



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИТАНИЯ И РОСТА РЫБ

ЯРОСЛАВЛЬ 1981

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

ТРУДЫ, ВЫП. 47(50)

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИТАНИЯ И РОСТА РЫБ

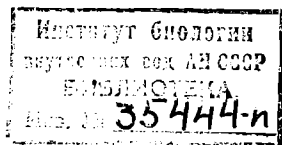
ЯРОСЛАВЛЬ 1981

Главный редактор

Доктор биологических наук А. В. Монаков

Ответственный редактор

Доктор биологических наук А. Г. Поддубный



Сдано в набор 9.06.81 г. Подписано в печать 7.12.81. АК 01167. Формат 60×84¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. п. л. 9,3. Уч.-изд. л. 9,33. Тираж 600. Заказ 1193. Цена 60 к.

Типография Ярославского политехнического института.
Ярославль, ул. Советская, д. 14а.

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ КОРМОВОГО ЗООПЛАНКТОНА НАГУЛЬНЫМИ СКОПЛЕНИЯМИ РЫБ-ПЛАНКТОФАГОВ

Изучение питания и пищевых взаимоотношений рыб и их кормовых объектов позволяет правильно подойти к управлению экосистемами водоемов и рациональному использованию их кормовой базы.

Пелагиаль — существенный резерв рыбной продукции озер и водохранилищ, который часто недоиспользуется промыслом.

Анализ состава ихтиофауны волжских водохранилищ показал, что роль рыб-планктофагов в них неодинакова [Антипова, 1961; Денисов, Мейснер, 1961; Кожевников, 1961; Лузанская, 1965; Ильина, 1966; Яковлева, 1965, 1973 и др.]. В отдельных водохранилищах речного типа «Иваньковском и Угличском» типичные (синец) и факультативные (уклея, чехонь) планктофаги встречаются в небольшом количестве. В Горьковском водохранилище эта группа также не имеет сколько-нибудь заметного значения в промысле (менее 10% в уловах). В водохранилищах Нижней Волги их численность выше (в Саратовском -6%, Волгоградском до 25% в уловах). В водохранилищах озерно-речного типа (Куйбышевском) в уловах встречается до 20% рыб-планктофагов. Кроме того, там достигла высокой численности тюлька, встречается корюшка (снеток), которые не облавливаются промыслом. В озерном Рыбинском водохранилище планктофаг синец в отдельные годы составляет до 48% в улове, вселились и достигли здесь высокой численности корюшка и ряпушка.

Анализ состояния кормовой базы рыб-планктофагов в волжских водохранилищах показал, что средние значения биомасс зоопланктона в них существенно различаются (табл. 1). Наиболее богаты планктоном Верхне-волжские водохранилища (3 — 4 г/м³), самые низкие показатели биомассы (0.4—0.8 г/м³) наблюдаются в речном Горьковском и озерном Рыбинском водохранилищах.

Сопоставление различных водохранилищ по средним значениям биомасс зоопланктона и уловов рыб-планктофагов не

Таблица 1

Биомасса зоопланктона в разных водохранилищах

Водохранилища	Средние биомассы зоопланктона, г/м³	Литературные источники
Иваньковское	3—4	Дзюбан, Ривьер, 1974
Угличское	4.1	Мордухай-Болтовская, 1955
Горьковское	0.4—0.8	Дзюбан, Ривьер, 1974
Саратовское	0.5—1.3	Вьюшкова, 1960
Волгоградское	0.4—7.9	Вьюшкола, 1962; Вьюшкова, Белявская, 1971
Куйбышевское	2.1	Дзюбан, Ривьер, 1974
Рыбинское	0.41	Дзюбан, Ривьер, 1974; Рыбинское водохранилище, 1972

выявляет прямой зависимости между этими величинами (табл. 1.).

Так, в пелагиали относительно более бедного по кормовым ресурсам Рыбинского водохранилища численность рыб-планктофагов оказалась максимальной, но сравнение многолетних средних уловов одного из массовых видов планктофагов этого водоема — корюшки и средних биомасс зоопланктона открытых частей водохранилища не выявило указанных связей (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение уловов корюшки и биомасс зоопланктона

Год	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964
Средний улов корюшки, шт, за 5 мин. траления	8	22	24	32	63	46	89	234	547	62
Биомасса зоопланктона, г/м³ — средняя за вегетационный период	—	0.34	0.138	0.45	0.43	0.68	0.39	0.40	0.47	0.71
Год	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974
Средний улов корюшки, за 5 мин. траления	161	546	620	910	392	960	1375	2523	40	112
Биомасса зоопланктона, г/м³ — средняя за вегетационный период	0.41	0.12	0.27	—	—	0.21	0.6	0.18	0.27	0.15

В то же время М. Л. Пидгайко [1978], исходя из того, что такая зависимость существует, делает вывод об отсутствии в водоеме резервов пищи для рыб-планктофагов.

Разноречивость данных и важность проблемы определили необходимость дополнительных исследований трофических связей в скоплениях планктофагов, и их результаты рассматриваются в данном сообщении. Особое внимание нами уделяется характеру распределения зоопланктона, степени его агрегированности, численности и структуре популяции кормовых организмов и питающихся рыб.

Материал и методика

Сбор материала для изучения характера питания некоторых планктофагов в нагульных скоплениях и степени использования ими кормовой базы водоема проводился на одном из продуктивных биотопов Рыбинского водохранилища в районе с. Максы. Исследована 2351 особь (табл. 3).

Таблица 3

Материалы по питанию рыб, выловленных в скоплении, шт

Вид рыбы	Месяц					
	V	VI	VII	VIII	X	Всего
Корюшка	668	478	247	222	50	1665
Молодь: окунь	4	—	60	60	38	162
судак	—	—	50	85	75	210
синец	—	—	46	61	24	131
плотва	—	—	1	5	14	20
лещ	—	—	2	7	2	11
ерш	—	—	—	6	—	6
Синец	20	6	14	45	24	109
Ряпушка	1	12	14	2	—	28
Уклея	1	—	1	—	—	2
Чехонь	2	—	1	1	3	7
ВСЕГО:	696	496	436	493	330	2351

Для обнаружения нагульных скоплений рыб, исследования их вертикального и горизонтального распределения по акватории водоема пользовались методом эхолотных разрезов с помощью гидроакустического рыбопоискового прибора «Язь» [Половков, Пермитин, 1976]. Для прослеживания суточной и сезонной динамики поведения и распределения различных группировок рыб наблюдения проводили через 4 ч. в течение

суток, и каждая съемка была максимально короткой (до 2 ч.).

По данным эхограмм составлялись карты-планшеты. Параллельно нами проводились контрольные обловы разноглубинными 12-метровым мелкоячейным и 15-метровым крупноячейным тралами.

Для качественной и количественной характеристики кормовой базы планктофагов одновременно с тралениями, батометром Фредингера и ракетой в различных горизонтах отбирались пробы планктона в слое скопления рыб и за его пределами. Батометром облавливались слои воды по вертикали через каждый метр и контролировались серией непрерывных сборов зоопланктона насосом в горизонтали по разрезам, через скопления и за их пределами. На прямых 3-километровых участках отобрано по 25 проб, в каждой отфильтровано по 150 л воды. Всего обработано 300 проб зоопланктона. Измерялись освещенность в талще воды, температура воды, направление и скорость течений и другие параметры среды. Пробы планктона обрабатывались счетным методом.

Анализировалось питание снетка, составляющего основу нагульного скопления, и всех рыб, которые встречались в этих скоплениях (синца, ряпушки; во 2-й половине лета — сеголетков судака, окуня, ерша и др. рыб), а также хищников, охотившихся за доступными планктофагами. Содержание желудков и кишечника рыб исследовалось по стандартным методикам [Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях, 1961; Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974]. По данным суточных наблюдений в различные месяцы года определяли величины суточных рационов, за основу была принята формула А. Д. Байкова [Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях, 1961] с некоторыми изменениями [Половкова, 1976].

Численность и плотность рыб в скоплении определяли методом эхолотных разрезов с контрольными обловами по методике, описанной К. И. Юдановым [1960], В. В. Половковым и И. Е. Пермитиным [1976].

Суммарный рацион скопления рыб определяли по формуле:

$$\sum R(R_1 \cdot N_1) + (R_2 \cdot N_2) + (R_n \cdot N_n),$$

$R_1, R_2 \dots R_n$ — суточные рационы рыб данной возрастной группы.

$N_1, N_2 \dots N_n$ — численность рыб данной возрастной группы.

Суммарную биомассу зоопланктона (ΣB) вычисляли как

$$\Sigma B = B \cdot S \cdot h,$$

B — средняя биомасса над 1 м², S — площадь скопления, h — глубина.

Продукцию (Π) зоопланктона и суммарную продукцию ($\Sigma \Pi$) определяли как

$$\Pi = E_m + \Pi_x - R_x \quad \Sigma \Pi = \Pi \cdot s \cdot h,$$

Π_m — продукция мирных зоопланктонов, Π_x — продукция хищных зоопланктонов, R_x — рацион хищных зоопланктонов, S — площадь скопления, h — глубина.

Продукцию хищных и мирных гидробионтов определяли с использованием П/Б коэффициентов по литературным источникам [Рыбинское водохранилище, 1972]. Рацион хищных гидробионтов — по формуле, $R_x = A \cdot \frac{1}{u}$, где A — ассимиляция пищи, U — усвояемость животной пищи ($U=0.8$).

$$R_x = \frac{P}{K_1} = \frac{P}{K_2 n}$$

K_2 для хищных циклопид и клadoцер составляет 0.53, тогда $R_x = \Pi_x \cdot 2.36$.

Обеспеченность пищей вычислялась как отношение суммарной биомассы и продукции рачков к суммарному рациону рыб, %, 100. Величины «выведания» (B) беспозвоночных рыбами определялись по следующим формулам:

$$B_1 = \frac{R_{рыб} \cdot 100}{\Sigma \Pi}, \quad \% \text{ от продукции,}$$

$$B_2 = \frac{R_{рыб} \cdot 100}{\Sigma B}, \quad \% \text{ от биомассы зоопланктона,}$$

$$B_3 = \frac{R_{рыб} \cdot 100}{\Sigma B + \Sigma R_{рыб}}, \quad \% \text{ от общей биомассы рачков.}$$

Для характеристики особенностей распределения, степени агрегированности рачков, пользовались показателем индекса плотности Ллойда [Lloyd, 1967].

$C_z = \frac{\bar{x} + (6^2 - 1)}{\bar{x}}$ и показателем агрегации

$D = \frac{6^2}{\bar{x}}$ [Вайнштейн, 1969], где — \bar{x} — средняя численность кормовых организмов, 6^2 — среднеквадратическое отклонение.

Сезонные особенности питания корюшки

Питание корюшки и других планктофагов происходит в пагульный период с мая по сентябрь-ноябрь.

Спектр питания в течение вегетационного сезона меняется и зависит от состава зоопланктона.

В списке компонентов пищи исследованных рыб насчитывается 32 вида беспозвоночных и 6 видов молоди рыб.

Основные кормовые объекты — наиболее многочисленные и распространенные в планктоне ветвистоусые и веслоногие ракообразные (*Bosmina coregoni*, *Bosmina longispina*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina*, *Daphnia cucullata*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Chydorus sphaericus*, *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Mesocyclops oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eudiaptomus graciloides*, *Heteroscope appendiculata*, *Eurytemora lacustris* и рачки науплиальных и копепоидитных стадий). Значительно меньшую роль в питании играют бентические и зарослевые формы: остракоды, личинки комаров и др.

В мае биомасса зоопланктона в различных точках биотопа колебалась от 0.00 до 0.21 г/м³. Преобладали *Bosmina longispina*, *Cyclops vicinus* и науплиальные и копепоидитные стадии веслоногих. В меньшем количестве встречались *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *D. cristata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Diaptomus gracilis*.

В утренние часы более плотные скопления рачков были обнаружены на участке затопленного русла. В полуденные часы и вечером несколько увеличивалась биомасса зоопланктона на пойме. По вертикали наибольшие плотности кормового планктона, как правило, отмечались в средних горизонтах (рис. 1, 2).

Для большинства видов зоопланктона распределение было близко к случайному ($C=1$) и только виды с высокой численностью образовывали пятна. В *Bosmina longispina*,

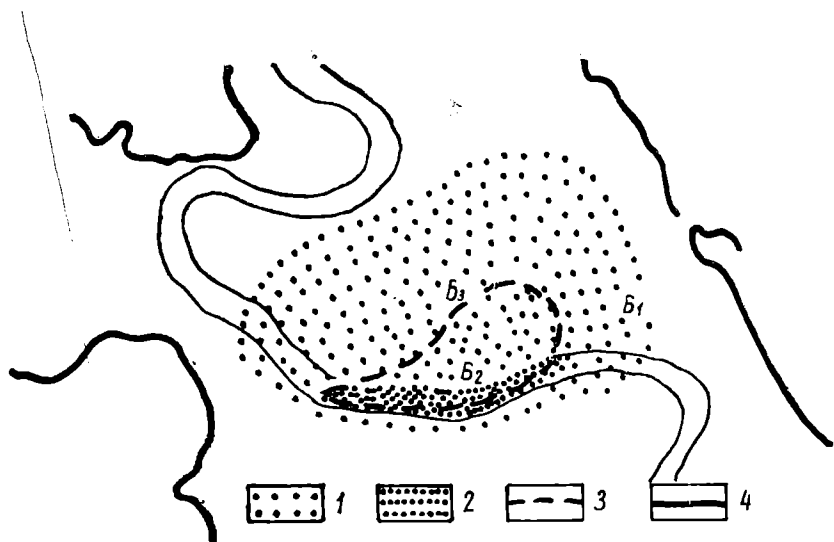


Рис. 1. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в мае (в утренние часы). Здесь и на рис. 2, 4—6, 8, 10, 13: B_1 , B_2 , B_3 — буи, 1-й, 2-й, 3-й — 1 — биомасса зоопланктона до 0.10 г/м^3 , 2 — то же до 0.21 г/м^3 , 3 — граница плотности скопления рыб 0.04 шт./м^3 , 4 — то же 0.58 шт./м^3 .

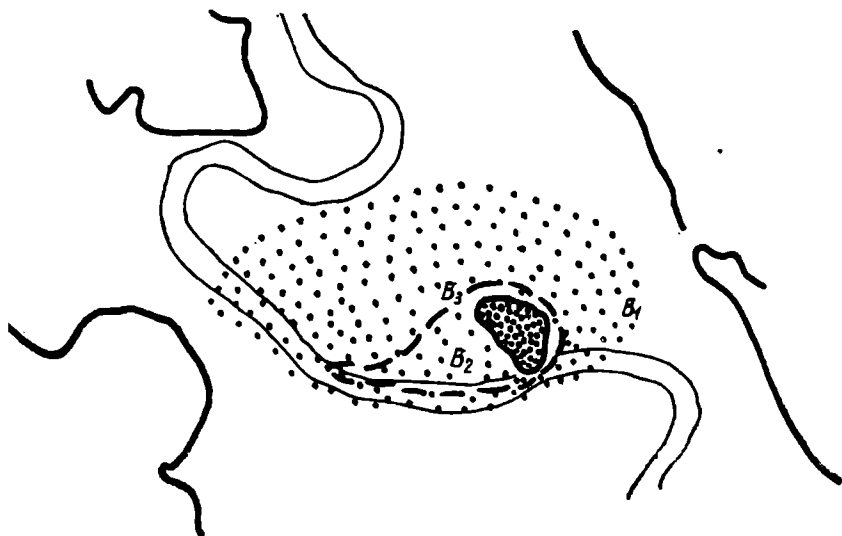


Рис. 2. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в мае (в вечерние часы). Обозначения те же, что и на рис. 1.

численность которой колебалась в различных точках от 0 до 1.9 тыс. экз. в 10 л. распределение было агрегированным ($D=5.06 \pm 1.86$ и $C=2.45 \pm 0.35$); у *Cyclops vicinus* при численности от 0 до 2.4 $D=16.27 \pm 1.91$, $C=13.21 \pm 2.52$; у копеподитов при численности от 0 до 7.3 $D=14.89 \pm 4.51$, $C=1.41 \pm 0.12$; науплиальных стадий при численности от 0 до 4.1 $D=107.58 \pm 19.82$, $C=4.70 \pm 0.70$; *Bosmina longispina* и науплиальные стадии копепод встречались и на русле, и на прилегающей пойме; *Cyclops vicinus* преобладал на русле, копеподиты — на пойменных участках.

