубинным тралом в августе—октябре 1953 г.

Возрастной состав чехони из траловых уловов:

| | | | | | | | |
|-------------------|-----|------|------|------|------|------|-----|
| Возраст | 4+ | 5+ | 6+ | 7+ | 8+ | 9+ | 10+ |
| % от улова . . . | 3.3 | 12.1 | 15.8 | 27.4 | 23.3 | 12.4 | 5.7 |

Как видно, наибольший удельный вес в уловах имеют старшие возрастные группы. 2-, 3- и 4-летки составляют в уловах ничтожный процент,

что, по всей вероятности, может быть объяснено не малой численностью их, а отбирающим действием орудий лова, ибо применявшиеся нами трады имели крупнейшие крылья и горловину (более 30 мм). Мелкая, подвижная чехонь при небольшой скорости тралирования (3,5—4 км/час) получала возможность свободно избегать мотню трала, и она отсутствовала в уловах.

Максимальный возраст 13+ оказался у самки чехони длиной (до конца средних лучей хвостового плавника) 44,5 см при весе 975 г. Самый крупный самец имел длину 42,6 см, вес 825 г и возраст 12+. Кроме этого, в уловах встречалась, правда в небольшом количестве, чехонь в возрасте 11+.

В литературе для волжской чехони указывается предельный возраст 9+ (Лукия и др., 1950); в уловах Аральского моря, по данным Г. В. Никольского (1940), для чехони приведена та же цифра. Г. Н. Монастырский (1933) вообще относит чехонь к рыбам, у которых не происходит накопления старших возрастных групп (уловы, исследованные им, состояли сплошь из 3- и 4-годовиков).

Сравнивая, мы видим, что для чехони Рыбинского водохранилища характерно накопление как раз старших возрастных групп. Это явление может иметь два взаимодополняющих объяснения. С одной стороны — относительно большая по сравнению с прибрежными донными рыбами стабильность условий обитания, хорошая обеспеченность пищей благодаря широкому спектру питания и отсутствию напряженной конкуренции с другими видами, а также, повидимому, малая естественная убыль от хищников и паразитов способствуют известной стабилизации стада рыбинской чехони и ее достаточной численности; преобладание старших возрастов над неполовозрелыми при нормальной численности поколений отдельных лет — характерный показатель благополучия стада в целом. С другой стороны, определенное значение в накоплении старших возрастов имеет отсутствие промысла. Оставимся на этом вопросе несколько подробнее.

Половой зрелости чехонь в Рыбинском водохранилище достигает в возрасте 4+ лет, хотя и среди 6-леток (5+) еще попадаются отдельные неполовозрелые экземпляры. Средний размер впервые икротечущей чехони (длина до конца чешуйного покрова) 24,4 см, а средний вес 120 г.

Поскольку специального промыслового значения чехонь в Рыбинском водохранилище не имеет и встречается как прилов, то в промысловой статистике ее уловы находят отражение только в редких случаях. Так, например, на некоторых рыбозаводах и рыбоприемных пунктах отмечаются большие уловы отборной крупной чехони, но в то же время более мелкая чехонь из данного улова относится к группе «плотва» или «мелочь».

До заполнения водохранилища, по данным А. А. Кулемина (1944), удельный вес чехони в уловах в р. Волге составлял 10—15%. Добывалась чехонь в основном неводами с ячеей в мотне 16—20 мм. В настоящее время неводной лов потерял свое прежнее значение, уступив место сетному и лову другим ставным орудием (вентерь, мережа и др.), наиболее приемлемым в условиях сильной засоренности для Рыбинского водохранилища.

Основные размеры ячеи промысловых сетей — 55, 60, 70, 75, 80, 90 мм, т. е. промысел пользуется сетями крупнейшими. Посмотрим, в каком количестве вылавливается чехонь ставными сетями и какова зависимость величины улова от размера ячеи. Для решения этого вопроса были использованы данные сетных уловов экспедиционных судов «Ака-

демик Морозов» и «Академик Несмеянов», а также данные уловов наблюдательного пункта «Борок» в Волжском отроге водохранилища.

Встречаемость чехони в сетях с различной ячейей

| | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|------|------|-------|------|-----|------|------|------|--|
| Ячей (мм) | 24 | 30 | 36 | 40 | 45 | 50 | 60 | 70 | |
| Улов чехони (экз. на сеть) | 45 | 44 | 34 | 20 | 15 | 2 | 1 | 0.2 | |
| То же (%) | 27.9 | 27.3 | 21.12 | 12.4 | 9.3 | 1.24 | 0.62 | 0.12 | |

В сетях с ячейей крупнее 70 мм чехонь или совсем не встречается, или ее количество столь незначительно, что при пересчете дает ничтожно малую величину. Высокая уловистость сетей 24—45 мм по отношению к чехони ясно выражена. То же самое говорят нам данные об удельном весе чехони в уловах сетей с различной ячейей (лето—осень 1953 г.).

| | | | | | | | | | | |
|---|------|------|-----|------|------|------|-----|-----|------|---------|
| Ячей (мм) | 24 | 30 | 36 | 40 | 45 | 50 | 60 | 70 | шт. | Всего % |
| Все виды (экз.) | 570 | 435 | 462 | 178 | 297 | 115 | 113 | 105 | 2275 | 10 |
| Из них чехони | 353 | 255 | 245 | 74 | 100 | 16 | 9 | 2 | 1054 | 46.2 |
| Улов чехони в % от общего улова | 62.2 | 58.7 | 53 | 41.5 | 33.7 | 13.9 | 8.7 | 1.9 | | |

Удельный вес чехони в сетных уловах составляет 46.2%, т. е. довольно высок и указывает на достаточную численность ее в водохранилище. В остальной части улова (53.8%) встречались плотва, окунь и густера, причем первая всегда была наиболее многочисленной.

Весьма существенным, поскольку мы имеем дело с мелкочейными сетями, является вопрос о прилове неполовозрелых особей ценных промысловых видов (лец, судак, синец и др). Анализ видового состава сетных уловов показал, что указанные виды встречались в сетях с ячейей 24—45 мм в сравнительно небольшом количестве (0.2—1.0% для 1953 г.) и вылов их не представляет опасности для основных запасов рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Чехонь в Рыбинском водохранилище промыслом недоиспользуется. Об этом свидетельствует накопление старших возрастных групп при возросшей численности вида.

Приуроченность чехони к поверхностным слоям воды делает возможным лов ее плавными сетями и поверхностными порядками ставных сетей. Рекомендуемые размеры ячей для лова чехони: 24, 30, 36, 40, 45 мм.

Проведение лова в поверхностных слоях воды исключает прилов мелкочейными сетями неполовозрелых особей ценных промысловых рыб, в частности леца.

ЛИТЕРАТУРА

- Домрачев И. Ф. и И. Ф. Правдин. 1926. Рыбы Ильмена и Волхова и их рыбохозяйственное значение. Мат. по исслед. р. Волхова и его басс., в. X.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярослав. пед. инст.
- Лукин А. В., К. И. Васильев и Ю. К. Попов. 1950. Малоценные и сорные рыбы Татарской Республики, их значение в промысле и пути хозяйственного использования. Изв. Каз. фил. АН СССР, сер. биол. и с/х наук, № 2.

- Монастырский Г. Н. 1933. Состояние рыбных запасов и важнейшие мероприятия по воспроизводству их в среднем течении Волги. Рыбн. хоз. СССР, № 4.
- Никольский Г. В. 1940 Рыбы Аральского моря.
- Сергеев Р. С., И. Е. Пермитин и А. А. Истрбков. 1955. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища. В этом сборнике.
- Тихонов В. Н. 1928. Чехонь бассейна Азовского моря. Тр. Аз.-Черп. промысл. экспед., ч. III.
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского р-на. Тр. Астрах. н.-и. рыбохоз. станции, т. 6, в. 3.

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ И РОСТЕ СЕГОЛЕТКОВ ОКУНЯ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В настоящее время среди молодежи рыб Рыбинского водохранилища наиболее широко распространенной и самой многочисленной является молодь окуня. По данным траловых съемок в 1953 г., она встречалась повсеместно, составляя от 56.4 до 66.1% общего количества молодежи рыб в уловах. Не являясь в водохранилище ценной промысловой рыбой, окунь имеет первостепенное значение, во-первых, как потребитель вначале планктона (И. И. Макковеева, 1953), а впоследствии и бентоса, во-вторых, как основной пищевой объект ряда ценных промысловых рыб (Романова, 1955). Таким образом, тщательное изучение биологии окуня, и в частности его молодежи, совершенно необходимо для познания особенностей взаимоотношений отдельных видов рыб водохранилища и выяснения некоторых закономерностей колебания численности важнейших промысловых видов.

Материалом для статьи послужили сборы молодежи окуня, произведенные на экспедиционном судне «Академик Несмеянов» с 30 V по 13 X 1953 г. За этот период было сделано 270 станций, из них на 207 обнаружены мальки окуня. Для изучения роста измерено 1167 сеголетков из 22 станций различных частей водохранилища. Определение длины тела проводилось под лупой ($\times 3$) с точностью до 0.1 мм. Личинки взвешивались на торсионных весах с точностью до 1 мг, а мальки на аптекарских весах с точностью до 10 мг. При составлении карты распределения молодежи в качестве показателя относительной плотности принято процентное отношение улова по данной станции к среднему улову за рейс за 15 мин. траления. В начале июня лов личинок и мелких мальков производился личинкоуловителем системы Вовка, с 19 VI и позднее мальковым пелагическим или придонным тралом с ячеей 5 мм.

Нерестилища окуня в водохранилище расположены вблизи берегов и в заливах. Обычно это более защищенные участки с глубинами до 1.5—2 м. Субстратом для кладки икры является кустарник, затопленный лес-сухостой. Огромные площади таких нерестилищ разбросаны по всей прибрежной части водохранилища. Нерест окуня в Волжском отроге в 1953 г. протекал в конце апреля—первых числах мая. Развитие икринок продолжалось около двух недель. После выклева личинки некоторое время держатся на местах нереста, а затем постепенно отходят в соседние прибрежные участки для нагула, образуя местные группировки. Другая часть личинок выносятся в открытую часть водохранилища, также образуя местами значительные скопления. Такие группировки молодежи сохраняются довольно долго, оказываясь в разных условиях обитания.

С 30 V по 11 VI личинки легко вылавливались сачком на мелких, хорошо прогреваемых, покрытых затопленной растительностью прибрежных участках. В открытой части водохранилища при помощи личинкоуловителя они вылавливались повсеместно в поверхностных горизонтах воды. Это были личинки от 7 до 17 мм длиной, от 1 до 8 мг весом. Выносимые в водохранилище личинки были разного срока выклева: они находились в различных стадиях развития. Вероятно, часть их сносилась из нерестилищ, расположенных в реках, впадающих в водохранилище, и постепенно проникала в его центральный район; другая часть выключалась в прибрежных районах открытого плеса. Нахождение в центральной части личинок размером от 7 до 10 мм говорит о большой интенсивности выноса их с мест нереста.

Широкому и быстрому распространению окуня по всей акватории способствуют гидрологические условия водохранилища, а именно: сгонно-нагонные ветровые течения, широко распространенные в водохранилище, и постоянные течения, хотя и очень слабые, вдоль затопленных русел рр. Волги, Шексны и Мологи.

Н. Н. Дислер (1950), исследуя молодь окуня в Глубоком озере, обращает внимание на массовое перемещение молоди от берегов в открытые участки озера. Равномерное распределение их в Глубоком озере он также объясняет воздействием на личинок глубинных и ветровых поверхностных течений.

Таким образом, к концу июня определилось широкое распространение молоди по всему водохранилищу. Однако в это время молодь распространялась неравномерно, образуя местами большие скопления, расположенные вблизи нерестилищ (рис. 1).

Районом больших концентраций молоди явился Волжский отрог. Здесь 1 VII около с. Коприна отмечен максимальный улов сеголетков — 4472 шт. за 15 мин. траления. Большое количество молоди обнаружено также перед устьями рр. Сити и Сёблы, где уловы достигали 2—4 тыс. экз. В открытых частях Центрального плеса и в районе Среднего Двора (Шекснинский отрог) также наблюдались большие скопления молоди. В остальных частях водохранилища молодь держалась разреженно.

Образовавшиеся обособленные группировки молоди сохранились в течение летнего периода. В августе отмеченные весенние скопления в основном остались прежними (рис. 2).

На фоне разреженного распределения молоди выделяются те же районы высоких концентраций. Следует отметить добавившийся участок перед устьем р. Ухры, который по плотности сеголетков в августе занял первое место. Вполне вероятно, что здесь молодь скапливалась и в июне, но это не было обнаружено из-за недостаточного количества станций. Район большой концентрации молоди в центральной части значительно расширился. Это произошло потому, что молодь под влиянием общего направляющего течения на месте бывших русел Волги, Шексны и Мологи была постепенно смещена в южную часть водохранилища. В Моложском отроге скопления молоди были обнаружены только вблизи р. Сёблы, в районе прилегающих островов. В Шекснинском отроге молодь концентрировалась в районе Среднего Двора. Следует отметить, что районы наибольших скоплений сеголетков располагались на водных пространствах бывших междуречий Мологи и Шексны, Шексны и Ухры, Шексны и Искры, в зоне, ограниченной русловыми потоками. В остальных районах водохранилища молодь встречена в меньшем количестве и распределена довольно равномерно.

Характер осеннего распределения молоди представлен на рис. 3. Данные траловых уловов со 2 по 18 X показывают, что места наибольших скоплений молоди расположены приблизительно там же, где они были обнаружены летом, но количество молоди значительно уменьшилось.

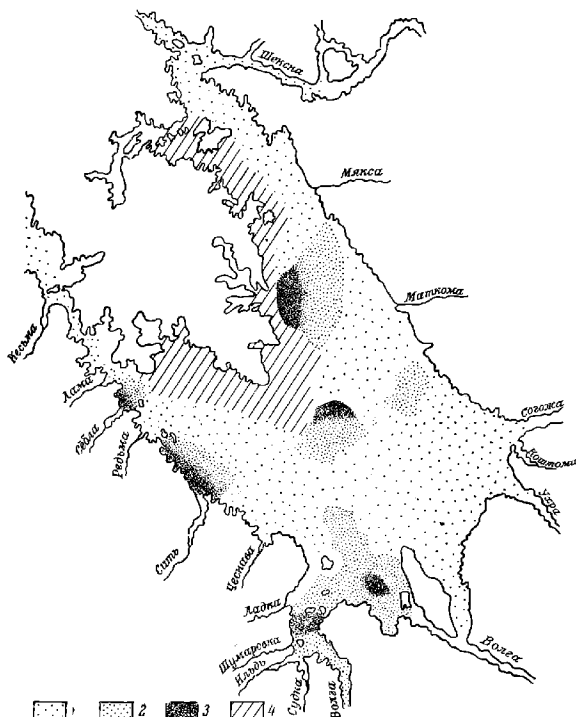


Рис. 1. Распределение сеголетков окуля с 19 VI по 1 VII 1953. (Относительные показатели плотности к среднему улову за 15 мин. траления).

1 — до 250 %; 2 — 250—500 %; 3 — свыше 500 %; 4 — необследованные места.

Основным местом осенних скоплений молодежи являлся Воляжский отрог. При проведении донных тралений 2 Х в районе Югского залива поймано 4020 сеголетков за 15 мин. траления; в районе с. Коприно — Глобово добывалось до 261—304%, у Шуморовского острова 131% среднего улова. При тралении в поверхностных горизонтах воды молодежи было выловлено мало. В Шекнинском отроге молодежь концентрировалась опять-таки в районе Среднего Двора и в районе Мыксы. В центральной части водохранили-

лица площадь прежнего района скопления молоди сильно сократилась и она большим пятном локализовалась в значительном отдалении от устья р. Сити. В остальных частях водохранилища уловы молоди были незначительны.

Такое осеннее распределение сеголетков в значительной степени обусловлено охлаждением воды. Сравнительно высокая температура

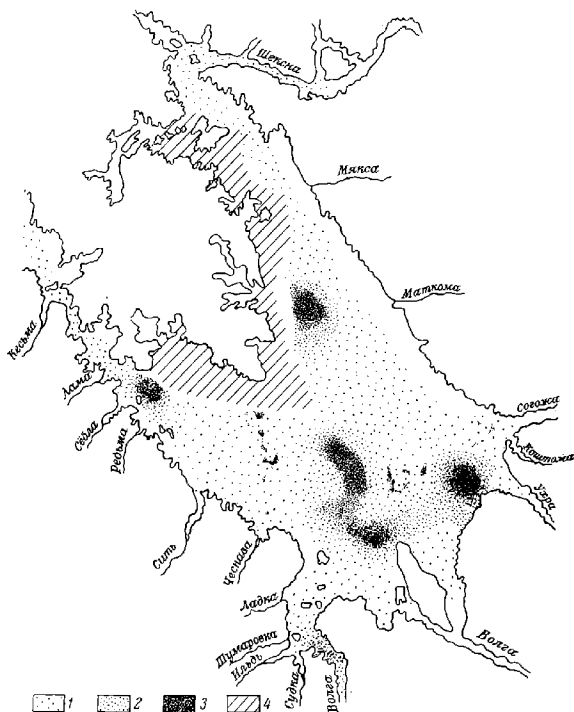


Рис. 2. Распределение сеголетков окуни с 8 по 28 VIII 1953.

Обозначения те же, что на рис. 1.

воды, от 7.4 до $9.5-10^{\circ}$, наблюдалась в более глубоких местах, в то время как на мелководье вода охлаждалась до $4.8-8.8^{\circ}$ при преобладающих температурах $6.5-7.7^{\circ}$.

Как уже указывалось, к осени количество молоди в водохранилище сокращается. Одним из факторов, определяющих ее численность, является вынос ее через плотины ГЭС. Среди рыб, выносимых из водохранилища, окунь в конце октября 1953 г. занимал второе место после снетка. Организованный в нижнем бьефе промысловый плавной лов рыбы в основном

базируется на скатывающемся снетке. В то же время в невода ловится и значительное количество молоди других видов рыб.

В неводных уловах 26 IX 1953 с 10 до 12 час. у плотины было выловлено 340 кг снетка и 28 кг молоди окуня (в основном сеголетки), 28 IX из улова в 130 кг молодь окуня составляла около 50%.

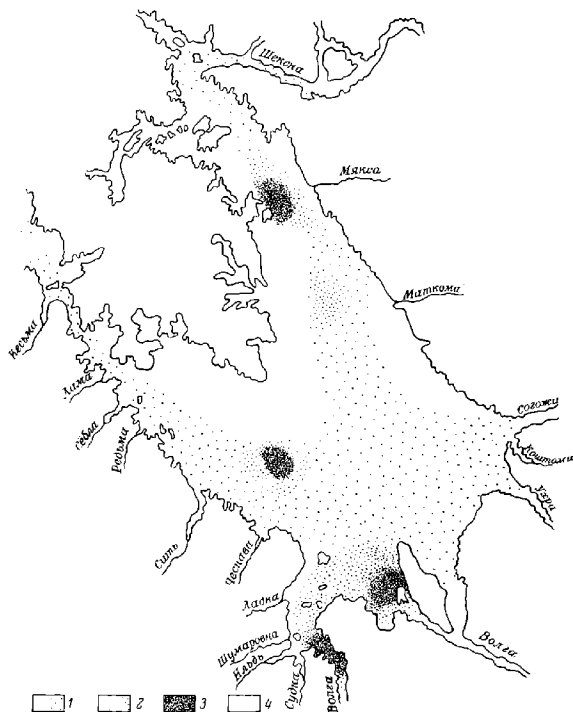


Рис. 3. Распределение сеголетков окуня со 2 по 18 X 1953.

Обозначены те же, что на рис. 1.

Несмотря на систематический вынос молоди из водохранилища, это может сказаться на численности лишь тех ее группировок, которые сосредоточены вблизи плотины. Поэтому скат молоди в данном случае имеет второстепенное значение: важнейшим же фактором, вызывающим снижение численности сеголетков окуня, является выедание хищниками, главным образом судаком.

По данным Г. П. Романовой (1955), в период с мая по октябрь сеголетки окуня составляли в среднем 51% от общего количества рыб, обнаруженных в составе пищи судака. Сеголетки окуня состав-

ляют основную пищу судака в большинстве участков водохранилища и в период наиболее интенсивного его питания. Взрослые щуки и налим, питание которых изучено Романовой, в водохранилище потребляют либо годовиков окуня, либо взрослых рыб. К сожалению, питание молоди налима в настоящее время не исследовано. Что же касается молоди щуки, то, по данным И. И. Макковеевой, она также интенсивно питается молодь окуня. Вследствие этих причин количество молоди окуня в водохранилище к осени заметно сокращается. Промысловое значение окуня невелико; однако ценность его заключается в том, что он является одним из основных кормовых объектов судака, щуки и налима. Это тем более существенно, что сеголетки окуня питаются главным образом планктонными организмами, обильно представленными в водохранилище. По наблюдениям сотрудников гидробиологической лаборатории биостанции «Борок» Э. Д. Мордухай-Болтовской и В. П. Луферова, основной пищей сеголетков окуня в 1953 г. были *Daphnia hyalina*, *Leptodora kindtii* и *Bosmina coregoni*.

ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ МОЛОДИ

Для изучения вертикальных миграций молоди послужили материалы трех суточных станций: 1) 11—12 VII 1953 в Воижском отроге, в районе Шуморовского острова; 2) 18—19 VIII в Моложском отроге, в районе Первомайки (рис. 4); 3) 20—21 VIII в Шекснинском отроге, против рр. Согожи и Ухры. Траление проводилось в течение 30 мин. через каждые 4 часа в поверхностном и придонном слоях, а в Воижском отроге в поверхностном и среднем горизонтах. Во всех траловых уловах была обнаружена молодь окуня.

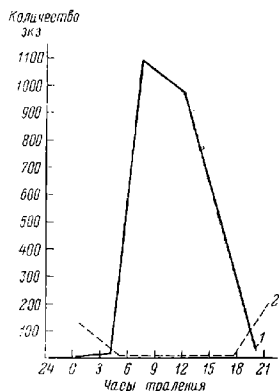


Рис. 4. Суточное вертикальное распределение молоди окуня в районе Первомайки 18—19 VIII 1953.

1 — количество рыб при тралении в поверхностных слоях воды (шт.); 2 — то же в придонных слоях.

Сопоставление уловов показывает, что летом молодь обитает во всей толще воды. В зависимости от времени суток она совершает вертикальные миграции: большую, а именно светлую часть дня она держится у поверхности; в ночные часы опускается в придонные горизонты воды. После 5 час. утра в поверхностных слоях уловы молоди резко увеличивались, достигая максимума в 7—12 час.; к 18 час. уловы так же быстро падали, но соответственно этому возрастали уловы в донных тралах (рис. 4). При тралении в среднем (5—7 м) горизонте воды над глубинами 13—15 м также была обнаружена молодь, но в значительно меньшем количестве, чем у поверхности. И. И. Макковеева (1953)

указывает, что молодь окуня Воижского отрога в ночные часы не питается и имеет два максимума питания в течение суток: менее высокий утренний и более высокий вечерний.

Количество

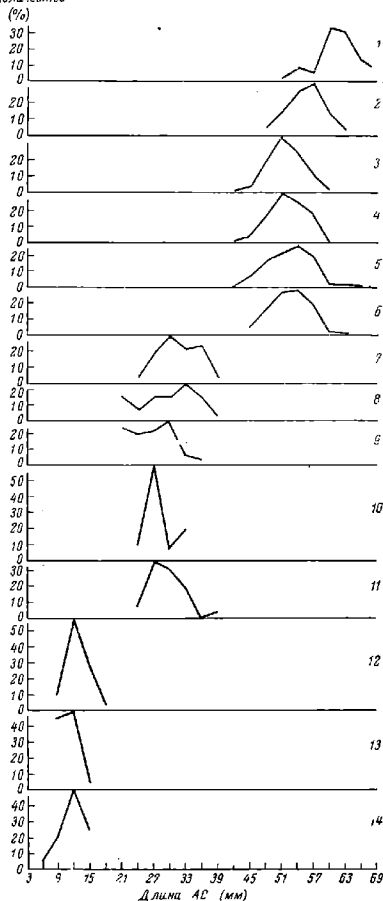


Рис. 5. Состав сеголетков окуня по размерам.

1 — Волжский отрог; 3 X 1953; 2 — Волжский отрог, 27 VIII 1953; 3 — центральная часть, 26 VIII 1953; 4 — район устьев рр. Ухры и Соготы, 25 VIII 1953; 5 — Шекнинский отрог, 24 VIII 1953; 6 — Моложский отрог, 18 VIII 1953; 7 — Волжский отрог, 1 VII 1953; 8 — Моложский отрог, 28 VI 1953; 9 — центральная часть, 28 VI 1953; 10 — Шекнинский отрог, 27 VI 1953; 11 — район устьев рр. Ухры и Соготы, 23 VI 1953; 12 — Моложский отрог, 11 VI 1953; 13 — центральная часть, 8 VI 1953; 14 — Шекнинский отрог, 7 VI 1953.

РОСТ СЕГОЛЕТКОВ ОКУНЯ

При обработке материалов по изучению роста составлялись ряды распределения длины тела и веса сеголетков из проб, в каждой из которых в большинстве случаев было 50—100 мальков окуня. Для каждой пробы строился график зависимости между длиной и весом тела. Пользуясь этими графиками, мы определяли средний вес молодки, соответствующий средней длине тела, вычисленной для данной пробы. В дальнейшем вычислялись декадные приросты как длины тела, так и веса молодки. Для удобства сравнения данных по разным участкам водохранилища мы построили кривые линейного и весового роста сеголетков окуня из Волжского отрога, откуда у нас имелись наиболее полные данные и, руко-

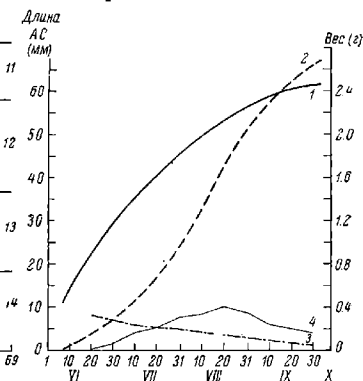
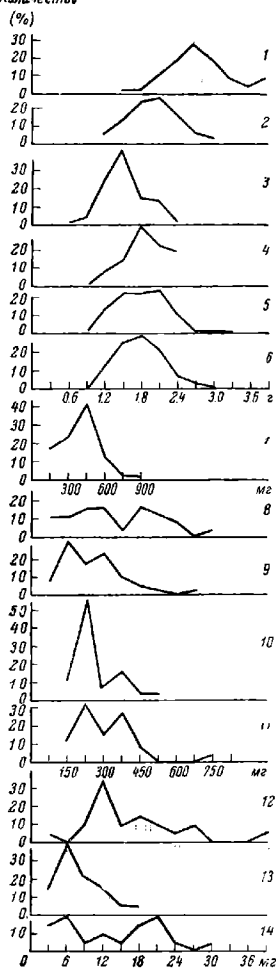


Рис. 6. Рост и прирост сеголетков окуня Волжского отрога в июне—сентябре 1953 г.

1 — линейный рост; 2 — весовой рост;
3 — линейный рост; 4 — весовой прирост.

водствуясь ими, приводили наблюдаемые данные на последнее число той декады, к которой относились даты наблюдений. Для характеристики роста сеголетков в различных участках водохранилища мы использовали наиболее типичные пробы из мест наибольших скоплений.

Количество



Линейный рост. В начале июня личинки в основной массе по всему водохранилищу имели сходные размеры, в среднем 13.3 мм; к концу июня средняя длина их возросла до 28.9 мм, в конце августа до 52.7 мм, а в начале октября до 58.6 мм. Рост и прирост сеголетков окуня на конец каждой декады по разным районам мы иллюстрируем на рис. 5—6.

Рост окуня за рассматриваемый период проходил в разном темпе. В начале лета прирост за декаду достигал 8 мм, а в конце августа он упал до 1.1 мм.

Существенных различий в росте молоди окуня по районам водохранилища не обнаружено. В июне несколько отставали в росте лишь сеголетки. В центральной части, однако, к середине августа они оказались даже более крупными, чем мальки из других районов; повидимому, условия линейного роста молоди из различных группировок довольно сходны.

Вес. Кривые среднего веса и прироста сеголетков окуня в Волжском отроге с июня по конец сентября, как это видно на рис. 6 и 7, имеют S-образный характер.

В начале жизни декадные приросты веса были невелики. Постепенно нарастая, они достигли максимума к концу августа, а затем снова пошли на убыль. К концу декады сентября сеголетки достигли среднего веса 2.64 г., при длине тела 61.5 мм. Так же как и средние размеры, средний вес молоди центрального плеса в июне оказался наименьшим. В августе существенных различий в весе сеголетков из разных участков водохранилища не было.

Рис. 7. Состав сеголетков окуня по весу.

1 — Волжский отрог, 3 X 1953; 2 — Волжский отрог, 27 VIII 1953; 3 — центральная часть, 26 VIII 1953; 4 — район устьев рр. Ухты и Сотопы, 25 VII 1953; 5 — Шекснинский отрог, 24 VIII 1953; 6 — Моложский отрог, 18 VIII 1953; 7 — Волжский отрог, 1 VII 1953; 8 — Моложский отрог, 28 VI 1953; 9 — центральная часть, 28 VI 1953; 10 — Шекснинский отрог, 23 VI 1953; 11 — район устьев рр. Ухты и Сотопы, 27 VI 1953; 12 — Моложский отрог, 11 VI 1953; 13 — центральная часть, 8 VI 1953; 14 — Шекснинский отрог, V—VI 1953.

Сеголетки окуня в Рыбинском водохранилище превосходят по размеру и весу сеголетков из озер Онежского (Гуляева, 1951; Июдина, 1951), Ильмень и озер Карелии (Себенцов и Мейснер, 1947; Гуляева, 1946).

При обработке материала нами, как правило, измерялось расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника, а не до их начала, как это принято в ряде работ; мы составили график зависимости этих двух величин (рис. 8). Пользуясь им, мы определяли средние величины расстояния от начала рыла до начала средних лучей хвостового плавника, что дало нам возможность сравнить наши данные по линейному росту молоди с литературными.

ВЫВОДЫ

1. В настоящее время среди молоди рыб Рыбинского водохранилища самой многочисленной и широко распространенной является молодь окуня. В уловах малькового трала она составляла от 54.6 до 66.1% от общего количества молоди.

2. Сеголетки окуня в водохранилище образуют обособленные группировки, сохраняющиеся в течение всего лета.

3. В летнее время молодь окуня обитает во всей толще воды, но в течение суток она совершает вертикальные миграции: большую, а именно светлую часть суток молодь держится у поверхности воды, а в ночное время у дна.

4. Численность сеголетков окуня к осени значительно уменьшается в результате выедания хищными рыбами и выноса из водохранилища.

5. Рост сеголетков окуня в различных участках водохранилища сходен. Несколько отстают в росте в начале лета сеголетки из центральной части.

6. Сеголетки окуня из Рыбинского водохранилища превышают в размере и весе мальков из озер Онежского, Ильмень и озер Карелии.

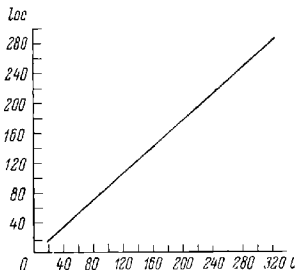


Рис. 8. Зависимость между $l_{ос}$ (длина тела от вершины рыла до конца средних лучей C) и l (длина тела от вершины рыла до начала средних лучей C) у окуня.

ЛИТЕРАТУРА

- Гуляева А. М. 1951. Материалы по биологии окуня Онежского озера. Тр. Кар.-Финск. отд. Всес. н.-и. инст. озера и речн. рыбн. хоз., т. 3.
- Диглер Н. Н. 1950. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и сриа. Тр. Инст. морфол. животных, в. 2.
- Июдина Е. Ф. 1951. К биологии молоди окуня Онежского озера. Тр. Кар.-Финск. отд. Всес. н.-и. инст. озера и речн. рыбн. хоз., т. 3.
- Макковсва И. И. 1953. Питание молоди хищных рыб Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс., МГПИ им. В. П. Потемкина.
- Романова Г. П. 1955. Питание судака Рыбинского водохранилища. В этом сборнике.
- Себенцов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всес. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 4.

Л. К. Захарова

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Целью настоящей работы было изучение характера и условий размножения некоторых промысловых рыб с весенним и летним икрометаанием на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища. В этом водоеме создаются новые своеобразные условия для размножения обитающих здесь рыб. От того, какие виды рыб и насколько могут приспособиться к новым условиям, зависит в значительной степени состав рыбного населения созданного водоема. Чтобы процесс формирования ихтиофауны не шел стихийно и водохранилище не заселялось малоценными видами рыб, нужно прежде всего выяснить естественные условия размножения для разных видов и в случае, если они неблагоприятны для ценных промысловых рыб, провести необходимые мероприятия с целью обеспечения воспроизводства стада этих видов.

С рыбохозяйственной точки зрения большое значение имеет подготовка ложа водохранилища, особенно в прибрежной зоне. Чтобы при строительстве новых водоемов создать оптимальные условия для размножения ценных видов рыб, необходимо изучать эти условия в существующих водохранилищах и выяснить те отрицательные моменты, которые снижают эффективность нереста.

Нами проводились наблюдения над нерестом щуки, язя, окуня, синца, плотвы, леща, густеры, линя и карася.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА РАБОТ И МЕТОДИКА СБОРА МАТЕРИАЛА

Для большинства водохранилищ характерны искусственно вызываемые весьма значительные колебания уровня воды на протяжении года. Наибольшая сработка происходит в зимние месяцы, и к весне уровень достигает своей низшей точки. В период весеннего паводка водохранилище восполняет основную массу запаса воды. Такие изменения уровня не отражаются на условиях размножения рыб, если не будет больших различий в высоте подъема воды в разные годы. Наибольшее значение для размножения рыб в водохранилище имеет гидрологический режим в период нереста. Массовое развитие леща в первые годы в водохранилищах канала Москва—Волга Б. М. Себенцов и Е. В. Мейснер (1946) объясняют отсутствием колебаний уровня водохранилищ в период нереста леща. Даже незначительное понижение уровня в это время приводит к обнажению мелководий и обсыханию отложений на них икры. Такие явления характерны для небольших по размеру водохранилищ. Они неблагоприятно отражаются на условиях размножения весенненерестующих рыб.

Рыбинское водохранилище (рис. 1) обладает некоторыми особенностями водного режима, которые выделяют его из ряда других водохранилищ умеренной зоны. Оно имеет большую площадь, значительный объем воды. Ему не свойственны резкие весенне-летние колебания уровня воды. С начала весеннего паводка до июня уровень неуклонно повышается, потом некоторое время остается стабильным и с июля начинает медленно понижаться.

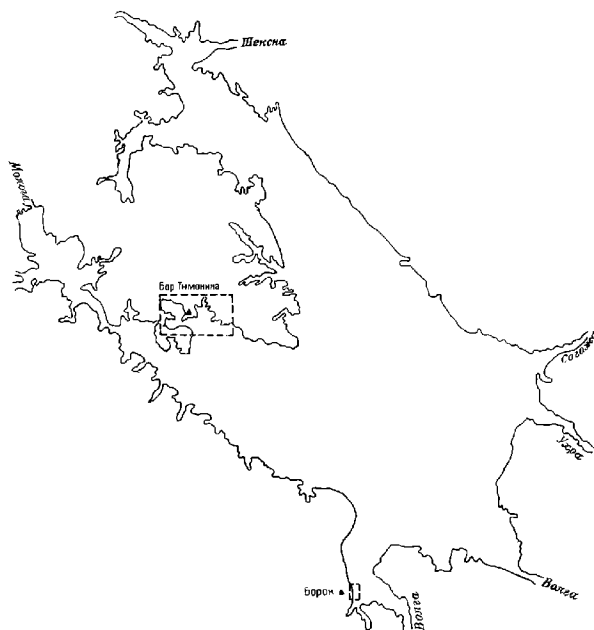


Рис. 1. Схема Рыбинского водохранилища.

Исключения составляют годы с очень низким уровнем воды, когда в поймы рек, впадающих в водохранилище и служащих основными местами размножения, к началу нереста ранонерестующих видов (щука, язь и др.) не успевает подняться вода из основной части водоема. Здесь в результате местного снегового паводка на очень короткий срок заливаются небольшие площади мелководий. Они привлекают к себе производителей, но вода отсюда уходит раньше окончания нереста, что часто приводит к массовой гибели икры. Изучению условий размножения рыб в этом большом водоеме до сих пор уделялось мало внимания.

Сбор материала по размножению некоторых промысловых рыб Рыбинского водохранилища проводился нами в течение весны и лета 1951 и

1952 гг. в водах Дарвинского государственного заповедника и в 1953 г. в Воижском отроге, в районе биостанции «Борок» АН СССР.

Для побережья заповедника характерно, что все нерестилища расположены в заливах, возникших по поймам бывших рек и ручьев. В открытой части водохранилища, а также в прирусловых участках больших рек — Мологи и Шексны — подходящих мест для нереста нет.

Для изучения условий размножения рыб нами был избран район дер. Бора Тимонина. Выбор на этот участок водоема пал потому, что он является центром большого естественного нерестилища, расположенного по побережью заповедника на несколько десятков километров от Морозихи до Среднего Двора (названия затопленных деревень). Сюда подходят для размножения 10 видов рыб. Здесь проводился постоянный лов рыбы с ранней весны до конца лета. Дадим краткую характеристику этого района.

Район Бора Тимонина представляет собой обширный залив с сильно изрезанной береговой линией, образованный по руслу бывших рек Яны и Ветки. Площадь залива непостоянна и сильно колеблется в зависимости от высоты подъема воды в водохранилище. По этой же причине у залива нет определенных берегов (рис. 2). Основная часть залива от дер. Бора Тимонина, расположенной на полуострове в месте слияния рек Ветки и Яны, на юго-восток по открытой части водохранилища имеет протяженность около 9 км.

Русло р. Яны очень извилистое, после впадения в нее Ветки имеет ширину 15—20 м и глубину до 6—8 м, берега обрывистые. Полуостров, на котором находится деревня, разделяет залив на два больших отрога. Один, Изможевский, длиной до 7—8 км, расположен вверх по р. Яне и в многоводные годы включает в себя озера Изможевское и Мелковское с Изинским, из которых берет начало р. Яна. Второй, осиновикий, меньших размеров, до 4 км, расположен по р. Ветке и при высоком уровне воды доходит почти до дер. Осиновик. Отроги соединяются с основной частью залива узкими проливами.

Берег залива, к которому подходит вода при максимальном уровне, довольно крутой, высота его 3—4 м, покрыт лесом или кустарником. Дно основной части залива очень пологое и представляет собой вырубку с оставшимися пнями, кучами хвороста и кустарником. От открытой части водохранилища залив отделен полосой затопленного леса шириной в 2—3 км. Лес отчасти уже повален и изломан штормами и льдом. Наибольшая ширина залива 3—4 км.

Оба отрога возникли на месте бывших покосов, тянувшихся полосой в 100—400 м вдоль рек. Дальше начинался лес, который в некоторые годы частично затоплялся. Изможевский отрог сильно зарастает осокой и рогозом, в нем много плывучих островов и затопленного кустарника. Течение р. Яны на этом участке очень слабое. Для нас представляет интерес только часть этого отрога от Бора Тимонина до Изможева, так как рыба, идущая на нерест со стороны водохранилища, высоко по нему не поднималась. В связи с колебанием уровня по годам продолжительность нахождения под водой отдельных участков далеко не одинакова, и степень разрушения прежних грунтов различна.

На только что залитых лугах сохраняется прошлогодняя травяная растительность, а если позволяет глубина (20—30 см), к середине лета на них вырастает осока. На участках, заливаемых подряд 2 года, сохраняется только дерн с размытыми корнями растений. И, наконец, при ежегодном длительном пребывании под водой, особенно на участках, под-

верженных воздействию волн, остается только один песок без следов растительности. Естественно, что в лесу и на вырубках среди пней и хвороста этот процесс идет иначе. Действие волны ослабляется, и возникают

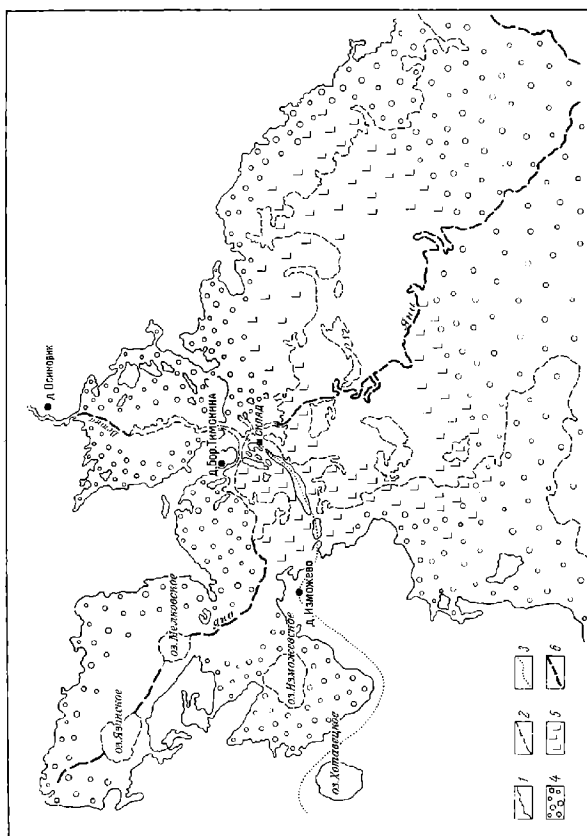


Рис. 2. Схема Бортшанского залива.

1 — береговая линия при уровне 1951 г.; 2 — береговая линия при уровне 1952 г.; 3 — Изможа-нов. дорога; 4 — затопленный лес; 5 — затопленные вырубки; 6 — русла рек.

отложения гниющих растительных остатков. Местами дерн отрывается от дна, поднимается к поверхности воды и образует пловучие острова различных размеров. Они обычно густо зарастают осокой (иногда с примесью рогоза), которая по краям острова погружается и свисает в воду. В заливе много плавающих бревен, скопления которых могут создавать защиту от волны на отдельных участках.

В годы с высоким уровнем покрывается водой вся площадь залива и его отрогов. Подъем воды начинается рано и к моменту нереста образуется обширное мелководье с различным нерестовым субстратом. Благодаря подпору воды течения даже на месте бывших русел рек фактически нет. Только стонные и нагонные ветры создают временные течения в ту или другую сторону, которые особенно заметны в узких проливах. В маловодные годы значительная площадь залива остается сухой (рис. 3), а заливаемые участки покрываются водой поздно, в связи с медленным подъемом воды в водохранилище и удаленности этого района от его открытой части. Вследствие местного таяния снегов заливаются на непро-



Рис. 3. Обнаженное дно Бортимонского залива при низком уровне воды.

должительный срок низкие участки поймы рек. Но эта паводковая вода уходит раньше, чем поднимается сюда вода водохранилища. Поэтому между этими двумя подъемами уровня происходит разрыв во времени. Руслу рек хорошо обозначены, и течение в них, особенно ранней весной, очень быстрое.

При низком уровне по побережью заповедника наиболее благоприятным для размножения рыб после залива Бора Тимонина является район бывш. с. Перекладного. Это значительный участок затопленного леса, защищенный со стороны открытой части водохранилища большим плывучим торфяником. В остальных местах, где вода не дошла до полос лесов, берега представляют размытые пески, непригодные для нереста.

Сходный характер имеют нерестилища в районе биостанции «Борок», в Волжском отроге. Только они расположены не в поймах рек, а тянутся полосой до 3 км ширины вдоль левого берега Волги. Здесь затоплены бывшие болота, вырубki и покосы с большим количеством кустарника. От русла Волги эта часть отрога отделена рядом островов, вытянутых вдоль берега. Течений здесь нет совершенно, за исключением временно возникающих ветровых.

Для исследования состояния половых продуктов рыба получалась нами главным образом из промысловых уловов. Промысловый лов рыбы в районе Бора Тимопина производился ставными сетями и вентерями. При сочетании этих орудий можно облавливать участки водоема с различной глубиной и степенью захламленности. Ввиду отсутствия расчищенных топей неводной лов не проводился. Сети использовались с ячеей 65—70 мм. Отрицательным моментом сетевого лова является то, что сети улавливают рыбу определенного размера. Но этот недостаток восполнялся анализом рыбы, получаемой из вентерей, которые, как известно, не обладают таким отбирающим свойством. Кроме вентерей с этой же целью при опытных ловах использовались капроновые сети-трехстенки с ячеей 25 и 16 мм.

Нами проводились наблюдения за производителями на подходах к нерестилищам и изучались явления, происходящие на самих нерестилищах. Контроль над производителями осуществлялся главным образом путем ежедневного анализа промысловых уловов. Однако орудия лова в большинстве случаев неодинаково улавливают особей не только разного размера, но и разного пола, на что указывает также и П. А. Дрягин (1952). Поэтому следует иметь в виду, что все данные о производителях, приводимые в настоящей работе, являются результатом анализа промысловых и опытных уловов.

Залив Бора Тимопина имеет значение для рыб почти исключительно как перестовый район. Рыба приходит сюда только для размножения, а в период нагула здесь не держится. Исключение составляют карась и линь, которые пахотятся здесь в течение всего лета, но это может быть связано с их растянутым порционным икрометанием. В связи с этой особенностью в наших уловах встречались исключительно половозрелые особи.

Кроме разбора улова на складе проводился осмотр сетей на местах их установки. Начало нереста устанавливалось по появлению в улове текущих самок. Концом нереста мы считали тот момент, когда основная масса в улове была уже с выметанными половыми продуктами.

Следующим этапом нашей работы являлось изучение самого процесса нереста, мест нереста и условий, в которых происходит развитие икры в природе. Одним из важных и наиболее трудных моментов этого раздела работы является отыскание самих нерестилищ. В первую очередь мы руководствовались данными промысла: обращалось основное внимание на те участки, где ловились текущие производители. Над этими местами устанавливался контроль. Если удавалось подтвердить, что нерест здесь действительно происходит, проводились регулярные наблюдения за поведением производителей и поиски отложенной икры. Выяснялось влияние гидрометеорологических факторов (температуры, ветров, осадков, высоты улова и т. п.) на начало и ход нереста.

Над икрой, которую удавалось обнаружить на естественных нерестилищах, проводились наблюдения в течение всего периода развития. Выяснялись продолжительность периода инкубации, процент гибели икры за это время и, по-возможности, ее причины.

На нерестилищах 3 раза в день измерялась температура воды. Она в значительной степени определяет начало и характер нереста, а также длительность развития икры. Ежедневно брались пробы воды на определение pH и O_2 в часы наименьшего его содержания в воде.

Для выявления врагов икры проводились облов нерестилищ сетями с различным размером ячеей и вскрытие всех пойманных рыб. В случае нахождения в кишечниках икры определялся ее вид и подсчитывалось

количество. Обнаруженные на нерестилищах беспозвоночные для выяснения вопроса, питаются ли они икрой, помещались в аквариум, где была икра, взятая из водоема вместе с субстратом. Одновременно с естественными нерестилищами проводились наблюдения над икрой в лаборатории. Температура воздуха в лаборатории мало отличалась от наружной.

Для выяснения возможности применения искусственных нерестилищ на Рыбинском водохранилище был проведен опыт установки их для щуки и леща в годы с различными условиями. Эти опыты позволили точнее проследить за сроками нереста и развитием икры, выявить хищников, уничтожающих икру, и т. д.

Сбор материала для изучения плодовитости производился в преднерестовый период, когда половые продукты рыб достигали IV стадии зрелости, и прекращался с началом нереста.

Размножение избранных 9 видов — щуки, язя, окуни, синца, плотвы, леща, густеры, линя и карася — удалось изучить далеко не одинаково полно. В то время как о размножении одних видов на основании нашего материала можно составить вполне определенное представление, по другим получены только отрывочные данные. Но так как последние могут представлять интерес, мы считаем полезным в настоящей работе привести все добытые сведения.

Кроме указанных видов в район, где проводились работы, подходил на нерест также ерш, но нерест его проследить не удалось. Его личинки были пойманы в 1951 г. среди прошлогодней осоки на затопленных вырубках, а в 1952 г. в затопленном лесу в июле в мальковые пробы попадали сеголетки ерша. Личинки ерша ловились также в 1953 г. в середине мая в Волжском отроге на затопленных вырубках, поросших осокой.

Другие виды рыб для размножения в Бортимонинский залив не подходили.

Материал в работе расположен в той очередности, в которой рыбы данных видов подходили на нерест.

ЩУКА

Щука — одна из наиболее широко распространенных промысловых рыб, встречающихся почти во всех пресных водоемах Союза. О размножении щуки имеется довольно большой литературный материал. Но водоемы, где проводились наблюдения, сильно отличаются друг от друга. Гидрологические условия даже одного и того же водоема из года в год неодинаковы.

Сроки нереста. Для щуки разных водоемов указываются различные сроки нереста. Начало и ход икрометания полностью зависят от хода весны и неодинаковы в разные годы даже в одном водоеме. Весной в наших водоемах щука нерестует первая. Обычно в литературе указывается, что нерест щуки происходит вскоре после ледохода, с момента заливания пойм (Башмакова, 1930; Веселов и Коровина, 1932; Меньшиков и Букирев, 1934; Лукин и Штейнфельд, 1949; Дрягин, 1949; Никольский и др., 1947; Ефимова, 1949). Однако, как указывает Киселевич (1926), в дельте Волги в отличие от других водоемов щука нерестует довольно поздно, в конце апреля и в течение мая.

У некоторых авторов (Дулькейт и др., 1936; Петров, 1947) имеются указания, что щука может отнерестовать еще подо льдом при очень низких температурах (не выше 2.8°). Подобное же мнение нам приходилось слышать и от рыбаков.

В Западной Европе нерест щуки очень сильно растянут по сравнению с нашими водоемами (Haeupfel, 1930; Heuschmann, 1940). Икрометание ее начинается в конце февраля, разгар его наблюдается в марте-апреле. При холодной погоде нерест затягивается иногда до июля.

В Рыбинском водохранилище в разные годы сроки нереста щуки также сильно варьируют. Нерест щуки в 1949 г. начался 25 IV и продолжался до 6 V; последние самки с икрой были пойманы 12 V. К началу нереста середина Моложского отрога очистилась ото льда и вода затопила пологие берега.

В 1951 г. в связи с очень ранним наступлением весны нерест щуки начался сравнительно рано. К концу марта в Моложском отроге обычно наблюдался недостаток O_2 в воде поэтому рыба держалась в руслах небольших рек, в местах с притоком свежей воды. С началом таяния снега и поступлением талых вод под лед кислородный режим в водохранилище улучшился. С этого времени щука вместе с другими видами спустилась по речкам в открытую часть водоема и держалась в поверхностном слое воды подо льдом. В 1951 г. первые щуки около Борка (заповедника) были пойманы сетями 31 III (в районе Бора Тимонина в 1951 г. лов начался только с 18 IV).

Вода продолжала прибывать и затопляла прибрежные низины. Щуки подходили к берегам на мелководья. В это время они хорошо ловились в сети. К 15 IV были залиты уже значительные площади мелководья, пригодные для нереста; русла Мологи и мелких рек очистились ото льда. Еще до начала нереста, щуки начали гулять группами и в одиночку на местах будущих нерестилищ. Нерест же не начинался, пока вода не прогрелась до необходимой температуры. Начало нереста в районе Бора Тимонина и Борка в 1951 г. отмечено с 17 IV, разгар его наблюдался с 22 до конца апреля. 29 IV в улове встречалось уже только 15—20% самок с икрой; 30 IV с икрой было 7%; 2 V — 1.5% (этот день можно считать концом нереста, так как основная масса самок икру выметала). Отдельные самки с икрой встречались в уловах спустя значительный промежуток времени после окончания массового нереста. Одна самка с икрой в V стадии, длиной 65 см была поймана в районе Бора Тимонина 14 V, а в Захарине самка длиной 85 см с икрой в IV стадии встретила 20 V.

Аналогичные сроки нереста щуки указаны наблюдателями для других пунктов заповедника: Горловка, Захарино, Средний Двор, Букшино.

В 1952 г. наблюдалась другая картина. В связи с затянувшимся и очень медленным подъемом уровня воды мелководья не были своевременно залиты. Повидимому в связи с этим начало нереста щуки сильно запоздало. Вода прогрелась, но подходящих мест для нереста не было. Щука устремилась вверх по речкам, ища нерестилищ в их поймах, низкие места которых были временно залиты в результате местного паводка. Ход рыбы против течения был очень энергичный и местами она буквально переползала мелкие перекаты. В районе Бора Тимонина в 1952 г. нерест начался только 27 IV, разгар его наблюдался с 30 IV по 13 V. К 15 V щука в основном отнерестилась. Последние самки с икрой были пойманы 23 V.

1953 г. по гидрометеорологическим условиям был очень сходен с 1951, и сроки нереста щуки в эти 2 года совпали. По наблюдениям в Волжском отроге, икрометание щуки в 1953 г. началось с 17 IV и к 27 IV в основном закончилось.

Таким образом, общая продолжительность икрометания щуки в Рыбинском водохранилище 10—12 дней, что совпадает с данными по ряду дру-

Таблица 1

Соотношение полов в разных размерных группах щуки

| Пол | 28—30 см | | 31—40 см | | 41—50 см | | 51—60 см | | 61—70 см | | 71—80 см | | 81—90 см | | 91—100 см | |
|------------|--------------------|-----|--------------------|------|--------------------|------|--------------------|-----|--------------------|------|--------------------|------|--------------------|------|--------------------|-----|
| | количество звз. | % | количество звз. | % | количество звз. | % | количество звз. | % | количество звз. | % | количество звз. | % | количество звз. | % | количество звз. | % |
| ♂ | 5 | 100 | 16 | 59.2 | 132 | 59.8 | 318 | 55 | 146 | 26.7 | 19 | 7.4 | 4 | 3.4 | — | — |
| ♀ | — | — | 11 | 40.8 | 89 | 40.2 | 262 | 45 | 402 | 73.3 | 237 | 92.6 | 113 | 96.6 | 28 | 100 |
| Всего звз. | 5 | 100 | 27 | 100 | 221 | 100 | 580 | 100 | 548 | 100 | 256 | 100 | 117 | 100 | 28 | 100 |

гих водоемов. Необычно растянут нерест щуки в Псковском озере. По наблюдениям В. В. Петрова (1947) он начинался в 1935 г. 10 IV и продолжался по 10—12 VI, т. е. в течение 2 мес. По продолжительности икротетания щука Псковского озера приближается к щуке западноевропейских водоемов.

Размеры и половой состав производителей. Размеры производителей, подходящих на нерест, сильно колеблются. Самцы мельче самок. Наименьший размер, самца пойманного на нерестилищах, 28 см, вес 250 г (что соответствует, по данным Световидовой, 2+ лет); самки — 36 см, вес 450 г (3+ лет). Максимальный размер самцов, встречающихся в уловах, 88 см, вес 5075 г; самок — 103 см, вес 12 кг. Основную же массу производителей составляли самцы от 50 до 65 см, весом от 1200 до 2700 г и самки от 55 до 75 см, весом 1800—4750 г. Таким образом, в старших возрастных группах самцы почти отсутствуют (табл. 1).

Всесезонный ход щуки к нерестилищам начинают самцы, через день-два к ним присоединяются самки, количество которых быстро возрастает и соотношение полов приближается к 1:1. К концу преднерестового хода и в период всего нереста самки в уловах количественно преобладали над самцами, составляя 64,1%, тогда как самцы — 35,9% (соотношение приблизительно 2:1).

Такие данные расходятся с приводимыми А. И. Ефимовой (1949) для обской щуки, у которой в период нереста наблюдается значительное преобладание самцов над самками. В возрасте двух полных лет самцов 81%, в возрасте 3 лет и старше 68—70%.

Нам кажется, что эти различия не являются особенностью биологии щуки сравниваемых водоемов, а связаны с характером собранного материала. Сбор материала нами производился в течение всего нереста. По обской щуке данные относятся к тому

времени, когда у щуки происходит ход из реки в пойму, непосредственно по вскрытии водоемов. В этот период в уловах щуки в Рыбинском водохранилище также наблюдалось преобладание самцов. Кроме того, обская щука вылавливается промыслом в первые годы жизни, а в младших возрастных группах у щуки всегда преобладают самцы. В Рыбинском водохранилище производители щуки значительно крупнее, чем в Оби, и потому, естественно, здесь преобладают самки.

По другим водоемам о размерах производителей щуки имеются следующие данные. У щуки из оз. Чаны первый нерестовый период наблюдается в начале 4-го вегетационного года при длине 41—51 см (Башмакова, 1930). В Шальской губе Онежского озера в уловах щука бывает от 1 до 12 лет средняя длина 58.3 см, встречаются особи до 94 см. Веселов и Коровина (1932), А. В. Лукин и А. Л. Штейнфельд (1949) указывают, что у щуки средней Волги половозрелость у самцов наступает в 2—3 года, у самок в 2—4 года. На озере Ильмень щуки 30—40 см длины еще неполовозрелы (Дрягин, 1949).

Необходимо остановиться еще на одном вопросе. Существует мнение, что на протяжении нереста состав стада производителей на нерестилищах не одинаков: вначале подходят к местам размножения наиболее крупные самки, а к концу мечут икру мелкие и больные. Такое мнение высказано исследователями озера Убинского (Дулькит и др., 1936). Нашими наблюдениями это предположение не подтвердилось: размер самок в начале и в конце нереста существенно не различался. В первые дни нереста (в 1952 г. с 29 IV по 4 V) в икрометании участвовало больше половины всех самок (63%). По размеру это были различные особи, как самые мелкие, так и самые крупные. В середине и в конце нереста количество производителей на нерестилищах уменьшилось, а особи, нерестовавшие в это время, были среднего размера (от 46 до 80—84 см).

В уловах щуки, подходящей на нерест в разные сроки, можно отметить только такие различия: вначале нерестится щука светлая, с желтоватыми тонами в окраске. Ее здесь принято считать местной, т. е. постоянно обитающей в заливах и полоях. Затем начинает подходить и в конце нереста преобладает щука темная с зеленоватой или даже синеватой окраской, повидимому морская, подходящая из открытой части водохранилища.

Плодовитость щуки Рыбинского водохранилища (табл. 2), если сравнивать одноразмерных рыб, ближе к плодовитости обской, аральской и средневожской щуки, (Ефимова, 1949; Летичевский, 1946; Лукин и Штейнфельд, 1949). Но размеры производителей рыбинской щуки значительно крупнее, чем в этих водоемах, а с увеличением размера увеличивается и плодовитость. На Днепре (Сыроватская, 1927) одноразмерные особи щуки плодовитее рыбинской; много выше плодовитость щуки в дельте Волги.

Характеристика нерестилищ. Несмотря на широкий ареал щуки и различный характер населенных ею водоемов, нерестилища ее очень однотипны. Ранней весной, в начале паводка, самыми подходящими местами для нереста являются только что затопленные низкие участки поймы с прошлогодней травянистой растительностью. Они и привлекают к себе производителей щуки. Такой характер нерестилищ щуки отмечен в литературе как для водоемов Европейской части Союза ССР (Волга на всем ее протяжении от дельты до верховьев, оз. Ильмень, верховья Камы, Вятка, Онежское озеро, Печора), так и для Западной Сибири (оз. Чаны, бассейн Оби).

Таблица 2

Абсолютная плодовитость щуки (тыс.)

| Длина (см) | Средн. | Мин. | Макс. | Число особей |
|---------------|--------|-------|-------|-----------------|
| 31—35 | 6,4 | — | — | 1 |
| 41—45 | 13,5 | 11,1 | 15,8 | 4 |
| 46—50 | 26,2 | 10,7 | 26,6 | 17 |
| 51—55 | 26,2 | 9,9 | 39,2 | 24 |
| 56—60 | 37,1 | 12,2 | 61,1 | 37 |
| 61—65 | 45,6 | 22,5 | 71,3 | 80 |
| 66—70 | 63,7 | 33,0 | 96,2 | 21 |
| 71—75 | 86,2 | 27,2 | 128,0 | 28 |
| 76—80 | 110,2 | 74,5 | 157,2 | 13 |
| 81—85 | 132,5 | 88,0 | 193,8 | 13 |
| 86—90 | 166,1 | 144,8 | 188,2 | 3 |
| 91—95 | 200,2 | 166,3 | 218,1 | 3 |
| 96—100 | 233,8 | 208,6 | 259,0 | 2 |
| Всего экз. | | | | 196 |

На Рыбинском водохранилище щука также обычно избирает для нереста затопленные участки с прошлогодней растительностью. Но такая возможность у нее бывает далеко не всегда. В годы с низким уровнем зона наземной растительности на заливается, и щука вынуждена приспосабливаться к другим условиям. Остановимся на характеристике нерестилищ щуки отдельно в годы с разным водным режимом.

Весной 1951 г. подъем воды начался в начале апреля и проходил очень быстро. К концу апреля он уже почти достиг своего максимума, затем вода стала прибывать медленнее. С середины июня уровень воды стал постепенно понижаться. Уже во 2-й декаде апреля 1951 г. вода достигла той точки, которая в 1950 г. являлась наивысшей границей подъема уровня за весь сезон. Таким образом, уже со второй половины апреля в 1951 г. стали покрываться водой те участки, которые в предыдущем году были обнажены и поросли густым травяным покровом. Это создало благоприятные условия для размножения весенненерестующих рыб. Площадь нерестилищ оказалась весьма значительной, так как были затоплены все пологие участки берега и нерест происходил в каждом заливе, сколько-нибудь защищенном от ветра.

В пункте наших основных наблюдений — в районе Бора Тимонина — к началу нереста щуки вся площадь залива уже очистилась от льда (лед виднелся только за полосой затопленного леса, где начиналась открытая часть водохранилища). Уровень еще не достиг своего максимума, но вода уже начала заливать покосы с луговой травой и низины с прошлогодней осокой. Все нерестилища щуки были в большинстве случаев одноптипы. К началу нереста щуки в прибрежной зоне выступало множество мелких островков и бесчисленные кочки прошлогодней осоки; повсюду валялись бревна различной величины, местами они были сложены в кучи. Вся эта площадь поросла кустами лиственных пород, сохранились стебли прошлогоднего рогоза. В этот период здесь можно было легко передвигаться в резиновых сапогах по кочкам и бревнам. В дальнейшем при подъеме уровня воды стало возможным на лодке проехать вдоль берега. Между кочками, островками и бревнами, в углуб-

лениях, затопленных водой, и происходил нерест щуки. Глубина здесь была от 5 до 50—60 см. Дальше от берега, на большей глубине, нерест не наблюдался, а по мере повышения уровня подвигался на вновь затопляемые участки. Пригоняемые ветром бревна задерживались частым кустарником и создавали защиту от волн на прибрежной половине до 30—50 м шириной.

Течение не сказывалось даже в руслах бывших рек благодаря подпору воды, не говоря уже об остальной площади залива. Толькогонные и нагонные ветры приводили к некоторому колебанию уровня и перемещивали слои воды. Некоторые участки нерестилищ отличались более ровным дном, отсутствием надводных островков и кочек, большим количеством стеблей прошлогоднего рогоза, кустарника и пней (рис. 4).



Рис. 4. Нерестилища щуки при высоком уровне воды.

Как пример несколько необычного нерестилища можно назвать участки вновь затопленного леса и болота, где рыба гуляла между кочками кукушкина льпа, кустов черники и гонобобеля. Кукушкин леп служил субстратом для откладки икры. В некоторых местах нерест происходил на залитых покосах. Субстратом для откладки икры обычно служили кочки прошлогодней осоки, луговая трава, старые пни. Все нерестилища щуки отличались большей или меньшей захламенностью.

Характер нерестилищ в 1952 г. был совершенно другой. Вода начала прибывать только во второй половине апреля. Подъем воды происходил довольно быстро (как обычно), но не долго и прекратился в конце мая. Вода не поднялась до высоты уровня 1951 г. почти на 2 м. Ввиду этого громадная площадь мелководья оказалась обнаженной и ни в одном из пунктов побережья вода не достигала зоны наземной растительности (рис. 3).

Ко времени нереста щуки вода еще не достигала границы основного берегового свала. Не найдя подходящих мест для размножения в самом водохранилище, производители устремились вверх по течению впадаю-

щих в него речек. В поймах речек, затопленных в предыдущем году, в результате зимнего сброса воды лед лег на грунт. Незначительные в этом году паводковые воды не смогли поднять и сломать этот лед. По руслам самих речек он также, прогнувшись, опустился на дно. Таяние льда под водой происходило значительно медленнее обычного. В результате этого нерестилищ фактически не было и здесь, и нерест щуки запоздал по сравнению с 1951 г. почти на 2 недели. Во второй половине паводка, когда лед и снег растаяли, оказались временно залитыми небольшие наиболее низменные участки поймы (рис. 5).

На них вынуждена была переститься щука. В большинстве случаев это были участки вырубki или затопленного леса, находившиеся посто-



Рис. 5. Нерестилища щуки при низком уровне воды. Виден пловучий торфяной остров, обнажившийся при спаде воды.

янно уже в течение нескольких лет под водой. Стволы деревьев с размытыми корнями и кучи хвороста составляли здесь единственный субстрат. Грунт в большинстве случаев песчаный, местами илистый песок, но покрыт слоем гниющих древесных остатков. Участков с чистым песком щука во время нереста избегает. Иногда встречались старые пловучие острова, покрытые прошлогодней осокой и рогозом. Зимой с падением уровня они осели на грунт и примерзали, а при незначительном подъеме паводковых вод сразу не всплыли и оказались затопленными (рис. 5). Они являлись наилучшими нерестилищами. Но таких подводных клочков осоки оказалось очень немного, и площадь каждого из них не превышала нескольких десятков квадратных метров, поэтому они не могли отразиться на численности поколения щуки этого года.

Еще выше по течению речек (осиновский отрог залива), где прибрежные покосы только в течение одного предшествующего года (при самом высоком уровне) были покрыты водой, сохранился дерн, и размытые корни растений также служили субстратом для откладки икры.

Нерест происходил у самых берегов на глубине, не превышающей 40—50 см. Течение в этот период было очень быстрым и сказывалось не только в русле самой реки, но и в залитых участках поймы, за исключением отдельных узких заливов. Щука, как правило, выбирает для нереста участки со слабым течением или совсем без него.

В 1953 г. наши наблюдения проводились в другом районе, но нерестилища были очень близки по своему характеру к наблюдавшимся в 1951 г., поэтому мы не будем останавливаться на их описании.

Поведение производителей на нерестилищах. Щуки в период нереста теряют обычную осторожность и подпускают довольно близко

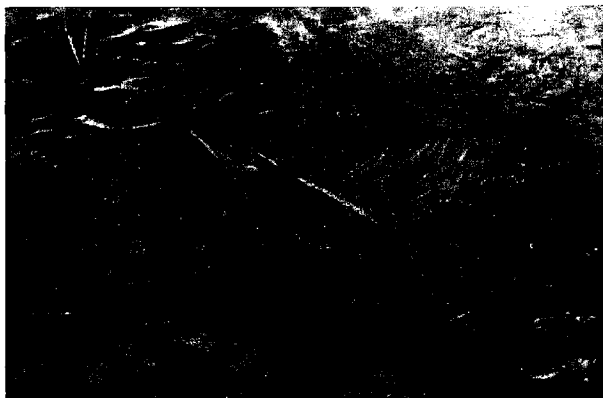


Рис. 6. Производители щуки на нерестилище. Глубина 10 см.

к себе, а если не производить шума, можно наблюдать нерестящихся особей у самых ног. Этим пользуются при ловле рыбы острогой.

Щуки во время нереста держатся обычно группами: около одной самки 2—4, а иногда около крупных особей до 8 самцов. Самцы всегда мельче самок. Самка плывет впереди, самцы следуют за нею, отставая на половину длины ее тела (рис. 6). Они или прижимаются с боков к самке, или стараются держаться непосредственно над ее спиной. Из воды все время появляются спинные плавники и часть спины рыбы. Щуки трутся о кусты, пни, стебли рогоза и другие предметы. На одном месте рыбы долго не задерживаются, все время перемещаясь по нерестилищу. В это время и выметывается икра. В конце процесса икрометания все особи нерестящегося гнезда бросаются в разные стороны, вызывая сильный всплеск; при этом самцы иногда выскакивают на кочки, где всего 2—4 см воды.

При интенсивном нересте обычно можно наблюдать одновременно несколько нерестящихся гнезд на расстоянии нескольких метров друг от друга.

В период нереста производители, видимо, не питаются, так как желудки всех особей, выловленных с текучими половыми продуктами, бывают пусты.

Гидрометеорологические условия нереста. Вопрос о влиянии гидрометеорологических условий на начало и ход нереста очень важен. Нужно выяснить оптимальные условия и ту пороговую величину каждого фактора, ниже или выше которой данный процесс идти не может.

Выяснение влияния гидрометеорологических условий на ход нереста щуки представляет тем больший интерес, что она нерестится ранней весной, когда эти условия очень непостоянны. По нашим наблюдениям, основными факторами, влияющими на начало и ход нереста щуки, являются температура и высота уровня воды, вернее зависящее от последнего наличие нерестовых площадей.

В 1951 г., как уже было сказано, подъем воды начался рано, и к моменту нереста уже были залиты обширные мелководья, так что недостатка в нерестовых площадях не было. Однако первые 3—4 дня щука гуляла на нерестилищах впустую, и только когда вода прогрелась, начала метать икру. Так, наиболее низкие берега стали покрываться водой с 13 IV, а нерест начался 17 IV, когда температура воды достигала 4°.

Весной 1952 г. подъем уровня воды запоздал, нерестовых площадей в зоне затопления водохранилища не было, а в поймах рек они были покрыты лежащим на дне слоем льда. Лед скрывал весь субстрат, кроме того, влиял на температуру воды, охлаждая ее. Но все же в этом году вода в водохранилище и речках прогрелась раньше, чем появились пригодные для нереста участки. Производители подошли в район обычных нерестилищ 23—24 IV, но отложить икру было негде. Уже 25 IV вода имела 4°, а нерест начался только 27 IV. К этому времени вода прогрелась до 6,5°. Повидимому, в этом году задержка начала нереста щуки произошла по причине позднего появления нерестилищ, а влияние температуры воды явилось второстепенным. Нерест щуки продолжался 10—15 дней. В течение такого срока, тем более весной, погода редко остается постоянной.

Поэтому приходится учитывать влияние гидрометеорологических условий не только на начало, но и на ход нереста. В 1952 г. нами наблюдалось прекращение нереста щуки 7—8 V, а также утром 9 V. В эти дни по утрам были заморозки с образованием льда на поверхности воды, а днем, хотя вода и прогревалась до 4,5°, было пасмурно, дул холодный очень сильный ветер. В тихую погоду или ясный солнечный день при такой температуре воды нерест продолжался, только проходил более вяло, чем в теплые дни.

Таким образом, по нашим наблюдениям, в Рыбинском водохранилище пороговой температурой воды для нереста щуки можно считать 4°. Нерест не начинается, пока вода не прогреется до этой температуры, и в дальнейшем не прекращается, если вода не охлаждается ниже 4°. Такие же данные приводит Дрягин для щуки Ильменя. Нам не приходилось наблюдать нереста щуки при таких низких температурах, какие указывает В. В. Пестров (1947) для Псковского озера, — 2,8°, а также обнаружить подледный нерест у этого вида. Действительно, икрометание щуки почти всегда начинается, когда основной водоем находится еще под льдом, но она для нереста выходит на прибрежные мелководья, закрытые заливы и т. п., которые к этому времени уже свободны ото льда и вода в них в дневные часы достаточно прогревается.

Так например, в районе биостанции «Борок» АН СССР в Волжском отроге имеется магистральная канава, собирающая талые воды с окрестных полей. В 1953 г. вода в ней имела температуру 6—8°, в то время как в прилежащих участках водоема не было проталин даже у берега. Уже с 12 IV в этой канаве стали ловиться текущие самки щуки, хотя на основных нерестилищах икрометание ее в этом году началось с 16 IV. Этих первых пук рыбачки называют ледянками. Количество их по сравнению с общей массой производителей очень невелико, и площади нерестилищ, которые они могут использовать, слишком малы.

Погода также до некоторой степени оказывает влияние на ход нереста. Так, нерест щуки, а также и других видов прекращается перед грозой. 29 IV 1952 г. была гроза с 4 ч. 30 м. дня до 6 ч. вечера. Утром в этот день щука плескалась, но вяло, днем нерест прекратился совсем и возобновился только после 6 часов вечера, когда кончилась гроза. В то же время щука совершенно безразлична к осадкам, и нам приходилось наблюдать нерест ее как в дождь, так и во время снегопада (22 IV 1951 г.).

Сильные ветры отражаются на ходе нереста щуки. Она избегает открытых, не защищенных мест, даже если глубина и субстрат вполне благоприятны. Так в средней части залива Бора Тимонина казалось бы подходящие для нереста, но подверженные волнению участки в 1951 г. не были совершенно использованы рыбой. Но как правило, штормовая погода к перерыву в нересте не приводит, т. к. обычно в пределах нерестилища всегда имеются защищенные от ветра участки.

В хорошую погоду при температуре воды не ниже 4° нерест щуки наблюдался в течение круглых суток, даже ночью.

Условия развития икры щуки на естественных нерестилищах. Во время икрометания икра сильно разбрасывается самкой. Поэтому она никогда не образует больших скоплений. При благоприятных условиях на нерестилищах плотность икры можно считать большой, если икринка от икринки встречается на расстоянии 10—15 см. Обычно же икринки рассеиваются еще реже. Но если нерестовых площадей не хватает и излюбленные щукой субстраты (прошлогодняя осока и мхи) представлены лишь небольшими клочками полужатопленных плывучих островов, то на этих крошечных участках (10—20 м²) икринки щуки могут располагаться в 1—3 см друг от друга. Такая очень высокая плотность икры на нерестилищах объясняется тем, что икра здесь откладывается неоднократно за период нереста подходящими сюда новыми производителями.

Икра щуки слабосклеиваемая. Клейкость появляется не сразу после оплодотворения, а через несколько секунд. Поэтому икра приклеивается к субстрату ближе ко дну, чем к поверхности воды. Прикрепление икры к субстрату очень слабое, при сотрясении она легко опадает. Через 2—3 дня клейкость совсем исчезает, икринки осыпаются и до конца развития свободно лежат на дне. В Рыбинском водохранилище в период нереста щуки обычно происходит повышение уровня воды. Икра откладывается щукой на мелководье от 5 до 40 см, но затем оказывается на значительно большей глубине. Увеличение глубины не оказывает отрицательного влияния на развитие икры щуки. Для подтверждения этого нами был поставлен опыт. Деревянные площадки с бортиками с помещаемой на них искусственно оплодотворенной икрой размещались в водоеме на различной глубине: 25, 50, 100 и 150 см. Отход икры был одинаков как на глубине 25 см, так и 150 см.

В период развития икры щуки наблюдались очень значительные колебания температуры; днем вода на мелководьях прогревалась до 14—17°, а ночью в отдельные дни наблюдались даже заморозки. Такие явления должны были сказаться на развитии икры, особенно если над ней слой воды всего в несколько сантиметров.

Как удалось выяснить, кратковременное пребывание икры щуки (на стадии вылупления) и ее личинок при низких температурах и даже промерзание не приводит к их гибели. В 1953 г. 7 V в результате ночного заморозка вода в чашках Петри, в которых находились икра и личинки, замерзла, только на дне остался незначительный незамерзший слой. Личинки щуки совершенно вмерзли в лед. После постепенного оттаивания личинки и икра остались живыми, гибели их совершенно не наблюдалось. Однако такое промерзание не прошло для них бесследно: личинки, выведшиеся из замороженной икры, имели сильно укороченный хвостовой отдел по сравнению с развивавшимися при нормальной температуре. Весьма вероятно, что на естественных нерестилищах резкое и значительное понижение температуры могло вести к понижению стойкости личинок, хотя и не вызывало их гибели. Так, заморозки и холода весной 1952 г. (8—9 и 17—19 V был по утрам лед на воде) безусловно оказали отрицательное влияние на развивающуюся икру щуки. Но массовая ее гибель, которая наблюдалась в данном году, была результатом воздействия целого комплекса неблагоприятных факторов.

Кислородный режим на нерестилищах обычно бывает не одинаков в разных участках водоема и в одном месте в различные годы. Он зависит от ряда условий. В многоводные годы (1951—1953) этот режим во время нереста щуки и развития ее икры был благоприятен. Вода ежедневно прибывала, затопляя новые участки сухой растительности, на которой оставалось большое количество пузырьков воздуха, растворявшегося в воде. На обширных мелководных пространствах вода легко перемешивалась ветрами. Благодаря довольно низкой температуре процессы гниения шли довольно медленно и на них не расходовалось большого количества кислорода. В маловодный год (1952) кислородные условия были много хуже. В руслах рек, несмотря на течение, содержание O_2 в утренние часы обычно равнялось 60—80%. Это, возможно, связано с тем, что питание этих рек происходит за счет болотных вод, бедных кислородом. В воде р. Ветки $pH=6.0-6.1$.

На небольших разливах этих рек, где в 1952 г. происходил нерест щуки, содержание O_2 было таким же. Здесь среди развивавшейся икры не наблюдалось большого отхода. Самыми плохими оказались кислородные условия для икры, отложенной на погруженных частях пловучих торфяных островов. В утренние часы содержание кислорода в таких местах снижалось до 40%. Пробы брались как можно ближе к кладке икры, но все же весьма возможно, что в слое воды, непосредственно окружающем икринку, лежащую в углублениях между стеблями полугнившего мха, кислородные условия еще хуже. На таких нерестилищах наблюдалось 100%-я гибель икры. Могли сказаться здесь и утренние заморозки, как уже было отмечено, так как икра была отложена на очень небольшой глубине. На неблагоприятное влияние низких температур и недостатка кислорода на икру щуки указывает также Линдрот (Lindroth, 1946).

Одним из наиболее важных факторов, приводящих к массовой гибели икры, является обсыхание нерестилищ. В Рыбинском водохранилище,

как правило, в весенний период не бывает снижения уровня (он постоянно повышается), поэтому в многоводные годы обсыхание не угрожает икре на естественных нерестилищах. В маловодный год (1952) весной вода не успела подняться до зоны обычных нерестилищ щуки и затопить ее. Небольшие участки этих нерестилищ, расположенные на расстоянии нескольких километров от водохранилища в поймах впадающих в него рек, были залиты в результате местного паводка от таяния снегов. Здесь была отложена щукой икра. Но снеговой воды было немного и она быстро ушла.