Во второй половине мая, сразу же после нереста корюшки подходит к местам нагула и начинает активный откорм. Ее разреженное скопление занимает нагульный ареал и имеет вид капли, вытянутой вдоль русла и захватывающей пойменный участок по судовому ходу (рис. 1, 2). Максимальная плотность наблюдалась в центре скопления в районе судового хода. Рыбы придерживались средних горизонтов. В скоплении наряду с корюшкой в незначительном количестве были отмечены другие виды рыб: неполовозрелый судак — 0.002%, синец — 0,3%, плотва — 0.05%, укляя — 0.002%, окунь — 0.1% и 1 экз. ряпушки. Абсолютная численность рыб в скоплении составляла 7.8 млн. шт., занимаемая площадь — 6.2 км² при средней плотности 0.29 шт/м³.

В утренние часы скопление значительной своей частью прижималось к руслу, в вечерние часы несколько перемещалось на пойму к судовому ходу.

Индексы наполнения кишечника в часы активного питания высоки и достигли у некоторых рыб 240‰. Кривая суточной пищевой активности имеет характерный для большинства планктофагов в это время года двувёршинный характер. (рис. 3). С повышением освещенности рыбы начинали активно питаться взрослыми особями. *C. vicinus* в 6—7 ч. утра, в полуденные часы наблюдался перерыв в питании и затем, с падением освещенности с 16 до 21 ч., регистрировался второй пик интенсивного откорма копеподитными стадиями веслоногих. На рис. 3 пики, характеризующие максимальное питание, сдвинуты вправо, это объясняется тем, что в мае при температуре 12—13° процесс переваривания поглощенной пищи затягивается.

Наибольшие значения индексов наполнения наблюдались у корюшки в участках с максимально плотными скоплениями. В ночные часы корюшка держалась разреженно как на пойме, так и на русле и не питалась.

В желудках судака, окуня, уклей были обнаружены годовики корюшки, а в желудках синца преобладали *Limnosedia frontosa* и представители п/отр. Harpacticoida, т. е. синец откармливался в придонных горизонтах прилегающей поймы и в скоплениях корюшки в данном случае не питался. Таким образом, скопление пелагических планктофагов в мае более чем на 99% было представлено корюшкой, которая использовала кормовые ресурсы данного участка. Рыбы поедали зоопланктеров, образующих агрегации и питались в

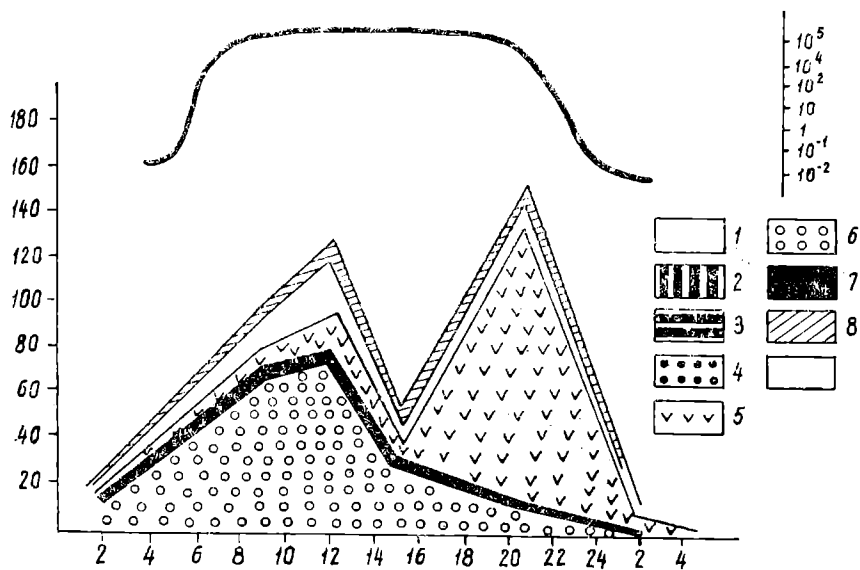


Рис. 3. Состав пищи и суточный ритм питания корюшки в мае. 1 — *Bosmina*, 2 — *Bythotrephes*, 3 — *Leptodora*, 4 — *Chydorus*, 5 — *Copepoda*, 6 — *Cyclops*, 7 — *Heterosira*, 8 — прочие; по оси ординат: слева — индексы наполнения желудка, %₀₀, справа — освещенность, лк, по оси абсцисс — часы.

участках с наибольшими биомассами зоопланктона. Несмотря на довольно низкие значения последних (максимально 0.21 г/м^3), индексы наполнения кишечника рыб были высокими.

В июне численность зоопланктона достигла максимальных величин. Биомасса рачков в различных точках исследованного полигона колебалась от 0.5 до 38.2 г/м^3 и в среднем составляла 7.3 г/м^3 . В пробах преобладала *Bosmina longis-*

рина (до 50 % общей биомассы зоопланктона). Доля других видов была значительно меньшей. Распределение рачков носило агрегированный характер, значения D колебались от 3.51 ± 0.96 до 9.93 ± 3.39 и C от 1.45 ± 0.10 до 2.35 ± 0.28 в различные часы наблюдений. Пятнистость распределения зоопланктеров создавалась за счет *B. longispina*.

У корюшки в это время происходит интенсивный откорм. Все рыбы уже отошли с нерестовых участков к местам нагула и образовали плотные и оформленные скопления. 15 — 17 июня нами были проведены 7 эхолотных съемок с контрольными обловами и сборами зоопланктона в утренние, полуденные, вечерние и ночные часы. Съемки проводились в штилевую погоду при температуре воды у поверхности 24° , на глубине 7 м — 17.6° , у дна — 15° .

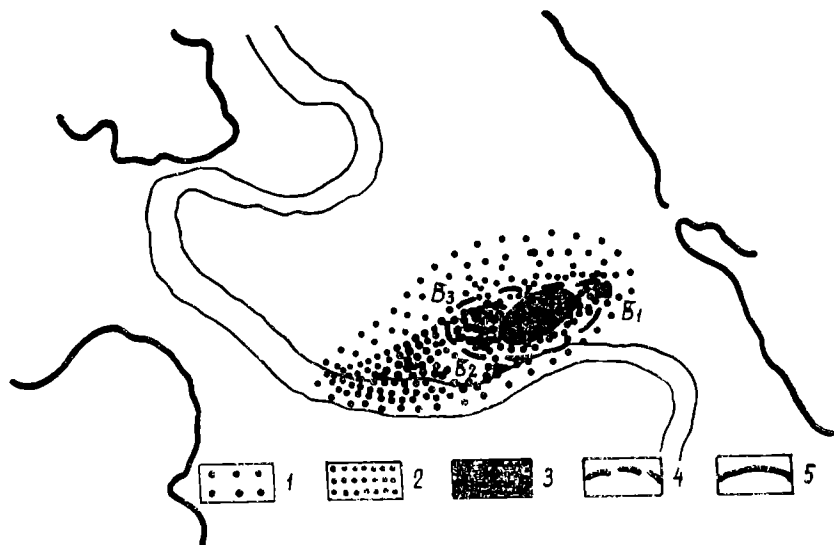


Рис. 4. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в июне (в утренние часы).
1 — биомасса зоопланктона менее 2 г/м^3 , 2 — то же $2 - 4$, 3 — то же $4 - 8.6 \text{ г/м}^3$, 4 — граница плотности скопления 0.85 шт./м^3 , 5 — то же 1.75 шт./м^3 .

В первый день наблюдений в утренние часы в период откорма рыб наиболее плотные концентрации зоопланктона наблюдались на пойменном участке — до 8.6 г/м^3 (рис. 4). К периферии скопления значения биомасс зоопланктеров

уменьшались. Скопление рыб в это время имело вытянутую с востока на запад форму с максимальной плотностью 1.25 шт./м³ в центре скопления и 0.45 шт./м³ по краям. Максимальные плотности наблюдались там же, где и повышенные концентрации зоопланктона. На русле встречались лишь единичные особи. Общая площадь скопления составляла 3.9 км² при численности 37.5 млн. шт. (рис. 4—6). Рыбы держались в горизонте 6—9 м. Интенсивность питания была в это вре-

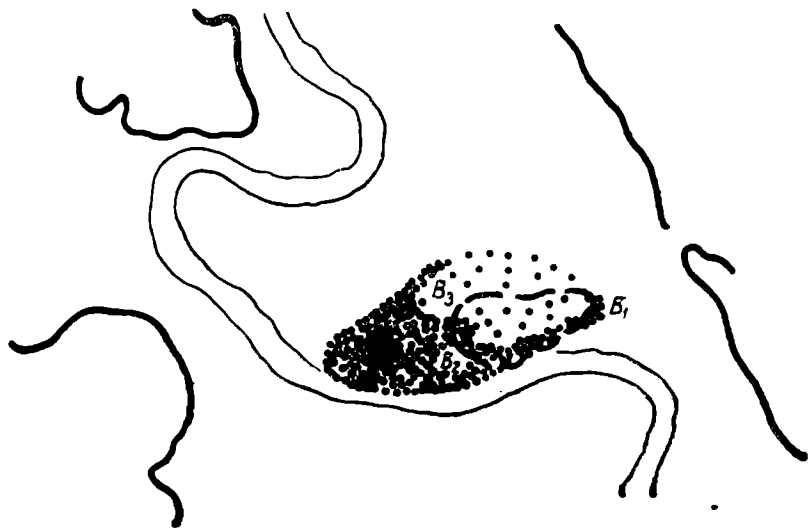


Рис. 5. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в июне (в полуденные часы). Обозначение те же, что и на рис. 4.

мя высокая. Индексы наполнения составляли 120—180‰ (рис. 7). В желудках преобладали *Bosmina coregoni* и *B. longispina*.

В полуденные часы биомасса зоопланктона (в слое откорма рыб) упала до 1,2 г/м³, а максимальные значения ее наблюдались в западной части полигона в районе вехи В₂ — до 6.6 г/м³ (рис. 5). Скопление рыб в это время существенно не изменило ни своей формы, ни горизонтал обитания, ни занимаемой площади, но стало более однородным (с плотностью 0.85 шт./м³). Рыбы не питались.

В вечерние часы повышенные концентрации зоопланктона на пойме в районе судового хода в слое обитания рыб восстановились (рис. 6). Ночью зоопланктон рассеивался в толще воды. Наблюдения, проведенные в последующие 2 дня, подтвердили полученную картину суточной динамики зоопланктона на рассматриваемом участке.



Рис. 6. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в июне (в вечерние часы). Обозначения те же, что и на рис. 4.

Вертикальные миграции рачков в верхние горизонты в вечерние часы совершали *Bosmina longispina* и *B. coregoni* размерами менее 0.7 мм, *Chydorus*, *Leptodora*, рачки копепоидных стадий веслоногих. В толще и придонных горизонтах оставались только *Bosmina longispina* и *Daphnia longispina*.

Корюшка к 20 ч поднялась для откорма в верхние горизонты. Основная масса ее сконцентрировалась, как и в утренние часы, на пойме (по судовому ходу) и в отличие от утренних часов язычком выдвинулась на русло (рис. 6). Корюшка активно питалась, индексы наполнения желудка характеризовались значительными величинами.

Босмины в желудках корюшки стало значительно меньше, преобладала в пищевом комке *Leptodora kindtii*, которая

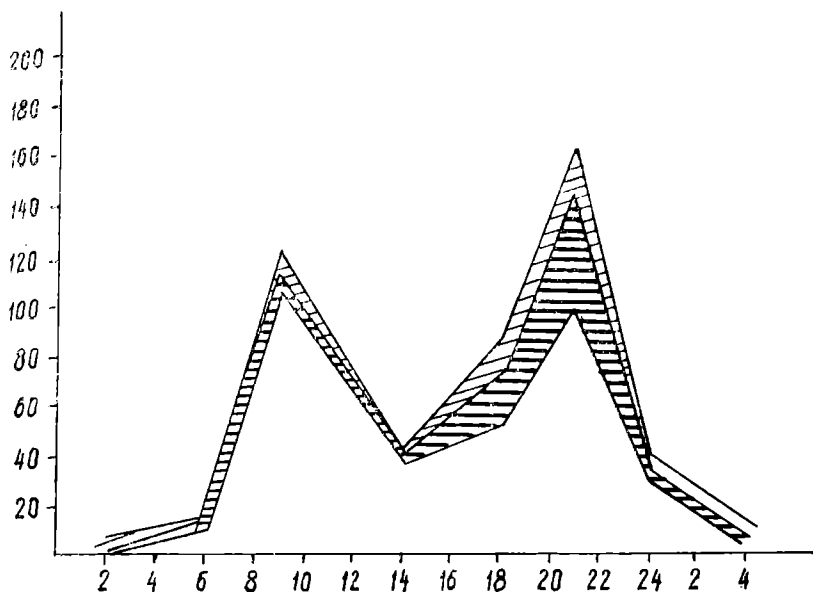


Рис. 7. Состав пищи и суточный ритм питания корюшки в июне. Обозначения те же, что и на рис. 3.

в это время мигрирует в верхние горизонты, появилась *Daphnia longispina*. Таким образом, утренний и вечерний откорм у корюшек осуществлялись за счет различных по своему поведению, биологии рачков, наиболее доступных в каждом конкретном случае. К 22 ч рыбы начали рассеиваться в толще воды. Для того чтобы проследить суточную динамику биомассы зоопланктона, мы провели серию наблюдений в двух точках: в центре скопления и за его пределами (рис. 1, Б₂, табл. 4).

Утром, в центре скопления, где наблюдалась наибольшая плотность рыб, биомасса зоопланктона была высокой и составляла 8.6 г/м³. Днем она уменьшалась в 7—9 раз, упали и средние значения биомассы планктона в слое обитания над скоплением и под скоплением. К времени вечернего откорма, когда питающаяся корюшка поднимается в верхние горизонты, высокие значения биомассы зоопланктона восстанавливались.

Суточная динамика биомассы зоопланктона в июне в зоне интенсивного откорма корюшек (А) и вне ее (Б), г/м³

Дни	1-й			2-й			3-й	
Часы	8—9	12—13	20—21	8—9	12—13	20—21	1	6
А								
Поверхность	24.5	1.8	4.9*	4.4	2.3	5.7*	0.7	0.6
Середина	8.6	1.2*	3.1	4.8*	0.5*	4.2	0.8	2.3*
Дно	5.0	4.3	2.0	3.1	3.5	0.5	0.6	8.2
Среднее	12.7	2.4	3.3	4.1	2.1	3.5	0.6	3.7
Б								
Поверхность	6.6	6.5	1.3	2.4	6.6	2.6		1.8
Середина	4.1	1.2	6.8	2.4	6.6	4.0		2.0
Дно	3.1	6.1	1.7	2.4	2.3	1.9		7.4
Среднее	4.3	4.6	3.2	2.4	5.2	2.8		3.7

Примечание. * — слой обитания корюшек.

За пределами скопления после периода интенсивного питания не наблюдалось значительного падения биомассы зоопланктона, напротив, средние значения их были даже выше.

Проведенные ранее работы [Поддубный и др., 1968] показали наличие на этом участке течений со скоростью 4 — 7 см/с в поверхностном слое и противоположного ему направления движения придонных слоев воды, создающих в центре рассматриваемого района зону циркуляции водных масс. Это способствует постоянному пополнению рачками биотопа и образованию участков с устойчивыми концентрациями зоопланктона. Анализ данных по зоопланктону, при водимых на рис. 4 — 6 и табл. 4 показал, что пополнение рачков идет от западных участков к центру скопления вдоль затопленного русла.

В последующий день часть рачков теми же циркуляционными течениями возвращается к границе скопления рыб и

кроме того, идет частичное пополнение популяции за счет естественного воспроизводства рачков.

Скопление рыб на следующие сутки в утренние часы напоминало ту же форму, что и в первый день и частично захватывало русловую часть Шексны. Занимаемая площадь и численность скопления оставались неизменными. Рыбы держались на глубине 7 — 9 м. Интенсивность их питания как и в первый день была высокой, но состав пищи отличался. В желудках основной массы (до 91%) рыб, которые откармливались на пойменном участке как и в первом случае преобладали *Bosmina coregoni* и *B. longispina*; незначительная часть корюшек, вышедшая на русловый участок, наряду с *Bosmina* в значительном количестве потребляла *Leptodora*.

Эхолотная съемка, проведенная в полуденные часы, показала, что скопление рыб находилось на прежнем месте, но площадь его несколько увеличилась (5.2 км²). Корюшка сконцентрировалась на пойме на глубине 4 — 7 м. Плотность ее скопления составляла 0.74 шт./м³, а численность около 60 млн. шт. Часть рыб имела пустые желудки, в кишечниках остальных преобладали остатки переваренной пищи. Мелкие корюшки (годовики) к 17 ч начинали подъем в верхние горизонты. Следом за ними к 18 — 19 ч поднимались более крупные особи. Активное питание началось к 20 — 21 ч. В вечерние часы скопление корюшки занимало тот же участок и по форме, структуре и характеру питания не отличалось от такового в предыдущие сутки. Индексы наполнения желудков по-прежнему были высокими (95 — 120 ‰). С 22 ч 30 мин скопление рыб начало рассеиваться в верхнем 5-метровом слое. Рыба прекратила питание. Желудки были пустыми. С повышением освещенности (5 ч) корюшка вновь начала образовывать плотное скопление в 4 — 7-метровом слое, по характеру и структуре напоминающее таковое в предыдущие дни. Рыба приступила к питанию, в ее желудках преобладала *Bosmina*.

Таким образом, как и в мае, кормовые ресурсы рассматриваемого биотопа используются главным образом, только корюшкой. Единичные пойманные ряпушки питались *Bosmina*, а в кишечниках сига встретился только фитопланктон.

В июле численность зоопланктона была значительно ниже, что характерно для Рыбинского водохранилища в это время, а биомасса колебалась от 0.31 до 1.79, в основном 0.3—0.7 г/м³. В планктоне доминировали *Bosmina longispina*, *B. coregoni* (20 %), копеподиты веслоногих (70 %). Появились *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* (в сред-

нем 3 % биомассы, макс. до 10 %). Распределение рачков равномерное или случайное и только *Bosmina longispina* иногда образовывала агрегации (рис. 8). Такая картина повторялась все дни наблюдений.

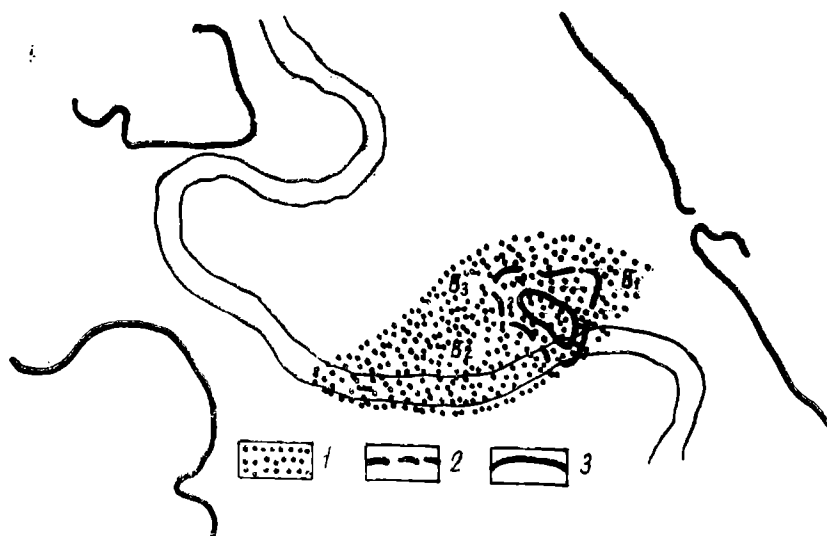


Рис. 8. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в июле. 1 — биомасса зоопланктона 0.4—0.9 г/м³, 2 — граница плотности скопления рыб 0.28 шт./м³, 3 — то же 1.66 шт./м³.

Представленная ниже биомасса зоопланктона в зоне интенсивного откорма корюшек (г/м³) в течение суток существенно не менялась:

8—9 ч	12—13 ч	20—21 ч	1 ч	5 ч	9 ч	12—13 ч	20—21 ч
0.35	0.32	0.41 ¹	0.76	2.16	0.41	0.31	0.52 ¹
0.56 ¹	0.42 ¹	0.42	1.91	1.87	0.33 ¹	0.58 ¹	0.43
1.44	1.44	0.54	1.52	1.62	0.87	0.76	1.79

Аналогичная ситуация повторялась и в последующие дни.

Анализ питания корюшки и др. видов рыб показал, что 50 — 98 % содержимого желудков составляет *Bythotrephes*, довольно много *Leptodora*; однако численность этих актив-

¹ Биомасса зоопланктона в слое обитания рыб.

ных пловцов, по данным сборов планктоботометром, незначительна, что, возможно, объясняется их недоловом.

Вместе с тем серия тотальных сборов, выполненных с помощью насосов, в скоплении и за его пределами в 7 ч, 10 ч 30 мин., 21 ч 30 мин., 1 ч не внесли каких-то изменений в наши представления о кормовой базе исследуемого биотопа. Биомассы зоопланктона в зоне скопления, и за его пределами существенно не изменились. Распределение рачков случайное. В 7 ч $D=0.91\pm0.29$, $C=0.98\pm0.02$; в 10 ч 30 мин. $D=1.25\pm0.57$, $C=1.02\pm0.03$; в 21 ч 30 мин. $D=1.26\pm0.36$, $C=1.04\pm0.4$; в 1 ч $D=1.5\pm0.56$, $C=1.0\pm0.04$.

Скопление корюшек в это время было локализовано в том же участке (рис 9). Оно состояло из 2 и 3 агрегаций различной плотности, с максимумом в центре скопления.

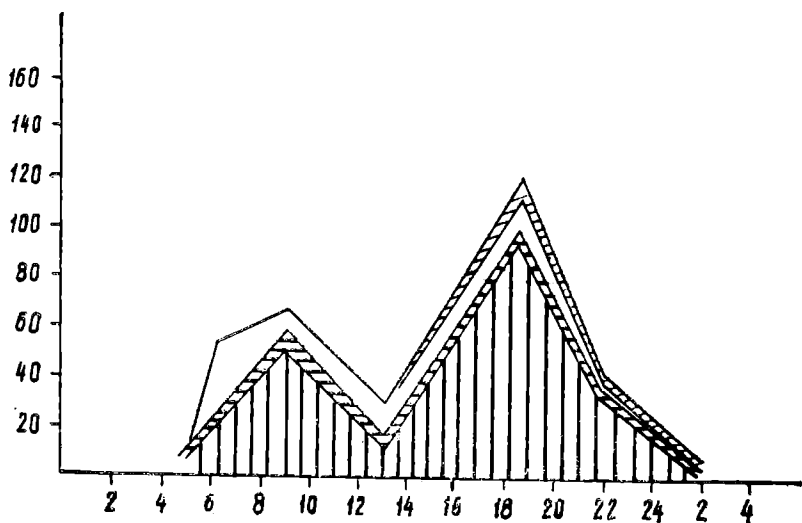


Рис. 9. Состав пищи и суточный ритм питания корюшки в июле. Обозначения те же, что и на рис. 3.

Существенно не изменились ни занимаемая площадь, ни численность рыб. Как и в предыдущие месяцы активное питание корюшек приходилось на утренние и вечерние часы. Интенсивность питания рыб была ниже, чем в июне, но еще достаточно высока (индексы наполнения 70 — 120 %), что соответствовало сезонной динамике пищевой активности корю-

шек. Так же, как и в июне, в июле в утренние часы корюшка держалась в средних горизонтах, а вечером поднималась в верхние слои воды.

Несколько изменился состав пищевого комка, в котором доминировали *Leptodora* и *Bythotrephes*, появившиеся в водоеме в большом количестве.

Наряду с корюшкой, которая составляет 94.6 % скопления, встречались сеголетки судака и окуня. Спектр питания корюшки и сеголетков окуня был примерно одинаков, но значение отдельных пищевых компонентов различно. Если в питании корюшки преобладал *Bythotrephes* (рис. 9), то у мелких сеголетков окуня доминировали *Daphnia longispina* и *Limnoscia frontosa*, а доля крупных битотрефов составляла менее 20 %. В желудках сеголетков судака также доминировал *Bythotrephes*, однако единичные особи перешли на хищное питание собственной молодью и сеголетками корюшки.

За время наблюдения в районе скоплений нами было поймано несколько экземпляров ряпушки, синца и ерша. В желудках особей первого вида преобладали личинки и много насекомых, в желудках синца и ерша — *Chydorus sphaericus*, *Leptodora kindtii*, *Ostracoda*, можно полагать, что указанные виды рыб откармливались на других участках водоема.

В августе численность зоопланктона была выше, чем в июле. Биомасса рачков в различных точках полигона колебалась от 0.8 до 3 г/м³, при средней 1.52 г/м³.

В планктоне преобладали *Daphnia cucullata* (20 % от общей биомассы), *Bosmina longispina* (10 %), *B. coregoni* (7 %), *Chydorus sphaericus* (7 %). По 3.3 % приходилось на *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurus*, *Leptodora kindtii*, *Eudiaptomus gracilis* и копепоидитные стадии веслоногих, *Bythotrephes longimanus* составлял 1.7 %, а доля остальных рачков была ниже.

Как и в предыдущие месяцы, максимальные плотности рачков наблюдались в центре скопления рыб: 3, 2.4, 2.8 г/м³ (рис. 10), к его периферии плотность рачкового планктона уменьшалась.

Большая часть рачков была распределена равномерно или случайно ($D=1$) и только *Daphnia longispina* ($D=2.5 \pm 0.35$, $C=4.5 \pm 0.39$) и *Chydorus* ($D=1.8 \pm 0.55$, $C=1.2 \pm 0.03$) образовывали агрегации.

По-прежнему, в пробах, отобранных батометром Фредингера, роль *Leptodora* и *Bythotrephes* была невелика. На-

блюдения, проведенные в течение 2 суток, в различное время не показали изменений численности, соотношения и характера распределения рачков.

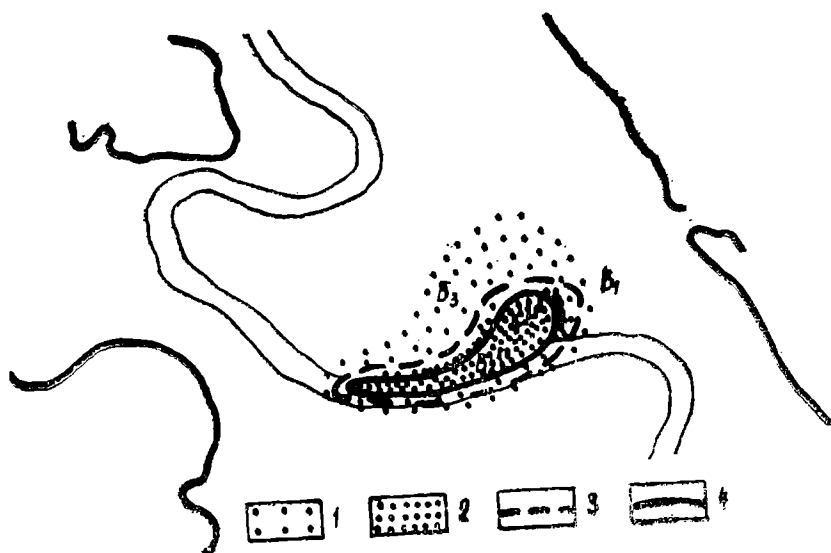


Рис. 10. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в августе.
1 — биомасса зоопланктона менее 2 г/м^3 , 2 — то же $2-3 \text{ г/м}^3$, 3 — граница плотности скопления рыб 0.04 шт./м^3 , 4 — то же 0.55 шт./м^3 .

В августе скопление корюшки по-прежнему занимало тот же участок на глубинах 7 — 9 м, но было более разрежено и прижато к руслу. Максимальные плотности рыб не превышали 0.55 шт./м^3 (рис. 10). Такая форма скопления, вероятно, обусловлена начавшимися миграциями корюшки на зимовку, численность которой в скоплении колебалась от 25.1 до 34.5 млн. шт.

Во второй половине лета и осенью при сокращении длины светового дня и понижении температуры воды время переваривания пищи увеличивается. В связи с этим у корюшек вместо двух наблюдается 1 пик пищевой активности (рис. 11). Рыбы начинали откармливаться с 9 — 10 ч, когда освещенность в 4-метровом слое достигала единиц люксов. Наиболее активное питание наблюдалось в 12—16 ч. При этом индексы наполнения желудков были заметно ниже, чем

в первые летние месяцы и не превышали 60 — 100 ‰. В желудках преобладали *Leptodora* и *Bythotrephes*, встречались также *Bosmina*, *Chydorus* и дафнии (рис. 11). После 16 ч скопление несколько переместилось в западном направлении по руслу, но в районе «судового хода» по-прежнему наблюдались его максимальные плотности. Во второй день наблюдений индексы наполнения желудков оставались на том же уровне. Вертикальных миграций в это время корюшка не совершала.

В августе в район наблюдений подошла молодь судака, окуня, сища, встречалась молодь плотвы, леща, уклен, ерша. Скопление только на 78 % состояло из собственно корюшки. Особенно много было молодки окуня (17,8 %) и судака (2,5 %). В незначительном количестве встречался и взрослый синец.

Анализ содержимого желудков (рис. 11, 12) и сравнение коэффициентов сходства пищи (табл. 5) показал, что более всего спектры питания совпадают у взрослой и сеголетков корюшки (СП составляет 73.6). Сходство обусловлено потреблением главным образом *Bythotrephes*, *Leptodora*. Достаточно значительно совпадение пищевого спектра у корюшки и сеголетков окуня (СП=50.4) за счет потребления *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Chydorus*. Как и у корюшки, у сеголетков окуня зарегистрирован один максимум пищевой активности (рис. 11), приходящийся на 12 — 13 ч. В почные часы окунь не питался. Рацион его составлял 1.47 % от веса тела.

Таблица 5

Степень сходства пищи у рыб в августе 1977 г., СП — коэффициенты

[illegible]

Высокие СП у сеголетков плотвы и взрослого сига (80), но их количество в скоплении незначительно. Сеголетки судака в это время полностью переходят на питание собственной молодью, сеголетками корюшки и окуня.

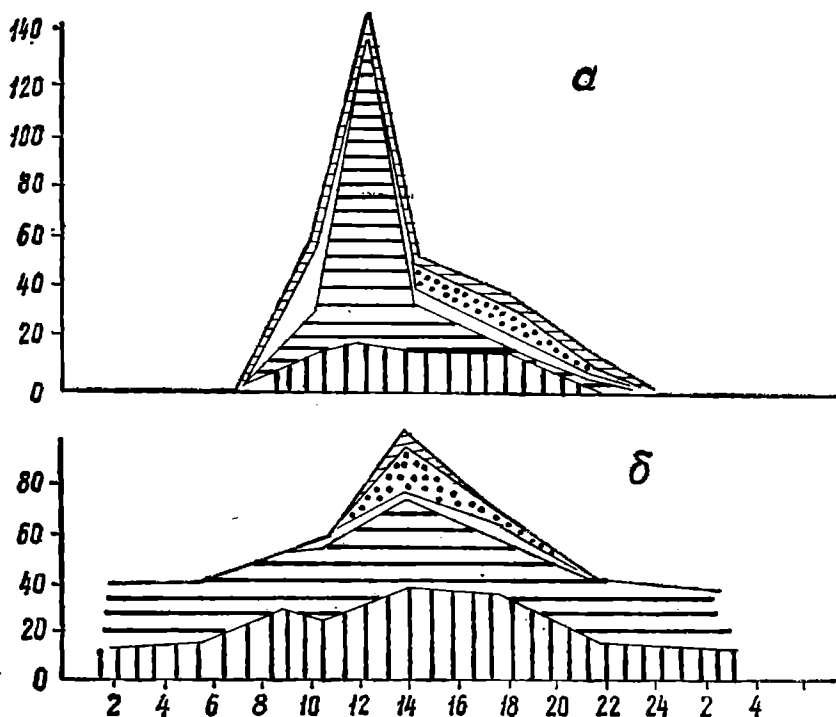


Рис. 11. Состав пищи и суточный ритм питания рыб в августе.

a — корюшка, *б* — окунь.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Таким образом, наибольшее сходство пищевого спектра наблюдалось у корюшек и сеголетков окуня. Остальные рыбы в скоплении были малочисленны, и несмотря на то что наблюдалось совпадение состава пищи, говорить о напряженности пищевых отношений не приходится.

В октябре численность и биомасса зоопланктона были низкими: средняя 0.07 г/м^3 , с колебаниями от 0.03 до 0.18 г/м^3 . Численность рачков одинаково мала и на русле, и на пайме,

где ранее наблюдалось скопление корюшек. Распределение равномерное. Доминировали *Bosmina longispina*, *B. coregoni*, *Daphnia longispina*, *Chydorus*, копепоиды веслоногих.