Начало нереста нами отмечено 27 IV, а уже с 30 IV вода начала убывать. Понижение уровня происходило довольно быстро, по 20—30 см в сутки. Такое местное падение уровня в районе Бора Тимонина продолжалось до 11 V, после чего вода стала опять прибывать, но очень медленно, по несколько сантиметров в сутки. В осиновском отроге еще некоторое время вода продолжала убывать, пока р. Ветка не вошла в свои берега и все разливы исчезли.

Весьма возможно, что наличие на дне слоя льда, покрывающего весь субстрат и охлаждающего воду, воспрепятствовало размножению щуки в первой половине паводка. Нерест начался в период пика паводка и проходил на спаде его. Таким образом, почти в течение всего периода нереста щуки в 1952 г. происходило понижение уровня воды в районе ее нерестилищ. Вследствие этого, отложенная на мелководье икра почти полностью обсохла. Гибель икры от обсыхания была очень велика и она произошла раньше, чем могло проявиться влияние других неблагоприятных условий. Поэтому обсыхание можно считать основным фактором в гибели икры щуки в данном году.

Избежала обсыхания только икра, отложенная на нерестилищах двух типов: 1) на пловучих торфяных островах, которые опускались вместе с понижением уровня воды, и 2) на вырубках и в лесу, расположенных вниз по течению Яны от Бора Тимонина ближе к открытой части водохранилища, которые к концу нереста щуки уже стали затопляться в результате подъема воды в водохранилище. Но среди торфяников, как уже было сказано, икра погибла вследствие недостатка кислорода и, возможно, ночных заморозков. Лес и вырубки вступили в строй как нерестилища слишком поздно, к концу нереста, и их смогло использовать небольшое количество производителей.

Неблагоприятный ход нереста отразился на поколении молоди щуки в 1952 г.: в мальковых уловах ее сеголетки встречались чрезвычайно редко. Нами они добыты всего 3—4 раза за все лето, в то время как в 1951 г. в редкой пробе не было молоди щуки, а в 1953 г. шурят было очень много.

На Учинском водохранилище, по данным Г. В. Никольского и П. Н. Морозовой (1946), колебания уровня во время нереста тоже являются основным фактором, лимитирующим численность щуки. Также наблюдается гибель икры щуки, отложенной на мелководье, в результате осушения при понижении уровня воды в альпийских озерах (Наем-рел, 1930).

Довольно часто на икре, развивающейся на естественных нерестилищах, появляется сапролегния. Первоначально она поселяется на уже мертвых икришках, но позднее может распространиться и на живые, находящиеся по соседству. В 1951 г. впервые на нерестилищах сапролегния была обнаружена 29 IV, т. е. к концу нереста щуки, когда вода хорошо прогрелась и имела в утренние и дневные часы температуру

11—16°. Условия на нерестилищах в этот период (обширное мелководье, совершенно стоячая вода, большое количество гниющей растительности), видимо, являлись благоприятными для развития микроорганизмов.

Установить процент гибели икры щуки от сапролегнии трудно, так как здоровые икринки опадают на дно, а хорошо заметны только пораженные, которые грибами грибка прикрепляются к субстрату и долго на нем сохраняются. Поэтому создается ложное представление, что поражена почти вся икра. В то же время общая гибель икры щуки на нерестилищах от всех причин в 1951 г. была, видимо, невелика, так как молоди щуки в этом году было очень много. В 1952 г. вся икра, погибшая от недостатка O_2 , заморозков и т. п. причин, послужила субстратом для развития сапролегнии, но позднее как живая, так и мертвая икра обсохли в результате спада воды. В 1953 г. за все время развития икры на естественных нерестилищах не было обнаружено ни одной мертвой икринки.

Гибель икры на нерестилищах происходит также в результате уничтожения ее хищниками. Для выяснения видов рыб, которые могут питаться икрой, нерестилища облавливались мелководнейшими сетями и вентерями. Выловленные рыбы вскрывались, и просматривалось содержимое их желудков. Было обнаружено, что на нерестилищах щуки держатся 3 вида рыб: плотва, ерш и окунь. У плотвы и ерша ни в одном случае нами не было найдено заглотенной икры. В литературе же имеются указания, что ерш уничтожает массу икры на нерестилищах ряпушки в бухте Находка (низовье Оби, — Дрягин и Муратова, 1948). Злостным врагом икры на нерестилищах в водохранилище является окунь. В его желудках мы находили от 17 до 94 заглотенных икринок щуки.

Из хищных беспозвоночных в Рыбинском водохранилище нет видов, способных поедать икру рыб. В результате облова нерестилищ сачком нами были обнаружены только жуки-плавунцы небольших размеров (5 мм) и водяные клопы. Те и другие, будучи помещены в аквариум с икрой, не обращали на нее никакого внимания.

По данным Н. А. Березиной (1951), икрой прудовых рыб питаются только имаго *Dytiscus marginalis* (жук-плавунец) и *Pudgous piceus* (водолюб). При этом жук-плавунец потребляет икру в очень небольшом количестве: 15—18 икринок в сутки. В опытах личинки всех видов жуков реагировали только на движущуюся добычу.

Срок развития икры. Развитие икры щуки продолжается обычно около 10 дней. В 1951 г. развитие искусственно оплодотворенной икры длилось в лаборатории с 22 IV по 2 V. Температура в этот период колебалась (учитывая ночное охлаждение) в следующих границах: воздуха от 3 до 20° и воды от 4.5° до 16.5°. В 1952 г. 3 V была взята с естественного нерестилища только что отложенная икра щуки, а 12 V в лаборатории из нее вывелись личинки. В природе за это время температура воздуха колебалась от 3 до 16°, а 8 и 9 V в утренние часы понижалась до —1°; температура воды изменялась от 3 до 14.8°. На естественных нерестилищах сроки развития икры точно определить не удалось. В 1951 г. нерест щуки начался 17 IV, а первые личинки были пойманы 6 V, — они обладали еще большим желточным мешком. Вероятнее всего, эти личинки вылупились из икры, отложенной не в первые дни нереста, а в разгар его, т. е. после 22 IV.

Это возможно потому, что сначала в нересте участвовало небольшое количество производителей и икры на нерестилище было мало. Мы не могли обнаружить ее в течение нескольких первых дней, и первые ли-

чинки могли избежать наших орудий лова. Если согласиться с этим предположением, то срок развития икры на естественных нерестилищах в 1951 г. можно считать равным 14 дням. В 1952 г. в связи с массовой, почти 100%-й гибелью икры щуки на естественных нерестилищах личинки ее встречались очень редко, и установить сроки их появления не было возможности.

Только 28 V, т. е. через 2 недели после окончания нереста, были пойманы 3 личинки с уже рассосавшимся желточным мешком, активно плавающие.

На оз. Ильмень, по данным П. А. Дрягина, разгар нереста щуки в 1938—1939 гг. происходил 15—20 IV. Личинки щуки впервые попадались на нерестилищах в первых числах мая.

Искусственные нерестилища. Ввиду крайне неблагоприятных условий нереста щуки в 1952 г. нами был проведен опыт установки искусственных нерестилищ в двух пунктах: в Борке (заповедник) и в Боре Тимонина, результаты которого нами уже были описаны раньше (Захарова, 1953).

Язь

Язь широко распространен в пресноводных водоемах Союза ССР. Встречается как в реках, так и в водоемах озерного типа. Наибольшее промысловое значение имеет в бассейнах Оби и Иртыша (Берг, 1949). В Рыбинском водохранилище за последние годы количество язя стало увеличиваться, но распределен он по площади водоема неравномерно. Язь приурочен к районам впадения в водохранилище рек: районы Бора Тимонина, Яны, Среднего Двора.

Сроки нереста. Язь нерестует ранней весной. На нерестилище он подходит вслед за щукой. В разных водоемах сроки нереста, естественно, значительно разнятся. Наиболее рано нерест язя отмечен в дельте Волги — 13 IV (Каврайский, 1912). В средней полосе нерест язя происходит позднее, в конце апреля—начале мая (Ильмень — Домрачев и Правдин, 1926; верховья Камы — Меньшиков и Букирев, 1934; средняя Волга — Дрягин и Муратова, 1948; Ильмень — Дрягин, 1949; Лукин и Штейнфельд, 1949). В озерах Западной Сибири язь нерестует еще позднее: во второй половине мая—начале июня (Дулькейт и др., 1936). В р. Печоре в районе с. Якши (Никольский и др., 1947) отмечает нерест язя в 1942 г. 1 VI. Продолжительность нереста также различна: от 2 дней до 2 недель. В Рыбинском водохранилище сроки нереста язя в 1951—1952 гг. очень сильно различались. В районе Бора Тимонина в 1951 г. язь начал встречаться в уловах с 1-го дня лова, т. е. с 18 IV. У пойманных особей была IV стадия зрелости половых продуктов. Массовый ход на уловах отчетливо не отражался, так как применявшиеся здесь 60—70-миллиметровые жаберные сети улавливали язя плохо. Нерест прошел очень дружно в течение 2 дней — 25—26 IV. 27 IV уже все пойманные язи были с выметанной икрой и на нерестилищах не видно было гуляющей рыбы.

В 1952 г. в связи с поздней и холодной весной характер икрометания язя был иной. Ход его к местам нереста стал замечен с 27 IV. Массовый ход начался с 3 V. Нерест был продолжительный. Первые перестующие язи были обнаружены 1 V. Наиболее интенсивный нерест наблюдался с 3 по 7 V. К 10 V нерест в основном закончился, но еще 13 V была пайдена на нерестилище только что отложенная икра язя. Уже с выметанными половыми продуктами производители язя держались на нерести-

лищах позднее щуки, но обычно его нерест более дружный и поэтому заканчивается раньше, чем более растянутый нерест щуки.

Размеры и половой состав производителей. В стаде производителей язя, подходившего на нерест в районе Бора Тимонина, самцы были несколько мельче самок. Минимальный размер самца 24 см, самки 25 см, что, по данным Световидовой, соответствует 5+, 6+ лет. Максимальный размер самцов 38 см, вес 1118 г; самок 40 см, вес 1777 г. Основную массу производителей, как самцов, так и самок, составляли особи от 29 до 33 см, весом от 560 до 1000 г.

На протяжении всего периода нереста преобладали самки, составившие в общем улове язя 74.7%, самцы всего 25.3%. Но действительно ли такое соотношение полов существует на нерестилищах — сказать трудно, так как сети и вентеря, применявшиеся нами, язя улавливали плохо, и он легко уходил из них. К нерестилищам самцы и самки подошли одновременно.

Плодовитость. Плодовитость язя Рыбинского водохранилища (табл. 3) очень близка к плодовитости средневолжского (Лукин и Штейнфельд, 1949). Аральский подвид (*Leuciscus idus oxianus* Kessl.) несколько более плодовит и достигает половозрелости при значительно меньших размерах (15 см), чем рыбинский (Летичевский, 1946). Плодовитость язя Днепра почти в 2 раза меньше, чем рыбинского (Сыроватская, 1927).

Таблица 3
Абсолютная плодовитость язя (тыс.)

| Длина (см) | Средн. | Мин. | Макс. | Число особей |
|----------------|--------|------|-------|-----------------|
| 28 | 57.7 | 52.7 | 71.2 | 3 |
| 29 | 42 | — | — | 1 |
| 30 | 53.6 | 37.1 | 67.7 | 3 |
| 31 | 42.1 | 34.5 | 53.5 | 4 |
| 32 | 88.5 | — | — | 1 |
| 33 | 87.4 | 68.9 | 106 | 2 |
| 34 | 123.1 | — | — | 1 |
| 35 | 65.7 | — | — | 1 |
| 36 | 97.9 | — | — | 1 |
| 40 | 166.1 | — | — | 1 |
| Всего экз. . . | | | | 18 |

Характеристика нерестилищ. В литературе имеются довольно многочисленные сведения о нерестилищах язя. Однако в связи с тем, что язь населяет водоемы различного типа — реки и озера, разнохарактерны и описания его нерестилищ.

Так, С. Г. Крыжановский (1949), на основании наблюдения в р. Сетуни (у Звенигорода) в 1941 г. и данных И. С. Лагойко по Днепру за 1939 г., отмечает, что у язя икра откладывается обычно на быстром течении на каменистых перекатах и приклеивается к камням. Лукин и Штейнфельд (1949) также отмечают, что на средней Волге язь мечет икру на каменистых участках реки.

Для других водоемов отмечен совершенно другой тип нерестилищ. На оз. Ильмень кладки икры язя придонные, на глубине до 30—50 см. Они приурочены к мелким местам пойменного дуга, к беребнам береговых

валов, к кочкам. Икра приклеивается к отмершим растениям, к стеблям, листьям, ветвям, к прядям мха, иногда к соломенным и травяным жгутам, почему-либо оказавшимся на лугу (Дрягин, 1949). Сходный характер имеют нерестилища язя в Обь-Иртышском бассейне (Дрягин, 1948) и Барабинских озерах (Дулькейт и др., 1936).

На левом берегу Волги, около Чебоксар, в 1940 г. П. А. Дрягиным и Р. Х. Муратовой (1948) икра язя была обнаружена на корнях растений на глубине от 5 до 20 см. На Рыбинском водохранилище нерестилища язя в разные годы носят совершенно различный характер. Связано это с высотой уровня воды.



Рис. 7. Нерестилища язя при высоком уровне. Разлив на р. Ветке.

При наиболее высоком уровне воды, в 1951 г., были залиты обширные мелководные пространства — бывшие покосы в поймах рек Яны и Ветки, которые и послужили язю в качестве нерестилищ (рис. 7). Такими были все берега заливов. В виду этого нерестилища имели значительную площадь. Язь подошел на те же нерестилища, что и щука, но позднее ее на неделю, когда массовый нерест щуки приближался к концу.

Уровень воды продолжал повышаться, и к этому времени оказались затопленными участки выше зоны зарослей рогоза. Здесь основным субстратом были кочки прошлогодней осоки, луговая трава и живой, только что затопленный кустарник, в основном березняк. Глубина не превышала 50 см. Икра была отложена на осоке и кустарнике и располагалась на субстрате от дна до поверхности воды. Течение на нерестилищах отсутствовало совершенно. Только у самой дер. Осиновик, где кончался подпор воды, сказывалось, хотя и незначительно, течение р. Ветки.

В 1952 г. к местам нерестилищ язя на Ветке вода водохранилища не поднялась. В результате таяния снега пойма реки была только на короткое время залита (рис. 8). Течение в реке, а также на залитых

покосах было очень быстрое. Русло речки шириной 2.5—3 м, с обрывистыми берегами, очень извилистое, имело глубину до 2 м. Глубина на разливе редко превышала 0.5 м. Берег часто был выше прилежащих частей покоса и в таких местах, особенно на поворотах речки, вода устремлялась из русла в пойму, образуя мелкие перекаты с быстрым течением.

Кроме Ветки здесь имелись небольшие ручейки, впадающие в нее и возникшие только в период половодья. Многочисленные деревья и кустарники высохли в результате затопления в предыдущем году, во многих местах под водой оказались сухие ветки и упавшие деревья. Покос этот находился под водой только в течение одного лета 1951 г.,



Рис. 8. Нерестилища язя на р. Ветке при низком уровне воды.

поэтому успели сгнить только надземные части травянистой растительности, корневая система (дерн) еще сохранилась. Субстратом для икры язя послужили сухой хворост (на участках с глубиной до 30 см) и размытые корни растений (на мелководных перекатах). Нерестился язь и в самом русле речки, используя тот же субстрат. Площадь нерестилищ в этом году была очень мала по сравнению с предыдущим годом. В результате этого большое количество производителей сконцентрировалось на небольшом участке. Одни и те же субстраты использовались неоднократно в течение нереста несколькими партиями производителей. Это обусловило высокую плотность отложенной на субстрате икры. Весьма возможно, что недостаток нерестовых площадей явился одной из причин, увеличивших продолжительность нереста. На ограниченные нерестилища производители собираются с большой площади водоема, отдельные участки которого могут находиться в различном состоянии (лед тает не везде в одно время). Поэтому созревание половых продуктов у производителей, держащихся в преднерестовый период в разных местах, может пройти неодновременно, и подход их к местам нереста будет растянут. При обилии подходящих мест для нереста по всему побережью производители подходят на ближайшие нерестилища с небольшого участка водоема. Нерест в этом случае

дружный и кратковременный. Косвенным подтверждением правильности подобного предположения, нам кажется, может служить характер нереста язя в 1951 г., когда площади нерестилищ значительно превышали потребности живущего в водохранилище стада язя. Нерест тогда продолжался всего 2 дня.

Безусловно имеются и другие причины, удлиняющие сроки нереста язя. О них будет сказано в последующем изложении.

Поведение производителей на нерестилищах. Во время нереста язь непрерывно слышит всплески в разных местах. Язь гуляет большими стаями по 20—30 особей. Рыба тернет осторожность, реагирует только на движущийся предмет или громкий разговор, тогда как в другое время язь очень осторожен: ему достаточно увидеть тень, падающую на воду от стоящего человека, чтобы испугаться.

Стая язя движется быстро, иногда наталкиваясь на случайные предметы — ствол дерева, сапоги наблюдателя; рыбы ударяются о них с большой силой. Этим, видимо, и объясняется, что все производители сильно изранены. Интересно отметить, что сеть, выставленную на пути движения язя, он хорошо видит и почти всегда ее обходит, если же прохода нет, поворачивает обратно. Язь в период нереста легко убить палкой, но в сети он ловится плохо. В стаю входят как самцы, так и самки, но соотношение полов в ней не установлено, так как не удалось выловить всю стаю полностью. Состав такой стаи непостоянен. От нее отходят отдельные особи или группы в несколько рыб и присоединяются затем к другой стае, а та, в которой они были, пополняется за счет других особей. При переходе с одного участка на другой язи часто преодолевают очень мелководные перекаты с быстрым течением; при этом нередко над водой выступает бо́льшая часть их тела.

Такое движение язя по нерестилищу в больших стаях является только подготовкой к нересту. Затем стая разбивается на мелкие группы по 2—3 особи, которые и мечут икру на избранных ими участках. Движения производителей в это время очень медленны и ограничены обычно небольшой площадью (0.5—1 м²). Рыбы подолгу стоят на одном месте, временами сильно всплескивают. Самец следует несколько позади самки, иногда они расходятся и снова встречаются. К концу икрометания рыбы становятся очень вялыми, слабо реагируют на раздражения и имеют вид больных или сонных. Такая рыба не двигается, даже если до нее дотронуться палкой, и только когда хочешь взять ее рукой, уплывает. Этим моментом пользуются пернатые хищники — часто можно видеть на берегу и островках мертвых язей с выклеванными глазами. После нереста производители опять собираются в стаю и еще около недели держатся на нерестилищах. Поведение их в это время сходно с тем, что наблюдалось в преднерестовый период. Причины такой их задержки на местах икрометания неясны. Во время пребывания на нерестилищах производители не питаются, кишечники у всех особей пустые.

Гидрометеорологические условия нереста. В ранневесенний период, когда происходит размножение язя, погода редко бывает благоприятная. В 1951 г. в течение 2 дней, 25 и 26 IV, когда нерестился язь, температура воды колебалась от 7 до 12°. Погода была пасмурная, дул сильный ветер. В 1952 г. весна была холодная и затяжная. Нерест язя начался, когда температура воды в дневные часы достигала 5°. В период нереста язя температура воды колебалась от 3 до 8.3°, а температура воздуха иногда в утренние часы снижалась до -1° (днем 10 V, в конце нереста), а в остальные дни не превышала 6—9°.

Погода все время была ветреная; из общего числа дней нереста на долю пасмурных приходится половина. В холодные дни нерест происходил только в дневные часы, когда температура несколько повышалась. Так, 8 V утром на воде образовался толстый лед; температура воздуха равнялась -1° ; погода была пасмурная; на нерестилищах стояла тишина. С 2 ч. дня начало проясниться. В 3 ч. 45 м., как только выглянуло солнце и вода прогрелась до 4.8° , начали плескаться язи. Таким образом, повиdimому, температуру воды $4.8-5^{\circ}$ можно считать за пороговую для нереста язя.

П. А. Дрягин (1949) отмечает, что нерест язя на оз. Ильмень происходит при температуре воды $6-7^{\circ}$ и выше. По его же данным, в нарымской Оби язь нерестился при температуре от 6.5 до 9° . А. В. Мукин и А. Л. Штейнфельд (1949) указывают, что на средней Волге язь начинает нерестоваться, когда вода прогреется до 3.5° .

Ветер сказывается только косвенно на ходе нереста: при сильном холодном ветре больше охлаждается вода. Сама по себе штормовая погода на нересте язя никак не отражается. Благодаря большому количеству островов, незначительной глубине и сильному течению волнения на нерестилищах язя не возникает. Весьма возможно, что одной из главных причин растянутости нереста в 1952 г. наряду с недостатком нерестилищ является холодная погода, низкая температура воды в период нереста. В 1951 г. эти условия были более благоприятны, и нерест язя прошел дружно.

Если обратить внимание на водный режим водохранилища в период нереста язя, то для 2 лет, в которые проводились наблюдения, получим совершенно разную картину. В 1951 г. нерестилища были залиты в результате подъема воды в водохранилище, и уровень ее во время и после нереста непрерывно повышался. Поэтому обсыхание икры язя не угрожало. В 1952 г. вода не поднялась до зоны язовых нерестилищ. К началу нереста нерестовые площади были залиты, но за счет снеговых паводковых вод.

Срок развития икры. В 1951 г. весна была теплая. Температура воды на нерестилищах за время развития икры язя не опускалась ниже 14° в дневные часы и 10° в утренние. Максимальная температура воды наблюдалась 1 V (20.5°). Нерест язя прошел 25 и 26 IV, а 5 V на естественных нерестилищах появились личинки. Таким образом, продолжительность развития была 9—10 дней. В лаборатории из икры, взятой с нерестилищ, личинки вывелись 4 V.

В 1952 г. весна была холодная. Нерест язя растянулся почти на 10 дней, с 1 по 10 V. Продолжительным был и срок развития икры; к сожалению, точно его определить не удалось. 19 V на нерестилищах язя еще не было личинок. Затем в течение нескольких дней стояла холодная штормовая погода и личинок обнаружить не удавалось. Впервые личинки язя на нерестилищах были пойманы 29 V, но они уже активно плавали и не имели желточного мешка. Температура воды за это время колебалась от 5 до 17° , но большинство дней было холодных и штормовых.

Такой же примерно срок развития икры и у язя в оз. Ильмень. По данным А. П. Дрягина (1949), в 1938 г. нерест проходил с 19 по 23 IV, а вылупление личинок наблюдалось в первой половине мая.

Условия развития икры язя на естественных нерестилищах. Субстратом для икры язя обычно служили прошлогодняя осока, сухой или свежерастущий кустарник и размытые корни растений (рис. 9, 10, 11). Кладка икры довольно плотная. При достаточной площади нерестилищ кладки были приурочены к отдельным кочкам осоки, расположенным

довольно редко группами или в однопочку. На кочке площадью 50×50 см насчитывалось 325 икринок язя. При недостатке перестовых площадей использовались все подходящие участки, икра располагалась почти сплошь, отдельных кладок различить было невозможно. На некоторых



Рис. 10. Икра язя на старом хворосте.



Рис. 9. Икра язя на прошлогодней оске.

пучках корней икринок было так много, что они располагались почти вплотную друг к другу (рис. 11). Средняя плотность икры на нерестилищах — 20 икринок на площадке 10×10 см. Повидимому, здесь на один и тот же субстрат икра откладывалась язем неоднократно.

Икра язя клейкая и остается прикрепленной к субстрату в течение всего периода развития. На вертикальном расположенном субстрате икра

располагается по всей его площади от дна до поверхности воды, поэтому она оказывается на различной глубине. Значительное количество икринок располагается в поверхностных слоях воды и испытывает колебания температуры, которые наблюдаются обычно в этот период. Воздействию колебаний температуры подвергается также икра, отложенная на мелко-водных перекатах, над которой слой воды часто не превышает 5 см. Весьма возможно, что это является одной из причин гибели икры, наблю-



Рис. 11. Кладка икры язя на размытых корнях.

давшейся особенно в маловодный год. В 1952 г. 8, 9 и 17, 18 и 19 V по утрам были заморозки с образованием льда на воде, уже 13 V процент мертвой икры на нерестилищах язя достигал 78% (там, где икра еще не обсохла).

Дрягин также отмечает случаи частичной гибели икринок язя под влиянием сильного похолодания, когда температура пала ниже 3—4°.

Содержание кислорода в воде на язовых нерестилищах в период развития икры в 1951 г. не определялось; в 1952 г. оно колебалось от 59 до 80%. На мертвой икре повсеместно развивается сапролегния (рис. 12), которая затем может распространяться и на живые икринки. В 1951 г. сильное развитие сапролегнии наблюдалось на участках нерестилища, где полностью отсутствовало течение. К концу периода разви-

тия, 3 V, в заливе за складом были заложены площадки; при этом обнаружилось 100%-е поражение икры сапролегнией. В верховье осиновского отрога, где ощущалось течение р. Ветки, условия, видимо, были более благоприятны: процент пораженных икринок 4 V здесь равнялся 15. В 1952 г. почти вся мертвая икра также была охвачена сапролегнией.

В 1952 г. на разливах р. Ветки — основных нерестилищах язя — кроме него и щуки не было обнаружено других видов рыб. Основной враг икры в водохранилище — окунь — на быстрых перекатах в речке и в ручьях с быстрым течением совершенно не встречался. Позднее, когда



Рис. 12. Сапролегния на икре язя.

течение несколько ослабло, в небольших, сравнительно тихих заводнях стала встречаться нерестующая плотва, но она в этот период не питалась. В 1951 г. на затопленных лугах, где была отложена икра язя, ей мог угрожать окунь, но в его желудках она нами не была обнаружена.

Основной причиной массовой гибели язя в 1952 г. явилось обсыхание нерестилищ. Вследствие затяжной холодной весны на нерестилищах долго лежал лед. Нерест язя начался во второй половине паводка, когда вода уже стала убывать. Перекаты с каждым днем мелели, и все новые площади покоса с отложенной на них икрой оказывались сухими. Уже к концу нереста, 8—9 V, вода настолько спала, что почти вся площадь покоса обнажилась. Вода оставалась только в русле р. Ветки и прилегающих к нему ручьях, канавах и ямах. Многие временные ручьи, возникшие только в период паводка, потеряли связь с руслом речки и явились ловушками для рыбы (рис. 13 и 14). Погибла не только икра, но и большое количество производителей. Вода так быстро уходила, что скатывающаяся после нереста рыба не успевала за ней. Ручьи, выйдя из леса на

покос, терялись не достигая речки, и рыба, оставшаяся без воды, погибала.

На участке покоса площадью около 1 га нами было насчитано 400 мертвых язей. Это «кладбище» рыбы привлекло большие стаи ворон. На опушке леса, где в ручье была еще вода, нами было поймано больше сотни язей, измученных, но еще живых; их брали прямо руками. В ручье было настолько мелко, что вода не скрывала рыбу, спина ее выступала над водой. Все эти язи были уже с вымываемыми половыми продуктами. Несмотря на такую большую гибель икры в 1952 г., летом этого года мальковые пробы давали большое количество сеголетков язя. Эта молодежь



Рис. 13. Гибель производителей язя при спаде воды на р. Ветке.

вывелась из икры, отложенной в самом русле речки и в ручьях, не потерявших с ней связи. Икра здесь откладывалась в основном во второй половине нереста, когда покосы уже обсохли или сильно обмелели. Таким образом, благодаря растянутому в данном году нересту язя, часть поколения этого года спаслась от гибели. В случае дружного, кратковременного нереста размеры гибели могли бы оказаться еще больше. По сравнению со щукой язь находится в более выгодном положении. Стремление к местам с быстрым течением позволило ему отложить икру не только на покосах, но и по руслам речек, где она смогла нормально пройти развитие и не подверглась обсыханию. Щука избегает русел речек, а на мелководных участках икра ее почти полностью погибла при спаде паводковых вод.

Большое количество молоди язя в пробах при лове мальковой волокушей и сеткой Кори может быть также объяснено тем, что она была сконцентрирована на небольшой площади, в определенных участках, что связано с маловодностью года.

В общем можно сказать, что язь приспособился к условиям размножения в водохранилище и может занять в определенных его районах видное место. И. Я. Сыроватский (1951), по наблюдениям в Веселовском водо-

хранилище, рекомендует включить язя в число рыб, желательных для разведения в таких водоемах. Для улучшения условий нереста язя можно рекомендовать на местах нерестилищ погружать в воду на самом русле речки хворост, чтобы увеличить количество субстрата, привлечь сюда возможно больше производителей и этим уменьшить количество икры, отложенной на покосах, где она неизбежно погибнет.

В годы с низким уровнем воды необходимо охранять нерестилища язя и запрещать лов в непосредственной близости к ним. Мнение, высказывавшееся многими авторами в прогнозах состава ихтиофауны будущих



Рис. 14. Гибель производителей язя при спаде воды на р. Ветке.

водоемов, что количество язя в водохранилищах будет уменьшаться и со временем он исчезнет совсем, не оправдывается для Рыбинского водохранилища.

ОКУНЬ

Окунь является наиболее нежелательным видом в каждом водоеме. Его относят обычно к сорным рыбам. Кроме потребления кормов, которые могут быть использованы более ценными промысловыми рыбами, он причиняет большой вред, как хищник, поедающий икру других рыб — леща, щуки, плотвы.

Сроки нереста. Окунь распространен очень широко, и в разных водоемах нерест его происходит в разные сроки. Наиболее рано окунь нерестует в Аrale (Филатов и Дулаков, 1926—1927): с 25 III по 11 IV, главным образом когда водоем находится еще подо льдом, и в р. Кубани в марте-апреле (Александров, Есипов, Аверкиев, 1930). В дельте Волги (Каврайский, 1912) в 1910 г. нерест окуня проходил с 10 по 26 IV и примерно в те же сроки наблюдался в 1911 г.

А в 1909 г. (Терещенко, 1912) окунь нерестился здесь значительно позднее, с 8 по 11 V, что совпадает с нерестом окуня в более северных районах, на Волге около Чебоксар (Драгин и Муратова, 1948), в 1940 г. —

с 8 по 10 V. Так же в мае отмечен нерест на р. Вятке (Дрягин, 1928), в мае-июне в Обь-Иртышском бассейне (Дрягин, 1948) и на оз. Чаны (Дулькейт и др., 1936). Наиболее поздний и растянутый нерест у окуня Онежского озера — с середины мая до конца июня (Июдина, 1951). На оз. Ильмень окунь нерестует значительно раньше: в 1937 г. с 19 по 26 IV, а в 1938 г. с 25 IV по 6 V, что было связано с пиком весеннего паводка (Дрягин, 1949). Такие же сроки в Псковском озере (Петров, 1947) — около 20—25 IV в 1938 г.

В Рыбинском водохранилище в 1951 и 1952 гг. сроки нереста окуня, как и других видов, не совпали в связи с различным ходом весны. В 1951 г., когда рано были залиты нерестилища, нерест окуня проходил с 27 по 29 IV. В 1952 г. в результате позднего наступления весны и медленного подъема уровня водохранилища окунь нерестовал с 4 по 13 V, а отдельные самки с икрой встречались до 18 V.

Размеры и половой состав производителей. Размеры производителей окуня, встречавшегося в уловах по рыбпункту Бора Тимонина, колебались от 18 до 37 см. Основная масса производителей, как самцов, так и самок, имела размер от 27 до 33 см. В Онежском озере (Гуляева, 1951) размеры производителей окуня близки к указанным. На Ладожском озере окунь начинает нереститься на четвертом году жизни при средней длине около 14 см (Ефимова, 1939), в Белом озере по достижении полных 3-х лет (Дрягин, 1933).

По количеству в наших уловах преобладали самки: из 347 экземпляров самок было 294 (71.8%), а самцов 98 (28.2%). Это, видимо, следует объяснить тем, то в основном ловился крупный окунь. В. В. Покровский (1951) и А. М. Гуляева (1951) для окуня Онежского озера указывают, что в старших возрастных группах преобладают самки, в младших — самцы.

Плодовитость. Плодовитость окуня Рыбинского водохранилища (табл. 4) близка к таковой окуня средней Волги (Лукин и Шейнфельд, 1949), Днепра (Сыроватская, 1927), оз. Ильмень (Домрачев и Правдин, 1926) и Оби (Дрягин, 1948). В дельте Волги (Киселевич, 1924) окунь более плодовит, а у окуня Онежского озера (Гуляева, 1951) плодовитость несколько ниже рыбинского. Обращает на себя внимание тот факт, что в более северных водоемах плодовитость окуня ниже, чем в южных. К сожалению, имеются данные по очень небольшому числу водоемов, и мы не можем утверждать, что это явление закономерно.

Характеристика нерестилищ. В Рыбинском водохранилище окунь приходит на те же нерестилища, что щука и язь. В многоводные годы это затопленные покосы с кустарником, хворостом и осокой. Но использует он не осоку, как большинство других видов рыб, а преимущественно находящийся в воде кустарник. Общая глубина на таких нерестилищах может быть самая различная, но так как для нереста рыбы выбирают, как правило, более защищенные участки в водоеме, то и на нерестилищах окуня, расположенных в заливах и вблизи берегов, глубины редко превышают 1.5—2 м, обычно же бывают меньше. Кладки икры подвешиваются как в поверхностном слое воды, так и придонно. В маловодные годы окунь нерестует по руслам речек, которые впадают в водохранилище, в их пойме, затопляемой во время паводка, а также на вырубках и в затопленном лесу. Кладки икры приходилось находить как в местах с совершенно стоячей водой, так и на быстром течении по руслам речек.

На Волге около Чебоксар (Дрягин и Муратова, 1948) кладки окуня находили развешенными на ветвях ивняка. По наблюдениям П. В. Михе-

Таблица 4

Абсолютная плодовитость окуня

| Длина (см) | Средн. | Мин. | Макс. | Число особей |
|----------------|--------|------|-------|-----------------|
| 13 | 9.7 | 8.3 | 11.2 | 2 |
| 16 | 10.1 | — | — | 1 |
| 17 | 11.5 | — | — | 1 |
| 18 | 13.0 | — | — | 1 |
| 19 | 22.2 | 20.9 | 23.5 | 2 |
| 20 | 27.0 | 11.4 | 48.7 | 4 |
| 21 | 26.0 | 21.0 | 30.9 | 2 |
| 22 | 39.3 | 29.5 | 46.5 | 3 |
| 23 | 31.9 | 28.4 | 35.4 | 2 |
| 24 | 57.3 | — | — | 1 |
| 25 | 45.4 | 37.2 | 51.8 | 4 |
| 26 | 54.0 | 45.8 | 60.8 | 5 |
| 27 | 52.7 | 20.0 | 81.8 | 10 |
| 28 | 57.9 | 38.1 | 114.0 | 18 |
| 29 | 58.4 | 27.0 | 86.5 | 23 |
| 30 | 75.7 | 40.2 | 100.2 | 16 |
| 31 | 69.0 | 58.3 | 87.5 | 5 |
| 32 | 72.2 | 45.4 | 98.4 | 7 |
| 33 | 92.5 | 66.0 | 107.7 | 7 |
| 34 | 105.6 | 77.9 | 125.0 | 5 |
| 35 | 100.8 | 87.2 | 114.4 | 2 |
| 36 | 111.8 | — | — | 1 |
| 37 | — | — | — | — |
| Всего экз. . . | | | | 122 |

ева (1953а, 1953б), окунь на искусственных нерестилищах откладывал икру даже на глубинах до 8 м. Несколько своеобразны условия размножения пелагического окуня северо-восточной части Онежского озера, где он откладывает икру на каменистых лудах на глубине от 1.5 до 4 м и реже 6 м, вдали от берегов (Июдина, 1951). В Рыбинском водохранилище нерестилищами окунь бывает обеспечен при любом уровне, благодаря нетребовательности к характеру субстрата.

Гидрометеорологические условия нереста и развития икры. В 1951 г. окунь нерестовал с 27 по 29 IV, всего в течение 3 дней. Уровень воды к этому времени был уже высокий, вода затопила прибрежные нерестилища и продолжала прибывать. Погода в дни нереста окуня стояла солнечная, тихая, только временами дул слабый ветер; вода прогрелась до 14—17.8°. В посленерестовый период еще в течение нескольких дней было тепло, а затем хотя и наступило похолодание со штормами, но вода остыла не сразу, и в течение ближайшей декады, пока проходило развитие икры, температура воды не была ниже 12.5°. Личинки из икры вывелись 9 V, т. е. через 10—12 дней.

На оз. Ильмень (Дрягин, 1949) и на Волге около Чебоксар (Дрягин и Муратова, 1948) развитие икры окуня длится 9—11 дней. По данным П. В. Михеева (1953а, 1953б), инкубация икры окуня в водоеме также длилась 8—11 суток при температуре 11—12°.

В 1952 г. нерест окуня происходил 4—13 V в течение 9 дней, а отдельные текущие самки встречались в улове до 18 V. Погода в этот период стояла

очень холодная, с сильными ветрами, во многие дни по утрам были заморозки с образованием довольно толстого льда в тихих заливах. Температура воды в дневные часы на нерестилищах не превышала 4—5°, и только в самом конце нереста, с 11 V, поднялась до 10.2°. С 12 по 15 V дни были более теплые, температура воды достигала 14—17°, но затем вновь наступило похолодание до заморозков. Таким образом, нерест окуня в 1952 г. происходил при значительно худших метеорологических условиях, чем в 1951 г., и, видимо, поэтому был затяжным и вялым. Дрягин (1949) считает на основании наблюдений на оз. Ильмень, что окунь нерестует при температуре 8° и выше. Но на Арале (Филатов и Дуплаков, 1926—1927) нерест окуня проходит иногда еще подо льдом, так что, видимо, наблюдавшееся в 1952 г. на Рыбинском водохранилище икрометание окуня при температуре 4—5° не является исключением. В Обь-Иртышском бассейне по данным Дрягина (1948) окунь начинает нерестоваться при температуре 5.8—6.0°.

В результате наших наблюдений осталось все-таки неясно, почему нерест окуня в разные годы начинался при разных температурах, причем разница этих температур очень велика — от 4 до 17°. В 1951 г. имелись подходящие нерестилища и температурные условия еще с 17 IV, а окунь начал метать икру только 27 IV, когда вода прогрелась до 14—17°, хотя в 1952 г. нерестовал при 4°. На этот вопрос не дают ответа и сведения, имеющиеся в литературе.

Нерест окуня в 1952 г. совпал с окончанием снегового паводка, в поймах рек, когда вода на нерестилищах убывала. Икра, выметанная на кустарники, в результате спада воды оказалась на воздухе и погибала. Такие ленты икры в большом количестве были обнаружены по берегам рр. Яны, Ветки и Лоши. Такое же обсыхание кладок икры окуня имело место на Волге около Чебоксар в 1940 г. в результате спада паводковых вод (Дрягин и Муратова, 1948).

Несмотря на наблюдавшуюся весной 1952 г. гибель икры в результате осыхания, молоди окуня в этом году в Моложском отроге было относительно много. В мальковых пробах по району Борка (заповедник) окунь занимал 2-е место после плотвы, составляя 15.4%; по Бору Тимонина — 3-е после плотвы, и язя — 5.74%. Но эти цифры преуменьшены, так как молодь окуня еще на ранних стадиях в большинстве своем уходит в открытую часть водохранилища.

Других причин, вызывающих гибель икры окуня, нам наблюдать не удалось.

Таким образом, условия размножения для окуня в Рыбинском водохранилище безусловно благоприятны. Очевидно, то же самое имеет место и в других водохранилищах (Б. М. Себенцов и др., 1940).

Наиболее эффективную борьбу с окунем можно вести путем увеличения численности ценных хищных рыб (судака, налима и щуки), которым окунь служит пищей.

СИНЕЦ

Синец относится к таким видам, которые в будущем промысле Рыбинского водохранилища, а возможно и других искусственных водоемов, должны занять одно из первых мест. По характеру питания — это планктофаг: он использует кормовые запасы открытой части водоема и совершенно не мешает другим ценным промысловым видам — лещу и судаку. Продукция, получаемая из синца, весьма высокого качества. Учитывая

все это, мы должны всесторонне способствовать синцу занять соответствующее место в водохранилище.

Сроки нереста. Из весенненерестующих карповых синец приходит на нерестилища одним из первых. Обычно он нерестует вслед за окунем и несколько раньше плотвы, а иногда одновременно с этими видами. Нерест у синца единовременный и в течение сезона наблюдается только один подход к местам икрометания. Как правило, синец в период нагула не держится в районе нерестилищ, поэтому появление его в уловах в этих местах свидетельствует о начале нерестовой миграции.

В 1951 г. в Боре Тимонина с 18 IV начали встречаться единичные экземпляры синца в прилове к щуке наряду с язем, лещем и окунем. Массовый подход синца к берегам начался с 29 IV и наиболее дружно проходил в течение 3 дней, с 30 IV по 2 V. К 3 V основная масса синца уже отнерестилась, и в последующие 2—3 дня встречались уже единичные текущие самки. После нереста синец отошел от берегов и в наших уловах почти не встречался.

В 1952 г. лов рыбы в Боре Тимонина начался с 29 IV, и с этого времени стали встречаться отдельные экземпляры синца. Значительные уловы его отмечены одновременно с началом нереста 11 V. Это объясняется тем, что сети стояли в непосредственной близости к нерестилищам. Массовый нерест наблюдался с 12 по 15 V. 16 V синца в улове было еще немного, но все пойманные самки уже икру выметали. Более поздний нерест в 1952 г. легко объясняется запоздавшей в этом году почти на 2 недели против 1951 г. весной.

В 1953 г. наблюдения проводились в Волжском отроге вблизи биостанции «Борок». Синец здесь начал ловиться с 19 IV, улов состоял преимущественно из самцов. С 22 IV стали попадать и самки. Нерест начался 26 IV и затянулся больше чем на 20 дней, закончившись только к 17 V.

И. С. Титенков (1940) для синца оз. Ильмень приводит такие сроки нереста: в 1937 г. с 22 по 30 IV, в 1938 г. с 24 по 30 IV—1 V. Как на оз. Ильмень, так и на Средней Волге (Лукин и Штейнфельд, 1949) нерест синца происходит в пик паводка, почти одновременно с плотвой.

В дельте Волги (Терещенко, 1912) в 1909 г. 24 IV наблюдался уже разгар нереста синца, к 1 V нерест окончился. По данным Ф. Ф. Каврайского (1912), в 1910 г. синец перестился с 24 IV по 23 V, т. е. целый месяц.

Таким образом, те немногочисленные данные, которые имеются по синцу в литературе, свидетельствуют, что синец в разных водоемах нерестует примерно в одни сроки. Продолжительность нереста обычно около недели, но в отдельные годы икрометание может затягиваться даже до месяца. Это имело место в 1953 г. в Рыбинском водохранилище и отмечено Каврайским в 1910 г. в дельте Волги.

Размеры и половой состав производителей. Размеры производителей синца, подходившего на нерест в районе Бора Тимонина, от 24 до 36 см; самцы и самки почти одинакового размера. В нашем улове самки преобладали над самцами: из 501 экз. было 324, или 63.4%, самок; самцов 177, или 34.6%.

В 1953 г. в Волжском отроге у нас наблюдалась обратная картина: преобладали самцы (74.6, самок 25.4%). Размеры производителей синца в этом районе были такие же, как в Боре Тимонина. Орудиями лова в обоих случаях были сети, но в Боре Тимонина они стояли на подходах к нерестилищам, а в Волжском отроге на самих нерестилищах.

Плодовитость. Материалы по плодовитости синца в литературе почти отсутствуют. Имеются только данные Лукина и Штейнфельд (1949) по синцу Средней Волги. Но в этом районе синец много мельче рыбинского. Так, размер самок средневолжского синца, у которых определена плодовитость, колеблется от 18 до 24 см, а у наших — от 27 до 35 см — поэтому их трудно сравнить.

И. С. Титенков (1940) для синца оз. Ильмень указывает плодовитость от 4.2 до 25.4 тыс. в среднем 11.3 тыс. Плодовитость синца Рыбинского водохранилища дана в табл. 5.

Таблица 5

Абсолютная плодовитость синца (тыс.)

| Длина (см) | 1950 г. | | | | 1951 г. | | | | 1952 г. | | | | | |
|--------------|---------|------|-------|--------------|--------------|------|-------|--------------|---------|--------------|-------|--------------|--|----|
| | средн. | мин. | макс. | число особей | средн. | мин. | макс. | число особей | средн. | мин. | макс. | число особей | | |
| — | — | — | — | — | 20.9 | 16.5 | 25.3 | 2 | — | — | — | — | | |
| 29 | 41.6 | — | — | 1 | 17.6 | 13.6 | 21.1 | 6 | — | — | — | — | | |
| 30 | 43.5 | — | — | 1 | 25.0 | 22.6 | 27.3 | 2 | 38.8 | 35.5 | 42.0 | 2 | | |
| 31 | 48.9 | 30.7 | 68.0 | 11 | 49.4 | 28.3 | 61.6 | 4 | 36.9 | 29.4 | 55.8 | 6 | | |
| 32 | 65.6 | 41.0 | 104.5 | 17 | 68.3 | 59.7 | 77.4 | 3 | 39.0 | 35.5 | 42.5 | 2 | | |
| 33 | 71.0 | 58.8 | 95.2 | 11 | 66.0 | 32.0 | 83.9 | 12 | — | — | — | — | | |
| 34 | 77.2 | — | — | 1 | 70.5 | 48.5 | 96.5 | 7 | 76.5 | — | — | 1 | | |
| 35 | 72.0 | — | — | 1 | 94.5 | 68.2 | 133.1 | 6 | 75.3 | 74.3 | 76.4 | 2 | | |
| | | 67.4 | 76.5 | 2 | — | — | — | — | 88.6 | — | — | 1 | | |
| Всего экз. . | | | | 44 | Всего экз. . | | | | 42 | Всего экз. . | | | | 14 |

нию, они были выставлены поздно, когда синец уже кончил икрометание. Однако в 1952 г. в контрольные сети около пловучих нерестилищ было поймано некоторое количество производителей синца. Нерест синца на искусственных нерестилищах в 1953 г. был прослежен Л. Ф. Коноваловой.

Гидрометеорологические условия нереста. В 1951 г., за несколько дней перед нерестом и во время него стояла тихая, ясная погода. В один из дней шел теплый дождь, начали распускаться почки на березе. Температура воды держалась в пределах 15—20°. Весь нерест закончился в течение 5 дней, с 29 IV по 3 V. В последующий период резких перемен в погоде не было, хотя температура воды снизилась до 13—14°.

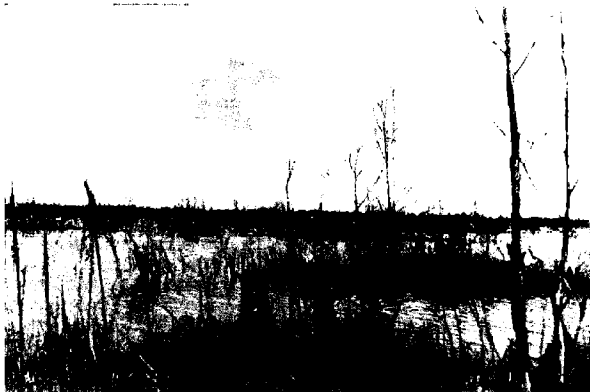


Рис. 15. Нерестилища синца и леща при высоком уровне в Воишском отроге.

В 1952 г. нерест начался при температуре воды 10.2°. В период нереста вода прогрелась до 17°. Погода была тихая и ясная. Нерест продолжался в общей сложности 5 дней, с 11 по 15 V. После нереста наступило резкое похолодание со штормами и заморозками по утрам. Температура воды опускалась до 5°.

В 1953 г. в предшествующий нересту синца период температура воды достигала 14°. Нерест начался 26 IV при температуре 11.5° и продолжался 20 дней, до 17 V. Растянутый нерест, возможно, объясняется сравнительно холодной погодой. В этот период нередки были штормы; в отдельные дни значительные заморозки по утрам. Наиболее низкая температура воды на нерестилищах за это время была 5° (7 V), в остальные дни держалась от 7 до 10°. В последние 2—3 дня нереста вода прогрелась до 15—17°. В литературе нам не удалось найти сведений о температурных границах нереста синца.

Таким образом, из наших наблюдений видно, что нерест синца происходит хотя и ранней весной, но при довольно высокой температуре. Он может начинаться при 10—11°, оптимальной же температурой является для него 15—17°. В случае плохой погоды и похолодания нерест растяги-

вается на значительный срок. К сожалению, у Каврайского, который наблюдал нерест синца в дельте Волги в течение месяца, приводятся только сроки нереста и не указаны условия, при которых он происходил, — поэтому мы не можем судить о причинах такой задержки нереста.

Сроки и условия развития икры на естественных нерестилищах. В 1951 и 1952 гг. провести наблюдения за условиями развития икры синца не удалось. В 1951 г. для икры, найденной на синцовом нерестилище, не была точно установлена видовая принадлежность. В 1952 г. икру синца на нерестилищах не нашли совсем.

В большом количестве икра синца была обнаружена нами на нерестилищах в 1953 г. Впервые только что отложенная икра была найдена 28 IV. Часть ее взяли в лабораторию и поместили в чашку Петри. Развитие этой икры продолжалось около 2 недель, до 11 V. И. С. Титенков (1940) указывает такой же срок развития икры синца.

В Рыбинском водохранилище икра откладывалась синцом на отдельные кочки прошлогодней осоки, разбросанные по нерестилищу. Она клейкая, прикрепляется к осоке по всей высоте ее от дна до поверхности и остается на субстрате до конца развития; однако при сотрясении может осыпаться, что и наблюдалось во время сильных штормов. Общая глубина на нерестилище не превышала 40—50 см. Течение повсеместно отсутствовало.

Кислородный режим в это время на нерестилищах был благоприятен: в часы наименьшего содержания O_2 в водоеме (4—5 ч. утра) процент насыщения им воды на нерестилищах синца составлял в разные дни в поверхностном слое от 77 до 87,8%, у дна от 73,5 до 84,9%. Погода в это время, как уже было отмечено, была холодная, со штормами, а 7 V утром был даже заморозок. Температура воды на мелководьях в этот день снизилась до 5°. В последующие дни держалась около 7—10° и только в самом конце периода развития икры, с 15 V, достигла 15°.

Весной 1953 г. наблюдалась значительная гибель икры синца на естественных нерестилищах. К началу вылупления личинок из икры процент мертвых икринок достигал 70. Эту гибель нельзя отнести за счет неоплодотворенной икры, так как она происходила постепенно, начиная со 2-го дня после того, как икра была отложена, и до последнего дня развития, когда уже в оболочке вращался эмбрион. Первой начинала мутнеть икра, расположенная на растениях ближе к дну и там, где плотность икринок на субстрате была наибольшая. Отдельные икринки в поверхностном слое чаще оставались живыми. Мертвые икринки покрывались сапролегией. Причины гибели икры выяснить не удалось. Икра, взятая из водоема и помещенная в чашку Петри в колодезную воду, развивалась нормально и дала отход только 6%, в то время как из этой же кладки икра, оставшаяся на естественных нерестилищах, погибла на 70%.

Холодная погода, стоявшая в этот период, также не могла вызвать такую гибель. Икра, развивавшаяся в чашке Петри в лаборатории, подверглась значительно более резким температурным колебаниям, а 7 V во время сильного заморозка полностью вмерзла в лед. Однако это не повлияло на ее жизнеспособность: после оттаивания развитие икры продолжалось и из нее вывелись личинки.

Личинки синца уничтожаются в большом количестве подростыми уже к этому времени сеголетками щуки. Из карповых рыб синец первым становится жертвой щуки. В 1953 г. (особенно урожайный год для щуки) 21 V, при облове нерестилищ сачком в отдельных кочках осоки площадью до 2 м², было обнаружено на 7 шурят всего 2—3 личинки синца. В дру-

гих кочках синца было несколько больше, но количество шурят почти всегда преобладало.

ПЛОТВА

Плотва — один из тех видов рыб, которые принято считать сорными. Она очень неприхотлива, легко приспосабливается к таким условиям водоема, которые для ценных видов являются неблагоприятными. Поэтому во многих естественных водоемах, а также в водохранилищах она занимает господствующее положение.

В Рыбинском водохранилище, по данным Л. И. Васильева (1950) за трехлетие 1944—1946 гг. плотва составила около 61% всей выловленной рыбы. В неводных уловах плотве и сейчас принадлежит видное место (30—40%, по данным Световидовой). Нас плотва интересовала как один из наиболее многочисленных, хотя и малоценных, видов в водохранилище.

Сроки нереста. Плотва широко распространена как в Западной, так и Восточной Европе, а в Средней Азии и на юге Сибири встречаются многочисленные ее подвиды. Плотва Рыбинского водохранилища относится к тицичной форме, которая у нас водится в водоемах севера Европейской части СССР. Из этих водоемов наиболее рано нерест плотвы происходит в оз. Ильмень (Дрягин, 1949) и верховьях Камы (Меньшиков и Букирев, 1934) — во второй половине апреля—начале мая, и в отдельные годы в Псковско-Чудском водоеме (Петров, 1947). В других местах плотва нерестует позднее: на Волге около Чебоксар с 11 V (Дрягин и Муратова, 1948), в р. Вятке в среднем 15—21 V (Дрягин, 1928). Период нереста длится 3—5 дней, но при плохой погоде затягивается (Домрачев и Правдиц, 1926). В Рыбинском водохранилище плотва обычно нерестует в мае. В Боре Тимонина в 1951 г. она стала ловиться за неделю до нереста, с 28 IV. Массовый подход плотвы наблюдался со 2 V. Первые текущие самки были пойманы 5 V, и сети были в плотвичной икре. Нерест продолжался до 9 V, т. е. в течение 5 дней, а затем плотва стала попадать в сеть единичными экземплярами. В 1952 г. плотва перед нерестом совершенно не ловилась и только с 10 V, когда началось икрометание, стала попадать в сети. Массовый нерест наблюдался с 14 по 19 V. Сети в этот период были буквально забиты текущими производителями плотвы. Во время нереста плотвы ею питается щука, желудки которой наполнены исключительно плотвой. 20 V нерест закончился. В общей сложности он продолжался около 10 дней. Возможно, столь продолжительный нерест обусловлен плохой погодой.

В Рыбинском водохранилище на местах размножения плотва встречается с двумя видами: синцом и лещом. Икрометание синца заканчивается, когда приходит на нерест плотва, лещ же обычно застает уже конец нереста плотвы. Но в отдельные годы этот порядок нарушается. Так, в 1953 г. нерест синца начался только на 2 дня раньше, чем у плотвы (26 IV), и продолжался значительно дольше (до 17 V). В 1951 г. икрометание леща происходило с 3 по 7 V почти одновременно с плотвой.

Размеры и половой состав производителей. В наших уловах плотвы самки количественно несколько преобладали над самцами: из 502 экз. было 293 (59.4%) самок, а самцов 204 (40.6%). Самцы немного мельче самок: их размер от 9 до 19 см, преобладали особи в 12—15 см; самки от 11 до 24 см, с преобладанием особей от 12 до 19 см.

В р. Вятке (Дрягин, 1928) наименьший размер половозрелого самца 6.7 см, самки 8.4—8.5 см. По количеству в уловах перед нерестом на нерес-

стилиях самцы преобладали над самками: самцов 60, самок 40%. Но Дрягин считает, что у плотвы подход полов к нерестилищам происходит раздельно, и поэтому трудно определить их количественное соотношение во время нереста.

Плодовитость. Плодовитость плотвы Рыбинского водохранилища (табл. 6) такая же как у плотвы Средней Волги (Лукин и Штейнфельд, 1949) и оз. Ильмень (Домрачев и Правдин, 1926). По другим водоемам размеры производителей, для которых определена плодовитость, не совпадают с размерами плотвы в нашем материале и их нельзя сравнить.

Таблица 6
Абсолютная плодовитость плотвы (тыс.)

| Длина (см) | Средн. | Мин. | Макс. | Число особей |
|------------------|--------|------|-------|-----------------|
| 10 | 3.5 | 2.9 | 3.9 | 2 |
| 11 | 2.9 | — | — | 1 |
| 12 | 3.4 | 3.2 | 3.6 | 3 |
| 13 | 6.0 | 5.5 | 6.5 | 2 |
| 14 | 7.8 | 6.4 | 9.2 | 2 |
| 15 | 9.7 | 6.3 | 12.9 | 4 |
| 16 | 12.3 | 11.5 | 13.4 | 4 |
| 17 | 12.0 | 8.7 | 14.7 | 6 |
| 18 | 14.1 | 12.1 | 15.1 | 3 |
| 19 | 16.8 | — | — | 1 |
| 21 | 6.0 | — | — | 1 |
| 23 | 38.5 | — | — | 1 |
| Всего экз. . . . | | | | 31 |

Характеристика нерестилищ. В отличие от других видов плотва в Рыбинском водохранилище в годы с самыми различными условиями находит возможность размножаться, даже когда эти условия для других видов крайне неблагоприятны. В разные годы нерестилища носят различный характер.

При высоком уровне в 1951 г. нерестилища плотвы в районе Бора Тимошина совпали с местами размножения щуки, язя, синца. Это затопленные покосы с кустарником, хворостом и пнями (рис. 4). Субстратом служила в основном прошлогодняя осока (рис. 16). Глубина в этих местах доходила до 0.5 м.

В 1952 г. при низком уровне воды нерестилища плотвы находились на старых, пробывших несколько лет под водой вырубках. Плотва в этом году выходила для икрометания на значительно более мелкие участки (до 20—50 см), чем лещ, поэтому площади ее нерестилищ были много больше, чем у леща. Основным субстратом для ее икры на таких нерестилищах служили размытые корни деревьев и хворост. Кроме того, она использовала водную растительность, которая в это время начала появляться: уруть, пузырчатку, а также прошлогоднюю осоку, свесившуюся в воду по краям плавучих торфяных островов.

По литературным данным, в разных водоемах плотва использует различный субстрат, но в большинстве случаев это мягкая травяная растительность. Только в верховьях Камы кроме травы она откладывает икру и на кустарниках (Меньшиков и Букирев, 1934). В отличие от дру-

гих водоемов, плотва Рыбинского водохранилища использует в качестве субстрата для откладки икры не только мягкую растительность, но и старый затопленный хворост, которого много в этом водоеме.

Нетребовательность к характеру субстрата обеспечивает для плотвы в Рыбинском водохранилище в годы с любым уровнем достаточные площади нерестилищ и позволяет сохранять ей высокую численность в водоеме.

Плотва охотно использует искусственные субстраты, особенно предпочитает еловые веники на искусственных нерестилищах. Несмотря на то, что в 1952 г. искусственные нерестилища предназначались нами для леща и поэтому были выставлены в самом конце нереста плотвы, все же на многих вениках плотвой была отложена икра.

Гидрометеорологические условия нереста и развития икры. Гидрометеорологические условия во время нереста плотвы в оба сезона, когда проводились наблюдения в Дарвинском заповеднике, носили сходный характер. Нерест начинается после довольно продолжительного (около недели) периода хорошей теплой погоды. За это время в 1951 г. вода на мелководьях прогревалась в дневные часы до 17 и даже 20°, в 1952 г. также до 16.5—17°. Весной продолжительное время хорошая погода редко удерживалась и обычно за ней следовало похолодание. Оба года начало нереста плотвы совпадало с наступлением такого похолодания.

Оно усилилось к концу нереста и пришлось в основном на период развития икры. Так, в 1951 г. нерест проходил при температуре воды 14—12°, а через 4 дня после нереста она упала до 6.5°. В 1952 г. во время нереста температура была 12—8°, а на следующий день упала до 5° и продержалась так несколько дней. В это же время наблюдались сильные ветры, доходившие до штормов, осадки в виде дождя и снега, заморозки по утрам с образованием льда на лужах.

В 1953 г. в Волжском отроге температурные условия в период нереста плотвы были такие же: начался нерест при температуре воздуха 12.5°, затем она понизилась до 10°, а после нереста наблюдались даже заморозки. В 1949 г. нерест плотвы был значительно позже (13—16 V), и температура воды на нерестилищах достигала 16—17°.



Рис. 16. Кладка икры плотвы на прошлогодней осоке.

Таким образом, температурные условия, в которых происходит нерест плотвы, в разных водоемах севера Европейской части СССР очень близки, колебания наблюдаются от 5 до 10° (Петров, 1947; Дрягин, 1949; Лукин и Штейнфельд, 1949).

В Боре Тимонина плотва нерестовала в закрытых заливах или на мелководных вырубках, где пни и валы хвороста не давали образоваться волне. Нерест ее происходил в любую погоду и в любое время суток; однако по ночам, когда обычно ветер стихал, она гуляла более активно.

Видимо, для плотвы является закономерным совпадение нереста с похолоданием. Сильное похолодание в посленерестовый период безусловно отражается на продолжительности развития икры. В 1951 г. при колебании температуры воды от 6,5 до 12° икра плотвы развивалась с 9 до 24 V, т. е. в течение 15 дней. В 1952 и 1953 гг. икра плотвы в лаборатории также развивалась около 2 недель при температуре 5—8°, но из-за ряда неблагоприятных факторов, разграничить влияние которых невозможно, погибла до вылупления из нее личинок.

Примерно такой же срок развития икры плотвы указывают и другие авторы: П. Ф. Домрачев и И. Ф. Правдин (1926) — 1½—2 недели. П. А. Дрягин (1948) — 11—13 суток (для искусственно оплодотворенной икры). В естественных условиях в эти годы проследить срок развития икры не удалось.

К началу нереста плотвы в 1952 г. местный небольшой паводок уже окончился, а в водохранилище вода продолжала прибывать; поэтому на нерестилищах и при низком уровне условия для плотвы оказались благоприятны, и ее икре не угрожало обсыхание. Икра плотвы обладает очень большой клейкостью. Благодаря этому свойству она не смывается волной и не опадает с субстрата на дно (как у синца и леща), где условия для ее развития несомненно хуже.

На нерестилищах, где происходит развитие икры, глубина обычно бывает 20—50 см. Это более или менее защищенные участки, сильного волнения здесь почти не бывает, так что механическое воздействие на икру незначительно. Кислородный режим в этот период, как правило, благоприятный (77—97,5% насыщения). Из хищников только у окуня, пойманного на естественных нерестилищах, один раз в желудке было обнаружено несколько икринок плотвы да наблюдались случаи обедания окунями икры плотвы (как и леща) с веников искусственных нерестилищ. Личинки плотвы, как и других карповых рыб, поедаются сеголетками щуки.

Из всего сказанного видно, что в Рыбинском водохранилище условия размножения для плотвы в годы с любым уровнем вполне благоприятны. Это подтверждается и данными об урожае ее молоди. Так, в наиболее неблагоприятный год для размножения всех видов рыб — 1952 — в мальковых уловах в Моложском отроге в районе запovedника молодь плотвы составляла 61,6, в Боре Тимонина 57,5%.

ЛЕЩ

Лещ — одна из ценных промысловых рыб, широко распространенная в Европейской части СССР и в Средней Азии. Это один из основных видов, на которых может строиться хозяйство в водохранилищах. В Рыбинском водохранилище за последние годы численность леща сильно возросла, и в уловах он занимает одно из первых мест. Однако темп роста леща здесь, по данным А. А. Остроумова, (1955) очень замедлен по

сравнению с другими водоемами. Важно выяснить, насколько будущее леща в водохранилище обеспечено. Одним из существенных моментов является наличие подходящих условий для размножения.

Сроки нереста. В Рыбинском водохранилище основной массе производителей леща свойственно единовременное икротетание. У очень небольшого количества особей (4 экз. за 2 года) по состоянию гонад можно было бы предположить порционность икротетания. Перед 1-м нерестом у них в ястыке имелись разноразмерные икринки. После вымета 1-й порции в ястыках осталось некоторое количество икры в III стадии. Судьба ее прослежена не была, и осталось неизвестным, выметывается ли эта икра в качестве 2-й порции, резорбируется или дозревает и выметывается на следующий год. Во всяком случае, в общей массе производителей леща Рыбинского водохранилища самки с таким типом созревания гонад очень редки, и такие отклонения не должны сказываться на общем характере икротетания.

Гистологические исследования гонад рыбинского леща, проведенные М. А. Леви (1953), также подтверждают, что у этого вида нерест единовременный за исключением отдельных особей, у которых наблюдается неодновременное созревание овоцитов, характерное для порционного икротетания. Из весенненерестующих видов рыб водохранилища лещ мечет икру одним из последних. Сроки нереста леща в отдельные годы не совпадают.

В 1951 г. первые лещи в сетных уловах в районе Борка (заповедник) стали встречаться 6 IV, причем у самого крупного самца (52 см) уже было заметно появление брачного наряда. В районе Вора Тимонина лещи попадали в сети с начала лова, 19 IV, но в очень небольшом количестве. Нерестовый подход наблюдался 4—5 V. 6 V леща в уловах было значительно меньше. 7 V опять было поймано большое количество текущего леща, но в другом районе с иными условиями. Нам кажется, что можно рассматривать это как один нерестовый подход с небольшим расхождением во времени в разных частях нерестилища. Расстояние между этими двумя участками около 5 км. После 7 V еще некоторое время встречались в уловах самцы с текущими молоками, но самок не было. Уловы уменьшились.

Вторично появление текущего леща наблюдалось 12 VI, одновременно с нерестом густеры. Но подход его был незначителен (всего 2 текущих самки и несколько самцов). Этот 2-й нерест вряд ли оказывает какое-либо влияние на численность стада леща ввиду незначительного количества производителей, участвующих в нем, и наблюдается он не каждый год.

В 1952 г. лещ начал встречаться в уловах в небольшом количестве с 7 V. Более заметный ход начался с 14 V. Нерест наблюдался с 19 V по 1 VI. Перерывов в нересте замечено не было, только первые дни он проходил очень вяло ввиду плохой погоды. Массовый дружный нерест происходил 30—31 V по 1 VI, после чего уловы леща резко упали и в них встречались только отставшие особи.

Таким образом, в 1952 г. нерест леща по сравнению с 1951 г. был очень поздний и наблюдался всего один ярко выраженный подход леща на нерестилище. Кроме того, для 1952 г. характерно растянутое на 2 недели икротетание леща, что ему обычно не свойственно. Растянutosть нереста может быть объяснена, с одной стороны, холодной погодой в этот период, с другой, — недостаточной площадью нерестилищ в связи с низким уровнем. Затяжной нерест в 1952 г. наблюдался и у других видов (щука,

язь, окунь). Такое же явление отмечает И. Я. Сыроватский (1940) для устья р. Дона. Там в маловодные годы икрометание леща затягивается. В 1953 г. в Волжском отроге Рыбинского водохранилища нами был отмечен также только один нерестовый подход леща — 16 V, причем нерест был очень дружный. Массовое икрометание наблюдалось только 1 день, и отдельные запоздалые нерестующие производители встречались еще в течение 2 последующих дней.

Размеры и половой состав производителей. Размеры производителей леща, подходивших на нерест в район Бора Тимошина, колебались от 26 до 45 см, что соответствует 7- и 10-годовалому возрасту. Максимальный размер самок несколько меньше, чем самцов. Основную массу производителей составляют особи размером от 33 до 41 см, т. е. 9—10 лет.

По данным А. А. Остроумова (1955), лещ Рыбинского водохранилища созревает 8—9 лет, такие же указания имеются у Л. А. Леви (1953). В преднерестовый период в течение всего нереста в уловах леща резко преобладали самцы, составившие в общем улове 91%. Но вряд ли это отражает действительное соотношение полов в нерестовом стаде. Повидимому, самки улавливаются сетями гораздо хуже, чем самцы. Данные по другим водоемам также говорят о значительном преобладании самцов над самками у леща в период нереста, хотя несколько мельшем, чем в Рыбинском водохранилище.

Плодовитость. Плодовитость рыбинского леща (табл. 7) несколько ниже, чем леща средней Волги (Лукин и Штейнфельд, 1949), и близка к днестровскому (Сыроватская, 1927). У аральского леща (Морозова, 1952) плодовитость много выше, чем у рыбинского и средневолжского. Икрометание аральского леща порционное, но не только общая плодовитость его выше, что вполне понятно, но даже количество икринок 1-й порции больше, чем общее количество икринок леща в других водоемах.

Таблица 7
Абсолютная плодовитость леща (тыс.)

| Длина (см) | Средн. | Мин. | Макс. | Число особей |
|------------------|--------|------|-------|-----------------|
| 36 | 89 | 57 | 131 | 4 |
| 37 | 91 | 78 | 113 | 3 |
| 38 | 162 | — | — | 1 |
| 39 | 142 | 116 | 192 | 6 |
| 40 | 157 | 143 | 171 | 2 |
| 41 | 140 | 118 | 162 | 2 |
| 42 | 177 | — | — | 1 |
| 47 | 249 | — | — | 1 |
| Всего экз. . . . | | | | 20 |

Характеристика нерестилищ. В Рыбинском водохранилище условия размножения леща очень своеобразны и связаны с высотой уровня воды в данном году.

При высоком уровне 1951 и 1953 гг. нерестилищами лещу служили затопленные мелководья вблизи берегов. Отложенная им икра в 1951 г. не была найдена, и о месте нереста мы могли судить только по косвенным призна-

кам: по месту лова текучих производителей и по нахождению личинок в 1-й день после их выклева.

Текучие производители ловились во многих участках Бортманинского залива. Личинки леща в 1-й день после выклева были обнаружены на всем протяжении берега, слева от изможевской дороги. Этот участок нерестилища в предшествующий период использовался щукой, синцом и окунем. К моменту нереста леща он имел следующий вид: уровень воды к этому времени уже почти достиг максимальной высоты данного года и продолжал незначительно повышаться (по 2—3 см в сутки). Берег здесь высокий, а дно в прибрежной зоне очень пологое. Поэтому на значительном расстоянии от берега глубина оставалась почти одинаковая, от 0.5 до 1 м.

На затопляемом участке много пней, мелкого березняка и хвороста, в промежутках между которыми кочки прошлогодней и зеленой осоки. От ветров и волны, как уже было сказано, это нерестилище защищено с одной стороны берегом, с другой — плавающими бревнами, задерживающимися у кустов. В 1953 г. нерест леща наблюдался в Волжском отроге Рыбинского водохранилища. Место нереста было точно установлено по найденной в большом количестве икре и лову текучих производителей. Характер нерестилища был такой же, как в 1951 г. (рис. 15, 17). Субстратом для икры служили кочки прошлогодней осоки. Все участки нерестилища были защищены от ветра островами, берегом, частым кустарником. На открытых для волны местах нереста не происходило. Протяженность отдельных участков вдоль берега 2—2.5 км, ширина их доходила до 200 м.

Для нерестилищ 1951—1953 гг. характерно наличие больших площадей затопленных покосов и низин с прошлогодней осокой и мягкой луговой травой. Но на всех участках нерестилища имелось большое количество хвороста, пней и кустарников. По наблюдениям К. К. Терещенко (1912 и 1917), в дельте Волги лещ также выбирает место среди древесной растительности, чакана и камыша. Полосы лугового типа, разливающиеся большими площадями в средней и верхних частях дельты, почти не посещаются лещем.

Для нерестилищ леща Рыбинского водохранилища характерно полное отсутствие течений. Только на более открытых местах наблюдалось движение воды, вызванное ветрами. По данным И. Я. Сыроватского



Рис. 17. Нерестилище леща и густеры в Волжском отроге при высоком уровне.

(1940), на Дону лещ также избегал быстрого течения и нерестовал по обочинам ерика. В 1952 г. нерестилища носили очень своеобразный характер. Ввиду того, что уровень воды в этом году был ниже предыдущего почти на 2 м площадь Бортимонинского залива сильно сократилась (рис. 2). Прошлогодние нерестилища не были затоплены. Мелководья этого года в большинстве случаев представляли размывы пески без каких-либо остатков растительности. Только на местах бывших вырубок и затопленного леса грунты подвергались меньшему размыву. Между пнями, деревьями и кучами хвороста песчаное дно было покрыто слоем органических остатков.

Основной нерест леща наблюдался в затопленном лесу, отделяющем Бортимонинский залив от открытой части водохранилища и на выруб-



Рис. 18. Затопленный лес в Бортимонинском заливе.

ках, прилегающих к лесу со стороны залива (рис. 18 и 19). Глубина здесь достигала 2—2,5 м. Во время порубки леса в 1944 г. ветки деревьев складывались валами. Высота валов 1,5 м. Хворост пробыл под водой в течение 6—8 лет. Ветви преимущественно от деревьев лиственных пород, но встречаются и хвойные. В результате многолетнего пребывания веток под водой кора на них уже не сохранилась, но сама древесина не сгнила, а стала твердая и упругая, с поверхности немного скользкая. В наиболее защищенных местах хворост несколько заиливается; в большинстве случаев затопленные при низкой воде вырубки расположены вдали от высоких берегов и зеленого леса, а поэтому они открыты ветрам. Хворост на этих вырубках сложен в валах свободно, и икра, отложенная на нем, постоянно промывается благодаря движению воды. Некоторой защитой от ветров служит затопленный лес, и поэтому воздействие штормов здесь несколько смягчается.

Нерест леща в 1952 г. наблюдался также в районе бывш. с. Перекладного. Здесь между большим плавучим торфяником и берегом имеется

полоса затопленного леса, совершенно защищенная от ветров и волнения. На всем остальном протяжении побережья подходящие для нереста леща места оказались незалитыми, за исключением небольших участков.

В районе рыбзупонта Захарьино нерест леща наблюдался по рекам Искре и Санжевой (Шелухе). Здесь в местах впадения в речки ручьев образовались небольшие заливы, сильно засоренные упавшими в воду деревьями и кустарниками. Эти места по типу напоминали вырубку с хворостом и, как и они, привлекали к себе производителей.

Другим типом нерестилищ леща в 1952 г. являлись пловучие торфяные острова (рис. 20). Лещ откладывал икру на свесившуюся в воду по краям их осоку. Такие пловучие нерестилища встречались чаще всего опять-таки в зоне затопленного леса.

Таким образом, в годы, когда уровень воды значительно выше, чем был в предшествующем году, мест, годных для нереста леща, вполне достаточно для всего стада производителей. Молоди леща в эти годы бывает много. Чем ниже уровень воды, тем больше сокращаются площади нерестилищ; при очень низкой воде, как в 1952 г., лещ нерестится только на небольших участках в затопленных лесах. В 1952 г. молоди его было мало.

Т. Ф. Дементьева (1941) также и для волжского леща отмечает зависимость урожайности от характера паводка, что на водохранилище соответствует высоте уровня. При низком паводке урожай молоди леща бывает плохой. Колебание запасов леща в южных морях зависит от размера речного стока (Дойников, 1939; Дементьева, 1947).

Г. Х. Шапошникова (1948), давая благоприятный прогноз для размножения леща в будущем Волжском водохранилище, не учла того обстоятельства, что уровень во многих водохранилищах не бывает из года в год одинаковым, а потому обширные мелководья, на которые она возлагает надежды, будут в отдельные годы оказываться или на большой глубине (вследствие чего на них исчезнет травяной покров и в следующий год даже при нормальных глубинах лещ не найдет здесь субстрата для икротетания), или окажутся сухими, и в такие годы также не будут использованы лещом.

Таким образом, в различные годы условия размножения леща не могут быть одинаковы и далеко не всегда будут благоприятны.



Рис. 19. Затопленный лес в Бортимонинском заливе.

Однако из приведенных данных видно, что в Рыбинском водохранилище, несмотря на его непостоянный режим, лещ сможет размножаться. Это мы видели на примере 1952 г., когда при наиболее неблагоприятном режиме лещ сумел найти подходящие для нереста условия, хотя и на ограниченных участках.

Особенностью размножения леща в Рыбинском водохранилище по сравнению с другими водоемами является его способность откладывать икру на пробывшем несколько лет под водой хворосте в годы, когда в зоне затопления нет мягкой растительности.



Рис. 20. Пловучие торфяные острова в затопленном лесу Бортимонинского залива.

Гидрометеорологические условия нереста. Гидрометеорологические условия в период нереста леща в годы, когда велись наши наблюдения, также были весьма различны. В 1951 г. в конце апреля в течение нескольких дней, предшествующих нересту леща, стояла очень теплая, тихая погода. Температура воды в заливах на мелководье равнялась $15-17^{\circ}$, а в защищенных участках достигала 20° . С начала нереста леща, 2 V, началось некоторое похолодание, и до 7 V, когда нерест кончился, температура воды на мелководье в дневные часы колебалась от 12.5 до 14.2° , в утренние же снижалась иногда до 8° . В последующие дни похолодание продолжалось. Наиболее низкая температура воды была 13 V: утром 4.5 , днем 6.5° .

В 1952 г. весна была холодная и затяжная. Температура воды на мелководье в 1-й декаде мая не превышала $4-5^{\circ}$. В середине мая установилась хорошая погода, температура воды повысилась до 10 и даже 17° (13 V). Нерест начался 19 V (при температуре воды 12.5° в течение 3 дней), после чего вода стала вновь прогреваться. В связи с этим похолоданием нерест проходил очень вяло. Основная масса производителей отнерести-лась только 30—31 V и 1 VI, когда вода прогрелась до 17° .

П. Ф. Домрачев и И. Ф. Правдин (1926) также указывают, что холодная, дождливая и ветреная погода задерживает, а иногда и останавливает нерест. Перерывы в нересте леща, связанные с похолоданием, наблюдались в Псковском озере (Петров, 1947) и на Арале (Морозова, 1952).

В 1953 г. в предшествующий нересту период не наблюдалось резких колебаний температуры воды. В начале и середине мая она была около 10° . Нерест леща происходил 16 V, когда температура воды достигла 15° . Погода стояла тихая и теплая. В последующие дни вода еще больше прогрелась.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище лещ начинает икрометание при температуре воды 12.5° , если в предшествующий период она не была ниже. П. А. Дрягин (1949) также считает температурным порогом для леща $12-13^{\circ}$; Г. Н. Шапошникова (1948)— $11-12^{\circ}$, И. Я. Сыроватский (1940) наблюдал начало нереста леща на Дону при температуре 11.8° . Оптимальной температурой для нереста рыбинского леща является $15-17^{\circ}$. В тихую теплую погоду нерест проходит очень быстро (в 1—2 дня). Шторм и похолодание, как правило, вызывают продолжительный и вялый нерест до 2 недель; но растянутый нерест может быть также связан с недостатком нерестовых площадей.

Срок развития икры. В 1951 г. во время нереста леща наступило похолодание, которое продолжалось и в последующий период, когда развивалась икра. Нерест сопровождался штормами, осадками в виде дождя и снега. Температура воды колебалась от 4.5 до 13° . Личинки леща были впервые обнаружены на нерестилище (слева от изможеской дороги) 16 V. На этом участке рыбаки наблюдали 7 V нерест леща. Таким образом, развитие икры продолжалось 9 дней.