В этот период значительная часть корюшек, в первую очередь крупных, отошла к местам зимовок. Мелкая корюшка еще осталась на нагульном участке, хотя активный нагул закончился. Стайки корюшки сконцентрировались главным образом по руслу. Небольшая часть ее имела и на пойме. Трудно определить численность и плотность скопления, так как более 50 % его составляла молодь различных видов рыб. По контрольным траловым уловам плотность в скоплении была 0,33 шт./м³, численность же корюшки — 16,0 млн. экз., что в 3 — 4 раза ниже таковой в разгар нагула (рис. 12).

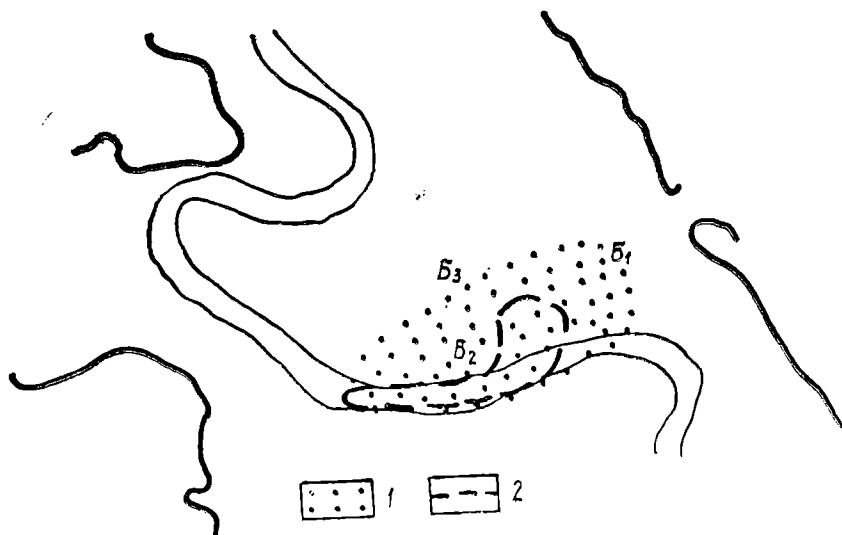


Рис. 12. Биомасса зоопланктона и плотность скопления рыб в октябре. 1 — биомасса зоопланктона 0,03—0,18 г/м³, 2 — граница плотности скопления рыб 0,33 шт./м³.

Индексы наполнения желудков были низкие (15 — 50¹⁰⁰⁰), даже с учетом того, что пища долго задерживалась в желудочно-кишечном тракте, так как температура воды в это время была +4°, рацион равнялся 0,3 % от веса. В желудках встречались *Leptodora*, *Chydorus*, *Bosmina*, *Heteroscore*, *Cyclops* и веслоногие копепоидитных стадий (рис. 13). Ближе

по характеру питания корюшкам молодь окуня. 88 % пищевого комка составляет *Bosmin*, встречаются *Copepodit*, *Daphnia*. В желудках молоди сига и леща в значительном количестве были обнаружены представители плотр. Награс-
ticoidea и фитопланктон, в желудках плотвы — фитопланктон.

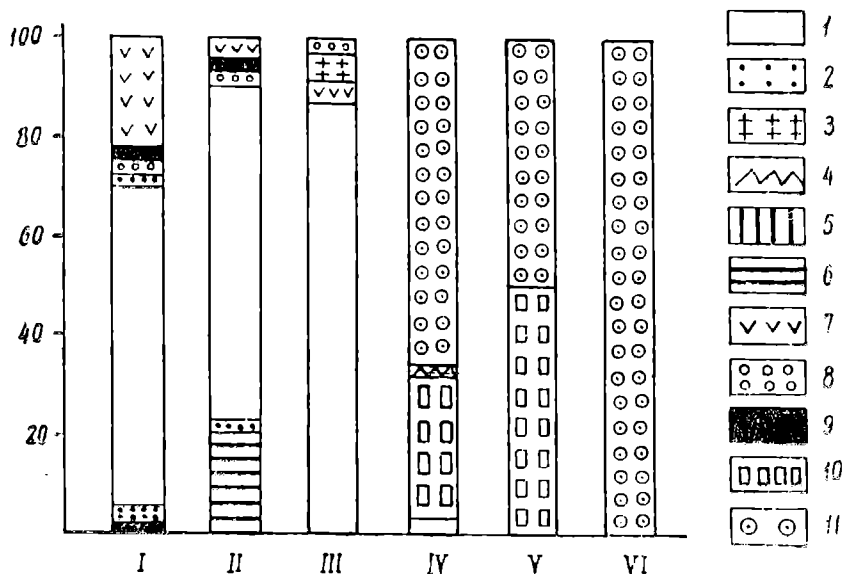


Рис. 13. Состав пищи рыб в октябре.

1 — *Bosmina*, 2 — *Chydorus*, 3 — *Daphnia*, 4 — *Alona*, 5 — *Bythotrephes*, 6 — *Leptodora*, 7 — *Copepodit*, 8 — *Cyclops*, 9 — *Pterogorope*, 10 — *Harpacticoida*, 11 — фитопланктона. По оси ординат — состав пищи, % по весу. I — взрослая корюшка, II — сеголетки корюшки, III — сеголетки окуня, IV — сеголетки сига, V — сеголетки леща, VI — сеголетки плотвы.

Обсуждение результатов

Благоприятные условия нагула в летний период (стабильно высокая биомасса кормовых организмов, гидрологические условия и т. д.) обеспечили существование в районе исследования устойчивого нагульного скопления рыб планктофагов, на 99 % состоящее из корюшки, (только во 2-й половине лета в нем появляется молодь других видов рыб). На протяжении всего периода наблюдений (с мая по октябрь) скопление несколько меняло свою форму, совершая лишь незначительные перемещения в пределах исследуемого биотопа.

В первой половине лета в утренние часы корюшка откармливается в средних горизонтах, а вечером мигрирует в верхние слои воды вслед за своими излюбленными кормовыми организмами. Осенью она не совершает вертикальных миграций и кормится в средних горизонтах в полуденные часы.

Анализ полученных результатов показал, что скопления рыб и зоопланктона четко совпадают. Корюшка, по существу, оказалась своеобразным индикатором наличия повышенных концентраций кормовых организмов. Численность и биомасса рачков на местах откорма рыб была в десятки раз больше их средних значений для водохранилища в целом.

Существование в Рыбинском водохранилище участков различной кормности отмечалось ранее [Поддубный, 1968, 1971]. Но даже в пределах одного биотопа наблюдается неравномерное распределение гидробионтов. Чем неравномернее распределены кормовые организмы, тем интенсивнее они используются потребителем. Анализы видового состава зоопланктона на местах пагула рыб, поведения и распределения отдельных видов рачков в разное время суток и различные сезоны показали, что способность видов к образованию агрегаций неодинакова. Веслоногие рачки образуют плотные скопления даже при низких значениях биомассы зоопланктона, например в мае. Так, у *Cyclops vicinus* при колебаниях его численности от 0 до 2,4 тыс. экз. в 10 л индексе плотности Ллойда достигал высоких величин: $C = 13.21 \pm 2.52$, $D = 16.2 \pm 1.91$.

Один из наиболее излюбленных кормовых объектов корюшки — *Bosmina longispina* на протяжении всего сезона распределен агрегированно, в мае показатель индекса плотности Ллойда составляет 2.45 ± 0.35 ; июне — 2.35 ± 0.28 и даже в июле, когда большинство рачков распределено равномерно или случайно, *Bosmina longispina* образует агрегации ($C = 1.25 \pm 0.05$, $C_2 = 1.5 \pm 0.5$, $C_3 = 1.14 \pm 0.56$, $C_4 = 1.0 \pm 0.04$, $C_5 = 1.06 \pm 0.17$).

В августе наиболее плотные скопления образуют *Daphnia longispina* ($C = 1.2 \pm 0.03$), постоянно встречающиеся в желудках корюшек наряду с излюбленным кормом *Leptodora* и *Bythotrephes*.

По данным С. С. Зозули [1979] агрегации *Bythotrephes* занимают 15 — 20 м². Расстояния между пятнами малы. Степень агрегированности рачков изменяется в зависимости от структуры популяции и от численности рачков. Наиболее скопления рачки образуют в вечернее и ночное время в поверхностном горизонте, в полуденные часы — как правило,

распределены равномерно в нижних слоях. В питании рыб рачки преобладают вечером. В утренние или полуденные часы в желудках рыб они встречаются во второй половине лета, когда достигают наиболее высокой численности в водоеме.

Не образовывали агрегаций *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia*, *Eudiaptomus*, *Heterosore* и др.

После нескольких суток наблюдений за состоянием кормовой базы планктофагов в районе повышенных концентраций потребителей снижения численности рачков не наблюдалось. Наличие устойчивых повышенных концентраций кормовых организмов и обусловило существование в этом районе нагульных скоплений корюшек.

Вопросы обеспеченности пищей рыб и других гидробионтов привлекают в последние годы внимание широкого круга исследователей. Первоначально этот термин, введенный Г. В. Никольским [1949] и дополненный Г. С. Карзинкиной [1952], трактовался как «удовлетворение потребностей питающегося организма». Существующая обширная литература по этому вопросу свидетельствует прежде всего о сложности и многогранности проблемы [Желтенкова, 1964; Дадилян, 1967; Мельничук, 1975 и др.]. Оценка обеспеченности пищей, как правило, ведется по косвенным показателям, таким как численность популяции, темп линейного и весового роста, интенсивность жиронакопления, широта пищевого спектра, рацион, численность и биомасса кормовых организмов и др. [Яблонская, 1955; Дементьева, 1958; Николаев, 1961; Шатуновский, 1961; Иевлев, 1961; Желтенкова, 1964, 1973; Занка, Островская, 1972, 1973. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений в естественных условиях, 1974; Мельничук, 1975]. Одни авторы при расчете показателей обеспеченности пищей не учитывали пищевых потребностей рыб [Дука, 1964; Синюкова, 1973], другие — показатели кормовой базы [Иевлев, Зонов, 1964]. Г. Л. Мельничук [1973] приводит шкалу обеспеченности пищей при различной концентрации корма для молоди леща и сига. Он считает хорошими и оптимальными условиями для откорма рыб концентрации зоопланктона от 2.5 до 4.5 г/м³, удовлетворительными от 1.5 до 3.0 и слабыми от 0.5 до 1.5 г/м³. Наши наблюдения показали, что наиболее активно корюшка откармливается в первые летние месяцы (табл. 6). В мае ее рационы максимальны и составляют 3% от веса тела, в июне и июле 2.5 и 2.1 соответственно. Активное питание она начинает сразу же после нереста и уже к концу мая ее коэффициенты упитанности повышаются от 0.6

(начало мая) до 071—0.73, хотя, казалось бы, биомассы зоопланктона в это время крайне низки и даже максимальные значения их в период наблюдения достигали лишь 0.21 г/м³. В июне, когда значения биомасс зоопланктона увеличиваются в среднем в 50 раз и образуют агрегации высокой плотности, интенсивность питания корюшек высокая, но рационы чуть ниже, чем в мае. В последующие месяцы по мере увеличения массы тела, жирности, упитанности рыб и т. д. рационы закономерно уменьшаются к концу нагульного периода, несмотря на то, что численность и биомасса рачков, например, в августе значительно выше, чем в мае и июне.

Снижение весового и линейного роста, упитанность корюшек в августе и сентябре (табл. 6) объясняется тем, что наиболее крупные и упитанные особи первыми начинают отходить от места нагула к местам зимовки, остаются менее упитанные.

Многолетние наблюдения за сезонным изменением интенсивности питания корюшек подтверждают полученную картину и говорят о том, что она прежде всего подчинена сезонному ходу этого процесса и реально встречаемые в естественных условиях концентрации пищи вполне удовлетворяют пищевые потребности рыб. Согласно данным, приводимым Г. Л. Мельничуком [1973] об оптимальных концентрациях пищи для успешного питания, в Рыбинском водохранилище условия откорма для планктофагов (по средним значениям биомассы зоопланктона) неблагоприятные. По нашим данным, благодаря агрегированности рачков на местах нагула наблюдаются кормовые пятна с биомассами до 20—38 г/м³, полностью удовлетворяющие пищевые потребности рыб. Приведенные материалы свидетельствуют о том, что при оценке обеспеченности пищей, продукционных возможностей экосистемы нельзя пользоваться средними величинами, необходим детальный анализ условий обитания в тех или иных водоемах.

Таким образом, оценка обеспеченности пищей скопления корюшки по перечисленным выше показателям свидетельствует об удовлетворении их в достаточной степени (табл. 6). Мы попытались оценить эти данные и количественно. Даже в мае и октябре, когда биомассы зоопланктона очень низкие, показатель обеспеченности пищей более 500%, а в летние месяцы свыше 3000%.

Определением величин потребления водных беспозвоночных рыбами начали заниматься уже давно [Allen, 1945, 1951; Gerking, 1954, 1964; Mann, 1969 и др.]. Это имеет большое значение, так как позволяет судить о величине продукции

Таблица 6

Обеспеченность пищей нагульного скопления рыб-планктофагов

Показатели	Месяц					IX
	V	VI	VII	VIII	коротка окуль и др.	
	коротка					
Размер рыб $\frac{\text{взрослых}}{\text{годовиков}}$, мм	$\frac{88.8}{59.1}$	$\frac{93.4}{65.4}$	$\frac{93.8}{69.1}$	$\frac{96.3}{76.3}$	$\frac{59.0}{59.0}$	$\frac{88.2}{75.9}$
Вес рыб $\frac{\text{взрослых}}{\text{годовиков}}$, мг	$\frac{4734}{1386}$	$\frac{63.8}{2157}$	$\frac{7296}{3908}$	$\frac{7061}{3288}$	3471	$\frac{5549}{3196}$
Упитанность по Кларку	0.71	0.84	0.94	0.78	—	0.79
Суточный рацион, рыб, %	0.73	0.79	0.82	0.78	1.6	0.80
Численность рыб, млн. шт.	3.00	2.5	2.10	1.20	1.47	0.36
Плотность рыб, шт/м³, %	$\frac{7.8}{0.29}$ 100	$\frac{37.5}{1.25}$ 76 $\frac{0.45}{0.45}$ 23	$\frac{58.5}{1.74}$ 16 $\frac{0.57}{0.57}$ 83	$\frac{34.5}{0.04}$ 42 $\frac{0.55}{0.55}$ 57	8.6	$\frac{16.0}{0.33}$ 100
Суммарный рацион, рыб, млн. г	0.91	4.10	$\frac{5.10}{0.99+}$	$\frac{2.10}{0.48+}$ 0.30	—	$\frac{0.17}{0.03}$ 0.10
Биомасса зоопланктона, г/м³, млн. макс.	0.21	0.50	0.31	0.80	—	0.18
ср.	0.09 ± 0.01	38.20	1.79	3.00	1.52 ± 0.13	0.07
Суммарная биомасса зоопланктона, млн. г.	4.46	4.27 ± 0.64	0.69 ± 0.68	$\frac{30.80}{29.90+}$	$\frac{82.64}{69.42+}$	$\frac{1.70}{1.70}$

Показатели	Месяц					
	V	VI	VII	VIII	IX	
	корюшка			корюшка	окунь и др.	корюшка окунь и др.
Суточная продукция зоопланктона, г/м ³	0.007	0.62	0.04	0.18		0.005
Суммарная продукция зоопланктона, млн. г	0.34	19.20	$\frac{1.76}{1.71+}$	$\frac{9.76}{8.20+}$		0.12
Обеспеченность пищей, %	527.5	3717.0	638.4	3250.0		674.0
Выдание, % от: продукции зоопланктона	267.0	21.3	$\frac{289.7}{57.8+}$	$\frac{24.6}{5.8+}$		22.5
биомассы зоопланктона	20.4	3.0	$\frac{16.5}{3.3+}$	$\frac{2.7}{0.7+}$		15.8
биомассы и продукции зоопланктона и рациона рыб	16.9	2.9	3.1+	0.6+		14.1

популяции того или иного вида, которая идет на удовлетворение пищевых потребностей организмов следующего трофического звена и дает представление о том, насколько эффективно она используется ими. Приводятся самые различные величины выедания беспозвоночных. П. Л. Пирожников [1954] полагает, что продукция зоопланктона используется на 60—65%, Я. Я. Цееб [1966] — 80%; для прудов приводятся величины потребления беспозвоночных — 90—98% [Брагинский, цит. по Цееб, 1966]. Продукция бентопланктона используется рыбами на 50% [Цееб, 1966], продукция бентоса на 40% [Воробьев, 1948]. Определением продукции беспозвоночных, идущей на удовлетворение пищевых потребностей рыб на рыбоводных прудах занимались В. П. Ляхнович [1961], Г. Г. Винберг, В. П. Ляхнович [1965], Л. П. Максимова [1961], С. А. Кракан и др. [1976, 1977], Е. А. Кузнецов [1980], Соорег [1973] и др.

Оказалось, что даже интенсивное выедание рыбами может лишь в незначительной степени сказываться на величинах численности и биомассы беспозвоночных и продукция их (до тех пор пока элиминация их не превышает воспроизводства) возрастает тем более, чем интенсивнее данная популяция выедается хищниками. Л. П. Максимова [1961] приводит довольно значительные средние величины потребления беспозвоночных сеголетками карпа, выраженные в процентах от средней биомассы, но и в то же время в одном из прудов, где молодь карпа отсутствовала и следовательно выедание не имело места, биомасса планктона и бентоса практически не отличалась от зарыбленных прудов. Ф. Д. Мордухай-Болтовской [1965, с. 75], характеризуя основные трофические связи и особенности круговорота веществ в крупных волжских водохранилищах, подчеркивает, что «выедание беспозвоночных рыбами сравнительно незначительно и в большинстве случаев не может быть обнаружено по изменениям численности планктона и бентоса, которые прежде всего являются следствием процессов размножения (появление и рост нового поколения, отмирание старого)». Кроме того, значительная часть мирных беспозвоночных потребляется хищными беспозвоночными.

Определение величины выедания беспозвоночных скоплением корюшки в процентах от биомассы, суммарной биомассы и продукции кормовых организмов (табл. 6) показало, что в пересчете от палочной биомассы эти величины невелики, особенно если учитывать соотношение отдельных рачков в планктоне и рационе рыб. В мае, когда планктон беден вы-

едание кормовых организмов составляет 20.4% от биомассы и 16.9% от суммарной биомассы рачков, в июне 3 и 2.9%, в июле 3.3% и 2.9%, в августе 0.7 и 0.6 соответственно. Но в процентах от величины суточной продукции кормовых рачков в отдельные месяцы выедание значительно, например, в мае — 267%, в последующие месяцы от 5 до 57%. Это свидетельствует прежде всего о несовершенстве методов расчета продукции, не всегда пригодных коэффициентах, которыми пользуются исследователи [Поддубный, Быканов, 1980]. В частности, биомасса планктона в местах скоплений рыб увеличилась в среднем в 50 раз, вопреки очень высоким величинам выедания в предшествующий месяц сезона.

По данным Ю. И. Сорокина, полученным с помощью радиоуглеродного метода [Рыбинское водохранилище, 1972], продукция зоопланктона в Рыбинском водохранилище полностью используется рыбами-планктофагами.

Нами ранее было показано [Полозкова, 1976], что биотопы, на которых нагуливаются скопления корюшки, составляют около 7% от всей площади Рыбинского водохранилища. Имея данные по численности рыб на этих участках и кормовой базе водохранилища, мы определили, что в среднем за вегетационный период выедание составляет около 3% от продукции зоопланктона водоема, и численность рыб-планктофагов на современном этапе существования Рыбинского водохранилища не влияет на обилие их кормовых организмов. В настоящей работе полученные ранее результаты подтверждаются. Так, пищевые взаимоотношения у рыб-планктофагов складываются таким образом, что реально встречаемые концентрации пищи вполне удовлетворяют потребности организма и популяций. Нагульные скопления рыб наблюдаются в районах устойчивых повышенных концентраций кормовых беспозвоночных, которые по величине значительно превышают средний уровень биомассы зоопланктона водохранилища и тем интенсивнее используются, чем неравномернее распределены.

ЛИТЕРАТУРА

Антипова А. Б. Основные сведения о существующих, строящихся и проектируемых водохранилищах СССР. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 261—270.

Вашинтейн Б. А. О статистической достоверности количественных учетов пресноводных беспозвоночных. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1969, № 3, с. 44—53.

Винберг Г. Г., Ляхнович В. П. Удобрение прудов: М.: Пищевая промышленность, 1965.

Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. — Тр. АзЧерНИРО, 1949, вып. 13.

Вьюшкова В. П. Зоопланктон Саратовского водохранилища в первые годы его существования. — Тез. док. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использования внутр. водоемов южной зоны СССР, Кishiнев, 1960, с. 20—21.

Вьюшкова В. П. Распределение и динамика численности зоопланктона Волгоградского водохранилища в первые годы его существования. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 29—50.

Вьюшкова В. П., Белявская Л. И. Формирование кормовой базы Волгоградского водохранилища. — Матер. I конф. по изучению водоемов бассейна Волги, 1971, Куйбышев, с. 185—189.

Дадикян М. Г. Об обеспеченности кормом и коэффициенты упитанности как ее критерии. — Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 2 (43), с. 338—348.

Дементьев Т. Ф. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы. — Тр. ВНИРО, 1958, с. 34, с. 30—63.

Денисов Л. И., Мейснер Е. В. Ивановское водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 19—31.

Дзюбан Н. А., Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона Волги. — В кн.: II конф. по изуч. водоемов бас. Волги, «Волга-2», Борок, 1974, с. 31—35.

Дука Л. А. Количественные показатели питания черноморской хамсы. — Тр. Севастопольск. биол. ст., 1964, т. 15, с. 326—340.

Желтенкова М. В. Методика изучения обеспеченности рыб пищей в связи с проблемой их численности. — Тр. ВНИРО, 1964, т. 50, с. 89—109.

Желтенкова М. В. Особенности нагула рыб и некоторые проблемы рационального использования природных ресурсов водоемов. — В кн.: Трофология водных животных, итоги задачи. М.: Наука, 1973, с. 276—298.

Заика В. Е., Островская Н. А. Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб. — Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. I (72), с. 101—109.

Заика В. Е., Островская Н. А. Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб. Процент питающихся потребителей при неустановившемся режиме питания. Среднее время поиска пищи. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. I (78), с. 137—147.

Зозуля С. С. Функциональная морфология и поведение *Bythotrephes longimanus* Leyd. (Crustacea, Cladocera). — Автореф. кан. дис., М., 1979.

Ивлев В. С. Метод оценки обеспеченности рыб пищей. — Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 1961, вып. 13, с. 330—337.

Ивлев В. С., Зонов А. И. Метод определения выживаемости педагогических личинок рыб в зависимости от обеспеченности их пищей. — Тр. Севастопольск. биол. ст., 1964, т. 15, с. 279—288.

Ильина Л. К. Состояние стад промысловых рыб Ивановского водохранилища. — В кн.: Биология рыб Волжских водохранилищ. М.: Л.; Наука, 1966, с. 182—192.

Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952.

Кожевников Г. П. Горьковское водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 51—62.

Кожевников Г. П. Перспективы увеличения запасов и уловов рыб в Горьковском водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 77, с. 108—127.

Кражан С. А., Харитонов Н. Н., Бенько К. И., Исаев С. А., Микулина Н. М., Кокорина З. Г. Состав зоопланктона нагульных прудов Украины при разной плотности посадки рыб. — Гидробиол. ж., 1976, т. 12, № 5, с. 31—38.

Кражан С. А., Харитонов Н. Н., Бенько К. И., Исаев С. А., Микулина Н. М., Кокорина З. Г. Количественная динамика зоопланктона и зообентоса в нагульных прудах Украины при разной плотности посадки рыб. — Гидробиол. ж., 1977, т. 8, № 1, с. 40—47.

Кузнецов Е. А. Влияние прудовых рыб с различным типом питания на развитие планктонных бактерий. — Вopr. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 1 (20), с. 109—121.

Лузанская Д. И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР (озер, рек, водохранилищ). Справочник. М.: Пищевая промышленность, 1965.

Ляхнович В. П. Соотношение кормовой биомассы и рыбопродукции в кормовых прудах. — Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 1961, № 11, с. 299—308.

Максимова Л. П. Питание и степень использования естественных и искусственных кормов гибридами карпа с амурским сазаном. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, с. 51, с. 65—95.

Мельничук Г. Л. Пищевые потребности и баланс энергии молодежи леща, плотвы, густеры, синца и судака Кременчугского водохранилища. — В сб.: Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. Киев: Наукова думка, 1973.

Мельничук Л. Г. Экология питания, пищевые потребности и баланс энергии молодежи рыб водохранилищ Днепра. — Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 101.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974.

Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 108—125.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Итоги работ по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. — В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.: Л.; Наука, 1965, с. 48—78.

Николаев И. И. Планктон как фактор распределения и продуктивности планктонных рыб Балтийского моря. — Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М.: изд. АН СССР, 1961, с. 364—374.

Пидгайко М. Л. Расчет дополнительной рыбопродукции Волжского каскада за счет резервов зоопланктона. — Изв. ГосНИОРХ, 1973, т. 138, с. 112—116.

Пирожников П. Л. Кормовая база и рыбопродуктивность Волгоградского водохранилища. — Изв. ВНИОРХ. 1954, т. 34, с. 230—265.

Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. — Л.: Наука, 1971.

Поддубный А. Г., Баканов А. И. О количественной оценке выедания бентоса рыбами. — Вopr. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 6, с. 888—897.

Поддубный А. Г., Гордеев Н. А., Пермитин И. Е. На

правление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды. — В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилища. Л.: Наука, 19к8, с. 202—249.

Половков В. В., Пермитин И. Е. Использование гидроакустических рыбопоисковых приборов на внутренних водоемах. — В кн.: Типовые методики использования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Моколас, 1976, ч. II, с. 6—14.

Половкова С. Н. Питание и пищевые взаимоотношения корюшек в водоемах разного типа. — Автореф. канд. дис. М., 1976.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: изд. АН СССР, 1961.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972.

Сянюкова В. И. Питание и пищевые взаимоотношения личинок рыб Черного моря. — Автореф. канд. дис., Севастополь, 1973.

Цееб Я. Я. Кормовые ресурсы Каховского водохранилища — Вопр. ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 2 (39), с. 319—336.

Шатуновский М. И. Некоторые особенности питания молоди салаки Рижского залива. — Научн. докл. Высш. школы. Биол., 1961, т. 1, с. 33—37.

Юданов К. И. О разработке способа определения количества рыб в скоплениях. — Вопр. ихтиологии, 1960, вып. 15, с. 71—91.

Яблонская Е. А. Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек. — Тр. ВНИРО, 1955, т. 31, вып. 1, с. 151—199.

Яковлева А. Н. Состояние естественного воспроизводства и запасов рыб Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 9, с. 77—94.

Яковлева А. Н. Состояние запасов рыб Саратовского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1973, т. 12, с. 142—162.

Allen K. R. The trout population of the Horokiwi River, an investigation of the fundamentals of propagation growth and survival. — Rep. Fisch. New Zeland, 1945, p. 33—40.

Allen K. R. The Morokiwi stream. A study of a trout population. — New Zeland Marine Dept., Fisch. Bull., Wellington, 1951, v. 10.

Cooper D. C. Enhancement of net primary productivity by herbivore grazing in aquatic laboratory microcosms. — Limnol. and Oceanogr., 1973, v. 18, N 1, p. 377—394.

Gerking S. D. The food turnover of a Bluegill population. — Ecology, 1954, v. 35 (4), p. 88—90.

Gerking S. D. Timeng and magnitude of the production of a Bluegill Sunfish population and its food supply. — Verh. Int. Ver. theoret. und angew. Limnol., 1964, Bd 14, p. 213—219.

Lloyd M. Mean crowding. — J. Animal. Ecol., 1967, v. 36, N 1, p. 33—35.

Mann K. H. The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the River Thames. — Verh. Int. Ver. theoret. und angew. Limnol., 1969, Bd 15, p. 485—495.

Т. С. ЖИТЕНЕВА, А. И. БАКАНОВ

**ОЦЕНКА КОРМОВОЙ БАЗЫ И ПИТАНИЯ
СТАРШИХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП ЛЕЩА
ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**

В последнее десятилетие в Рыбинском водохранилище проведен ряд бентосных съемок [Митропольский, 1973, 1978, 1979], которые позволили судить о состоянии донной фауны в целом по всему водохранилищу и на его основных биотопах. Более подробно изучалась бентофауна серых и песчаных илов Волжского плеса водохранилища [Баканов, 1978, 1979 б]. Макробентос этих биотопов служит основным компонентом питания рыб-бентофагов, среди которых наибольшее значение имеет лещ. Первые сведения о питании леща в Волжском плесе относятся к 1954 г., когда была установлена его крайне низкая пищевая обеспеченность [Житенева, 1958]. Значительно позже, в 1975 г. было выяснено, что в питании леща повысилась встречаемость основных групп кормовых организмов, возросла роль хирономид. Небольшой объем собранного материала не позволил дать точную количественную характеристику его питания [Баканов, Стрижникова, 1979]. В связи с этим в 1977 и 1978 гг. в Волжском плесе были проведены подробные исследования питания старших возрастных групп леща на типичных биотопах его нагула, где одновременно отбирались пробы бентоса. В задачу исследований входило установление связи между биомассой бентоса и его потреблением рыбой, как необходимого звена трофических взаимосвязей в водоеме.

Материал и методика

Материал собирался в русловой части Волжского плеса между Шумаровским и Копринским островами и на левобережной пойме у о. Шумаровский, (Шумаровский полигон). Глубины на русле изменялись от 14 до 23 м, на пойме — от 5 до 9 м. Грунт первого участка — серый ил, второго — песчаный серый и серый ил с небольшой примесью частиц торфа. Лещ брался из траловых уловов, для сбора бентоса ис-

пользовался дночерпатель ДАК-250 [Баканов, 1979 а] с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$. Глубина проникновения его в грунт составляла около 20 см на русловом иле и 15 см на пойменном, что обеспечивало захват всех доступных лещу организмов. Считается, что крупный лещ может добывать корм из слоя ила толщиной 14—16 см [Суетов, 1951]. Промывка проб велась через сито из мельничного газа № 17, т. е. учитывались только организмы макробентоса. В местах траления отбиралось по 3 пробы бентоса: в начале, середине и конце участка траления, всего взято и обработано около 220 проб. В 1978 г. бентос исследовался независимо от изучения питания леща.

Траловые работы проводились с 6 до 23 ч с интервалами в 4 ч, что позволило вычислить среднесуточную интенсивность питания рыб, поскольку ночью лещ не питается. Продолжительность траления — 15—20 мин. Изучалось питание лещей на этапах развития J_2 и K , в возрасте от 5 до 15 лет и более [Житенева, 1962]. Из каждого трала для анализа бралось по 10—12 рыб на этапе J_2 ($l=190—260 \text{ мм}$) и такое же количество рыб на этапе K ($l=261—430 \text{ мм}$). Всего проанализировано содержание 710 пищеварительных трактов леща по методике, примененной ранее [Житенева, 1958, 1971], в которую внесен ряд уточнений.

Просматривалось содержание всего пищеварительного тракта рыб под стереоскопическим микроскопом МБС-1 при увеличении $16\times$ в отраженном свете. Выяснение соотношения отдельных компонентов в кишечнике леща представляет некоторую трудность, особенно это касается грунта и слизи. Последняя как бы пронизывает все содержимое, а мелкие частицы детрита, находящиеся в сером иле, аккумулируются на частицах слизи. Было установлено, что грунт (детрит) в кишечниках рыб соответствует типу донных сложений на местах их нагула. На русле Волжского плеса залегают серые илы, поэтому в кишечниках рыб находился данный тип грунта. Учитывая близкий объемный вес олигохет, серого ила и слизи, расчеты велись исходя из отношения 1 : 1.

При современной высокой биомассе олигохет на серых илах водохранилища, когда в отдельные месяцы нагула они становятся главной пищей рыб, обнаружение их в кишечниках не представляет особых затруднений. Определялся лишь процент олигохет в общей массе содержимого кишечника, учесть соотношение отдельных видов червей не удавалось из-за трудоемкости этой операции.

При оценке значений личинок хирономид пользовались их

восстановленным весом, полученным из данных ежемесячных съемок, проведенных А. И. Шиловой в Волжском плесе, и любезно представленных нам. В начале мая личинки *Chironomus plumosus* L. IV возраста весили 24 мг, в конце — 28 мг, в середине июня — 32 мг, в июле — сентябре — 25 мг. Вес личинок мотыля III возраста 6.5 мг, личинок *Procladius* IV возраста — 2.4 мг. Заведомо зная ширину головной капсулы у личинок хирономид, учет их в кишечниках целесообразно проводить отдельно по каждой возрастной группе, а не получать «среднюю» величину головной капсулы путем измерения ее у ряда экземпляров.