В 1952 г. на искусственных нерестилищах икра леща была отложена 23 и 27 V, личинки вывелись 3 VI. Если считать от 1-го дня нереста, развитие икры длилось 10 суток. Погода в этот период была переменная; температура воды $9-13^{\circ}$, и только в последние 4 дня достигла 17° . На естественных нерестилищах, где массовый нерест наблюдался 30—31 V и 1 VI, ввиду значительной глубины (до 2 м) личинок обнаружить не удалось. Они появились 5 VI среди торфяных островов вблизи нерестилищ. Здесь развитие продолжалось около 5 дней. В эти дни погода была теплая, а температура воды держалась на $17-18^{\circ}$. В 1953 г. развитие икры продолжалось 6 дней, в течение которых была тихая ясная погода и температура воды от 15 до 20° .

Из этих наблюдений видно, что при благоприятных условиях ($15-18^{\circ}$) развитие икры леща длится 5—6 дней. В более холодную, штормовую погоду оно затягивается на 9—10 дней. Это совпадает с данными по другим водоемам (Филатов и Дуплаков, 1926—1927; Великохатко, 1941; Шапошникова, 1948; Дрягин, 1949; Потапова, 1951).

Условия развития икры на естественных нерестилищах. Условия развития икры на естественных нерестилищах очень непостоянны. Они зависят от погоды и уровня воды. Высота уровня воды в 1951 и 1953 гг. была одинаковой, поэтому характер нерестилищ леща (глубины, субстрат и т. п.) в эти 2 года очень сходен. Температурные же условия значительно различались. В 1951 г. в период развития икры леща имело место значительное похолодание, штормы, снегопад. Температура воды снижалась до 4.5° при максимуме в 12.5° . В 1953 г. развитие икры протекало при температуре $16-20^{\circ}$ в тихую, ясную погоду. К сожалению, в 1951 г. нам не удалось найти на нерестилищах отложенную лещом икру и про-

следить ее развитие. По большому количеству личинок леща, которые в возрасте 1 суток были обнаружены на нерестилищах, можно предположить, что развитие икры прошло благополучно. Личинок было очень много: на площадках 10×10 см насчитывалось по 20—25 личинок.

В 1953 г. было обнаружено значительное количество икры леща. Она была отложена на осоку, расположенную по нерестилищу отдельными кочками. Несмотря на то, что к этому времени появилось много свежей зеленой растительности, икра леща встречалась только на прошлогодней. Даже в кочках осоки, где имелись и зеленые и старые растения в смеси, икра была только на старых. Это может иметь и адаптивное значение: видимо, к прямостоячим жестким зеленым листьям осоки икринке приклеиться труднее, чем к мягким прошлогодним; кроме того, зеленые растения в ночные часы потребляют кислород, в дневные его выделяют, поэтому для икры, расположенной на таких растениях, условия дыхания будут очень непостоянны, а в ночные часы возможен даже дефицит кислорода. Г. Х. Шапошникова (1948) также не наблюдала икры леща на зеленых растениях. Однако эти наши наблюдения не совпадают с данными Дрягина (1949) для леща оз. Ильмень, где во 2-й и 3-й периоды нереста (середина мая—начало июня) лещ откладывает икру только на зеленую растительность.

Икра леща клейкая, расположена на растениях по всей их высоте от дна до поверхности воды. Во время волнения она нередко падает на дно. Площадь одной кладки обычно зависит от размера кочки осоки, но не всегда используется весь субстрат. Как правило, икра разбрасывается на площади около 1 м^2 . В одной кладке было насчитано 1181 икринок, включая и опавшую на дно. Глубина здесь не превышала 0.5 м.

Течения на нерестилищах не было, и благодаря защищенности от ветров перемешивание воды волной происходило не везде. Однако содержание кислорода в часы его минимума в водоеме (4—5 ч. утра) на нерестилищах не было меньше 84.9 % насыщения. Несмотря на благоприятные, казалось бы, условия, наблюдалась значительная гибель икры за время ее развития. Повсеместно на нерестилищах отход икры в среднем достигал 32.3 %. Причиной гибели являются какие-то не выясненные нами неблагоприятные факторы среды, а не неполное оплодотворение, так как икра леща, как и у синца на этих же нерестилищах, гибла на разных стадиях, даже когда в икринке был различим подвижный эмбрион. Мертвая икра покрывалась сапроленгией.

По литературным данным во многих водоемах на нерестилищах леща также наблюдается большой отход икры (от 10 до 60, иногда 100 %). Причины его различны. На подмосковных водохранилищах, по данным П. В. Михеева (1953а), очень значительная часть икры леща оказалась неоплодотворенной. В Аральском море, по данным Э. А. Бервальда (1953), основным фактором, вызывающим смертность икры леща, является дефицит кислорода.

В 1952 г. на нерестилищах леща были совершенно необычные условия. Как уже было сказано, икра леща была отложена на валах хвороста вблизи затопленного леса. Глубина здесь достигала 2—2.5 м, содержание кислорода выше 90 %. Хворост был уложен неплотно, поэтому икрилки все время омывались свежей водой. Расположение отдельных кладок икры из-за значительной глубины проследить не удалось. Температура воды в это время была 17—18°. Развитие икры в таких условиях прошло благополучно. Количество мертвых икринок к концу развития не превышало 2—3 %.

У всех окуней, пойманных в контрольные сети на нерестилищах леща в 1952 г., обнаружена в желудках икра. Количество икринок, заглоченных одним экземпляром, достигало 400 шт. С великов искусственных нерестилищ окунь нередко вместе с икрой откусывает веточки можжевельника. В других водоемах окунь также хищничает на нерестилищах (Терентьев, 1939; Никольский, 1940; Михеев, 1953а, 1953б).

Искусственные нерестилища. Искусственные пловучие нерестилища для леща были уже испытываны на многих водоемах. Нами была поставлена задача выяснить возможность применения их в Рыбинском водохранилище на случай, если естественные нерестилища не могут обеспечить воспроизводство запасов леща. В результате выяснилось, что в годы с высоким уровнем воды в водохранилище искусственные субстраты лещом совершенно не используются.

Это объясняется наличием больших площадей естественных нерестилищ. При низком уровне лещ охотно откладывает икру на искусственные субстраты. Однако даже в годы с неблагоприятными естественными условиями размножения вряд ли можно ожидать большого эффекта от искусственных пловучих нерестилищ: во-первых, в зависимости от уровня водохранилища места подхода леща сильно меняются в разные годы и трудно правильно выбрать участок, чтобы гарантировать подход производителей к искусственным нерестилищам; во-вторых, на таком большом водоеме, как Рыбинское водохранилище, даже при значительных затратах на это мероприятие нельзя получить ощутимого результата.

ГУСТЕРА

Густера в Рыбинском водохранилище имеет очень небольшое промысловое значение из-за низкого качества мяса, хотя в отдельные периоды, особенно во время нереста, она может быть выловлена в большом количестве. По времени нереста густера является самой последней из весенне-нерестующих рыб и скорее может быть отнесена уже к летне-нерестующим. Нерест ее начинается в конце мая—июня. Обычно густеру считают порционно икрометущей и в некоторых водоемах отмечают у нее 2—3 нерестовых подхода в один сезон (Дрягин и Муратова, 1948; Дрягин, 1949; Штейнфельд, 1949). Порционность нереста позволяет виду увеличить плодовитость и связана обычно с более плохими условиями размножения.

На Рыбинском водохранилище в Боре Тимошина в течение 2 лет нами наблюдался только один подход густеры на места икрометания (наблюдения проводились с апреля до конца августа). В 1951 г. нерест густеры проходил всего в течение двух дней, 12—13 VI и совпал со 2-м, очень незначительным подходом леща и с 1-м нерестом караса. Температура воды в дневные часы на мелководьях перед нерестом в течение недели колебалась от 14 до 18°.

Нерест происходил при температуре воды 20°. В последующий период она также держалась в пределах 18—21°. Погода была ясная, но ветреная. В 1952 г. густера нерестовала 16—17 VI. На нерестилищах она гуляла еще до 21 VI, но в уловах текущих самок уже не было. Температура воды в преднерестовый период также была 16—19°, а во время нереста 21—22°. Погода все время стояла пасмурная, с дождем и ветром. С 18 VI наступило некоторое похолодание, температура воды снизилась до 15—14°.

В 1953 г. в Волжском отроге, в районе биостанции «Борок», нерест густеры пачался 23 V при температуре воды около 20° и с небольшими перерывами (4 дня) длился до 13 VI. Такой продолжительный нерест объясняется, видимо, непостоянными метеорологическими условиями в этот период. Перерывы в нересте наблюдались в те дни, когда наступало похолодание.

Так, 25 VI после сильной грозы температура воздуха упала до 3°, но вода охлаждалась еще только до 17° и, несмотря на шторм, нерест густеры продолжался. 26 V, когда температура воды снизилась до 12.5°, в нересте произошел перерыв.

Нерест густеры в Рыбинском водохранилище происходит при значительно более высоких температурах, чем в других водосмах. Особенно здесь отличается нерестовая температура от средневолжской (13—14°, — Штейнфельд, 1949) и несколько меньше от ильменской (17°, — Дрягин, 1949). Из этого следует, что для густеры нельзя найти общего температурного порога начала нереста (как и для окуня); в то же время в данном водосме в разные годы нерест ее начинается при близких температурах. После 13 VI густера в уловах почти не встречалась.

13 VII были пойманы рыбаками 4 экз. густеры, одна из них была текущая. Вероятно, это 2-я порция икротетания, но в Рыбинском водохранилище она выражена очень слабо и наблюдается не каждый год. Потенциально и в Рыбинском водохранилище густера обладает порционным икротетанием. В ястыках у нее икринки разноразмерные. Коэффициент порционности (предложенный Лукиным, 1948) у разных особей колеблется от 2.5 до 37.5%. Но остаточная икра, видимо, в этом году уже не созревает, так как в течение 3 лет не удалось наблюдать повторного нереста.

Плодовитость густеры Рыбинского водохранилища (табл. 8) близка к плодовитости средневолжской (Штейнфельд, 1949). Плодовитость днепровской густеры (Сыроватская, 1927) значительно меньше. Показатель порционности густеры в разных водосмах значительно различается: у ильменской густеры 62—33% (3-кратный нерест в течение одного сезона); у средневолжской от 1 до 43% (Лукин, 1949), 2 подхода на нерест с перерывом в 9—10 дней (Штейнфельд, 1949). Показатель порционности рыбинской густеры очень близок к средневолжской. Нерест здесь, повидимому, однократный. Он хорошо отражается в промысловых уловах.

В отличие от густеры средней Волги, которая выходит на полон задолго до нереста, в Рыбинском водохранилище в весенний период она ловится единичными экземплярами, причем исключительно самки. В массе густера начинает ловиться только за день до нереста и только тогда в уловах появляются самцы. В период нереста самцов ловится значительно больше (70.3%), чем самок, и они много мельче. Размер самцов от 11 до 23 см, самок от 17 до 33 см.

Размеры густеры средней Волги (Штейнфельд, 1949), выловленной на нерестилищах, близки к таковым рыбинской и колеблются от 10 до 31 см (как исключение, 34 см). Самцы также мельче: их средний размер 15.2 см, самок 19.4 см. Наименьший размер производителей, как самцов, так и самок, равен 9 см.

В дельте Волги густера значительно мельче. Половой зрелости она достигает при размерах 6—7 см, а самцы даже в 5 см. Основное стадо производителей состоит из особей 7—15 см (средний размер 11 см); как исключение, густера достигает 24 см (Терентьев, 1939).

Таблица 8

Абсолютная плодовитость густеры (тыс.)

| Длина (см) | Количество крупной икры | Количество мелкой икры | Коэффициент порционности | Абсолютная плодовитость | Средняя абсолютная плодовитость | Число особей |
|--------------------|-------------------------|------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------------|--------------|
| 19 | 29.4 | 5.5 | 16.6 | 34.9 | 34.9 | 1 |
| 23 | 59.4 | 9.7 | 14.0 | 69.2 | — | — |
| | 74.6 | 25.9 | 25.8 | 100.5 | 72.3 | 3 |
| | 43.5 | 3.8 | 8.1 | 47.3 | — | — |
| 24 | 83.4 | 21.0 | 20.1 | 104.4 | 104.4 | 1 |
| 25 | 83.1 | 20.4 | 19.9 | 103.5 | — | — |
| | 74.0 | 1.9 | 2.5 | 75.9 | — | — |
| | 66.4 | 17.4 | 20.8 | 83.8 | — | — |
| | 68.8 | 23.1 | 25.2 | 91.9 | — | — |
| | 62.2 | 37.5 | 37.5 | 99.7 | 97.6 | 8 |
| | 91.5 | 15.5 | 14.4 | 106.9 | — | — |
| | 87.2 | 22.3 | 20.4 | 109.5 | — | — |
| | 96.0 | 13.9 | 12.6 | 109.9 | — | — |
| 26 | 119.9 | 22.0 | 16.5 | 142.0 | — | — |
| | 70.5 | 6.7 | 8.9 | 77.1 | 100.6 | 4 |
| | 65.4 | 32.0 | 31.8 | 97.4 | — | — |
| | 59.4 | 26.6 | 30.8 | 86 | — | — |
| 27 | 92.3 | 82.2 | 25.8 | 124.5 | — | — |
| | 81.9 | 9.7 | 10.6 | 91.6 | 108.0 | 2 |
| 28 | 118.7 | 33.1 | 21.8 | 151.7 | 151.7 | 1 |
| Всего экз. | | | | | | 20 |

В Рыбинском водохранилище нерестилищами густеры в многоводные годы служили те же, что и лещу, захлапленные покосы, только ко времени ее нереста они зарастали зеленой осокой и другими растениями (рис. 17). В маловодный год густера нерестовала на вырубках и тоже на бывших покосах, но находившихся уже раньше под водой. Трава на них вся сгнила, но дерн еще сохранился, здесь было много хвороста, поваленных деревьев и затопленного кустарника. Глубина не превышала 15—40 см.

Густера гуляла парами и небольшими стаями, которые плескались около кустов. При этом над водой видны были спинные плавники и иногда хвосты. Многие рыбы были сильно изранены, в ссадинах и белых пятнах. В Рыбинском водохранилище не бывает такого скопления производителей на нерестилищах, какое наблюдал И. Я. Сыроватский (1929) в дельте Днепра. Икру густеры на естественных нерестилищах нам найти не удалось.

В других водоемах нерестилища густеры имеют сходный характер; они придонные и располагаются на пойменном лугу или полях (Кесслер, 1870; Терентьев, 1939; Дрягин, 1949). В отличие от этого на средней Волге (Дрягин, и Муратова, 1948) кладки густеры наблюдались на придонных зарослях отмершей элодеи и на молодых побегах в прибрежной полосе.

В период нереста густеры в Рыбинском водохранилище больших колебаний уровня воды не бывает, поэтому ее икре не может угрожать обсыхание. Из хищников здесь может быть вреден только окунь, поедающий икру других видов, но икры густеры мы в его желудке не находили. У личинок врагов гораздо больше: сеголетки щуки, уже довольно большие, постоянно держатся на нерестилищах, много встречается личинок жуков-плавунцов. И те и другие в большом количестве истребляют личинок рыб, что приходилось наблюдать в аквариуме.

ЛИНЬ

Численность линя за последние годы в Рыбинском водохранилище значительно возросла, и в отдельных районах он занял видное место в промысле. Места обитания линя приурочены в основном к участкам затопленного леса: Бор Тимошина, Заблудашка (Яна), Средний Двор, Леушино. В этих пунктах в летнее время промысел базируется почти исключительно на лине и карасе. Мясо линя хорошего качества, потому он является желательной в водохранилище рыбой.

Нерест у линя порционный и продолжается в течение всего лета. Подходы линя к берегам хорошо отражаются в уловах, однако они не всегда соответствуют нересту. Отдельные порции разграничить очень трудно. Нерест растянут и очень недружный. Когда самки, отметавшие икру первыми, приходят на нерестилища вторично, там еще имеются особи не отнерестившиеся в 1-й раз. Отличить самок со зрелой икрой перед 1-м и 2-м нерестом практически невозможно. После 2-го нереста ястыки значительно меньше наполнены икрой или она полностью выметана и такие особи выделяются. В нересте наблюдаются перерывы от 2 до 10 дней. Но очень трудно решить, в каких случаях этот перерыв связан с созреванием икры следующей порции, а когда обусловлен ухудшением погоды.

В летнее время, когда перестают лить и карась, гидрометеорологические условия сравнительно постоянны: уровень воды в водохранилище уже достигает своего максимума и почти не изменяется, только к концу лета начинает несколько понижаться. Температура в этот период также мало различается по годам. В связи с этим подход линя к берегам как в 1951, так и в 1952 г. носил одинаковый характер и нерест наблюдался в одни и те же сроки.

В оба эти года в конце мая—начале июня наблюдался большой подход линя к берегам, однако в уловах совершенно не было текущих производителей. Поэтому мы не можем считать его за нерестовый. В 1952 г. все самки в этот период имели половые продукты в III—IV стадиях.

Второй подход линя наблюдался с 15 VI до 6 VII. Между 1-м и 2-м подходами в течение недели уловы линя были относительно невелики. Этот 2-й подход явился нерестовым. В 1951 г. линь нерестовал с 18 по 29 VI с небольшими перерывами в 1—2 дня, а в 1952 г. с 18 VI по 1 VII, но с одним большим перерывом с 20 по 26 VI, в течение которого линя в уловах было много, но текущих самок не встречалось. 3-й подход был уже значительно слабее и наблюдался с 10 по 18 VII. Он соответствует 2-му нересту, который в 1951 г. происходил с 11 по 17, а в 1952 г. с 13 по 15 VII. Количество особей, участвовавших в этом нересте, было уже значительно меньше, и в уловах стали встречаться самки, выметавшие икру полностью (стадии VI—II). В дальнейшем уже трудно было выделить отдельные нерестовые подходы, уловы сильно сократились, часть самок

была еще с икрой и время от времени попадали текучие. Последние текучие самки линя были в уловах 2 VIII (рис. 21).

Температура воды в период первого нереста колебалась от 18 до 23°, причем в самом начале нереста, как в 1951 г., так и в 1952, наблюдалось кратковременное похолодание с понижением температуры до 14°. При 2-м нересте температура была от 21 до 25,5° и в конце нереста (в первых числах августа) держалась около 17—22°.

Размеры производителей линя в районе Бора Тимоница от 14 до 45 см, основная масса 30—41 см. Размеры самок и самцов совершенно не различаются. В общем улове количество самцов несколько больше, чем самок:

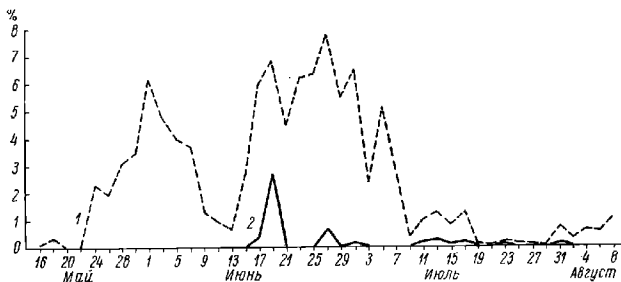


Рис. 21. Уловы линя в течение лета.

1 — общий улов; 2 — количество текучих самок.

самцы составляют 57%. В разные периоды нереста размеры производителей почти одинаковы, только в конце лета количество особей, участвующих в нересте, сильно сокращается. Плодовитость линя не определялась.

Нерестилища линя в разные годы отличаются только по месту своего расположения. Характер же их в значительной степени сходен. Глубина на нерестилищах от 0,5 до 1 м, и она не изменяется в связи с тем, что уровень воды летом в водохранилище почти не колеблется. Линь выбирает участки с большим количеством хвороста, пней и кустарника. При высоком уровне этот кустарник еще зеленый (рис. 22), при низком — сухой затопленный лес, пробывший несколько лет под водой. Собственно, это те же места, где происходило икрометание других рыб в весенний период; только ко времени нереста линя они несколько изменили свой облик: здесь развилась зеленая растительность.

При высоком уровне, когда затопляются не находившиеся в предыдущем году под водой участки, эта растительность значительно богаче. Здесь в основном преобладают водяная сосенка и роголистник (которого к концу лета так много, что трудно проехать на лодке), уруть, а ближе к берегу — осока и рогоз. В 1952 г. нами наблюдались нерестилища разных типов. Одни в затопленном сухом лесу, где развитие водной растительности очень бедное и приурочено по большей части к пловучим островам, на которых густо разрастаются рогоз и осока; последняя по краям островов погружена в воду. Другие — по руслу речки Яны от Бора Тимоница к Изможеву, на месте бывшего в предыдущем году изможевского залива. Речка здесь узкая, 3—5 м, берега тонкие и заросли

высокой густой осокой, которая с берегов заходит в речку, местами распространяясь на все ее русло. В речке слабое течение. В этих участках



Рис. 22. Нерестилище линя и карася. Между двух березок в слое ряски кладка икры карася.



Рис. 23. Икра линя на зеленой осоке.

ловились текущие производители. Икру же линя удалось обнаружить только один раз на нерестилище по руслу речки Яны в 1952 г. Она была

отложена на зеленую осоку ближе к одному берегу. Икра мелкая, зеленоватого цвета, очень клейкая, прикрепляется к осоке в поверхностном слое воды, при общей глубине в этом месте 50 см. Расположена икра на субстрате густо, часто икринки почти прикасаются друг к другу. Икра была найдена 26 VI. 29 VI в 6 ч. утра в этой кладке оставалось очень немного и вся она была мертвая, часть икринок покрыта сапролегнией. Температура воды в эти дни была днем 22—23°, наименьшая утром (21°) и наиболее высокая вечером (25°). Содержание кислорода в утренние часы 92.4%, pH 6.3.

Проследить момент вылупления личинок не удалось. Оно, видимо, произошло до 29 VI и, таким образом, развитие длилось не более 3 дней. По данным И. Д. Кузнецова (1920), период развития икры линя в теплой воде (23—24°) от 3 до 7 дней.

Личинок и мальков линя, несмотря на тщательные поиски в течение 2 лет, нам обнаружить не удалось. Биология их и места обитания в водохранилище неизвестны. Сеголетков линя не было и в специальных мальковых ловах, производившихся в других пунктах по побережью Дарвинского заповедника. Линь известен нам только в половозрелом состоянии, когда приходит на нерест и промыщляется.

ЗОЛОТОЙ КАРАСЬ

В Рыбинском водохранилище промысловое значение имеет только золотой карась (*Carassius auratus* Linné), серебряный почти не встречается. Карась, как и линь, придерживается участков затопленного леса. В промысле имеет меньшее значение, чем линь. Нерест у карася тоже порционный и продолжается почти все лето. Продолжительность выметывания одной порции довольно велика вследствие неодновременного участия производителей в нересте. Отдельные порции выражены нечетко. Перерывы в нересте связаны с похолоданием и ухудшением погоды.

Появляется в уловах карась рано весной, в конце апреля, но единичными экземплярами. По мере потепления подход его к берегам увеличивается. Довольно отчетливо заметно, что размер уловов связан с колебаниями температуры воды, причем похолодание несколько предшествует уменьшению уловов. Массовый ход карася начинается уже в июне. В 1951 г. нерест начался 12 VI и с перерывами в 1—3 дня текущие самки встречались в уловах до 18 VII. После этого еще до 8 VIII (когда прекратились наблюдения) в уловах встречались самки с икрой в IV стадии, но текущих не было. Это может быть связано со значительным похолоданием в конце июля—начале августа. В начале нереста как общее количество карася в улове, так и количество текущих самок было значительно больше, чем в конце, но разграничить отдельные порции нереста было совершенно невозможно.

В 1952 г. более четко был выражен 1-й нерест, с 15 по 27 VI, в середине которого наблюдался перерыв в 5 дней, связанный с небольшим похолоданием, что отразилось и на уловах. После 1 VII уловы карася сильно сократились. В отдельные дни встречались текущие самки, но нельзя было различить порции нереста. Самки с икрой встречались почти до конца августа, но текущих не было (рис. 24).

Нерест карася начинался при температуре воды не ниже 19° и проходил обычно при 20—23°. При похолодании, когда температура воды опускалась ниже 19°, нерест прекращался.

В 1949 г. Н. С. Персональная наблюдала нерест карася в Боре Тимонина примерно в те же сроки, с 10 VI, а в районе Борка (заповедник) около Крутой 22 VI. По данным П. А. Дрягина (1949), на оз. Ильмень карась нерестует на менее 3 раз в лето, при температуре воды 18°. В Западной Сибири (Кривошеков, 1953) нерест карасей происходит, как правило, в июле, при температуре воды 17—18°.

Уровень воды в Рыбинском водохранилище к началу нереста карася и линия достигает своего максимума, а затем постепенно понижается к концу лета, но настолько медленно, что икре, развивающейся несколько дней, не угрожает обсыхание.

Размеры производителей карася в районе Бора Тимонина, как самцов, так и самок, от 12 до 39 см; однако основная масса самцов несколько

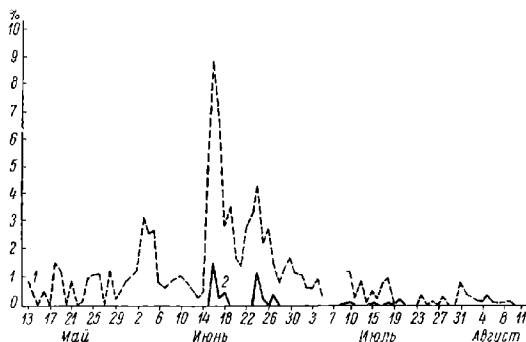


Рис. 24. Уловы карася в течение лета.

1 — общий улов; 2 — количество текущих самок.

мельче самок. Количество самцов разных размеров примерно одинаковое, в то время как большинство самок имеет размер от 26 до 33 см, а на долю более мелких и самых крупных приходится небольшое количество особей. В разные периоды нереста размеры производителей не различаются. В общем улове карася соотношение полов близко к 1 : 1. Из проанализированных 1639 самок оказалось 774, т. е. 47.2%, и самцов 865, или 52.8%. Примерно такое же соотношение полов у карася во время нереста отмечают Дрягин (1949) для оз. Ильмень и Г. М. Кривошеков (1953) для озер Западной Сибири.

Нерестилищами карасю служили те же участки, что и линю (рис. 22), и примерно в те же сроки. Разница только в субстрате, на который откладывается икра, и в характере кладки. Кладки карася были найдены нами в слое трехдольной ряски, развивающейся в большом количестве к этому времени на поверхности воды между кустами и плавающими бревнами. Слой ряски может достигать 10 см. В нем встречаются и другие растения, корневища, ветки кустарников. Во время икрометания карася в разных местах нерестилища слышны всплески с промежутками 5—10 мин. Весь процесс нереста происходит скрытно и наблюдать его трудно даже на близком расстоянии. Причиной этому является темная вода, густая растительность, а главным образом слой ряски на поверхности воды.

Заметно только легкое волнение и редкие слабые всплески. Заканчивается все сильным всплеском, рыбы показываются над водой и уплывают в разные стороны, больше сюда не возвращаясь.

Видимо, в момент всплеска и происходит икрометание. Икра приклеивается к трехдольной ряске и другим находящимся в ее слое предметам. Икра у карася очень клейкая и поэтому на дно почти не падает; под всей кладкой на прошлогодней осоке около дна было обнаружено 2 икринки. Расположение в поверхностном слое улучшает условия развития икры. Температура воды в слое ряски в час дня достигала $21,5^{\circ}$, в то время как в этом же месте у дна (на глубине 37 см) она равнялась 19° . Пробы на кислород не были взяты, но, безусловно, на дне среди гниющей прошлогодней растительности газовый режим менее благоприятный.

Густота распределения икры в одной кладке неодинаковая. В центре ее, в месте всплеска рыбы, на каждом корешке ряски приклеивается несколько икринок, а на отмытых корнях и других более крупных предметах икринки располагаются почти сплошь. Чем дальше от центра кладки, тем икра больше рассеяна. На расстоянии 25 см от центра на площадке 12×12 см обнаружено 30 икринок. На расстоянии 50 см на площадке 10×10 —11 икринок.

Через день после откладки икры из 22 икринок 2 оказались мутными. Как в лаборатории, так и на естественных перестилищах развитие икры карася при температуре воды в 19 — 21° продолжалось 6 дней: икра была обнаружена 13-го, а личинки вывелись 19 VI. Первые 2 дня личинки держались в толще ряски, и только в это время их удавалось ловить. Дальнейшая судьба молоди карася, как и линя, в водохранилище неизвестна, в мальковых пробах она никогда не встречается. Персональная отмсает, что кроме ряски икра карася откладывается на мягкой растительности (пузырчатке, сосенке). Гибель икры ею не наблюдалась.

На оз. Ильмень (Дрягин, 1949) нерестилища карася обнаружены в мелких местах поймы. Икра приклеивается к растительному субстрату: к стеблям, листьям, свежим побегам разных растений. В озерах Западной Сибири нерест карася также происходит на мелких участках среди подводной растительности (Кривошеков, 1953). Ко времени нереста карася и линя в Рыбинском водохранилище на нерестилищах появляются хищники: большое количество личинок жуков-плавунцов и подростки сеголетки щуки. Последних всегда можно обнаружить в слое ряски и, безусловно, личинки карася служат их жертвой.

ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ЕСТЕСТВЕННЫМИ НЕРЕСТИЛИЩАМИ ФИТОФИЛЬНЫХ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В Рыбинском водохранилище для многих видов рыб нерестилищами служат одни и те же районы. Разница только во времени подхода производителей на эти участки. Но в зависимости от сроков нереста меняются и условия на нерестилищах. Основной тип перестилищ в водохранилище — это затопленные вырубки и бывшие покосы с большим количеством кустарников. И там и здесь из травянистой растительности постоянным компонентом является осока, которая и служит в многоводный год субстратом для откладки икры большинства видов. В период икрометания видов (щука, язь, синец, плотва), нерестующих рано на нерестилищах имеется лишь прошлогодняя растительность.

Позднее, во время нереста густеры и леща (когда он запаздывает), на мелководьях в большом количестве прорастает зеленая осока; однако

она в качестве субстрата для икры не используется, а рыбы предпочитают еще сохранившуюся прошлогоднюю. В летний период, наоборот, хотя и имеются остатки прошлогодней растительности, но они уже в значительной степени подвергаются гниению, покрываются пленкой коричневой слизи и в качестве субстрата непригодны. Поэтому линь и карась, нерестующие в это время, откладывают икру на зеленую растительность, имеющуюся к этому времени в большом количестве: линь на осоку, карась преимущественно в слое ряски, и тот и другой близ поверхности воды.

Нерестилища почти исключительно мелководные, глубиной обычно 30—40 см, а щука выходит на еще более мелкие участки. Течения отсутствуют. Благодаря мелководности и частым ветрам вода на местах нереста хорошо перемешивается, и газовый режим бывает благоприятен. В многоводные годы площади нерестилищ велики, и условия нереста для большинства видов хорошие.

В маловодные годы условия размножения сильно изменяются. Для большинства весенненерестующих видов они резко ухудшаются: в такие годы вода не доходит до зоны растительности, и рыбы нерестуют на участках, представляющих собою давно затопленные вырубки и леса. Чем раньше в такой год вид нерестует, тем хуже для него условия, так как меньше площади залитых мелководий, менее постоянны гидрометеорологические условия: сказывается влияние паводка, в связи с чем колеблется уровень в отдельных районах и наблюдается гибель икры от обсыхания. Больше всех в таких случаях страдают щука, язь и частично окунь. Для видов, нерестующих более поздно, этой угрозы нет, так как после окончания паводка резких колебаний уровня на нерестилищах не наблюдается.

В связи с отсутствием залитой мягкой растительности рыбы вынуждены для икрометания использовать другой субстрат. Таким субстратом служит в основном для большинства видов сухой затопленный хвост, а в некоторых местах, где еще сохранилась дерновина, размытые корни травянистых растений и кустарников.

В отличие от многоводных лет глубины на нерестилищах разных видов рыб при низком уровне бывают различны. На самом мелководье идут только щука и язь. На их нерестилищах глубина иногда достигает только 5—10 см. Но язь также нерестует и в руслах рек на значительно больших глубинах. Плотва и синец идут на мелководные вырубки с глубиной до 1 м. Основные же нерестилища леща находились тоже на вырубках и в лесу, но на больших глубинах — до 2—2.5 м, в очень небольшом количестве вокруг пловучих торфяных островов, на свесившейся в воду осоке, т. е. в самом поверхностном слое воды. Для летненерестующих рыб — линя и карася — условия в разные годы сходны, так как ко времени их икрометания всегда в большом количестве развивается свежая растительность: осоки, ряска и др. Уровень воды уже не колеблется и температурные условия сравнительно постоянны.

Места расположения нерестилищ несколько различны в разных частях водохранилища, но условия, которыми определяется существование нерестилища в данном месте, в общем одинаковы.

Основным неблагоприятным фактором на Рыбинском водохранилище, препятствующим во многих случаях возникновению нерестилищ, является волнение. Воздействие волны настолько велико, что все участки берега, где нет защиты, размываются до песка, даже если берег низкий. Крутые берега, подмываемые волной, обрушиваются, а песок (продукт их

разрушения) засыпает дно в прибрежной зоне на значительное расстояние. Остатков наземной травянистой растительности здесь нет.

Остальные нерестилища Рыбинского водохранилища расположены не в открытой его части, а в его придаточной системе. Поймы рек, впадающих в водохранилище при подъеме в нем воды, затопляются. Образуются далеко вдающиеся в сушу заливы. Они имеют сравнительно небольшие глубины и сильно изрезанную береговую линию. Величина этих заливов различна. В больших, как, например, Бортимонинский, имеются острова и участки затопленного леса, которые не дают подниматься большой волне. В связи с этим прошлогодняя травяная растительность, лучший субстрат для нереста многих видов рыб, на образующейся при высоком подъеме вод довольно широкой мелководной полосе в прибрежной зоне, не разрушается. К середине лета как при высоком, так и при низком уровне, только неодинаково богато, здесь развивается водная растительность. Эти заливы раньше, чем остальное водохранилище, освобождаются ото льда, вода здесь быстрее прогревается. В маловодные же годы, к моменту нереста первых рыб щуки и язя, в самом водохранилище вода не достигает еще берегового свала, и мест для нереста совсем нет. Поэтому эти рыбы поднимаются вверх по рекам и ручьям, пойма которых временно затопляется паводковыми водами.

Кроме поймы рек и заливов, возникших на их месте, нерестилищами в Рыбинском водохранилище служат участки побережья, отделенные от открытой части водоема полосой затопленных лесов, торфяниками или, как в Волжском отроге, островами, что опять-таки связано с защитой от волнения. Расположение нерестилищ изучавшихся нами видов рыб в значительной степени связано с травянистой растительностью, водной или, чаще, затопляемой наземной.

По данным Т. Н. Кутовой (1953), проводившей ботанические исследования в Дарвинском заповеднике, наиболее интенсивно зарастают заливы и полои, т. е. те участки водохранилища, которые и являются основными нерестилищами. Здесь располагались луговые и пахотные угодья, суходольные леса и вырубки, являющиеся наиболее пригодными местами для развития прибрежных и водных зарослей. Большое значение имеет также их изолированность от действия волны.

Плои, образовавшиеся на месте бывших верховых болот, зарастают болотными прибрежно-водными и водными растениями. Зарастание здесь очень сильно. Кроме того, происходит поднятие торфяника в виде небольших островов, которые очень быстро зарастают, в большинстве случаев осоками. Такие плои для размножения рыб водохранилища имеют небольшое значение и то только в ранневесенний период. Благодаря удаленности от открытой части водохранилища, почти полной замкнутости и сплошному зарастанию этих плоев производители из водохранилища в них не поднимаются. Здесь размножаются только те рыбы, которые постоянно живут в озерах, входящих после затопления в состав этих заливов.

Наиболее характерным примером такого типа плоев является изомжевский отрог Бортимонинского залива, кроме той небольшой его части, которая примыкает к дер. Бор Тимонина. Здесь в 1951 г. наблюдался нерест щуки, язя, плотвы и окуни, но у этих видов трудно отличить местных от пришлых. Лещ же в глубину этого отрога на нерест совсем не заходил и во время нереста у дер. Изомжево совершенно не ловился, хотя места для икрометания здесь были вполне подходящие. Линь и карась здесь нерестовали только местные, и массовых подходов на

нерест, как в других частях Бортимонинского залива, здесь не наблюдалось. В 1952 г. вследствие низкого уровня этот отрог почти полностью был изолирован от водохранилища и мог быть доступен для подходящих па нерест производителей не дальше как на 2 км выше Бора Тимонина, по бывшему руслу р. Яны.

Кроме замкнутых полос развития растительности наблюдается на участках побережья, изолированных от действия водной полосы затопленного леса. В лесах, находящихся в более открытых местах, также развивается растительность, но лишь там, где волне преграждают путь завалы из нанесенных штормами деревьев. Но отдельные виды растений здесь не занимают сколько-нибудь значительных участков. Такая разреженная растительность для нереста ранневесенних рыб не играет никакой роли.

В случае отсутствия прибрежных нерестилищ с залитыми осоками, как это бывает в маловодные годы, эти рыбы используют в качестве субстрата хворост, находящийся в этих лесах и на вырубках. Однако для летненерестующих видов зарастание затопленных лесов имеет большое значение. Встречаются участки леса, где все водное пространство среди стволов заткнуто ряской. Как мы видели, ряска является основным нерестовым субстратом для рыбного караса. В этих же участках затопленного леса нерестует и линь.

Открытые берега, не защищенные лесом, даже если они пологи, не зарастают совсем или зарастают очень слабо. Затопленные леса в жизни Рыбиского водохранилища играют очень большую роль. Особенно велико их значение для размножения фитофильных рыб. Как мы видели, водная и прибрежная растительность может развиваться только в защищенных местах, а такую защиту на большей части побережья водохранилища создают только леса. Кроме того, в маловодные годы, когда вода не доходит до зоны растительности, эти леса и прилегающие к ним вырубки (находящиеся под их защитой) являются единственными нерестилищами для таких ценных видов, как щука, лещ, синец.

В этих случаях лес служит не только укрытием от штормов, но на сложном здесь хворосте происходит икрометание. Линь и карась в водохранилище встречаются также в районах затопленных лесов. Площади этих лесов в Рыбиском водохранилище довольно велики. Только на территории Дарвинского заповедника (по данным лесничества заповедника) при максимальном подъеме уровня воды общее количество затопленных лесов составляет около 260 км², из них хозяйственно ценного леса всего 30 км². Площадь вырубок 425 км².

В связи с колебанием уровня воды в водохранилище по годам и в течение года часть мелководий периодически осушается на некоторый промежуток времени. В маловодные годы значительные площади дна остаются сухими в течение всего летнего периода. В этих случаях уже к июню они начинают покрываться различными растениями, а к августу зарастают почти сплошь. Зарастают даже участки, пробывшие перед этим несколько лет под водой, на которых не осталось никаких следов дна и почва размыта до песка. При высоком уровне, когда с середины лета вода начинает убывать, на всей прибрежной полосе появляется густой травяной покров, состоящий главным образом из осок. Если в последующий год уровень воды опять достигнет этих мест или будет даже несколько выше, фитофильные весенненерестующие рыбы найдут достаточно мест для икрометания.

Таким образом, для обеспечения хороших условий размножения большинства видов рыб водохранилища очень важно, чтобы с середины лета



Рис. 25. Заращение осушаемой зоны на песчаном грунте.



Рис. 26. Заращение осушаемой зоны на песчано-илистом грунте.

часть мелководий, которая в следующем году будет залита, была осушена и имела возможность до осени покрыться травяным покровом (рис. 25, 26).

Рыбинское водохранилище имеет большие площади затопленных лесов и вырубок, какие в других водоемах не встречаются. Они распо-

ложены главным образом в прибрежной зоне. Поэтому все нерестилища изучавшихся нами видов рыб приурочены в основном к этим вырубкам и лесам и в очень небольшом количестве к затопленным покосам, которых по побережью водоема мало.

Все виды рыб, откладывающие икру на растительный субстрат, используются в Рыбинском водохранилище в весенний период преимущественно субстрат двух типов: в многоводные годы прошлогоднюю осоку, а в маловодные погруженный в воду хворост. Значительно реже используются в качестве субстрата размытые корни растений, и совсем ничтожное значение имеют водные растения — уруть и пузырчатка. Для летне-перестующих рыб, наоборот, главную роль играет зеленая растительность: для линя осока, для карася ряска. На осоку откладывают икру рыбы в очень многих водоемах. В некоторых случаях (Сямозеро в Карелии) лещ наряду с другими субстратами использует затопленный кустарник. Однако об икрометании щуки, язя, леща, плотвы и, повидимому, синца на старом затопленном хворосте в таких широких масштабах, какие наблюдались в Рыбинском водохранилище в 1952 г., в литературе указаний не имеется. Данные, полученные по Рыбинскому водохранилищу, могут быть использованы и на других водоемах. При создании на Волге ряда крупных водохранилищ будут залиты большие площади, покрытые прежде лесом. Использование водохранилищ в энергетических целях поведет к колебанию уровня воды по годам. В связи с этим можно ожидать, что условия размножения для рыб в этих новых водоемах будут сходны с условиями в Рыбинском водохранилище.

ПУТИ УЛУЧШЕНИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА ВЕСЕННЕПЕРЕСТУЮЩИХ РЫБ

В годы, когда в Рыбинском водохранилище уровень воды выше, чем был в предыдущем году, площади нерестилищ для рыб, откладывающих икру на растительный субстрат, вполне достаточны. Условия для нереста большинства видов здесь благоприятны. Поэтому проводить какие-либо мероприятия по улучшению условий воспроизводства нет надобности.

В маловодные же годы площади нерестилищ большинства рыб сильно сокращаются. Ввиду этого желательно проводить мероприятия по улучшению условий размножения ценных промысловых видов. Щука, лещ и синец в маловодные годы откладывают икру на искусственные субстраты. Однако на таком большом водоеме, как Рыбинское водохранилище, поставка пловучих нерестилищ представляет значительные трудности и вряд ли даст ощутимый эффект. Чтобы гарантировать воспроизводство леща в маловодные годы, желательно устройство нерестовых хозяйств, а для синца нужно изучить способы разведения его в таких хозяйствах.

Однако никакие искусственные мероприятия не компенсируют полностью недостаточность естественного размножения. В целях улучшения условий на естественных нерестилищах было бы весьма желательно с конца июня понижать уровень водохранилища примерно на 0,5—1 м по сравнению с тем, каким он будет весной следующего года, и держать его так до сентября, не поднимая, чтобы дать возможность прибрежной зоне покрыться растительностью. При этом необходимо знать предполагаемую высоту уровня воды следующего года.

При затоплении новых площадей находящиеся в прибрежной зоне кустарники и лесные массивы, не имеющие хозяйственной ценности и не расположенные на трассах судов и неводных тонях, необходимо сохранять.

Рубке должен подлежать только лес товарного значения. Вырубку леса нужно проводить выборочно, оставляя мелкие деревья и кустарник нетронутыми. Через оставшиеся участки леса и кустарника необходимо прорубить просеки. Они должны иметь 20 м ширины и проходить на расстоянии 200 м друг от друга. Ветви следует складывать валами вдоль просек между стоящими деревьями. Между сучьями необходимо забивать колья: это предотвратит вынос коряг на растущие участки ветрами и волной. Валу хвороста будут промываться волной, что уменьшит их заиливание. Подготовленные таким образом площади отвечают требованиям многих рыб к перестилищам. Хворост, лежащий под водой, может служить субстратом для нереста в течение многих лет. Этот тип перестилищ по сравнению с обычными имеет то преимущество, что не требует осушения. Хворост может служить субстратом для икры независимо от того, был ли он перед этим под водой или нет, тогда как обычно перестилища нуждаются в предварительном осушении, чтобы на них мог образоваться травяной покров.

Подготовленные таким образом участки леса легко доступны для промысла ставными сетями и вентерями. Ширина просек допускает свободный проезд на лодках и установку сетей. Стоячий лес предохраняет от ветров и делает возможным лов в штормовую погоду, когда в других районах он не производится.

Практика показала, что при подготовке ложа водохранилища нет возможности провести раскорчевку леса на больших площадях. Простая же рубка не улучшает условий рыболовства, так как неводному лову мешают оставшиеся пни. В то же время большие площади вырубок, не защищенные лесом, не могут служить перестилищами из-за штормов. Однако отсюда не следует, что не нужно производить расчистку тоней. На удобных для неводного лова участках лес нужно выкорчевывать.

Б. М. Себенцов (1950) также указывает, что сплошную очистку от леса и кустарника можно рекомендовать только на небольших площадях, которые вклиниваются в крупный тонево́й участок или мешают притоку неводов.

При условии оставления в затопленной зоне значительных площадей леса воспроизводство стада многих ценных промысловых видов рыб будет полностью обеспечено этими перестилищами, и уменьшится необходимость в проведении искусственных мероприятий по улучшению условий размножения.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров А., В. Есипов и Ф. Аверкиев. 1930. Материалы по описанию дельты р. Кубани и перспективы рыбохозяйственной мелшорации ее. Тр. Аз.-Черн. научн. рыбохоз. ст., в. 7.
- Вашмакова А. Я. 1930. Материалы по возрасту и темпу роста щуки (*Esox lucius* L.) из оз. Чаны. Тр. Спб. научн.-рыбохоз. ст., т. V, в. 1. Красноярск.
- Бервальд Э. А. 1953. Размножение основных промысловых рыб Арала и биологические основы повышения эффективности их воспроизводства. МГУ. Автореф.
- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.—Л.
- Березина Н. А. 1951. Питание водных жуков и их личинок как вредителей и конкурентов молоди рыб. Тр. Мосрыбвуза, в. IV.
- Васильев Л. И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщ. 1. Изменение видового состава ихтиофауны верхней Волги в первые годы после образования водохранилища. Тр. биост. «Борок», в. 1.
- Великохатко Ф. Д. 1941. Материалы к познанию леса из р. Днепра. Зоол. журн., т. XX, в. 1.

- Веселов и Коровина. 1932. Рыбы р. Волги и Шальской губы Онежского озера. Тр. Бородинск. биост. в Карелия, т. VI, в. 1.
- Гуляева А. М. 1951. Материалы по биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) Онежского озера. Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III.
- Деметьева Т. Ф. 1941. Влияние условий паводка на величину приплода волжского леща. Рыбн. хоз., № 1.
- Деметьева Т. Ф. 1947. Колебание численности леща южных морей. Докл. ВНИРО, № 8.
- Дойников К. 1939. Азовский лещ. Рыбн. хоз., № 7.
- Домрачев П. Ф. и И. Ф. Правдин. 1926. Рыбы оз. Ильмень и р. Волхова и их хозяйственное значение. Мат. по исслед. р. Волх. и его басс., т. X, ч. 1.
- Дрягин П. А. 1928. Плотва окрестностей г. Вятки. Тр. Вятск. н.-и. инст. краевед., т. IV.
- Дрягин П. А. 1933. Рыбы бассейна р. Вятки от г. Вятки до р. Летки. Тр. Вятск. н.-и. инст. краевед., т. VI.
- Дрягин П. А. 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна. Изв. ВНИОРХ, т. XXV, в. II.
- Дрягин П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб. Изв. ВНИОРХ, т. 28.
- Дрягин П. А. 1952. О полевых исследованиях размножения рыб. Изв. ВНИОРХ, т. XXX.
- Дрягин П. А. и Р. Х. Муратова. 1948. Наблюдения над размножением некоторых рыб в пойме р. Волги около г. Чебоксар в 1940 и 1941 гг. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 3.
- Дулькейт Г. Д., В. Н. Башмаков и А. Я. Башмакова. 1936. Барабинские озера и их рыбное хозяйство. Тр. Зап.-Сиб. отд. ВНИОРХ, т. II.
- Ефимова А. Н. 1939. О судачке и окуне Ладожского озера. Изв. ВНИОРХ, т. XXII.
- Ефимова А. Н. 1949. Щука (*Esox lucius* L.) Обь-Иртышского бассейна. Изв. ВНИОРХ, т. XXVIII.
- Захарова Л. К. 1953. Опыт применения искусственных нерестилищ в Рыбинском водохранилище. Рыбн. хоз., № 7.
- Июдина Е. Ф. 1951. К биологии молоди окуня (*Perca fluviatilis* L.) Онежского озера. Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III.
- Каврайский Ф. Ф. 1912. Материалы по нересту рыбы в дельте р. Волги в 1910 и 1911 гг. Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. ст., т. II, в. 4.
- Киселевич К. Л. 1924. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 г. Тр. Астрах. ихт. лаб., т. VI, в. 1.
- Киселевич К. Л. 1926. Промысловые рыбы Волго-Каспийского р-на. Астрахань.
- Кесслер К. Ф. 1870. Об ихтиологической фауне р. Волги. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. I, в. 2.
- Кривошеков Г. М. 1953. Караси Западной Сибири. Тр. Бараб. отд. ВНИОРХ, т. VI, в. II, Новосибирск.
- Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. Тр. Инст. морфол. животных, в. 1.
- Кузнецов И. Д. 1920. Линь. Естеств. произв. силы России, т. VI, отд. III.
- Кутова Т. Н. 1953. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище. Там же.
- Левин Л. А. 1953. О некоторых особенностях полового цикла леща Рыбинского водохранилища. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIII.
- Летчиковский М. А. 1946. К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря. Зоол. журн., т. XXV, в. 4.
- Лукин А. В. 1948. Зависимость плодовитости рыб и характера их икрометания от условий обитания. Изв. АН СССР, сер. биол. № 5.
- Лукин А. В. 1949. О нересте рыб Средней Волги. Природа, № 11.
- Лукин А. В. и А. Л. Штейнфельд. 1949. Плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги. Изв. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол. и с/х наук, № 1.
- Меньшиков и Букирев. 1934. Рыбы и рыболовство верховьев р. Камы. Тр. биол. н.-и. инст. Пермск. Гос. ун-в., т. VI, в. 1—2.
- Михеев П. В. 1953а. Биологические особенности размножения фитофильных рыб на пловучих нерестилищах в области свободной воды. Тр. ВНИИПРХ, т. VI.
- Михеев П. В. 1953б. Опыт применения искусственных пловучих нерестилищ в дельте р. Дона. Рыбн. хоз., № 7.
- Морозова П. Н. 1952. Лещ Аральского моря (*Abramis brama orientalis* Berg). Изв. ВНИОРХ, т. XXX.

- Никольский Г. В. 1940. Рыбы Аральского моря. Мат. к позн. фауны и флоры СССР, МОИП, Отд. зоол., в. 1 (XVI), М.
- Никольский Г. В., Н. А. Громчевская, Г. М. Морозова и В. А. Пикулева. 1947. Рыбы бассейна верхней Печоры.
- Никольский Г. В. и П. Н. Морозова. 1946. О факторах, определяющих величину поголовья стада промысловых рыб Аральского моря. Зоол. журн., т. XXV, в. 4.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и роста леща Рыбинского водохранилища. В этом сборнике.
- Петров В. В. 1947. Факторы формирования ихтиофауны Псковско-Чудского водоема. Изв. ВНИОРХ, т. XXVI, в. 1.
- Покровский В. В. 1951. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.). Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III, Петрозаводск.
- Потапова О. И. 1951. Материалы к размножению леща в Сямозере. Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III, Петрозаводск.
- Себенцов Б. М. 1950. Задачи рыбохозяйственного освоения вновь образуемых водохранилищ. Рыбн. хоз., № 12.
- Себенцов Б. М., Д. И. Биск и Е. В. Мейснер. 1940. Режим и рыбы Ивановского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Воронежск. отд. Всер. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 3, в. 2.
- Себенцов Б. М. и Е. В. Мейснер. 1946. Рыбохозяйственное освоение водохранилищ канала Москва—Волга. Рыбн. хоз., № 4—5.
- Сыроватская Н. И. 1927. Материалы по плодовитости рыб р. Днепра. Тр. Гос. ихт. опытн. ст., т. III, в. 1, Херсон.
- Сыроватский Н. Я. 1929. Рыболовство дельты р. Днепра. Изд. Ихт. станция, Херсон.
- Сыроватский Н. Я. 1940. Материалы по экологии размножения леща и судака на Дону. Работы Дон.-Куб. научн.-рыбохоз. ст., № 6.
- Сыроватский Н. Я. 1951. Опыт направленного формирования рыбного населения Веселовского водохранилища. Агробiol., № 2.
- Терентьев В. 1939. Роль хищной и сорной рыбы в Волго-Каспийском районе. Рыбн. хоз., № 12.
- Терещенко К. К. 1912. Перест рыбы в дельте р. Волги в 1909 г. Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. ст. (б. Ихт. лаб.), т. II, в. 4.
- Терещенко К. К. 1917. Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология. Тр. Астрах. ихт. лаб., т. IV, в. 2.
- Титиков И. С. 1940. Биология и промысел племени сянца. Изв. ВНИОРХ, т. XXIII, в. 2.
- Филатов Д. П. и С. Н. Дулаков. 1926—1927. Материалы к изучению рыб Аральского моря. Бюлл. САГУ, №№ 14, 15. Ташкент.
- Шапошникова Г. X. 1948. Лещ и перспективы его развития в Волжском водохранилище. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VIII, в. 3.
- Штейнфельд А. Л. 1949. Густера средней Волги и ее значение в рыбном промысле. Тр. Гат. отд. ВНИОРХ, в. 5.
- HaempeI Oskar. 1930. Fischereibiologie der Alpenseen. Die Binnengewässer, Bd. X, Stuttgart.
- Heuschmann Otto. 1940. Die Hechtzucht. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Bd. IV, L. 7.
- Lindroth Arne. 1946. Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht. Medelanden fran statens undersökningsoch försöksanstalt for sävattens fisket. N: r 24, Stockholm.

Л. Ф. Коновалова

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ОКУНЯ

Организация рационального рыбного хозяйства требует глубокого знания биологии отдельных видов рыб. Рыбохозяйственное освоение озер и водохранилищ показывает, что многие из них заселены малоценными видами рыб, в числе которых часто преобладает окунь, который, создавая мощные популяции, вытесняет более ценные виды и тем самым снижает рыбопродуктивность водоемов. Л. С. Берг (1939) указывает, что свыше 70% озер Ленинградской обл. относятся к типу окушево-плотвичных, причем средняя рыбопродуктивность их составляет 18.6 кг/га.

Окуня можно встретить в самой разнообразной экологической обстановке: от равнинных водоемов до высокогорных, от чистых незаросших озер и рек до заболоченных вод и засоленных лиманов. Окунь способен заселять и прибрежную зону водоемов, и участки на значительных глубинах.

Численное пополнение окуня в первый год заливания Рыбинского водохранилища, по данным В. В. Васнецова (1950), достигло огромных величин, причем встречаемость молоди окуня в уловах доходила до 100%. В последующие годы, как показывают исследования биостанции «Борок», численность окуня в Рыбинском водохранилище была очень велика. По данным З. Н. Чирковой (1955), молодь окуня в траловых уловах составляет 50% и встречается повсеместно.

Приведенные данные показывают, что окунь может играть очень большую роль в процессе формирования ихтиофауны водохранилища.

Настоящая работа посвящена изучению причин массового развития окуня в водоемах озерного типа, в частности в Рыбинском водохранилище.

В водохранилищах окунь получает особенно благоприятные условия для размножения в связи с заливанием больших площадей, покрытых кустарниками и деревьями, которые являются прекрасным нерестовым субстратом для откладки икры.

Крайне слабо исследован вопрос о влиянии на выживаемость окуня биотических факторов среды. Существуют лишь некоторые случайные указания на поедание его икры гидракаринками. Б. И. Черфас считает (1950), что поедание икры окуня другими рыбами маловероятно, «так как оторвать часть кладки довольно трудно». Специально этот вопрос исследован не был. До сих пор не было ясно, какое приспособительное значение имеет особая кладка окуня.

Мы поставили перед собой задачу при изучении особенностей размножения окуня прежде всего обратить внимание на эти мало исследованные вопросы. Мы проводили: 1) наблюдения в природных условиях; 2) опыты

в прудах; 3) опыты в лаборатории. К последним относятся поставленные в аквариумах эксперименты по определению степени эврибионтности окуня на разных стадиях развития. Эти исследования проводились в двух направлениях: а) определение влияния абиотических факторов среды на выживаемость окуня, его икру и молодь и б) определение влияния биотических факторов на икру и личинок окуня.

Опыты в прудах были поставлены с целью выявления влияния тех же факторов на молодь окуня в условиях, более приближающихся к естественным, чем аквариумные.

Наконец, с целью сравнения полученных данных с явлениями, имеющими место в естественных условиях, были проведены наблюдения и собраны материалы по биологии размножения окуня в Яхромском водохранилище. Икру для опытов доставляли с искусственных нерестилищ, установленных на Яхромском водохранилище. Транспортировалась икра во влажной атмосфере вместе с субстратом, который обертывался влажной марлей и укладывался в картонные коробки. В пути марля несколько раз смачивалась водой. Отход за период транспортировки (3—4 часа) был совсем незначительный.

Лов рыбы на ранних стадиях производился сеткой Кори с лодки, затем волокушей из газа длиной 8 м и высотой 1.5 м; для лова производителей употреблялся невод 75 м длиной и 5 м высотой, ячея 12 мм, ставные и ботальные сети с различной ячеей.

Озерный окунь созревает обычно в возрасте 3—4 лет, причем самки на год позднее самцов. На юге самцы созревают часто в возрасте 2 лет. Исследования Кулаева (1927) и Мейена (1927) показали, что созревание семенников у окуня может происходить уже на первом году жизни, а у самок яйцеклетки достигают зрелости лишь на 3-м году, причем одновременно в яичнике образуются овоциты трех последовательных генераций. В семеннике развитие следующей генерации сперматозондов начинается сразу после вымета зрелых половых продуктов. Следовательно, самки созревают, будучи старше и крупнее самцов.

На Яхромском и Рыбинском водохранилищах эти закономерности сохраняются. Как показали наблюдения, в прудовых условиях созревание самцов произошло очень рано, а именно к концу 1-го года жизни. При этом количество самцов составляло 38% сеголетков. Размеры их в это время были в среднем около 8.0 см, вес 12.5 г. Самки в первый раз нерестовали на 3-м году жизни, что согласуется с данными Мейена и Кулаева. Средняя длина самок была при этом около 22.0 см, средний вес 120 г.

В начале нереста на нерестилищах преобладают самцы, затем идут самки, в конце же нереста опять ловятся одни самцы. По характеру лент икры, отложенных на искусственные нерестилища, можно предполагать, что в начале нереста идут более мелкие производители, а затем более крупные. Самые крупные ленты икры были обнаружены в конце нереста окуня. Такая же закономерность была отмечена нами в отношении размеров икринок, отложенных в начале и в конце нереста. В небольших лентах они равнялись 1.2—1.6 мм, а в крупных до 2 мм и больше.

Половой состав окуня в неводных уловах в прибрежной зоне был близок к отношению 2:1 (55 самцов и 30 самок), а в уловах ботальной сетью в центральных участках водохранилища 7:1 (21 самец и 3 самки). В открытых частях большая часть стада окуня представлена самками крупных размеров, в возрасте 3—5 лет, изредка 6—8 лет. Самцов незначительное количество и возраст их более высокий: 5—7 лет. Таким образом, основное стадо глубинного окуня образуется из самок, достигших возраста созре-

вания (2—3 лет) и обособившихся. Среди сеголетков в прудовых условиях преобладают самки, в природных же либо соотношение равное, либо самцов больше.

Нерест окуня в Яхромском водохранилище происходит в основном у юго-восточного берега, где больше всего затопленных коряг, которые служат субстратом для откладки икры. Нами были обнаружены ленты икры на затопленных ветвях ивы. Б. М. Себенцов, и др. (1953) указывают, что икра окуня была найдена ими на глубинах до 8 м при наличии там подходящего субстрата. Нами также были отмечены кладки на глубинах свыше 4 м.

Мнение Б. М. Себенцова и его сотрудников, что крупные кладки встречаются на глубинах, а более мелкие на мелководьях, нашими наблюдениями не подтверждается, так как и крупные и мелкие кладки мы находим одновременно на различных глубинах. Иногда даже на больших глубинах попадались мелкие кладки, а у берега встречались крупные, длиной до 115 см и весом до 160 г, состоящие из крупных икринок. Кроме того, на искусственных нерестилищах мы находили одновременно на одном веиничке от 2 до 6 кладок разных размеров.

На естественных нерестилищах, по данным Б. М. Себенцова, П. В. Михеева и Е. В. Мейснер, кладки встречаются обычно разбросанными на большой площади. По мнению этих авторов это свидетельствует об одиночном типе нереста окуня. Вылов с помощью ботальной сети гнезда производителей, состоящего из одной самки и нескольких мелких самцов, говорит о том, что нерест окуня групповой. Масса лент на искусственных нерестилищах в период максимума нереста подтверждает это. Можно согласиться с мнением Л. П. Сабанеева (1911), что крупные особи нерестуют семьями, а более мелкие стаями. Интересно отметить размерные соотношения нерестующих особей: самцы размерами 6—8 см нерестуют вместе с самками размерами 30 см и более.

Нерест на Яхромском водохранилище в 1949—1952 гг. происходил до второй половине апреля—начале мая. На Рыбинском водохранилище в 1953 г. нерест наблюдался в те же сроки. Из трехлетних наблюдений на искусственных нерестилищах в Яхромском и Пяловском водохранилищах (табл. 1) можно сделать вывод, что начало нереста окуня приурочено к 13—26 IV, независимо от температуры в пределах 5—16°, а длительность его уже полностью зависит от колебаний температур в сравнительно узких пределах.

Таблица 1

Сроки нереста окуня по наблюдениям на искусственных нерестилищах

| Год наблюдения | Начало нереста | | Конец нереста | | Максимум нереста | | Автор | Водохранилище |
|----------------|----------------|-------------|---------------|-------------|------------------|-------------|---|------------------------------------|
| | дата | температура | дата | температура | дата | температура | | |
| 1949 | 26 V | 5—9° | 8—9 V | — | 28 IV | — | Михеев. Мейснер и Прохорова. Коновалова. » | Пяловское. Яхромское. » » |
| 1950 | 26 IV | 15—16 | 25 V | 22° | 4—20 V | 16—18° | | |
| 1951 | 24 IV | 6—8 | 25 V | 14—22 | 4—5 V | — | | |
| 1952 | 23 IV | 9—10 | — | — | 5—6 V | 10—12 | | |

Таким образом, окунь хорошо приспособлен к широкой амплитуде колебаний весенних температур и может нерестоваться вскоре после вскрытия водоема.

Текущие производители, сначала самцы, затем самки, были отмечены в 1950 г. около 20 IV, при сравнительно высоких температурах, а в 1951 г. 22 IV в той же последовательности при низких температурах (6—8°). Сходные сроки начала появления производителей, сначала самок, затем самцов, отмечены и в последующие годы.

Окунь нерестует почти на месяц раньше большинства других озерных рыб (кроме щуки), нерестующих весной. Это должно способствовать более высокой выживаемости окуня. Ко времени выклева молоди окуня уже достаточно хорошо развита кормовая база, а при отсутствии значительных конкурентов в виде молоди других видов рыб молодь окуня попадает в наиболее благоприятные кормовые условия. Кроме того, количество крупных хищных беспозвоночных к этому времени еще невелико. Следовательно, молодь окуня сталкивается с небольшим количеством врагов. Наконец, молодь щуки еще не может истреблять молодь окуня. В момент перехода окуня к питанию крупными объектами выклевывается большое количество молоди других рыб, которая в дальнейшем также может служить пищей окуню.

Окунь откладывает икру на очень разнообразные субстраты, и этим отчасти можно объяснить массовое развитие окуня в водоемах. Мнение С. Г. Крыжановского (1948) об индифферентности окуня в отношении выбора места и субстрата для откладки икры не вполне обосновано. Окунь выбирает в качестве нерестилищ малозаиленные места с небольшой проточностью. Например, на Яхромском водохранилище грунт под корягами в местах нереста окуня — достаточно плотный песок, имеется незначительная проточность. Качество субстрата определяется одним требованием: чтобы лента икры не соскальзывала с него.

Таблица 2

Плодовитость самок окуня в прудах и в Яхромском водохранилище

| Длина производителя (мм) | Вес производителя (г) | Возраст производителя | Вес ястыка (г) | Количество икринок в 1 г икры | Абсолютная плодовитость (тыс.) | Относительная плодовитость (шт. на 1 г веса тела) |
|--------------------------|-----------------------|-----------------------|----------------|-------------------------------|--------------------------------|---|
| Пруды опытного хозяйства | | | | | | |
| 253 | 253 | 3+ | 53.4 | 610 | 32.6 | 130 |
| 233 | 190 | 3+ | 42.8 | 648 | 27.7 | 145 |
| 173 | 70 | 2+ | 15.5 | 1085 | 16.8 | 240 |
| 159 | 56 | 2+ | 11.4 | 1020 | 11.6 | 207 |
| 175 | 74 | 2+ | 14.2 | 1010 | 14.3 | 200 |
| 173 | 71 | 2+ | 13.1 | 1100 | 14.4 | 200 |
| 173 | 59.5 | 2+ | 12.6 | 1050 | 13.2 | 221 |
| Яхромское водохранилище | | | | | | |
| 218 | 167.5 | 5+ | 30.5 | 630 | 19.2 | 114 |
| 215 | 164.0 | 5+ | 34.5 | 780 | 26.9 | 164 |
| 243 | 249.8 | 6+ | 58.0 | 765 | 44.4 | 178 |
| 204 | 137.8 | 4+ | 25.5 | 720 | 18.6 | 135 |
| 330 | 535.0 | 8+ | 139.8 | 550 | 64.0 | 117 |

Процент оплодотворения икры окуня очень велик и достигает обычно 90—100%. Только в лентах, отложенных в конце нереста, отмечено большое количество неоплодотворенных икринок. Это, видимо, зависит от низкого качества спермы к концу нереста. Кроме того, в этот период на выживаемость икры влияет и высокая температура (20—26°). В кладке от 25 V 1950 г. количество мертвых икринок доходило до 30%. Последними на нерест идут крупные производители и эффективность их нереста снижается вследствие гибели икры в этот период.

По нашим наблюдениям, икра окуня еще в яичнике образует трубчатую ленту. Она обтекает яйцесосные пластинки и складками в продольном направлении располагается по всему объему яичника. По выходе из гештального отверстия самки лентя расправляется и представляет трубку с замкнутыми концами и ячеистыми стенками, длиной обычно 0.3—1 м, по 6—12 яиц в ячее трубки. Трубки однослойные, и каждая икринка омывается водой со всех сторон. Наблюдения показали, что стенки яичника окуня сокращаются и выдавливают ленту с икрой, причем это не односторонний процесс выравнивания давления стенок яичника: их сокращения и расслабления повторяются периодически. Эти сокращения стенок яичника способствуют более полному вымету икры. Действительно, вымет достигает 100%, что подтверждает наблюдения В. А. Мейена (1927). Такая функция стенок яичника свойственна, повидимому, только окуню, так как у других видов она не наблюдалась. С. И. Кулаевым (1927) и В. А. Мейсом (1927) в стенках яичника окуня были обнаружены мышечные волокна. Они-то, видимо, и производят периодические сокращения яичника в момент икрометания. Отчасти это может быть объяснено и прочностью ленты, которая сразу вся выметывается. Отсюда можно предполагать, что овуляция окуня происходит одновременно, т. е. все овоциты сразу выпадают из фолликулярных оболочек.

Образование ленты в яичнике происходит еще до овуляции. Иначе не могла бы получаться совершенно правильная кладка с закономерным расположением в ней отдельных икринок.

Толщина слизистой оболочки икринки окуня 0.2—0.3 мм; диаметр оплодотворенной икринки 1.5—2 мм; внутри имеется жировая капля 0.12—0.15 мм диаметром. Слизистая оболочка одевает каждую икринку в отдельности (рис. 1).

Для установления степени клейкости икры нами было использовано свойство клейких веществ пептизироваться под действием кислот или щелочей. Если икра клейкая, то кладка распадается при пептизации клеящего вещества. Как показали наши наблюдения, икра окуня не клейкая. Для проверки этого положения мы провели кусочки кладки окуня через набор щелочей и кислот различной концентрации: 0.1, 0.25, 0.5 и 1.0%. Как показала произведенная нами проверка, этих концентраций достаточно для опадения с субстрата заведомо клейкой икры плотвы. Но ни в одном случае кладка окуня от них не распадалась. Следовательно, икра окуня скреплена в кладке не с помощью клеящего вещества, а иным способом.

Чтобы упростить проверку клейкости, можно определить сначала заряд ионов клеящего вещества с помощью электрофореза или просто фильтровальной бумаги, которая в мокром виде заряжена отрицательно. Если налицо гель (заряд положительный), то он образует вокруг икринки растекающееся мокрое пятно, а золь (заряд отрицательный) будет весь концентрироваться в одной точке. В первом случае нужно действовать набором щелочей, а во втором — кислот. Сравнение степени клейкости

икры различных видов можно вести по концентрации пептизатора.

В 1953 г. мы испробовали эту методику по отношению к икре плотвы, карася и густеры. Клейкость исчезла в 1%-м растворе едкого кали.

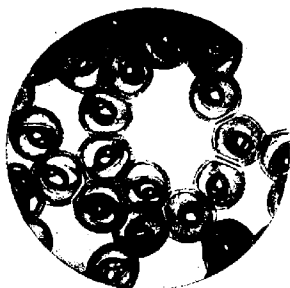


Рис. 1. Строение кладки окуня.



Рис. 2. Присоски на оболочке икринок.

Проведенные нами детальные исследования механизма скрепления икры в кладке окуня показали, что оно обеспечивается особым приспособлением. Каждая икринка имеет на слизистой оболочке присоску в виде диска, край которого отогнуты и подвернуты кнаружи. У противоположного полюса икринки имеется выпуклость, входящая в присоску соседней икринки: получается нечто, напоминающее платяную кнопку (рис. 2—3). Иногда одна икринка имеет 2 или даже 3 присоски. Такое приспособление очень прочно скрепляет икринки в ленте, гораздо прочнее, чем обычное прикрепление икринок с помощью клейкого вещества. Так, 3 икринки диаметром около 2 мм были с помощью препаровальных игл растянуты на 1 см и не разъединились. При дальнейшем растягивании рвалась оболочка в местах зажима иглами. Лента икры при поднятии большого куска ее на препаровальной игле, если тяжесть велика, рвется, но всегда при этом разрываются оболочки икры, а не места соединения икринок. Прочность кладки и хорошая омываемость содержащихся в ней икринок имеют большое значение для выживаемости икры окуня.



Рис. 3. Присоски на оболочке икринок.

Биотические факторы, как известно, часто имеют решающее значение для выживания популяции. По отношению к окуню эта сторона проблемы выживания почти совершенно не изучена. Поэтому мы интересовались ролью различных видов рыб, беспозвоночных и болезнетворных организмов в истреблении икры и молоди окуня. Опыты проводились в течение

1950—1951 гг. в аквариумах и имели задачей выяснение следующего: 1) отношение сытых и голодных рыб различных видов к икре окуня и других рыб; 2) отношение окуня к другим рыбам; 3) отношение окуня к собственной и чужой икре; 4) роль водных беспозвоночных в истреблении икры окуня; 5) отношение сапролегии к икре окуня.

В аквариумы рыбы помещались разных возрастов и в различном количестве от 1 до 20 экземпляров. Некоторые серии опытов повторялись 2—3 раза в течение 1950—1951 гг.

I серия. Виды рыб: карпы (2+), плотва (1+), окунь озерный (1+, 2+), окунь большеротый (2+), ерш (4+). Все рыбы перед опытом не получали пищи в течение недели. Икра окуня давалась в виде лент и отдельных кусочков кладки, а также в виде отдельных икринок, чтобы установить в какой мере прочность кладки влияет на поедание икры. Продолжительность опытов — до суток.

Карпы пытались оторвать кусочек кладки или проглотить отдельные икришки, но «пожевав» их, тотчас же выплевывали. Оторвать даже от небольшого кусочка кладки ни одной икришки они не смогли, хотя вначале и пытались это делать. Скоро карпы оставили попытки съесть окуневую икру.

Из других рыб только язь пробовал оторвать кусочек кладки или съесть отдельные икришки, остальные рыбы и не пытались это сделать. Вся икра окуня осталась цела, хотя и в поврежденном состоянии.

II серия. Виды рыб те же, добавлен лишь окунь (3+), все рыбы предварительно накормлены; одновременно с икрой окуня давался другой корм (олигохеты и хирономусы). Длительность опытов 4—5 дней. Корм был съеден на другой же день, а икра окуня совершенно не привлекла рыб.

III серия. Виды рыб: плотва (1+), язь (1+), карп (1+), окунь (1+). Рыбы накормлены; одновременно с окуневой икрой давалась плотвичья икра и олигохеты в избыточном количестве. Карпы в тот же день съели олигохет и икру плотвы (98%). Остальные рыбы также сначала съедали олигохет, а затем и икру плотвы полностью или в значительном количестве.

Карпы, караси, плотва, язи съедали всю или почти всю икру плотвы вместе с другим кормом, а окунь успевал потребить лишь около половины всей икры плотвы. Икра окуня снова осталась нетронутой.

IV серия. (проверочная). Виды рыб: плотва (1+, 2+), язь (1+), карп (1+), окунь (2+, 3+). Рыбы сытые. Продолжительность опытов 5 дней. Корм: икра плотвы и олигохеты. Поедание олигохет на 100%, а икры от 50 до 100%.

V серия. Виды рыб: плотва (1+, 2+), язь (1+). Рыбы сытые. Пища — олигохеты в избыточном количестве и икра леща. Уже на следующий день все было съедено на 100%.

В наших опытах охотно поедали икру других рыб лишь годовики окуня. Взрослые же питались ею только при отсутствии другой пищи. В природных условиях нам приходилось наблюдать питание взрослого окуня икрой плотвы на искусственных нерестилищах. Но следует учесть, что с одной стороны, окунь в этот период испытывал недостаток в своей обычной пище; с другой стороны, икра плотвы имела на нерестилищах в необычайно большом количестве и была легко доступна для окуня.

Упорное нежелание рыб потреблять окуневую икру в пищу и выбрасывание ее обратно заставляет предполагать, что она обладает неприятными вкусовыми качествами для рыб. Попробовав икру на вкус, я уста-

новила, что она обладает щелочным привкусом. Мы исследовали рН спиртовой вытяжки из окуневой икры и установили, что ее активная реакция является несколько более щелочной, чем реакция чистого спирта.

Другая серия опытов была проведена для выяснения вопроса поедания икры окуня водными беспозвоночными. Подопытными объектами служили личинки жука-плавунца и взрослый жук, личинки стрекоз и ручейников. Икра окуня не поедалась ни одним из этих хищников. Жук-плавунец охотно поедал икру плотвы.

Следовательно, икра окуня хорошо защищена от выедания беспозвоночными.

Основным бичом весеннерестующих рыб, как известно, является сапролегния, поэтому интересно было выяснить, насколько она поражает икру окуня. Для этой цели были поставлены 2 серии опытов.

1 серия. Специально разведенной культурой сапролегнии была заражена лента живой и лента мертвой икры окуня, а частичка ленты была помещена в банку с зараженной сапролегнией верховкой. В течение 20 дней при температуре 15—17° ни в одной из этих банок сапролегния не появилась на икре окуня (ни на живой, ни на мертвой).

II серия. Для проверки качества культуры сапролегнии ею же была заражена икра плотвы, и в течение 10 дней она вся затянулась сапролегнией. Параллельно проводилось заражение пустых оболочек икры окуня, но и они в течение месяца не были заражены сапролегнией. Опыты с заражением икры окуня были повторены и в прудовой, и в водопроводной воде.

В 1951 г. обе серии опытов были повторены, но даже при длительности опыта в 1,5 мес. икра оставалась незараженной. При просмотре под микроскопом гифов грибка обнаружено не было.

В неблагоприятных условиях, при содержании вместе с икрой других рыб, икра окуня также погибла, но грибок, в отличие от икры других видов, она не покрылась.

Заслуживает внимания, что освобожденная от слизистой оболочки икра заражалась сапролегнией. Даже перед выклевом, когда оболочка, как было замечено, сильно разжижается и кое-где разрушается, икра окуня остается резистентной против сапролегнии. Это наводит на мысль, что предохраняет икру от заражения не самая оболочка, а какие-то выделяемые ею вещества.

Икра окуня очень стойка по отношению к обсыханию. В садок, куда икра была помещена в аппарате Чаликова на субстрате из веток ели, в течение 4 час. не было подачи воды. Икра находилась в слегка влажной атмосфере, на подсохшем субстрате. Оболочки икринок также начали подсыхать. После подачи воды развитие происходило нормально и отход не превышал обычного. Для выяснения степени устойчивости икры окуня к подсыханию нами был проделан небольшой опыт.

На край эмалированного блюда, куда была налита вода, были разложены несколько кусочков ленты икры. Всего было помещено 150 икринок, причем из них касалось воды 11. Через сутки отход составил 40%, а еще через сутки из живых начался выклев. Там, где личинки могли добраться до воды, они скатывались в нее, а где не могли, застревали между слизистыми оболочками и на следующий день погибали. Лишь через 3 суток оставшаяся икра погибла. Икра плотвы и леща при подсыхании гибнет через несколько часов. Таким образом, икра окуня, в отличие от икры других весеннерестующих рыб, способна в значительной степени сохраняться при обсыхании.

В результате резкого снижения температуры воздуха ночью 13 V 1954 (до 1°), утром большинство эмбрионов в икринках погибли, но все выклюнувшиеся личинки остались живы. Из этого можно заключить, что к резким колебаниям температуры более устойчивы уже выклюнувшиеся эмбрионы, чем находящиеся внутри икринок. Этот вопрос требует дополнительных исследований.

После резкого ночного похолодания некоторые эмбрионы еще оставались живыми, но движение их в икринке прекратилось и они казались погибшими. Воду с находящимися в ней кусочками ленты, где большинство эмбрионов были неподвижны и лишь некоторые слабо вращались (10—12°), мы стали нагревать с помощью лампы в 200 ватт с рефлектором. При подогревании до 17° подвижные эмбрионы стали вращаться в оболочках быстрее. При 19° стали оживать эмбрионы, ранее казавшиеся мертвыми. Они стали двигать хвостами, восстановилась деятельность сердца. Через 2—3 мин. при 20.1° 16 эмбрионов из 28 ожили, и еще через 2 мин. лишь 9 погибших остались неподвижными. При нагревании до 27° начался массовый выклев (в течение 2—3 час.). При 29° началась гибель. Эмбрионы перестали двигаться, а затем прекращалась деятельность сердца. Таким образом, мы подтверждаем наблюдения Привольнева (1935), который установил, что температура выше 28° является губительной для икры окуней.