В пищевом комке учитывалось количество паразитов — *Cateophyllaeus* и *Trematoda*, встречавшихся во многих кишечниках, а вес их (исходя из веса одной особи) вычитался из веса пищевого комка.

Хотя для хирономид рассчитывался индекс потребления, а для остальных компонентов индекс наполнения, в тексте для упрощения применяется один термин — индекс наполнения. Для расчетов использовались все рыбы, включая особей с пустым кишечником, что позволило оценить условия питания леща в современный период существования водохранилища.

Бентос

Бентос исследованного района представлен преимущественно личинками хирономид и олигохетами. Биомасса моллюсков незначительна — от 0.1 до 1.2 г/м². Кормовой моллюск *Valvata piscinalis* Müll.), который ранее имел биомассу до 2 г/м² при 70% встречаемости, в 1977 г. практически выпал из состава бентофауны. Крупные моллюски — унии и дрейссена, в расчет не принимались, а учитывались мелкие кормовые моллюски, преимущественно *Pisidium henslowianum* (Shepp.). Биомасса бентоса достаточно высока — от 12.2 до 34.9 г/м² (табл. 1). По общепринятой классификации ГосНИОРХ [Пидгайко и др., 1968] водоемы, имеющие среднюю биомассу бентоса свыше 8 г/м², относятся к высококормным.

Биомасса бентоса на русле в среднем за весь период наблюдений составляла 24.0 г/м², на пойме — 15.6 г/м². Биомасса хирономид на этих биотопах практически одинакова — 9.3 и 10.3 г/м², причем свыше 95% ее дает *Ch. plumosus*, но их доля в общей биомассе бентоса на пойме выше — 67.9% против 40.4% на русле. Олигохеты более обильны на русле 13.4 г/м² (55.8% всего бентоса), причем 5.7 г/м² (42.5% биомассы оли-

гохет) дает *Isochaetides newaensis* (Mich.). Около 30% биомассы олигохет приходится на *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., 25% — на *Eulimnodrilus hammoniensis* (Mich.) далее идут *Pelosclex ferox* (Eisen) и мелкие наидиды.

Таблица 1
Биомасса бентоса в Волжском плесе в 1977 г., г/м²

Место сбора материала	Дата	Хирономиды				Олигохеты			Моллюски	Общий бентос
		<i>Chironomus plumosus</i>	<i>Procladius</i>	<i>Cryptochironomus deflexus</i>	Сумма	<i>Isochaetides newaensis</i>	Прочие	Сумма		
Р	5 V	14.3	0.2	0.3	14.8	9.7	9.4	19.1	0.9	34.9
Ш	4 V	4.8	0.1	0	5.0	0	9.1	9.1	0.1	16.8
Р	20 V	4.9	0.1	0.3	5.3	8.4	8.6	17.0	1.2	23.6
Ш	20 V	11.9	0.3	0	12.2	0	4.2	4.2	0.2	16.7
Р	20 V	3.6	0.4	0	4.0	6.4	5.8	12.2	0.1	16.3
Р	16 VI	8.7	0.1	0.1	8.9	4.6	6.0	10.6	0.5	20.0
Ш	15 VI	11.8	0	0	11.8	0	2.8	2.8	0.3	14.9
Р	6 VII	6.4	0.2	0.1	6.7	3.3	6.6	9.9	0.8	17.6
Ш	6 VII	8.3	0	0.2	8.5	0	4.3	4.3	0.3	13.1
Ш	2 VIII	10.6	0.5	0.1	11.3	0	2.2	2.2	0.6	14.1
Р	2 VIII	3.7	0.3	0.2	4.2	2.3	5.1	7.4	0.6	12.2
Р	1 IX	12.3	0.3	0.3	12.9	6.2	4.1	10.3	0.4	23.7
Ш	1 IX	14.6	0.2	0.2	15.0	0	2.7	2.7	0.1	17.8

Примечание. Здесь и в табл. 4: Ш — Шумаровский полигон, Р — русловая часть плеса.

На пойме биомасса олигохет ниже — 4.2 г/м² (26.9% всего бентоса). Это снижение происходит, главным образом, за счет отсутствия *I. newaensis*, который предпочитает более проточные русловые участки. Считается [Поддубная, 1962], что эти крупные олигохеты мало доступны для рыб; если их исключить из расчетов, то разница между биомассами бентоса в русле и на пойме значительно уменьшится.

В 1977 г. сезонные колебания биомассы бентоса были невелики, особенно на Шумаровском полигоне, но в иные годы наблюдается более значительное падение этого показателя за счет дружного вылета хирономид, биомасса бентоса может значительно колебаться по годам, например, на русле в разные периоды 1974 г. она равнялась 10.8—21.5 г/м², а в 1975 г. — 18.8—48.1 г/м² (табл. 2). Биомасса олигохет более стабильна, а хирономид, как гетеротопных животных, испытывает наибольшие колебания, зависящие в первую очередь

Средние биомассы бентоса в русловой части Волжского
плеса в районе Коприно — о. Шумаровский, г/м²

Дата	Хирономиды	Олигохеты	Прочие	Общий бентос
1974				
V	4.5	7.7	0.5	12.7
VI	0.9	9.6	0.3	10.8
VII	0.8	11.5	1.3	12.6
VIII	1.5	7.9	6.6	16.0
IX	3.2	9.8	5.3	18.3
X	1.4	16.8	3.3	21.5
XI	4.7	13.8	1.6	20.1
1975				
IV	1.6	20.1	0.8	22.5
VI	2.8	14.6	2.2	19.6
VII	1.1	17.1	0.6	18.8
VIII	22.8	11.7	0.7	35.2
IX	34.6	11.6	1.9	48.1
X	25.2	13.5	3.8	42.5
1976				
IV	25.1	8.5	1.7	35.3
X	—	—	—	21.1
1977				
V	9.6	16.5	1.1	27.2
VI	8.9	10.6	0.5	20.0
VII	6.2	10.1	0.7	17.0
VIII	10.0	6.2	0.5	16.7
IX	11.6	10.1	0.4	22.1
X	16.9	10.6	0.3	27.8
1978				
IV	10.1	9.2	1.5	20.8
V	8.7	6.8	0.5	16.0
VII	5.9	7.1	1.0	14.0
VIII	3.7	10.4	0.3	14.4
X	19.4	11.0	0.5	30.9
XI	10.3	7.6	0.7	18.6
1979				
IV	8.5	19.3	1.6	29.4

от состояния метеорологических условий в момент вылета и роения имаго [Кузьменко, 1970; Заболоцкий, 1978; Мордухай-Болтовской, 1978; Davis, 1976].

Пространственные колебания бентоса не столь значительны, как его изменения во времени. Так в русловой части Волжского плеса максимальное отклонение биомассы общего бентоса от ее среднего значения составляло 52% [Баканов, 1978], вариабельность биомассы хирономид выше, чем общего бентоса, а олигохет — еще выше [Баканов, 1979 б]. Стандартные ошибки средней из 3 проб, взятых на месте одного траления, составляют около 15%. Следует отметить, что фактическое соотношение биомасс олигохет и хирономид в бентосе несколько отличается от показанного нами, что объясняется особенностью обработки материала. Бентосные пробы фиксировались 4%-ным формалином, в результате чего вес хирономид оказывался завышенным на несколько процентов, а олигохет, наоборот, заниженным [Баканов, 1978 в]. Значит, в действительности, доля хирономид в общем бентосе несколько снизится, а олигохет — повысится.

Питание леща

С периода первых исследований (1954 г.) состав пищи леща, обитающего на русле Волжского плеса, не изменился. Пища рыб на этапах J_2 и K была сходной и состояла из личинок хирономид (*Ch. plumus*, *Procladius*, *Tanytarsus*, *Psectrocladius* и др.), олигохет (*Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Euliyodrilus hammoniensis* и др.) и моллюсков (*Pisidium*, *Sphaerium*), единичных экземпляров моллюдой *Dreissena polymorpha* (Pall.). Среди личинок хирономид преобладал *Chironomus plumosus*, в отдельные месяцы *Procladius*, частота встречаемости других видов личинок была высокой, но общий вес незначительным. Существенным для питания леща в современный период следует считать присутствие в содержимом кишечника не только щетинок олигохет, как это наблюдалось в 1954 г., а целых червей. Малошетинковые черви хорошо различаются в содержимом кишечника, если биомасса их на биотопе нагула леща выше 2—3 г/м². Все кишечника питающихся рыб содержали серый ил и слизь.

Количество животной пищи, используемой лещом, по сравнению с 1954 г., существенно возросло. Изменилось и весовое соотношение отдельных компонентов содержимого пищеварительных трактов рыб.

В течение мая—сентября 1977 и 1978 гг. основное содержание (по весу) кишечника леща на этапе К (8—15 годовиков) составляла животная пища (рис. 1). Серый ил присутствовал во всех кишечниках, но частные индексы по нему были ниже общих индексов по животным компонентам. Ис-

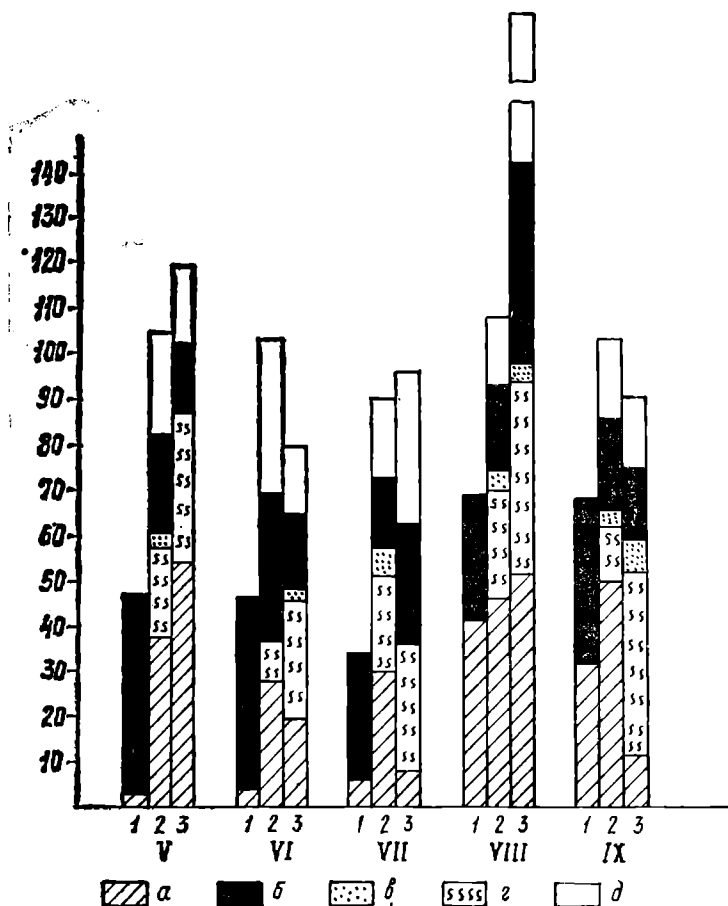


Рис. 1. Состав пищи леща (этап К) на русле Волжского плеса а — личинки *Chironomus plumosus*, б — серый ил, в — моллюски, г — олигохеты, д — слизь; по оси ординат — индекс наполнения, %, по оси абсцисс: 1 — 1954 г., 2 — 1977 г., 3 — 1978 г., V—IX — месяцы.

ключением был июнь 1977 г., когда индекс по грунту был равен общему индексу по хирономидам и олигохетам. Следует подчеркнуть, что в исследуемые годы животная пища преобладала в мае, июне и июле — в период активного роста рыбы. Тогда как в эти месяцы 1954 г. в содержимом находилась главным образом серый ил (детрит). Только в августе и сентябре с ростом биомассы мотыля последний становился главной пищей леща (рис. 1). Роль олигохет в питании во все месяца нагула рыбы 1954 г. была ничтожной [Житенева, 1958].

1977 и 1978 гг. в кишечниках леща в одни месяцы преобладали личинки хирономид, в другие—олигохеты (рис. 2, 3).

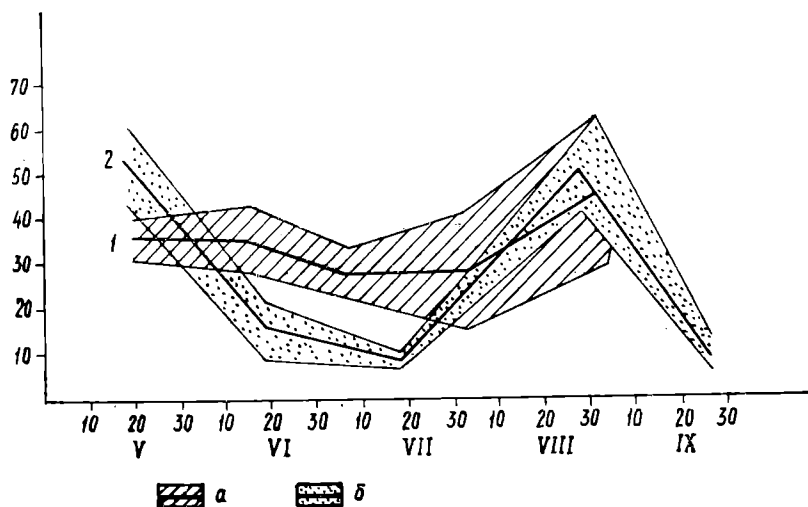


Рис. 2. Потребление личинок *Chironomus plumosus* лещом (этап К) на
русле Волжского плеса
а — среднее значение индекса, б — 95% доверительный интервал; 1—
2 — 1978 г., по оси ординат — индекс наполнения, ‰, по оси абсцисс —
даты взятия проб

В отдельные месяцы интенсивное использование личинок хирономид и высокие частные индексы по ним чередовались с менее интенсивным потреблением олигохет и наоборот. В августе — те и другие объекты использовались примерно в равном количестве. Общие индексы наполнения кишечника по животным компонентам у рыб на этапе К в эти годы

были высокими, что наряду с высокой частотой встречаемости кормовых организмов (табл. 3) свидетельствует о благоприятных условиях питания леща [Житенева, 1980].

Более молодой лещ (5—7-годовалый) на этапе развития J_2 периодически мигрирует на мелководья и в уловах на русле часто отсутствует. Поэтому можно полагать, что питание его на русле лишь частично отражает использование им кормовой базы водоема.

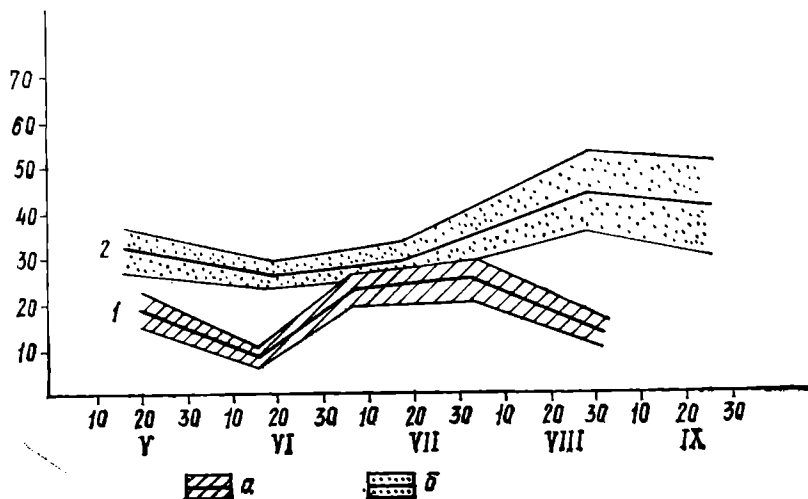


Рис. 3. Потребление олигохет лещом (этап К) на русле Волжского плеса. Обозначения те же, что и на рис. 2

В составе содержимого его кишечника преобладали хиромиды и олигохеты. Исключением был август 1977 г. и июнь 1978 г., когда в содержимом кишечника было много серогола. Судя по количеству, малощетинковые черви представляют менее доступный корм для рыб на этапе J_2 . В потреблении ими червей не наблюдалось закономерности, установленной для рыб на этапе К. Использование олигохет молодым лещом всегда было низким. В то же время в его пище отмечены моллюски, которых он, благодаря своей большой подвижности, активно собирал с поверхности грунта. Индексы наполнения кишечника леща на этапе J_2 по животным компонентам весной и осенью были высокими; в июле исследуемых лет — низкими (рис. 4).

Частота встречаемости компонентов содержимого кишечника леща, %

Мес-цы	V			VI			VII			VIII			IX	
	1954	1977	1978	1954	1977	1978	1954	1977	1978	1954	1977	1978	1977	1978
Годы														
Chironomus plumosus	21.2	91	86	16.3	82	58	25.0	94	67	42.4	85	94	82	63
Другие хирономиды	—	70	62	—	88	85	—	85	60	—	75	76	82	84
Кукол-ки хирономид	3.1	—	—	9.3	—	—	3.6	—	—	3.8	—	—	—	—
Олигох-сты	15.2	97	88	40.9	96	74	78.7	94	79	42.4	78	94	8	84
Моллюс-ки	15.2	3	—	11.	—	19	7.2	—	—	15.4	—	4	—	10
Зоопла-ктон	3.1	6	—	14.0	3	—	3.5	—	—	3.8	—	—	—	—
Остра-коды	6.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ручей-ники	6.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кле-щи	3.1	—	—	4.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Высшая растительность	—	—	—	30.2	—	—	50.0	—	—	3.8	—	—	—	—
Серый ил	63.6	—	88	53.5	96	—	82.0	97	83	7.7	78	100	88	89
Слизь	—	—	88	—	96	—	—	97	86	—	—	100	88	89

В 1977 г. изучалось питание леща на этапе развития К_р в районе левобережной поймы Волжского плеса у Шумаровского острова. Пищевые объекты, используемые лещом в этом районе, были сходны с таковыми рыб русла. Их составляли личинки хирономид, олигохеты и моллюски; в содержимом кишечника было много серого ила, весовая роль которого была подчиненной.

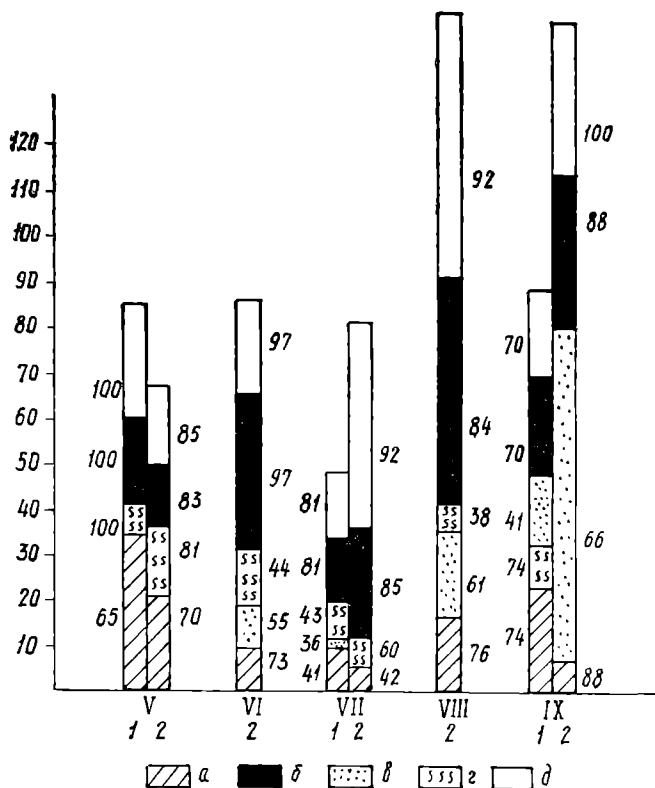


Рис. 4. Состав пищи леща (этап J₂) на русле Волжского плеса. Цифры у гистограмм — частота встречаемости компонента, ‰. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

Интенсивность потребления олигохет на пойме была значительно ниже, чем на русле. Частные индексы по олигохетам с мая по сентябрь на пойме колебались от 2.5 до 21.6‰.

в среднем составляя 6.0‰, а на русле — 17.6‰. Низкий уровень потребления олигохет объясняется их невысокой биомассой в данном районе.

Частные индексы наполнения кишечника по хирономидам у рыб на этапе К колебались от 15.3‰ в августе до 67.5‰ в мае. Значительность колебаний связана с неравномерным распределением бентоса на биотопе серого ила поймы. В среднем за период питания частный индекс по хирономидам составлял 59.7‰, т. е. был выше, чем у рыб русла — 35.1‰. Преобладание в содержимом кишечника животных компонентов и высокие показатели накормленности свидетельствуют о благоприятных условиях питания леща и в этом районе Волжского плеса.

Изменения, происшедшие в количественной стороне питания леща на руловых участках Волжского плеса с периода первых исследований до настоящего времени (1977—1978 гг.), согласуются с данными по динамике бентоса этого района. На сером иле эстуарных участков рек обитал мотылевый биоценоз, биомасса которого с сентября 1953 г. по август 1955 г. составляла 7.28 г/м², а биомасса олигохет не превышала 1.45 г/м² [Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубная, 1958]. С конца 60-х — начала 70-х гг. в водохранилище начался период улучшения состояния бентоса, который в Волжском плесе наступил раньше — с 1963 г. [Митропольский, Луферов, 1966]. Процесс роста биомассы бентоса, в частности личинок хирономид и олигохет, продолжается и в настоящее время [Митропольский, 1979], что отражается на характере питания леща.

Проведение сравнения наших данных с показателями накормленности леща в различных по торфности водоемов Северо-Запада СССР (для выяснения потенциальных возможностей питания при дальнейшем улучшении кормовой базы) оказалось невозможным из-за отсутствия единообразия методики обработки и сведения данных по питанию рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для выяснения зависимости питания рыб от состояния кормовой базы мы воспользовались корреляционным анализом. Применение различных индексов избирания [Константинов, 1969; Методическое пособие..., 1974] имеет смысл только в том случае, когда все компоненты пищи учитываются с равной точностью, что невозможно при изучении питания

леща. Поэтому мы не применили этот традиционный метод. Была подсчитана корреляция между реконструированным весом хирономид в пищеварительном тракте леща и их биомассой в бентосе в момент лова (табл. 4, 5). Для олигохет

Таблица 4

Место сбора материала	Дата	Chironomus plumosus	Procladius	Cryptochironomus defectus	Сумма хирономид	Олигохеты	Моллюски	Общий бентос
Р	5 V	45.0	0.2	0.1	45.8	21.0	0.4	66.7
Ш	4 V	38.7	0.4	0	39.2	23.8	0	63.0
Р	20 V	30.2	0.2	0.6	31.0	19.5	0.1	50.6
Ш	20 V	104.0	1.0	0.4	105.5	10.1	0.4	115.9
Р	20 V	2.3	1.1	0.1	3.5	27.7	1.8	33.0
Р	16 VI	35.6	1.5	0.2	37.3	9.3	0	46.6
Ш	15 VI	19.4	2.4	0.7	22.5	4.5	0	27.0
Р	6 VII	28.7	1.4	0.5	30.6	23.5	0.6	54.8
Ш	6 VII	18.5	0	0	18.7	21.6	0	40.3
Ш	2 VIII	15.3	13.3	0.4	29.0	2.5	1.6	33.1
Р	3 VIII	26.5	1.4	0.5	27.4	25.7	3.2	56.3
Р	1 XI	49.7	1.5	0.3	51.5	13.2	2.7	67.4
Ш	1 XI	28.9	2.7	2.9	34.5	8.5	0.8	43.8

Таблица 5

Зависимость между содержанием организмов в пищеварительном тракте леща и их биомассой в бентосе

Организмы	r	S_r	r^2	ρ	S_ρ	ρ^*
Chironomus plumosus	0.38	0.28	0.14	0.46	0.23*	0.21
Procladius	0.59	0.24*	0.35	0.35	0.25	0.12
Cryptochironomus defectus	0.15	0.3	0.02	0.14	0.28	0.02
Сумма хирономид	0.44	0.27	0.19	0.55	0.2*	0.3
Isochaetides newaensis	0.39	0.28	0.15	0.39	0.24	0.15
Прочие олигохеты	0.66	0.23*	0.44	0.64	0.17	0.41
Сумма олигохет	0.55	0.25*	0.30	0.52	0.21*	0.27
Моллюски	0.04	0.3	0	0.11	0.29	0.01
Общий бентос	0.2	0.3	0.07	0.46	0.23*	0.21

Примечание. * — корреляция достоверна с вероятностью 95%.

и моллюсков использовался их фактический вес без реконструкции. Предполагая меньшую доступность для рыб *Isochaetides newaensis*, мы рассчитывали корреляцию содержащихся в пище леща олигохет со всей их биомассой в бентосе, с биомассой *I. newaensis* и с биомассой червей за вычетом

I. newaensis. Использовались два показателя корреляции — коэффициент Пирсона r и коэффициент ранговой корреляции Спирмена ρ — вычислялись стандартные ошибки этих показателей S_r и S_ρ (табл. 5). Первый показатель более точен при нормальном распределении исходных данных, второй — при отклонении распределения от нормального [Плохинский, 1970; Венецкий, Венецкая, 1979]. Количество материала не позволило нам определить характер статистического распределения отдельных организмов в кишечниках лещей, но проведенное ранее изучение этого вопроса на примере ерша Рыбинского водохранилища [Баканов, Кияшко, 1980] показало, что распределение пищи в желудках рыб может соответствовать ее распределению в бентосе, которое, как правило, ненормально. Поэтому можно полагать, что коэффициент Спирмена дает более правдивую информацию. Рассчитывались также коэффициенты детерминации r^2 и ρ^2 (табл. 5), показывающие, какую долю общей вариабельности пищи можно отнести за счет вариабельности соответствующих организмов в бентосе.

Полученные значения коэффициентов корреляции позволяют считать ее достоверной для общего бентоса, суммы хирономид, *Chironomus plumosus*; суммы олигохет и олигохет за вычетом *Isochaetides newaensis*. Величины корреляции средние (0.46—0.64), коэффициент детерминации показывает, что от 21 до 41% общей вариабельности компонентов питания может быть отнесено за счет вариабельности организмов в бентосе. На самом деле корреляция должна быть выше, так как пойманный тралом лещ питался не только в точке его поимки, где отбирались пробы бентоса. Учитывая, что во всех частях изученных биотопов биомасса бентоса была достаточно высокой, лещ мог нагуливаться во время одного периода питания на довольно значительной площади, колебания бентоса на которой привели к снижению коэффициентов корреляции. Эти выводы подтверждаются подсчетами коэффициентов вариации отдельных компонентов питания и бентоса (табл. 6). Основные кормовые объекты — крупные хирономиды и олигохеты, имеющую высокий коэффициент корреляции, показали примерно одинаковую вариабельность в бентосе и в пище леща, второстепенные объекты питания — мелкие хирономиды и моллюски, при высоком коэффициенте вариации в бентосе (72—86%) слабо варьировали в кишечниках леща (12—17%), т. е. эти организмы не избираются, а захватываются лещом случайно вместе с основными компонентами. В целом на основании всех представленных данных

тоса в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. М.: Л.: Наука, 1966, с. 10—15.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. — Тр. биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 32—88.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. О бентосе Белого озера в 1971—1975 гг. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1978, № 38, с. 44—48.

Пидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И., Максимова Л. П., Петров В. В., Саватеева Е. Б., Салазкин А. А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР. — В кн.: Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Л.: ГосНИОРХ, 1968, с. 205—228.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., изд. МГУ, 1970.

Поддубная Т. Л. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 195—213.

Поддубная Т. Л. О потреблении Tubificidae (Oligochaeta) рыбами. — Вопр. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 3, с. 560—562.

Суетов С. В. Потребление рыбами личнок хирономид в аквариальных условиях. — Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1951, т. 3, с. 72—91.

Davies B. R. Wind distribution of the egg of *Chironomus anthracinus* (Zett.) in a shallow, wind-exposed lake (Loch Leven, Kinross). — Freshwater biology, 1976, vol. 6, N 5, p. 421—424.

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ЛЕЩА (*Abramis brama* L.) НА БИОТОПЕ СЕРОГО ИЛА В РАЗНЫХ ПЛЕСАХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Серые илы Рыбинского водохранилища относятся к числу наиболее продуктивных по биомассе бентоса [Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубная и др., 1971]. Их распространение в водохранилище приурочено к глубинам, не подверженным размывающему действию волн, т. е. к руслам затопленных рек, озерных котловин и т. д. [Буторин и др., 1975]. Такие участки служат основным местом пагула леща в возрасте от 9—10 до 15 и старше лет на этапе развития К. Они периодически используются и более молодыми лещами, 5—8-летними, на этапе развития J_2 [Житенева, 1962; Поддубный, 1971].

Данные о питании леща на русловых участках Волжского, Моложского и Шекснинского плесов водохранилища относятся к 1954 г. [Житенева, 1958]. В более поздней работе [Баканов, Стрижникова, 1979] приводятся сведения об изменениях качественного состава пищи леща в Волжском плесе.

Процесс формирования донных отложений Рыбинского водохранилища еще не закончился. По данным грунтовой съемки 1955 г. серые илы занимали 8% площади водохранилища, согласно съемке 1965 г. — 35% площади [Буторин и др., 1975].

В задачу исследования входила оценка питания старших возрастных групп леща на биотопе серого ила русловых участков Волжского и северо-западной части Главного плеса водохранилища.

Данное сообщение — первая попытка возможного анализа причин, определяющих различную интенсивность питания леща в отдельных плесах водохранилища.

Материал и методика

В 1977 и 1978 гг. материал собирался ежемесячно на русле Волжского плеса от о. Коприно до о. Шумаровского; в 1978, 1979 и частично в 1980 гг. — в северо-западной части

[Кузьмина и др., 1979]. Поэтому соотношение серого ила и животных компонентов (по весу) в пищеварительных трактах рыб дает представление об условиях их питания.

Несмотря на присутствие ила и слизи, малошетниковые черви хорошо различались в содержимом кишечника, особенно если биомасса червей на бентопе нагула леща превышала 2—3 г/м². Было установлено, что интенсивность использования олигохет лещом определяется биомассой червей на бентопе нагула, доступностью, связанной со строением рыбы на отдельных этапах развития и сезонно-возрастными особенностями ее поведения.

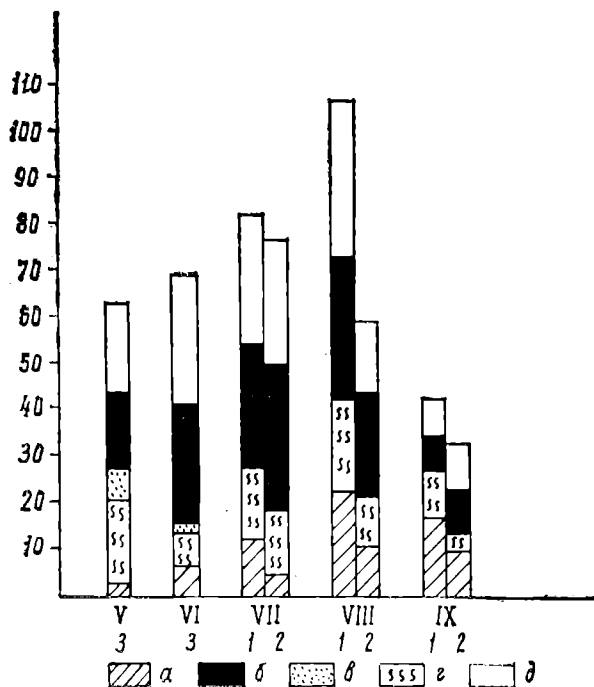


Рис. 2. Содержимое кишечника леща (этап К) на русле Главного плеса. По оси абсцисс: 3 — 1980 г.; остальные обозначения те же, что и на рис. 1

Соотношение личинок хирономид, олигохет, моллюсков и серого ила, а также слизи в содержимом кишечника леща было различным в Волжском и Главном плесах (рис. 1, 2).

В Волжском плесе основу (по весу) содержимого в течение мая—сентября 1977 и 1978 гг. составляли личинки хирономид и олигохеты. Моллюски присутствовали в незначительном количестве. Весовое значение серого ила было подчиненным. Исключением в 1977 г. был июнь, когда серый ил составлял почти половину содержимого кишечника. В 1978 г. серого ила было много в кишечниках рыб в июле и августе (рис. 1).

Общие индексы наполнения кишечника по животным компонентам характеризовались высокими значениями: в 1977 г. они колебались от 36.8 до 73.5‰, в 1978 г. — от 37 до 99‰. Это свидетельствует о хороших условиях откорма леща на сером иле русловых участков Волжского плеса.