За 3—4 дня до выклева оформившиеся эмбрионы начинают вращаться, большей частью против часовой стрелки. Грудные плавники зародыша неподвижны до выклева. В день выклева отмечено движение грудных плавников, благодаря которому личинки вращаются внутри икринок. На затылке у личинок имеется своеобразный бугорок, исчезающий после выклева.

По временам личинка как бы немного расправляется и отдыхает, причем продолжительность отдыха пропорциональна интенсивности предшествовавшего движения. Момент выклева зафиксирован на рисунках 4—5. Обычно он совершается следующим образом. Перед выклевом слизистая оболочка становится менее плотной и непрочной. Лента в это время легко разрывается, и при волнении чаш икры может упасть на дно и погибнуть от заиливания. Вот почему лента икры не прикрепляется к субстрату одним концом, а наматывается на него. Иначе большая часть ее могла бы погибнуть. На отдельных икринках слизистая оболочка становится в одном-двух местах более тонкой, как бы разрушается с внешней стороны. Обычно выход личинки происходит через эти места оболочки. При этом на оболочке, особенно в момент ее разрушения, поселяется большое количество различных простейших. А вокруг икринок скопляется множество парамесий.

Интересно отметить, что пустулы (слизистая оболочка икринок) долгое время остаются скрепленными в виде ленты и в лабораторных условиях, в водопроводной воде, сохраняются 1.5—2 мес., в прудах они исчезают через 1—2 дня после выклева. Это явление указывает на то, что слизистые оболочки, повидимому, разрушаются различными простейшими и рачками. Так как последние в водопроводной воде отсутствуют, то оболочки в ней сохраняются долгое время. Это же дает основание полагать, что разрушение оболочки этими организмами облегчает выклев эмбрионов.

Перед выклевом вращение эмбрионов становится более замедленным и чаще происходит вбуравливание головной выпуклости в оболочку икринок. Никогда эмбрион не выклеивается в местах соединения икринок, где оболочка толще. Сильным рывком личинка прорывает оболочку и вы-

совывает голову наружу. Затем следует продолжительный отдых. Потом усиленным вращательным движением протискивается наружу желточный мешок, а с ним и вся личинка. Это продолжается до одного часа.

Иногда выклев совершается хвостом вперед, в единичных случаях мы наблюдали выход личинки боком, при этом в момент выклева она сгибается вдвое.

Личинки окуня выклеваются хорошо сформированными. Они имеют развитые грудные плавники в виде больших круглых лепестков, длиной 0.3—0.45 мм, расположенных непосредственно позади головы. Линия прикрепления их еще параллельна оси тела. Перпендикулярной ей она становится лишь через 3 дня после выклева. Имеется большой полулунный рот. Количество сегментов тела 36—38. Личинка прозрачна. Глаза



Рис. 4. Момент выклева.

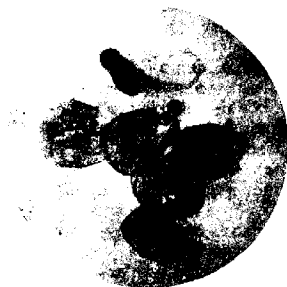


Рис. 5. Момент выклева.

сильно пигментированы.¹ Кровеносная система хорошо развита. Имеются 2 кровеносных кольца, сеть кровеносных сосудов на желточном мешке и в хвостовом отделе. Короткие жаберные крышки еще не закрывают двух последних жаберных дуг. Широкая плавниковая кайма начинается со спины над передним концом желточного мешка и охватывает весь задний конец тела до желточного мешка, оставляя прианальную выемку.

Общая длина личинки в момент выклева 4.8—6.1 мм. Желточный мешок 1—1.2 мм, большая жировая капля — 0.36—0.51 мм. Псевдобранхия состоит из одного лепестка.

Вышедшая из оболочки личинка лежит несколько секунд неподвижно на слизистой кладке или на дне; при этом иногда она поворачивается так же, как в икринке, против часовой стрелки. Затем личинка резко взмывает вверх под углом около 45°, иногда на 20—25 см, часто двигая плавниками и хвостом. Проплавав около поверхностной пленки минут 5, личинка пассивно падает на дно вниз головой и там лежит минуты 2 неподвижно, затем снова поднимается вверх.

Через сутки такого падения на дно уже не наблюдается. Личинка плавает в толще воды или у поверхности, лишь изредка опускаясь на небольшую глубину для отдыха. Мы не наблюдали длительного покоя личинок окуня, как это отмечал К. И. Казанский (1925). В то же время нельзя

¹ Но затем в садке личинки выклевались с глазами лишь слабо пигментированными.

согласиться с С. Г. Крыжановским (1948), который указывает, что личинки окуня сразу начинают вести активный пелагический образ жизни. Они вначале лежат неподвижно несколько минут, а затем в течение суток активно лишь поднимаются вверх, после этого пассивно опускаются вниз головой. Наличие жировой капли и больших грудных плавников позволяет личинке окуня долго плавать. Прозрачность тела и отсутствие значительной пигментации делают ее почти незаметной, что в большой степени предохраняет личинок от поедания. Шиндлер (Schindler, 1935) указывает, что личинки отдыхают на растениях или других подводных предметах. Нами никогда подобное явление не наблюдалось. Наоборот, личинки избегали зарослей и вообще всякого затемнения, так как, по нашим наблюдениям, они сразу после выклева стремятся к свету. Затенение одной половины сосуда с личинками всегда вызывало перемещение их в освещенную его часть. В толще воды личинки, как бы наталкиваясь на невидимую преграду, откатываются от границы неосвещенной части сосуда.

Наблюдения в Яхромском водохранилище показали, что личинки окуня после выклева, в возрасте нескольких суток, держатся на открытых местах. Это подтверждает И. В. Кучин (1900), установивший, что молодь окуня раньше личинок других весенненерестующих рыб удаляется от берега.

Освоение молодью окуня плеса является важным приспособлением. Молодь других весенненерестующих рыб (плотвы, щуки, леща и др.) заселяет в этот период прибрежную зону и заросли водной растительности. Таким образом, пищевая конкуренция мальков окуня с молодью других рыб ослабляется. Кроме того, в открытых частях водоема количество хищников всегда меньше, чем в зарослях.

Переход к активному питанию, по нашим наблюдениям, происходит на 3—4-е сутки, когда рассасывание желточного мешка произошло еще только на 30—40%. Сначала захватываются туфельки, эвглены, затем различные коловратки. В это время под микроскопом уже ясно заметен прорыв кишечной трубки.

Жаберный аппарат личинки похож на таковой взрослой рыбы, и она делает характерные дыхательные движения жаберными крышками. Рот уже принимает копечное положение и способен довольно широко открываться. На 5—6-й день становятся заметны перистальтические движения кишечника. Желточный мешок рассасывается полностью на 7—8-е сутки. В это же время появляется плавательный пузырь.

ВЫВОДЫ

1. Очень ранний срок переста окуня обеспечивает благоприятные условия питания его молоди. При этом ослабляется пищевая конкуренция с молодью других весенненерестующих рыб.

2. Кладка окуня формируется еще в яичнике перед выметом. Прочность кладки окуня, создаваемая особым механизмом соединения икринок, и наличие толстой слизистой оболочки обеспечивают отсутствие потерь при вымете и в дальнейшем ограничивают воздействие неблагоприятных факторов среды на икру.

3. Икра окуня благодаря наличию слизистой оболочки защищена от заражения сапролегнией и в значительной мере от хищных беспозвоночных.

4. Икра окуня не поедается другими рыбами, даже голодными, в то время как икра карповых охотно поедается ими.

5. Сам окунь не поедает своей икры, хотя окунь-годовик охотно питается икрой других рыб, предпочитая, однако, другой корм. Взрослый окунь ест икру других рыб лишь при отсутствии другой пищи.

6. Икра окуня обладает значительной стойкостью к обсыханию и колебаниям весенних температур.

7. При переходе личинки окуня к активному питанию запасы питательных веществ в их желточном мешке не исчерпаны и наполовину. Это предохраняет личинок от гибели при недостатке пищи.

8. Личинки окуня раньше молоди других видов озерных весеннепереступающих рыб осваивают открытые участки водоема, где меньше врагов и конкурентов, чем в зарослях.

9. Численное преобладание в благоприятной экологической обстановке самок окуня над самцами способствует повышению численности вида.

Перечисленные особенности биологии размножения способствуют созданию мощных популяций окуня в водоемах озерного типа.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1939. Обзор рыбного населения мелких озер Ленинградской области. Изв. ВНИОРХ, т. XXII.
- Васнецов В. В. 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища. Тр. биост. «Воро» АН СССР, в. 1.
- Дрягин П. А. 1934. Размеры рыб при достижении половой зрелости. Рыбн. хоз., № 4.
- Казанский К. И. 1925. Этюды по морфологии и биологии личинок рыб Нижней Волги. Тр. Астрах. ихт. лаб., т. V, в. 3.
- Крыжановский С. Г. 1948. Экологические группировки рыб и закономерности их развития. Тр. Инст. морфол., в. 3.
- Кулаев С. И. 1927. Наблюдения над изменениями семенников речного окуня в течение годового цикла. Русский зоологический журнал, т. VII, в. 1.
- Кучян И. В. 1900. О пище мальков некоторых рыб. Вестн. рыбн. пром., № 11.
- Мейер В. А. 1927. Наблюдения над годичными изменениями яичника у окуня. Русск. зоол. журн., т. VII.
- Привольнев Т. И. 1935. Влияние высоких температур на разные стадии развития икры окуня. Уч. зап. ЛГУ, т. I, в. 1.
- Сабангеев Л. П. 1911. Рыбы России. М.
- Себенцов В. М., И. В. Михеев и Е. В. Мейснер. 1953. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения водохранилищ на реках. Тр. ВНИИПРХ, т. VI.
- Черкас Б. И. 1950. Рыбоводство в естественных водоемах. М.
- Чиркова З. Н. 1955. О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище. В этом сборнике.
- Schindler O. 1935. Zur Biologie der Larven von Barschen und Hecht. Zoologischer Anzeig., 8, Supplementband.

Р. С. Сергеев, И. Е. Пермитин, А. А. Ястребков

О ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Настоящая статья написана по материалам, собранным зимой и весной 1953 г. в Волжском отроге Рыбинского водохранилища. Всего исследовано 263 самки, относящиеся к 9 видам: лещ — 19 экз., синец — 23, чехонь — 53, плотва — 42, густера — 17, судак — 33, окунь — 38, щука — 9, налим — 29.

Главной задачей работы было выяснение вопроса, насколько отразились на плодовитости рыб, обитавших когда-то в реках, новые условия водохранилища. В литературе мы не нашли указаний о плодовитости рыб, населявших участки Верхней Волги, Шексны и Мологи, на месте которых сейчас расположено водохранилище.

Сравнивать свои данные мы можем только с данными, относящимися к Средней Волге, полагая, что по своей плодовитости средневожские рыбы не отличаются резко от верхневолжских. Одновременно проведено сравнение плодовитости рыб из нашего водохранилища и из других водоемов.

Для каждого из перечисленных видов определены абсолютная и относительная плодовитость, размеры икринок и коэффициент зрелости (для рыб, имеющих половые продукты в IV стадии зрелости) и установлен характер зависимости этих показателей от размеров и возраста рыб. Диаметр икринок измерялся под лупой при увеличении $\times 2.65$, а при измерении икры щуки $\times 1.15$; измерения производились с помощью винтового окуляр-микрометра ($\times 15$). Абсолютная плодовитость определялась путем пересчета икры в навеску от 0.2 до 1 (для щуки 5 г) и дальнейшей экстраполяции на весь ястык. Величина навески определялась размерами как икринок, так и самой рыбы.

Путем контрольных пересчетов установлено, что принятая нами методика дает надежные результаты. При вычислении коэффициента зрелости брался вес яичников, фиксированных в формалине, так как в экспедиционных условиях они не всегда могли быть взвешены. Величины коэффициента зрелости, вычисленные по весу фиксированных гонад, имели допустимое расхождение с величинами, вычисленными по весу свежих гонад.

При анализе плодовитости различных размерных групп рыб мы для карповых и щуки указывали длину до конца чешуйного покрова, для судака и окуня длину до основания лучей хвостового плавника, для налима абсолютную длину.

Возраст исследованных самок леща, синца и густеры определен А. А. Остроумовым, возраст плотвы и щуки Л. И. Васильевым, судака — М. И. Моисеевым, окуня — Л. Ф. Коноваловой; сведения о сроках нереста

и характере икротетания рыб сообщены нам Л. К. Захаровой. Всем поименованным товарищам мы выражаем глубокую признательность.

Лещ (*Abramis brama* L.)

В настоящее время лещ — важнейшая промысловая рыба в Рыбинском водохранилище. Рыбинский лещ характеризуется медленным темпом роста и, в связи с этим, поздним половым созреванием: самки становятся половозрелыми в возрасте 9—10 лет. В Аральском море (Морозова, 1952) массовое созревание самок наступает в возрасте 5 лет, в Азовском море (Троицкий, 1935) — в возрасте 5—6 лет, в Средней Волге (Шапошникова, 1948) — в возрасте 8—9 лет, в оз. Ильмень (данные Вильсона, опубликованные Шапошниковой, 1948) — в возрасте 6—7 лет, в Сямозере (Потапова, 1951) — на 7—8-м году жизни; наиболее ранний возраст массового полового созревания — 4 года — отмечен для днепровского леща Ф. Д. Великохатко (1944).

Характер икротетания у рыбинского леща не позволяет отнести его к группе порционно мечущих рыб. По данным Л. К. Захаровой (1955), в Рыбинском водохранилище наблюдается один нерестовый подход леща. В 1953 г. в Волжском отроге нерест леща отмечен 16—17 V. П. А. Дрягин (1949, 1952) пишет, что в течение весны ильменский лещ имеет 3 нерестовых подхода. Однако автор подчеркивает, что это не является следствием порционного икротетания.

Для основной массы ильменского леща свойственно единовременное икротетание, и лишь редкие экземпляры, не более 6—8%, действительно сохраняют все признаки порционного икротетания. У таких самок перед нерестом отмечены следующие 4 группы икринок: а) крупные желтые икринки, близкие к зрелости, до 1—1.2 мм в диаметре; б) мелкие, сравнительно малочисленные, незрелые икринки светлой окраски в начале фазы первоначального накопления желтка, до 0.2—0.4 мм; незрелые икринки средних размеров белого цвета в конце фазы накопления желтка, до 0.5—0.5 мм; в) многочисленные, очень мелкие синеватые овоциты генерации следующего года в фазе однослойного фолликула, до 0.1—0.2 мм в диаметре. К сожалению, Дрягин не указывает количественного соотношения икринок разных размеров.

Среди 19 исследованных нами самок у 3 икра ясно подразделялась по размерам на 3 категории: 1) зрелые икринки (условно 1-я порция), диаметром 1.03—1.58 мм; 2) более мелкие, бледноокрашенные икринки (условно — 2-я порция), диаметром 0.63—1.07 мм; 3) невидимые невооруженным глазом икринки тех же приблизительно размеров, какие указаны для аналогичной категории Дрягиным (0.13—0.21 мм, в среднем 0.17 мм). Н. И. Сыроватская (1949) указывает, что размеры икринок 1-й порции донского леща колебались от 0.9 до 1.49 мм, а 2-й порции — от 0.46 до 1.13 мм.

Наши данные, в сравнении с показателями порционности икротетания аральского и донского леща, убеждают в том, что у рыбинского леща лишь в слабой степени выражена тенденция к порционному икротетанию. Если у рыбинского леща количество икринок 2-й порции составило всего от 1.5 до 8.5% от общего количества икринок, то, по данным П. Н. Морозовой (1952), на долю мелких икринок 2-й порции у аральского леща приходилось от 30.8% до 41% и, по данным Н. И. Сыроватской (1949), у донского леща — от 31.5 до 36.8%. Однократность икротетания рыбинского леща подтверждается также характером изменения коэффициента

зрелости. Уже в октябре половые продукты большинства самок находятся в IV стадии зрелости, и величина коэффициента зрелости не отличается существенно от таковой в преднерестовое время (табл. 1), что характерно для однократно мечущих рыб.

Таблица 1

Коэффициент зрелости леща

| №№ рыб | Даталова 1953 г. | Длина (см) | Вес (г) | Коэффициент | Диаметр икринок (мм) | | |
|--------|------------------|------------|---------|-------------|----------------------|-------|------|
| | | | | | средн. | макс. | мин. |
| 532 | 4 X | 39.5 | 1470 | 8.6 | 1.3 | 1.5 | 1.21 |
| 581 | 9 X | 37.6 | 1141 | 7.8 | 1.21 | 1.32 | 1.05 |
| 609 | 10 X | 39.5 | 1420 | 9.3 | 1.18 | 1.27 | 0.97 |
| 611 | 10 X | 38.5 | 1248 | 10.6 | 1.17 | 1.37 | 1.09 |
| 628 | 11 X | 39 | 1163 | 8.2 | 1.1 | 1.22 | 0.97 |
| 627 | 11 X | 36.4 | 997 | 5.5 | 1.02 | 1.1 | 0.92 |
| 5 | 29 I | 45.4 | 2071 | 11.2 | 1.08 | 1.27 | 0.81 |
| 28 | 22 I | 35.5 | 907 | 11.8 | 1.46 | 1.55 | 0.7 |
| 28 | 24 IV | 38.6 | 1199 | 9.6 | 1.22 | 1.34 | 1.09 |
| 13 | 8 IV | 37.5 | 1322 | 9.9 | 1.32 | 1.58 | 1.08 |
| 178 | 8 IV | 39.7 | 1514 | 7.5 | 1.32 | 1.42 | 1.2 |
| 1 | 12 V | 36 | 968 | 10.3 | 1.31 | 1.48 | 0.75 |

Таблица 2

Плодовитость леща (однократное икротечение)

| | Длина (см) | | | | | | |
|------------------------|------------|------------|------------|-----------|-------|-------|-------|
| | 33—35 | 35—37 | 37—39 | 39—41 | 41—43 | 43—44 | 45—47 |
| Средний вес (г) | 957 | 1031 | 1215 | 1468 | — | — | 2071 |
| Количество икринок | 1 | 7 | 5 | 3 | — | — | 1 |
| Колебания плодовитости | — | 87.9—124.2 | 85.8—169.2 | 126—177.4 | — | — | — |
| Средняя плодовитость | 106.8 | 99.8 | 126.3 | 154 | — | — | 275.3 |

В связи с тем, что лещ Рыбинского водохранилища нерестится однократно (табл. 2), его абсолютная плодовитость значительно меньше, чем у аральского (Морозова, 1952) и допского (Сыроватская, 1949) леща, имеющих порционные икротечения, немного меньше, чем у средневожжского (Лукин, 1948) и близка к плодовитости леща из Сямозера (Карело-Финская ССР, Потапова, 1951), где лещ также мечет однократно. Плодовитость леща дельты Волги (Кононов, 1941) выше, чем плодовитость рыбинского, хотя первый имеет также единовременный нерест. Здесь сказывается различие условий существования этого вида в разных водоемах. Плодовитость леща зависит от возраста самок (табл. 3).

С возрастом плодовитость увеличивается. Исключение представляют 11-годовики, плодовитость которых, как и средняя длина тела, оказалась несколько меньше, чем у 10-годовиков. Вероятно, это объясняется недостаточностью количества исследованных самок.

Таблица 3

Зависимость плодовитости леща от возраста самок

| Возраст | 8 | 10 | 11 | 12 | 18 |
|-------------------------|-------|------------|------------|------------|-------|
| Абсолютная плодовитость | 106.7 | 133.5 | 109.4 | 150.4 | 158.6 |
| Колебания | — | 87.6—177.4 | 85.8—147.7 | 98.4—275.3 | — |
| Длина (см) | 34.5 | 37.4 | 37.1 | 40.1 | 39.5 |
| Колебания | — | 35.5—39.5 | 36—39 | 36.7—45.4 | — |

Синец (*Abramis ballerus* L.)

Синец широко распространен в Рыбинском водохранилище, и численность его здесь достаточно велика. Являясь планктонофагом, он имеет вполне достаточную кормовую базу, что обеспечивает его хороший рост в водохранилище (Васильев, 1955). Промыслом используется мало. Это в значительной мере способствует сохранению старших возрастных групп в составе стада рыбинского синца. В результате хорошего роста и недостаточного промыслового использования в составе уловов синца преобладают крупные улитанные рыбы. Исследованные нами самки имели длину тела от 27 до 34.5 см.

Средневолжский синец (Лукин и Штейнфельд, 1949) растет значительно медленнее рыбинского. В результате сильных заморозов, наблюдавшихся в 1939—1942 гг., численность средневолжского синца резко сократилась, и в период 1944—1947 гг., когда Лукин и Штейнфельд определяли его плодовитость, состав его уловов характеризовался преобладанием молодых мелких рыб. Это обстоятельство затрудняет сравнение плодовитости рыбинского и средневолжского синца. Исследованные Штейнфельд синцы из Средней Волги имели длину от 18 до 24 см; абсолютная плодовитость их колебалась в пределах от 4.4 до 25.4 тыс. икринок, а относительная от 44 до 129 тыс. Синцы из Рыбинского водохранилища, исследованные нами, имели абсолютную плодовитость от 17.7 до 89.5 тыс. и относительную от 51 до 128 тыс. икринок.

Рыбинский синец значительно крупнее также и ильменского. Для половозрелых самок из оз. Ильмень И. С. Титенков (1940) указывает размеры от 20 до 30 см, причем в классах 28—29 и 29—30 см было всего по одному экземпляру. Это дает основание считать, что по существу размеры самок ильменского синца колеблются в пределах 20—28 см. К сожалению, Титенков не приводит размеров самок, у которых была определена плодовитость. Абсолютная плодовитость ильменского синца, вычисленная на основании подсчета икры у 100 экз., равна в среднем 11 257 икринок, с колебаниями от 4232 до 25 364. Размер икринок колеблется от 1.13 до 1.46, в среднем 1.33 мм. Диаметр икринок рыбинского синца колеблется, по нашим данным, от 1.11 до 1.46 мм. По Сабанееву (1911), плодовитость синца — приблизительно 60 тыс. икринок. П. Ф. Домрачев и И. Ф. Правдин (1926) у самки ильменского синца длиной 37 см нашли более 70 тыс. икринок.

Сопоставление наших материалов с литературными данными показывает, что синец Рыбинского водохранилища по абсолютной плодовитости превосходит синца из других водоемов (рис. 1).

Таблица 4

Зависимость плодовитости снйца от длины тела

| Количество экземпляров | Длина (см) | | | |
|--------------------------------|------------|-----------|-----------|-----------|
| | 26.5—28.5 | 28.5—30.5 | 30.5—32.5 | 32.5—39.5 |
| | 8 | 9 | 4 | 2 |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) | 25.45 | 45.8 | 65.7 | 86.4 |
| Колебания (тыс.) | 17.7—35.6 | 30.2—63 | 49—75 | 83.3—89.5 |
| Относительная плодовитость . . | 69 | 106 | 119 | 126 |
| Колебания | 51—92 | 73—151 | 115—128 | 125—128 |
| Коэффициент зрелости | 8.2 | 11.5 | 14.7 | 16.2 |
| Колебания | 6.1—11.1 | 7.9—15.2 | 14.3—15.1 | 15.2—17.3 |
| Диаметр икринок (мм) | 1.36 | 1.32 | 1.44 | 1.48 |
| Колебания (мм) | 1.29—1.39 | 1.11—1.44 | 1.39—1.46 | 1.40—1.46 |

Таблица 5

Зависимость плодовитости снйца от веса тела

| Количество экземпляров | Вес (г) | | | | | | |
|-------------------------------------|-----------|-----------|-----------|---------|-----------|-------------|---------|
| | 310—370 | 370—430 | 430—490 | 490—550 | 550—610 | 610—670 | 670—730 |
| | 4 | 9 | 4 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| Абсолютная пло- довитость (тыс.) | 23.2 | 35.7 | 46.9 | 63 | 69.4 | 79.2 | 89.5 |
| Колебания (тыс.) | 17.7—28.7 | 20.5—61.4 | 35.3—57.7 | — | 64.8—74.1 | 75.054—83.3 | — |
| Относительная плодовитость . . | 68 | 89 | 110 | 120 | 122 | 120 | 128 |
| Колебания | 56—80 | 53—151 | 80—133 | — | 115—128 | 115—125 | — |
| Диаметр икри- нок (мм) | 1.36 | 1.34 | 1.32 | 1.38 | 1.42 | 1.46 | 1.40 |
| Колебания (мм) . | 1.34—1.39 | 1.16—1.44 | 1.11—1.44 | — | 1.39—1.46 | 1.45—1.46 | — |
| Коэффициент зре- лости | 8.0 | 10.1 | 11.6 | 14.0 | 14.7 | 15.2 | 17.3 |
| Колебания | 6.8—9.2 | 6.1—15.2 | 9.0—14.7 | — | 14.6—14.8 | 15.1—15.2 | — |

Таблица 6

Изменение плодовитости снйца с возрастом

| Количество экземпляров | Возраст | | | |
|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|------|
| | 7 | 8 | 9 | 11 |
| | 7 | 13 | 2 | 1 |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) . | 26.9 | 48.8 | 69.9 | 89.5 |
| Колебания (тыс.) | 17.7—35.6 | 20.5—33.3 | 64.8—75 | — |
| Относительная плодовитость . . . | 72 | 106 | 115 | 128 |
| Колебания | 51—92 | 53—133 | 115—115 | — |
| Диаметр икринок (мм) | 1.37 | 1.34 | 1.46 | 1.40 |
| Колебания (мм) | 1.34—1.40 | 1.11—1.45 | 1.46—1.46 | — |
| Коэффициент зрелости | 8.4 | 11.9 | 14.9 | 17.3 |
| Колебания | 6.6—11.1 | 6.1—15.2 | 14.8—15.1 | — |
| Длина (см) | 27.8 | 30.2 | 31.8 | 34.5 |
| Колебания (см) | 26.9—30.2 | 27.5—33.8 | 31.5—32.2 | — |

Абсолютная и относительная плодовитость, так же как и коэффициент зрелости, повышаются с увеличением длины тела и веса рыбы (табл. 4 и 5). Проявляется также тенденция к увеличению диаметра икринок с ростом рыб. Подобные же изменения плодовитости, коэффициента зрелости и диаметра икринок наблюдаются и с увеличением возраста рыб (табл. 6).

Синцу Рыбинского водохранилища свойствен однократный нерест. Нерест синца происходит в сжатые сроки, в конце апреля — начале мая. У синца не наблюдается дифференциации икринок на размерные группы даже в той небольшой степени, как у леща.

Чехонь (*Pelecus cultratus* L.)

Чехонь, так же как и синец, широко распространена в Рыбинском водохранилище. В настоящее время численность ее стада высока, в то время как промысловое использование ее запасов незначительно. По данным А. Г. Поддубного (1955), в уловах 1953 г. преобладали старшие возрастные группы, 7—8—10-годовики. Рыбинская чехонь крупная, хорошо упитанная: длина до конца чешуйного покрова у большинства исследованных рыб около 30 см, вес 300—500 г; очень нередко экземпляры длиной 40—43 см и весом 700—900 г.

Биология размножения рыбной чехони пока еще мало изучена. Основная масса чехони в Рыбинском водохранилище, судя по состоянию половых продуктов, должна нереститься в июне. Для нас пока непонятен факт нахождения самок чехони в IV стадии зрелости в конце июля и середине августа. Подобное явление мы наблюдали как в Рыбинском, так и в Угличском и Ивановском водохранилищах.

Плодовитость определена у 53 экз. чехони. Большинство из них собрано в Волжском отроге. Только 6 самок пойманы в устье р. Ухры, на

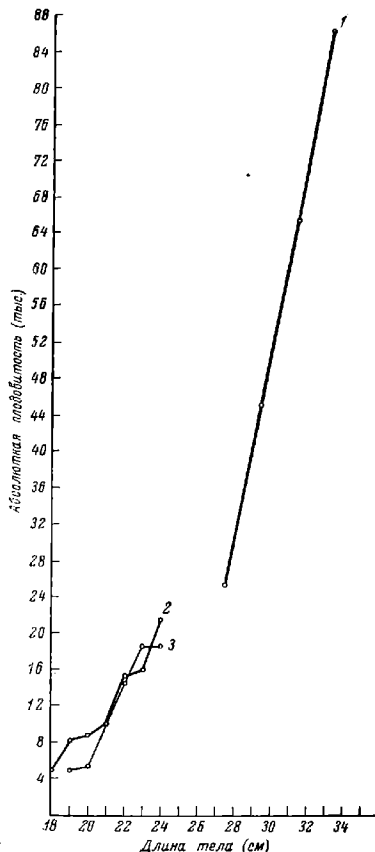


Рис. 1. Плодовитость синца.

1 — Рыбинское водохранилище (Берон); 2 — Средняя Волга (Тетюши); 3 — Кама (Мансурово).

Таблица 7

Абсолютная плодовитость чехони (в тыс.)

| Средний вес (г) Количество экземпляров | Длина (см) | | | | | | | | | | | | | |
|---|------------|------|------|------|------|------|------|----|------|----|------|------|------|------|
| | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
| 195 | 1 | 1 | 2 | 13 | 10 | 5 | 3 | — | 506 | — | 648 | 684 | 710 | 764 |
| 1 | — | — | 2 | 13 | 10 | 5 | 3 | — | 2 | — | 2 | 4 | 5 | 2 |
| (мин. | — | — | 19,8 | 20,7 | 27 | 27,2 | 35,4 | — | 45,5 | — | 53,9 | 58,3 | 62,6 | 68,6 |
| макс. | — | — | 29,3 | 38,2 | 41,2 | 61,7 | 64,1 | — | 96,1 | — | 74,7 | 82,4 | 85,3 | 80,8 |
| средн. | 17,1 | 24,7 | 24,6 | 29,7 | 38,2 | 41,8 | 45,2 | — | 70,8 | — | 64,2 | 59,0 | 57,3 | 58,5 |
| плотности | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| оплодотв. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| II | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| III | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| IV | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| V | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| VI | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| VII | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| VIII | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| IX | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| X | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| XI | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| XII | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

восточном берегу водохранилища. У подавляющего большинства исследованных рыб, у 48 экз., половые продукты находились в IV стадии зрелости; у 2 экз. в III стадии; 2 самки имели половые продукты в III—IV стадиях и 2—IV—V.

Чехонь Рыбинского водохранилища отличается высокой абсолютной и относительной плодовитостью, что подтверждается табл. 7 и особенно наглядно видно на рис. 2. На этом рисунке сопоставлены данные А. В. Лукина, К. И. Васянина и Ю. С. Попова (1950) с нашими. Плодовитость рыбинской чехони несомненно выше плодовитости средневожской, камской и азовской (Лукин и др., 1950; Тихонов, 1928). У днепровской чехони (Сыроватская, 1927) плодовитость также меньше, чем у рыбинской. Аральская чехонь (Летичевский, 1946) размером 26—31 см (пределы, в которых возможно надежное сравнение) более плодотворна, чем рыбинская соответствующих размеров.

Домрачев и Правдин (1926) для самки чехони из р. Мсты (бассейн р. Волхова) длиной 25,7 см указывают абсолютную плодовитость 19,4 тыс. Самый мелкий в нашем материале экземпляр, длиной 26,7 см, имел плодовитость 17,1 тыс. Повидимому, плодовитость волховской чехони близка к плодовитости рыбинской.

При рассмотрении изменчивости некоторых показателей, связанных с плодовитостью (табл. 8), обнаруживается следующее. Абсолютная плодовитость закономерно увеличивается с увеличением размеров и веса чехони. Коэффициент корреляции между длиной тела и плодовитостью чехони Рыбинского водохранилища равен 0,75, чехони бассейна Азовского моря — 0,82 (Тихонов, 1928). При увеличении длины рыбинской чехони на 1 см число икринок увеличивается в среднем на 3430, у донской на 3947.

Коэффициент корреляции между весом тела и плодовитостью чехони Рыбинского водохранилища равен 0,78, донской 0,79. Увеличение веса рыбинской чехони на 1 г вызывает увеличение числа икринок в среднем на 115, тогда как у донской на 84 икринки.

Как видно по нашим данным, с ростом рыб проявляется тенденция к увеличению коэффициента зрелости самок, что не согласуется с

данными М. А. Летичевского (1946), отметившего для аральской чехони понижение коэффициента зрелости по мере роста рыб. Закономерных изменений относительной плодовитости с ростом рыб не установлено. Диаметр яиц у рыбинской чехони постепенно увеличивается с увеличением веса особи

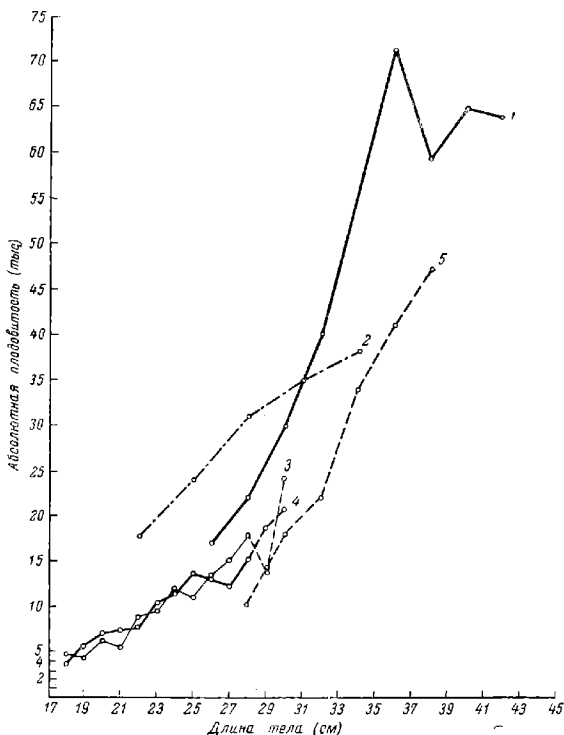


Рис. 2. Плодовитость чехони.

1 — Рыбинское водохранилище (Борок); 2 — Аральское море; 3 — Тетюши (Средняя Волга); 4 — Мансурово (Кама); 5 — Азовское море (Дон).

(табл. 8), а следовательно, и длины тела. Подобное явление отмечено у аральской и азовской чехони.

Табл. 9 показывает возрастание коэффициента зрелости у одноразмерных особей в течение зимы и начала весны. Имея в виду указание Летичевского на порционность икрметания аральской чехони, что, впрочем, не подкреплено им фактическими данными, и то обстоятельство, что П. А. Дрягин (1949) условно относит чехонь к группе рыб с нерестом переходного типа от порционного икрметания к единовременному, — мы обратили особое внимание на размерный состав икры рыбинской чехони.

Таблица 8

Плодовитость и вес тела чехони

| Количество экземпляров | Вес (г) | | | | |
|--|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | 250—350 | 350—450 | 550—650 | 650—750 | 750—850 |
| | 23 | 7 | 5 | 6 | 6 |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) | 31.8 | 39.9 | 52.9 | 62.6 | 69.9 |
| Колебания (тыс.) | 19.8—61.7 | 27.2—64.1 | 32.6—96.3 | 38.3—82.4 | 53.3—85.3 |
| Коэффициент зрелости | 8.81 | 10.1 | 10.0 | 9.7 | 11.4 |
| Колебания | 5.2—12.2 | 7.1—14.4 | 5.9—15.7 | 7.7—18.6 | 9.7—12.3 |
| Диаметр икринок (мм) | 1.24 | 1.32 | 1.37 | 1.39 | 1.45 |
| Колебания (мм) | 1.03—1.48 | 1.08—1.48 | 1.17—1.50 | 1.23—1.53 | 1.36—1.55 |
| Относительная плодовитость | 105 | 82 | 87 | 90 | 89 |
| Колебания | 79—182 | 77—172 | 50—169 | 54—126 | 66—112 |

Таблица 9

Изменение коэффициента зрелости и диаметра яиц чехони в течение зимнего и весеннего периодов 1953 г.

| Дата вылова | Длина (см) | Вес (г) | Вес фиксированных гонад (г) | Средний диаметр яиц (мм) | Коэффициент зрелости |
|-------------|------------|---------|-----------------------------|--------------------------|----------------------|
| 3 I | 30.3 | 304 | 25.8 | 1.24 | 8.5 |
| 3 V | 30.5 | 314 | 38.4 | 1.43 | 12.2 |
| 6 I | 39.3 | 650 | 43.0 | 1.50 | 6.6 |
| 9 IV | 39.5 | 715 | 97.5 | 1.41 | 13.6 |
| 17 I | 30.6 | 321 | 37.5 | 1.48 | 11.7 |
| 3 V | 30.5 | 314 | 38.4 | 1.43 | 12.2 |
| 29 I | 30.3 | 278 | 19.3 | 1.11 | 6.9 |
| 3 V | 30.5 | 314 | 38.4 | 1.43 | 12.2 |

Дрягин (1949) приводит следующие доводы в пользу наличия порционного икрометания у пильмесской чехони.

1. Наличие в яичниках перед нерестом у некоторых особей икринок разного диаметра, кроме резервных овоцитов; одни из них имеют диаметр от 1.0 до 1.5 мм, другие от 0.3 до 0.7 мм, причем 2-я группа немногочисленна.
2. Очень быстрый вымет икры.
3. Нерест происходит при высокой температуре.
4. Наличие у чехони других водоемов, например Аральского моря, порционного икрометания.

Дрягин не приводит, к сожалению, количественного соотношения 1-й и 2-й групп икринок, ограничиваясь лишь указанием на немногочисленность 2-й группы. Неясное указание на тенденцию к порционному икрометанию у средневожжской чехони мы находим у Лукина и Штейнфельд (1949). Авторы пишут, что из 70 исследованных самок 26 имели икринки различной величины. Однако они не приводят ни данных о размерах икринок разных категорий, ни численного соотношения этих категорий.

У подавляющего большинства экземпляров, просмотренных нами, икра в яичниках была однородной. Только у 3 особей отмечено 2 группы яиц, резко отличающихся по величине их диаметра. Мелкие икринки (условно 2-я порция) были хорошо видны невооруженным глазом. В табл. 10 приведены данные, характеризующие плодовитость и размеры икринок трех из упомянутых выше самок. Заслуживает внимания факт, что все 3 экземпляра, включенные в табл. 10, пойманы в одном и том же месте: в восточной части водохранилища, в устье р. Ухры. Из этого места нами было исследовано всего 6 самок. Это дает основание предполагать, что у чехони в отдельных участках водохранилища может быть по-разному выражена тенденция к порционному икрометанию.

Из всех самок, добытых в Волжском отроге, только у одной (длина 29.9 см, вес 295 г, плодовитость, вычисленная по крупной икре, — 35 700, поймана 6 I 1953) отмечено много недоразвитой икры, резко выделяющейся своей прозрачностью среди массы более крупных и непрозрачных икринок IV стадии зрелости. На 40 нормальных икринок (диаметр 1.12—1.41 мм, в среднем 1.3 мм) приходилось 5 мелких (диаметр 0.77—0.91 мм, в среднем 0.85 мм).

Материал, которым мы располагаем, недостаточно велик для того, чтобы делать решительные выводы о характере икрометания чехони Рыбинского водохранилища. Однако уже теперь можно сказать, что по типу нереста чехонь отличается от большинства других карповых Рыбинского водохранилища, переступающих однократно. Наши материалы подтверждают мнение Дрягина, относящего чехонь к группе рыб с нерестом переходного типа.

Таблица 10

Характеристика плодовитости и икры рыбинской чехони на устье р. Ухры улова 1 VI 1953

| Дл. на до- конца че- хунного покрыла (см) | Вес (г) | Абсолют- ная пло- довит- ность (тыс.) | Число крупных икринок (тыс.) | % круп- ных ик- ры в яич- нике | Диаметр крупной икры (мм) | | Диаметр мелкой икры (мм) | |
|---|---------|---|---------------------------------------|---|---------------------------|-------|--------------------------|----------------------|
| | | | | | средн. | макс. | средн. | макс. |
| 31.8 ¹ | 868 | 63.2 | 58.1 | 92 | 1.34 | 1.41 | 0.96 | 1.06 |
| 31.6 | 843 | 96 | 35.3 | 98 | 1.50 | 1.62 | 1.03 | 1.10 |
| 26.7 | 195 | 17.1 | 16.2 | 88 | 1.36 | 1.65 | 0.92 | 1.01 |
| | | | | | | | | 0.72 0.96 0.82 |

¹ У этой самки были промерены также диаметры совершенно мелких, резервных (по Дрягину) овоцитов. Их средний диаметр 0.17, максимальный 0.30, минимальный 0.08 мм. Баричин размерам овоцитов этой группы велики. Наиболее крупные из них приближаются по величине к икринкам 2-й порции Дрягина, для которой этот автор установил пределы 0.3—0.7 мм.

Плотва (*Rutilus rutilus* L.)

По наблюдениям Л. И. Васильева (1955), плотва Рыбинского водохранилища характеризуется более медленным ростом, чем средневолжская. Вероятно, менее благоприятные условия роста оказывают влияние и на плодовитость: у рыбинской плотвы плодовитость заметно меньше, чем у средневолжской (табл. 11 и рис. 3).

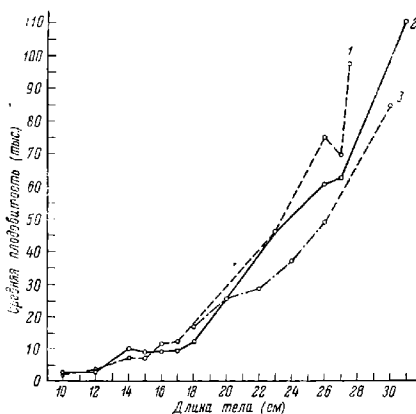


Рис. 3. Плодовитость плотвы.

1 — Средняя Волга (по Штейнфельду); 2 — Средняя Волга (по Васинину); 3 — Рыбинское водохранилище (Борон).

П. Ф. Домрачев и И. Ф. Правдин (1926) для ильменской плотвы длиной 17.4 см приводят абсолютную плодовитость в 11 тыс., для рыбы длиной 15.6 см — 10.5 тыс. икринок. В низовьях Днепра плодовитость плотвы колеблется от 6 до 44 тыс. икринок для рыб размером 18—28 см абсолютной длины (Сыроватская, 1927). У рыбинской плотвы абсолютная плодовитость больше, чем у ильменской и нижнеднепровской.

Таблица 11

Абсолютная плодовитость плотвы Рыбинского водохранилища и Средней Волги (тыс.)

| | Длина (см) | | | | | | |
|------------------------------|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 17—19 | 19—21 | 21—23 | 23—25 | 25—27 | 27—29 | 29—31 |
| Рыбинское водохранилище | | | | | | | |
| Количество экземпляров . . . | 1 | 16 | 21 | 4 | 1 | — | 1 |
| Плодовитость { | мин. . . . | — | 19.4 | 20.7 | 34.3 | — | — |
| | макс. . . . | — | 31.3 | 41.0 | 38.1 | — | — |
| | средн. . . . | 16.0 | 25.3 | 28.5 | 36.6 | 48.6 | 83.8 |
| Средняя Волга | | | | | | | |
| Плодовитость (средн.) . . . | 20 | 28.4 | 38.9 | 57.1 | 70.4 | 95.3 | — |

Относительная плодовитость плотвы Средней Волги (табл. 11) колеблется от 75 до 202 и в среднем равна 133 икринок на 1 г веса тела рыбы; у днепровской плотвы (Сыроватская, 1927) средняя относительная плодовитость равна 127, у плотвы р. Вятки (Дрягин, 1928) — 131.

Таблица 12

Изменение относительной плодовитости, диаметра икринок и коэффициента зрелости плотвы с ростом тела

| | Длина (см) | | | | | |
|--------------------------------------|------------|-----------|-----------|-----------|-------|-------|
| | 17—19 | 19—21 | 21—23 | 23—25 | 25—27 | 29—31 |
| Относительная плодовитость | 145 | 135 | 123 | 126 | 129 | 129 |
| Колебания | — | 69—166 | 88—157 | 120—141 | — | — |
| Диаметр икринок (мм) | 1.33 | 1.33 | 1.31 | 1.32 | 1.22 | 1.42 |
| Колебания | — | 1.10—1.44 | 1.10—1.50 | 1.12—1.48 | — | — |
| Коэффициент зрелости | 18.9 | 12.2 | 12.2 | 12.3 | 9.1 | 12.8 |
| Колебания | — | 6.5—15.2 | 7.7—15.2 | 10.7—15.1 | — | — |

Вычисленная нами относительная плодовитость рыбинской плотвы (табл. 12) в среднем равна 128, минимальная — 69, максимальная — 166. Абсолютная плодовитость плотвы закономерно увеличивается с ростом. Подобная закономерность не обнаружена при сопоставлении относительной плодовитости, диаметра икринок и коэффициента зрелости плотвы с длиной тела. Аналогичную картину дает сравнение перечисленных показателей с возрастом рыб (табл. 13).

Таблица 13

Изменение плодовитости плотвы с возрастом

| Количество экземпляров | Возраст | | | | |
|---|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| | 6 | 8 | 16 | 10 | 2 |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) | 23 | 27.5 | 27.1 | 30.1 | 35.1 |
| Колебания (тыс.) | 19.5—31.1 | 20.8—31.3 | 16—38.1 | 20.7—41 | 34.3—36.0 |
| Относительная плодовитость | 125 | 140 | 127 | 125 | 122 |
| Колебания | 88—166 | 98—164 | 69—157 | 97—146 | 120—124 |
| Диаметр икринок (мм) | 1.35 | 1.31 | 1.28 | 1.37 | 1.34 |
| Колебания (мм) | 1.28—1.43 | 1.21—1.41 | 1.10—1.50 | 1.24—1.48 | 1.29—1.39 |
| Коэффициент зрелости | 11.2 | 12.7 | 12.4 | 12.5 | 11.5 |
| Колебания | 7.7—13.5 | 10.5—14.9 | 6.5—15.2 | 11.0—15.1 | 10.7—12.4 |
| Длина до конца чешуйного покрова (см) | 202 | 209 | 213 | 220 | 232 |
| Колебания (см) | 191—212 | 199—225 | 172—250 | 204—233 | 231—233 |

Табл. 14 показывает увеличение коэффициента зрелости плотвы в течение преднерестового периода (1953 г.). Диаметр икринок исследованных рыб также увеличивается, но менее четко.

Таблица 14

Изменение коэффициента зрелости и диаметра икринок плотвы в течение зимнего периода

| Дата лова | Длина (см) | Вес (г) | Вес фиксированных гонад (г) | Средний диаметр икринок (мм) | Коэффициент зрелости |
|-----------|------------|---------|-----------------------------|------------------------------|----------------------|
| 6 I | 23.1 | 302 | 37.3 | 1.39 | 12.4 |
| 10 III | 23.0 | 280 | 36.8 | 1.37 | 13.2 |
| 6 I | 21.2 | 209 | 27.4 | 1.31 | 13.1 |
| 10 III | 21.2 | 246 | 34.4 | 1.35 | 14.0 |
| 12 I | 19.9 | 162 | 17.4 | 1.23 | 10.7 |
| 10 III | 19.9 | 187 | 25.3 | 1.39 | 13.5 |

Густера (*Blicca bjoerkna* L.)

В Рыбинском водохранилище густера является одним из наиболее обычных и широко распространенных видов. 1-й нерест густеры происходит в середине — конце мая; 2-й в начале—середине июня.

Мы определили плодовитость у 17 самок густеры, однако строгое разграничение икры по размерам (установление количественного соотношения порций) оказалось возможным только у весенних экземпляров (10 шт.).

Количество икринок 2-й порции у густеры, по нашим материалам, колеблется от 15.5 до 44.5%; у густеры из северной части водохранилища от 2 до 40% (Захарова, 1955); у средневолжской от 1 до 43% (Лукина и Штейнфельд, 1949); у ильменской от 33 до 62% (Дрягин, 1939). Таким образом, у густеры Рыбинского водохранилища по степени выраженности порционности икрометания близка к средневолжской. По данным Лукина и Штейнфельда (1949), густера из различных участков Средней Волги имеет различные показатели порционности икрометания. Подобное явление имеет место и в Рыбинском водохранилище. Размерный состав икры рыбьинской густеры представлен на рис. 4. Одновершинные кривые относятся к самкам, пойманным задолго до нереста, в начале или середине зимы (в нашем случае в январе).

В начале зимы четко выделялась по размерам только 1-я порция икринок, а может быть даже только часть ее, хотя, безусловно, и большая. 2-я порция формируется, очевидно, значительно позднее, из массы мелких резервных овоцитов. Наши наблюдения согласуются с наблюдениями Штейнфельда (1949), которая отмечает, что у густеры в зимнее время развитие икры задерживается, как это присуще, по видимому, всем порционно мечущим рыбам. По ее данным, вес яичников густеры в октябре и феврале одинаков.

Данные табл. 15 показывают, что величина коэффициента зрелости густеры за время с января по май значительно увеличивается. Такого увеличения коэффициента зрелости за этот период не наблюдается ни у одной другой одновременно мечущей рыбы. В январе коэффициент зрелости колебался от 2.8 до 5.1%, тогда как в мае от 6.7 до 17.0%. Следовательно, развитие отдифференцировавшейся уже в январе 1-й порции икры и формирование из резервных овоцитов 2-й порции сопровождается интенсивным нарастанием объема и массы яичников.

В табл. 16 сравниваются размеры икринок густеры из Рыбинского водохранилища и из оз. Ильмень. Различия между сравниваемыми объек-

тами заключается: во-первых, в несколько более крупных размерах икринок рыбной густеры; во-вторых, в заходжении размерных рядов икринок разных порций — эта особенность свидетельствует о более значительной изменчивости размеров икринок рыбной густеры.

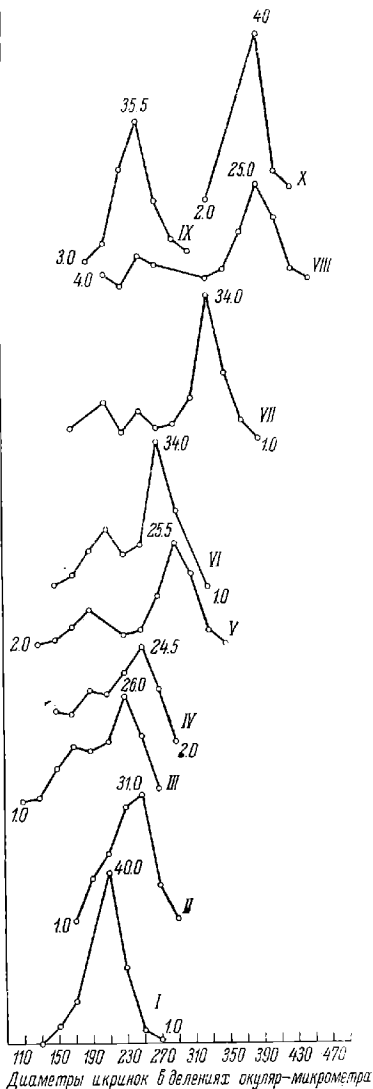
Приведенные наибольшие и наименьшие значения диаметров мы выбрали из всего имеющегося у нас материала.

Размах колебаний размеров овоцитов густеры следующего года у рыбной густеры, по нашему материалу, также шире, чем у ильменской. П. А. Дрягин для некоторых особей отмечал наличие трех порций икры. У рыбной густеры нам ни в одном случае не удалось с достоверностью установить присутствие 3-й порции, тогда как наличие 1-й и 2-й безусловно достоверно, хотя установление точных границ между отдельными порциями не может быть вполне объективным. Заходжение размерных рядов икринок разных порций естественно и реально.

Общая абсолютная плодовитость густеры из Рыбинского водохранилища колеблется от 39 808 до 160 660. Это отноди-

Рис. 4. Изменение размерного состава икры густеры в процессе развития гонады.

| Грофи: | Дата добычи (1955 г.) | Стадия эте- реста | Длина до- конечия уш- ного покрыва (мм) | Вес (г) | Общая пло- довитость (штук.) |
|--------|--------------------------|----------------------|--|---------|------------------------------------|
| I | 3 I | III | 178 | 149 | 27.21 |
| II | 6 I | III—IV | 188 | 154 | 32.625 |
| III | 6 I | IV | 190 | 180 | 36.812 |
| IV | 12 I | IV | 205 | 208 | 40.768 |
| V | 3 IV | IV | 274 | 337 | 160.66 |
| VI | 10 IV | IV | 234 | 337 | 80.22 |
| VII | 22 V | IV | 222 | 206 | 59.556 |
| VIII | 22 V | IV | 230 | 206 | 61.294 |
| IX | 22 V | IV | 220 | 263 | 28.412 |
| X | 22 V | IV | 212 | 211 | 37.786 |



не окончательно установленные пределы, так как определить общую плодовитость нам удалось лишь у 10, и то довольно крупных, экземпляров. Несмотря на ограниченность нашего материала, все же можно заключить, что различий в абсолютной плодовитости рыбиской и средневожской густеры нет. Об этом свидетельствуют цифры общей плодовитости одноразмерных рыб (табл. 17).

Таблица 15

Коэффициент зрелости и размеры икринок густеры, пойманной в январе 1953 г.

| № | Число сбора | Длина (см) | Вес (г) | Возраст | Средний диаметр икринок 1-й порции (мм) | Коэффициент зрелости |
|----|-------------|------------|---------|---------|---|----------------------|
| 2 | 3 | 17.8 | 149 | 6+ | 0.66 | 2.8 |
| 9 | 6 | 18.8 | 154 | 5+ | 0.75 | 4.2 |
| 12 | 6 | 19 | 180 | 5+ | 0.67 | 3.8 |
| 13 | 12 | 20.5 | 208 | 7+ | 0.80 | 5.1 |
| 24 | 22 | 19.3 | 173 | 6+ | 0.69 | 4.0 |

Таблица 16

Состав икры густеры

| | Оз. Ильмень (Дрягин, 1939) | Рыбинское водохранилище |
|---|----------------------------|-------------------------|
| I порция | 0.8—1.2 мм. | 0.93—1.48 мм. |
| II порция | 0.4—0.6 (0.7) | 0.51—1.08 мм. |
| III порция | 0.2—0.3 (0.4) | Не выделена. |
| Многочисленные почти микроскопические икринки, очевидно генерации следующего года | до 0.1—0.2 | 0.11—0.36 мм. |

Таблица 17

Общая плодовитость густеры Рыбинского водохранилища и Средней Волги (тыс.)

| | Длина (см) | | | |
|---|------------|------|------|------|
| | 20 | 21 | 22 | 23 |
| Рыбинское водохранилище | 49.9 | 56.7 | 56.3 | 70.8 |
| Средняя Волга (по Штейнфельд) | — | 50.9 | 64.6 | 70 |

На основании приведенных материалов можно сделать вывод, что за период существования водохранилища ни тип икрометания, ни плодовитость густеры не претерпели изменений.

Судак (*Lucioperca lucioperca* L.)

В последние годы судак в Рыбинском водохранилище составляет значительную часть промысловых уловов. Для рыбинского судака характерен хороший рост, что свидетельствует, повидимому, о благоприятных условиях питания.

Плодовитость определена нами у 33 самок судака размерами от 367 до 565 мм и весом от 457 до 2435 г, в возрасте от 7 до 9 лет. Наименьшая абсолютная плодовитость — 88 746 икринок — отмечена у самки длиной

35.5 см и весом 1324 г (возраст 8 лет); наибольшая плодовитость — 449 400 — у самки длиной 56.5 см и весом 2435 г. (возраст 8 лет). Насколько могут быть велики колебания плодовитости у судака, видно из табл. 18.

Таблица 18

Плодовитость судака из Волжского отрога

| № рыб | Длина (см) | Вес (г) | Абсолютная плодо- витель- ность (тыс.) | Возраст | Относитель- ная пло- дотель- ность | Вес го- над (г) |
|----------|---------------|---------|--|---------|---|--------------------|
| 134 | 455 | 1324 | 88,746 | 8 | 67 | 45.3 |
| 130 | 445 | 1410 | 255,450 | 8 | 181 | 139.4 |
| 4 | 445 | 1420 | 281,764 | 7 | 198 | 136.1 |
| 37 | 367 | 457 | 201,575 | — | 442 | 78.1 |

Особенно показательно сравнение плодовитости самок №№ 37 и 134.

Коэффициент зрелости и диаметр икринок судака постепенно увеличиваются в течение зимы и весны (табл. 19), не испытывая резких изменений. В табл. 20 представлена зависимость абсолютной и относительной плодовитости, диаметра икринок и коэффициента зрелости от длины и веса тела. Абсолютная плодовитость, несмотря на огромные индивидуальные колебания, в среднем тем выше, чем больше размеры и вес рыбы. Относительная плодовитость, диаметр икринок и коэффициент зрелости не находятся в такой ясной зависимости от размера и веса рыбы.

Таблица 19

Изменение коэффициента зрелости и диаметра икринок судака (возраст 7 лет)

| Дата вы- лова (1953 г.) | Длина (см) | Вес (г) | Вес фиксированного ястыка (г) | Средний диаметр икринок (мм) | Коэффи- циент зрелости |
|----------------------------|---------------|---------|----------------------------------|---------------------------------------|------------------------------|
| 29 I | 39.2 | 926 | 58.92 | 0.80 | 6.85 |
| 26 IV | 39.2 | 885 | 66.20 | 1.04 | 7.94 |
| 17 II | 43.0 | 1255 | 78.30 | 0.95 | 5.84 |
| 26 IV | 43.2 | 1230 | 98.40 | 0.90 | 7.98 |
| 24 II | 39.2 | 860 | 46.62 | 0.77 | 5.42 |
| 28 IV | 39.2 | 947 | 63.44 | 0.99 | 6.73 |
| 6 IV | 42.7 | 1240 | 82.85 | 0.93 | 6.68 |
| 26 IV | 42.8 | 1165 | 94.30 | 1.01 | 8.09 |

Судак из Рыбинского водохранилища при одних и тех же размерах имеет абсолютную плодовитость (табл. 21), сходную с плодовитостью средисволжского (Лукин и Штейнфельд, 1949) и донского судака и значительно меньшую, чем у судака из северного Каспия и Кубани. Признаков цорционного икрометания, установленных Дрягиным (1949) для ильменского судака, С. К. Трусковым (1949) для судака залива Пярну и М. П. Виролайненом (1946) для онежского, — у рыбинского судака мы не обнаружили. Размеры икринок типичны для однократно мечущей рыбы.

Таблица 20

Зависимость плодовитости судака от длины тела

| | Длина (см) | | | | | |
|---|------------|-------------|-------------|-------------|------------|---------|
| | 86—88 | 88—40 | 40—42 | 42—44 | 44—46 | 46—50,5 |
| Количество экзем- пляров | 1 | 9 | 10 | 6 | 6 | 15 |
| Абсолютная пло- довитость (тыс.) . . | 201.6 | 151.6 | 172.9 | 218 | 217.3 | 349.4 |
| Колебания (тыс.) . . | — | 125,8—215,1 | 132,9—229,3 | 160,3—281,8 | 88,7—281,8 | — |
| Относительная пло- довитость | 442 | 166 | 166 | 176 | 153 | 144 |
| Колебания | — | 133—194 | 105—215 | 123—229 | 67—198 | — |
| Диаметр икринок (мм) | 0.90 | 0.85 | 0.96 | 1.02 | 1.00 | 1.01 |
| Колебания (мм) . . . | — | 0.55—1.08 | 0.78—1.13 | 0.90—1.32 | 0.94—1.08 | — |
| Коэффициент зрело- сти | 17.09 | 6.57 | 7.37 | 8.44 | 7.35 | 6.54 |
| Колебания | — | 3.69—9.40 | 0.78—10.78 | 5.84—12.12 | 3.42—9.56 | — |
| Вес (г) | 457 | 911 | 992 | 1246 | 1413 | 2435 |
| Колебания (г) | — | 783—1109 | 870—1105 | 1165—1356 | 1324—1480 | — |

Таблица 21

Плодовитость судака (тыс.)

| Длина (см) | | | | |
|------------|-------|-------|-------|-------|
| 35—40 | 40—45 | 45—50 | 50—55 | 55—60 |
| 157 | 199 | 226 | — | 349 |

Окунь (*Perca fluviatilis* L.)

Мы исследовали плодовитость 38 самок окуня, размерами от 19.2 до 29.5 см, в возрасте от 5 до 10 лет. Абсолютная плодовитость колебалась в пределах 16 400—69 300 икринок; относительная — от 91 до 176; диаметры икринок — от 0.98 до 1.5 мм. У большинства самок (25 экз.) половые продукты находились в IV стадии зрелости, у 2 — в III—IV стадиях и у 11 — в IV—V стадиях. Коэффициент зрелости у особей с гонадами в IV стадии зрелости колебался от 9.9 до 21.7%. Диаметр икринок и коэффициент зрелости по мере приближения к нересту заметно, но не резко увеличивается (табл. 22).

Табл. 23 показывает, что отличия в плодовитости окуня Рыбинского водохранилища и Средней Волги (Лукин и Штейнфельд, 1949) невелики. Окунь из дельты Волги более плодовит, чем рыбинский, который в свою очередь плодовитее онежского. По данным А. М. Гуляевой (1951), плодовитость онежского окуня размерами от 21 до 25 см равна в среднем 27 600 икринок, а размерами от 25 до 29 см — 38 300. Замечательно, что по плодовитости рыбинский окунь очень близок к южноаральскому, о чем свидетельствуют данные М. А. Летичевского (1946).

Таблица 22

Изменение диаметра икринок и коэффициента зрелости окуня
в зимне-весенний период 1953 г.

| Дата вылова | Длина (см) | Вес (г) | Средний диаметр икринок (мм) | Коэффициент зрелости (%) |
|-------------|------------|---------|------------------------------|--------------------------|
| 12 I | 20,8 | 222 | 1,22 | 16,2 |
| 12 I | 20,8 | 208 | 1,07 | 13,0 |
| 22 IV | 20,6 | 194 | 1,41 | 17,7 |
| 15 I | 22,1 | 230 | 1,15 | 14,1 |
| 25 IV | 22,2 | 250 | 1,38 | 18,0 |
| 15 I | 25 | 358 | 1,31 | 15,4 |
| 24 IV | 24,8 | 352 | 1,41 | 20,6 |
| 15 I | 22,1 | 230 | 1,15 | 14,1 |
| 20 IV | 22,1 | 245 | 1,21 | 15,5 |
| 8 I | 21,7 | 235 | 1,25 | 14,0 |
| 20 IV | 21,6 | 205 | 1,41 | 16,6 |

Таблица 23

Плодовитость окуня в Рыбинском водохранилище, Средней Волге
и дельте Волги (тыс.)

| | Длина (см) | | | | |
|-----------------------------------|------------|-------|-------|-------|-------|
| | 10—15 | 15—20 | 20—25 | 25—30 | 30—35 |
| | — | — | — | — | — |
| Рыбинское водохранилище | — | 16,5 | 32,2 | 50,4 | — |
| Средняя Волга | 12,0 | 15,7 | 23,8 | 65,6 | 100,5 |
| Дельта Волги | — | 32,9 | 55,3 | 77,1 | 151,0 |

Таблица 24

Зависимость плодовитости окуня от длины тела

| | Длина (см) | | | | | |
|--|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------|
| | 19—21 | 21—23 | 23—25 | 25—27 | 27—29 | 29—31 |
| | — | — | — | — | — | — |
| Количество экземпляров | 8 | 13 | 8 | 4 | 5 | 1 |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) | 25,3 | 28,7 | 41,1 | 47,6 | 51,8 | 69,3 |
| Колебания (тыс.) | 16,4—36,1 | 21,7—39,7 | 32,1—54,6 | 35,6—64,8 | 40—58,5 | — |
| Относительная плодовитость | 134 | 126 | 133 | 128 | 107 | 122 |
| Колебания | 95—168 | 95—162 | 112—183 | 98—170 | 99—122 | — |
| Диаметр икринок (мм) | 1,22 | 1,29 | 1,36 | 1,15 | 1,34 | 1,37 |
| Колебания | 1,07—1,41 | 1,15—1,43 | 1,09—1,50 | 0,98—1,23 | 1,15—1,44 | — |
| Коэффициент зрелости | 13,6 | 15,9 | 17,6 | 12,9 | 14,7 | 15,0 |
| Колебания | 9,8—17,7 | 9,9—21,7 | 11,5—20,6 | 9,8—14,7 | 12,2—18,6 | — |

Из табл. 24 видно, что вполне закономерную связь с размерами рыб имеет только абсолютная плодовитость. Относительная же плодовитость, диаметр яиц и коэффициент зрелости не возрастают так правильно с увеличением размеров тела. Абсолютная плодовитость зависит от веса тела так же, как и от длины рыбы (табл. 25).

Таблица 25
Зависимость абсолютной плодовитости окуня от веса тела

| | Вес (г) | | | | | |
|--|-----------|-----------|-----------|-----------|---------|-----------|
| | 50—220 | 220—290 | 290—360 | 360—430 | 430—500 | 500—570 |
| | 11 | 14 | 5 | 3 | 4 | 2 |
| Количество экземпляров | 11 | 14 | 5 | 3 | 4 | 2 |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) | 25.4 | 30.9 | 45.6 | 44.9 | 52.106 | 59.9 |
| Колдобания (тыс.) | 16.4—36.1 | 21.7—39.7 | 35.6—54.6 | 37.9—64.8 | 40—58.5 | 50.5—69.3 |

Таблица 26
Изменение плодовитости окуня с возрастом

| | Возраст | | | | | |
|--|---------|------|------|------|------|------|
| | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| | 9 | 11 | 7 | 6 | 4 | 1 |
| Количество экземпляров | 9 | 11 | 7 | 6 | 4 | 1 |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) | 33.7 | 42 | 27.1 | 35.2 | 45.6 | 52.2 |
| Относительная плодовитость | 127 | 138 | 118 | 126 | 113 | 148 |
| Диаметр икринок (мм) | 1.31 | 1.23 | 1.24 | 1.38 | 1.34 | 1.43 |
| Коэффициент зрелости | 11.8 | 16.2 | 13.9 | 17.7 | 16.6 | 20.7 |

Корреляция плодовитости с возрастом совсем не так строга, как с размерами (табл. 26). Возраст оказывает влияние на величину индивидуальной плодовитости не непосредственно, а лишь постольку, поскольку с возрастом увеличиваются и размеры.

Окунь, как показали наблюдения, охотнее откладывает икру на ель и можжевельник, а на пучки голых березовых веток лишь в том случае, когда венчик из них достаточно густ. На редкие ветки березы и ивы икра не откладывается.

Икрометание у окуня одновременное. Самка выметывает, как показали вскрытия, одну кладку икры. Абсолютная плодовитость пропорциональна размерам самки. В 1 г оплодотворенной икры содержится 170—180 икринок, а в 1 г неоплодотворенной икры перед нерестом в среднем 500—1000 икринок, так как после оплодотворения икринка (вместе со слизистой оболочкой) набухает, увеличиваясь в среднем в 3—5 раз. Для сравнения плодовитости самок в прудовых и естественных условиях нами были обработаны материалы вскрытий. Из полученных данных мож-

но заключить, что абсолютная плодовитость коррелирует с размерами окуня.

Наши данные свидетельствуют о том, что абсолютная плодовитость окуня с возрастом увеличивается. Более благоприятные сравнительно с естественными водоемами кормовые условия в прудах сказываются на плодовитости окуня, изменяя ее в сторону увеличения.

Щука (*Esox lucius* L.)

В промысловых уловах щука в Рыбинском водохранилище по весу занимает, как правило, 2-е место после леща.

Нами обработано 10 ястыков щуки в IV стадии зрелости, собранных преимущественно в апреле 1953 г. в Волжском отроге. Абсолютная плодовитость щуки, по нашим материалам, колеблется от 11 600 до 78 300 икринок; относительная — от 10 до 26; коэффициент зрелости от 7.2 до 19.2%; диаметр икринок от 2.07 до 2.73 мм. Наши данные (табл. 27) мы сопоставляем с данными по плодовитости щуки из других водоемов, что позволяет сделать следующий предварительный вывод: абсолютная плодовитость молодых щук (длиной до 60 см) из Рыбинского водохранилища близка к плодовитости щуки Средней Волги (Лукина и Штейнфельд, 1949), Оби (Ефимова, 1948) и Аральского моря (Летичевский, 1946). В дельте Волги плодовитость щуки значительно выше, чем в Рыбинском водохранилище.

Таблица 27

Плодовитость щуки в Рыбинском водохранилище (тыс.)

| Длина (см) | | | | | | | |
|------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 45—50 | 50—55 | 55—60 | 60—65 | 65—70 | 70—75 | 75—80 | 80—85 |
| 17.6 | 39 | 40.1 | 47 | — | — | 55.1 | 75.8 |

Плодовитость щуки увеличивается с размерами и возрастом. Закономерных изменений относительной плодовитости, размеров яиц и коэффициента зрелости в зависимости от роста и возраста не обнаружено.

Налим (*Lota lota* L.)

В Волжском отроге, где зимой регулярно производится зимний сетной лов, налим держится в значительном количестве в декабре—январе, т. е. в период перероста. В это время и был собран материал для определения плодовитости у 29 самок, в IV и IV—V стадиях зрелости.

Абсолютная плодовитость исследованных самок налима колебалась от 149.9 до 961.7 тыс. икринок, в соответствии с размерами рыбы. Зависимость относительной плодовитости, диаметра яиц и коэффициента зрелости от размеров рыбы выражена неясно (табл. 28).

По данным Лукина и Штейнфельд (1949), у 3 самок средневолжского налима длиной 36—39 см абсолютная плодовитость в среднем составила 199.1 тыс. икринок; длиной 57 см — 654.3 тыс. икринок. Эти цифры в сопоставлении с нашими данными указывают, что существенных различий в плодовитости налима из Рыбинского водохранилища и Средней Волги нет.

Зависимость плодовитости налима от размеров тела

| | Длина (см) | | | | | | | |
|--|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------|-------|--|
| | 33—36 | 36—39 | 39—42 | 42—45 | 45—48 | 54—56 | 56—59 | |
| Количество экземпляров | 1 | 4 | 12 | 6 | 4 | 1 | 1 | |
| Абсолютная плодовитость (тыс.) | 173,2 | 173,9 | 237,8 | 226,7 | 379,1 | 961,7 | 806,6 | |
| Колебания (тыс.) | — | 149,9—227,1 | 170,2—345,7 | 162,5—300,4 | 293,8—501,2 | — | — | |
| Относительная плодовитость | 511 | 416 | 511 | 409 | 466 | 619 | 623 | |
| Колебания | — | 371—445 | 375—670 | 307—529 | 304—571 | — | — | |
| Диаметр икринок (мм) | 0,79 | 0,85 | 0,86 | 0,88 | 0,90 | 0,86 | 0,87 | |
| Колебания (мм) | — | 0,81—0,90 | 0,76—0,99 | 0,80—0,99 | 0,87—0,93 | — | — | |
| Коэффициент зрелости | 15,03 | 12,91 | 15,8 | 13,6 | 14,7 | 21,9 | 17,7 | |
| Колебания | — | 12,77—13,26 | 12,5—22,0 | 11,4—17,2 | 10,2—17,8 | — | — | |
| Средний вес рыб (г) | 338 | 417 | 469 | 558 | 825 | 1555 | 1297 | |
| Колебания (г) | — | 368—510 | 340—590 | 490—645 | 700—970 | — | — | |

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы рассмотрели плодовитость большинства видов рыб, имеющих широкое распространение в водохранилище и относительно высокую численность.

В литературе отсутствуют данные, непосредственно касающиеся плодовитости рыб, населявших Волгу, Шексну и Мологу до создания водохранилища. Мы допускаем, что до затопления этих рек плодовитость изученных нами видов была сходной с плодовитостью рыб Средней Волги (Татарская АССР).

Сравнивая плодовитость рыб Рыбинского водохранилища и рыб Средней Волги, мы пришли к заключению, что создание водохранилища не оказало влияния на плодовитость большинства промысловых рыб, а именно хищных и бентосоядных. Прогноз Г. Х. Шапошниковой (1948), данный в отношении леща, не подтвердился. Для рыбинского леща характерны очень медленный темп роста (Остроумов, 1955) и позднее половое созревание, что связано с неблагоприятными условиями питания. Лещ сохранил прежний тип икротетания.

Пониженная плодовитость плотвы в сравнении с средневожской также несомненно стоит в непосредственной связи с условиями ее питания и роста. О. А. Ключарева, специально изучавшая питание бентофагов в Рыбинском водохранилище, пришла к выводу, что условия питания Рыбинской плотвы неблагоприятны.

Нет изменений в плодовитости и в типе икротетания густеры. Картину резкого контраста мы наблюдаем лишь при сопоставлении плодовитости рыбинских и средневожских чехони и синца, а также ильменского синца. Различие в плодовитости этих популяций, очевидно, обусловлено различием в темпе роста, связанного в свою очередь с состоянием кормовой базы. В Рыбинском водохранилище рыбы, питающиеся в толще воды и ее поверхностных слоях, имеют хорошую кормовую базу, следствием чего являются исключительно интенсивный рост этих рыб и высокая их плодовитость. Кроме того, эти виды распространены главным образом в открытых частях водохранилища и промысел их мало затрагивает, что ведет к накоплению старших возрастных групп с высокой плодовитостью и повышению общей плодовитости популяции (видовой плодовитости).

Уменьшение плодовитости бентосоядных рыб, замедление процесса полового созревания некоторых из них (лещ), делает актуальными поиски путей улучшения их кормовой базы. Г. В. Никольский (1950), обобщая данные ряда авторов, приходит к заключению, что степень обеспеченности пищей заметно сказывается на плодовитости рыб. Эта закономерность, как было уже показано, в полной мере проявляется и на примере рыб Рыбинского водохранилища.

Значение плодовитости в динамике численности данного вида может быть по-настоящему понято лишь при достаточно полном разрешении вопросов питания, учета численности стада производителей и выживаемости потомства. Мы можем пока дать только относительную оценку плодовитости данного вида, сопоставляя ее с плодовитостью других популяций этого же вида. Установление так называемой видовой плодовитости — понятия, имеющего огромное практическое и теоретическое значение, — возможно лишь при разрешении проблемы абсолютного учета рыб. Очевидно, что для этого требуются многолетние наблюдения. На основе их можно будет выяснить еще один важный вопрос — динамику плодовитости вида и ее согласованность с динамикой его численности.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев Л. И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. В этом сборнике.
- Велькохатко Ф. Д. 1944. Материалы к познанию леща из р. Днепра. Зоол. журн., т. XX, в. 1.
- Виролайнен М. П. 1946. Изучение методики искусственного разведения судака Онежского озера. Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ, т. II.
- Гуляева А. М. 1951. Материалы по биологии окуня (*P. fluviatilis* L.) Онежского озера. Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III.
- Домрачев П. Ф. и И. Ф. Правдин. 1926. Рыбы озера Ильмень и реки Волхова. Мат. по исслед. р. Волхова и его басс., т. X, ч. 1.
- Дрягин П. А. 1928. Плотва окрестностей гор. Вятки. Тр. Вятск. н.-н. инст. краевед., т. IV.
- Дрягин П. А. 1939. Порционное икротетание у карповых рыб. Изв. ВНИОРХ, т. XXI.
- Дрягин П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб. Изв. ВНИОРХ, т. XXVIII, в. 1.
- Дрягин П. А. 1952. О полевых исследованиях размножения рыб. Размножение рыб. Изв. ВНИОРХ, т. XXX.
- Ефимова А. И. 1948. Шуга (*Esox lucius* L.) Обь-Иртышского бассейна. Изв. ВНИОРХ, т. XXVIII.
- Захарова Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. В этом сборнике.
- Кононов В. А. 1941. Опыт выращивания молоди леща в нерестово-выростных хозяйствах дельты р. Волги. Тр. ВНИРО, т. XVI.
- Летичевский М. А. 1946. К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря. Зоол. журн., т. XXV, в. 4.
- Лукин А. В. 1948. Зависимость плодовитости рыб и характера их икротетания от условий обитания. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1948.
- Лукин А. В. и А. П. Штейнфельд. 1949. Плодовитость главнейших промысловых рыб средней Волги. Изв. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол., в. 1.
- Лукин А. В., К. И. Васянина и Ю. С. Попов. 1950. Малоценные и сорные рыбы Татарской республики, их значение в промысле и пути хозяйственного использования. Изв. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол., в. 2.
- Морозова П. Н. 1952. Лещ Аральского моря. Изв. ВНИОРХ, т. XXX.
- Никольский Г. В. 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путей управления численностью стада рыб. Зоол. журн., т. XXIX, в. 1.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе и росте леща Рыбинского водохранилища. В этом сборнике.
- Поддубный А. Г. 1955. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища. В этом сборнике.
- Потанова О. И. 1951. Материалы к размножению леща в Спмозере. Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III.
- Сабансев. 1911. Рыбы России.
- Сыроватская Н. И. 1927. Материалы по плодовитости рыб р. Днепра. Тр. Гос. ихтиол. опыта. ст., т. III, в. 1.
- Сыроватская Н. И. 1949. О типе икротетания донского леща. Докл. АН СССР, т. 66, в. 5.
- Титенков И. С. 1940. Биология и промыслы Ильменского сига. Изв. ВНИОРХ, т. XXIII.
- Тихонов В. Н. 1928. Чехонь бассейна Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. эксп., в. 3.
- Тропцкий С. К. 1935. Материалы к оценке состояния запасов азовско-донского леща. Раб. Дон.-Куб. рыбохоз. ст., в. 3.
- Трусов С. К. 1949. Годичный цикл янчиков донского судака (*Lucioperca lucioperca* L.) и особенности отдельных моментов цикла судака других водоемов. Тр. Лаб. основ рыбководства, т. II.
- Шапошникова Г. X. 1948. Лещ и перспективы его существования на водохранилище на Волге. Тр. Зоол. инст. АН СССР, в. 8.
- Штейнфельд А. И. 1949. Густера средней Волги и ее значение в рыбном промысле. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, т. V.

Л. И. Васильев

О РОСТЕ СИНЦА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Среди промысловых рыб Рыбинского водохранилища наиболее типичным бентофагом является лещ. Относящийся к тому же роду синец, по Л. С. Бергу (1948 и 1949), питается планктоном. По данным А. К. Гейнрих (1950), синец Волго-Каспийского района является потребителем бентоса, что, очевидно, представляет исключение и не свойственно синцу других водосмов. Ориентировочное исследование питания рыбинского синца (32 кишечника) из наших сборов, проведенных в июле и августе 1946 г. и в мае 1948 г., показало, что он — типичный планктофаг, причем объектами его питания служат почти исключительно низшие ракообразные главным образом босмины, встречавшиеся в отдельных кишечниках в количестве до 20 тыс. экземпляров.¹ Исследованный материал по питанию в 1946 г. был собран из уловов в русловой части Волжского отрога, в мае 1949 г. в том же отроге, но на мелководье; в обоих случаях питание было однотипным (рачковым) и лишь немного различалось по видовому составу пищевых организмов.

Синец в водохранилище получил значительное развитие, имея, очевидно, достаточно благоприятные условия для размножения. В Верхней Волге до создания на ней водохранилищ, численность его была высокой, в силу чего промысловое значение, да и то второстепенное, он имел лишь на некоторых участках (плес от г. Кимры до Углича); на всем же остальном протяжении Волги, от Калинина до Щербакова, синец, как правило, вылавливается в небольшом количестве и только в тех местах, где промысел захватывал стрежневую часть русла.

В первые годы существования Рыбинского водохранилища уловы синца были также невелики и не отражались в промысловой статистике в виде отдельной промысловой категории. Обычно выловленный синец учитывался вместе со средним и мелким лещом. Только в последние годы на некоторых промысловых точках уловы синца стали показывать отдельно. В силу этих причин промысловая статистика не дает представления об изменениях его численности.

Данные опытного лова говорят о широком распространении синца по всему водохранилищу и о значительной его численности. Достигающий гораздо более крупных размеров в Рыбинском водохранилище, нежели в оз. Ильмень (Домрачев и Правдин, 1926; Титенков, 1940), будучи весьма упитанным, рыбинский синец дает высокосортный пищевой продукт и заслуживает серьезного внимания.

¹ Определение и подсчет организмов при исследовании питания синца выполнены научным сотрудником Кафедры рыбоводства Мосрыбгуза К. Н. Будниковым.

Материал, использованный в настоящей работе, состоит из проб чешуи и измерений 172 рыб. Темп роста определен у 157 экз., из которых 23 принадлежали к поколениям 1939 и 1940 гг., что позволило нам реконструировать рост сига за 2 года до создания Рыбинского водохранилища. Средние рассчитанные длины сига представлены в табл. 1.

Таблица 1

| Средние линейные размеры сига (см) | | | | | | | | | |
|------------------------------------|---------|------|------|------|------|------|------|------|--------------|
| Длины | Возраст | | | | | | | | число особей |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
| Расчисленные | 7.0 | 13.2 | 18.1 | 22.4 | 25.7 | 28.7 | 31.5 | — | 134 |
| Измеренные | 8.1 | 12.8 | 17.6 | 23 | 25.1 | 28.6 | 30.6 | 33.8 | 111 |

В табл. 2 приведены средние величины годовых приростов.

Таблица 2

| Средние линейные приросты сига по расчислениям | | | | | | | | | |
|--|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|--------------|
| Возраст | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | Число особей |
| Расчисленные приросты (см) | 7 | 6.2 | 5.2 | 4.0 | 3.3 | 3.0 | 3.0 | 2.8 | 134 |

Измеренные длины (табл. 1), основанные на материале, собранном с особей с незаконченным годовым ростом, как этого и следовало ожидать, почти по всем возрастным группам ниже расчисленных. Исключение составляют лишь данные по длине годовиков, где измеренная длина оказывается заметно выше расчисленной по чешуе. Дело здесь, очевидно, в том, что 66% особей, на основании измерения которых выведен средний размер годовиков, принадлежали к поколению 1947 г., показавшему и по расчислениям по чешуе на 1-м году очень высокий прирост, значительно превышающий приросты 1-го года других поколений. Эти особи были пойманы и измерены весной 1948 г., когда имели полный законченный годовой рост. Также на основании измерения особей с законченным годовым ростом получены и размеры 4-годовиков.¹

Мы уже упоминали об ильменском сице, как о более мелком в сравнении с рыбинским. Это заключение мы делаем на основании сопоставления наших данных по рыбинскому сицу с данными И. С. Титенкова (1940), проводившего специальные исследования биологии и промысла сига на оз. Ильмень в 1938 г.

Титенков считает, что по чешуе ильменского сига затруднительно определять возраст из-за добавочных колец, и поэтому свои определения

¹ Иными словами, измеренные длины даны в табл. 1 для I и IV возрастных групп по измерению годовиков и 4-годовиков; для остальных возрастных групп по измерению 2-леток, 3-леток, 5-леток и т. д.

он делал по *operculum*, а расчисления роста не производил. Чешуя рыбьинского синца позволяет без больших затруднений определять возраст и вполне пригодна для расчисления роста.

В работе Титенкова приведены размеры и вес ильменского синца от 3- до 6-годовалого возраста, полученные путем непосредственных измерений. Сопоставление этих данных с нашими представлено в табл. 3. В той же таблице приведены наблюдаемые размеры синца Угличского плеса р. Волги по материалам Всероссийского Института прудового рыбного хозяйства. Сравнение приведенных эмпирических данных с несомненною показывает значительно более высокий темп роста рыбьинского синца. Это следует и из сравнительной таблицы лпшнейного роста по обратным расчислениям (табл. 4), где привлечены также данные П. Ф. Домрачева и И. Ф. Правдина (1926) по ильменскому синцу. По их расчислениям, с 5-го года жизни ильменской синец растет несколько лучше, чем это показано у Титенкова.

Таблица 3

Измеренные длины (см) и вес (г) синца из Рыбинского водохранилища, Угличского плеса р. Волги и оз. Ильмень

| | Возраст | | | | | | | | Число особей |
|--|---------|---|---|---|---|---|---|---|--------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |

Рыбинское водохранилище (наши данные)

| | | | | | | | | | |
|-----------------|-----|------|------|-------|-------|-------|-------|------|-----|
| Длина | 8.4 | 12.8 | 17.6 | 23 | 25.1 | 28.6 | 30.6 | 33.8 | 111 |
| Вес | 7.1 | 49.8 | 181 | 273.8 | 345.5 | 420.1 | 447.4 | — | 151 |

Волга, Угличский плес

| | | | | | | | | | |
|-----------------|---|---|---|---|------|------|------|------|---|
| Длина | — | — | — | — | 20.6 | 22.9 | 24.8 | 26.6 | — |
|-----------------|---|---|---|---|------|------|------|------|---|

Ильмень (Титенков, 1940)

| | | | | | | | | | |
|-----------------|---|---|------|-----|-------|-------|---|---|-----|
| Длина | — | — | 17.9 | 18 | 19.5 | 20.5 | — | — | 149 |
| Вес | — | — | 90.4 | 103 | 120.7 | 140.2 | — | — | — |

Как непосредственные измерения, так и данные обратного расчисления показывают, что рост синца в условиях нового водоема значительно улучшился.

По материалам Института прудового рыбного хозяйства 1938 г., волжский синец до создания Угличского и Рыбинского водохранилищ рос медленнее ильменского (Домрачев и Правдин, 1926). В Рыбинском водохранилище он с 1-го же года растет лучше ильменского (табл. 4).

Сравнение роста двух разных поколений синца, по которым мы имеем материал, с ростом синца из поколений, появившихся в водохранилище (табл. 5), также показывает резкое повышение в новых условиях. Эти 2 поколения только начали свой рост в реке; из них поколение 1939 г. в реке прожило 2 года, поколение 1940 г. лишь 1 год. В водохранилище

Таблица 4

Линейный рост (см) сига Рыбинского водохранилища, Волги и оз. Ильмень

| Возраст | | | | | | | | Число особей |
|---|------|------|------|------|------|------|----|--------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
| Рыбинское водохранилище | | | | | | | | |
| 7 | 13.2 | 18.4 | 22.4 | 25.7 | 28.7 | 31.5 | — | 134 |
| Волга, Угличский плес (1938) | | | | | | | | |
| 5.2 | 9.3 | 12.9 | 16 | 18.7 | 21.1 | 23 | 25 | 86 |
| Волга в р-не Рыб. в-ща. Восст. рост поколений 1939 и 1940 гг. (наши данные) | | | | | | | | |
| 5.2 | 8.6 | — | — | — | — | — | — | 23 |
| Ильмень | | | | | | | | |
| 6.5 | 11.2 | 15.6 | 18.2 | 21 | 23.2 | 25.8 | — | — |

они оказались отставшими в размерах. Однако высказанное рядом авторов (Дмитриев, 1931; Чугунова, 1931; Лукин, 1939; Шапошникова, 1948, и др.) положение о влиянии роста в 1-й год на рост в последующие годы исследованием роста сига не подтверждается. Темп роста речного сига в условиях водохранилищ, судя по приростам (табл. 6), не только не оказался сниженным, но в некоторые годы был даже более высоким.

Таблица 5

Рост сига (см) в Волге и в водохранилище

| Поколение | Возраст | | | | | | | Примечание |
|-------------------|---------|------|------|------|------|------|------|---------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | |
| 1939 г. | 4.8 | 8.6 | 12.8 | 17.5 | 21.2 | 24.8 | 22.2 | — |
| 1940 г. | 5.4 | 9.2 | 14.2 | 19.3 | 23 | 25.8 | 27.5 | — |
| 1941—1949 гг. . . | 7 | 13.2 | 18.4 | 22.4 | 25.7 | 28.7 | 31.5 | Средний рост. |

Таблица 6

Приросты сига (см) в Волге и водохранилище

| Поколение | Возраст | | | | | | | Примечание |
|-------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | |
| 1939 г. | 4.8 | 3.8 | 4.2 | 4.7 | 3.7 | 3.4 | 2.6 | — |
| 1940 г. | 5.4 | 3.8 | 5 | 5.1 | 3.7 | 2.8 | 1.7 | — |
| 1941—1949 гг. . . | 7 | 6.2 | 5.2 | 4 | 3.3 | 3 | 2.8 | Средний рост. |

Поколение 1939 г., прожившее в реке 2 года, отстало в размерах от поколения 1940 г., прожившего в реке лишь 1 год.

Синец, как правило, повсеместно растет медленнее леща в линейном и тем более в весовом отношении. Данные по рассчитанному линейному росту и по наблюдаемому весу, приведенные в табл. 7, показывают, что в Рыбинском водохранилище это положение изменилось — синец до 7-го-довалого возраста включительно растет лучше леща.

Таблица 7

Рост леща и синца (см) в р. Волге и Рыбинском водохранилище

| | | Возраст | | | | | | | | Число особей |
|-------------------------|-------------------------|---------|------|------|-------|-------|-------|-------|------|--------------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
| Волга, Угличский плес | | | | | | | | | | |
| Линейный рост | леща . . . | 7.5 | 13.6 | 19.4 | 24.3 | 28.7 | 32.1 | 35.1 | 37.7 | 256 |
| | синца . . . | 5.2 | 9.3 | 12.9 | 16 | 18.7 | 21.1 | 23 | 25 | 85 |
| Рыбинское водохранилище | | | | | | | | | | |
| Линейный рост | леща . . . | 4.8 | 9.2 | 13 | 16.8 | 20.2 | 23.5 | 25.2 | 28.6 | 248 |
| | синца . . . | 7 | 13.2 | 18.4 | 22.4 | 25.7 | 28.7 | 31.5 | — | 134 |
| Весовой рост | леща ¹ . . . | 1.7 | 46 | 58 | 144 | 257 | 336 | 425 | 678 | 119 |
| | синца . . . | 7.1 | 49.8 | 181 | 273.8 | 347.5 | 420.1 | 447.4 | — | 151 |

Следовательно, синец, оказавшийся в водохранилище, получил в нем необходимые условия для своего роста, потенциальные возможности которого (Драгин, 1947) не могли проявиться в реке.

Общезвестно, что основным фактором, определяющим скорость роста рыб в том или ином водоеме, является обеспеченность кормами. Из гидробиологических работ, представленных в настоящем сборнике, выясняется сравнительная бедность водохранилища бентосом и богатство зоопланктоном. Это в первую очередь и послужило причиной снижения роста бентофагов и хорошего роста рыб, питающихся планктоном.

Изложенные материалы по росту рыбинского синца позволяют сделать следующие выводы.

1. Синец, оказавшийся в водохранилище при его заполнении, нашел в новом водоеме, условия способствующие значительному повышению темпа роста.

2. Поскольку повышение темпа роста характерно в водохранилище и для других планктофагов (уклея, снеток, ряпушка — Васильев, 1951 и 1952), есть основание считать причиной этого явления высокую обеспеченность пищей.

3. Исключительный рост в Рыбинском водохранилище синца как и других рыб с планктоным питанием, позволяет рекомендовать вселение других планктофагов.

¹ Данные А. А. Остроумова. См. статью в настоящем сборнике.

20 Труды биологической станции «Ворон», в. 2.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е р г Л. С. 1948 и 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР.
- В а с и л ь е в Л. И. 1951. О снетке Рыбинского водохранилища. Зоол. журн., № 6.
- В а с и л ь е в Л. И. 1952. О ряпушке Рыбинского водохранилища. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IV.
- Г е й н р и х А. К. 1950. Питание синца — сопы (*Abramis ballerus*) и белоглаз (*Abramis sara*) Северного Каспия. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. II.
- Д м и т р и е в Н. А. 1931. Лещ Азовского моря (биология и промысел). Тр. Аз.-Черн. научн.-промысл. экспед., в. 6.
- Д о м р а ч е в П. Ф. и И. Ф. П р а в д и н. 1926. Рыбы оз. Ильмень и р. Волхова и их хозяйственное значение.
- Д р я г и н П. А. 1947. Об определении потенциального роста и потенциальных размеров рыб. Изв. Всес. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. XXVI, в. 1.
- Л у к и н А. В. 1939. Рост леща средней Волги. Тр. Общ. естествозн. Казанск. Гос. ун-та., т. VI, вв. 1—2.
- О с т р о у м о в А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. В этом сборнике.
- Т и т е н к о в И. С. 1940. Биология и промысел ильменского синца. Изв. Всес. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. XXIII.
- Ч у г у н о в а Н. И. 1931. Биология судака Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. научн.-промысл. экспед., в. 9.
- Ш а п о ш н и к о в а Г. Х. 1948. Лещ и перспективы его развития в Волжском водохранилище. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VIII, в. 3.
-

Г. П. Романова

ПИТАНИЕ СУДАКА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Судак в Рыбинском водохранилище является одной из важнейших промысловых рыб, и его значение в промысле из года в год растет. Если в первые годы существования водохранилища удельный вес судака был ничтожен и в 1947 г. составлял 0.03% (по данным Л. И. Васильева), то в 1952 он достиг 10%, а в 1953 г. 14.4% от общего вылова рыбы. Добыча его в 1953 г. по абсолютным цифрам по сравнению с 1947 выросла почти в 500 раз.

Относясь к числу хищников, судак уже с 1-го года своего существования почти целиком переходит на рыбный рацион (Чугунова, 1931; Сыроватский, 1940; Шмидтов, 1949; Макковеева, 1953; Сыроватская, 1953, и др.). Для нас важно было выяснить, какие рыбы могут служить взрослому судaku кормовой базой и сколь велико его влияние на численность других ценных промысловых видов рыб. Это тем более важно, что никаких опубликованных материалов по питанию взрослого судака Рыбинского водохранилища нет.

Материалом для данного сообщения послужили сборы, произведенные с октября 1952 г. по октябрь 1953 г. В 1952 г. судак был взят исключительно из сетных уловов. В 1953 г., кроме сетных материалов, имелись рыбы из неводных и траловых уловов. По отдельным районам водохранилища и по месяцам материал собран неравномерно. Всего для настоящей работы использовано 358 судаков, имеющих следующие размеры:¹

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Длина (см) . . . | 21 | 24 | 27 | 30 | 33 | 36 | 39 | 42 | 45 | 48 | 51 | 54 | 57 |
| Количество экз. . . | 1 | — | 5 | 20 | 57 | 79 | 79 | 64 | 35 | 18 | 1 | 1 | 4 |

Большая часть рыб имела длину тела выше 30 см, т. е. была взрослой. Об этом же говорит и степень зрелости половых продуктов указанных рыб: только 16 судаков из 358 имели половые продукты в I стадии зрелости, остальные уже ранее участвовали в нересте или впервые нерестовали в текущем году. Таким образом, при рассмотрении материала по районам и сезонам изменение характера питания при достижении рыбой половой зрелости, отмеченное для каспийского судака (Шорыгин, 1952), здесь не могло сказаться.

Соотношение полов было близким к 1 : 1 (самцов 181, самок 176); при рассмотрении данных по питанию самцов и самок отдельно мы выяснили, что никаких различий ни в характере питания, ни в степени на-

¹ Длина тела измерялась от конца рыла до основания средних лучей хвостового плавника.

кормленности его нет. Поэтому все материалы по самцам и самкам объединены. Обработка материалов по питанию рыб велась по общепринятой количественной методике: отдельные компоненты пищи выделялись из слизи, просчитывались, измерялись и после подсушивания на фильтровальной бумаге взвешивались. В тех случаях, когда содержимое желудка было сильно переварено, оно также освобождалось от слизи и подсушенное взвешивалось. После этого кости отмывались водой. Определение и подсчет рыб велся: окуня и ерша по переднекрышечной кости (praeoperculum), карповых по глоточным зубам, снетка и судака по нижнечелюстной кости (dentale). Если в желудках встречались целые позвоночки, то вид устанавливался по числу позвонков. Кости, по которым велось определение, измерялись.

Как уже отмечалось, сборы были произведены разными орудиями лова, а количество собранных рыб по сезонам и отдельным участкам водохранилища было неравномерным. Поэтому для получения сравнимых данных о степени использования судаком компонентов пищи как в количественном, так и в весовом отношении все расчеты по количеству и весу велись на 100 рыб (этим мы избежали дробных чисел, получаемых при расчетах на одну рыбу). Из тех же соображений в решении ряда вопросов мы пользовались восстановленными весами, так как наблюдаемые веса могли бы сильно исказить результаты вследствие неодинаковой степени переваренности кормовых организмов.

Прежде чем перейти к восстановленным весам, на основании измерений и взвешиваний рыб разных видов устанавливалась зависимость между размерами той или иной кости (или длины позвоночного столба) и длиной рыбы, а затем между длиной и весом рыбы, подобно тому как это делала К. Р. Фортунатова (1951). Для удобства вычисления были вычерчены кривые этих зависимостей, по которым очень легко находились нужные величины.

Содержимое желудков и кишечника определялось отдельно, причем большая часть кишечника, как правило, или совсем не содержала остатков пищи, или последняя была в таком ничтожном количестве, что вес ее выражался десятками, реже сотней миллиграммов.

Сборы судака для изучения его питания были произведены во всех районах водохранилища, т. е. в Волжском, Моложском и Шексинском отрогах, а также в Центральном плесе (рис. 4).

Волжский отрог расположен в южной части водохранилища. За северную границу отрога условно принята линия Гридино-Рожновский мыс. В отроге выделяются два участка: собственно Волжский отрог — бывшее русло Волги, а в настоящее время ее эстуарий, и Югский залив.

В собственно Волжском отроге наблюдаются постоянные, хотя и слабые течения. Западное побережье его имеет большую, временно затопляемую мелководную зону с залитым мелким кустарником. Здесь же впадает несколько рек, которые благодаря подпору воды образуют своего рода заливы. В прибрежье и по речкам сконцентрированы нерестилища ряда видов рыб и имеет место постоянное скопление их молоди. Кроме того, по Волжскому отрогу идет скат молоди расположенных выше по Волге нерестилищ. Всем этим и объясняется большое скопление молоди в более широкой части отрога, при выходе в водохранилище.

Югский залив мелководен, сильно заилен, хорошо прогревается и служит местом нагула молоди рыб. Эстуарную часть отрога по характеру питания в ней судака мы делим на прибрежье и открытую часть.

в которых как состав пищи, так и интенсивность питания заметно различаются.

Наши материалы позволяют осветить питание судака в открытой части эстуарии с июля по октябрь 1953 г. и в его мелководье с октября 1952 по май 1953 гг. В эстуарной части в течение года наблюдались два периода

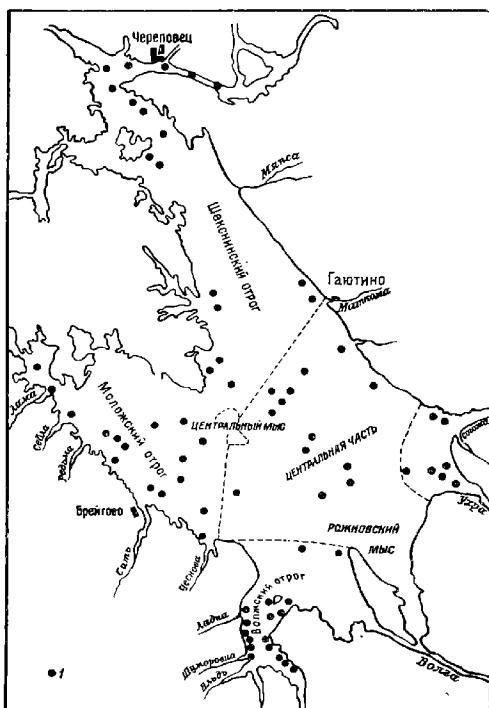


Рис. 1. Рыбинское водохранилище.

1 — места пяти проб на питание судака

интенсивного питания судака: весной, сразу после вскрытия, и в августе. В остальное время потребление корма шло более или менее равномерно, но индексы наполнения были небольшими, колеблясь по восстановленному весу в пределах от 25 до 56, по наблюдаемым — от 16 до 33 процедимилле (табл. 1).

Весной индекс наполнения достигал 149, а в августе 236 (по восстановленному весу). Мы привели средние значения индексов с учетом и пустых желудков, у отдельных же рыб степень наполнения значительно

Таблица 1

Индексы наполнения желудков судака из Волжского отрога

| | По восстановленному весу | | | | | | По наблюдаемому весу | | | | | |
|-----------------------|--------------------------|--------|-------|------|-------|------|----------------------|--------|------|------|-------|------|
| | X | II-III | IV | VII | VIII | IX | X | II-III | IV | VII | VIII | IX |
| Ерш | 31.9 | 8.8 | 17.6 | 5.4 | 28.7 | 13.4 | 23.3 | 1.6 | 13.3 | 1.8 | 21.7 | 11.5 |
| Окунь | — | 0.8 | 6.7 | 19.2 | 170 | 15.6 | — | 0.2 | 8.4 | 12.4 | 113.2 | 16.7 |
| Судак | — | — | 20.3 | — | 13.1 | — | — | — | 10.4 | — | 9.5 | — |
| Плотва | 4 | 9.7 | 35.1 | — | 19.4 | — | 2.1 | 6.5 | 20.8 | — | 18.1 | — |
| Снеток | 19.9 | 27 | 68.9 | — | — | — | 7.9 | 17.8 | 51.3 | — | — | — |
| Ряпушка | — | — | — | — | 5.2 | — | — | — | — | — | 5.1 | — |
| Остатки рыб | — | — | — | — | — | — | — | 1.4 | 0.2 | 1.9 | 2.9 | 0.3 |
| Всего | 55.8 | 46.4 | 148.6 | 24.6 | 236.4 | 29 | 33.3 | 27.5 | 99.4 | 16.1 | 170.5 | 29.0 |

выше. Так, в апреле—мае максимальный индекс был 398.6, в августе 1011.5.

Зимой судак в массе не питался, и $2/3$ из просмотренных рыб имели абсолютно пустой кишечный тракт. Однако одиночки судака кормились, заглатывая до 8 шт. рыбы, и имели индекс до 534, но последний наблюдался только в марте, незадолго до вскрытия отрога. В предыдущие же месяцы интенсивность питания была чрезвычайно низка.

Пищевой спектр судака в Волжском отроге довольно узок и ограничивается 6 видами рыб; существенное же значение из них имеют только 3 вида: окунь, ерш и снеток, составляющие вместе около 90% от всего количества съеденных рыб (табл 2).

Характер пищевого спектра в значительной степени определяется наличием кормовых организмов. Мы видим, что в августе, когда сеголетки у большинства видов рыб имеют более или менее близкие размеры, судак использует большее число видов. Но основное значение имеет все же тот вид, который встречается в большем количестве, в данном случае окунь.

В зимний и весенний периоды питание судака сосредоточивается на ерше, снетке и плотве. Первый из них приобретает главное значение в начале зимы, а второй в конце, перед вскрытием отрога, когда снеток собирается в преднерестовые косяки.

В открытой части эстуария судак питался преимущественно окунем (76%), на мелководье снетком (46%), и ершом (39%), причем ерш преобладает осенью (69.2%), а снеток весной (77%). Весовой анализ по существу привел к тем же выводам, что и количественный, т. е. что главную роль в питании судака в Волжском отроге играют окунь, снеток и ерш.

М о л о ж с к и й о т р о г, границей которого мы условно считаем линию Гридино—Центральный мыс, в своей нижней части широкий. На эту часть отрога большее влияние оказывает центральная часть водохранилища, чем р. Молога. Последняя выше Весегонска имеет мелководное расширение, и уже там теряются характерные черты реки. Большое влияние на отрог оказывают притоки: Кесьма, Лама, Сёбла, Редьма, Сить, Чеснава. Притоки и весьегонское расширение служат местом нереста ряда видов рыб.

Таблица 2

Соотношение объектов питания судака в Волжском отроге
(шт. на 100 рыб)

| | Мелководье | | | | Открытая часть | | | |
|--------------------|------------|---------|------|-------------|----------------|------|-----|-------------|
| | X | XII—III | IV—V | средн. ‰ | VII | VIII | IX | средн. ‰ |
| Ерш | 225 | 15 | 29 | 38.8 | 57 | 21 | 56 | 17.9 |
| Окунь | — | 2 | 6 | 1.1 | 107 | 386 | 78 | 76.4 |
| Судак | — | — | 6 | 0.9 | — | 18 | — | 2.4 |
| Плотва | 50 | 15 | 26 | 13.2 | — | 21 | — | 2.8 |
| Снеток | 50 | 42 | 226 | 46 | — | — | — | — |
| Ряпушка | — | — | — | — | — | 4 | — | 0.5 |
| Всего экз. | 325 | 74 | 293 | 100 | 164 | 450 | 134 | 100 |

Таблица 3

Соотношение объектов питания судака в Волжском отроге
(г на 100 рыб)

| | Мелководье | | | | Открытая часть | | | |
|-------------------|------------|---------|------|-------------|----------------|------|-----|-------------|
| | X | XII—III | IV—V | средн. ‰ | VII | VIII | IX | средн. ‰ |
| Ерш | 600 | 68 | 193 | 28.5 | 40 | 156 | 151 | 19.3 |
| Окунь | — | 5 | 73 | 2.6 | 143 | 925 | 177 | 69.4 |
| Судак | — | — | 221 | 7.3 | — | 72 | — | 4.0 |
| Плотва | 75 | 75 | 382 | 17.5 | — | 105 | — | 5.8 |
| Снеток | 378 | 207 | 750 | 44.1 | — | — | — | — |
| Ряпушка | — | — | — | — | — | 28 | — | 1.5 |
| Всего г | 1053 | 355 | 1619 | 100 | 183 | 1286 | 328 | 100 |

Северное побережье нижней части отрога сильно изрезано, мелководно, с затопленным лесом. Здесь также имеются нерестилища. Скат молоди из всех участков в открытую часть отрога создает благоприятные условия для питания судака.

По питанию судака в нижней части Моложского отрога имеются данные только за период открытой воды. В первую половину рассматриваемого периода он питался значительно слабее, чем во вторую (табл. 4). Вообще же индексы были низки, несмотря на то что рыбы с пустыми кишечниками составляли всего около 7%. У отдельных рыб максимальные индексы достигали: в мае—июне 100, в июле 98.1, в августе 199.4, в сентябре—октябре 123.5 процентиимилле (по восстановленным весам).

Видовой состав пищи судака в Моложском отроге небогат: в него входит всего 7 видов рыб. Но, так же как и в Волжском отроге, основное значение в пище имеют снеток, окунь и ерш. Все вместе они составляют 89% по количеству и 84% по весу от всей пищи (табл. 5 и 6).

Таблица 4

Индексы наполнения желудков судака в южной части Моложского отрога

| | По восстановленному весу | | | | По наблюдаемому весу | | | |
|-----------------------|--------------------------|------|------|------|----------------------|------|------|------|
| | V—VI | VII | VIII | IX—X | V—VI | VII | VIII | IX—X |
| Ерш | 16.5 | 3.5 | 2.7 | 2.9 | 3.3 | 1.1 | 2.0 | 2.7 |
| Окунь | 2.7 | 15.6 | 42.0 | — | 1.2 | 10.7 | 23.9 | — |
| Светок | 12.0 | 4.5 | 5.1 | 68.1 | 10.8 | 2.0 | 2.7 | 48.8 |
| Плотва | 12.4 | 2.0 | 14.8 | — | 5.1 | 1.0 | 10.4 | — |
| Судак | — | 4.0 | 6.8 | — | — | 2.0 | 4.8 | — |
| Уклея | — | 2.1 | — | — | — | 0.9 | — | — |
| Ряпушка | — | 1.1 | — | — | — | 1.0 | — | — |
| Остатки рыб | — | — | — | — | — | — | 0.8 | — |
| Всего | 43.6 | 32.8 | 71.4 | 71.0 | 20.4 | 18.7 | 44.6 | 51.5 |

Таблица 5

Соотношение объектов питания судака в Моложском отроге
(шт. на 100 рыб)

| | V—VI | VII | VIII | IX—X | Средн. % |
|--------------------|------|-----|------|------|-------------|
| Ерш | 80 | 56 | 4 | 15 | 15.3 |
| Окунь | 10 | 289 | 215 | — | 50.5 |
| Судак | — | 11 | 11 | — | 2.2 |
| Плотва | 20 | 33 | 15 | — | 6.7 |
| Светок | 50 | 22 | 11 | 152 | 23.1 |
| Ряпушка | — | 11 | — | — | 1.1 |
| Уклея | — | 11 | — | — | 1.1 |
| Всего экз. | 160 | 433 | 256 | 167 | 100 |

Таблица 6

Соотношение объектов питания судака в Моложском отроге
(г на 100 рыб)

| | V—VI | VII | VIII | IX—X | Средн. % |
|-------------------|------|-----|------|------|-------------|
| Ерш | 165 | 41 | 23 | 24 | 12.5 |
| Окунь | 27 | 181 | 366 | — | 33.4 |
| Судак | — | 47 | 59 | — | 5.3 |
| Плотва | 124 | 23 | 130 | — | 8.8 |
| Светок | 119 | 53 | 44 | 550 | 38.1 |
| Ряпушка | — | 12 | — | — | 0.6 |
| Уклея | — | 26 | — | — | 1.3 |
| Всего | 435 | 383 | 622 | 574 | 100 |

Весною, когда сеголетки окуня еще не появились или были очень малы, судак питался ершом, 2-летками плотвы и снетком. В июле и августе он перешел в основном на сеголетков окуня и пренебрегал ершом. В осенние месяцы поедался преимущественно снеток.

Характерно, что в Моложском отроге снеток был в рационе судака в течение всего периода открытой воды.

Следует сказать, что в июле судак, державшийся на мелководных прибрежных участках (например в Залужье), имел совершенно иной характер питания и кормился значительно активнее, чем в открытом плесе. Объектами его питания здесь были щука, жерех, окунь, плотва. Общее количество съеденных рыб превышало таковое в открытой части отрога. 1-е место среди них занимали сеголетки щуки. Средний общий индекс наполнения был равен 193.2, тогда как в открытой части всего 32.8 (по восстановленному весу).

Шекснинский отрог расположен в северо-западной части водохранилища, в бывшей долине р. Шексны. Южной границей его условно служит линия Центральный мыс—Гаутино. Восточный берег довольно высокий, мало изрезанный. Притоки, впадающие сюда, небольшие и они немногочисленны. Мест для нереста рыб и нагула молоди мало.

Западное побережье низменно, сильно изрезано глубоко вдающимися в него заливами. В прибрежье — остатки затопленных деревьев и кустарников. Здесь в отличие от восточного берега имеются хорошие места для нереста прибрежных рыб и нагула их молоди. В вершину отрога впадают две реки — Шексна и Суда, поэтому здесь создались условия, близкие к речным. В отличие от других участков водохранилища в верхней части отрога скопления рыбы на нерест не наблюдалось.

Пробы на питание судака в Шекснинском отроге взяты в верхней части от г. Череповца до с. Васильевского, затем в западном и восточном прибрежьях открытой части отрога. В верхней части отрога судак питался очень слабо (табл. 7). Средний индекс наполнения по восстановленному весу равнялся в сентябре только 68.2 (максимальный 272.4), а в июне он составлял всего 9.3 (максимальный 51.4).

Таблица 7

Индексы наполнения желудков судака в верхней части Шекснинского отрога

| | По восстановленному весу | | По наблюдаемому весу | |
|-----------------------|--------------------------|------|----------------------|------|
| | VI | IX | VI | IX |
| Ерш | — | 4.6 | — | 2.0 |
| Окунь | — | 15.4 | — | 11.6 |
| Судак | — | 6.4 | — | 3.2 |
| Плотва | — | 32.8 | — | 20.8 |
| Снеток | 9.3 | 9.0 | 7.6 | 9.0 |
| Остатки рыб | — | — | 0.3 | 3.8 |
| Всего | 9.3 | 68.2 | 7.9 | 50.4 |

Собственно, в верхней части Шекснинского отрога компоненты пищи судака те же, что и на вышеописанных участках водохранилища. Харак-

терно только, что первое место по количеству занял снеток, а по весу 2-летки плотвы. Окунь же и по количеству и по весу составил всего $\frac{1}{3}$ от всей пищи (табл. 8).

Таблица 8

Соотношение объектов питания судака в верхней части Шекснинского
отрога (на 100 рыб)

| | Количество экземпляров | | | Вес (г) | | |
|------------------|------------------------|----|----------|---------|-----|----------|
| | VI | IX | средн. % | VI | IX | средн. % |
| Ерш | — | 13 | 10.2 | — | 28 | 5.9 |
| Окунь | — | 27 | 21.3 | — | 94 | 20.0 |
| Судак | — | 7 | 5.5 | — | 39 | 8.3 |
| Плотва | — | 27 | 21.3 | — | 200 | 42.5 |
| Снеток | 40 | 13 | 41.7 | 58 | 52 | 23.2 |
| Всего | 40 | 87 | 100 | 58 | 413 | 100 |

Бедность видового состава пищи и малые индексы наполнения обусловлены, видимо, тем, что молодь рыб здесь держится вообще разреженно. У западного и восточного берегов южной части отрога (у кромки затопленного леса) судак пойман в конце мая—начале июня, в августе и сентябре. В обоих участках индексы наполнения весьма низки (табл. 9), даже в те месяцы, в которые они в других районах водохранилища были относительно большими.

Таблица 9

Индексы наполнения желудков судака в южной части Шекснинского отрога

| | Западное побережье | | | | | | Восточное побережье | | | |
|-----------------------|--------------------------|------|------|----------------------|------|------|--------------------------|------|--------------------|------|
| | по восстановленному весу | | | по наблюденному весу | | | по восстановленному весу | | по наблюдению весу | |
| | VI | VIII | IX | VI | VIII | IX | V—VI | VIII | V—VI | VIII |
| | | | | | | | | | | |
| Ерш | 14.3 | — | — | 13.4 | — | — | — | 4.5 | — | 1.9 |
| Окунь | 4.2 | — | 3.4 | 1.5 | — | 0.5 | 13.2 | 15.9 | 1.6 | 8.1 |
| Плотва | — | — | — | — | — | — | 25.4 | 3.9 | 1.6 | 1.7 |
| Снеток | — | 26.6 | 38.1 | — | 13.8 | 33.6 | — | — | — | — |
| Густера | — | — | — | — | — | — | 39.3 | — | 39.2 | — |
| Лещ | — | — | — | — | — | — | — | 2.9 | — | 1.4 |
| Остатки рыб | — | — | — | — | — | 1.0 | — | — | — | — |
| Всего | 18.5 | 26.6 | 41.5 | 14.9 | 13.8 | 35.1 | 77.9 | 27.2 | 42.4 | 13.1 |

Питание судака в западном и восточном побережьях существенно различно (табл. 10). Так, в западном побережье судак использовал для питания всего 3 вида, из которых почти $\frac{2}{3}$ составлял снеток. В восточной части пища была более разнообразна. Основное значение в ней имел окунь (61 %), значительную роль играли плотва, густера и очень небольшую

лещ. Густера и лещ в пище судака обнаружены только здесь и нигде в водохранилище больше не встречались.

Таблица 10

Удельный вес компонентов пищи судака в южной части Шекснинского отрога (шт. на 100 рыб)

| | Западное побережье | | | | Восточное побережье | | |
|--------------------|--------------------|------|-----|-------------|---------------------|------|-------------|
| | VI | VIII | IX | средн. % | V—VI | VIII | средн. % |
| Ерш | 33 | — | — | 8.3 | — | 75 | 13 |
| Окунь | 100 | — | 20 | 30.3 | 25 | 326 | 61 |
| Плотва | — | — | — | — | 25 | 63 | 15.3 |
| Снеток | — | 83 | 160 | 61.4 | — | — | — |
| Густера | — | — | — | — | 50 | — | 8.6 |
| Лещ | — | — | — | — | — | 12 | 2.1 |
| Всего экз. | 133 | 83 | 180 | 100 | 100 | 476 | 100 |

Что касается весовых соотношений потребленных рыб, то в западном побережье 1-е место осталось за снетком, но удельный вес его еще увеличился (81.2%); в восточном же до 40% составляла густера, и почти одинаковый удельный вес имели плотва и окунь (28.8—25.7). Роль леща была очень мала (табл. 11).

Таблица 11

Удельный вес компонентов пищи судака в южной части Шекснинского отрога (г на 100 рыб)

| | Западное побережье | | | | Восточное побережье | | |
|-------------------|--------------------|------|-----|-------------|---------------------|------|-------------|
| | VI | VIII | IX | средн. % | V—VI | VIII | средн. % |
| Ерш | 90 | — | — | 10.9 | — | 41 | 3.4 |
| Окунь | 27 | — | 38 | 7.9 | 158 | 145 | 25.7 |
| Плотва | — | — | — | — | 303 | 36 | 28.8 |
| Снеток | — | 250 | 420 | 81.2 | — | — | — |
| Густера | — | — | — | — | 470 | — | 39.9 |
| Лещ | — | — | — | — | — | 26 | 2.2 |
| Всего г | 117 | 250 | 458 | 100 | 931 | 248 | 100 |

Район устьев рр. Ухры и Согожи расположен в восточной части водохранилища, где в заливной долине этих рек образовался залив. Затопленная зона была покрыта лесом. Сам залив мелководен, и только по бывшим руслам рек глубины больше. В нерестовый период в этом районе наблюдается скопление рыб, а в летние месяцы в большом количестве держится молодь.

Наблюдения по питанию судака в районе указанных рек проведены в мае, июне и августе. За этот период он особенно слабо питался в июне, когда почти $\frac{2}{3}$ рыб (61%) имели пустые желудки, а индекс наполнения

был всего 15.5 (табл. 12). Август в этом районе оказался месяцем наиболее интенсивного питания судака, когда средний индекс достиг 271 (максимальный 807).

Таблица 12

Индексы наполнения желудков судака в р-ве устьев рр. Ухры и Согожи

| | По восстановленному весу | | | По наблюдаемому весу | | |
|----------------------|--------------------------|------|-------|----------------------|------|-------|
| | V | VI | VIII | V | VI | VIII |
| Ерш | 32.1 | — | 33.7 | 1.1 | — | 34.9 |
| Окунь | — | 0.5 | 118.3 | — | 0.2 | 114.2 |
| Судак | — | 3.1 | 91.4 | — | 1 | 32.1 |
| Плотва | 4.8 | 10.8 | — | 2.8 | 1.6 | — |
| Снеток | — | — | 14.5 | — | — | 14.2 |
| Чехонь | — | 0.8 | — | — | 0.1 | — |
| Ряпушка | — | — | 13.3 | — | — | 13.3 |
| Мальки рыб | — | 0.3 | — | — | 0.04 | — |
| Всего | 36.9 | 15.5 | 271.2 | 3.4 | 2.94 | 208.7 |

Питание судака в этом районе может служить ярким примером зависимости спектра питания от видового состава молоди рыб. В мае, когда сеголетки еще не появились, судак питался годовиками и 2-летками ерша и плотвы. В июне, с появлением сеголетков, он целиком перешел на них, причем наиболее часто им съедались маленькие судачки, имеющие средний вес 3.2 г. Значительно меньше он использовал окуньков весом менее 1 г и чехонь весом около 150 мг (табл. 13).

Таблица 13

Соотношение объектов питания судака в р-не рр. Ухры и Согожи (на 100 рыб)

| | Количество экземпляров | | | | Вес (г) | | | |
|----------------------|------------------------|-----|------|-------|---------|-----|------|-------|
| | V | VI | VIII | ср. % | V | VI | VIII | ср. % |
| Ерш | 20 | — | 130 | 14.6 | 280 | — | 216 | 22.8 |
| Окунь | — | 39 | 460 | 48.6 | — | 4 | 760 | 35.1 |
| Судак | — | 182 | 60 | 23.6 | — | 23 | 587 | 28.0 |
| Плотва | 20 | 4 | — | 2.3 | 42 | 77 | — | 5.5 |
| Снеток | — | — | 20 | 1.9 | — | — | 93 | 4.3 |
| Чехонь | — | 39 | — | 3.8 | — | 6 | — | 0.3 |
| Ряпушка | — | — | 40 | 3.9 | — | — | 85 | 3.9 |
| Мальки рыб | — | 13 | — | 1.3 | — | 2 | — | 0.1 |
| Всего | 40 | 277 | 710 | 100 | 322 | 112 | 1741 | 100 |

В августе состав пищи снова изменился: в наибольшем количестве судак уничтожал окуня, судачок же настолько подрос, что стал менее доступен и потреблялся значительно менее. В пище появились снеток и ряпушка. В среднем за весь указанный период больше всего судаком

использовался окунь (около 49%), несколько менее сеголетки судака и ерш. Снеток, чехонь, ряпушка и плотва составляли от 2 до 4% от общего количества пищевых организмов. По весу главное пищевое значение имели те же формы — ерш, окунь и судак, составлявшие от 23 до 35% от общего веса пищи (табл. 13).

Центральный плес водохранилища представляет собой затопленное междуречье Шексны, Мологи и Волги. Он наиболее удален от основных мест нереста большинства видов рыб; появление молоди здесь запаздывает, что накладывает отпечаток и на характер питания судака.

В июне судак в центральной части почти не питается и имеет индекс наполнения всего 0.7; в июле индекс значительно повысился, а в августе снова упал. По сравнению со всеми ранее указанными участками водохранилища, питание судака в центральной части было наиболее слабым (табл. 14).

В июне в кишечнике судака найдены только мальки рыб на ранних стадиях развития, когда их еще трудно было определить (средний вес 100 мг). В июле наибольшему истреблению подвергались маленький судачок (1.9 г) и ерш, меньшему — сеголетки окуня и снеток.

Таблица 14

Индекс наполнения желудков судака в Центральном плесе водохранилища

| | По восстановленному весу | | | По наблюдаемому весу | | |
|-----------------------|--------------------------|------|------|----------------------|------|------|
| | VI | VII | VIII | VI | VII | VIII |
| Ерш | — | 6.4 | 3.2 | — | 2.6 | 0.5 |
| Окунь | — | 6.0 | 7.1 | — | 3.1 | 3.5 |
| Судак | — | 29.1 | 2.2 | — | 18.8 | 2.0 |
| Снеток | — | 4.9 | 15.5 | — | 2.7 | 8.0 |
| Мальки рыб | 0.7 | — | — | 0.3 | — | — |
| Остатки рыб | — | — | — | — | — | 6.3 |
| Всего | 0.7 | 46.4 | 28.0 | 0.3 | 27.2 | 20.3 |

В августе из состава пищи судака сеголетки выпали, и взрослый судак питался преимущественно окунем и снетком (табл. 15).

Таблица 15

Удельный вес компонентов пищи судака в Центральном плесе (на 100 рыб)

| | Количество экземпляров | | | | Вес (г) | | | |
|----------------------|------------------------|-----|------|----------|---------|-----|------|----------|
| | VI | VII | VIII | средн. % | VI | VII | VIII | средн. % |
| Ерш | — | 120 | 11 | 27.1 | — | 58 | 35 | 12.8 |
| Окунь | — | 60 | 51 | 22.9 | — | 54 | 76 | 17.9 |
| Судак | — | 140 | 5 | 30.0 | — | 262 | 24 | 39.4 |
| Снеток | — | 20 | 27 | 9.7 | — | 44 | 168 | 29.2 |
| Мальки рыб | 50 | — | — | 10.3 | 5 | — | — | 0.7 |
| Всего | 50 | 340 | 94 | 100 | 5 | 418 | 303 | 100 |

В среднем за лето в Центральном плесе водохранилища молодь судака, ерша и окуня в пище судака в количественном отношении имели каждая почти одинаковый удельный вес и составляли вместе 80%. Весовое же соотношение основных пищевых объектов выглядит несколько иначе — 1-е место здесь также осталось за судаком, а 2-е занял снеток (табл. 15).

Из приведенных данных видно, что в некоторых районах водохранилища летний период не был полностью охвачен наблюдениями. Но, несмотря на это, имеющиеся пробы все же отражают специфичность питания судака в этих участках. Нагул в разных участках водохранилища шел неодинаково, и поэтому для получения сравнимых результатов мы взяли среднее из разовых потреблений за весь период открытой воды и отнесли его к 100 рыбам (табл. 16).

Наибольшее потребление корма имело место в районе устьев рр. Ухры и Согожи и в прилегающем к нему восточном побережье Шекснинского отрога. Довольно высоким оно было в Волжском и Моложском отрогах. В Центральном плесе водохранилища и в прилегающей к нему западной части Шекснинского отрога судак питался слабо и, наконец, в верхней части Шекснинского отрога питание его было наименее интенсивно.

Таблица 16

Среднее разовое потребление пищи судаком на отдельных участках водохранилища (на 100 рыб)

| Участки водохранилища | Волжский отрог | Моложский отрог | Р-и рр. Ухры и Согожи | Шекснинский отрог | | | Центральный плес |
|----------------------------------|----------------|-----------------|-----------------------|---------------------|---------------|--------------------|------------------|
| | | | | восточное побережье | верхняя часть | западное побережье | |
| Количество экземпляров | 250 | 254 | 342 | 287 | 64 | 132 | 162 |
| Вес (г) | 599 | 502 | 725 | 589 | 207 | 275 | 241 |

Состав потребляемой пищи в разных районах водохранилища был несколько различным. Однако основной тип питания все же сохранялся везде и выражался в том, что главной пищей судаку служили 3 вида рыб: ерш, окунь и снеток. Менялось лишь соотношение их в пище в зависимости от места и сезона. Остальные виды рыб использовались в течение короткого периода и не везде. Так, сеголетки судака встречались в пище в значительном количестве только в центральной части и в районе устьев рр. Ухры и Согожи, где по количеству они составляли 33—24%, а по весу 40—23%. Потреблялись они только в то время, когда имели еще небольшие размеры. Плотва в значительной мере использовалась также только в двух участках — в верхней части Шекснинского отрога и в его восточном побережье. Густера встречалась в пище судака лишь в восточном побережье Шекснинского отрога, составив по весу до 40%; в других же местах она в пище судака не найдена. Здесь же были найдены и сеголетки леща, но в очень небольшом количестве (около 2% и по количеству и по весу). Уклея и чехонь встречены по одному разу. Наконец, ряпушка встречалась в ряде мест, но роль ее в питании судака была незначительна (от 1 до 4% по количеству и по весу).

В целом по водохранилищу роль отдельных видов рыб в питании судака иллюстрируется табл. 17, из которой видно: первое место в нем в 1952—1953 гг. занимал окунь, 2-е снеток, 3-е ерш, 4-е молодь судака, составившие более 83% по весу от всей пищи.

Таблица 1

Роль отдельных видов рыб в питании судака Рыбинского водохранилища (%)

| Виды рыб | Количество | Вес | Виды рыб | Количество | Вес |
|------------------|------------|------|-----------------|------------|-----|
| Окунь | 51.1 | 35.1 | Густера . . . | 1.7 | 7.5 |
| Снеток | 12.9 | 22.7 | Ряпушка . . . | 1.2 | 1.3 |
| Ерш | 15.8 | 14.0 | Чехонь . . . | 0.9 | 0.1 |
| Судак | 9.8 | 11.7 | Лещ | 0.4 | 0.4 |
| Плотва | 6.0 | 7.0 | Уклея | 0.2 | 0.2 |

Мы говорили о роли отдельных видов рыб в питании судака только в период открытой воды. Если же учтем ранневесеннее и зимнее питание, когда основной пищей судаку служат снеток и ерш, что наблюдалось в мелководье Волжского отрога, то в годовом рационе их значение возрастет. Принимая во внимание, что в прибрежьях Моложского и Шекснинского отрогов, которые нами обследовались недостаточно, судак, по материалам Дарвинского заповедника, в довольно большом количестве использует плотву, то и ее роль в годовом рационе тоже будет выше. Удельный же вес молоди судака тогда значительно понизится. Следует остановиться еще и на размерах пищевых объектов судака (табл. 18).

Таблица 18

Размеры заглоченных судаком рыб

| | Длина (мм) | | | | | | | | | | | | | | | | Всего рыб |
|-------------|------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|--------------|
| | 17 | 23 | 29 | 35 | 41 | 47 | 53 | 59 | 65 | 71 | 77 | 83 | 89 | 95 | 101 | 107 | |
| Окунь . . . | 3 | 13 | 16 | 18 | 95 | 88 | 3 | 4 | — | 2 | 1 | 1 | — | — | — | — | 244 |
| Ерш . . . | 1 | 4 | 1 | 9 | 25 | 35 | 6 | 2 | 1 | 2 | 4 | — | — | 1 | — | — | 91 |
| Плотва . . | — | 3 | 4 | 2 | 4 | 6 | 1 | — | 1 | — | 2 | 3 | 1 | 3 | 1 | — | 31 |
| Судак . . . | — | 1 | — | 1 | — | 4 | 4 | 1 | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | — | — | — | 21 |
| Снеток . . | — | — | — | — | 1 | 5 | 6 | 4 | 7 | 12 | 18 | 18 | 9 | 4 | 2 | — | 81 |

Окуны имели длину тела от 17 до 89 но среди них преобладали рыбки длиной 41—53 мм, т. е. сеголетки. Вычислив среднюю длину их, мы нашли, что в июле она была 32.4, в августе увеличилась до 46.5, в октябре до 47.4 мм. Большая часть ершей имела те же размеры, что и окунь, но это уже были годовички и даже 2-годовички.

Из плотвы судаком избирались большей частью также сеголетки и меньше — годовички. Молодь судака была представлена в основном сеголетками и очень редко встречались годовики. Снеток использовался главным образом в возрасте 2 лет и в меньшем количестве на 1-м году жизни. Остальные рыбы имели следующие размеры (мм): лещ 50, уклея 52, чехонь от 18 до 20, густера от 32 до 35 и ряпушка от 55 до 82.

Таким образом, судак в Рыбинском водохранилище питается в основном молодью не промысловых рыб, составляющей по количеству более 90 %.

Отсутствие крупной рыбы в питании судака отмечено также для средней Волги (Шмидтов, 1949), дельты Волги (Фортулатова, 1949), Дона и Кубани (Чугунова, 1931; Сыроватская, 1953). И. Н. Арнольд (1920) отмечает, что для судака вообще характерно питание только рыбной мелочью.

Судак обладает большой пищевой пластичностью и в каждом водоеме имеет свой спектр питания. Мало того, даже в одном водоеме в отдельные годы меняется не только соотношение компонентов, но и сам спектр в зависимости от урожайности молоди, что наблюдалось, например, в Веселовском водохранилище (Сыроватский, 1953).

Рассмотрим питание судака Рыбинского водохранилища с точки зрения влияния его на численность отдельных видов рыб по сезонам (рис. 2).

Снеток наибольшему истреблению подвергается в весенний период, когда он образует преднерестовые и нерестовые скопления, и осенью, после того как подрастут сеголетки.

На окуня судак оказывает наибольшее давление в июле—августе, когда подростные сеголетки окуня доминируют численно над другими видами. К концу лета судак почти целиком переключается на сеголетков ерша, повидимому потому, что они к этому времени, подрастая, становятся более подходящими для его питания.

Капнибализм судака проявился в июне—июле, когда сеголетки других видов рыб были еще малы, и весной, когда судак начал усиленно питаться, а выбор кормовых объектов был ограничен. Потребление судаком своей молоди наблюдается и в других водоемах (Сабанеев, 1911; Никольский, 1940; Фортулатова, 1949; Шмидтов, 1949, Сыроватский, 1953).

Сезонные изменения в питании судака, а следовательно и в степени потребления того или иного вида рыб, обуславливаются главным образом сезонной динамикой численности видов. Кроме того, имеют значение и изменения в поведении рыб. В известные периоды отдельные виды рыб концентрируются в тех или иных участках и тогда становятся добычей судака. В другое время они держатся разреженно или переходят в места, мало доступные для судака.

Вопрос о суточном рационе судака остался пока невыясненным. Неоднократные попытки произвести суточные наблюдения кончались неудачей, так как днем судак в траве не залавливался. Однако и ночные сборы представляют некоторый интерес. Приведенные в табл. 19 данные по питанию судака, по ночному траловому лову 13—14 VIII 1952 г. показывают постепенное уменьшение общего среднего индекса наполнения (по наблюдаемому весу) от вечера к утру и увеличение разницы между наблюдаемым и восстановленным весами, т. е. степени переваренности. Если степень переваренности пищи в 20—22 ч. 13 VIII была равна 34 %, то в 4—6 ч. 14 VIII она достигла уже 72.4 %, т. е. увеличилась более чем в 2 раза. Поэтому мы можем сказать, что в августе судак к вечеру в массе прекращал питание и не питался в течение ночи и раннего утра.

Судак Рыбинского водохранилища, являясь хищником с прогрессирующей численностью, несомненно представляет интерес как один из факторов, оказывающий давление на молодь рыб, регулирующий численность тех видов, которые входят в его пищевой рацион.

Таблица 19

Питание судака ночью 13—14 VIII 1953

| | Часы | | |
|---|-------|-------|-------|
| | 20—22 | 0—2 | 4—6 |
| Средний индекс наполнения по наблюдаемому весу | 18.55 | 12.97 | 10.00 |
| Сумма наблюдаемых весов пищи (г) | 20.6 | 18.4 | 6.3 |
| Сумма восстановленных весов (г) | 31.2 | 41.8 | 22.2 |
| Разница между наблюдаемым и восстановленным весом (%) | 34.0 | 56.0 | 72.4 |
| Число вскрытых желудков | 12 | 15 | 7 |

Разовое потребление пищи судаком невелико, в среднем 2—3 рыбки общим весом 4—5 г, что создает впечатление вялого питания по сравнению, например, со щукой. Суточный ритм питания показывает, что у него имеются довольно длительные перерывы в принятии пищи. Однако если

учесть питание в течение года большого стада судака, из которого только часть берется промыслом, то давление его на численность рыб окажется исключительно большим. В этом отношении представляет интерес рассмотреть его годовой цикл питания. Динамику годового питания можно иллюстрировать средними индексами наполнения желудков по отдельным месяцам по восстановленному весу заглоченной пищи (рис. 3).

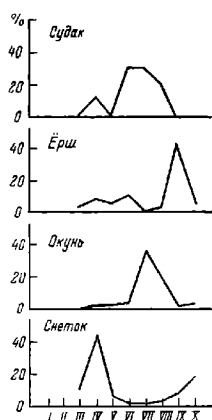


Рис. 2. Процент потребления судаком молоди рыб по месяцам.

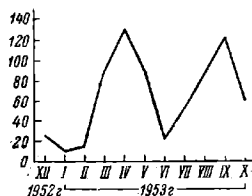


Рис. 3. Средние индексы наполнения желудков судака по месяцам (по восстановленному весу).

В течение года у судака имелось 2 периода интенсивного питания — весной, с марта по май и во второй половине лета, с августа по октябрь. 2 пика — весенний и осенний — в интенсивности питания отмечены и для судака из дельты Волги (Фортунатова, 1951). В зимний период питание хотя и ослабевает, но полностью не прекращается. Резкий спад питания имел место в июне. Менее резкий спад отмечен Е. С. Задульской и в 1949—1950 гг. Зимний спад питания можно объяснить физиологическим состоянием судака, когда его активность в добывании пищи подо льдом и скорость переваривания ее при низких температурах сни-

жаются. Уменьшение активности питания зимой не может явиться результатом недостатка пищи в водоеме, так как снеток и молодь других рыб зимой держатся довольно концентрированно, и условия для хищничества судака могли бы быть благоприятными.

С наступлением весны, когда в водоеме начинается общее оживление, судак становится активным хищником. В этот период для его охоты складывается наиболее благоприятная обстановка. Снеток, являясь рыбой стайной, создает преднерестовые косяки, и чем больше его численность, тем условия для нагула судака лучше.

Характерно, что судак перед самым нерестом, имея половые продукты в IV—V и даже V стадиях зрелости, очень деятельно питается. Интенсивное питание перед нерестом указано и для донского судака (Чугунова, 1931). Зато посленерестового «жора», который наблюдается у многих рыб, у судака в Рыбинском водохранилище не было. Спад степени накармливаемости судака к июню в Рыбинском водохранилище является, по всей вероятности, вынужденным. Годовики рыб, которые могли бы служить объектом охоты судака, в это время, видимо, держатся в таких местах и таких концентрациях, что мало удовлетворяют его потребностям, а сеголетки еще не скатились с нерестилищ. Температурные условия в водоеме в этот период не могут служить причиной для снижения активности питания.

Во вторую половину лета с появлением сеголетков рыб, служащих судаку пищей, интенсивность питания судака быстро возрастает. В зависимости от быстроты подрастания и изменения численности этих сеголетков судак переключается с одного вида на другой, успевая за короткий период второй половины лета провести нагул. С осенним похолоданием воды, с подрастанием молоди, завершается годовой цикл питания судака.

Таким образом, основной нагул судака продолжается 3 месяца, которые и определяют его годовой прирост. Остальное время он существует на поддерживающем корме. За полгода интенсивного питания судак, как мы уже указывали, потребляет сеголетков и годовиков тех видов рыб, которые достигают наибольшей численности — окуня, ерша и снетка.

Небольшое значение этих видов в промысловых уловах, по всей вероятности, зависит не только от их недостаточного использования промыслом, но и от выедания судаком и другими хищниками на 1-м году жизни. Не случайно с нарастанием уловов судака удельный вес окуня (%) в общем вылове имеет некоторую тенденцию к снижению:

| | | | | | | | | |
|-------------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Годы . . . | 1945 | 1946 | 1947 | 1948 | 1949 | 1950 | 1951 | 1952 |
| Судак . . . | — | — | 0.03 | 1.4 | 1.5 | 2.6 | 3.5 | 10.2 |
| Окунь . . . | 1.5 | 2.6 | 3.7 | 3.1 | 2 | 1.6 | 1.5 | 1.9 |

Немногочисленность взрослого окуня подтверждает и исследовательский лов, проводимый биостанцией «Борок». В 1953 г. сети в райо-
не станции дали окуня 6.3, а судака 22.7%. Стандартные порядки сетей, куда входили и мелкочейные сети, в Центральном плесе водохранилища дали окуня 5.3, а судака 14.5%. В траловых уловах по всему водохранилищу взрослый окунь составил всего лишь 1.4, а судак 22.7%.

По данным тралового лова, среди молоди других рыб водохранилища сеголетков окуня было: в июне 66.1, в августе 56.4, в октябре 77.7%. Следовательно, относительная численность сеголетков окуня очень велика, тогда как среди взрослых рыб она оказывается в десятки раз

меньше. Здесь, конечно, в значительной мере сказывается регулирующая роль хищников, и прежде всего судака.

Некоторое представление о количестве молоди рыб, истребляемых в водохранилище судаком, дают следующие, правда очень приблизительные, расчеты. Кормовой коэффициент хищников колеблется от 5 до 9 (Фортунова, 1949). Даже при минимальном коэффициенте на получение 1 т выловленного судака должно расходоваться не менее 5 т молоди разных рыб, или 2 млн. 500 тысяч экз. (средний вес 1 экз. в районе судака равен примерно 2 г). При годовом вылове судака 300 т (средний возраст судака в уловах 6—7 лет) количество съеденных рыбок превышает 750 млн. экз. Это в том случае, если мы цифру вылова примем за годовой прирост, фактически же годовой прирост стада судака гораздо больше, так как промыслом берется только часть его. Следовательно, и ежегодное уничтожение молоди непромысловых рыб превысит миллиард штук.

При ориентировке рыбного хозяйства Рыбинского водохранилища на судака, как на один из важнейших объектов промысла, отношение к таким «сорным» рыбам, как окунь и ерш, должно быть пересмотрено, так как они являются его основной кормовой базой. Кроме того, эти рыбы служат своего рода буфером для сохранения численности таких ценных рыб, как, например, лещ. В случае снижения численности молоди непромысловых рыб судак вынужден будет переключиться на рыб ценных в хозяйственном отношении, как это имело место в других водоемах (Фортунова, 1949; Сыроватский, 1953).

Рассматривая кормовую базу судака, интересно сравнить его питание с питанием других хищных рыб Рыбинского водохранилища — щуки, налима и жереха. Сопоставим разовое потребление рыб взрослыми хищниками в среднем за год, взяв количество и вес пищи для 100 рыб каждого вида:

| | Судак | Щука | Налим | Жерех |
|-------------------------|-------|------|-------|-------|
| Количество экз. | 213 | 195 | 308 | 217 |
| Вес (г) | 448 | 8394 | 1602 | 840 |

Количество уничтожаемых рыб при разовом потреблении у всех хищников почти одинаково, только налим ведет себя несколько более активно. Но вес поедаемых рыб весьма различен: щука съедает рыбы по весу почти в 19 раз, налим в 4 и жерех в 2 раза больше, чем судак. Объясняется это тем, что щука, налим и жерех наряду с мелочью захватывают и более крупных рыб. Спектры питания хищных рыб водохранилища даны в табл. 20.

У щуки, по количеству заглоченных ею рыб, 1-е место занимает снеток затем идут окунь и ерш; по весу они, вместе взятые, составляют всего 11%; по весу же 1-е место занимают крупные рыбы (щука 37.9 и судак 23.5%). Весовое соотношение сильно изменяется по сравнению с количественным вследствие того, что щука, имея большой рот и большой, легко растягивающийся желудок, заглатывает крупных рыб.

Итак, главное значение в питании щуки имеют крупные рыбы. Поэтому, несмотря на то что разовое количество заглоченных рыб у нее даже меньше, чем у судака, вес пищевого комка и индексы наполнения во много раз больше. В этом заключается главное различие в питании судака и щуки. Популяция взрослых щук существует в значительной части за счет взрослых рыб других видов, а молодь имеет подчиненное значение. И несмотря на то, что популяция щуки в водохранилище ве-

Таблица 20

Спектры питания хищников Рыбинского водохранилища (%)

| Объекты питания | Хищники | | | | | | | |
|--------------------------------------|------------------------|------|-------|-------|-------|------|-------|-------|
| | судак | щука | налим | жерех | судак | щука | налим | жерех |
| | Количество экземпляров | | | | Вес | | | |
| Окунь | 51.1 | 26.7 | 45.1 | 6.9 | 35.1 | 5.8 | 32.5 | 6.6 |
| Ерш | 15.8 | 11.8 | 45.1 | — | 14.0 | 1.5 | 47.6 | — |
| Судак | 9.8 | 4.1 | 2.9 | — | 11.7 | 23.5 | 5.7 | — |
| Снеток | 12.9 | 41.5 | 4.2 | 61.8 | 22.7 | 4.2 | 4.1 | 59.8 |
| Плотва | 6.0 | 9.2 | 1.9 | 31.8 | 7.0 | 11.8 | 3.5 | 33.6 |
| Лещ | 0.4 | 1.5 | 0.4 | — | 0.4 | 7.3 | — | — |
| Щука | — | 2.1 | — | — | — | 37.9 | — | — |
| Чехонь | 0.9 | 0.5 | — | — | 0.1 | 1.8 | — | — |
| Густера | 1.7 | 1.1 | 0.4 | — | 7.5 | 5.4 | 0.5 | — |
| Жерех | — | 0.5 | — | — | — | 0.5 | — | — |
| Синец | — | 0.5 | — | — | — | 0.2 | — | — |
| Уклея | 0.2 | 0.5 | — | — | 0.2 | 0.1 | — | — |
| Ряпушка | 1.2 | — | — | — | 1.3 | — | — | — |
| Водные беспозво- лочные | — | — | — | — | — | — | 6.1 | — |

лика, если судить по ее вылову (14—16% по весу от общего улова в 1952—1953 гг.), ее роль в разрежении молоди меньше роли судака.

У налима спектр питания значительно уже, чем у судака и щуки. Основное значение в его питании имеют ерш и окунь, как по количеству (90%) так и по весу (80%); на 3-м месте по весу стоят беспозвоночные: крупные личинки тендипсид, преимущественно мотыля (*Tendipes l. l. plumosus-reductus* и *T. l. l. reductus*). Следовательно, у налима имеет место и нерыбное питание.

В отношении влияния на численность молоди налим ближе стоит к судаку. Однако, если обратить внимание на количество и вес рыб при среднем разовом потреблении, то оказывается, что налим заглатывает рыб по количеству на $\frac{1}{3}$ больше, чем судак, а вес их в 8 раз больше. Следовательно, он охотится за более крупными рыбами и большее предпочтение отдает ершу, как рыбе донной. В промысловых уловах налим имеет небольшой удельный вес, всего около 4%, но статистика уловов неточно отражает его относительную численность, так как промысел на налима в водохранилище слабо развит. Повидимому, роль этого хищника в водохранилище значительно больше.

У жереха спектр питания очень сужен, и в его пищевой рацион входят всего 3 вида рыб — снеток, плотва и окунь. Из цих снеток и по количеству, и по весу занимает около $\frac{1}{3}$, а окунь 6—7%. В сравнении с судаком жерех потребляет более крупных рыб (при одинаковом количестве заглоченных рыб вес их почти в 2 раза больше, чем у судака). Места обитания жереха, как рыбы реофильной, приурочены к вершинам отрогов. Судя по статистике уловов, запасы его в водохранилище невелики, поэтому он не может оказывать большого влияния на численность молоди.

Качественный анализ пищи упомянутых хищников создает впечатление большого их сходства. Лишь количественный анализ с учетом размеров пищевых объектов в достаточной степени выявляет различия.

Основную пищу судака составляют сеголетки массовых видов рыб; щука питается преимущественно взрослыми рыбами разных видов, не отдавая предпочтения какому-либо из них; налиим истребляет в основном ерша и окуня, в возрасте от года и старше.

Совпадение спектров питания хищников на сеголетках некоторых рыб ограничено коротким периодом, когда сеголетки того или иного вида достигают такой массы, что каждому из хищников хватает их с избытком. Вряд ли здесь можно ожидать конкуренции.

Несомненно что, хищники, вместе взятые, очень сильно разрежают поголовье других видов рыб — одни в 1-й год жизни жертв (преимущественно судак), другие в несколько старшем возрасте (преимущественно налиим) и третьи во взрослом состоянии (преимущественно щука). Весь пресс хищников направлен в основном на 3 вида рыб: окуня, ерша и сетка. Канибализм, взаимоуничтожение и уничтожение взрослых ценных промысловых рыб хищниками ничтожно.

Все хищные виды рыб Рыбинского водохранилища ценны в хозяйственном отношении. Их основной кормовой базой являются малоценные виды рыб, численность которых регулируется в значительной мере именно хищниками.

ВЫВОДЫ

1. Судак Рыбинского водохранилища питается в основном молодью окуня, ерша и сетком — рыбами, не представляющими большого интереса для промысла. Молодь ценных промысловых рыб почти не используется.

2. Соотношение основных кормовых организмов в пищевом рационе судака на отдельных участках водохранилища и в разные сезоны года различно и зависит от численности этих кормовых организмов, их размеров и поведения.

3. У судака наблюдается 2 периода интенсивного питания: весной, перед нерестом (конец марта—май), и во второй половине лета (август—октябрь). Посленерестового «жора» у него нет. В первой половине лета, до появления подросших сеголетков, судак питается слабо; слабо он питается и зимой.

4. Питание судака отлично от питания других хищников как по соотношению компонентов, так и по их длине.

5. Пищевое сходство судака с другими хищниками невелико.

6. Хищники являются одним из мощных регуляторов численности малоценных видов рыб Рыбинского водохранилища; судак регулирует ее на 1-м году жизни жертвы, налиим в следующий год или несколько позже, щука во взрослом состоянии.

7. Роль судака в ограничении численности молодежи непромысловых рыб, судя по увеличению его собственной численности в последние годы, возрастает.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольд И. Н. 1920. Судак. Естественные производительные силы России, т. VI, отд. III.
Макковеева И. И. 1953. Питание молодежи хищных рыб Рыбинского водохранилища. МГПИ им. В. П. Потемкина. Автореф. дисс.
Никольский Г. В. 1940. Рыбы Аральского моря. Мат. к позн. фауны и флоры СССР. Моск. общ. исп. прир., нов. сер., отд. зоол., в. 1 (XVI).

- Сабанеев Л. П. 1911. Рыбы России.
- Сыроватская Н. И. 1953. Особенности в биологии размножения донского судака и поведение его молоди. Зоол. журн., т. XXII, в. 1.
- Сыроватский И. Я. 1940. Материалы по экологии размножения леща и судака на Дону. Раб. Дон.-Куб. рыбохоз. ст., в. VI.
- Сыроватский И. Я. 1953. О биологической роли и рыбохозяйственном значении судака в водохранилищах. Зоол. журн., т. XXXII, в. 3.
- Фортунова К. Р. 1949. Некоторые данные по биологии питания хищных рыб в дельте р. Волги. Зоол. журн., т. XXVIII, п. 5.
- Фортунова К. Р. 1951. Методика изучения питания хищных рыб. Зоол. журн., т. XXX, в. 6.
- Чугунова Н. И. 1931. Биология судака Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. научн.-промысл. экспед., в. 9.
- Шмидтов А. И. 1949. Возрастной состав и темп роста судака (*Lucioperca lucioperca* L.) низовьев р. Камы и Средней Волги. Изв. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол. и с/х наук, № 1.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат, М.
-

А. А. Шигин

**О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ РОДА EPISTHMIUM (LÜHE, 1909)
В СВЯЗИ С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА EP. COLYMBI NOV. SP.
ИЗ БОЛЬШОЙ ПОГАНКИ**

Первый реформатор систематики эхиностоматид Дитц (Dietz, 1910) в своей монографической сводке «Die Echinostomiden der Vögel» подразделил обширный до того времени род *Echinostomum* Rud., 1809, на ряд самостоятельных родов, среди которых, в частности, фигурировали интересующие нас род *Echinostomum* с типичным видом *Ech. coaxatus* Dietz, 1909, и род *Monilifer* с типичным видом *M. spinulosus* (Rud, 1809).

В 1909 г. Люэ (M. Lühe, 1909) опубликовал работу, посвященную трематодам пресноводной фауны Германии, в которой он полностью принял систему эхиностоматид Дитца и описал 3 новых рода этого семейства, среди которых упоминается род *Episthmium* Lühe, 1909, с типичным видом *Ep. bursicola* (Creplin, 1837).

Двумя годами позднее Однер (T. Odhner, 1911) сопоставил типичных представителей рода *Echinostomum* и рода *Episthmium* и нашел, что оба вида имеют в основном одинаковый план строения и отличаются лишь характером расположения желточников. Особо подчеркнув наличие у обоих видов одинакового венда шипов адорального диска, Однер включил представителей рода *Episthmium* в род *Echinochasmus*.

Позднее мнения различных авторов, имевших дело с данной группой гельминтов, разошлись. Одни из них отстаивали самостоятельность рода *Episthmium* (К. И. Скрябин, 1919; Травассос — Travassos, 1923; Верма — Verma, 1935; В. Б. и М. Н. Дубинины, 1940), другие присоединились к мнению Однера (Балера — Bhalerao, 1926; Николл — Nicoll, 1914).

В 1935 г. Верма (Verma), описывая *Ep. caninum* от домашней собаки, создает для этого вида самостоятельный род *Episthochasmus* Verma, 1935. Здесь же автор указывает, что род *Episthochasmus* обладает рядом признаков промежуточного характера между *Echinochasmus* и *Episthmium*. При этом в качестве основного объединяющего и связующего все эти роды признака Верма предлагает рассматривать протяженность желточников.

В самом деле: у видов рода *Echinochasmus* желточники достигают лишь заднего края, редко центра брюшной присоски, у видов рода *Episthmium* доходят до фаринкса, тогда как у представителей рода *Episthochasmus* желточные фолликулы заходят за передний край брюшной присоски, но ограничиваются в своей протяженности вперед лишь уровнем кишечной бифуркации. Указывая на промежуточное положение рода *Episthochasmus* и отмечая сходство в общем плане строения видов родов *Echi-*

nochasmus, Episthmium и Episthochasmus, Верма, однако, сохраняет самостоятельность каждого из них.

Наиболее полную и детальную ревизию семейства Echinostomatidae произвела в 1941 г. Е. А. Башкирова. Ее система этого семейства была полностью принята К. И. Скрыбиным и вошла в т. I его монографической сводки «Трематоды животных и человека».

Исследуя значительное количество материала по родам Echinochasmus, Monilifer, Episthmium и Episthochasmus, Башкирова пришла к выводу, что характер расположения желточников не может служить обоснованием для выделения самостоятельного рода. На основании этого она объединяет все эти роды в один, Echinochasmus, на положении подродовых категорий. В соответствии с этим ею изменяется и диагноз рода Echinophasmus с учетом характерных признаков всех четырех подродов.

Однако, несмотря на то обстоятельство, что система Башкировой давно опубликована и большинством советских и иностранных гельминтологов она в целом принимается, все же и до настоящего времени ряд авторов продолжает считать род Episthmium самостоятельным, не производя, однако, критического пересмотра воззрений Башкировой на систематику рода Echinochasmus (Ошмарин и Белорус, 1951; Выховская, 1953).

Анализируя взгляды различных авторов на построение системы рода Echinochasmus, имея в виду те рамки рода, которые указала для него Башкирова, нельзя не отметить того факта, что все предшествующие гельминтологи при разработке вопросов систематики данной группы трематод, как правило, базировались на одном или на очень ограниченном количестве признаков исключительно анатомо-морфологического характера. Такое положение вещей, естественно, привело систематику данной группы в зависимость от субъективного суждения автора о таксономической значимости того признака, который берется им в основу систематики. Последнее и побудило нас высказать свои соображения по затронутому вопросу, для решения которого мы привлекли дополнительные данные, как морфологические, так и биологические.

Мы целиком разделяем точку зрения Башкировой относительно включения в один род представителей Echinochasmus и Monilifer в качестве подродов рода Echinochasmus, поскольку родство этих групп никак серьезно не оспаривалось и они, за исключением небольших отличий в протяженности желточников, мало чем отличаются друг от друга.

Что касается включения Episthmium в род Echinochasmus, то мы полагаем, что такая постановка вопроса не отражает объективных родственных связей этих групп. Episthmium имеет достаточное количество признаков, позволяющих восстановить его родовую самостоятельность наряду с родом Echinochasmus.

Основанием к такому утверждению могут служить следующие мотивы.

1. Представители рода Episthmium являются, как правило, паразитами фабричной сумки и клоаки птиц, что имеет большое систематическое значение, так как переход гельминта к паразитированию в новых органах хозяина с иными биохимическими и биофизическими условиями существования должен знаменовать собой возникновение новой филогенетической ветви в пределах данной группы. Среди эхиностоматид — кишечной группы паразитов, находящейся в состоянии биологического прогресса, мы имеем возможность наглядно показать процесс образования более крупных систематических единиц, вызванный переходом паразитов к обитанию в других органах хозяина. Примером этому могут служить пред-

ставители подсем. Pegosomatinae Skrjabin et Schulz, 1937, перешедшие к паразитированию в печени птиц, а также *Nephroechinostoma aquilae* Oschmarin, 1951, — единственный представитель подсемейства *Nephroechinostomatinae* Oschmarin, 1951, паразитирующий в мочевых каналах цаплиных и хищных птиц.

2. Переход к паразитированию видов рода *Episthmium* в конечных отделах пищеварительного канала не мог осуществиться без параллельного усиления их фиксаторного аппарата, ибо в задней кишке, а тем более в клоаке, паразит может задержаться только при условии прочной фиксации, способной противостоять движению пищевых остатков во время акта дефекации птицы. Подобное усиление фиксаторного аппарата мы и наблюдаем у видов рода *Episthmium*; проявляется оно в мощном развитии кутикулярных шипов, покрывающих почти всю поверхность тела. У видов рода *Echinochasmus* плотность и относительная длина кутикулярных шпиков значительно меньше; кутикулярное вооружение, как правило, ограничивается лишь вентральной поверхностью переднего конца тела, редко доходя до уровня переднего семенника; наконец, эти шпики легко отпадают, особенно после смерти паразитов. Все это говорит о том, что у видов рода *Echinochasmus* фиксаторная функция кутикулярных шпиков выражена несравненно слабее, чем представителей рода *Episthmium*.

3. Из других анатомо-морфологических особенностей, отличающих *Episthmium* от *Echinochasmus*, следует отметить мощное развитие у них желточников. Если в пределах рода *Echinochasmus* мы не имеем ни одного представителя, у которого желточные фолликулы достигали бы уровня переднего края брюшной присоски, то у всех видов рода *Episthmium* желточники не только переходят переднюю границу брюшной присоски, но и занимают медианное пространство впереди ее, нередко достигая уровня фаринкса или даже адорального диска. Перечисленные особенности видов рода *Episthmium* являются, по нашему мнению, достаточно убедительными, чтобы восстановить его родовую самостоятельность.

Что касается *Episthochasmus*, то мы полностью соглашаемся с мнением Башкировой о спорности и несостоятельности его родовой самостоятельности и, следуя за автором, оставляем его в ранге подрода. Однако мы не можем согласиться с Башкировой о включении подрода *Episthochasmus* в род *Echinochasmus*, так как по степени развития желточников и по характеру кутикулярного вооружения он стоит ближе к роду *Episthmium*, чем к *Echinochasmus*.

Резюмируя сказанное, мы приходим к следующим выводам.

1. Род *Episthmium* Lühe, 1909, имеет достаточно оснований для утверждения его родовой самостоятельности; в нашем понимании этот род должен включать в себя 2 подрода: подрод *Episthmium* (Lühe, 1909) Baschkirova, 1941, и подрод *Episthochasmus* (Verma, 1935) Baschkirova, 1941.

2. Род *Echinochasmus* Dietz, 1909, объединяет 2 подрода: *Echinochasmus* (Dietz, 1909) Baschkirova, 1941, и подрод *Monilifer* (Dietz, 1909) Baschkirova, 1941.

В связи с перестройкой систематики рода *Echinochasmus* мы считаем необходимым уточнить диагнозы родов *Echinochasmus* и *Episthmium*.

Диагноз рода *Echinochasmus* Dietz, 1909

Трематоды от малого до среднего размера с нежным, вытянутым в длину телом. Кутикулярное вооружение, представленное мелкими шпиками, обычно ограничено вентральной поверхностью тела, развито

слабо и, как правило, не заходит назад далее брюшной присоски; у фиксированных трематод шипики нередко выпадают. Головной воротник лишен вентрального соединительного валика. Головные шипы обычно расположены в одиночном ряду, прерванном на дорзальной стороне, но иногда вентральные и часть латеральных шипов лежат в двойном перемещающемся ряду.

Половая бурса находится между развилком кишечника и центром брюшной присоски. Семенники крупные, поперечно вытянутые и располагаются плотно друг к другу во второй половине тела. Округлый или овальный яичник занимает медианное положение или слегка смещен вправо. Желточники начинаются или от заднего края нижней присоски (редко от ее центра), или их передняя граница не простирается впереди от уровня семенников. Позади семенников желточники обеих сторон сближаются и занимают почти все медианное пространство. Матка с немногочисленными яйцами.

Паразиты кишечника птиц и млекопитающих. Типичный вид *Echinochasmus coxatus* Dietz, 1909.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ РОДА *ECHINOSCHASMUS*

- 1 (2). Желточники начинаются от уровня брюшной присоски и тянутся до заднего конца тела. Паразиты кишечника птиц и млекопитающих Подрод *Echinochasmus*.
- 2 (1). Желточники начинаются на уровне семенников и простираются до конца тела. Паразиты кишечника птиц Подрод *Monilifer*.

Диагноз рода *Episthmium* Lühe, 1909

Трематоды от малых до средних размеров с плотным, вытянутым в длину телом. Кутикулярное вооружение развито мощно и представлено плотной щеткой длинных шипиков, покрывающих все тело паразита; иногда хвостовой конец тела остается без шипиков. Головной воротник лишен вентрального соединительного валика. Головные шипы угловых лопастей адорального диска располагаются в двойном ряду; остальные шипы лежат в одиночном ряду, прерванном на дорзальной стороне по краю воротничка.

Половая бурса между развилком кишечника и центром брюшной присоски. Семенники от округлой до поперечно вытянутой формы и расположены медианно в средней трети или в начале второй половины длины тела. Поперечноовальный или округлый яичник находится между передним семенником и брюшной присоской и несколько смещен вправо. Желточники мощно развиты; они начинаются или на уровне разветвления кишечника, или достигают фаринкса, всегда сливаясь медианно впереди брюшной присоски. Позади семенников боковые ленты желточников сближаются, нередко полностью сливаясь. Количество яиц в матке значительное, порядка нескольких десятков. Паразиты фабрициевой сумки, клоаки, иногда задней кишки птиц, как исключение — кишечника млекопитающих.

Типичный вид *Episthmium bursicola* (Creplin, 1837).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ РОДА *EPISTHMIMUM*

- 1 (2) Желточники достигают уровня фаринкса или имеют медианный выступ, направленный вперед от разветвления кишечника. Паразиты фабрициевой сумки и клоаки птиц Подрод *Episthmium*.

2(1) Желточники хотя и сливаются впереди брюшной присоски, но не простираются вперед от уровня разветвления кишечника. Паразиты кишечника птиц и млекопитающих Подрод *Episthochasmus*. *Episthmium colymbi* nov. sp. (см. рисунок).

Хозяин *Colymbus cristatus*.

М о л о з а ц и я. Клоака и фабрициева сумка, редко задняя кишка.

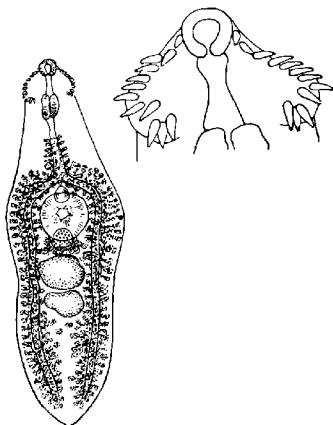
Ч а с т о т а в с т р е ч а е м о с т и. Паразит обнаружен у 23 из 70 вскрытых поганок при интенсивности инвазии от 1 до 3 экземпляров у одной особи хозяина.

М о р ф о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Половозрелые особи достигают 2.37 мм длины при максимальной ширине в области брюшной присоски — 0.725 мм. К концам тело суживается, причем сужение переднего конца выражено более четко, чем заднего. Поверхность тела густо усажена крупными кутикулярными шипиками, достигающими 0.025—0.037 мм длины. Наибольшая густота кутикулярных шипиков наблюдается на переднем конце тела; в области брюшной присоски они становятся более редкими и сходят на нет позади семенников, оставляя, таким образом, задний конец тела невооруженным.

Округло-треугольный или почковидный головной воротник имеет 0.292—0.355 мм в поперечном диаметре и снабжен 24 шипами, из которых по 4 шипа располагаются в двойном перемежающемся ряду на угловых лопастях адорального диска; остальные шипы лежат в одиночном ряду, прерванном на дорзальной стороне до краю воротника. Размеры головных шипов почти одинаковы и изменяются в пределах $0.058-0.066 \times 0.016-0.022$ мм.

Субтерминально расположенная ротовая присоска имеет 0.063—0.142 мм в поперечном диаметре. Имеется префаринкс 0.096—0.158 мм длиной, за которым следует крупный мышечный фаринкс, длина которого равна 0.117—0.163 мм, а ширина 0.117—0.150 мм. Пищевод, имеющий 0.271—0.313 мм длины, не доходя до брюшной присоски, разделяется на 2 кишечные ветви, идущие по бокам почти до конца тела. Брюшная присоска значительно превышает размеры ротовой, достигая 0.179—0.258 мм в диаметре, и располагается в начале средней трети длины тела.

Между центром брюшной присоски и местом бифуркации кишечника располагается грушевидная половая бурса. Цельнокраяние семенники лежат медианно в передней части второй половины длины тела и почти соприкасаются друг с другом. Передний семенник обычно поперечно вытянут и измеряется $0.188-0.233 \times 0.296$ мм; задний — округлый, или имеет



Episthmium colymbi sp. nov.

Общий вид и адоральный диск.

неправильную форму; его размеры колеблются в пределах 0.167—0.188×0.199—0.254 мм. Овальный или грушевидный яичник располагается медианно, впереди семенников, причем более длинная ось его расположена под острым углом к медианной линии тела. Размеры яичника 0.117×0.179 мм. Передний край яичника в большей или меньшей степени прикрыт задним краем брюшной присоски.

Характер расположения желточников весьма своеобразен: впереди брюшной присоски желточные ленты левой и правой сторон сливаются вместе и образуют характерный для данного вида медианный выступ, направленный к головному концу, но не достигающий уровня фаринкса. Позади брюшной присоски желточники представлены широкими боковыми полями, которые позади семенников сближаются, не сливаясь, однако, вместе.

Матка занимает пространство между передним семенником и задним краем брюшной присоски. Яйца 0.089—0.097×0.055—0.058 мм.

Дифференциальный диагноз

Плотное телосложение описанных трематод, сильно развитое кутикулярное вооружение, наличие выступающего далеко вперед за уровень бифуркации кишечника медианного выступа желточников и, наконец, характер локализации паразита в организме хозяина говорят за несомненную принадлежность нашей формы к подроду *Episthmium*.

К настоящему времени подрод *Episthmium* объединяет 6 видов, от каждого из которых *Ep. columbi* отличается рядом весьма существенных признаков. В частности, хорошо развитый головной воротник с крупными головными шипами,ряду со значительными расхождениями размерных данных, касающихся как общей величины тела, так и его отдельных органов, резко отличают нашу форму от *Ep. oscari* Travassos, 1923, и от *Ep. proximum* Travassos, 1923.

По характеру кутикулярного вооружения, а также по относительной величине половой бурсы *Ep. columbi* сближается с *Ep. africanum* Stiles, 1901, однако гигантские по сравнению с первым размеры последнего, длина тела которого достигает 8 мм, не позволяет идентифицировать описываемую форму с данным видом, так как самые крупные экземпляры *Ep. columbi* более чем в 3 раза мельче *Ep. africanum*.

По размерам тела, а также и по некоторым морфологическим показателям *Ep. columbi* ближе всего стоит к трем видам: *Ep. bursicola* (Creplin, 1837); *Ep. intermedium* Skrjabin, 1919, и *Ep. prosthovitelatum* Nicoll, 1914. Однако, как видно из приведенной ниже сравнительной таблицы этих видов, и от них наша форма отличается рядом существенных признаков, преимущественно морфологического характера.

Так, от *Ep. bursicola* и *Ep. intermedium* описываемый вид отличается более крупными размерами головных шипов, значительно меньшими размерами семенников, иным расположением брюшной присоски (у *Ep. bursicola* и *Ep. intermedium*, брюшная присоска расположена в первой трети тела, тогда как у *Ep. columbi* во второй) и более крупными размерами яиц. Что касается *Ep. prosthovitelatum*, то от него *Ep. columbi* помимо некоторых отличий размерного порядка отличается маленькой половой бурсой (у *Ep. prosthovitelatum* половая bursa заходит за центр брюшной присоски) и цельнокрайностью семенников.

Кроме того, от всех видов под-
рода *Episthmium* описанная трема-
тода отличается характером
расположения желточников и де-
финитивными хозяевами. Первое
касается наличия у *Ep. columbi*
медианного выступа желточников,
направленного кпереди от брюш-
ной присоски (боковые поля перед
брюшной присоской остаются сво-
бодными от желточных фолликул)
и сохранения самостоятельности
боковых желточных полей до зад-
него конца тела. Далее, парази-
тирование *Ep. columbi* у большой
поганки интересно в том отноше-
нии, что до сих пор представители
рода *Episthmium* у птиц отряда
поганок не отмечались.

Все это вместе взятое с несом-
ненностью говорит за видовую са-
мостоятельность *E. columbi*.

ЛИТЕРАТУРА

- Ба ш к и р о в а Е. А. 1941. Эхиносто-
матиды птиц СССР и обзор цик-
лов их развития. Тр. Башк. н.-и.
вет. ст., т. III.
- Б ы х о в с к а я И. Е. 1953. Фауна со-
сальщиков птиц Западной Сибир-
и. Паразитол. сб. ЗИН АН
СССР, т. XV.
- Д у б и н и н В. Б. и М. Н. Д у б-
и н и н а. 1940. Паразитофауна
колонизальных птиц Астраханско-
го заповедника. Тр. Астрах. Гос.
зап., в. 3.
- О ш м а р и н П. Г. и Е. В. Бело-
рус. 1951. О значении признака
локализации гельминтов для по-
строения их систематики на при-
мере новой эхиностоматиды из
почек орла. ДАН СССР, т. XXVII,
№ 1.
- С к р я б и н К. И. 1919. Трематоды
фабричной сумки донских птиц.
Из Гельминтол. лаб. Довск. вет.
инст. Новочеркасск.
- С к р я б и н К. И. 1947. Трематоды
животных и человека, т. I.
- B h a l e r a o G. 1926. The Trematodes
of *Corvus insolens* with a descrip-
tion of four new species. Parasito-
logy, vol. XVIII, № 4.
- D i e t z E. 1910. Echinostomiden der
Vögel. Zool. Jb., Suppl. 12.
- L ü h e M. 1909. Parasitische Plattwür-
mer, I. Trematodes Süßwasserfauna
Deutsch., 98.

Таблица измерений (мм) видов рода *Episthmium* (выборочно)

| | <i>Episthmium bursicola</i> (Creplin, 1837) | <i>Episthmium intermedium</i> Skrjabin, 1919 | <i>Episthmium prosthovitel-</i> <i>latum</i> Nicoll, 1914 | <i>Episthmium columbi</i> nov. sp. |
|------------------------------|--|---|--|---------------------------------------|
| Длина | 2,96 | 2,68—3,48 | До 2,4 | До 2,37 |
| Ширина | 0,75 | 0,88—1,04 | 0,75—0,9 | 0,725 |
| Ротовая присоска | 0,077 | 0,110 | 0,11—0,14 | 0,063—0,142 |
| Брюшная присоска | 0,464 × 0,473 | 0,506—0,528 | 0,38—0,45 | 0,179—0,258 |
| Количество головных шипов | 22 (20—24) | 24 • | 24 | 24 |
| Размеры головных ши- пов | 0,038—0,43 | 0,043—0,047 | 0,05—0,055 | 0,058—0,066 |
| Фаринкс | 0,121 × 0,110 | 0,121—0,132 × 0,132 | 0,15 × 0,13 | 0,117—0,163 × 0,117—0,150 |
| 1-й семенник | 0,44 × 0,55 | 0,27—0,50 × 0,44 | — | 0,183—0,233 × 0,204—0,296 |
| 2-й семенник | 0,55 × 0,495 | 0,38—0,73 × 0,39—0,72 | — | 0,167—0,188 × 0,199—0,254 |
| Яичник | 0,157 × 0,176 | 0,143—0,240 × 0,132—0,250 | 0,16 × 0,20 | 0,117 × 0,179 |
| Ляца | 0,073—0,086 × 0,047 | 0,064—0,073 × 0,047—0,051 | 0,086—0,091 × 0,049—0,055 | 0,089—0,097 × 0,055—0,068 |

- N i c o l l W. 1914. The Trematodes parasites of North Queensland, II. Parasites of birds. Parasitology, vol. VII, № 2.
- O d h n e r T. 1911. Nordostafrikanische Trematoden. Results. Swed. Zool. Exped. Wite Nule.
- T r a v a s s o s. 1923. Informaçoes sobre helmintologie de Matto Grasso. Fohla Media, 3. Rio de Janeiro.
- V e r m a. 1935. Studies on the Indian species of the genus Echinochasmus. Proc. of the Indian Acad. of Sc., vol. 1, № 12.
-

А. С. Киреева

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ГИДРОХИМИИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Гидрохимия Рыбинского водохранилища, самого крупного из наших водохранилищ, несмотря на его 13-летнее существование, еще почти не освещена в научной литературе. Статьей А. П. Щербакова (1950) по гидрохимии Волги, Мологи и Шексны, перед затоплением и двумя статьями Д. Д. Кудрявцева (1950а, 1950б) по гидрохимии водохранилища в первые годы его существования ограничивается вся имеющаяся по этому вопросу литература. Имеется много неопубликованных материалов в исследовательских организациях Министрства рыбного хозяйства и в метеосети, однако все эти разрозненные исследования, проведенные разными учреждениями для разных целей, трудно увязываются друг с другом и во всяком случае не дают общей гидрохимической картины водохранилища.

В последнее время биостанция «Борок» получила возможности к проведению исследований, каких не имела ни одна из прежде работавших организаций: новое современное оборудование, собственный экспедиционный флот, научные и технические кадры. Благодаря этому с 1953 г. мы получили возможность производить одновременные обследования всего водохранилища, всех его отрогов и Центрального плеса. Мы следим сейчас за изменениями химизма не только Рыбинского водохранилища, но и всей верхней Волги, включая Ивановское и Угличское водохранилища.

Но времени для всей этой огромной работы было слишком мало, работа велась одновременно со строительством биостанции, поэтому в ней неизбежно было много трудностей. Еще мало собрано материалов, многие вопросы остались невыясненными, многие исследования требуют проверки. Словом, предстоит еще очень большая работа.

На приводимый здесь фактический материал, собранный за один вегетационный сезон, нужно смотреть как на предварительное сообщение, интересное не только тем, что одновременными анализами охвачен весь водоем, но и тем, что его данные можно сопоставить с данными прогнозов Щербакова (1950) по гидрохимии Рыбинского водохранилища и Киселева (1946) по развитию фитопланктона в волжских водохранилищах.

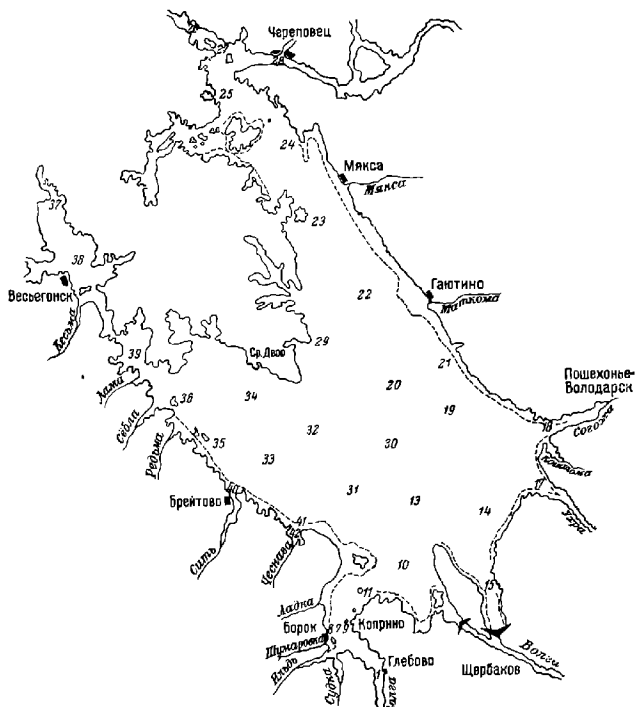
За научную консультацию и за ряд ценных указаний приношу глубокую благодарность А. В. Францеву, за техническую помощь — лаборантке З. А. Запаваловой.

МЕТОДИКА

Все приведенные в этой статье материалы были собраны во время регулярных рейсов по Рыбинскому водохранилищу. Места станций были строго определены и повторялись из рейса в рейс. Большая часть наме-

ченных для обследования станций в Шекснинском и Моложском отрогах была расположена на месте бывших русел рр. Шексны и Мологи. Много станций находилось в устьях мелких притоков. Несколько станций характеризовали собой мелководья прибрежной зоны (см. карту).

При анализе собранного гидрохимического материала возникла необходимость разбить все водохранилище на 5 районов: Шекснинский, Мо-



Некоторые данные по гидрохимии Рыбинского водохранилища.

Цифры на карте обозначают номера станций.

ложский и Волжский отроги, Центральный плес и мелкие притоки. В том, что съемка всего водохранилища производилась одновременно, было наше преимущество, зато большая длительность рейсов (7—9 дней) была недостатком, так как за это время часто успевали произойти некоторые изменения состава воды. Пробы воды для гидрохимических анализов брались батометром Руттнера с двух глубин: поверхностные с глубины 0.5 м от поверхности, придонные с глубины 0.5 м над дном.

На судне имелась походная лаборатория, сконструированная автором, благодаря чему мы могли на месте вслед за взятием проб производить

следующие определения: рН, O_2 , цветность, железо, кремний, фосфор, солевой аммиак и нитриты. Образцы воды, отобранные для определения марганца и окисляемости, фиксировались серной кислотой, а для определения нитратов — хлороформом. По окончании рейса зафиксированные пробы воды подвергались анализам в гидрохимической лаборатории станции.

Все определения производились по стандартным методам: кислород — по Винклеру, при фиксации его в 150 мл склянках; уголекислота — титрованием $\frac{1}{20}$ раствором соды; рН — по стандартной шкале Кларка; цветность — по имитированной кобальто-платиновой шкале; общее содержание железа — роданистым аммонием, после окисления его закисной формы — насыщенным раствором персульфата аммония; кремний — молибденово-кислым аммонием; фосфаты — по Дениже; солевой аммиак — реактивом Несслера; нитриты — по Гриссу; нитраты — по Грандваль-Яяну; марганец — окислением насыщенным раствором персульфата аммония; окисляемость — перманганатным методом по Кубелю.

Все колориметрические определения велись в цилиндрах Несслера. При этом мы пользовались не жидкими стандартами, а стеклами с окрашенной в соответствующий цвет желатиной. Применение сухих стандартов чрезвычайно упрощало и ускорило работу. В то же время точность анализа не только не страдала, но благодаря возможности немедленного и быстрого его выполнения, благодаря обязательному компарированию, заметно увеличивалась. Мы не останавливаемся здесь на подробностях, так как надеемся в скором времени дать отдельную статью с описанием этого и ряда других усовершенствований, применяемых в нашей лаборатории.

Воды Рыбинского водохранилища характеризуются высокой цветностью и порой большой мутностью. Для устранения последней вода фильтровалась через предварительный мембранный фильтр, который задерживал только грубые взвеси.

ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ

Дрейфовые течения меняющихся направлений, ветровые нарушения начинающейся стратификации, взмучивания, влияние притоков, близость берегов — все это чрезвычайно усложняет общую гидрологическую картину водохранилища. Тем не менее в распределении температуры наблюдалась некоторая закономерность. Если сравнить майские температуры, то все отроги и заливы вместе с впадающими в них притоками имели более прогретую воду, чем Центральный плес. Летом, в июне и июле, температурная разница воды притоков и открытой части водохранилища сглаживалась.

В сентябре эта разница вновь появилась, но только теперь температура воды Центрального плеса была выше, чем в притоках и заливах. Соответственно и биологические процессы замирали здесь позднее. Эти соотношения определяются высокой теплоемкостью огромной массы заключенной в водохранилище воды. В то же время благодаря мелководности водоема вся масса воды способна очень быстро прогреться летом до значительной температуры (20—22°). Прогревается при этом не один поверхностный слой, а вся толща (разница температуры придонного и поверхностного слоев воды в июле не превышает 2—3°).

Значительная стратификация наблюдалась только в июне, когда разница между придонной и поверхностной температурами достигала 5—6°

(станции 14, 15, 16), но штормовые перемешивания быстро нарушали ее, и придонные температуры воды почти не отличались от поверхностных (табл. 1).

Средняя температура воды по сезонам

Таблица 1

| | Шекснинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | | Центральный плес | |
|--------------------|----------------------|------|--------------------|------|-------------------|------|---------------------|------|
| | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно |
| Май | 8,1° | 6,7° | 11,4° | 9,8° | 8,2° | 8,2° | 7,7° | 6,6° |
| Июнь | 18,0 | 16,5 | 17,2 | 16,2 | 16,5 | 14,2 | 16,7 | 13,6 |
| Июль | 21,8 | 20,2 | 20,9 | 20,7 | 19,8 | 19,6 | 20,2 | 19,6 |
| Сентябрь | 18,2 | 18,0 | 12,6 | 12,4 | 17,5 | 17,2 | 16,1 | 15,0 |
| Октябрь | 5,5 | 5,5 | 6,5 | 6,5 | 6,7 | 6,8 | 6,3 | 6,4 |
| Среднее | 13,5 | 12,4 | 13,7 | 13,1 | 13,8 | 13,2 | 13,2 | 12,2 |

ПРОЗРАЧНОСТЬ ВОДЫ

Прозрачность воды притоков при движении по отрогам от их верхних частей к центральной части водохранилища значительно увеличивается (табл. 2).

Таблица 2

| | Шекснинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | | Центральный плес |
|--------------------|----------------------|-----|--------------------|-----|-------------------|-----|---------------------|
| | верх | низ | верх | низ | верх | низ | среднее |
| Май | 90 | 120 | 110 | 110 | 100 | 100 | 106 |
| Июнь | 50 | 105 | 125 | 140 | 90 | 120 | 110 |
| Июль | 90 | 115 | 100 | 100 | 110 | 130 | 105 |
| Сентябрь | 80 | 95 | 85 | 120 | 85 | 110 | 97 |
| Октябрь | 70 | 115 | 80 | 130 | 100 | 100 | 98 |
| Среднее | 76 | 117 | 100 | 120 | 97 | 116 | 103 |

Этот процесс особенно хорошо выражен в Шекснинском отроге, кроме Шексны и Суды почти не имеющем других притоков. В мае и июне на прозрачность воды Моложского отрога, повидимому, оказали влияние рр. Лама, Сёбла, Сить и др., вследствие чего не наблюдалось снижения прозрачности по направлению к открытой части водохранилища. Центральный плес подвергается влиянию вод не только трех отрогов, но и речных. Кроме того, в тихую погоду здесь сильнее развивается фитопланктон, в штормовую — сильнее идет перемешивание и взмучивание воды. Все эти факторы оказывают влияние на прозрачность воды в центральной части водохранилища в такой мере, что дальнейшее ее увеличения не наблюдается (табл. 2). Из табл. 2 видно, что прозрачность воды в водохранилище в весенне-летний период колебалась в очень небольших пределах. Осенью она несколько снизилась благодаря штормовым явлениям, разрушающим берега и перемешивающим воды до значительных глубин, да и состав вод, питающих водохранилище, изменился в связи с обильно выпавшими осадками.

ЦВЕТНОСТЬ И ОКИСЛЯЕМОСТЬ

Цветность — один из наиболее закономерно изменяющихся показателей. К тому же, в связи с запросами водоснабжения, ее изменения за последние годы хорошо прослежены во многих водоемах нечерноземной полосы, особенно в Учинском водохранилище. Кроме того, нужно иметь в виду, что наши наблюдения охватили период наиболее нетипичный по цветности, так как подряд два лета, 1952 и 1953 гг., отличались чрезвычайно обильными осадками, вызывавшими длительные осенние паводки.

Начнем рассмотрение цветности воды с Шексинского отрога, этого большого и мелкого залива с очень изрезанной береговой линией. Волнения здесь, по сравнению с Центральным плесом, очень слабы. Общая длина отрога около 60 км. Сильноокрашенные воды Шексны и Суды, растекаясь по этому мелководью, подвергаются различным воздействиям, в результате которых окраска исходной речной воды нижней части отрога резко ослабляется.

Таблица 3

Цветность воды (°)

| | Шексинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | Центральный плес |
|--------------------|------------------|-----|-----------------|-----|----------------|------------------|
| | верх | низ | верх | низ | низ | средний |
| Май | 105 | 50 | 120 | 105 | 70 | 70 |
| Июнь | 125 | 75 | 70 | 60 | 70 | 60 |
| Июль | 60 | 50 | 65 | 55 | 55 | 52 |
| Сентябрь | 110 | 80 | 150 | 60 | 55 | 61 |
| Октябрь | 155 | 50 | 160 | 100 | 120 | 68 |
| Среднее | 111 | 60 | 113 | 76 | 74 | 62 |

Как видно из табл. 3, за период наблюдений исходная цветность воды уменьшалась в среднем в $1\frac{1}{2}$ —2 раза, никогда при этом не спускаясь ниже 50°. На таблице очень ясно видна зависимость величины исходной цветности от количества осадков: май и начало июня — конец паводка — цветность воды высокая: 105—125°; июль — сухой период, сократился поверхностный сток в реки и цветность резко уменьшилась до 60°; сентябрь и октябрь необычайно дождливы, и цветность вновь возросла до 110—155°.

Моложский отрог несколько короче и значительно уже Шексинского. Закономерности в нем те же, только картина несколько затемнена тем, что с правого берега впадает ряд мелких рек, несущих также окрашенную воду. Для того чтобы понять происхождение и судьбу веществ, сообщающих желтую окраску воде, ее цветность, вспомним, какого происхождения вода содержится во всех притоках и в Центральном плесе водохранилища.

Молога, Шексна и само водохранилище с его малыми притоками окружены торфяными болотами, так же как и Ивановское водохранилище, в котором формируется основная масса воды, протекающей по Волжскому отрогу. Свежевымытые текущей водой гуминовые вещества, попадая в совершенно новые условия (отсутствие течения, хорошая аэрация, биологические воздействия, обесчелачивание солнечными лучами), претерпевают длинный ряд изменений и, частично осаждаясь, частично разрушаясь, дают эффект уменьшения цветности. Волжский отрог содержит воду,

уже длительное время подвергавшуюся этим же самым воздействиям на ее пути по Ивановскому и Угличскому водохранилищам. Поэтому здесь нельзя ожидать такого резкого обесцвечивания, как в двух других отрогах. Но может быть отрезок его, охваченный нашими станциями, слишком мал по сравнению с Шекснинским и Моложским отрогами.

Сравним наши определения цветности воды Волжского отрога с данными по Ивановскому водохранилищу по пробам, взятым в 1 км ниже Ивановской плотины. Эти анализы произведены Учинской лабораторией Мосводопровода и представлены в наше распоряжение:

| | Апрель | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь |
|-------------------|--------|-----|-------|-------|--------|----------|---------|
| Числа | 6 29 | 15 | 11 30 | 21 30 | 26 | 30 | 28 |
| Цветность | 70 75 | 78 | 64 62 | 62 72 | 110 | 125 | 130 |

Исходя из высказанных предпосылок можно было ожидать, что изменение цветности воды, поступающей в водохранилище по Волжскому отрогу, должно протекать иначе, чем в воде, происходящей из Шекснинского и Моложского отрогов. Тем не менее такое, почти полное, отсутствие обесцвечивания оказалось для нас неожиданным. Этот вопрос еще требует дополнительного исследования. Пока же это явление можно объяснить, по аналогии с Учинским водохранилищем, тем, что, с одной стороны, значительная часть процессов обесцвечивания, как уже говорилось, прошла в Ивановском водохранилище, а с другой — тем, что относительно небольшое обесцвечивание, которое должно было произойти на пути от Ивановской плотины до пунктов наших наблюдений, компенсировалось местными источниками гуминовых веществ.

Следует сказать еще несколько слов о цветности основной массы воды водохранилища, заключенной в центральном плесе. Водохранилище заполнялось паводочной водой с относительно высокой цветностью, и тем не менее уже в мае цветность воды в нем была значительно ниже, чем в его притоках. То же продолжалось и в июне (табл. 3).

Хотя незначительный июльский сток содержал и слабоцветную воду, но ее было относительно так немного, что отразиться на составе всей массы воды она не могла. Тем не менее цветность воды Центрального плеса снизилась до минимального в 1953 г. уровня 50°.

В сентябре и октябре сток резко увеличился. Во всех притоках чрезвычайно возросла цветность, но на основной массе воды в Центральном плесе это отразилось незначительно — ее цветность возросла в среднем только до 61—68°.

Щербаков в упоминаемом нами прогнозе писал: «Вода в Рыбинском водохранилище должна быть очень сильно окрашена, и весной цветность может доходить до 120—140° за исключением района Волги, где не превышает 100°. Осветление воды должно идти медленно, и заметное уменьшение цветности возможно только уже в последний период».

Как видим, этот прогноз оказался неудачным. Главная ошибка автора состояла в том, что, зафиксировав максимальную величину цветности всех трех основных притоков — Волги, Шексны и Мологи — в очень «цветный» год, он принял вещества, характеризующие цветность, совершенно стабильными. Между тем на практике уже в середине лета цветность воды отличается от паводочной в 2,5—3 раза и доходит до 50°, в засушливый же год она, вероятно, будет опускаться уже летом до 25—30°.

Цветность и окисляемость, обусловленные одной и той же группой веществ, во многих случаях имеют аналогичную динамику, т. е. умень-

шению или увеличению цветности нередко соответствует уменьшение или увеличение окисляемости (ср. для примера хотя бы все районы Рыбинского водохранилища, табл. 4).

Таблица 4

Сравнительная таблица цветности (°) и окисляемости

| | Шекснинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | | Центральный плес | |
|--------------------|-------------------|------------------------|-----------------|------------------------|----------------|------------------------|------------------|------------------------|
| | цвет- ность | окис- ляе- мость | цвет- ность | окис- ляе- мость | цвет- ность | окис- ляе- мость | цвет- ность | окис- ляе- мость |
| Май | 105 | 13.82 | 120 | 14.26 | 70 | 10.36 | 70 | 10.86 |
| Июнь | 125 | 17.40 | 70 | 16.00 | 70 | 14.13 | 60 | 13.80 |
| Июль | 60 | 15.34 | 65 | 15.21 | 55 | 17.51 | 52 | 16.23 |
| Сентябрь | 110 | 16.98 | 150 | 16.74 | 55 | 12.80 | 61 | 12.24 |
| Октябрь | 155 | 20.35 | 160 | 21.54 | 120 | 18.00 | 68 | 13.03 |
| Среднее | 111 | 16.78 | 113 | 17.35 | 74 | 14.56 | 62 | 13.23 |

Однако это не всегда бывает так. Каждый раз, когда появляется новый источник органического вещества негуминового происхождения, например «цветение», окисляемость возрастает непропорционально цветности. Иногда же уменьшение цветности не влечет за собой уменьшения окисляемости, например, в результате действия солнечного света, когда окраска гуминовых веществ уменьшается, а окисляемость сохраняется примерно на том же уровне. В июле, во время сильного цветения, когда наметились особенно большие расхождения между цветностью и окисляемостью, повидимому, действовали обе эти причины одновременно.

Из сказанного не следует делать вывода, что цветность определяется одними только гуминовыми веществами. Явление цветности воды — это суммарный эффект взаимодействия целого ряда веществ, органических и минеральных. Однако в нашей полосе, обильной торфяными болотами и осадками, основную роль играют гуминовые вещества. Подобно цветности окисляемость также снижается по мере продвижения вод по отрогам к Центральному плесу. При этом наивысшая окисляемость была в октябре, когда в связи с резким понижением температуры (до 5°) наблюдалась массовая гибель планктона.

АКТИВНАЯ РЕАКЦИЯ

Активная реакция воды в разных частях водохранилища в мае была слабощелочная. Колебалась она в очень небольших пределах pH от 7.2 до 7.6. Отдельные вспышки развития диатомовых водорослей слабо повышали активную реакцию. В июне в местах цветения воды pH повышалось до 8.2. В июле, благодаря интенсивному развитию синезеленых водорослей, pH еще несколько повысилось. Наивысшее его значение было 8.7. В сентябре резко снизилась температура воды, уменьшилась биомасса фитопланктона, увеличилось содержание растворенной в воде углекислоты. В результате величина pH уменьшилась до 6.5—6.6 и в таких пределах держалась в течение всего рейса (с 2 IX по 10 IX).

КИСЛОРОД

Несмотря на то, что формирование водохранилища еще не закончено, проточность его слабая, а воды всех рек, питающих его, недонасыщены кислородом, его кислородный режим летом в общем может считаться благоприятным. Объяснение этому нужно искать в частых перемешиваниях воды, обусловленных сильными ветрами, большой площадью и мелководностью водохранилища. Все это вместе с меняющейся величиной биохимического потребления кислорода, близостью берегов, влиянием вод притоков, неравномерным развитием фитопланктона и высшей растительности, наконец, неодинаковым временем суток, в которое брались пробы, — до крайности усложнило картину распределения кислорода. Тем не менее мы можем отметить следующие закономерности.

1. Центральный плес несколько лучше обеспечен кислородом, чем все отроги. Это видно из табл. 5, содержащей средние арифметические из всех определений кислорода, произведенных в именованных районах.

Таблица 5

Содержание кислорода (‰ насыщения)

| | Шекснинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | | Центральный плес | | Среднее | |
|--------------------|-------------------|------|-----------------|------|----------------|-------|------------------|------|---------|------|
| | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно |
| Май | 95.8 | 89.4 | 99.0 | 86.8 | 96.5 | 87.3 | 100.2 | 89.6 | 97.7 | 88.3 |
| Июнь | 99.0 | 90.2 | 91.2 | 83.3 | 103.2 | 91.4 | 111.0 | 86.7 | 101.1 | 87.8 |
| Июль | 105.1 | 93.2 | 91.6 | 82.5 | 90.9 | 74.4 | 92.2 | 86.2 | 94.9 | 82.6 |
| Сентябрь | 84.5 | 84.0 | 84.2 | 82.2 | 85.1 | 82.1 | 85.3 | 84.3 | 84.8 | 83.1 |
| Октябрь | 86.9 | 86.9 | 87.5 | 85.8 | 89.9 | 88.8 | 92.9 | 91.0 | 89.3 | 88.1 |
| Среднее | 94.3 | 88.7 | 90.7 | 84.1 | 93.2 | 84.80 | 96.3 | 86.3 | — | — |

2. Придонные слои относительно очень богаты кислородом в силу того, что начинающаяся стратификация постоянно нарушается, никогда ни на одной станции не доходя до сколько-нибудь значительных величин. Так, в мае насыщение поверхностной воды в среднем равнялось 97%, колеблясь от 86 до 115, а донной — 88% при колебаниях от 82 до 96; в июне среднее насыщение поверхностной воды было 101.1% при колебаниях от 81 до 126, для придонной — 88% при колебаниях от 73 до 109; в июле, несмотря на интенсивное развитие синезеленых водорослей, содержание растворенного в воде кислорода несколько снизилось (95%), повидимому, в связи с отмиранием планктона среднее насыщение придонных слоев воды в основном было также ниже майского и июньского (82%); в сентябре насыщение кислородом поверхностной воды упало до 85%, донной — осталось на уровне июля; в октябре, в связи с усиленной аэрацией воды, количество кислорода несколько возросло.

На табл. 6 представлены разовые определения кислорода в поверхностных и донных слоях одного поперечного разреза Центрального плеса.

На этом небольшом материале ясно видны закономерности, о которых только что говорилось. Из сопоставления майской и июньской насыщенности воды кислородом видна чрезвычайная неустойчивость кислородного режима. В мае были перенасыщены правобережная и центральная

Т а б л и ц а 6

Распределение кислорода (% нормального насыщения)

| | Станция 31 | | Станция 30 | | Станция 19 | |
|--------------------|------------|-----|------------|------|------------|-----|
| | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно |
| Май | 111 | 88 | 114 | 91 | 94 | 83 |
| Июнь | 97 | 91 | 93.6 | 83 | 120 | 98 |
| Июль | 78 | 73 | 90.5 | 71.4 | 96 | 89 |
| Сентябрь | 86 | 85 | 85.8 | 89.0 | 80 | 80 |
| Октябрь | 95 | 83 | 91.5 | 92.1 | 92 | 91 |

(31 и 30) станции, а левобережная (19) несколько недонасыщена. В июне, наоборот, левобережная перенасыщена, а правобережная и центральная недонасыщены. В июле на право- и левобережной станциях наблюдалась небольшая разница в насыщении придонной и поверхностной воды, станция же Центрального плеса сохраняла ясную стратификацию. В сентябре и даже в октябре, несмотря на длительную циркуляцию, насыщение воды кислородом не дошло до 100%.

Таким образом, принимая во внимание, что и биологическое потребление кислорода оказалось везде очень интенсивным, следует считать, что если бы не высокая способность водохранилища к аэрации, то кислородный режим его был бы в течение лета очень напряженным. Эту напряженность кислородного режима, которая летом будет компенсироваться сильной аэрацией, совершенно правильно предсказали в своих прогнозах Щербаков и Киселев.

КРЕМНИЙ

Главные реки, питающие водохранилище — Волга, Молога, Шексна и Суда — относительно богаты кремнием. Но вследствие изменения физико-химических условий и развития водорослей, содержание кремния в отрогах и в Центральном плесе заметно снижается.

В мае кремния в отрогах и в центральной части было значительное количество (табл. 7). Отмечалось развитие диатомовых водорослей. В июне резко снизилось содержание кремния в притоках. Но еще сильнее снизилось оно в центральной части водохранилища. Интенсивнее развивались диатомовые водоросли. В июле, несмотря на сокращение поверхностного стока в засушливый период, содержание кремния повысилось. На смену диатомовым водорослям пришли синезеленые. В сентябре и октябре, как уже было сказано, в связи с обильными осадками реки питались поверхностными водами, в силу чего возросло содержание кремния, но на основной массе воды, заключенной в Центральном плесе, это отразилось незначительно. Стратификация в распределении кремния за весь период исследований наблюдалась очень слабая, за исключением нескольких станций Центрального плеса. Из табл. 7 видно, что только в мае в водах Центрального плеса содержалось значительное количество кремния, в остальные месяцы количество его было гораздо ниже. Объясняется это прежде всего тем, что все воды, поступающие из отрогов в Центральный плес, достаточно обеднены кремнием. Кроме того, диатомовые водоросли, в мае интенсивнее развивающиеся в центральной части подвоя, снижают его содержание.

Таблица 7

Содержание кремния (мг/л)

| | Шекенинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | Централь- ный плес |
|--------------------|----------------------|-----|--------------------|-----|-------------------|-----------------------|
| | верх | низ | верх | низ | верх | среднее |
| Май | 5.0 | 2.5 | 2.5 | 1 | 3.5 | 3.3 |
| Июнь | 1.0 | 0.5 | 2.5 | 0.2 | 0.5 | 0.23 |
| Июль | 4.5 | 0.5 | 5.5 | 0.0 | 0.5 | 0.28 |
| Сентябрь | 5.5 | 1.0 | 6.0 | 1.0 | 0.5 | 0.80 |
| Октябрь | 4.0 | 0.5 | 3.5 | 0.5 | 3.0 | 0.73 |
| Среднее | 4.0 | 1.0 | 4.0 | 0.5 | 1.6 | 1.1 |

ЖЕЛЕЗО

В соответствии с высоким значением pH содержание железа в водохранилище по нашим данным редко превышало 0.5 мг в 1 литре. В среднем количество его равнялось 0.2—0.3 мг/л.

При движении вод по отрогам к Центральному плесу содержание Fe в них резко падало. Повидимому, подобно кремнию, в силу изменений физико-химических условий в отрогах, железо частично выпадало, а некоторая его доля потреблялась фитопланктоном (табл. 8).

В мае и июле все водохранилище заполнялось паводочной водой, в которой в среднем содержалось железа 0.22 мг в литре. В июле изменился состав вод Шексны, Суды и Мологи. Содержание железа в водохранилище снизилось до 0.09 мг в литре. В сентябре и октябре, в связи с обилием выпавших осадков, в реках резко увеличилось количество железа. Это несколько сказалось и на Центральном плесе (табл. 8).

Таблица 8

Содержание железа (мг/л)

| | Шекенинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | Централь- ный плес |
|--------------------|----------------------|------|--------------------|------|-------------------|-----------------------|
| | верх | низ | верх | низ | низ | среднее |
| Май | 0.40 | 0.22 | 0.21 | 0.15 | 0.16 | 0.18 |
| Июнь | 0.45 | 0.12 | 0.20 | 0.22 | 0.18 | 0.20 |
| Июль | 0.05 | 0.07 | 0.20 | 0.04 | 0.07 | 0.11 |
| Сентябрь | 0.67 | 0.25 | 0.80 | 0.25 | 0.80 | 0.37 |
| Октябрь | 0.50 | 0.05 | 0.52 | 0.22 | 0.26 | 0.19 |
| Среднее | 0.41 | 0.14 | 0.38 | 0.18 | 0.19 | 0.17 |

Волжский отрог, вносящий в водохранилище примерно треть воды, сильно отличается от Шекенинского и Моложского. Это — вода, прошедшая длинный путь по двум водохранилищам. Поэтому и железа в ней значительно меньше, чем в воде двух других отрогов. Стратификация в распределении железа наблюдалась только в осенний период, когда, в связи

с понижением рН, в придонных слоях значительно увеличивалось содержание железа. Кстати сказать, повышение содержания железа почти всегда наблюдалось в водах с высокой цветностью.

Прямая зависимость между содержанием железа и величиной цветности воды наблюдалась в течение всего периода наших исследований.

ФОСФОР И АЗОТ

Воды весеннего паводка богаты фосфором, но уже в майском стоке концентрация его заметно снижается. Это довольно известный факт, а для рр. Волги, Шексны и Мологи его подтверждает А. П. Щербаков (1950). Запас паводковой воды в мае оказался вытесненным водами летнего стока из всех отрогов с их притоками в Центральный плес. Этим и объясняется богатство фосфором Центрального плеса по сравнению с притоками в мае (табл. 9).

Несмотря на то, что Центральный плес в это время был заполнен относительно более холодной водой, развитие планктона в нем началось раньше, чем в Шекснинском отроге. Естественно поэтому, что содержание фосфора, оставшееся в этом отроге почти на прежнем уровне еще в июне, в Центральном плесе уменьшилось чрезвычайно резко.

В июле Шекснинский отрог у берегов уже сильно зарос высшей растительностью, а его большие открытые пространства сильно цвели, вода его очень прогрелась, значение рН повысилось. В результате этого содержание фосфора резко снизилось, практически почти до 0. Это его наименьшее содержание в течение всего вегетационного периода во всех исследованных частях водохранилища.

В сентябре концентрация фосфора резко возросла в Шекснинском и Моложском отрогах, а также в мелких притоках. Наоборот, в Центральном плесе, в связи с продолжавшимся там интенсивным цветением, более высокими температурой и рН, концентрация фосфора продолжала снижаться. В октябре притоки стали в большом количестве приносить фосфор; в то же время его потребление сокращалось, так как жизнь в водоеме замедлялась; поэтому содержание фосфора в Центральном плесе начало увеличиваться.

Вода Волжского отрога отличалась значительно лучшей обеспеченностью фосфором и меньшей амплитудой колебаний в его содержании. В то же время его динамика была такая же, как в Шекснинском и Моложском отрогах. Так же как и для динамики других элементов, объяснение этому нужно искать в происхождении воды и в пройденном ею пути. Турбины Угличской плотины захватывают довольно глубокие слои воды, т. е. относительно богатые фосфором и очень бедные планктоном. Биомасса последнего на протяжении почти 60 км Волжского отрога нарастает, начиная с совершенно незначительной величины. Сам Волжский отрог представляет собой старое русло Волги с относительно малоизрезанными крутыми берегами. Он слабо зарастает высшей растительностью. С другой стороны проток воды в нем гораздо значительнее, чем в других двух отрогах, и более равномерно распределен по сезонам. По этим причинам температура и рН в нем летом несколько ниже, и потребление фосфора организмами значительно слабее, чем в остальных исследованных районах (табл. 9).

Щербаков в упоминавшемся уже прогнозе химизма водохранилища писал: «Биогенными элементами воды Рыбинского водохранилища должны быть достаточно богаты. Поэтому фитопланктон должен достигать значи-

Таблица 9

Распределение фосфора (мг/л)

| | Шекснин- ский отрог | Моложеский отрог | Волжский отрог | Централь- ный плес |
|--------------------|------------------------|---------------------|-------------------|-----------------------|
| Май | 0,018 | 0,020 | 0,025 | 0,029 |
| Июнь | 0,018 | 0,008 | 0,022 | 0,009 |
| Июль | 0,001 | 0,006 | 0,012 | 0,004 |
| Сентябрь | 0,018 | 0,018 | 0,015 | 0,002 |
| Октябрь | 0,010 | 0,019 | 0,016 | 0,011 |
| Ноябрь | — | — | 0,012 | 0,035 |
| Среднее | 0,012 | 0,014 | 0,018 | 0,013 |

тельного развития. Весенние полые воды рек, как мы видели, содержат большое количество минерального азота и фосфора. При незначительной глубине водохранилища, сильном ветровом перемешивании и, следовательно, высокой температуре у дна процессы регенерации биогенных элементов из мертвого органического вещества должны проходить быстро, и связанный азот и фосфор не могут надолго выключаться из круговорота.

Очень близкий прогноз дан Киселевым. Все наши наблюдения подтвердили правильность этой части прогноза. Вернемся хотя бы к только что разобранным примерам содержания фосфора. Только в Шекснинском отроге, где почти отсутствуют волнения и где чрезвычайно сильно развита растительность, фосфор в июле оказался почти исчерпанным; в Центральном же плесе он весь вегетационный сезон поддерживался на уровне примерно 0,01 мг в литре.

НИТРАТЫ

Почти то же наблюдалось и в отношении нитратов. Весенние паводковые запасы их в Центральном плесе и Волжском отроге были снижены очень быстро, однако весь остальной вегетационный период их содержание очень устойчиво колебалось около 0,05 мг/л (табл. 10).

Таблица 10

Азот нитратный (мг/л)

| | Шекснин- ский отрог | Моложеский отрог | Волжский отрог | Централь- ный плес |
|--------------------|------------------------|---------------------|-------------------|-----------------------|
| Май | 0,10 | 0,09 | 0,17 | 0,18 |
| Июнь | 0,07 | 0,06 | 0,04 | 0,05 |
| Июль | 0,04 | 0,05 | 0,06 | 0,06 |
| Сентябрь | 0,08 | 0,10 | 0,05 | 0,04 |
| Октябрь | 0,04 | 0,05 | 0,04 | 0,05 |
| Ноябрь | — | — | — | — |
| Среднее | 0,07 | 0,07 | 0,07 | 0,08 |

Для такого незначительного интервала колебаний требовалась полная уравновешенность двух взаимно противоположных процессов — потребления нитратов и регенерации азота из органических веществ с последующей нитрификацией — во всем слое воды.

Именно этот комплекс процессов и был предсказан Щербаковым (1950). В противоположность такой уравновешенности фосфорного и азотного режима Центрального плеса, в Шекснинском и Моложском отрогах, морфометрия и биология которых совершенно различны, амплитуда колебаний этих двух основных биогенных элементов сравнительно очень велика.

Пути поддержания этого равновесия особенно ясно видны из сравнения концентраций азотнокислых солей в поверхностных и придонных слоях воды Центрального плеса (табл. 11). Последние настолько богаты

Таблица 11

Распределение нитратов (мг/л) по сезонам в Центральном плесе

| №№ стан- ций | Май | | Июнь | | Июль | | Сентябрь | | Октябрь | |
|--------------------|------|------|------|------|------|------|----------|------|---------|------|
| | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно |
| 13 | 0.23 | 0.23 | 0.05 | 0.07 | 0.05 | 0.06 | 0.04 | 0.04 | 0.03 | 0.01 |
| 14 | 0.22 | 0.23 | 0.05 | 0.15 | 0.07 | 0.06 | 0.00 | 0.02 | 0.03 | 0.01 |
| 15 | 0.22 | 0.18 | 0.07 | 0.08 | 0.06 | 0.07 | 0.04 | 0.04 | 0.01 | 0.01 |
| 19 | 0.09 | 0.09 | 0.05 | 0.05 | 0.06 | 0.06 | 0.06 | 0.06 | 0.06 | 0.06 |
| 20 | 0.20 | 0.22 | 0.06 | 0.07 | 0.07 | 0.08 | 0.03 | 0.04 | 0.07 | 0.06 |
| 30 | 0.21 | 0.17 | 0.04 | 0.08 | 0.06 | 0.06 | 0.06 | 0.06 | 0.05 | 0.03 |
| 31 | 0.28 | 0.25 | 0.06 | 0.00 | 0.04 | 0.06 | 0.05 | 0.06 | 0.03 | 0.03 |
| 32 | 0.07 | 0.05 | 0.05 | 0.04 | 0.03 | 0.07 | 0.06 | 0.06 | 0.07 | 0.05 |
| 33 | 0.09 | 0.08 | 0.05 | 0.06 | 0.08 | 0.06 | 0.03 | 0.05 | 0.07 | 0.01 |

растворенным кислородом, что минерализация азота доходила в них до нитратов. А постоянные перемешивания слоев воды все время выносят образовавшиеся нитраты, не позволяя им накапливаться до сколько-нибудь значительных величин.

АММОНИЙНЫЙ АЗОТ

Аммонийные соли — еще более подвижный компонент солевого состава, чем азотнокислые соли, поэтому проследить закономерности в их распределении только путем периодических рейсов еще труднее.

Основная закономерность, которая бросается здесь в глаза, состоит в исключительной последовательности падения и возрастания их концентрации. Так, почти в течение всего периода исследования идет довольно равномерное снижение содержания аммиачного азота по мере продвижения по отрогам к Центральному плесу. В сентябре с началом осенней циркуляции происходит чрезвычайно резкое увеличение его содержания. В этот период все части водохранилища более богаты им, чем за весь летне-гетационный период (табл. 12).

Буквально это же явление наблюдалось на Учинском водохранилище в 1936—1938 гг. Там аналогичное нашему резкое увеличение содержания аммонийных солей в конце августа—сентябре было связано с началом осенней циркуляции, а следующее непосредственно за этим такое же резкое уменьшение содержания этих солей — с процессом нитрификации и появлением эквивалентного количества азотнокислых солей, сохранившихся затем до весны. У нас в октябре содержание аммиачных солей также дошло до летней нормы, но причина их уменьшения осталась неясной, так как содержание азотнокислых солей не увеличилось.

Таблица 12

Распределение аммиачного азота (мг/л) по сезонам в Центральном плесе

| № стан-ций | Май | | Июнь | | Июль | | Сентябрь | | Октябрь | |
|------------|------|------|------|------|------|------|----------|------|---------|------|
| | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно |
| 13 | 0.10 | 0.10 | 0.05 | 0.21 | 0.08 | 0.09 | 0.23 | 0.38 | 0.18 | 0.23 |
| 14 | 0.25 | 0.25 | 0.08 | 0.08 | 0.04 | 0.06 | 0.23 | 0.23 | 0.26 | 0.23 |
| 15 | 0.10 | 0.10 | 0.18 | 0.18 | 0.04 | 0.04 | 0.38 | 0.43 | 0.08 | 0.21 |
| 19 | 0.25 | 0.25 | 0.05 | 0.21 | 0.02 | 0.03 | 0.48 | 0.48 | 0.00 | 0.18 |
| 20 | 0.15 | 0.15 | 0.18 | 0.28 | 0.05 | 0.07 | 0.50 | 0.58 | 0.13 | 0.08 |
| 30 | 0.15 | 0.25 | 0.08 | 0.13 | 0.04 | 0.08 | 0.28 | 0.43 | 0.03 | 0.13 |
| 31 | 0.15 | 0.15 | 0.38 | 0.43 | 0.24 | 0.32 | 0.28 | 0.38 | 0.13 | 0.18 |
| 32 | 0.15 | 0.20 | 0.13 | 0.13 | 0.05 | 0.07 | 0.28 | 0.28 | 0.08 | 0.03 |
| 33 | 0.25 | 0.25 | 0.13 | 0.18 | 0.18 | 0.24 | 0.28 | 0.33 | 0.00 | 0.08 |

Следует сказать еще несколько слов об относительном содержании аммонийных солей во всех частях водохранилища. Вода, питающая Шекснинский и Моложский отроги, все время наиболее богата аммонийными солями. С началом осенней циркуляции обогащение аммиачными солями вод этих отрогов происходит еще более резко, чем в Центральном плесе.

Волжский отрог опять дает другую картину. Имея воду, прошедшую уже 2 водохранилища, он в отношении аммиачных солей почти не отличается от Центрального плеса (табл. 13).

Таблица 13

Содержание аммиачного азота (мг/л)

| | Шекснинский отрог | | Моложский отрог | | Волжский отрог | Центральный плес |
|--------------------|-------------------|------|-----------------|------|----------------|------------------|
| | верх | низ | верх | низ | низ | среднее |
| Май | 0.35 | 0.05 | 0.20 | 0.07 | 0.20 | 0.17 |
| Июнь | 0.38 | 0.13 | 0.07 | 0.07 | 0.11 | 0.14 |
| Июль | 0.04 | 0.06 | 0.05 | 0.05 | 0.06 | 0.08 |
| Сентябрь | 0.48 | 0.35 | 0.57 | 0.18 | 0.28 | 0.33 |
| Октябрь | 0.31 | 0.15 | 0.25 | 0.13 | 0.31 | 0.14 |
| Среднее . . . | 0.31 | 0.14 | 0.23 | 0.10 | 0.19 | 0.17 |

МАРГАНЕЦ

Как видно из табл. 14, в небольших концентрациях Mn встречался почти повсеместно. Даже в июле, в разгар «цветения», его концентрации доходили до 0.05—0.09 мг на литр поверхностной воды.

Между тем, несомненно, в первые годы его было больше, роль его была более значительной и Киселев (1946), констатирующий наличие марганца в волжских водохранилищах, был ближе к истине, чем Д. Д. Кутрявцев (1950), исследовавший Рыбинское море.

Таблица 14

| Распределение марганца (мг/л) | | | | | | |
|-------------------------------|-------|-------|-------|-------|----------|-------|
| № станий | Май | | Июль | | Сентябрь | |
| | пов. | дно | пов. | дно | пов. | дно |
| Шекснинский отрог | | | | | | |
| 21 | 0.00 | — | 0.09 | — | 0.00 | 0.00 |
| 22 | 0.02 | 0.02 | 0.08 | 0.09 | 0.08 | 0.08 |
| 23 | 0.00 | 0.00 | 0.08 | 0.08 | 0.05 | 0.10 |
| 24 | 0.00 | 0.02 | 0.065 | 0.75 | 0.03 | 0.05 |
| 25 | — | — | 0.04 | 0.05 | 0.00 | 0.06 |
| 26 | 0.00 | — | 0.02 | 0.10 | 0.00 | 0.09 |
| 27 | — | — | 0.075 | 0.085 | 0.05 | 0.05 |
| 28 | — | — | 0.08 | 0.09 | 0.00 | 0.00 |
| Моложский отрог | | | | | | |
| 34 | — | — | 0.065 | 0.075 | 0.3 | 0.03 |
| 35 | — | — | 0.09 | 0.09 | 0.07 | 0.16 |
| 36 | — | — | 0.08 | 0.09 | 0.05 | 0.05 |
| 37 | — | — | 0.00 | 0.00 | 0.03 | 0.03 |
| 38 | — | — | 0.09 | 0.10 | 0.08 | 0.13 |
| 39 | — | — | 0.08 | 0.085 | 0.00 | 0.075 |
| Волжский отрог | | | | | | |
| 7 | 0.05 | 0.075 | 0.02 | 0.07 | 0.03 | 0.23 |
| 8 | 0.05 | — | 0.03 | 0.06 | 0.075 | 0.075 |
| 9 | 0.075 | 0.09 | 0.09 | 0.00 | 0.00 | 0.09 |
| 10 | — | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 0.04 | 0.06 |
| 11 | 0.05 | 0.09 | 0.00 | 0.02 | 0.03 | 0.03 |
| Центральный плес | | | | | | |
| 13 | 0.05 | 0.075 | 0.08 | 0.03 | 0.075 | 0.075 |
| 14 | 0.06 | 0.07 | 0.02 | 0.04 | 0.03 | 0.085 |
| 15 | 0.05 | 0.10 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| 19 | 0.00 | 0.00 | 0.02 | 0.065 | 0.00 | 0.05 |
| 20 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.03 | 0.03 | 0.03 |
| 30 | — | — | 0.00 | 0.02 | 0.00 | 0.08 |
| 31 | — | — | 0.09 | 0.12 | 0.075 | 0.09 |
| 32 | — | — | 0.075 | 0.085 | 0.03 | 0.075 |
| 33 | — | — | 0.09 | 0.09 | 0.06 | 0.075 |

ВЫВОДЫ

1. Центральный плес весной прогревается позднее, чем отроги, а осенью позже охлаждается. В нем благодаря частому ветровому перемешиванию наблюдается очень слабая, постоянно нарушаемая стратификация.

2. Все отроги приносят в Центральный плес уже обедненные биогенными элементами воды; кроме того, здесь сильнее развивается фитопланктон, а следовательно, и интенсивней идет их потребление.

3. Воды, подвергшиеся «самоочищению» в отрогах, приходят в центральную часть водохранилища с пониженными величинами окисляемости и цветности и, наоборот, с повышенной прозрачностью и с большим содержанием растворенного кислорода.

4. В течение всего лета биогенные элементы поддерживаются на довольно устойчивом уровне, что чрезвычайно способствует сильному цветению.

5. Благодаря большому ВПК все лето, несмотря на очень сильную аэрацию, вода недонасыщена кислородом.

ЛИТЕРАТУРА

- К и с е л е в. 1946. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилищ по Волге. Тр. Зоол. инст., т. VIII.
- К у д р я в ц е в Д. Д. 1950а. Материалы к гидрохимической характеристике Волжского отрога Рыбинского водохранилища 1943—1946 гг. Тр. биост. Борок, в. 1.
- К у д р я в ц е в Д. Д. 1950б. Сравнительная характеристика гидрохимического режима водохранилищ верхней Волги: Пьяньковского, Угличского, Рыбинского. Тр. биост. «Борок», в. 1.
- Щ е р б а к о в А. П. 1950. Гидрохимический режим Волги, Мологи и Шексны в районе Рыбинского водохранилища. Тр. биост. «Борок», в. 1.

О МЕТОДИКЕ РЕКОНСТРУКЦИИ РОСТА РЫБ ПО ЧЕШУЕ

При изучении роста рыб обычно пользуются методом реконструкции его по годовым кольцам на чешуе, костях, отолитах и лучах плавников. Реконструкция роста возможна благодаря наличию закономерной связи между линейными размерами рыбы и размерами чешуи и костей. Еще в 1900 г. Вальтер (Walter), исследуя рост карпа, впервые обратил внимание на то, что рост чешуи находится в прямой зависимости от роста рыбы. В 1910 г. Э. Леа и К. Даль (Lea, Dahl) развили это положение и предложили свой метод определения роста по чешуе. Таким образом, интересующий нас вопрос насчитывает уже почти полувековую давность. За этот период метод неоднократно подвергался проверке, а усовершенствование его продолжается и до настоящего времени.

Большинство ихтиологов, считаясь с относительной точностью метода, вынуждены пользоваться сравнительной оценкой роста рыб и учитывать погрешности в абсолютных величинах определений. Некоторые же, некритически пользуясь избранным методом, не учитывают допускаемых ими ошибок и нередко приходят к неправильным выводам, порождая тем самым неуверенность в правильности самого принципа реконструкции роста, доходящую иногда до крайности. Так, П. П. Лаптев (1953), столкнувшись с техническими трудностями при применении методов расчисления и не пытаясь их преодолеть, без всякого основания отрицает полностью возможность разработки метода реконструкции роста рыб.

В настоящее время все методические вопросы группируются вокруг критики двух методов, основанных на различном понимании связи между длиной тела рыбы и величиной радиуса чешуи.

МЕТОДЫ РАСЧИСЛЕНИЯ, ИСХОДЯЩИЕ ИЗ ПРЯМОЛИНЕЙНОЙ СВЯЗИ МЕЖДУ ДЛИНОЙ ТЕЛА РЫБЫ И ВЕЛИЧИНОЙ РАДИУСОВ ЧЕШУИ

Э. Леа (1910) и К. Даль (1910), указав на наличие корреляции между длиной тела рыбы и размерами чешуи, выразили ее формулой $l_n = \frac{l}{V} \cdot V_n$, где l — вся длина рыбы, l_n — искомая длина тела за расчисляемый год, V — радиус чешуи и V_n — радиус возрастного кольца чешуи. Следовательно, этим авторами высказались за прямолинейную зависимость между длиной тела рыбы и размерами чешуи. Такого рода зависимость последующие исследователи считали свойственной всем рыбам. Надо сказать, что еще и до сих пор многие авторы пользуются этой формулой для определения длины тела рыбы по величине радиусов чешуи.

Вскоре была вскрыта ошибочность метода Леа-Далля (Терещенко, 1913; Мик — Meek, 1916; Молендер — Molander, 1918; Ли — Lee, 1920;

Шериф — Sheriff, 1922; Монастырский, 1926, 1930; Тюрип, 1929; Аврутина, 1929; Сегерстрель — Segerstråle, 1933, и мн. др.). Оказалось, что вычисляемые по формуле Леа и Дали величины длин тела меньше истинных, получаемых непосредственным измерением рыб. Эта ошибка в расчетах тем больше, чем старше возраст исследуемых рыб (феномен Р. Ли). При установлении причины погрешности метода были выяснены две принципиально важные особенности роста длины тела рыбы и чешуи, не учитываемые авторами предлагаемого метода. Первая состоит в том, что чешуя у мальков закладывается не сразу в начале их развития, а по достижении ими определенных размеров; вторая в том, что между ростом длины тела рыбы и ростом чешуи нет прямолинейной зависимости.

В дальнейшем Р. Ли, совершенствуя метод Леа—Дали, подошла к решению задачи односторонне, учитывая только время закладки чешуи и не считаясь с фактом отсутствия прямолинейной связи исследуемых переменных. Сохранив основу формулы Леа, она внесла в нее поправки с учетом длины рыбы в момент закладки чешуи, придав ей следующий вид: $l_n = \sqrt[n]{V_n} \cdot (l - a) + a$, где a — длина рыбы в период закладки чешуи. Ли получила величину a путем экстраполяции, но Монастырский практически показал, что при применении приема Ли для определения величины a последние иногда оказываются отрицательной. Фактически, если считать формулу Ли безупречной, то получается, что длина рыбы до появления на ней чешуи имеет отрицательное значение. Уже один этот факт указывает на полную несостоятельность расчетов Ли.

Нужно сказать, что вводить отрезок a в формулу вовсе не обязательно. Располагая размерами чешуи у сеголетков, мы получаем исходную точку корреляционной зависимости, от которой и ведем расчисление длин тела рыб старшего возраста, начиная с годовика.

МЕТОДЫ РАСЧИСЛЕНИЯ РОСТА, ИСХОДЯЩИЕ ИЗ КРИВОЛИНЕЙНОЙ СВЯЗИ

Попытка Монастырского выразить соотношение двух переменных величин, не подчиняющихся линейному закону, в виде логарифмической связи, обосновывалась им необходимостью упрощения процесса интерполирования и производства вычислений за пределами наблюдаемых величин. Поэтому он допускал, что зависимость между длиной рыбы и чешуи подчиняется уравнению $\lg y = \lg K + n \lg x$, где x и y соответствуют длине рыбы и длине чешуи по взятому измерению, $\lg K$ — отрезок, отсекаемый прямой на оси ординат, и n — угловой коэффициент прямой. Такого рода связь Г. Н. Монастырский также усматривает в соотношениях прироста длины тела рыбы и радиусов чешуи, что нашло свое отражение в предложенной им формуле $\Delta \lg y = n \Delta \lg x$.

К. К. Терещенко, еще в 1913 г. обнаружив несоответствие между рассчитанными и наблюдаемыми длинами воibly, внес коррективы в формулу Леа с учетом криволинейной зависимости. Он эмпирически установил, что соотношение между длиной тела и величиной клейтрума воibly изменяется с возрастом. Вычислив показатели отношений для разных возрастных групп, деля длину рыбы на длину клейтрума, он ввел поправочные переменные коэффициенты. Дополненная им формула Леа приобрела следующий вид: $L_x = \frac{L}{l} \cdot l_x K$, где L_x — искомая длина рыбы, L — наблюдаемая длина рыбы, l — длина клейтрума, l_x — длина возрастного кольца клейтрума и K — переменный коэффициент. Введение перемен-

ных коэффициентов, учитывающих криволинейную связь, значительно уточнило расчисление роста воблы. Несовершенство формулы состоит в том, что все переменные коэффициенты привязаны к возрасту рыбы, а не к ее длине. Поэтому для рыб, отличающихся по темпу роста, такая возрастная поправка будет неточной.

Сегерстрель (1933) пошел по пути установления эмпирической криволинейной зависимости величины радиусов чешуи не с возрастом, а с размерами рыбы, как это делал Монастырский. Вследствие этого выражение связи переменных значительно улучшилось, улучшились и результаты определений.

Изучая рост леща, окуня и язя финских водоемов, Сегерстрель находит эмпирическим путем отношение величины радиусов чешуи и длины тела рыбы и среднее значение их представляет в виде таблицы. Эта таблица служит для поправок измерений радиусов чешуи, которые вследствие варьирования не совпадают со средними табличными величинами для данной длины тела рыбы и для внесения поправок к результатам расчисления роста по формуле Э. Леа.

Для упрощения операции расчисления и нахождения поправок к величинам, расчисленным по Леа, Сегерстрель предложил особую номограмму с поправочной кривой, для построения которой он использовал данные поправочной таблицы. Описание ее приведено на рис. 7.

СРАВНЕНИЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОСТА РЫБ РАЗНЫМИ МЕТОДАМИ

Сибирская плотва (*Rutilus rutilus lacustris* Pall.). В качестве иллюстрации характера криволинейной зависимости между длиной тела и размерами чешуи мы взяли плотву, тот вид рыбы, который Монастырский наиболее обстоятельно исследовал при разработке своего метода. Мы использовали данные промеров, произведенных Э. В. Аврутиной и опубликованных в работе, посвященной проверке методов определения возраста и темпа роста (1929, приложения 1 и 3). Они представлены на рисунках 1 и 2.

Распределение точек на этих рисунках указывает на криволинейный характер зависимости между ростом длины тела и чешуи плотвы. На рис. 3 даны эмпирические линии регрессии для определения роста плотвы по переднему и заднему радиусам чешуи, измеренным окуляр-микрометром. По ним и можно вести расчисление роста плотвы. Для этого необходимо измерение чешуи приводить к масштабу, принятому на графике (см. раздел «Криволинейная зависимость и техника расчисления по номограммам»).

Преобразовав эмпирические линии регрессии на логарифмической сетке (рис. 4), мы убеждаемся, что кривые переднего и заднего радиусов чешуи изогнуты так, что экстраполяция по прямой линии Монастырского невозможна. Следовательно, у сибирской плотвы наблюдаемые данные не согласуются с основным положением Монастырского о пропорциональности приращения логарифмов длины тела и чешуи.

Аврутина, располагая этими материалами и обрабатывая их только по методу Леа и Монастырского, не могла обнаружить указанного несоответствия. Пользуясь ее измерениями чешуи сибирской плотвы из оз. Чаны, сравним расчисленный рост плотвы по эмпирической кривой и формуле Монастырского (табл. 1, 2, 3).

Как видно из таблиц, величины длин тела у одних и тех же молодых экземпляров, определенные по разным номограммам, оказались различ-

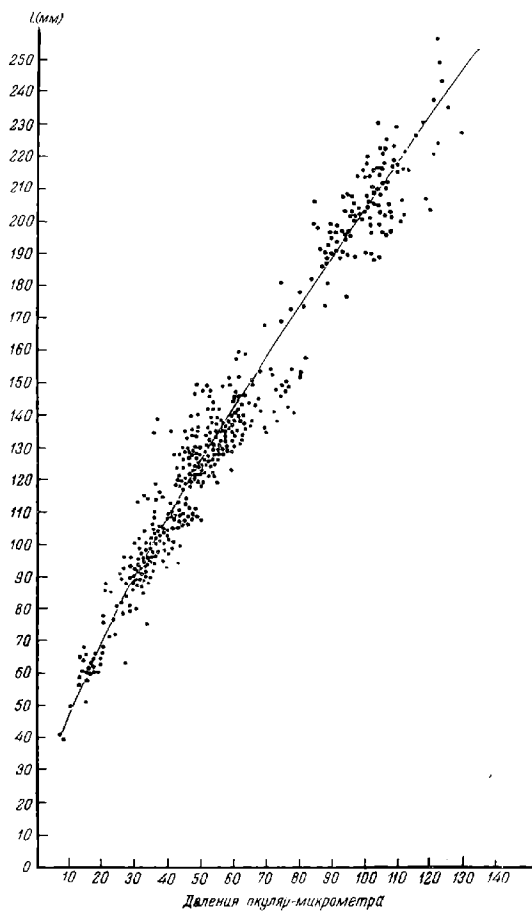


Рис. 1. Зависимость $Sy-l$ сибирской плотвы (передний радиус). (По материалам Э. В. Аврутиной).

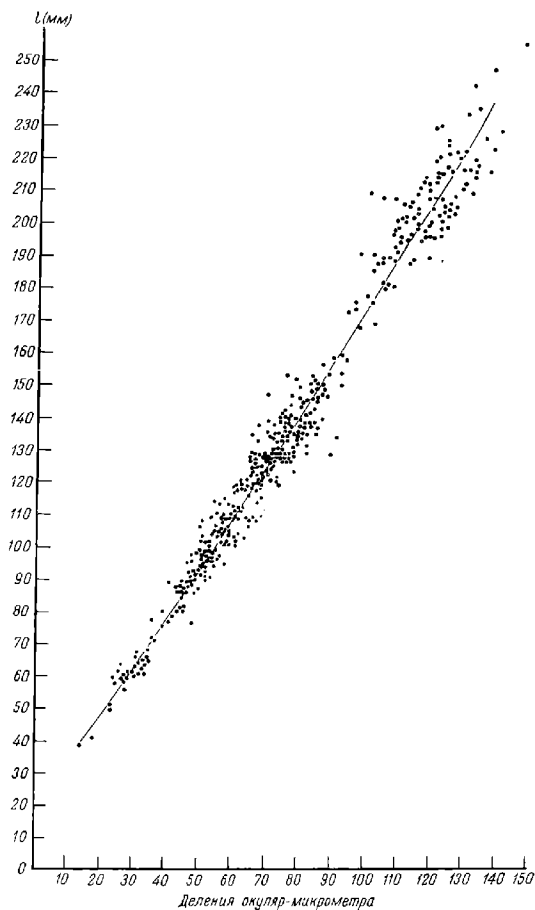


Рис. 2. Зависимость $Sq-l$ сибирской плотвы (зодный радиус).
(По материалам Э. В. Аврутиной).

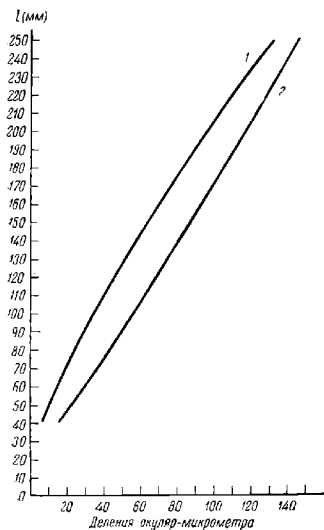


Рис. 3. Эмпирические кривые зависимости $Sq-l$ сибирской плотвы.

1 — передний радиус; 2 — задний радиус.

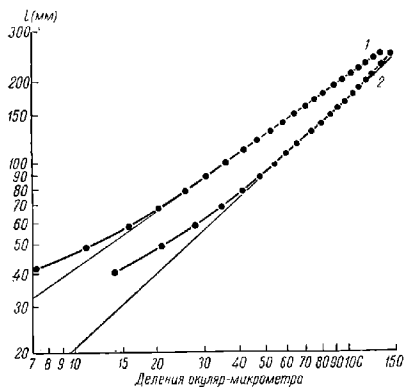


Рис. 4. Сибирская плотва. Логарифмическая аноморфоза эмпирических кривых переднего и заднего радиусов чешуи и прямолинейная экстраполяция по Монастырскому.

1 — передний радиус; 2 — задний радиус.

Таблица 1

Расчисленный рост сибирской плотвы 9-летнего возраста

| | Возраст | | | | | | | | Наблю- денная длина |
|-------------------------------------|---------|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8+ | |
| Передний радиус | | | | | | | | | |
| Длина тела по формуле Монастырского | 52 | 77 | 112 | 136 | 147 | 155 | 165 | 172 | 176 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 57 | 79 | 112 | 135 | 146 | 156 | 164 | 170 | 176 |
| Разница (мм) | +5 | +2 | — | —1 | —1 | +1 | —1 | —2 | — |
| Задний радиус | | | | | | | | | |
| Длина тела по формуле Монастырского | 54 | 83 | 108 | 125 | 141 | 157 | 162 | 170 | 176 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 60 | 86 | 109 | 125 | 140 | 156 | 163 | 170 | 176 |
| Разница (мм) | +6 | +3 | +1 | 0 | —1 | —1 | +1 | — | — |

Таблица 2

Расчисленный рост сибирской плотвы 7-летнего возраста

| | Возраст | | | | | | Наблю- денная длина |
|---|---------|----|----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6+ | |
| Передний радиус | | | | | | | |
| Длина тела по формуле Монастырского | 47 | 75 | 98 | 119 | 135 | 146 | 154.5 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 53 | 78 | 99 | 119 | 135 | 146 | 154.5 |
| Разница (мм) | +6 | +3 | +1 | — | — | — | — |
| Задний радиус | | | | | | | |
| Длина тела по формуле Монастырского | 48 | 75 | 99 | 117 | 130 | 143 | 154.5 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 55 | 79 | 99 | 117 | 130 | 143 | 154.5 |
| Разница (мм) | +7 | +4 | — | — | — | — | — |

Таблица 3

Расчисленный рост сибирской плотвы 3-летнего возраста

| | Передний радиус | | | Задний радиус | | |
|-------------------------------------|-----------------|----|---------------------------|---------------|----|---------------------------|
| | возраст | | наблю- денная длина | возраст | | наблю- денная длина |
| | 1 | 2+ | | 1 | 2+ | |
| Длина тела по формуле Монастырского | 53 | 84 | 104.5 | 58 | 84 | 104.5 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 58 | 86 | 104.5 | 64 | 86 | 104.5 |
| Разница (мм) | +5 | +2 | — | +6 | +2 | — |

ными. Причина этого совершенно ясна. Где у Монастырского экстраполяционная прямая не соответствует наблюдаемым отношениям, искажает их, там имеет место постоянное преуменьшение размеров рыбы. При расчислении по переднему радиусу ошибка составляет для 1-го года 6—7 мм, для 2-го года 3—4 мм. Конечно, эти ошибки не столь значительны, но они математически закономерны и легко объяснимы.

Следует обратить внимание на то, что при применении метода Монастырского ошибка в рассчитанных длинах в первые годы жизни плотвы постоянна и не зависит от возраста исследуемой рыбы, чем она и отличается от феномена Р. Ли. Там ошибка непостоянна и увеличивается с возрастом исследуемой рыбы.

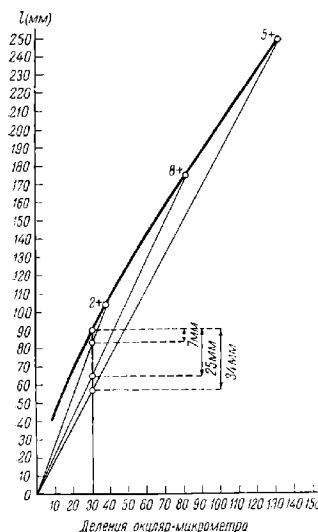


Рис. 5. Погрешности в расчетах роста сибирской плотвы по формуле Э. Леа (передний радиус).

Для разновозрастных размеров экземпляров погрешность будет также различной. Для 6-летней плотвы из оз. Сартлан она больше, чем для 9-летней из оз. Чаны. Это искажение лишает возможности сравнить индивидуальный рост в разновозрастной группе, а тем более в разновозрастных группах.

Рост, рассчитанный по Леа, для всех трех рассматриваемых нами случаев оказался заниженным. Ошибка совершенно закономерно возрастает в сторону младших возрастов, достигая максимума у одних рыб на 2-м году, у других на 1-м. Как видно из графика, это зависит от степени удаления друг от друга прямой и эмпирической линий расчетов. Особенно показателен здесь феномен Р. Ли, связанный с длиной тела, а не с возрастом рыбы (табл. 5).

Разница результатов расчета роста разновозрастных рыб по формуле Леа настолько существенна, причина ее так очевидна, что вкладывать какой-то загадочный смысл в феномен Ли нет никаких оснований. Этот феномен — не что иное, как грубая ошибка, проявляющаяся вследствие неправильного выражения математической зависимости между длиной тела и размерами чешуи.

Метод Леа в применении к плотве обладает такими существенными недостатками, что пользоваться им практически невозможно. Два ряда

Обратимся к сравнительным данным определения роста плотвы по методу Леа и по эмпирической кривой (рис. 5, табл. 4).

На рисунке нанесена эмпирическая линия регрессии переднего радиуса чешуи сибирской плотвы и 3 прямых Леа для графического расчета роста плотвы из оз. Сартлан с длиной тела 250 мм, в возрасте 5+, и из оз. Чаны с длиной тела 176 и 104,5 мм, в возрасте 8+ и 2+. Совершенно ясно, что, исходя из прямолинейной зависимости, мы будем всегда уменьшать расчетную длину тела. При этом каждая прямая, относящаяся к рыбам неодинаковых размеров, будет давать совершенно разные ошибки в зависимости от того, как далеко она будет отклоняться от наблюденной кривой. Так, например, при радиусе годового кольца в 30 делений окуляр-микрометра длина тела трех исследованных рыб, по Леа, будет соответственно равна 56—65—84 мм, при фактически наблюденной в 91 мм. Погрешность неизбежно будет возрастать соответственно увеличению исходного размера рыбы. Для разновозрастных, но имеющих не-

Таблица 4

Рост сибирской плотвы, рассчитанный по формуле Леа и эмпирической кривой, по переднему радиусу чешуи
6-летки

| | Возраст | | | | | Наблю- денная длина |
|---|---------|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5+ | |
| Длина тела по формуле Леа | 29 | 70 | 128 | 193 | 237 | 250 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 59 | 103 | 155 | 207 | 240 | 250 |
| Разница (мм) | -30 | -33 | -27 | -14 | -3 | |

9-летки

| | Возраст | | | | | | | | Наблю- денная длина |
|---|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8+ | |
| Длина тела по формуле Леа | 32 | 53 | 91 | 120 | 135 | 147 | 159 | 168 | 176 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 57 | 79 | 112 | 135 | 146 | 156 | 165 | 170 | 176 |
| Разница (мм) | -25 | -26 | -21 | -15 | -11 | -9 | -5 | -2 | |

3-летки

| | Возраст | | Наблюде- нная длина |
|---|---------|----|------------------------|
| | 1 | 2 | |
| Длина тела по Леа | 39 | 78 | 104.5 |
| Длина тела по эмпирической кривой | 58 | 86 | 104.5 |
| Разница (мм) | -19 | -8 | |

Таблица 5

Феномен Ля. Сибирская плотва

| Возраст | Длина (мм) | Длина тела годовика | | Разница | |
|---------|---------------|---------------------|----------------------------------|---------|------|
| | | по Леа | по эмпири- ческой кри- вой | (мм) | (%) |
| 5 | 250 | 29 | 59 | 30 | 103 |
| 8 | 176 | 32 | 57 | 25 | 78 |
| 2 | 104.5 | 39 | 58 | 19 | 57.7 |

ошибок — общее занижение рассчитанных длин по мере уменьшения возраста по каждой возрастной группе и увеличение ошибки с увеличением размера рыбы — в конечном итоге так переплетаются между собой, что представить истинную картину роста по рассчитанным данным невозможно. Естественно, что не исправит положения и массовость материала, к которой иногда прибегают, надеясь «утопить» ошибку в статистической средней из большого количества чисел.

Поправки Ля несколько смягчают неточности расчетов по формуле Леа. Если представить графически это усовершенствование (рис. 6), то оно сводится к приближению линии регрессии Леа к эмпирической

кривой (линии 1 и 2). Ошибка в этом случае заметно уменьшается. Для сартапской плотвы с длиной тела 25 мм она уменьшается для возрастного кольца в 30 делений окуляр-микрометра с 34 до 15 мм. Тем не менее, вследствие сохранения прямой пропорциональности в расчислении феномен Ли сохраняет силу, хотя и в меньшей степени. Например, для размера рыбы в 150 мм (линия 2) ошибка для того же годового кольца будет всего 8.5 мм. Мы условно приняли размер рыбы в момент закладки чешуи в 25 мм только для того, чтобы графически показать сущность поправки по формуле Ли. На практике же Ли предлагает определять эту поправку на длину путем экстраполяции. Как видно из рис. 6 (линии 3 и 4), длина отрезка изменяется в зависимости от того, каким участком эмпирической кривой располагал вычисляющий ее. Характерно, что в этом случае ошибка приобрела положительный знак для рыб молодых возрастов. Для плотвы в 250 мм при годовом кольце в 30 делений длина годовика будет преувеличена на 9 мм.

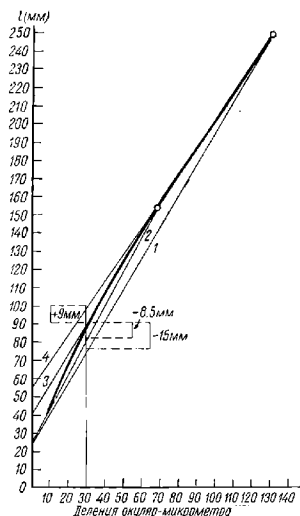


Рис. 6. Погрешности в расчетах роста сибирской плотвы по формуле Р. Ли (попередний радиус).

Поправка Ли к формуле Леа при субъективном экстраполировании по прямой для нахождения поправочного отрезка настолько разноречива, что конечные результаты определения роста трудно поддаются исправлению, так как величина ошибки и ее знак остаются неизвестными.

Иллюстрируем расчисление роста сибирской плотвы с помощью номограммы Сегерстреля, названной им поправочной кривой (рис. 7). Поправочная кривая получена путем преобразования эмпирической кривой переднего радиуса чешуи сибирской плотвы (рис. 3). На номо-

грамме она ограничена слева шкалой длины рыб, а справа шкалой размеров чешуи. Масштаб шкал подбирается так, чтобы длина правой шкалы была примерно в 2 раза больше левой. Шкалы связаны с поправочной кривой системой прямоугольных и полярных координат, что достигается следующим образом. По эмпирической кривой находим средние размеры чешуи для длин рыб, сгруппированных в классы с промежутками в 20 мм. Эти величины отмечаем точками на правой шкале и соединяем с нулем графика радиусами-векторами. Пересечение радиусов с соответствующими им ординатами длин рыб дадут ряд точек. Соединив их плавной линией, мы получаем поправочную кривую.

Для примера внесем поправки к длинам рыб, расчисленным по формуле Леа, которые приведены в табл. 4. Длина тела плотвы 250 мм, возраст 5+. На поправочной кривой находим точку, отвечающую длине 250 мм (l_{5+}). Из нее опускаем вертикаль на основание графика. На вертикали точками (l_1 — l_5) отмечаем расчисленные длины, взятые из таблицы.

Через точки вертикали проводим радиусы до пересечения их с поправочной кривой. Опустив вертикаль из точек $l_1^K - l_5^K$, на поправочной кривой находим исправленные длины рыб для каждого возраста. Величина поправки видна

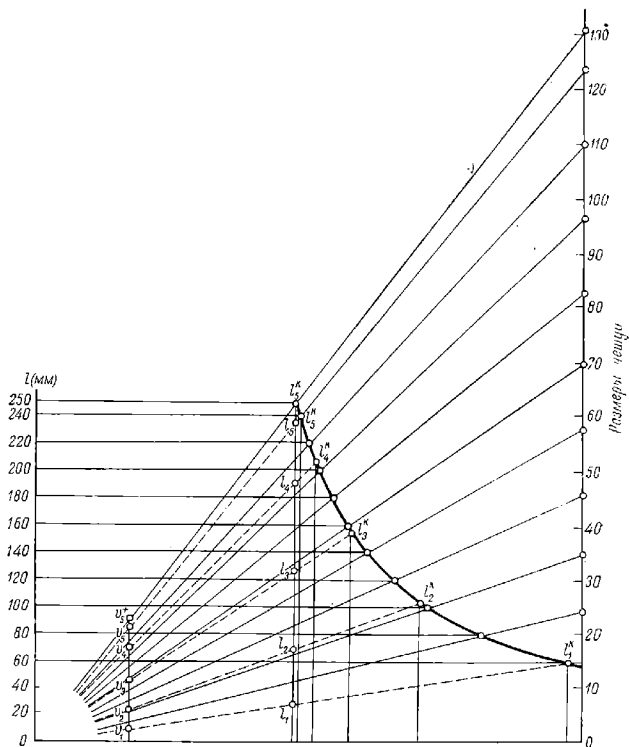


Рис. 7. Поправочная кривая Сегерстреля для расчисления роста сибирской плотвы.

l_{1-5} — длина тела по Э. Леа; l_{1-5}^K — длина тела с поправками; l_{1-5}^A — возрастные кольца (передний радиус).

из рис. 7 и табл. 6. Исправленные длины рыб оказались тождественными с рассчитанными нами непосредственно по эмпирической кривой, в чем можно убедиться, сравнив табл. 4 и 6. Расхождения не превышают графической ошибки отсчетов. Естественно, что здесь и не могло получиться существенной ошибки, поскольку номограмма построена на основании эмпирической кривой.

С помощью номограммы Сегерстреля можно производить расчисления роста непосредственно по чешуе. Для этого измерения переднего ра-

Таблица 6

Поправки по номограмме Сегерстреля к рассчитанным длинам сибирской плотвы по формуле Леа

| | Возраст | | | | | Наблюденная длина |
|----------------------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| Длина тела по Леа (мм) | 29 | 70 | 128 | 193 | 237 | 250 |
| Исправленная длина | 60 | 102 | 154 | 207 | 240 | 250 |
| Поправка (мм) | 31 | 32 | 26 | 14 | 3 | — |

днуса чешуи ($V_5 - V_{5.7}$) наносятся по вертикали таким образом, чтобы центр чешуи совпал с основанием графика, а верхний ее край — с радиусом-вектором соответствующей длины рыбы. Расчет ведется аналогично тому, как указано выше для поправок длин. В этом случае техника расчета напоминает собой расчет на доске Леа-Монастырского. Чешую можно проектировать с помощью лупы и рисовального аппарата непосредственно на номограмму, которая помещается на доске Леа-Монастырского.

Лещ (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища. Мы располагали 699 измерениями чешуи леща, любезно переданными нам А. А. Остроумовым. Чешуя собиралась с первого ряда над боковой линией против спинного плавника и измерялась в трех направлениях: по переднему, заднему и боковому секторам. Длина тела (l) взята от вершины рыла до конца чешуйного покрова.

Характер роста чешуи в разных направлениях и зависимость ее размеров от длины тела рыбы представлены на рис. 8 тремя кривыми.

Чешуя леща растет в разных направлениях в различном темпе и соотношения приростов ее секторов все время меняются. Поэтому расчетные длины тела рыб по чешуе, измеренной в разных направлениях, нельзя вести по одной и той же формуле зависимости, будь то формула Леа или Монастырского. Точнее всего результаты расчета получаются по эмпирическим кривым избранных направлений измерений чешуи. На приведенном рисунке ясно выступает взаимная связь роста отдельных секторов чешуи. Задний сектор вначале растет более ускоренно по сравнению с передним, а затем, в более старшем возрасте, замедляется.

Весьма интересны отношения между передним и боковым секторами чешуи леща. На рисунке их средние кривые представляют как бы зеркальное отображение друг друга — чем быстрее растет боковой сектор, тем медленнее передний и наоборот — чем больше замедляется рост первого, тем сильнее ускоряется рост второго. Рост бокового сектора зависит от высоты тела леща, которая относительно быстро увеличивается в период полового созревания и связи с увеличением гонад. С изменением экстерьера леща в рост переднего и бокового секторов чешуи проявляются обратные отношения. У высокотелых рыб зависимость переднего радиуса чешуи от длины тела всегда будет приобретать сложный криволинейный характер, чутко реагируя на изменения экстерьера рыб в определенные этапы индивидуального развития.

В литературе имеются указания на пригодность метода Леа для расчета роста леща (Лукин, 1939). Действительно, по заднему радиусу чешуи леща можно ожидать близкого совпадения рассчитанных длин тела по формуле Леа и эмпирической кривой, так как генеральное направление

последней почти совпадает с линией регрессии формулы Леа. Небольшими погрешностями в плюс—минус несколько миллиметров можно пренебречь. Феномен Ли здесь также слабо проявляется. Внесение поправки Ли в этом случае ухудшило бы результаты расчисления. Вследствие того, что прямая пропорциональности приростов по Ли меньше согласуется с эмпирической кривой, погрешности оказались бы большими, а рассчитанные размеры рыб преувеличенными.

К сожалению, задний радиус чешуи леща мало пригоден для расчисления. Чешуя в этом секторе выпуклая; возрастные приросты ее измеряются в проекции, искажающей пропорциональность приростов; возрастные кольца узкие и границы их расплывчатые, толстые. Все это лишает измерения точности и приводит к большим погрешностям, чем даже улучшенные расчисления по формуле Леа.

Для измерений более удобен передний радиус чешуи леща, но метод Леа для него не может быть применен.

Эмпирические кривые переднего и заднего радиусов чешуи леща на логарифмической номограмме Монастырского нельзя преобразовать в прямые, что видно из рис. 9.

Сравним результаты определения роста леща разными методами по приростам чешуи переднего и заднего радиусов (табл. 7).

Как видно из таблицы, определение роста леща по переднему радиусу дало крайне разноречивые результаты. По Монастырскому весьма значительно превышены рассчитанные размеры для всех возрастов. Погрешность достигает + 31 мм, что получается вследствие применения прямой экстраполяции на логарифмической сетке номограммы. По Леа погрешность получается с разными знаками и достигает для молодых возрастов —31, а для старших +4. мм. С последними можно было бы мириться, если бы погрешности для младших возрастов были не так велики.

Таким образом, для определения роста леща по переднему радиусу чешуи нельзя применять ни метод Леа, ни метод Монастырского вследствие большой ошибки в расчислении.

По заднему радиусу чешуи, как и следовало ожидать, результаты расчислений по всем трем методам получились более близкие. У младших трех возрастов по Леа и Монастырскому длины закономерно занижены (до 19%), у старших завышены, но относительно меньше.

Посмотрим, насколько совпадают длины леща, рассчитанные по переднему и заднему радиусам чешуи (табл. 8). При расчислении длины леща обнаруживается явное несоответствие результатов по переднему и заднему радиусам методами Монастырского и Леа. В первом случае по переднему радиусу получились завышенные значения, а во втором заниженные. По Монастырскому разница всюду велика и достигает максимума для 6—8 лет, по Леа для 2—5 лет. Резкий несообразный скачок для 11-летнего возраста во всех трех случаях получился, видимо, потому, что возрастное кольцо заднего радиуса было измерено неточно.

Удовлетворительное совпадение рассчитанных длин по обоим радиусам мы имеем по эмпирическим кривым. Небольшие различия в 3—4 мм можно отнести за счет неточности измерений задних радиусов чешуи. Совпадение рассчитанных длин по обоим радиусам является убедительным доказательством правильности этой методики. При желании добиться точности расчислений у леща целесообразно не брать заднего радиуса чешуи хотя бы потому, что пропорциональность годовых приростов заднего сектора трудно точно измерить.

Расчисление роста леаа разными методами

| | Возраст | | | | | | | | | | | | Наблю- денная длина |
|---|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | |
| Передний радиус | | | | | | | | | | | | | |
| Длина тела по эмпирической кривой | 51 | 95 | 123 | 154 | 186 | 219 | 245 | 275 | 299 | 323 | 347 | 367 | 376 |
| Длина тела по формуле Монастырского | 58 | 109 | 139 | 177 | 215 | 250 | 275 | 304 | 320 | 339 | 350 | 367 | 376 |
| Длина тела по формуле Леа | 26 | 64 | 94 | 138 | 169 | 211 | 244 | 278 | 302 | 327 | 350 | 367 | 376 |
| Ошибка по Монастырскому | +7 | +14 | +16 | +23 | +29 | +31 | +30 | +29 | +21 | +16 | +3 | — | — |
| Ошибка по Леа | -25 | -31 | -29 | -26 | -17 | -8 | -1 | +3 | +3 | +4 | +3 | — | — |
| Задний радиус | | | | | | | | | | | | | |
| Длина тела по эмпирической кривой | 48 | 91 | 124 | 159 | 188 | 217 | 241 | 270 | 296 | 323 | 356 | 367 | 376 |
| Длина тела по формуле Монастырского | 38 | 86 | 123 | 160 | 190 | 220 | 243 | 270 | 301 | 321 | 355 | 370 | 376 |
| Длина тела по формуле Леа | 39 | 89 | 125 | 162 | 193 | 222 | 246 | 275 | 301 | 326 | 358 | 368 | 376 |
| Ошибка по Монастырскому | -10 | -5 | -1 | +1 | +2 | +3 | +2 | — | +5 | -2 | -1 | +3 | — |
| Ошибка по Леа | -9 | -2 | +1 | +3 | +5 | +5 | +5 | +5 | +5 | +3 | +2 | +1 | — |

Таблица 8

Разница в определениях роста леща по переднему и заднему радиусам чешуи

| | Возраст | | | | | | | | | | | |
|------------------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| По эмпирической кривой . . . | +3 | +4 | -1 | -5 | -2 | +2 | +4 | +5 | +3 | 0 | -9 | 0 |
| По Монастырскому | +20 | +23 | +16 | +17 | +25 | +30 | +32 | +34 | +19 | +18 | -3 | -5 |
| По Леа | -13 | -25 | -31 | -34 | -24 | -11 | -2 | +3 | +1 | +1 | -31 | +1 |

Следует остановиться еще на одном вопросе, имеющем принципиальное значение для методики реконструкции роста рыб, — на одностипности эмпирических кривых для леща из разных водоемов. Сравним эмпирические кривые переднего радиуса чешуи леща Рыбинского водохранилища и финских водоемов (по Сегерстрелю, табл. 15, стр. 63). В таблице Сегерстреля измерения чешуи даны в миллиметрах, наши — в делениях окуляр-микрометра. Для того чтобы сравнить на графике кривые зависимости, мы должны привести их к одному масштабу и наложить одну на другую. Переведем измерения чешуи из миллиметров в масштаб нашей помогаммы, т. е. в деления окуляр-микрометра. В таблице Сегерстреля лещ длиной 412 мм имеет средний размер чешуи 7.20 мм, у леща Рыбинского водохранилища при этой же длине она равна 146 делениям.

Найди коэффициент пропорциональности из отношений $\frac{146}{7.2}$ и, умножив на него величины чешуи всех остальных классов средних длин рыб, мы приведем их к одному масштабу. Рассмотрим на рис. 10 нашу эмпирическую кривую (1) и пересчитанные табличные данные Сегерстреля (2). На рисунке точки расположились несколько разбросанно, но криволинейно. Только последняя верхняя точка для длины рыб 412 мм совпала с нашей кривой, но она не согласуется в плавную кривую с расположением остальных точек. Средний размер этой чешуи получен от рыб с длиной от 361 до 504 мм и по этому, чисто случайному, обстоятельству преувеличен. Эмпирические кривые по материалам Сегерстреля и нашим оказались совершенно тождественными и принадлежат к одному типу кривых. Расчетление роста нашего леща по каждой из двух эмпирических кривых дает совершенно тождественные результаты.

Такое сходство эмпирических кривых, полученных для лещей, происходящих из разных водоемов, обладающих разным темпом роста, показывает, что характер связи между ростом чешуи и ростом рыбы специфичен для вида. А если это так, то достаточно однажды построить кривую этой зависимости, чтобы пользоваться ею при расчетлении роста разных популяций данного вида. Это избавляет от необходимости каждый раз устанавливать зависимость между размерами чешуи и длиной тела у особей одного вида, происходящих из разных водоемов, унифицирует методику и позволяет вести расчетление роста на численном небольшом материале.

У самцов и самок леща тип корреляционных кривых одинаков. Диаграмма распределения $Sq-l$ и средняя эмпирическая кривая точно совпадают (рис. 19 и 20), поэтому расчетление роста самцов и самок леща можно вести по одной и той же эмпирической кривой.

Язь (*Leuciscus idus* L.). Для выяснения характера зависимости между длиной тела¹ и размерами чешуи у язя возьмем данные по трем подо-

¹ Длина тела от вершины рыла до конца чешуйного покрова.

емам, отличающимся разными условиями обитания: наши, для популяций среднего течения р. Оби у г. Колпашево и оз. Сартлан, и Сегерстреля (1933), по язю финских водоемов.

Удобнее всего вести сравнение характера зависимости по графику (рис. 11). Во всех трех случаях линия регрессии выразилась плавной кривой. Все кривые одностипны; для всех характерен перегиб при длине рыб от 23—25 см, отчего кривая приобретает сложную форму.

Вполне понятно, что криволинейный характер связи исключает расчисление роста по формуле Леса.

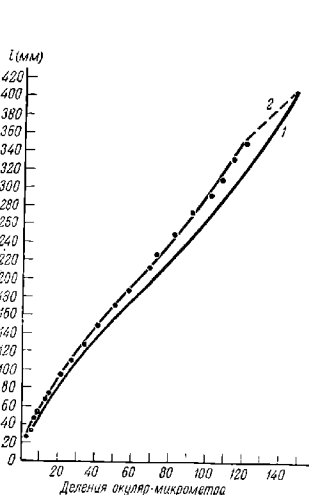


Рис. 10. Эмпирические кривые $Sq-l$ язя (передний радиус).

1 — Рыбинские водохранилище; 2 — финские водоемы (по Сегерстрелю).

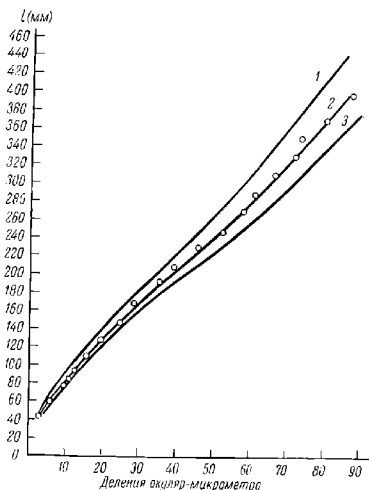


Рис. 11. Эмпирические кривые $Sq-l$ язя (задний радиус).

1 — р. Оби; 2 — финские водоемы (по Сегерстрелю); 3 — оз. Сартлан.

При нанесении эмпирических кривых язя на логарифмическую сетку все они сохраняют кривизну, а не преобразуются в прямую, как у Монастырского (рис. 12).

Положение Монастырского о прямой пропорциональности логарифмов приращения длины рыбы и длины чешуи было распространено на язя и некритически использовано некоторыми авторами. Например, при исследовании роста язя р. Вах (район среднего течения Оби) при построении логарифмической номограммы Г. А. Муромова (1930) исходила из следующих данных (табл. 9).

Номограмма по этим четырем точкам воспроизведена нами на рис. 12. Легко убедиться, насколько далека от истинной связь этих переменных и как легко, принимая на веру логарифмическую зависимость, допустить ошибки в расчислении роста.

Расчислим рост язя из Оби и Сартлана по трем эмпирическим кривым, приведенным выше: 1 — для обского язя, 2 — для язя финских водоемов, 3 — для язя оз. Сартлан (табл. 10).

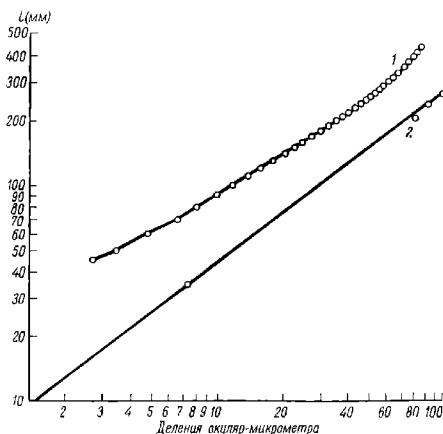


Рис. 12. Логарифмическая анаморфоза эмпирической кривой $Sq-l$ язя (передний радиус).

Таблица 9

Средние размеры язя и средние размеры чешуи (по Муромовой)

| | Возраст | | | |
|-----------------------------------|----------------|-------|-------|-------|
| | сего- летки | 4+ | 5+ | 6+ |
| Средняя длина рыбы (мм) | 34.8 | 212.6 | 241.4 | 272.8 |
| Длина чешуи (мм) | 7.16 | 79 | 91.1 | 106.8 |
| Количество экземпляров | 50 | 165 | 111 | 27 |

Расчисленный рост язя по всем трем эмпирическим кривым полностью совпадает.

Итак, у язя из разных водоемов зависимость между длиной рыбы и размерами чешуи криволинейна, специфична для данного вида, тождественна у разных популяций и не отвечает ни прямолинейному, ни логарифмическому типу связи.

Чехонь (*Pelecus cultratus* L.) Рыбинского водохранилища. Изменения чешуи чехони произведены по переднему, заднему и боковому секторам А. Г. Поддубным. Габитус чехони в ранние годы жизни приобретает своеобразный характер. Чешуя чехони тонкая, возрастные кольца лучше видны на заднем секторе и там читаются легче, чем на переднем.

На рис. 13 приведена кривая изменений размеров чешуи и длины рыбы (от вершины рыла до конца чешуйного покрова). Соотношения в скорости роста трех секторов чешуи меняются с возрастом. Боковой радиус чешуи

Таблица 10

Расчисление роста язя Оби и Сартлана
а) Измерение переднего радиуса чешуи в делениях окуляр-микрометра

| | Возраст | | | | | | | Наблю- денная длина |
|-------------------|---------|------|------|------|------|------|----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | |
| | | | | | | | | |
| Р. Обь | 5.3 | 20 | 32.7 | 42.2 | 56.4 | 70.7 | — | 78.7 |
| Оз. Сартлан . . . | 9 | 21.2 | 42.8 | 56.8 | 73.6 | 80.9 | 87 | 92.1 |

б) Язь р. Оби

| Эмпирические кривые | Возраст | | | | | | Наблюде- ная длина |
|------------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | |
| | | | | | | | |
| 1 | 58 | 129 | 178 | 210 | 258 | 316 | 350 |
| 2 | 58 | 128 | 178 | 210 | 258 | 316 | 350 |
| 3 | 58 | 128 | 178 | 209 | 257 | 316 | 350 |
| Разница { 1—2 1—3 | — | —1 | — | — | — | — | — |
| | — | —1 | — | —1 | —1 | — | — |

в) Язь оз. Сартлан

| Эмпирические кривые | Возраст | | | | | | | Наблю- денная длина |
|------------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | |
| | | | | | | | | |
| 3 | 74 | 125 | 198 | 240 | 300 | 327 | 352 | 372 |
| 2 | 74 | 125 | 199 | 240 | 299 | 327 | 351 | 372 |
| 1 | 74 | 125 | 198 | 240 | 299 | 327 | 351 | 372 |
| Разница { 3—2 3—1 | — | — | —1 | — | +1 | — | +1 | — |
| | — | — | — | — | +1 | — | +1 | — |

у рыб свыше 200 мм ускоряется в росте в период полового созревания. Рост переднего радиуса относительно замедлен в молодом возрасте и ускоряется в старших. Задний радиус изменяется более плавно. На его росте у чехони, как и у других рыб, не сказываются изменения высоты тела. Задний сектор чешуи лучше всего удовлетворяет требованиям метода расчисления и определения возраста.

Логарифмическая анаморфоза эмпирической кривой по переднему и заднему радиусам чешуи сохраняет небольшую криволинейность (рис. 14). Поэтому расчисление роста по методу Монастырского будет давать небольшую погрешность.

Сравнение расчисленного роста чехони тремя методами приведено в табл. 11.

Определения роста чехони по заднему радиусу чешуи, по эмпирической кривой и по формуле Монастырского хорошо совпадают у старших возрастов. У годовиков имеется небольшое и несущественное расхождение.

Определения по формуле Э. Леа далеко не соответствуют эмпирическим данным и требуют больших поправок.

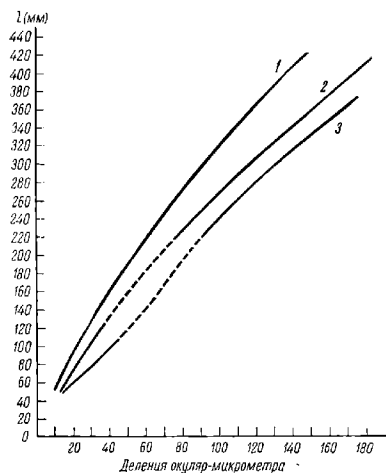


Рис. 13. Эмпирические кривые $Sq-l$ чехони Рыбинского водохранилища.

1 — задний радиус; 2 — передний радиус; 3 — боковой радиус.

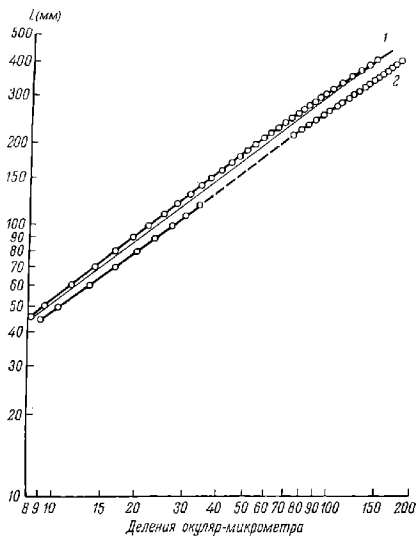


Рис. 14. Логарифмическая анаморфоза эмпирических кривых $Sq-l$ чехони.

1 — задний радиус; 2 — передний радиус.

Таблица 11

Рост чехони Рыбинского водохранилища, рассчитанный по заднему радиусу чешуи разными методами

| | Возраст | | | | | | | | | | Наблю- денная длина |
|---|---------|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| По эмпирической кривой | 62 | 99 | 133 | 187 | 198 | 214 | 254 | 285 | 312 | 332 | 350 |
| По формуле Монастыр- ского | 58 | 100 | 133 | 187 | 197 | 215 | 255 | 284 | 313 | 332 | 350 |
| По формуле Леа | 35 | 70.5 | 106 | 156 | 175 | 203 | 238 | 277 | 321 | 332 | 350 |
| Разница { | 1—2 | —1 | — | — | +1 | —1 | —1 | +1 | — | — | — |
| | 1—3 | +28.5 | +27 | —31 | —23 | +11 | +16 | +8 | — | — | — |

Судак (*Lucioperca lucioperca* L.) Рыбинского водохранилища. Первое возрастное кольцо на чешуе судака Рыбинского водохранилища хорошо выражено. Поэтому и расчисление роста по переднему сектору чешуи не представляет затруднений. Зависимость между размерами чешуи и длиной тела (от вершины рыла до основания *C*) выражается плавной кривой (рис. 15). С возрастом у судака не наблюдается резкого увеличения высоты тела, и соотношения между ростом рыбы и ростом переднего радиуса чешуи не претерпевают резких изменений.

В логарифмическом масштабе в прямую преобразуется участок кривой только от 160 мм длины тела и выше, участок же для меньших размеров сохраняет кривизну (рис. 16).

При расчислении роста по логарифмической номограмме Монастырского погрешности проявляются только для участка кривой ниже 160 мм. Для старших возрастов рассчитанные длины совпадают с эмпирическими. Формула Леа для определения роста судака непригодна. Сравнения результатов расчисления роста судака различными методами мы не приводим, поскольку графики убедительно показывают причину неизбежных их расхождений.

Омуль (*Coregonus autumnalis* Pall.) Омской губы. Рост омуля, одного и того же района, расчислялся в 1934 г. Правдиным и Якимовичем (1940) по Леа и нами в 1950 г. по эмпирической кривой. Применение разных методов изучения роста дало противоречивые результаты, причем рассчитанный по методу Леа рост оказался значительно выше, чем по наблюдаемой криволинейной зависимости. Поэтому представляет интерес более подробно рассмотреть этот пример несоответствий, зависящих от избранной методики.

У омуля зависимость между длиной тела (от вершины рыла до конца средних лучей *C*) и средним радиусом чешуи криволинейна (рис. 17). В логарифмическом масштабе сохраняется слабозамечная криволинейность у старших возрастов и довольно большая у молодых рыб (рис. 18). Направление экстраполяционной линии на номограмме Монастырского будет определяться возрастным составом пробы, и поэтому полученная номограмма не будет универсальной для данного вида. Для молодых возрастов постоянная ошибка неизбежна. Применяя прямолинейную зависимость Леа, мы всегда получим заниженные рассчитанные данные, как это наблюдалось в ряде случаев, приведенных выше. Разница в расчислениях по прямолинейной и криволинейной зависимостям достигает таких размеров: при исходной длине омуля в 350 мм, длины, расчислен-

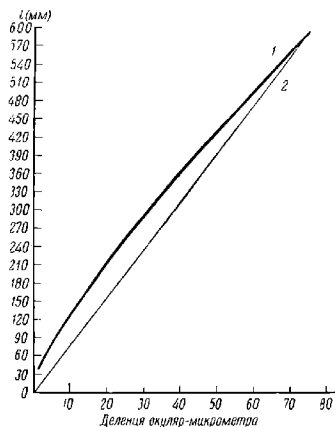


Рис. 15. Эмпирическая кривая $Sq-l$ судака Рыбинского водохранилища.
1 — эмпирическая кривая; 2 — прямая по Леа.

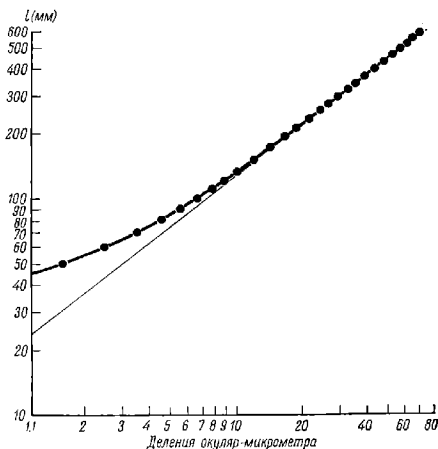


Рис. 16. Судак Рыбинского водохранилища. Логарифмическая анаморфоза эмпирической кривой $Sq-l$ и прямолинейная экстраполяция по Монастырскому (передний радиус).

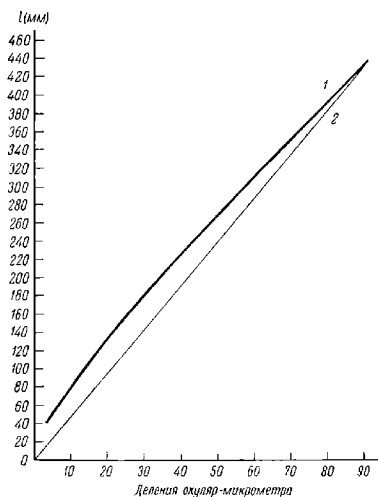


Рис. 17. Эмпирическая кривая $Sq-l$ омуля Обской губы (передний радиус).

1 — эмпирическая кривая; 2 — прямая по Леа.

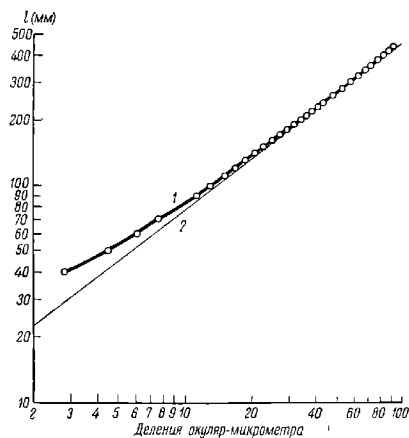


Рис. 18. Логарифмическая анаморфоза эмпирической кривой $Sq-l$ омуля Обской губы.

1 — эмпирическая кривая; 2 — экстраполяция по Монастырскому.

ные по Э. Леа, уменьшаются у рыб длиной 300 мм на 10 мм, длиной 200 мм на 26 мм, длиной 130 мм на 32 мм и длиной 80 мм на 29 мм.

Сопоставим исходные возрастные пробы, по которым велись расчисления в 1934 и в 1950 гг. (табл. 12).

Таблица 12

Сравнение длины обского омуля по возрастным группам (мм)

| | Возраст | | | | | | |
|-----------------|---------|----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | 6+ |
| 1934 г. | — | — | 207 | 256 | 290 | 320 | 352 |
| 1950 г. | 58 | 71 | 123 | 181 | 215 | 257 | 282 |

Из таблицы можно заметить, что длины рыб возрастом от 2+ и старше по наблюдениям 1934 г. почти полностью соответствуют длинам рыб в возрасте от 4+ и старше по наблюдениям 1950 г. Следовательно, в определении возраста возможна ошибка на 2 года.

Сравним расчисленные по этим пробам длины, внося поправки в расчисления по Леа, исходя из эмпирической кривой (табл. 13).

Таблица 13

Сравнение роста омуля, определенного разными способами

| | Возраст | | | | | | Наблю- денная длина |
|--|---------|-----|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | |
| 1934 г. по Леа | 76 | 128 | 181 | 234 | 282 | 326 | 352 |
| 1934 г. тоже с поправкой | 97 | 166 | 215 | 262 | 303 | 340 | 352 |
| 1950 г. по эмпирической кривой | 52 | 94 | 142 | 183 | 225 | 256 | 282 |

Расчисленные длины 1934 г. в обоих случаях оказались значительно выше, чем в 1950 г. Из табл. 13 видно, что длина годовика в пробе 1934 г. совпадает с длиной 2-годовиков в пробе 1950 г. Если сравнить наблюдавшиеся в 1950 г. размеры сеголетков и 2-леток, то станет очевидно, что исправленная длина годовика в 97 мм преувеличена; она соответствует длине 2-годовика. Следовательно, в определениях возраста по материалам 1934 г. пропущено 1-е возрастное кольцо, которое, вероятно, было принято за мальковое. У Л. С. Берга (1932), есть указание на то, что чешуя омуля имеет мальковое кольцо.

Чешуя омуля тонкая с густо расположенными склеритами и слабо выраженными возрастными кольцами, сравнительно трудно читается. Пропустить 1-е возрастное кольцо очень легко. Если же для установления природы 1-го возрастного кольца прибегают к расчислению по Леа, то в этом случае отвечающая ему длина тела оказывается так мала, что это кольцо нередко принимают за мальковое. Расхождение в расчисленных длинах старших возрастов в пробах 1934 и 1950 гг. объясняется, кроме того, неточным определением возраста. Последнее можно исправить только путем повторного пересмотра материалов обоих наблюдений, по годовые приросты по определению 1950 г. более согласуются с наблюдаемыми данными.

Таким образом, пользуясь более точной методикой расчисления роста, можно избежать ошибки, нередко допускаемой в определении 1-го возрастного кольца.

КРИВОЛИНЕЙНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ И ТЕХНИКА РАСЧИСЛЕНИЯ ПО НОМОГРАММАМ

Самым важным в методике реконструкции роста рыб по возрастным кольцам на чешуе и костях является установление достаточно точной связи между линейным ростом рыбы и ростом возрастных колец. Прямолинейная (Леа—Даль), параболическая (Шериф) и логарифмическая (Монастырский) связи петочны и, тем более, не универсальны.

Из рассмотренных выше примеров вытекает, что наблюдаемые отношения между длиной рыбы и размером чешуи изменяются с ростом рыбы всегда криволинейно, что связь между ростом рыбы и чешуи специфична для каждого вида, является его экстерьерным признаком и зависит прежде всего от строения чешуи, габитуса рыбы и изменения последнего в процессе индивидуального развития. Имея точную, раз установленную для данного вида корреляционную зависимость, ее необходимо брать в основу расчисления роста. При такой постановке метод упрощается, а техника расчисления упрощается, так как исключается надобность в сложных и кропотливых исследованиях каждой возрастной пробы. Следует только иметь в виду, что, не имея точных данных о соотношении между размерами чешуи и длиной тела исследуемого вида, вообще нельзя приступать к изучению роста методом реконструкции.

Разработка техники расчисления должна быть направлена на главное — на получение по каждому виду рыб точных номограмм, удобных для практического пользования. К описанию построения номограмм для расчисления роста мы и перейдем.

В практической работе при всякого рода расчетах обычно прибегают к графическому методу, получая достаточно точные определения и сводя работу по вычислению к простому механическому приему. Однако для построения подобных номограмм в технике используются определенные формулы связи переменных. В нашем случае коррелятивной, а не функциональной связи можно ограничиться нахождением ее графически. Мы получаем непрерывный ряд отношений, в пределах которого и можем производить расчисление.

Для нахождения средней эмпирической кривой Монастырский и Сегерстрель берут средние длины рыб по классам и находят соответствующие им средние величины чешуи; наносят их точками на сетку, логарифмическую или миллиметровую, и графически находят среднюю плавную прямую или кривую линию. Такой прием неточен, так как на корреляционной сетке точки разбрасываются по ломаной линии, вес точек обезличивается и проведение плавной линии на глаз получается субъективным. Особенно важно то обстоятельство, что за случайными точками не улавливаются действительные перегибы и изломы средней линии в определенных участках.

Правильнее исходить из диаграммы распределения точек, нанесенных на миллиметровую бумагу. Здесь лучше улавливается общее направление средней кривой, хорошо выделяются участки, слабо представленные в пробе, оценивается в целом репрезентативность эмпирического материала и отбраковываются ошибки в измерениях.

Рассмотрим прием нахождения эмпирической линии регрессии длины тела и переднего радиуса чешуи самцов и самок леща (рис. 19 и 20). На

миллиметровой бумаге строится корреляционная решетка. На вертикальной шкале удобнее откладывать длину рыб, на горизонтальной — изме-

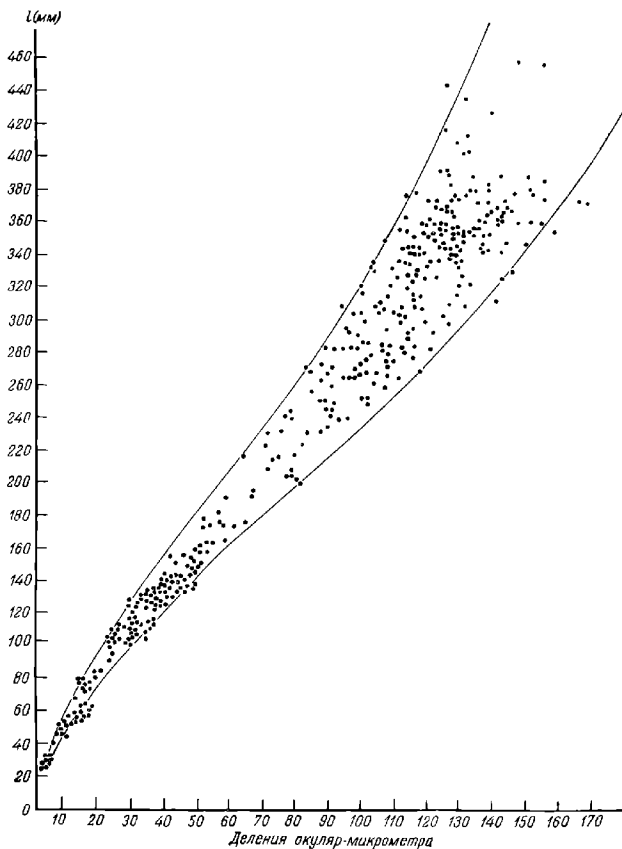


Рис. 19. Диаграмма распределения эмпирических точек $Sq-l$ (передний радиус). Лещ (самцы).

рения чешуй. Отсчет длины рыб ведется в миллиметрах. Измерения чешуи лучше брать в делениях окуляр-микрометра, и совершенно излишне переводить их в миллиметры. Горизонтальная шкала (чешуи) берется длиной примерно на $\frac{1}{3}$ меньше вертикальной. Тогда точки расположатся по диагонали под углом $50-60^\circ$ к основанию графика.

Из нашей диаграммы видно, что точки самцов и самок расположились совершенно однообразно и отражают строго закономерную криволинейную зависимость.

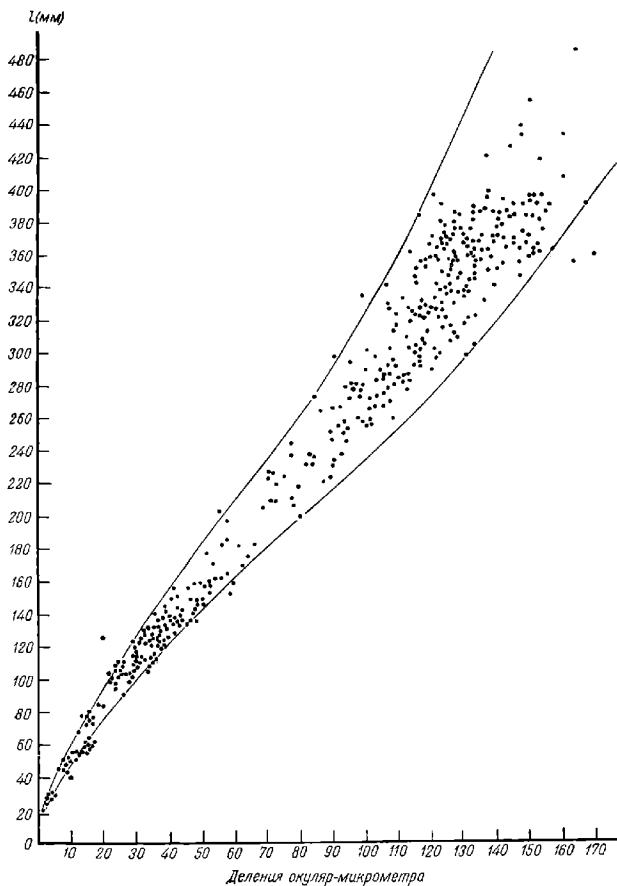


Рис. 20. Диаграмма распределения эмпирических точек $Sg-l$ (передний радиус). Лещ (самки).

Если отдельные точки отходят далеко в сторону от корреляционного поля вследствие допущенных ошибок в измерениях длины рыбы или чешуи, то они отбраковываются. На нашем графике сомнительна и группа

точек рыб 50—60 мм длиной. Она получена от чешуй, взятых не над боковой линией, а с брюшной части тела мальков. Учитывая это обстоятельство, мы вправе эту группу точек игнорировать.

Чтобы уловить общее направление корреляционного поля, мы слегка карандашом, от руки, проводим обводы поля, а затем добиваемся плавности линий с помощью лекала. Оба обвода должны быть идентичны. Тожественность их мы проверяем следующим образом. Берем один из обводов, который лучше огибает поле (на рис. 19 будет верхний обвод) и «накладываем» его на нижний. Для этого мы записываем в таблицу ряд длин рыб через 40—50 мм и соответствующие им размеры чешуи, которые находим на линии верхнего обвода. Затем находим на нижнем обводе для одной из длин рыб соответствующий ей размер чешуи и записываем его в нижний ряд таблицы. Например, для длины 360 мм чешуя верхнего обвода равна 111 делениям, нижнего — 156,4 деления шкалы. Затем находим коэффициент пропорциональности из отношения $\frac{156,4}{111} = 1,41$. На него умножим все остальные величины чешуи верхнего ряда и записываем их в нижний ряд таблицы (табл. 14). Нанеся точками полученные данные

Таблица 14

Проверка обводов корреляционного поля

| Длина тела (мм) | 30 | 60 | 120 | 160 | 200 | 240 | 300 | 360 | 400 |
|---|-----|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|
| Чешуя верхнего обвода | 3.5 | 9.9 | 27.8 | 41.8 | 57.3 | 73.2 | 93.5 | 111.0 | 121.3 |
| Чешуя в масштабе нижнего обвода | 4.9 | 14.0 | 39.2 | 59.0 | 80.8 | 109.1 | 132.0 | 156.4 | 171.2 |

на нижний обвод, проверяем правильность обоих обводов. На участках поля, где обводы не совпадают, вносим исправления кривых таким образом, чтобы они лучше прилегали к корреляционному полю в целом. Добившись полного совпадения обводов и их наилучшего плавного прилегания к полю точек, переносим оба обвода на чистый лист миллиметровки и находим среднюю корреляционную кривую, деля по горизонтали корреляционное поле между обводами пополам (рис. 21).

Чтобы убедиться в правильности нашей средней эмпирической кривой, нанесем на нее точки, найденные среднеарифметическим путем при группировке длин рыб на классы в один сантиметр. Этот прием применяли Монастырский и Сегерстрель для нахождения своих эмпирических кривых. Из рисунка мы видим, что средние точки дали большой разброс, выходя иногда на линию обвода, а в верхней части кривой целый ряд точек расположился в левой половине поля. Однако в общем большинство точек отвечает нашей эмпирической средней.

Нужно оговориться, что наши средние арифметические на графике получены из объединенного материала по самцам и самкам. Это мы сделали после того, как установили для них полную тождественность корреляции.

Анализируя рис. 19 и 21, мы убеждаемся в преимуществе пользования диаграммой распределения, а не средними арифметическими. Руководствуясь только последними, мы, имея разброс среднеарифметических точек с их обезличенным весом, исказили бы плавность интерполяционной кривой. Особенно сильно это сказалось бы в верхнем участке кривой,

где она приобрела бы неестественную кривизну из-за отклонения влево всех средних точек у рыб длиной свыше 360 мм. Забрав последние, мы лишили бы себя возможности вести расчисления возраста старых, редко встречающихся экземпляров.

Для большей убедительности и самоконтроля можно применять средние арифметические размеров чешуи, но они не меняют существа пахождения связи. Может оказаться, что среднеарифметическая кривая будет отклоняться в ту или другую сторону от оси поля, если будет асимметрия в распределении точек. Тогда, выбрав наиболее надежную точку, проводим через нее свою кривую, наложив один из обводов поля.

По существу на диаграмме мы могли бы получить бесконечное число однотипных кривых, проводя их через любую наблюдаемую точку. Весь веер составит одно семейство кривых. Для построения номограммы расчисления роста пригодна любая из них, но рациональнее пользоваться только одной — средней.

Однако криволинейная номограмма неудобна в работе. Лучше ее преобразовать в прямолинейную со двоянной шкалой, избрав для чешуи равномерный масштаб, а для длины рыбы неравномерный (рис. 22).

На двоянной прямолинейной номограмме левая шкала измерений чешуи начинается с нуля, а шкала длины рыбы (l) с наблюдаемой длины сеголетков. При выборе масштаба шкал (до нуля) руководствуются тем, чтобы в месте сбегаемости шкалы переменного масштаба можно было отсчитать глазом миллиметры длины рыбы. Построение прямолинейной номограммы технически выполняется просто. Построив шкалу чешуи с равномерным масштабом, на правую сторону против соответствующих размеров чешуи наносят длины рыб или с корреляционной кривой или из таблицы отношений $Sq-l$, которая составляется предварительно на основании эмпирической кривой (см. в приложении). Номограмму целесообразно сначала строить в крупном масштабе, а затем фотографическим путем уменьшать до нужных размеров.

Расчисление на прямолинейной номограмме сводится к нахождению величины возрастного кольца на левой шкале, против которой на правой шкале отсчитывается длина тела рыб. Поскольку размеры чешуи у рыб одной длины всегда варьируют, то измерения чешуи приходится

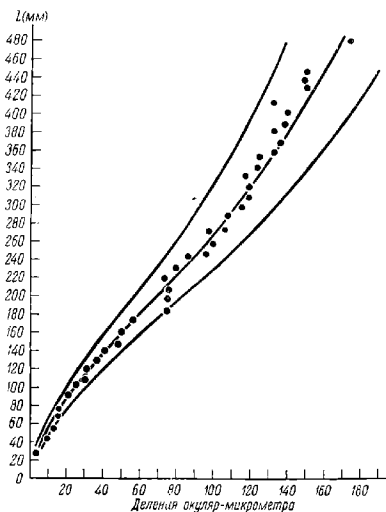


Рис. 21. Обводы, эмпирическая кривая и средние арифметические точки $Sq-l$ (передний радиус). Самцы и самки леща.

приводить к масштабу номограммы. Иначе говоря, отношение размера чешуи к длине рыбы мы должны выразить в числах, указанных на данной номограмме. Пересчет измерений возрастных колец ведется по обычной пропорции ($V_{\Pi}^{\text{ном}} = \frac{V^{\text{ном}}}{V} \cdot V_{\Pi}$). Например, у леща 200 мм длиной в возрасте 5+ лет передний радиус чешуи (V) равен 58 делениям окуляр-микрометра. По номограмме находим, что для этой длины тела леща размер чешуи ($V^{\text{ном}}$) равен 69 делениям. Взяв отношение $\frac{69}{58}$ в качестве коэффициента пропорциональности и умножив на него величину каждого возрастного кольца (V_{Π}), мы получаем величины возрастных колец ($V_{\Pi}^{\text{ном}}$), приведенные к масштабу номограммы (табл. 15). По одной и той же номограмме

Таблица 15

Приведение измерений возрастных колец к масштабу номограммы

| Возрастные кольца чешуи | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 5+ |
|--|------|------|------|------|------|------|
| В делениях окуляр-микрометра | 11 | 25 | 37 | 46 | 55 | 58 |
| В масштабе номограммы | 13.1 | 29.8 | 44.0 | 54.7 | 65.5 | 69.0 |

можно вести расчисление роста по чешуям, измеренным при любом увеличении. Все измерения легко приводятся к масштабу номограммы и, как уже упоминалось, совершенно излишне измерение чешуи или шкалу чешуи номограммы выражать в миллиметрах. Это только усложнило бы работу ненужными пересчетами. Понятно, что однообразное увеличение следует строго соблюдать только при измерении тех проб чешуи, по которым первоначально строится номограмма. Цена деления окуляр-микрометра при этом может быть любой. В этих отвлеченных величинах и выражается шкала чешуи номограммы. При расчислении мы оперируем не абсолютными величинами возрастных колец, а отвлеченными отношениями чисел, приведенными в номограмме.

Если возникает необходимость выяснять однотипность двух эмпирических кривых или номограмм одного и того же вида рыб с разным увеличением шкал чешуи, их также пропорционально переводят в масштаб одной из шкал.

Прямолинейную номограмму можно еще более упростить, если для расчисления использовать только правую шкалу с переменным масштабом для длин рыб, а левую вовсе удалить. Тогда мы получим пропорциональную линейку с переменным масштабом (рис. 23). Удобство пользования пропорциональной линейкой заключается в следующем: если с помощью микропроектора спроектировать чешую на пропорциональную линейку таким образом, чтобы центр ее совпал с перекрестом у начала линейки, а край чешуи с чертой шкалы, показывающей длину расчисляемой рыбы, то пересечения шкалы возрастными кольцами укажут расчисленные длины.

Пользуясь пропорциональной линейкой, мы исключаем довольно кропотливую и трудоемкую работу по измерению чешуи. Определение возраста и расчисление роста проводятся одновременно, что сокращает время и, кроме того, позволяет обстоятельно анализировать структуру возрастных колец и вносить коррективы в определенные расчисления по возрасту. В этом случае расчисление роста производится автоматически.

При наличии микропроектора никаких специальных приборов для расчисления роста не требуется. При отсутствии такой установки можно

использовать существующие приборы — доску Леа-Монастырского или другие аналогичные номографы. Для этого в них шкалу прямой пропорциональности заменяют линейкой переменного масштаба. Следует указать на ряд недостатков подобных номографов, снижающих их практическую



Рис. 22. Номограмма для расчета роста леща по переднему радиусу чешуи.



Рис. 23. Пропорциональная линейка для расчета роста леща по переднему радиусу чешуи.

ценность. Приборы типа доски Леа с различными конструктивными усовершенствованиями построены в системе полярных координат. Проводя радиусы от малых величин возрастных колец на чешуе на шкалу большого увеличения, легко допустить угловую ошибку. При расчете на таких номографах внимание отвлекается на контроль за тремя точками — положением центра чешуи, который может смещаться под лупой при работе с рисовальным аппаратом, точкой отсчета возрастного кольца, которое грубо берется толстой нитью, и за отсчетами на шкале. Сосредоточив внимание на технике отсчета, мы отвлекаемся от главного — от пра-

вильного определения возраста. Излишняя потеря времени требуется на подготовку прибора для расчисления по каждой чешуе.

Номограмма Сегерстреля (поправочная кривая) хотя и сохраняет принцип доски Леа, но для практического пользования она мало удобна. Эта номограмма неточна в тех случаях, когда эмпирические кривые имеют S-образную форму (лещ, язь). Кроме того, из-за сложности связей шкал она трудно читается, а при расчислении по чешуе возможна угловая ошибка.

ОТБОР ЧЕШУИ ДЛЯ СОСТАВЛЕНИЯ НОМОГРАММ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОСТА РЫБ

Установлено, что чешуя на теле рыбы закладывается не сразу после выхода личинок из икры, что темп роста длины тела и длины чешуи асинхронны, что рост чешуи в разных направлениях различен, что рост чешуи и пропорции роста годовых колец ее на разных участках тела рыбы неодинаковы. Все эти факты установлены в связи с критикой метода Леа и в поисках причин феномена Ли. Они известны и на них мы останавливаться не будем. Перечень только этих известных фактов вызывает у некоторых скептическое отношение к возможности реконструкции роста по чешуе. Отрицательное влияние всей совокупности этих свойств роста чешуи проявляется в методе Леа, при более же совершенной методике они полностью устраняются. Так, например, асинхронность роста чешуи и рыбы теряет свои отрицательные свойства при выражении связи между ними корреляционной кривой. Учет поздней закладки чешуи в этом случае также теряет значение. Неравномерность роста чешуи на отдельных участках тела устраняется тем, что пробы чешуи отбираются со строго определенного участка тела, и она измеряется в том направлении, по которому устанавливается эмпирическая зависимость.

Таким образом, все затруднения, встречающиеся на пути уточнения методики, легко могут быть устранены, если они известны.

На примере язя, чехони и леща выявилась еще одна особенность в росте переднего сектора чешуи. В момент резкого роста высоты тела рыбы происходит замедление роста переднего радиуса чешуи, и одновременно с этим ускоряется рост чешуи в боковом направлении. Г. М. Кривошеков (1953), изучая рост бокового радиуса чешуи у золотистого карася, установил резкий перелом эмпирической кривой при длине тела рыбы в 70 мм, что несомненно связано с перестройкой габитуса на данном этапе развития карася. К сожалению, он не сравнил рост бокового сектора чешуи с ростом переднего. Попутно заметим некоторые неточности, допущенные Г. М. Кривошековым в построении номограмм. Он, не имея надежных наблюдений, допустил экстраполяцию в верхней и нижней части кривой. Средняя линия у него получилась ломаной, состоящей из трех прямых линий.

Для расчисления роста по эмпирическим кривым совершенно не имеет значения, какой из секторов чешуи избран для измерений. Здесь важно только, чтобы именно этому сектору соответствовала имеющаяся номограмма и чтобы он обеспечивал необходимую точность измерения возрастных колец.

Для точности результатов расчисления нужно выдерживать однообразие в отборе проб чешуи. В большинстве случаев лучше всего придерживаться таких условий: брать чешую в количестве 5—7 шт. только из первого ряда над боковой линией на середине длины чешуйного покрова. У рыб, не

имеющих боковой линии или с сильно опушенной впиз, как, например, у чехони, чешую следует брать из ряда, приходящегося на верхнюю треть высоты тела, также на середине длины чешуйного покрова. У некоторых видов рыб чешуя постоянно сохраняется только на определенных участках тела (например у сельдевых под грудным плавником). В этом случае целесообразно брать пробу чешуи только на этом участке, и номограмму строить всегда по этой чешуе. Сегерстрель отбирал нормальную чешую ниже боковой линии: у карповых вперед от вертикали брюшного плавника, у окуневых с квадратной площадки против середины первого спинного плавника. Он руководствовался тем, что закладка чешуи на этих участках происходит на самых ранних стадиях. Как уже указывалось, момент закладки чешуи при расчислении по эмпирическим кривым не имеет значения.

Чтобы избежать больших вариаций в размерах чешуи, Сегерстрель от каждого экземпляра измерял по 3 чешуи. Для изучения индивидуального роста или роста небольшой группы рыб это несколько уточнит результаты. Несомненно, что для работ по расчислению роста нужно отбирать чешую с нормальным строением и отбраковывать с нарушенной симметрией.

ПОПРАВКИ К ДЛИНАМ, РАСЧИСЛЕННЫМ ПО ФОРМУЛЕ ЛЕА

В ихтиологической литературе в подавляющем большинстве случаев для определения роста рыб применяется метод Леа. Авторы, сознавая недостатки метода, стремятся получить хотя бы относительно сравнимые результаты для оценки роста и для доказательства сравнимости данных ссылаются на применение однообразной методики.

Установлено, что погрешности в расчисленных длинах часто приобретают самое разнообразное значение, остающееся авторам неизвестным. Погрешности непостоянны и зависят от ряда причин: от возрастного и размерного состава данной пробы, степени проявления феномена Ли, избранного радиуса чешуи и т. д.

Исследователь, критически относящийся к результатам расчисления, оказывается в затруднительном положении, не имея критерия точности сравниваемых данных. В этом случае часто в расчисленные длины вносятся коррективы по наблюдаемому росту отдельных возрастных категорий, что является по существу отступлением от метода расчисления, вносит субъективный элемент в определение и новые погрешности.

К. К. Терещенко и Сегерстрель, добиваясь той или иной степени точности, вводили поправки к расчисленным результатам. Последний предложил специальную номограмму для внесения поправок.

Рассмотрим на конкретном примере, в каком случае допустимы эти поправки. Возьмем материалы Аврутиной (1929, стр. 110, табл. 2а) по определению роста плотвы оз. Чаны по переднему радиусу чешуи. В ее расчислениях точно выдержана методика Леа, и никаких поправок к наблюдаемым данным не введено (табл. 16).

В расчисленном росте плотвы уже сразу обнаруживается феномен Ли, что свидетельствует об отсутствии однообразия в расчисленных данных. Желая быть точными, мы не имеем возможности оценить ни рост отдельных поколений, ни средний рост даже качественно, ибо данные по каждой возрастной группе содержат два ряда ошибок: по горизонтали таблицы — преуменьшение размеров в сторону младших возрастов, а по вертикали — общее снижение величин сверху вниз (феномен Ли).

Таблица 16

Размеры плотвы расчисленные по формуле Леа (по Аврутиной)

| | Возраст | | | | | | | | Наблю- денная длина | Число экзем- пляров |
|---------|---------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---------------------------|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | | |
| 1+ | 35.3 | — | — | — | — | — | — | — | 67.4 | 18 |
| 2+ | 37.7 | 72.6 | — | — | — | — | — | — | 97.0 | 105 |
| 3+ | 38.0 | 77.4 | 103.9 | — | — | — | — | — | 119.7 | 56 |
| 4+ | 31.4 | 62.0 | 94.9 | 117.8 | — | — | — | — | 130.4 | 78 |
| 5+ | 28.7 | 54.7 | 82.4 | 107.9 | 127.0 | — | — | — | 140.6 | 52 |
| 6+ | 28.5 | 55.2 | 80.1 | 106.5 | 127.7 | 141.7 | — | — | 154.5 | 11 |
| 7+ | 29.7 | 55.1 | 77.5 | 100.3 | 117.9 | 139.3 | 152.9 | — | 163.3 | 3 |
| 8+ | 26.3 | 43.7 | 54.1 | 100.0 | 119.0 | 133.0 | 152.1 | 162.5 | 172.5 | 2 |
| Среднее | 34.7 | 66.7 | 92.9 | 112.8 | 126.4 | 140.2 | 152.6 | 162.5 | — | 325 |

В итоговой графе таблицы расчисленные данные осредняются и ошибки суммируются.

Чтобы устранить ошибки по эмпирическим кривым, нужно иметь измерения чешуи. Если последние в работе не приводятся, а это обычно так и бывает, то их легко восстановить по расчисленным длинам рыб, как это делает Сегерстрель. Мы здесь не допускаем никаких математических погрешностей, ибо пользуемся тем же уравнением, но производим по нему обратное арифметическое действие. Длина рыбы по чешуе находилась из уравнения $l_n = \frac{l}{V} \cdot V_n$, а величину чешуи мы находим обратным действием: $V_n = \frac{V}{l} \cdot l_n$. В последней пропорции известны наблюдаемая длина рыбы (l), расчисленная длина (l_n) и средний размер чешуи из номограммы (V) для данной рыбы. Беря коэффициент пропорциональности ($\frac{V}{l}$), постоянный для каждой возрастной группы, восстанавливаем размеры годовых колец в масштабе нашей номограммы. Восстановленные измерения возрастных колец чешуи плотвы даны в табл. 17.

Таблица 17

Восстановленные по расчисленным длинам рыб величины переднего радиуса чешуи плотвы (в масштабе номограмм)

| | Возраст | | | | | | | | Средний размер че- шуи по но- мограмме |
|---------|---------|------|------|------|------|------|------|------|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
| 1+ | 10.2 | — | — | — | — | — | — | — | 19.3 |
| 2+ | 12.6 | 23.1 | — | — | — | — | — | — | 31.3 |
| 3+ | 14.4 | 29.4 | 39.4 | — | — | — | — | — | 45.3 |
| 4+ | 12.5 | 24.6 | 37.6 | 46.7 | — | — | — | — | 51.6 |
| 5+ | 11.7 | 22.3 | 33.7 | 44.1 | 52.0 | — | — | — | 57.5 |
| 6+ | 12.3 | 23.8 | 34.5 | 45.9 | 54.9 | 61.0 | — | — | 66.5 |
| 7+ | 13.1 | 24.2 | 34.2 | 44.2 | 51.9 | 61.4 | 67.3 | — | 72.0 |
| 8+ | 11.9 | 19.7 | 33.5 | 45.1 | 53.7 | 60.1 | 68.7 | 73.7 | 78.0 |
| Среднее | 12.3 | 23.9 | 35.5 | 45.2 | 53.1 | 60.8 | 68.0 | 73.7 | 78.0 |

Анализируя таблицу восстановленных годовых колец чешуи, мы не находим здесь их уменьшения сверху вниз по вертикали. Вариации размеров чешуи вполне естественны. Следовательно, феномен Ли возникает в момент расчисления. В чем заключается сущность феномена, мы видим из таблицы коэффициентов пропорциональности формулы Леа ($\frac{l}{V}$) для каждой возрастной группы (табл. 18). Коэффициенты пропорциональ-

Таблица 18

Изменение $\frac{l}{V}$ с возрастом плотвы

| Возраст | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | 6+ | 7+ | 8+ |
|---------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| $\frac{l}{V} \dots \dots$ | 3.49 | 3.10 | 2.64 | 2.62 | 2.45 | 2.33 | 2.27 | 2.21 |

ности постепенно уменьшаются к старшим возрастам. Расчисляя каждую возрастную группу разными коэффициентами пропорциональности, мы и получаем так называемый феномен Ли. Если мы сравним длины годовиков и размеры их чешуи у 2-леток и 9-леток, то увидим: у 2-леток чешуя к концу 1-го года равнялась 10.2 деления, расчисленная длина рыбы 35.3 мм; у 9-леток же наоборот — чешуя 11.9, а расчисленная длина годовика всего 26.3 мм. О каком же однообразии результатов расчисления можно здесь говорить?

Другой ряд ошибок в расчислении по Леа — общее преуменьшение длины в каждой возрастной группе плотвы (по горизонтали таблицы — вскрывается при расчислении роста по эмпирической кривой на основании восстановленных размеров чешуи и средних длин рыб каждой возрастной категории. Расчислим рост плотвы по нашей номограмме (табл. 19).

Таблица 19

Размеры плотвы оз. Чаны, расчисленные по эмпирической кривой (мм)

| | Возраст | | | | | | | | Наблюденная длина |
|---------|---------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
| 1+ | 49.0 | — | — | — | — | — | — | — | 67.4 |
| 2+ | 53.5 | 77.0 | — | — | — | — | — | — | 97.0 |
| 3+ | 58.0 | 89.0 | 108.0 | — | — | — | — | — | 119.7 |
| 4+ | 53.0 | 79.5 | 104.5 | 121.5 | — | — | — | — | 130.4 |
| 5+ | 51.5 | 75.0 | 97.5 | 117.0 | 130.5 | — | — | — | 140.6 |
| 6+ | 53.0 | 78.0 | 99.0 | 120.0 | 135.4 | 145.5 | — | — | 154.6 |
| 7+ | 55.0 | 79.0 | 98.5 | 117.0 | 130.0 | 146.5 | 156.0 | — | 163.3 |
| 8+ | 52.0 | 69.5 | 97.0 | 119.0 | 133.5 | 144.5 | 158.0 | 165.5 | 172.5 |
| Среднее | 53.1 | 78.1 | 100.8 | 118.9 | 132.4 | 145.5 | 157.0 | 165.5 | — |

Во всех случаях для каждой возрастной группы мы получаем более высокие абсолютные показатели роста, чем определенные по формуле Леа.

Что наши исправленные длины более точны, можно убедиться, сравнив их с рассчитанными данными Аврутиной (1929, стр. 125, табл. 15) по методу Монастырского. Последний для переднего радиуса плотвы дает незначительные погрешности, о чем упоминалось ранее. Исправленные по эмпирической кривой данные длины близки к полученным Аврутиной (табл. 20).

Средний рост плотвы (мм)

Таблица 20

| | Возраст | | | | | | | | Наблю- денная длина |
|---------------------------------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | |
| По Монастырскому | 52.3 | 80.7 | 104.3 | 120.3 | 132.2 | 146.0 | 157.0 | 166.0 | 172.5 |
| По Э. Леа | 34.7 | 66.7 | 92.9 | 112.8 | 126.4 | 140.2 | 152.6 | 162.5 | 172.5 |
| С поправками к Э. Леа | 53.1 | 78.1 | 100.8 | 118.9 | 132.4 | 145.5 | 157.0 | 165.5 | 172.5 |
| Поправки (мм) | +18.4 | +11.4 | +7.9 | +6.1 | +6.0 | +5.3 | +4.4 | +3.0 | — |

Некоторое превышение длин по Монастырскому, достигающее до 3.5 мм для 3-годовалых, объясняется двумя обстоятельствами. Первое, что экстраполяция по прямой на логарифмической сетке производилась Аврутиной по точкам, средним для возрастных групп, и это могло изменить угол наклона прямой. Второе, что средние длины по всей пробе она находила путем суммирования взвешенных средних каждой возрастной категории, отчего возрастные группы с более высоким темпом роста, представленные в пробе большим числом особей, в итоге несколько повысили средний для всей пробы показатель роста у младших возрастов.

Поправки к длинам, полученные по формуле Леа, достигают 18 мм на 1-м году, постепенно убывают к 8 годам (до 3 мм), и хотя они невелики, но совершенно необходимы. В самом деле, если сравнить годовые приросты плотвы, определенные по Леа, с более точными определениями по Монастырскому (и с поправками к Леа), то мы обнаружим в них существенные различия (табл. 21).

Средние годовые приросты плотвы (мм)

Таблица 21

| | Возраст | | | | | | | |
|------------------------------|---------|------|------|------|------|------|------|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| По Монастырскому | 52.3 | 28.4 | 23.6 | 16.0 | 11.9 | 13.8 | 11.0 | 9.0 |
| С поправками к Леа | 53.0 | 25.0 | 22.7 | 18.1 | 13.5 | 13.1 | 11.5 | 8.5 |
| По Леа | 34.7 | 32.0 | 26.2 | 19.9 | 14.9 | 13.8 | 12.4 | 9.3 |

По Леа без поправок получается, что годовики росли плохо, зато высокие приросты последующих лет как бы компенсировали отставание роста 1-го года. В действительности же наблюдалось обратное явление — хороший темп роста на 1-м году и относительно меньший в последующие годы.

Таким образом, поправки к росту плотвы, рассчитанному по формуле Леа, вполне возможны для каждой отдельно взятой возрастной категории и дают согласованные результаты с определениями более точными методами.

Совершенно не поддаются исправлениям расчисленные длины рыб, обобщенные по всем возрастным группам. Два указанных выше ряда ошибок в пробе в этом случае не поддаются разделению. Покажем это на примере плотвы в табл. 22.

Таблица 22

Рост плотвы, расчисленный по восстановленным средним размерам возрастных колец чешуи по всем пробам (мм)

| | Возраст | | | | | | | | |
|---|---------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 8+ |
| Восстановленная чешуя в масштабе номограммы | 15.7 | 30.2 | 42.1 | 51.1 | 57.3 | 63.9 | 69.1 | 73.7 | 78.0 |
| Расчисленная длина | 60.5 | 91.0 | 113.0 | 129.0 | 139.5 | 149.5 | 159.0 | 165.5 | 172.5 |
| Годовые приросты | 60.5 | 30.5 | 22.0 | 16.0 | 10.5 | 10.0 | 9.5 | 6.5 | — |

При восстановлении размеров чешуи по средним длинам всей пробы средняя величина возрастных колец оказалась невероятно большой (табл. 17). Вследствие этого расчисленные длины оказались больше нормальных для всех возрастов. Разница для 2—3-годовиков достигает 12—13 мм, затем она уменьшается у годовиков и у старших возрастов. Прирост плотвы в 1-го год оказался очень велик, а во все последующие годы, наоборот, мал, т. е. получается ошибка, обратная той, которая наблюдалась до внесения поправок. Таким образом, в осредненные по всей пробе длины рыб, расчисленные по формуле Леа, поправки вносить нельзя.

Остановимся еще на одном важном обстоятельстве, которое лишает нас возможности уточнить некоторые литературные материалы по росту рыб, определенному методом Леа.

Расчисляя рост по Леа и получив заниженные величины для 1-го года, не согласующиеся с непосредственными наблюдениями, исследователь иногда находит выход из этого в том, что отбрасывает 1-е возрастное кольцо, как маленькое, и, таким образом, снижает возраст поколения на один год. Однако ошибки в определении возраста и годовых приростов в этом случае остаются незамеченными.

Повидимому, на этом основании в ряде случаев ошибочно было выделено так называемое мальковое кольцо у некоторых туводных рыб. А. Лукин (1939) считает, что у волжского леща мальковое кольцо отсутствует, и обосновывает это сравнением наблюденных длин с расчисленными по Леа, принимая во внимание поправки для финского леща по Сегерстрелю. Им же было обнаружено, что в определении возраста камского леща, произведенном М. И. Меньшиковым и А. И. Букиревым, допущена ошибка в определении возраста на год вследствие того, что авторы приняли 1-е возрастное кольцо за мальковое.

Совершенно справедливо замечание Лукина, что обоснования для выделения малькового кольца в опубликованной литературе мы не находим, а в работах по росту рыб даже не указывается, что принимается за 1-е возрастное кольцо.

Итак, опубликованные определения роста рыб по Леа можно уточнять, исходя из криволинейной зависимости между длиной рыбы и избранным радиусом чешуи только в том случае, если они не осреднены по всем возрастным группам и не «скорректированы» наблюденными данными.

В заключение остановимся на вопросе достоверности данных реконструкции роста рыб по чешуе. Положительная роль метода реконструкции роста рыб в развитии ихтиологии неоспорима. С его помощью были изучены многие закономерности роста и биологии рыб. Естественно, что с развитием науки к точности исследований предъявляются все более высокие требования. Рассчитывая рост, ихтиологи всегда учитывают недостаточную точность определений, неудовлетворенность которой и побуждает их к усовершенствованию метода.

В последнее время И. П. Лаптев (1953) выступил с категорическим отрицанием метода, заявив, что «все выводы, полученные на основе анализа данных обратных расчислений роста рыб, должны быть отброшены, как неверные, а основанные на них теоретические положения пересмотрены» (стр. 143). Он пытается опровергнуть существование точной связи между длиной тела рыбы и размерами чешуи и тем самым доказать порочность самой основы метода. Для этого он предвзято использовал выводы Монастырского о характере роста чешуи. Последний показал, что в течение жизни рыбы чешуя на разных участках тела и отдельные секторы чешуи растут с неодинаковой скоростью, и этим объяснил причины погрешности метода Леа.

Чтобы избежать этой погрешности, Монастырский рекомендует соблюдать всегда определенные условия в работе — брать чешую с одного и того же участка тела рыбы и пользоваться раз избранным сектором чешуи. Лишь при таких условиях будут получаться закономерные отношения между длиной рыбы и чешуи. Это весьма важные методические указания, позволяющие повысить точность работы, недостающую в методе Леа. Извлекая из работы Монастырского ряд цитат о характере роста чешуи, Лаптев без логической связи с развиваемыми автором положениями использует их, чтобы доказать отсутствие закономерной связи между переменными. Он объявил математические методы бессильными перед «закономерностями, имеющимися в живой природе».

В чем же заключаются эти закономерности по Лаптеву? Оказывается, в том, что «на любом графике L и R^1 (в простом или логарифмическом масштабе) эмпирические точки располагаются на определенной площади, вытянутой в длину, а при предварительном их осреднении (по возрасту или определенным размерам рыб в длину) никак не укладываются на прямой или какой-либо математической кривой» (стр. 135). Лаптева смутило, что мы имеем здесь корреляционную, а не функциональную зависимость. Именно первая наиболее свойственна явлениям живой природы, она вполне реальна, наиболее обычна и поддается точному математическому анализу.

Иллюстрируя характер отношений L и R у тугуна по материалам П. В. Тюрина, Лаптев рассматривает два случая корреляции — у сеголетков и 4-леток — отдельно по каждой возрастной группе. В каждом из них он обнаруживает только эллипсообразные поля эмпирических точек, по которым, естественно, нельзя установить отношений L и R , изменяющихся с возрастом рыбы. Но уже и здесь обнаруживается, хотя и слабо выраженная, прямая корреляция с размерами рыб. Эллипс рассеивания эмпирических точек у одновозрастных групп отражает в основном статистический момент, который показывает, что у данных рыб этого возраста имеется чешуя разной величины. Варьирование размеров чешуи зависит от ряда причин — от числа и положения в продольном и вертикальных

¹ R — радиус чешуи.

рядах чешуйного покрова и от индивидуальных особенностей чешуй. Возрастные же изменения отношений можно правильно установить только исходя из корреляционной зависимости, в которой учтены все возрасты рыб, включая сеголетков.

Анализируя распределение точек на диаграмме распределения, легко понять, почему осредненные точки при группировке по классам «никак не укладываются на прямой или какой-либо математической кривой». Объясняется это разным числом наблюдений в каждом классе, разной степенью точности средних. Но, пользуясь математическим уравнением или графической интерполяцией распределения эмпирических точек, мы тем самым корректируем случайные отклонения арифметических средних и добиваемся дужной нам точности. Фактически мы устанавливаем тип криволинейной зависимости, а не абсолютные значения средних. Последние могут быть различными в разных пробах рыб одного вида из одного и того же водоема или из разных водоемов. Полная тождественность эмпирических кривых для язя и леща из разных водоемов, для самцов и самок леща из одной и той же пробы и полное совпадение рассчитанных длин по любой из этих кривых является убедительным доказательством закономерности, а не случайности связи.

Лаптев утверждает, что «в процессе роста организма рыбы зависимость роста чешуи и тела в длину будет выражаться не прямой и не индивидуальной кривой линией, а конкретной линией, отражающей результаты взаимодействия отдельных органов и частей тела в процессе обмена веществ. И дальше: «Проводя через эмпирические точки прямые или идеальные кривые линии, ихтиологи извращали действительность и даже не оговаривались об этом факте» (стр. 137). Он видит выход в том, что «только фактические наблюдения L и R у конкретных растущих рыб могут служить исходными для построения методов обратных расчетов роста рыб». Таким образом, для нахождения и проверки правильности отношений L и R Лаптев требует идеальных, но практически неосуществимых условий. Тогда только он будет убежден в правильности метода.

По Лаптеву следует, что каждая чешуя обладает беспорядочным ростом, не согласующимся с ростом смежных чешуй на данном участке тела. Мы далеки от утверждения об абсолютно точном соответствии отношений и признаём случайные индивидуальные отклонения в росте каждой и чешуи. Вопрос только в том, как велики эти отклонения и как они влияют на точность расчисления. А это легче проверить, расчислив рост одной и той же рыбы по нескольким, рядом расположенным чешуям. Мы попросили научного сотрудника биостанции «Борок» М. И. Моисеева измерить 5 смежных чешуй из первого ряда над боковой линией леща Рыбинского водохранилища (в возрасте 9 лет, длиной 303 мм) и расчислить индивидуальный и средний рост по номограмме. Данные измерений чешуй и расчисленных длин приведены в таблицах 23 и 24.

В пределах каждой годовой группы величина возрастных колец варьирует относительно мало. Расчисленные длины колеблются в пределах 5—13 мм с амплитудой колебания от средней длины максимум $\pm 6.3\%$, в основном же в пределах $\pm 2\%$. Таким образом, расчисляя рост одной рыбы по ряду чешуй, взятых с одного участка, мы получаем практически тождественные результаты. Следовательно, все чешуи росли сходно, а индивидуальные отклонения величин возрастных колец на расчисленных длинах сказываются слабо. Чтобы избежать ошибок при индивидуальном расчислении, особенно длин младших возрастов, целесообразно расчисление вести по 2—3 чешуям.

Таблица 23

Измерения переднего радиуса чешуй леща (в делениях окуляр-микрометра)

| №№ чешуй | Возраст | | | | | | | | |
|---------------|---------|------|------|----|------|----|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| 1 | 6 | 14 | 26 | 31 | 38 | 43 | 50 | 57 | 61 |
| 2 | 5 | 13 | 24 | 31 | 37 | 42 | 49 | 55 | 59 |
| 3 | 6 | 14 | 23 | 31 | 37 | 42 | 50 | 56 | 61 |
| 4 | 6 | 13 | 24 | 31 | 38 | 42 | 50 | 56 | 61 |
| 5 | 5,5 | 13 | 22 | 31 | 37 | 41 | 48 | 53 | 57 |
| Среднее . . . | 5,7 | 13,4 | 23,8 | 31 | 37,4 | 42 | 49,4 | 55,5 | 59,8 |

Таблица 24

Расчисленная длина тела леща по пяти чешуям

| №№ чешуй | Возраст | | | | | | | | |
|--|---------|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| 1 | 58 | 102 | 156 | 177 | 204 | 224 | 252 | 284 | 303 |
| 2 | 51 | 99 | 151 | 180 | 205 | 226 | 255 | 282 | 303 |
| 3 | 58 | 102 | 143 | 177 | 200 | 219 | 252 | 279 | 303 |
| 4 | 58 | 97 | 147 | 177 | 204 | 219 | 252 | 279 | 303 |
| 5 | 56 | 101 | 149 | 179 | 205 | 222 | 254 | 292 | 303 |
| Среднеарифметическая длина (мм) | 56 | 100 | 149 | 179 | 205 | 222 | 254 | 282 | 303 |
| Количе- ство | 7 | 5 | 13 | 8 | 10 | 10 | 6 | 5 | — |
| % от средней | ±6,3 | ±2,5 | ±5,0 | ±2,2 | ±2,4 | ±2,3 | ±1,2 | ±0,9 | — |

В. В. Барсуков, расчисляя по нашей номограмме рост судака Рыбьянского водохранилища, всегда пользуется двумя чешуями. Расхождения в длине в этом случае не превышают 2—4 мм. У дефектных чешуй (мелкой, асимметричной) амплитуда колебаний достигает 21 мм. В этом случае В. В. Барсуков ведет расчисление по 3—4 чешуям и дефектные чешуи не принимает во внимание.

Некоторое несоответствие в наблюдаемых и расчисленных по формулам Леа и Монастырского длинах рыб Лаптев использует для доказательства непригодности метода расчисления вообще. Причины и величины возможных ошибок по каждой из формул подробно рассмотрены нами выше и здесь останавливаться на них нет необходимости. Следует отметить предвзятость трактовки Лаптевым причин подобных несоответствий. Он объясняет это отсутствием точной связи между L и R , тогда как это зависит от разной степени приближения к реальной связи этих двух переменных величин. Нельзя на технической неточности строить заключение о порочности принципа метода. Ведь каждый новый метод является шагом вперед по пути совершенствования методики исследования, подтверждая реальность основного принципа и давая все более точные результаты определения роста.

Каким же методом изучения роста рыб предлагает пользоваться Лаптев? «Основным методом должно явиться сопоставление фактических измерений длин и веса рыб в период отсутствия у них роста (зима) или в одинаковые календарные сроки» (стр. 143). Подобным путем изучался рост рыб еще до применения метода обратных расчислений. При этом

разные поколения рыб в пробе располагали в возрастной ряд и по ним судили о темпе роста. Поскольку каждое поколение росло в разных условиях, постольку кривая роста приобретала ломаный вид, и нередко длина рыб старшей возрастной группы оказывалась меньше длины младшей. Оказалось, что годовых приростов таким путем установить нельзя, и от этого поверхностного анализа роста давно отказались. Изучая же ежегодно годовые приросты отдельных поколений в конце вегетационного года, мы растянем исследование на многие десятилетия, особенно у рыб с длительным жизненным циклом. Такие наблюдения мы не можем проводить систематически на всех водоемах. Сколько же времени пришлось бы ждать выводов от этих эмпирических исследований?

Встав в изучении роста рыб на путь, предлагаемый Лаптевым, мы вернули бы методику ихтиологических исследований к уже давно пройденному этапу.

Приложение

Зависимость $Sq - l$ леца для составления номограммы расчисления роста по переднему радиусу чешуи

l — длина тела до конца чешуйного покрова (мм), Sq — передний радиус чешуи (дел. окуляр-микрометра)

| $l-Sq$ | $l-Sq$ | $l-Sq$ | $l-Sq$ | $l-Sq$ |
|----------|-----------|------------|-----------|-----------|
| 30—4.2 | 125—35.5 | 220—78.9 | 315—118.4 | 410—149.9 |
| 35—5.4 | 130—37.5 | 225—81.2 | 320—120.2 | 415—150.8 |
| 40—6.65 | 135—39.6 | 230—83.5 | 325—121.9 | 420—152.3 |
| 45—7.9 | 140—41.75 | 235—85.8 | 330—123.7 | 425—153.6 |
| 50—9.15 | 145—43.9 | 240—88.1 | 335—125.4 | 430—155.0 |
| 55—10.5 | 150—46.1 | 245—90.4 | 340—127.1 | 435—156.4 |
| 60—11.9 | 155—48.25 | 250—92.6 | 345—128.8 | 440—157.8 |
| 65—13.4 | 160—50.54 | 255—94.8 | 350—130.5 | 445—159.2 |
| 70—15.0 | 165—52.7 | 260—96.9 | 355—132.5 | 450—160.6 |
| 75—16.7 | 170—55.0 | 265—99.0 | 360—133.8 | 455—162.0 |
| 80—18.4 | 175—57.3 | 270—101.0 | 365—135.4 | 460—163.3 |
| 85—20.1 | 180—59.65 | 275—103.0 | 370—137.0 | 465—164.6 |
| 90—21.9 | 185—62.0 | 280—105.0 | 375—138.6 | 470—165.9 |
| 95—23.7 | 190—64.3 | 285—106.95 | 380—140.2 | 475—167.2 |
| 100—25.6 | 195—66.6 | 290—108.9 | 385—141.8 | 480—168.6 |
| 105—27.5 | 200—69.0 | 295—110.8 | 390—143.3 | 485—169.9 |
| 110—29.5 | 205—71.5 | 300—112.7 | 395—144.8 | 490—171.2 |
| 115—31.5 | 210—74 | 305—114.6 | 400—146.3 | 495—172.4 |
| 120—33.5 | 215—76.5 | 310—116.5 | 405—147.8 | 500—173.6 |

ЛИТЕРАТУРА

- А в р у т и н а Э. В. 1929. К вопросу о методике определения возраста и темпа роста рыб. Тр. Сиб. научн. рыбохоз. ст., т. III, в. 3.
 Б е р г Л. С. 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. I.
 К р и в о щ е к о в Г. М. 1953. Караси Западной Сибири. Тр. Бараб. отд. ВНИОРХ, т. VI, в. 2. Новосибирск.
 Л а п т е в И. П. 1953. О методах обратного расчисления роста рыб. Тр. Томск. Гос. ун-в. им. В. В. Куйбышева, т. 125, сер. биол.
 Л у к и н А. 1939. Рост леца средней Волги. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. ун-в., т. VI, в. 1—2.
 М о н а с т ы р с к и й Г. Н. 1926. К методике определения темпа роста рыб по намерениям чешуи. Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб. Сиб. лаб., Красноярск.
 М о н а с т ы р с к и й Г. Н. 1930. О методах определения линейного роста рыб по чешуе. Тр. Инст. рыбн. хоз., т. V, в. 4.

- Муромова Г. А. 1930. Возраст и темп роста язя реки Вах. Тр. Сиб. научн. рыбохоз. ст., т. V, в. 1. Красноярск.
- Невский Б. А. 1937. Методика построения номограмм. ОНТИ НКПТ СССР, М.
- Правдин И. Ф. и И. К. Якимович. 1940. Омуль из Обской губы. Тр. Научн. инст. поларн. землед., животнов. и промысл. хоз., в. 10. Л.
- Терещенко К. К. 1913. Вобла, ее рост и плодовитость. Тр. Астрах. ихт. лаб., т. III, в. 2.
- Тюрин П. В. 1929. Тугун р. Енисей в систематическом и биологическом отношениях. Тр. Сиб. научн. рыбохоз. ст., т. III, в. 3. Красноярск.
- Dahl K. 1910. The age and growth of salmon and trout in Norway as shown by their scales. Salmon and trout assoc. London.
- Lea E. 1910. On the methods used in the herring investigations. Conseil perm. intern. pour l'exploration de la mer, Publ. de circonstance, № 53.
- Lee R. 1920. A review of the methods of the age and growth determination in fishes by means of scales. Ministry of agriculture and fisheries, Fishery investigations, series II, vol. IV, № 2. London.
- Meek A. 1916. The scales of the herring and their value as an aid to investigation. Report of the Dove marine laboratory Culler Coat, vol. V.
- Molander A. 1918. Studies in the growth of the herring, especially with regard to the examination of the scales for determining its growth. Svenska hydrogr.-biol. kommis. skrifter 6 Göteborg.
- Segestråle C. 1933. Über scalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fische, insbesondere bei *Leuciscus idus* L., *Abramis brama* L. und *Perca fluviatilis* L. Acta zoologica Fennica, 15.
- Sheriff C. W. M. 1922. Report on the mathematical analysis of random samples of herrings. Fishery board for Scotland, Scientific Investigations, Nr. 1. Edinburgh.
- Walter E. 1900. Altersbestimmung des Karpens nach der Schuppe. Fischerei. Leipzig, 3.
-

Ф. Д. Мордухай-Болтовской

О МЕТОДИКЕ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ФАУНЫ ВО ВРЕМЕННЫХ ВОДОЕМАХ И В ПЕРИОДИЧЕСКИ ЗАТОПЛЯЕМЫХ ЗОНАХ ВОДОХРАНИЛИЩ

В этой статье мы имеем в виду те водоемы, которые образуются в весенне-летний период при залипании водой участков поймы, предназначенных для прудов рыбхозов, и осушенные зоны водохранилищ с сильно колеблющимся уровнем воды.

Эти водоемы служат местами нереста, развития и откорма личинок и мальков важных промысловых рыб, поэтому количественное исследование фауны беспозвоночных имеет большое значение для выяснения их продуктивности и условий, способствующих ее повышению. Вместе с тем специфический характер таких водоемов затрудняет количественный учет фауны и заставляет не ограничиваться стандартными гидро-биологическими приборами, а применять особые орудия лова и аппараты.

Это обусловлено самим характером биотопа. В самом деле, описываемые водоемы обычно первоначально имеют плотные, задернованные грунты с отмершей за зиму наземной растительностью. Позже к ней присоединяется болотная полуводная, а затем и настоящая водная флора. При этом обычно происходит еще массовое развитие донных или эпифитных синезеленых и нитчаток. В таких условиях развивается весьма разнообразная и иногда очень богатая фауна беспозвоночных, среди которой наибольшую массу составляют обычно фитофильные формы.

Нам пришлось проводить тщательное количественное изучение фауны и ее изменений в течение всего времени существования описываемых водоемов и прудах опытного Усть-Койсугского рыбхоза на Дону в 1950—1951 гг. и в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1952—1953 гг. На основании этих работ мы составили некоторое общее представление о том, как действовать, когда необходимо решить задачу количественного исследования всей фауны такого водоема. Это и излагается в настоящей статье, которая, таким образом, в известной мере содержит методические указания для начинающих изучение фауны временных искусственных водоемов.

¹ Нужно заметить, что хорошо ограниченные в более или менее глубоких водоемах два основных элемента их фауны — планктон и бентос — в описываемых водоемах сближены и частично смешиваются друг с другом, а еще больше — с третьим элементом, а именно с фитофильной фауной, наиболее разнообразной и сложной. Поэтому все орудия лова, как правило, дают в этих условиях смешанную фауну. Однако все-таки для каждого элемента фауны есть свои, собирающие преимущественно ее, специальные орудия и особые методы обработки, которые мы и рассмотрим отдельно.

СБОР И ОБРАБОТКА ПЛАНКТОНА

Зоопланктон временных искусственных водоемов может быть количественно исследован при помощи планктонных сетей или планктоночерпателями. В таких водоемах обычно нет крупных быстроподвижных рачков, населяющих пелагические зоны (лептодоры, битотрефы и др.). Крупные фитофильные кладоцеры, как сюда, не очень подвижны, а крупные диатомиды, характерные для весенних луж, в таких водоемах вообще не живут. Поэтому трудная задача количественного учета пресноводного макропланктона здесь почти не имеет значения.

При незначительной глубине водоема (до 1 метра) можно собрать планктон широко распространенным способом процеживания через любую планктонную сетку из шелкового газа № 50—60 определенного объема (чаще всего 100 литров) воды.

Однако нужно иметь в виду, что для таких водоемов характерно не равномерное горизонтальное и вертикальное распределение зоопланктона, хорошо известное еще по работам В. М. Рылова и других авторов.

Мы наблюдали, например, резко выраженную концентрацию крупных дафний в придонном слое в прудах глубиной 1—1.5 м, а в весенних лужах глубиной 30—40 см, населенных циклопами, локализацию у дна почти всех взрослых особей. Очень часто, хотя и не всегда, более богат фауной именно придонный слой. При взятии воды с поверхности пересчет на 1 м³ даст цифру обилия планктона, в десятки раз меньшую, чем при взятии воды из придонного слоя.

Поэтому для получения правильных цифр нужно обловить все слои воды, а не только поверхностный, или нарушить стратификацию, перемешать всю толщу воды и из нее взять пробу, которая будет представлять среднее количество планктона для всей толщи воды данного пункта водоема.

При глубине около метра и более лучше всего произвести несколько ловов малой моделью планктоночерпателя — при желании обловить все слои воды первый лов может быть у дна, второй в слое, находящемся выше положения крышки планктоночерпателя при первомлове, и т. д.

Если глубина менее метра или даже полуметра, нужно иметь специальные низкие модели планктоночерпателей или перемешивать воду сосудом, которым она отбирается. Так мы распределяем планктон на некоторое время более или менее равномерно по толще воды, но при этом неизбежно взмучивается грунт, и в пробу попадают масса детрита и придонно-фитофильная фауна. Последняя в планктонной пробе может просто не учитываться, но детрит затрудняет подсчет организмов.

Конечно, можно облавливать воду и планктонной сетью, но при неприменном условии, что сеть сначала кладется на дно, чтобы при подъеме сеть начинала ловить от самого придонного слоя.

Очень важно, чтобы лов планктона не ограничивался одной точкой водоема. В горизонтальном направлении планктон распределен столь же неравномерно. Всем известны стайки и рои, образуемые дафниями. Но и при их отсутствии зоопланктон часто распределяется пятнами. В прудах площадью менее 1 га и даже менее 0.5 га совершенно однородные и одновременные ловы планктона в разных точках пруда могут дать весьма различные количества планктона, как это видно, например, из табл. 1, составленной по данным В. А. Макаровской.

Таблица 1

Биомасса зоопланктона в разных точках одного пруда
в Усть-Койсугском рыбхозе (г/м³)

| Пруд № 3, 27 V | | | Пруд № 5, 14 VI | | | Пруд № 5, 21 IV | | | |
|----------------|-------------------|----------------------|-----------------|----------------------------|-----------------------------|-----------------|-------|-------|-------|
| карьер | равнина, травы | равнина, гостепик | карьер | равнина, пониже- ние | равнина, возвыше- ние | карьеры | | | |
| | | | | | | сев. | южн. | вост. | зап. |
| 0.739 | 3.081 | 6.230 | 7.241 | 1.208 | 3.856 | 0.407 | 0.634 | 0.548 | 0.346 |

Легко видеть, что в одном пруду биомасса планктона одного биотопа может превосходить в 5—10 раз биомассу другого. Но даже в разных участках одного биотопа (карьеры в пруду № 5, 21 IV) величины биомассы разнятся почти вдвое. Причины этого не только в неравномерном распределении планктона, но и в неточности методов сбора и обработки. Даже два непосредственно следующие друг за другом подъема сетки или планктоночерпателя всегда дадут неодинаковые, а иногда и сильно отличающиеся цифры. Поэтому для характеристики планктона маленького водоема или одного биотопа более крупного водоема необходимо для взятия средней пробы собирать ее не в одной точке, а по крайней мере на площади хотя бы в несколько десятков квадратных метров. Конкретно это означает, что следует, отбирая 100 л воды сосудом или планктоночерпателем, передвигаться по водоему.

Между прочим, это говорит о том, насколько плохо характеризуют планктон водоема пробы, взятые при экспедиционном обследовании в одной точке, и как мало значения имеют небольшие количественные отличия. Часто при оценке богатства прудов, озер, участков водохранилищ и т. д. придают значение отличиям уже в пределах доли, между тем как реальное значение они могут иметь только при двух-, трех- и более кратности, да и то лишь в том случае, когда сравнивают не единичные пробы, а средние величины из нескольких проб.

Само собой разумеется, что для таких сравнений не менее важно время сборов. Во временных водоемах планктон и вообще вся фауна подвержены чрезвычайно резким и стремительным изменениям, и ее количество может возрасти или уменьшиться в несколько раз на протяжении 1—2 недель.

Так, в одном из прудов рыбхозов на Дону мы наблюдали, как за 9 дней, с 27 V по 5 VI, биомасса зоопланктона упала в 6 раз (с 12 до 2 г/м³), а за 10 дней, с 23 VI по 3 VII, увеличилась более чем в 4½ раза (с 2.7 до 12.5 г/м³). Еще более быстрые изменения наблюдались в других прудах в период массового образования эфипиев и выпадения из планктона моин или полифемов. Можно себе представить, насколько ошибочна может быть оценка двух водоемов одного типа, если в одном из них пробы взяты в момент «вспышки» моин, а в другом в том же день уже наступила их депрессия, что часто бывает даже в смежных прудах, почти никогда не обременяющихся полной синхронности жизненных явлений.

Это обязывает нас к тому, чтобы никогда не ограничиваться одноактным, разовым обследованием. Между прочим, сбор планктона для выявления запасов кормовых объектов несколько упрощается тем, что нет необходимости применять очень густые номера газа. Непосредственные сравнения ичеек газа с планктонными организмами показывают, что газ

(№ 50 задерживает практически весь зоопланктон и даже через газ № 43 с ячейками шириной 0.1 мм) проходят лишь мелкие формы коловраток и наушиусы первой стадии (ортонаушиусы), т. е. формы, потребляемые лишь личинками некоторых рыб в самые первые дни активного питания. Если исследователя не интересуют условия питания личинок, то планктон можно собирать газом № 43 и даже более редким, №№ 30—35.

Но, конечно, при изучении биологии планктонных рачков эти номера газа слишком редки, поскольку не собирают ранних стадий их развития.

СБОР БЕНТОСА

} Специфическая особенность грунтов временных водоемов, представляющих собою обычно весьма плотную задренованную почву, уже давнo заставила исследователей применять здесь не только чашечные (храповые) дночерпатели, но и различные трубчатые приборы. При помощи трубы, укрепленной на штанге и с силой вдавливаемой в грунт, удается извлекать пробу на таких плотных грунтах, на которых чашечные дночерпатели приносят только обрывки растений.

Конечно, работа со штангой удобна только на глубине не более 2—2.5 м, но во многих случаях (например на прудах рыбхозов) этого достаточно. Обычный недостаток трубчатых приборов — малая площадь захвата грунта — компенсируется увеличенным числом проб. Большие дночерпатели (например 0.1 м²) нет необходимости применять, так как во временных водоемах макробентос (ушиониды и т. п.) отсутствует.

Но у них есть и другой недостаток — это слишком большая масса захватываемого ими грунта. Трубчатый прибор захватывает грунт тем лучше, чем глубже в него врезывается. При этом на задренованных затопленных почвах подавляющая часть захваченного грунта заведомо безжизненна, так как фауна держится только в самом верхнем слое.

При промывке вязкого грунта верхний слой его смешивается с нижележащими, и фауна распределяется в огромной массе безжизненной почвы. Сильно затрудняется разборка проб, и потери при ней увеличиваются.

Количество грунта, подлежащего разборке, и особенно мелких его частиц, наиболее затрудняющих эту работу, можно значительно уменьшить применением более редкого промывательного сита. Действительно, для макробентоса или «мезобентоса», выбираемых из грунта без оптических приборов, достаточно вести промывку в сите из шелкового газа № 8—11, т. е. с ячейки шириной 0.5—0.8 мм. Но хорошо известно, что большую роль в водоеме может играть и микробентос, состоящий из мелких форм или молодых стадий крупных форм.

При исследованиях водоемов с глубинами более 2—3 м, требующими применения инструментов на тросах, мы пользуемся коробочно-чашечным дночерпателем (Экмана-Берджа) с промывкой через относительно редкий газ (№№ 8—11) для макрофауны и трубчатым прибором (вроде «лота» Цееба) на тросе с промывкой пробы через густой газ №№ 32—49 для микрофауны. Но при работах на мелководьях эти два прибора можно соединить в один и пользоваться трубчатым дночерпателем на штанге для учета и макро-, и микробентоса. При этом нужно взять из пробы грунта только верхний слой, но промывать его через густое сито.

Чтобы взять только верхний слой, цилиндр трубчатого прибора должен быть сверху открытым. При этом условии, взяв пробу грунта, можно, при помощи деревянного поршня надавливая на колонку грунта снизу,

пододвинуть ее к верхнему краю трубы с таким расчетом, чтобы сначала слить придонный слой воды, а затем и срезать пластинкой или ножом верхний слой грунта, толщиной не более 2—3 см. Все это промывается в сите из газа № 32, с ячеей шириной 0.18 мм, а оставшая масса грунта отбрасывается.¹ Таким образом во много раз упрощается разборка и сохраняется микробентос.

Но при взятии пробы грунта прежде всего необходимо, чтобы грунт удерживался в трубе дночерпателя не только пока он находится в воде, но и над поверхностью воды — по крайней мере до того момента, когда снизу в трубу будет вставлен поршень. Для этого на верхней части трубы должно быть какое-то «пневматическое» устройство, не пропускающее воздуха и препятствующее выпадению грунта. В дночерпателе, сконструированном Украинским гидробиологическим институтом (Кирпиченко, 1936), оно состоит из широкой, скользящей на двух стержнях металлической пробки с боковыми стенками, точно пришлифованными (притертыми «на конус») к краям отверстия в крышке, которое эта пробка закрывает, опускаясь. В дночерпателе Ивлева (1940) это приспособление заключается в том, что в верхней сплошной крышке трубы есть маленькое отверстие, в которое вставлена резиновая трубка с прорезью; когда прибор опускается, через эту прорезь выходит воздух, но когда прибор вынимается из воды, края прорези смыкаются, воздух в трубку не пропикает и грунт в трубе держится. Однако обе системы имеют тот недостаток, что не позволяют описанным выше способом собрать слой воды с верхним слоем грунта, так как трубка дночерпателя сверху закрыта крышкой. Эта крышка, кроме того, при опускании дночерпателя создает давление на воду, что (несмотря на имеющееся в крышке отверстие) вызывает больший или меньший размыв тонких донных отложений (детрита) и придонной фауны.

Поэтому мы применили другое устройство, изображенное на рис. 1.

Труба дночерпателя имеет поднимающуюся крышку *а*, которая прикреплена к концу стержня *б*. Другой конец этого стержня входит в полый направляющий шток *в* и скользит в нем. Этот шток прикреплен или привинчен к штанге. Вокруг стержня имеется спиральная пружина *г*. Когда прибор опускается в воду, крышка поднята, труба сверху совершенно открыта и находящаяся на направляющем штоке шпонка *д* входит в прорезь *е* муфты *ж*. После опускания дночерпателя на дно нажимаем на штангу мы опускаем крышку и сжимаем пружину *г*; при этом стержень *б* вдвигается в направляющий шток. От давления пружины крышка плотно прижимается к трубе. Плотность примыкания крышки обеспечивается еще резиновой накладкой на ней. Пружина удерживается в сжатом состоянии помощью поворота штанги, благодаря которому шпонка *д*, вышедшая уже из прорези, заводится на край муфты *ж*. Если крышка достаточно плотно закрывает трубу, то при подъеме дночерпателя грунт не выпадает из нее. Прежде чем поднимать крышку дночерпателя, следует вставить снизу в трубку упомянутый выше поршень. Крышка поднимается, если потянуть за штангу (предварительно повернув ее обратно), так как при этом вместе с направляющим штоком *в* поднимается и стержень *б*, на верхнем конце которого есть насадка *л*, не позволяющая ему выпасть из штока.

¹ Можно, конечно, исследовать отдельно и нижележащие слои грунта, продвигая колонку грунта дальше и срезая ее на желаемую толщину, подобно тому, как это делается с пробами стратометра при помощи разделителя Черновского (Жадин, 1950).

Металлические дуги *з*, которые соединяют трубу дночерпателя с муфтой *жс*, прикреплены к трубе болтами *и*, вокруг которых труба может вращаться. Таким образом, можно, не изменяя положения штанги, на-

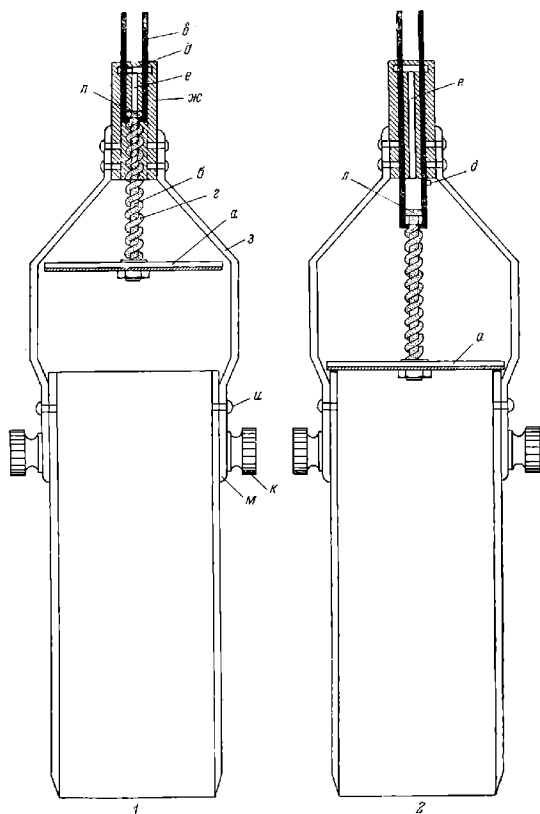


Рис. 1. Трубчатый дночерпатель для количественного учета фауны на мелководьях.

— в открытом виде; 2 — в закрытом виде.

клонить трубу, слить придонную воду и срезать верхний слой грунта. Но при этом надо отпустить стопорные винты *к*, которые плотно завинчиваются, прижимая дуги, перед опусканием дночерпателя.

По способу отбора проб грунта описанный дночерпатель сходен со стратометрами, но по конструкции проще, работает без посыльных гру-

зов и позволяет легко, без особых приспособлений, снимать верхний слой грунта. Рассчитанный на учет не только микро-, но и мезобентоса, он имеет значительно более широкую трубу, чем стратометры. Однако следует учитывать, что, несмотря на плотное примыкание крышки к трубе, в широких трубах грунт держится плохо. Практически удобно применять трубы сечением от 1/300 до 1/100 м², что соответствует диаметру от 6,5 до 11,3 см.

На станции следует брать несколько проб. Обычно мы брали 3—6 проб, но не в одной точке, а распределяя их на площади в 10—20 м².

СБОР ФИТОФИЛЬНОЙ ФАУНЫ

Для количественных сборов фауны зарослей было предложено уже несколько приборов. Большинство их сводится в принципе к ящику, который опускается в открытом виде на заросли и закрывается снизу заслонкой, имеющей на краю нож и обрезающей стебли растений.

По извлечении прибора из воды он содержит растения и находившуюся между ними воду, которая вытекает через густую сетку стенок, оставляя организмы внутри прибора. Таким образом, зарослечерпатель улавливает всю фауну, связанную с растениями, и планктон, населяющий воду среди растений; а если, как иногда делают, прибор ставится на дно и нижняя заслонка срезает растения у корня вместе с верхним слоем грунта, то улавливается и бентос.

Из имеющихся систем зарослечерпателя лучшая, на наш взгляд, та, которая была сконструирована В. И. Бутом и применена им для изучения фауны зарослей в бассейне Сев. Донца (1938).

Однако этот прибор очень мало распространен и почему-то даже не упомянут в последней инструкции Жакина (1950), описывающей другие, менее удачные системы зарослечерпателей. Поэтому напомним его строение, тем более что мы его немного видоизменили. Зарослечерпатель (рис. 2) представляет собою короб из листовой латуни в виде четверти цилиндра, открытый сверху и снизу; в него вставлен мешок из шелкового газа, пришитый одной стороной к коробу, а другой стороной к подвижным ножам — верхнему *а* и нижнему *б*. Ножи соединены друг с другом двумя вертикальными перекладинами; на внешней перекладине *в* находится ручка *г*, ко внутренней *д* пришит мешок из газа, но верхнюю стенку его и лучше делать из бязи. Прибор надевается в открытом виде на водные растения, после чего тягой за ручку *г* его закрывают. При закрывании прибора растения наверху и внизу обрезаются подвижными ножами *а* и *б*, которые необходимо примкнуть вплотную к неподвижным *д*. Можно закрывать прибор не вручную, а с помощью тросиков, которые крепятся к наружной перекладине *в* и пропускаются через блоки *е*.

Зарослечерпатель укрепляется винтами *ж* на штанге *з*; его положение на ней можно изменять и, таким образом, облавливать разные горизонты или ярусы, часто различно населенные.

Предложенные Бутым размеры прибора (высота 50 см, радиус 26,5 см, длина наружной изогнутой стенки 48 см, объем 1/80 м³) делают его вполне портативным. При желании обловить больший объем можно взять им несколько проб.

Мы применили этот зарослечерпатель для исследования фауны зарослей (в бассейне Дона и осушной зоне Рыбинского водохранилища), сохранив его размеры, но внося некоторые изменения в конструкции. Так,

устранены плоские кольца, поддерживающие мешок в расправленном виде, ножи сделаны зазубренными (иначе стебли растений скользят по ним и потом сбиваются в угол), на газовом мешке снизу поставлен разъемный стаканчик (рис. 2, к).

Прибор работал хорошо на различных зарослях за исключением наиболее жестких старых тростников. По извлечении зарослечерпателя из воды он открывался, отрезанные пожарами куски растений вынимались, а из стаканчика выбирался сконцентрированный в нем осадок.

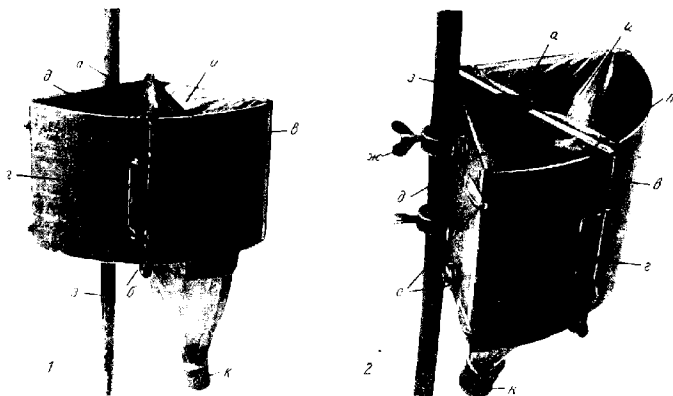


Рис. 2. Зарослечерпатель системы Бута (в полуоткрытом виде).

1 — вид спереди; 2 — вид сбоку.

Обычно бралось две пробы зарослечерпателя, т. е. облавливалась $1/40$ м³.

Зарослечерпательем безусловно можно хорошо количественно учитывать всю связанную с растениями фауну, за исключением крупных быстро плавающих насекомых. Мы имеем в виду главным образом крупных водных жуков (водолюбов и плавунцов) и их личинок, а также некоторых клопов. Они могут просто уходить от прибора и вообще должны быть учитываемы в больших объемах воды теми же орудиями, что и молодь рыб, например крупными сачками или сетками из редкого газа.

Мы применяли на зарослечерпателях газ № 32 или № 49, т. е. тот же, что и для промывки дночерпательных проб. Конечно, при этом часть фауны теряется, например, некоторые коловратки, науплиальные стадии копепоид. Но применение более густого газа, вследствие обилия в зарослях детрита, сильно затрудняет обработку проб.

ОБРАБОТКА СБОРОВ ДОННОЙ И ФИТОФИЛЬНОЙ ФАУНЫ

Сборы из дночерпателя и зарослечерпателя сначала просматриваются с выборкой всех более крупных животных. Оставшиеся после этого грунт, детрит и мелкие растительные остатки, содержащие микрофауну, уже не

разбираются, но обрабатываются просмотром под бинокляром или микроскопом с одновременным определением и измерением.

Для выборки и макро- и микрофауны очень полезно применение рапы — крепкого раствора поваренной соли (NaCl), в последние годы все чаще входящего в употребление. Заливание пробы грунта рапой позволяет легко отделить от грунта всех животных, не имеющих тяжелых раковин. Они всплывают на поверхность; следует только иметь в виду, что не все всплывают сразу, и лучше грунт заливать рапой по частям, тщательно его размешивая. Совсем не всплывают только моллюски, некоторая часть остракод (с обизвестленными створками) и часть олигохет, запутывающихся вокруг тяжелых частиц грунта.

В пробах из временных водоемов практически остаются невыбранными брюхоногие моллюски, преимущественно катушки. Основная же масса фауны, и как раз именно той, которая составляет кормовую базу рыб, — личинки тенципедид и других насекомых, кладоцеры, копеподы, — хорошо всплывает на поверхность и может быть с ней собрана. При этом можно собрать (сеточкой из газа) или слить вместе с жидкостью и весь микробентос. Проверка показывает, что макрофауна отделяется таким путем полнее, чем выборкой пинцетом и, конечно, значительно скорее. Только при обилии тубифицид и мелких моллюсков необходимо пробы после обработки солью разбирать еще обычным способом.

Следует иметь в виду, что выборка солью должна производиться быстро, так как через некоторое время соль проникает через покровы животных, и они опускаются на дно. Микрофауна из проб дночерпателя и зарослечерпателя, отделенная с помощью соли или путем отмучивания от массы более тяжелого грунта, обрабатывается в дальнейшем как планктон, но с той разницей, что просмотр ведется в основном под бинокляром (лучше всего МБС-1, объектив, 2, окуляр 8, что дает увеличение в 16 раз), и просматриваются большие порции — 2—10 мл. Удобнее всего из пробы, сконцентрированной до объема 40—100 мл, брать порцию крупной штемпель-пипеткой (на 2, 4 или 5 мл.) и просматривать ее в счетной камере Богорова.

Конечно, для определения необходимо иметь рядом микроскоп, по все организмы, подлежащие учету, могут быть подсчитаны и под бинокляром. При просмотре производится измерение длины, позволяющее определить в дальнейшем вес организмов; последний мы устанавливали по таблицам среднего веса, разработанным нами (1954).

В пробах с микрофауной, как дночерпательных, так и зарослечерпательных, всегда имеется большее или меньшее количество планктонных форм, так как они находятся в придонных слоях воды в пробе дночерпателя и в еще большем количестве в том объеме воды, который вместе с растениями вырезывается зарослечерпателем. Поэтому при подсчетах этих проб мы до некоторой степени дублируем обработку.

При определении общего количества фауны на единицу объема или площади суммирование данных всех трех орудий лова даст преувеличение, и для того, чтобы его избежать, следует для настоящих планктонных форм принять во внимание только данные планктонных орудий.

Надо, однако, заметить, что для многих так называемых прибрежных форм кладоцер и копепод, как периодафнии, некоторые циклопы и т. д., отличающихся высокой эвритопностью, приходится на опыте устанавливать то орудие, которое дает наибольшее количество их, т. е., очевидно, улавливает их наиболее совершенно.

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ПРИМЕНЕНИЯ ОПИСАННОЙ МЕТОДИКИ

Применение описанных методов количественного исследования позволило обнаружить большие массы фауны, связанной с растениями и обычно недооцениваемой. Оказалось, что во временных водоемах, заросших наземной растительностью, основная масса беспозвоночных как по числу видов, так и по биомассе заселяет именно растения, используя их как пищу и субстрат. При этом именно в зарослях и между ними и заключается большая часть корма рыб. С другой стороны, учет микрофауны позволил выявить молодь тендипедид, как среди зарослей, так и в бентосе, и в некоторых случаях установить моменты появления в водоеме их новых генераций и их смену.

Применение таких относительно усовершенствованных методов количественного учета позволило заметить первые вехи на пути исследования сложного и быстро развертывающегося процесса заселения временных водоемов и формирования специфических, присущих им биоценозов.

Приведем цифры, показывающие, что зарослечерпатель, улавливающий фауну зарослей, дает часто более высокую биомассу, чем дночерпатель, собирающий в основном бентос (табл. 2). Данные первого вычислены для объема в 1 м^3 , второго — для площади в 1 м^2 . Так как глубина водосмов в этом примере была в среднем около 0.5 м , можно считать, что биомасса фауны зарослей и а д 1 м^2 д и а вдвое меньше указанной.

Различия в работе зарослечерпателя и дночерпателя видны из сопоставления их уловов, показанного в табл. 3 на основании 9 проб, собранных в одних и тех же прудах Усть-Койсугского рыбхоза.

Таблица 2

Биомасса фауны зарослей по данным зарослечерпателя (г/м^3) и фауны дна по данным дночерпателя (г/м^2)

| Заросли Дно | 1950 г. | | | | | | |
|------------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | 21 V | 28 V | 3—5 VI | 13—15 VI | 23—24 VI | 1—5 VII | |
| | 2.44 6.60 | 13.90 5.28 | 7.87 3.67 | 9.99 5.51 | 21.86 8.90 | 18.93 11.75 | |
| Заросли Дно | 1951 г. | | | | | | |
| | 11—16 V | 21—24 V | 30—31 V | 8—10 VI | 15—16 VI | 21—22 VI | 28—29 VI |
| | 57.34 21.91 | 73.45 27.73 | 25.12 45.90 | 44.95 21.05 | 31.02 28.80 | 24.78 36.17 | 32.79 35.33 |

Испо, что зарослечерпатель очень слабо улавливает или совсем не захватывает собственно бентоса — олигохет, грунтовых тендипедид и др., но дает значительно большую биомассу фитофильной фауны. Из тендипедид это были в основном *Psectrocladius*, *Cricotopus*, *Corynoneura*.

Однако часть этой фауны всегда оказывается и в сборах дночерпателя. Объясняется это не столько тем, что последний нередко захватывает растения, сколько тем, что развивающаяся на растениях фитофильная фауна частично распространяется на грунт активно или пассивно (падая с растений). Поэтому в заросших водоемах на дне под растениями мы никогда не имеем чисто донного биоценоза.

Таблица 3

Средняя биомасса отдельных групп по данным заросле-
черпателя (г/м^3) и двуочерпателя (г/м^2)

| | Заросле- черпатель | Двуочерпатель |
|--------------------------------------|-----------------------|---------------|
| Фитофильные тендини- ды | 1.280 | 0.250 |
| Другие тендиниды | 0.250 | 0.207 |
| Игуны и их личинки | 3.467 | 0.788 |
| Другие насекомые | 2.234 | 0.229 |
| Олигохеты | 0.090 | 1.034 |
| Битинии | 7.849 | 8.398 |
| Общая биомасса | 20.200 | 14.450 |

То же наблюдается и в других «двухъярусных» биоценозах, как например, среди мертвых затопленных лесов в Рыбинском водохранилище, где на песчаном или заиленном дне под лесом в фауне не только встречаются, но часто преобладают личинки глинтотендинес, руководящей и массовой формы фауны обрастаний на деревьях.

При помощи зарослечерпателей было установлено массовое развитие во временных водоемах фитофильных видов низших ракообразных — остракод, симоцефалов и некоторых других кладоцер (не только плавающих среди растений, но и ползающих по ним), явно неудовлетворительно улавливаемых планктонными орудиями лова. Это видно, например, из сопоставления средней биомассы разных форм ракообразных в планктонных и зарослечерпательных пробах в прудах Усть-Койсугского рыбхоза в 1950 г. по данным 26 станций с конца мая до начала июля (табл. 4).

Таблица 4

Средняя биомасса ракообразных по данным заросле-
черпателя и планктонных орудий (г/м^3)

| Формы | Заросле- черпатель | Планктонные пробы |
|---|-----------------------|----------------------|
| Копеподы | 1.098 | 1.656 |
| Дафнии | 0.083 | 0.510 |
| Босмины | 0.440 | 1.400 |
| Цериодафнии | 0.786 | 1.310 |
| Симоцефалы | 0.959 | 0.196 |
| Хидорус | 0.710 | 0.266 |
| Другие хидориды и макротрициды | 0.444 | 0.110 |
| Остракоды | 0.292 | 0.101 |

Мы видим, что дафнии и босмины улавливаются гораздо лучше, а цериодафнии и копеподы (в данном случае это преимущественно *Acanthocyclops vernalis*) немного лучше планктонными орудиями (именно процеживанием 50 л взмученной воды через планктонную сеть из газа № 64),

чем зарослечерпателем. Напротив, остракоды, все хидориды и макротрициды, даже наиболее из них склонный к планктонной жизни, по вместе с тем вездесущий хидорус *Chydorus sphaericus* и в еще большей степени симодефалы (*S. vetulus*, *S. exspinosus*) лучше улавливаются зарослечерпателем (биомасса их в 3—5 раз больше, чем по планктонным пробам). То же относится к сиде. Некоторые же явно донные кладомеры, как многие макротрициды и хидориды, улавливаются даже лучше дночерпателями.

Может быть, наиболее существенно в описываемой методике то, что она благодаря учету микрофауны позволяет обнаружить и учесть количественно молодь тендипедид и установить моменты массового «вторжения» их в водоемы. Появление тендипедид в новом водоеме, ранее представлявшем собою сушу и первоначально безжизненным, посит характер именно внезапного вторжения, идущего из воздуха. Иногда оно принимает массовые размеры. Так, например, в прудах Усть-Койсукского рыбхоза в 1950 г. заливание началось 20 IV, но первые дни тендипедид не было, 24—28 IV были обнаружены массы личинок псефтрокладия (*Psectrocladius* gr. *psilopterus*) I стадии, длиной не более 2—3 мм. 30 IV они встречались уже в количестве десятков тысяч экземпляров на квадратный метр, местами до 124 460 экз., при биомассе 3.611 г/м³. Подсчет был произведен при учете микрофауны в пробах трубочатого дночерпателя.

Очень высокое обилие тендипедид устанавливалось также зарослечерпателем: в прудах рыбхозов в некоторых случаях их численность (*Cricotopus*, *Psectrocladius*) доходит до 55—86 тыс. экз. в 1 м³ при биомассе до 9—10 г/м³.

Гораздо более высокое, поистине колоссальное количество фитофильных тендипедид (тех же личиночных форм) было обнаружено зарослечерпателями среди широколиственных редств донской авандельты, где встречалось до 1 млн 400 тыс. экз. при биомассе 50—60 г/м³. Авандельта не временный водоем, но часто высыхающий при сгонах.

Регулярное обследование временных водоемов по описываемой методике позволило обнаружить и в донной, и в фитофильной фауне изменчивость по обилию и составу, в некоторые периоды не уступающую тому, что выше описывалось для планктона.

Так же как и толщина воды, первоначально дно и залитые прошлогодние остатки растительности чрезвычайно бедны фауной. Если толщина воды насыщается планктонными организмами за счет быстрого размножения форм, вышедших из покоящихся стадий, то в донной и фитофильной фауне этот источник имеет меньшее значение; важнее упомянутое выше вторжение гетеротопных насекомых из воздуха, быстро создающее высокие биомассы. Не менее резкие изменения, а именно падение биомассы, происходит при массовом вылете взрослых комаров звонцов, да и вообще при превращениях личинок массовых форм различных насекомых. Резкие падения биомассы могут наступить и при отмирании эфемерных форм с одной генерацией в году, каковы листоногие раки. Несколько примеров могут проиллюстрировать крайнюю динамичность донной и фитофильной фауны.

В 1951 г. средняя по всем прудам биомасса фитофильной фауны за 10 дней с 21 по 31 V падает с 73 до 25 г/м³, т. е. в 3 раза, а за следующие 8 дней возрастает до 45 г, т. е. почти вдвое. Но это усредненные цифры, сильно сглаживающие действительную динамику в отдельных водоемах. Количество фитофильных тендипедид за те же 10 дней с 21 по 31 V в двух прудах уменьшается в 9—10 раз: с 4.5—5.3 до 0.5 г/м³.

В бентосе в этот период идет парастание общей биомассы за счет роста битинии, но количество листоногих (эстерий) за 10 дней, с 31 V по 10 VI, падает с 2.15 до 0.05 г, т. е. в 40—45 раз, в связи с их отмиранием (а 15 VI их уже совсем нет); количество мотылей за 9 дней с 15 по 24 V падает с 1.8 до 0.25 г, т. е. в 7 раз, в связи с их окукливанием и вылетом. Поэтому во второй половине мая биомасса кормовых объектов (тендипедид и кладоцер) падает: на карьерах прудов (со снятым дерном) с 2.8 до 0.2 г, т. е. в 15 раз; на равнинных частях с 2.5 до 0.7 г, т. е. в 3—4 раза.

Эти примеры говорят об исключительной скорости процессов прироста и убыли биомассы во временных водоемах и о необходимости весьма частых сборов при изучении их фауны.

В таких водоемах за неделю могут произойти коренные качественные и количественные изменения. При сравнительной оценке таких водоемов или их участков приобретает исключительное значение синхронность сборов, но если сравниваемые водоемы сильно отличаются или географически удалены друг от друга, синхронность следует понимать не календарно, а в смысле совпадения температурных условий, а еще лучше в смысле совпадения стадий основных жизненных процессов в водоеме, как, например, метаморфоза мотылей, жизненного цикла листоногих, кладоцер и т. д., т. е. фенологически.

ЛИТЕРАТУРА

- Б у т В. И. 1938. Количественная драга для исследования бентоса зарослей в водоемах. Докл. АН СССР, т. XXX, в. 3.
- Ж а д и н В. И. 1950. Изучение донной фауны водоемов. Изд. АН СССР, Зоол. инст.
- И в л е в В. 1940. Новая модель дночерпателя. Научн.-методич. зап. Комит. по заповедникам, в. VII.
- К и р п и ч е н к о М. 1936. Новый пневматический дночерпатель. Тр. Гидробиол. ст. АН УССР, № 12.
- 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. проблемн. и тематич. совещаний при Зоол. инст. АН СССР, в. 2.

Ю. Е. Ланин

О МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА СЧЕТКА

I. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

В отношении способа определения возраста у корюшки и ее морфы сетка имеются весьма противоречивые точки зрения.

Некоторые исследователи находят возможным определять возраст статистическим путем, методом Петерсена—Гейнке (Эренбаум — Ehrenbaum, 1894, цит. по Мастерману — Masterman, 1913; Самсонов, 1910; Правдин и Домрачев, 1926), оговариваясь, что метод этот неточен и дает лишь приближенные результаты. Однако Петров (1940) считает вполне применимым метод определения возраста у сетка Псковско-Чудского водоема с помощью вариационного ряда. Федорова (1953) производила определение возраста сетка Белого озера по отолитам и длине тела.

Другими авторами (Шуколюков, 1931; Калиникова-Михина, 1939; Чумаевская-Световидова, 1945; Васильев, 1951) возраст определялся по отолитам, причем Шуколюков дает описание методики приготовления шлифов и их просветления. Нордквист (Nordqvist, 1910, цит. по: Masterman, 1913) определял возраст озерных и речных корюшек Скандинавии по годовым кольцам на позвоночных. Однако Marpe (Marpe, 1931) отрицает возможность определения возраста корюшки по костям, а метод определения возраста по отолитам считает малодостоверным и к тому же очень сложным. Возраст им определялся по чешуе с помощью методики, описанной Мастерманом. Тюрин (1924), исследуя возраст у азиатской корюшки, применяет комбинированный метод определения возраста по чешуе и крышечным костям ввиду того, что на чешуе отчетливо видны годовые кольца первых лет жизни особи, а на крышечных костях — последних. Кирпичников (1935) производил все определения возраста беломорской и печорской корюшки по чешуе. Им же был определен возраст нескольких экземпляров сетка из Белого озера. Данные определения возраста по чешуе соответствовали данным, полученным при определении возраста по отолитам, взятым от тех же экземпляров рыб.

Мастерман (Masterman, 1913) считает чешую единственно пригодной для определения возраста корюшки. Он дает подробное описание строения чешуи, указывает на наличие двух слоев — нижнего, который представляет собой тонкую эластичную пластинку, не несущую на себе рисунок, и верхнего, более плотного слоя, который образует склериты той или иной формы. Этот автор отличает 3 типа склеритов: спиральный, концентрический и билатеральный. Чаще встречаются два последние типа склеритов. Автор указывает на закономерное чередование склеритов концентрического и билатерального типа, причем во время

интенсивного роста откладываются концентрические склериты, а замедленный рост сопровождается образованием на чешуйной пластинке незамкнутых билатеральных (подковообразных) склеритов. В начале закладки чешуи склериты имеют вид концентрических замкнутых колец. К концу вегетационного периода, когда рост замедляется, закладываются билатеральные склериты, которые становятся все короче, пока рост не прекращается.

Следующий вегетационный период (2-е лето) сопровождается образованием на чешуе концентрических склеритов. Между зонами роста 1-го и 2-го лета образуется узкая кольцевая полоска, лишенная склеритов, которую Мастерман называет шрамом (scar) или соединением (junction). «Таким образом, — отмечает автор, — на этом месте образуется реальное морфологическое разграничение возраста». Мастерман разбирает вопрос об изменчивости чешуи и указывает, что чешуя по своей форме весьма вариabильна в зависимости от ее местоположения на теле рыбы и от возраста особи. Чешуя, взятая с молодого экземпляра, имеет овальную форму с большой осью, соответствующей продольной оси тела рыбы. По мере роста чешуя становится более широкой, так что поперечная длина значительно превосходит продольную.

II. СОБСТВЕННЫЕ ДАННЫЕ

В начале работы с целью отделения различных возрастных групп мы прибегли к статистическому методу, исходя из предположения о наличии корреляции между длиной тела и возрастом. Для построения вариационного ряда были измерены 885 экз. сетка, взятых 27 IX 1953 г. из подводного улова в районе пос. Переборы близ г. Щербакова на Рыбинском водохранилище. Рыбы измерялись с точностью до 0.5 мм. За длину тела принималось расстояние от конца рыла до основания средних лучей хвостового плавника, а не до конца средних лучей, как это обычно принято. Определение конца средних лучей, особенно у сеголетков, часто затруднительно. Хвостовой плавник у сетка нежный, прозрачный и нередко подвергается механическим повреждениям во время лова. Отыскание основания средних лучей не представляет затруднений. Базальная часть хвостового плавника пигментирована, и основание лучей легко различимо.

При построении ряда взят классовой промежуток 5 мм. Полученная 2-вершинная кривая (рис. 1) дает основание предполагать наличие по меньшей мере двух возрастных групп. Левая часть кривой с вершиной *I* отражает наличие сеголетков, длина тела которых колеблется от 35 до 65 мм, а правая половина с вершиной *II* соответствует старшим возрастным группам. Непосредственные определения возраста по чешуе показали нам, что особи, имеющие длину тела от 89 до 95 мм, являются либо 2-, либо 3-годовиками. Таким образом, статистический метод не может дать точного представления о возрастном составе стада сетка. Для этого необходимо непосредственное определение возраста, лучше всего по чешуе.

Чешуя у сетка легко опадающая, мелкая, достигающая у 3-годовиков 2 мм. Для исследования чешуя всегда бралась с одного и того же участка тела, над брюшными плавниками (рис. 2). Брать чешую под спинным плавником, как правило, не представляется возможным, так как с этого участка тела она особенно легко падает. Сборы чешуи проводились в лаборатории, с рыб, фиксированных 3—4%-м формалином. Перед взятием чешуи рыбы промывались в чистой воде, чтобы устранить

возможность перенесения чешуи с других экземпляров. Те рыбы, у которых над брюшными плавниками чешуи не оказывалось, выбраковывались. Чешуя помещалась на предметное стекло, в каплю воды, и рассматривалась под бинокляром (МБС-1, окуляр 8, объектив 7). При этом она с помощью препаровальной иглы очищалась от остатков эпидермиса.

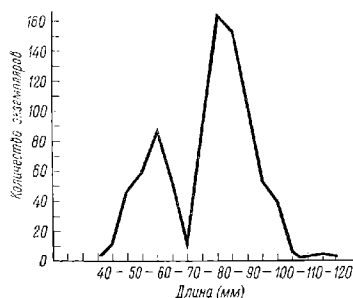


Рис. 1. Вариационная кривая длины тела рыбного сетка.

1-м году жизни сетка при закладке чешуи на ней образуются, как правило, склериты билатерального типа, а не концентрического или спирального, как это имеет место у корюшки (рис. 3); г) склериты на чешуе сетка более неправильной формы, чаще бывают разорваны на отдельные отрезки.

Принципиальных отличий чешуи сетка от чешуи корюшки нами не обнаружено, и все выводы Мастермана, относящиеся к методике определения возраста корюшки, почти полностью подтверждаются нашими данными. Нам удалось отметить лишь следующие различия в строении чешуи этих двух форм: а) чешуя сетка значительно мельче чешуи корюшки, что связано с различием общих размеров сравниваемых форм; б) у сетка в начале закладки в большинстве случаев продольная ось чешуи не больше поперечной оси, а чаще поперечная ось бывает больше, тогда как у корюшки наблюдается обратная картина; в) на

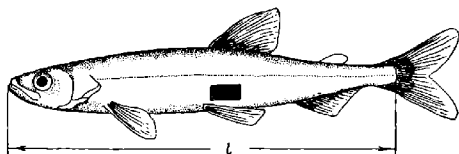


Рис. 2. Место на теле сетка, с которого бралась чешуя для исследования.

В основном форма чешуи сетка приближается к эллиптической. В переднем секторе чешуи склериты сближены, и внутренние из них охватывают центральную часть чешуи расходящимися дугами. В заднем секторе склериты значительно удалены друг от друга и часто не замкнуты. Кроме склеритов на чешуе у многих экземпляров отчетливо заметны валики, идущие под острым углом к склеритам. Последние бывают расчленены на отдельные отрезки. Кроме валиков в центральной части чешуи, смещенной к переднему краю, иногда наблюдается дугообразная исчерченность, напоминающая тонкие, слабовыпуклые валики.

Размер чешуи сильно колеблется в зависимости от размеров особи. Так, у экземпляров длиной 29 мм диаметр чешуи равнялся 0.4—0.5 мм, а у экземпляра длиной 105 мм диаметр был равен 1.8 мм.

Мы предположили, что валики являются годовыми отметками — кольцами. Для решения этого вопроса мы рассмотрели пробы чешуи снетка из траловых и неводных уловов, произведенных в июне — октябре 1953 г. Некоторые из просмотренных чешуй зарисованы с помощью рисовального аппарата. Для зарисовки бралась чешуя, наиболее характерная для данной размерной группы.

У рыбы длиной 29 мм, при весе 207 мг чешуя имеет вид овальной пластинки (рис. 4). Склериты, беря начало в переднем секторе, эксцентрически полудугами охватывают боковые и передний секторы чешуйной пластинки. С ростом рыбы увеличиваются как длина чешуи, так и число склеритов. У экземпляра длиной 59 мм (рис. 5) число склеритов на чешуе равно 10. Некоторые из них полностью замкнуты.

На чешуе мелкого снетка, собранного осенью (сентябрь—октябрь), уже имеется валик, идущий по самому краю чешуи. В сентябре у особей размерами 50—56 мм он зачастую охватывает часть чешуйной пластинки, а в октябре, как правило, всю пластинку целиком (рис. 6 и 7). В переднем секторе мелких чешуй различить валик нам не удалось.

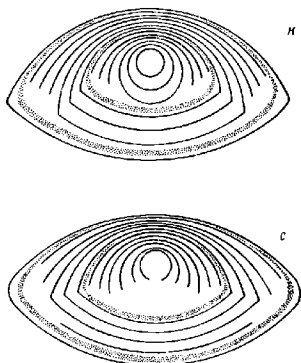


Рис. 3. Схема расположения склеритов на чешуе корюшки (к.) и снетка (с.)

Точечной штриховкой обозначены годовые отметки.

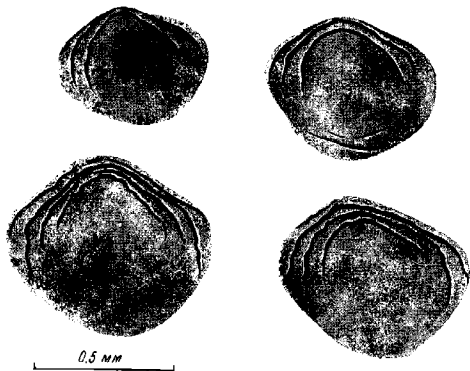


Рис. 4. Чешуя снетков от 23 VIII 1953 г. длиной 29.8 мм при весе 207 мг и длиной 38.0 мм при весе 400 мг.

Характер кривой длины тела снетка из осеннего улова (рис. 1) дает основание считать особи длиной 50—66 мм сеголетками. Следовательно,

уже на 1-м году жизни сетка в конце сентября—начале октября на чешуе закладывается годовое кольцо в виде валика. В то же время такие

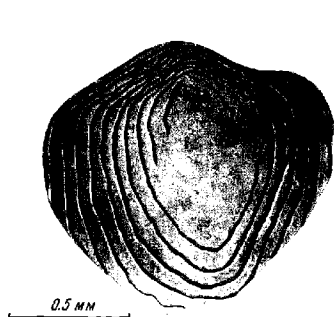


Рис. 5. Чешуя сетка от 27 IX 1953 г. длиной 59.0 мм при весе 2105 мг. Перезборы.

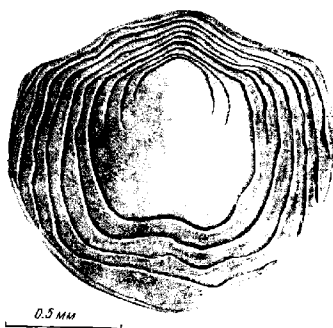


Рис. 6. Чешуя сетка от 27 IX 1953 г. Виден валик по краю. Длина сетки 66.5 мм, вес 2430 мг. Перезборы.

кольца образуются и на чешуе рыб старших возрастов. Все просмотренные чешуи, собранные в конце сентября—начале октября, имели закладывающиеся или уже полностью сформированные кольца.

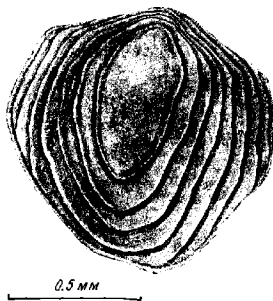


Рис. 7. Чешуя сетка от 13 X 1953 г. Виден валик по краю. Длина сетка 57.3 мм, вес 1610 мг. Рыбинское водохранилище около с. Мякса.

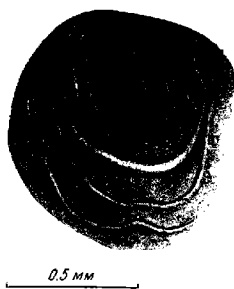


Рис. 8. Чешуя сетка, пойманного 11 VII 1953 г. в Волжском отроге Рыбинского водохранилища, около о. Шуморовского. Возраст 1+, длина 65.5 мм, вес 2935 мг.

На рис. 8 изображена чешуя сетка, пойманного 11 VII 1953 г. и имеющего длину тела 65.5 мм. На чешуе ясно видны годовое кольцо и незавершенный прирост этого года. Учитывая время закладки годового кольца (валика), можно считать, что этот экземпляр — двухлеток (1+).

У сетка длиной 80 мм и весом 5210 мг (рис. 9) на чешуе имелось 2 годовых кольца. Закладка 2-го кольца произошла, по-видимому, в конце сентября или несколько раньше. Рост чешуи после закладки кольца еще не прекратился, о чем свидетельствует кромка чешуйной пластинки за последним валиком в боковых и заднем секторах чешуи.

На рис. 10 изображена чешуя, взятая 11 VIII с экземпляра длиной 99.5 мм и весом 9750 мг. Ясно видны 2 годовых кольца и начавшийся новый прирост по краю чешуи (3-леток, 2+).

Чешуя, взятая 27 IX 1953 г. с экземпляра длиной 95.5 мм и весом 6870 мг, имела 2 хорошо выраженных годовых кольца (рис. 11). 3-е годовое кольцо еще не заложено. В центральной части чешуйной пластинки довольно хорошо видны еще 2 валика. Мы считаем их добавочными кольцами.

На рис. 12 изображена чешуя сетка длиной 90 мм, взятого из того же улова 27 IV. 3-е годовое кольцо хорошо выражено по краю заднего и боковых секторов чешуи.

Нами были встречены также чешуи, на которых 3-й валик окружает чешуйные пластинки сплошным кольцом (рис. 13). На этом рисунке видно, что продолжение 1-го и 2-го валиков на передний сектор можно проследить по склеритам, разделенным на отдельные отрезки. Это согласуется с приведенным замечанием о валике, идущем вдоль склерита.

В литературе имеются указания о прекращении питания сетка начиная с сентября. Это, по-видимому, связано со значительным замедлением линейного его роста. Исследуя рост сеголетков в течение пагульного периода замедление роста сетка осенью, но полного прекращения роста заметить не удалось. Принимая положение об окончании усиленного роста сетка в осенний период, мы связываем с этим появление на чешуе валиков — годовых колец.

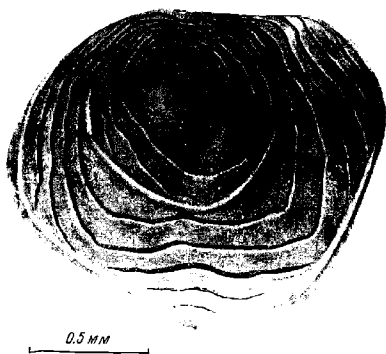


Рис. 9. Чешуя сетка длиной 80 мм и весом 5210 мг, пойманного 4 X 1953 г., с двумя валиками.

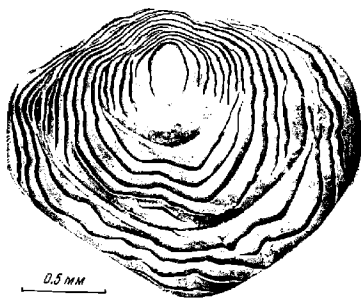


Рис. 10. Чешуя сетка 3-летка (2+), пойманного 11 VIII 1953 г. около о. Шуморовского, длиной 99.5 мм при весе 9750 мг.

Четкость годовых колец делает возможным определение возраста снетка Рыбинского водохранилища по чешуе, а также обратное расчис-

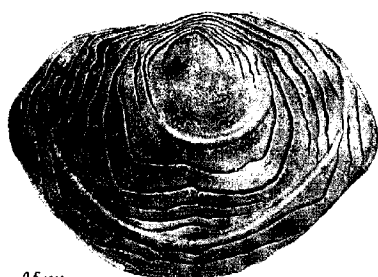


Рис. 11. Чешуя снетка, пойманного 27 IX 1953 г., длиной 95.5 мм при весе 6870 мг с двумя хорошо выраженными годовыми кольцами и большим приростом по краю чешуи. Персборы.



Рис. 12. Чешуя снетка длиной 90 мм из улова 27 IX 1953 г. с 3-м годовым кольцом.

ление роста. Нами проведено расчисление темпа роста нескольких экземпляров снетка по методу, предложенному Ф. И. Вовком и описанному



Рис. 13. Чешуя снетка с 3-м годовым замкнутым кольцом по краю чешуи. Длина 98.5 мм, вес 9730 мг.

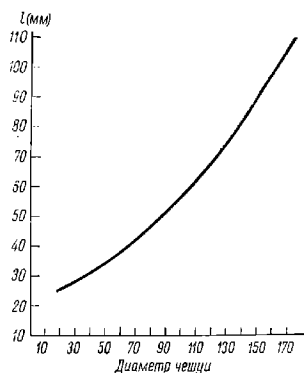


Рис. 14. Кривая соотношения длины тела и диаметра чешуи у снетка.

им в статье, помещенной в этом сборнике. При использовании этого метода, необходимо построение кривой размеров чешуи в зависимости от длины тела. Такую кривую (рис. 14) мы составили на основании измерений 408 экз. рыб и их чешуй. При этом измерялся диаметр чешуи, так как на чешуе снетка крайне трудно определить центр. Для расчисления темпа

роста были взяты рыбы, пойманные 27 IX 1953 г. Результаты расчисления приведены в таблице.

| Длина тела (мм) | Диаметр чешуи (мм) | | | Расчисленная длина (мм) | | Возраст |
|-----------------|--------------------|----------------|----------------|-------------------------|----------------|---------|
| | Д ₁ | Д ₂ | Д ₃ | l ₁ | l ₂ | |
| 102 | 0.98 | 1.29 | 1.57 | 55 | 78 | 2+ |
| 96 | 1.08 | 1.44 | — | 67.5 | — | 1+ |
| 90 | 0.88 | 1.33 | — | 56 | — | 1+ |
| 99.5 | 0.77 | 1.21 | 1.47 | 52 | 78 | 2+ |
| 98 | 0.70 | 1.23 | 1.43 | 45 | 76 | 2+ |
| 94 | 0.70 | 1.23 | 1.62 | 45 | 78 | 2+ |
| 94 | 0.70 | 1.33 | 1.62 | 42 | 74 | 2+ |
| 98.8 | 0.77 | 1.40 | 1.75 | 43 | 74.5 | 2+ |
| 93 | 0.77 | 1.09 | 1.57 | 45 | 84.5 | 2+ |
| 100 | 0.77 | 1.33 | 1.68 | 44.5 | 74.5 | 2+ |

Результаты обратного расчисления согласуются с данными непосредственных измерений. Как видно из таблицы, длина тела в момент закладки 1-го годового кольца колебалась в пределах 42—67.5 мм. Длина тела непосредственно измеренных 111 сеголетков, пойманных 27 IX, колебалась от 41 до 69 мм. Длина тела 2-леток по обратным расчислениям определена от 74 до 84.5 мм, а по непосредственным измерениям рыб из улова 27 IX от 65 до 93 мм (73 экз.).

Легкость сбора чешуи, четкость годовых колец и соответствие расчисленных данных непосредственным измерениям делают чешую сетка наиболее удобным объектом для изучения возраста и темпа роста.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев Л. И. 1951. О сетке Рыбинского водохранилища. Зоол. журн., т. XXX, в. 6.
- Калиникова-Михина Т. Н. 1939. Материалы по биологии и промыслу корюшки восточной части Финского залива. Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена Фак. ест., в. 2.
- Кирпичников В. С. 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры. Тр. ВНИРО, т. 2.
- Петров В. В. 1940. Сеток Псковско-Чудского водоема. Изв. ВНИОРХ, т. XXIII.
- Правдин И. Ф. и П. Ф. Домрачев. 1926. Рыбы озера Ильмень и р. Волхова и его бассейна, ч. II.
- Самсонов Н. А. 1910. Весенний лов сетка ризцами на Лифляндском берегу Чудского озера. Вестн. рыбопром., в. XXV.
- Тюрин П. В. 1924. К вопросу изучения азиатской корюшки. Тр. Сиб. ихт. лаб., т. II, в. 1.
- Федорова Г. В. 1953. Белозерская форма озерной корюшки. ЛГПИ им. А. И. Герцена. Автореферат диссертации.
- Чумаевская-Световидова Е. В. 1945. Биология и развитие Валдайского и Псковско-Чудского сетков. Зоол. журн., т. XXIV, в. 6.
- Щуколюков А. М. 1931. Возраст и темп роста невской корюшки. Изв. Леп. в.-и. ихт. инст., т. XII, в. 17.
- Ehrenbaum E. 1894. Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische. Beilage zu den «Mitteilungen des Deutschen See Fischerei-Vereins», № 10.
- Margre G. 1931. Fischereiwissenschaftliche Untersuchungen über die Grundlagen der Stintfischerei. Zeitschrift für Fischerei, Bd. XXIX, H. 3.
- Masterman A. T. 1913. Report on investigation upon the smelt (*Osmerus eperlanus*). Board of agriculture and fisheries. Fishery investigations. Ser. I, Salmon and freshwater fisheries. London.
- Nordqvist O. 1910. Zur Biologie des Stintes (*Osmerus eperlanus*). Acta Societatis pro fauna et flora Fennica, 33, No 8. Helsingfors.

К МЕТОДИКЕ ОКРАСКИ СЛАБОКРАСЯЩИХСЯ БАКТЕРИЙ

При изучении морфологии сульфатовосстанавливающих бактерий мы столкнулись с необходимостью разработки более эффективного метода окраски этих бактерий для морфологических наблюдений и микрофотографирования. Дело в том, что сульфатовосстанавливающие бактерии в жидких культурах находятся преимущественно в осадке, состоящем из серпистого железа и органических веществ. Это затрудняет применение фуксина для их окраски, так как фуксин очень сильно адсорбируется на частицах осадка и загрязняет препараты. Эритрозин мало адсорбируется посторонними частицами, но он красит бактерии очень слабо, особенно в старых культурах.

После ряда опытов мы нашли способ комбинированной окраски, позволяющий окрашивать слабокрасящиеся бактерии в присутствии органических загрязнений с достаточной степенью яркости. Сущность этого метода заключается в том, что препарат красится эритрозином, который адсорбируется в основном на поверхности бактерий и не красит посторонние органические частицы. Затем этот препарат окрашивается при нагревании сильноразведенным $\frac{1}{100} - \frac{1}{200}$ фуксином. Фуксин в такой концентрации уже не красит посторонние частицы, но очень интенсивно адсорбируется на бактериях, воспринявших покраску эритрозином. При этом они окрашиваются в яркий вишневый цвет, по интенсивности почти не уступающий тому, какой получается при окраске бактерий неразведенным фуксином Циля. Причина активной адсорбции фуксина на поверхности бактериальных тел, предварительно окрашенных эритрозином, заключается, повидимому, в том, что отрицательно заряженные ионы эритрозина, являющегося кислой краской, притягивают положительно заряженные ионы фуксина, представляющего собою основание. Таким образом, эритрозин при такой комбинированной окраске является как бы протравой для фуксина.

Комбинированная окраска бактерий производится следующим образом. Высушенный мазок изучаемой культуры (или препарат для прямого счета бактерий по методу Виноградского) фиксируется на пламени, промывается дистиллированной водой и красится 3—5%-м карболовым эритрозином¹ 10 мин. на холоду или 3 мин. при нагревании до появления паров. Затем краска смывается, и препарат докрасивается карболовым фуксином Циля² в разведении $\frac{1}{100} - \frac{1}{200}$ при нагревании до появления

¹ Карболовый эритрозин готовится растворением 3—5 г эритрозина в 5%-м растворе карболовой кислоты.

² Для приготовления карболового фуксина по Цилю 10 см³ насыщенного спиртового раствора фуксина растворяются в 100 см³ 5%-го раствора карболовой кислоты.

паров. После появления паров препарат осторожно погружается в воду. Степень разведения фуксина выбирается с учетом загрязненности препарата органическими частицами. Для окраски сильнозагрязненных препаратов лучше применять более разведенный фуксин $\frac{1}{200} - \frac{1}{300}$, нагревая при этом препарат при докрашивании его фуксином более длительный промежуток времени, приблизительно 0.5—1 мин. после появления паров.

Описанный способ мы применяли не только для окраски препаратов, приготовленных из бактериальных культур, но и для окраски препаратов из илов и почвы и стекол обрастания, и нашли, что этот способ значительно облегчает микроскопирование таких препаратов, их микрофотографирование и количественный учет на них микрофлоры. Способ комбинированной окраски бактерий на препаратах был успешно апробирован в отделе геологической деятельности микроорганизмов в Институте микробиологии АН СССР.

В последнее время мы разрабатывали методику количественного учета микрофлоры в воде Рыбинского водохранилища путем просчета на мембранных фильтрах. При этом мы столкнулись с почти полной невозможностью учета бактерий на фильтрах. Дело в том, что бактерии, обитающие в воде водоемов, в большинстве своем трудно окрашиваются, и обычным способом, употребляемым для окраски мембранных фильтров, красятся очень слабо.¹ Вода же Рыбинского водохранилища содержит очень много взвешенного органического детрита, который при фильтровании осаживается на фильтре. Поэтому отличить слабо окрашенные бактерии в массе частичек детрита практически невозможно. Отсюда встал вопрос об усилении окраски бактерий на мембранных фильтрах. Для решения этой задачи мы применили метод комбинированной окраски, который в этом случае вполне себя оправдал. Наилучшие результаты мы получили при следующей методике окраски мембранных фильтров.

Фильтр кладется на 10 мин. на полоску фильтровальной бумаги, смоченную дистиллированной водой для растворения кристаллов солей, образовавшихся на фильтре при его просушивании. Затем фильтр красится в чашке Петри на фильтровальной бумаге 5%-м карболовым эритрозином при нагревании до паров 3—5 мин. Фильтр, окрашенный эритрозином, далее обесцвечивается перекалыванием его на полосках фильтровальной бумаги, смоченных водой. Обесцвеченный фильтр высушивается и докрашивается фуксином Циля, разведенным в 600 раз при осторожном нагревании до появления паров и в течение 20—30 сек. с момента их появления. Фильтр можно считать достаточно окрашенным в тот момент, когда его шиканая поверхность слегка порозовеет. Перекрашивание фильтров фуксином затрудняет их микроскопирование.

Комбинированная окраска мембранных фильтров, через которые была профильтрована вода из водохранилища, дала весьма ощутимый эффект усиления окрашиваемости бактерий и обеспечила возможность количественного учета бактерий на этих фильтрах.

¹ Согласно общепринятому методу, мембранные фильтры красятся 3%-м карболовым эритрозином в течение суток.

| | |
|---|-----|
| От редакция | |
| К. А. Гусева. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп) | 5 |
| К. А. Гусева. О двух планктонных микроорганизмах, принимающих участие в круговороте железа | 24 |
| Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище | 32 |
| Е. Ф. Мандуилова. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков | 89 |
| Э. Д. Мордухай-Болтовская. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища | 108 |
| И. И. Соколов. Водяные клещи Рыбинского водохранилища | 125 |
| Г. В. Никольский. О биологических основах рыбного хозяйства на внутренних водоемах | 136 |
| Л. И. Васильев. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. | 142 |
| А. А. Остроумов. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища | 168 |
| А. Г. Поддубный. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища | 184 |
| З. Н. Чиркова. О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище | 191 |
| Л. К. Захарова. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища | 200 |
| Л. Ф. Коновалова. Особенности биологии размножения окуня | 266 |
| Р. С. Сергеев, И. Е. Пермитин и А. А. Ястребков. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища | 278 |
| Л. И. Васильев. О росте сига в Рыбинском водохранилище | 300 |
| Г. П. Романова. Питание судака Рыбинского водохранилища | 307 |
| А. А. Шигин. О самостоятельности рода <i>Episthmium</i> (Lühe, 1909) в связи с описанием нового вида <i>Ep. columbi</i> nov. sp. из большой поганки | 327 |
| А. С. Киреева. Некоторые данные о гидрохимии Рыбинского водохранилища | 335 |
| Ф. И. Вовк. О методике реконструкции роста рыб по чешуе | 351 |
| Ф. Д. Мордухай-Болтовской. О методике количественного учета фауны во временных водоемах и в периодически затопляемых зонах водохранилищ | 393 |
| Ю. Е. Лапин. О методике определения возраста сетки | 406 |
| Ю. И. Сорокин. К методике окраски слабokraсящихся бактерий | 414 |

Утверждено к печати Научно-исследовательской биологической станцией «Борок»
им. Н. А. Морозова Академии Наук СССР

Редактор издательства Г. И. Козлова. Технический редактор Р. А. Арнон.
Корректоры Э. А. Нацман, Л. А. Петрова и Г. А. Рудницкая

РИСО АН СССР № 114—11Р. Подписано к печати 28/XII 1955 г. М—55907. Бумага 70×108/16.
Бум. л. 13. Печ. л. 35,62. Уч.-изд. л. 33,43+1 вкл. (0,08 уч. изд. л.). Тираж 1000. Зак. № 335.
Цена 24 р. 45 к.

1-й тип. Издательства Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9-я линия, дом 12.