Иные условия питания леща на этапе развития К сложились в северо-западной части Главного плеса. Состав пищи рыб этого района был сходен с пищей волжского леща. Однако количество потребленных животных компонентов в среднем за исследованные годы у рыб Главного плеса было почти в 3 раза ниже, чем у рыб Волжского плеса (рис. 3). Иным, чем в Волжском плесе, было и соотношение между животными компонентами и серым илом. В июле и августе 1978 г. ил составлял почти половину содержимого, в эти же месяцы 1979 г. он преобладал в кишечниках. Невысокими были общие индексы наполнения по животным компонентам: в июле—сентябре 1978 г. они колебались от 27.0 до 29.4‰, в июле—сентябре 1979 г. они были еще более низкими — от 11.1 до 20.7‰. Невысокие индексы наполнения по животным компонентам и преобладание в содержимом серого ила свидетельствует о напряженных условиях питания леща в северо-западной части Главного плеса.

Сопоставление результатов анализа питания леща в каждом из районов за 2 года позволяет считать, что отмеченные особенности использования кормовой базы не случайны, а характерны для рыб этих районов. Разница в интенсивности использования кормового бентоса лещом в каждом из районов не связана с их температурным режимом, который в годы наблюдений был сходным (табл. 1).

Судя по опытным уловам, численность леща на 30 мин траления в районе Главного плеса была несколько ниже, чем в Волжском.

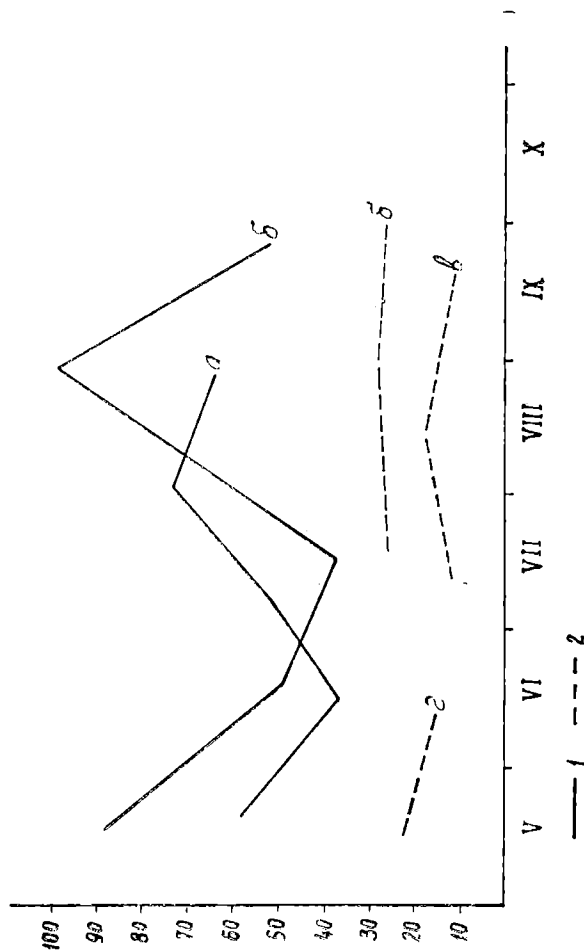


Рис. 3. Общие индексы наполнения кишечника лещей, этап К) по животным компонентам на русле Волжского и северо-западной части Главного плесов. 1 — Волжский плес, 2 — Главный плес;
а — 1977 г., б — 1978 г., в — 1979 г., г — 1980 г.; по оси ординат — индекс наполнения, ‰, по оси абсцисс — месяцы

Среднемесячная температура воды, °С

Месяцы	Переборы (Волжский плес)		Брейтово (Главный плес)	
	1977 г.	1978 г.	1978 г.	1979 г.
IV	1.2	0.7	2.6	0.3
V	1.8	7.9	10.3	10.9
VI	18.3	15.3	15.2	16.8
VII	19.3	18.8	18.4	19.4
VIII	19.0	17.9	16.8	18.8
IX	17.1	13.5	12.3	12.0
X	3.1	4.8	3.9	4.8
XI	0.7			

Уровень потребления животных компонентов лещом коррелирует с биомассой бентоса исследуемых районов [Житенева, Бакапов, наст. кн.].

Попытаемся проанализировать факторы, которые могут оказать влияние на биомассу бентоса и интенсивность питания леща в каждом из плесов водохранилища.

Плеса водохранилища, в том числе Волжский и Главный, характеризуются обособленными водными массами, имеющими различные показатели цветности и прозрачности, мутности, электропроводности, жесткости, содержания органического вещества, а также различную интенсивность развития фито- и бактериопланктона, зоопланктона [Фортунатов, 1959; Буторин, 1969; Рыбинское водохранилище, 1972].

Границы водных масс не постоянны — они особенно изменчивы в районе северо-западной части Главного плеса, где в зимний и весенний периоды наблюдаются водные массы Моложского плеса, летом и осенью водные массы Главного плеса [Буторин, 1969].

Физико-химические показатели водных масс определяются характером водосбора каждого из плесов. Водосбор южного Волжского плеса отличается большей сельскохозяйственной освоенностью, меньшей увлажненностью почв и заболоченностью территории, меньшей залесенностью по сравнению с водосбором Моложского и Главного плесов [Рыбинское водохранилище, 1972].

Основными источниками грунтообразующих материалов в водохранилище служат сток взвешенных наносов рек, размыв берегов и дна, развитие фитопланктона и высшей водной растительности [Буторин и др., 1975].

Водные массы Волжского плеса характеризуются наиболее высоким (95 мг/л в 1962 г.) количеством взвесей, поступающих со стоком рек в весенний период. В этот период в западной части Главного плеса количество взвесей значительно меньше — 12 мг/л . Весенний сток наряду с другими показателями определяет интенсивность грунтообразования в отдельных плесах водохранилища.

С весенним стоком в водные массы Волжского плеса поступает в 2 раза больше фосфора — 79 мкг P/л , чем в воды Главного плеса 40 мкг P/л . Содержание общего азота в весенний период в волжских водах достигает 1.55 мг/л , что почти в 2 раза превышает его содержание в воде северных рек — 0.85 мг/л , формирующих воды Главного плеса. Примерно половина фосфора и азота, поступающих в Волгу с весенним стоком, может быть отнесена за счет большей окультуренности и освоенности волжского водосбора по сравнению с водосбором северных рек, сохранившим свой природный характер [Драчев и др., 1976].

Повышенное содержание биогенных элементов в водных массах Волжского плеса по сравнению с Главным определяет и наиболее высокую биомассу диатомовых и синезеленых водорослей в первом — 6.5 г/м^2 . В Главном плесе она составляет $0.7\text{—}1.8 \text{ г/м}^2$. Наблюдается постоянный рост биомассы фитопланктона в Волжском плесе с 1.5 г/м^2 в 1953—1954 гг. до 6.5 г/м^2 в 1974—1976 гг. [Волга и ее жизнь, 1978].

Численность бактерий также достигает наибольшей величины в Волжском плесе — 1.50 млн в 1 мл , а в районе Главного плеса — $1.32\text{—}1.36 \text{ млн}$ в 1 мл . В иловых отложениях Волжского плеса (район г. Мологи) численность бактерий в среднем за 1968 г. составляла 0.9 млрд. в 1 г сырого ила , тогда как в рассматриваемом районе Главного — 0.7 млрд. [Рыбинское водохранилище, 1972].

Определенные различия отмечаются и в биомассе зоопланктона рассматриваемых плесов водохранилища. Средняя биомасса за период с 1970 по 1971 г. в Волжском плесе составляла 1.25 г/м^3 , в Главном — 0.94 [Волга и ее жизнь, 1978]. Биомасса бентоса Волжского плеса на протяжении всего периода существования водохранилища характеризовалась более высокими величинами, чем в других плесах [Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубная и др., 1971]. В 1977 г. биомасса бентоса на сером иле в Волжском плесе за период с мая по сентябрь в среднем составляла 22.91 г/м^2 (табл. 2).

В северо-западной части Главного плеса на местах нагу-

Таблица 2

Биомасса бентоса на русле Волжского плеса в 1977 г.¹, г/м²

Дата	5 V	20 V	16 VI	6 VII	3 VIII	1 IX
Хирономиды	14.8	5.3	8.9	6.7	9.0	12.9
Олигохеты	19.1	17.0	10.6	9.9	8.2	10.3
Моллюски (Pisidium)	0.9	1.2	0.5	0.8	0.5	0.4
Общий бентос	34.9	23.6	20.0	17.1	17.7	23.7

¹ Данные по биомассе бентоса любезно представлены А. И. Бакановым.

ла леща в 1978 г. биомасса бентоса была в 4 раза ниже, в среднем 5.22 г/м² (табл. 3).

Таблица 3

Биомасса бентоса на русле северо-западной части Главного плеса в 1979 г.¹, г/м²

Дата	22 V	21 VII	16 VIII	18 IX
Chironomus plumosus	4.51	1.60	1.04	2.72
Олигохеты	1.90	2.26	9.05	3.44
Моллюски (Pisidium)	0.78	0.07	0.05	0.66
Общий бентос	7.19	3.93	4.14	6.82

Приведенные данные свидетельствуют о более высоком уровне продукционных процессов в Волжском плесе по сравнению с Главным, что в свою очередь определяет и лучшие условия питания леща в первом.

При исследовании питания леща на русловых участках Моложского плеса в 1954 г. (куда по предварительному районированию входил северо-западный участок Главного плеса) индексы наполнения кишечника рыб по животным компонентам в июле, августе—сентябре, октябре колебались от 12 до 16‰, тогда как в Волжском плесе их значения были выше — от 5.1 до 43‰ [Житенева, 1958]. Эти показатели согласуются с современными индексами потребления животных компонентов леща Главного и Волжского плесов. Хотя

¹ Данные по биомассе бентоса любезно представлены А. И. Бакановым и В. И. Бисеровым.

у леща Волжского плеса с 1954 г. произошел значительный рост индексов по животным компонентам, а у леща Главного это повышение по сравнению с 1954 г. оказалось незначительным.

Можно полагать, что в плесах водохранилища под влиянием гидрофизических и гидрохимических параметров водных масс и их различной биологической продуктивности формируются донные отложения со специфическим составом минеральных и органических соединений, определяющих в пределах однотипных грунтов их разноразнообразие, от которой зависит биомасса бентоса и интенсивность питания рыб. Это подтверждается полученными данными, согласно которым на биотопе серого и русловых участков Волжского плеса интенсивность питания леща на этапе развития К при сходном составе пищи была в среднем в 3 раза выше, чем на сером или русловых участках северо-западной части Главного плеса.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. В. Химический состав детрита Рыбинского, Угличского и Ивановского водохранилищ. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1959, № 5, с. 37—39.

Баканов А. И., Стрижникова Л. Н. О связи между изменениями кормовой базы и питанием леща *Abramis brama orientalis* Berg в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — Вopr. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 1 (114), с. 134—141.

Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969.

Буторин Н. В., Зимина Н. А., Кудрин В. П. Закономерности формирования грунтового комплекса верхневолжских водохранилищ. — Матер. Всесоюз. науч. конф. по проблемам комплексного использования и охраны водн. ресурсов басс. Волги, 1975, Пермь, вып. 1, с. 187—189.

Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978.

Драчев С. М., Былинкина А. А., Трифонова Н. А., Кудрявцева Н. А. Влияние антропогенных факторов на содержание биогенных элементов и солевой состав водохранилищ Волги. — В кн.: Биологические и продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 18—24.

Житенева Т. С. О питании леща Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1958, вып. 3, с. 259—272.

Житенева Т. С. Некоторые особенности поздних этапов развития леща (*Abramis brama orientalis* Berg) Рыбинского водохранилища. — Вopr. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 2 (23), с. 316—324.

Житенева Т. С. К методике количественного учета олигохет в пище леща верхневолжских водохранилищ. — Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. 1971, № 6, с. 49—51.

Житенева Т. С., Баканов А. И. Оценка кормовой базы и пита-

ния старших возрастных групп леща Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Наст. кн.

Кузьмина В. В., Лисицкая Н. Б., Половкова С. Н., Силкина Н. П., Баканов А. И. Биохимический состав некоторых кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 44, с. 56—59.

Кудрин В. П. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1 (4), с. 25—37.

Мордухай-Болтоной Ф. Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1955, вып. 2, с. 32—88.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972.

Сорокин Ю. И. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1958, вып. 3, с. 89—111.

Поддубная Т. Л., Митропольский В. И., Шилова А. И., Зеленцов Н. И. Донная фауна Рыбинского водохранилища по материалам 1968 г. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971, с. 42—56.

Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах, Л.: Наука, 1971.

Фортунов М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима. — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1959, вып. 2 (5), с. 246—357.

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ПИТАНИЯ ЕРША (*Acerina cernua* L.) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Суточная ритмика активности и питания представляет собой важную адаптацию к обитанию в конкретных условиях с характерными для них изменениями биотических и абиотических факторов внешней среды [Мантейфель и др., 1965]. Важнейшими биотическими факторами являются те, которые складываются в системе триотрофа. Они отражают взаимоотношения рыбы-потребителя с кормовыми организмами и ее оборонительные реакции.

Задачей настоящей работы было сравнение суточных ритмов питания ерша на двух различных биотопах Рыбинского водохранилища с целью детализации представлений об указанных связях.

Первый из биотопов — это защищенное побережье с глубинами от 0,5 до 2 м; второй — батналь водоема (бывшее русло р. Волги) с глубинами 16—18 м. Разница в глубинах определяет и характер изменения освещенности на этих биотопах. В побережье у дна освещенность на протяжении суток меняется от десятых долей до сотен люксов. В батнали водоема глубже 6 м освещенность постоянна и не превышает десятых и сотых долей люкса.

Для характеристики суточного ритма питания ерша проведено 2 суточных станции в закрытом побережье литорали и 8 суточных станций — в зоне активного илонакопления, в батнали водоема. Всего просмотрено содержимое 841 желудка ершей. Рыб ловили в побережье сетями с набором ячеи 12, 14 и 18 мм и длиной 25 м, а в батнали водохранилища — тралом с горизонтальным раскрытием 12 м, вертикальным — 2 м и шагом ячеи в кутке 6 мм. Пробы отбирались круглосуточно, через каждые 4 ч. Материалы по питанию рыб обрабатывались согласно методике, изложенной в «Методическом пособии по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях» [1974]. Освещенность измеряли люксметром Ю-16 с селеновым фотоэлементом.

Участки, на которых проводились исследования — наиболее продуктивные зоны водоема, где нагуливаются основные промысловые виды рыб [Поддубный, 1971]. Анализ распределения ерша по водоему показал, что в водохранилище участки с его повышенной плотностью чередуются с резко обедненными районами. Наиболее заселенными оказались именно высокопродуктивные станции литорали и батпали, где плотность ерша на 1 га в среднем равна соответственно 93 и 863 экз./га. В то же время на других станциях водохранилища плотность его колеблется от 9 до 33 экз./га.

Некоторые сведения о суточном ритме питания ерша приведены в статьях О. А. Ключаревой [1960], И. А. Брусониной [1966], В. Д. Спановской и Е. А. Задорожной [1971]. Авторы приходят к выводу, что ерш питается большую часть суток, снижая интенсивность откорма ночью и днем. Ранее было показано, что в прибрежье суточный ритм питания ерша четко выражен [Княшко, 1978]. Характер изменения накормленности в течение суток в начале и в конце июля одинаков. После захода солнца в 21 ч только отдельные особи имели в желудках пищу (в уловах 70—90% рыб с пустыми желудками). Активное питание ершей начиналось после 23 ч. Накормленность увеличивалась вплоть до 5 ч, т. е. скорость захвата пищи преобладала над скоростью ее переваривания. Количество пустых желудков в этот отрезок времени снизилось до единиц процентов (рис. 1). Пищевой комок был слабо переварен (I и II стадии переваренности). После 5 ч величина индексов наполнения резко уменьшалась, что свидетельствовало о конце откорма. Днем накормленность оставалась практически на этом уровне, т. е. происходил процесс не только переваривания пищи, но и ее захват. В желудках наряду с остатками пищи встречались организмы в I стадии переваривания.

Следовательно, в суточном ритме питания ерша в прибрежье отмечена четкая закономерность — возрастание накормленности с 23 до 5 ч утра, затем резкое уменьшение пищевой активности рыб в течение дня. При этом в период интенсивного захвата пищи и последующего переваривания индексы наполнения статистически достоверно отличаются между собой по I порогу достоверности. Днем различия средних индексов наполнения недостоверны.

В течение суток пища ерша была однородна. В начале июля ведущая роль в пищевом комке принадлежала личинкам *Chironomus*, в конце — *Glyptotendipes*, *Endochironomus*.

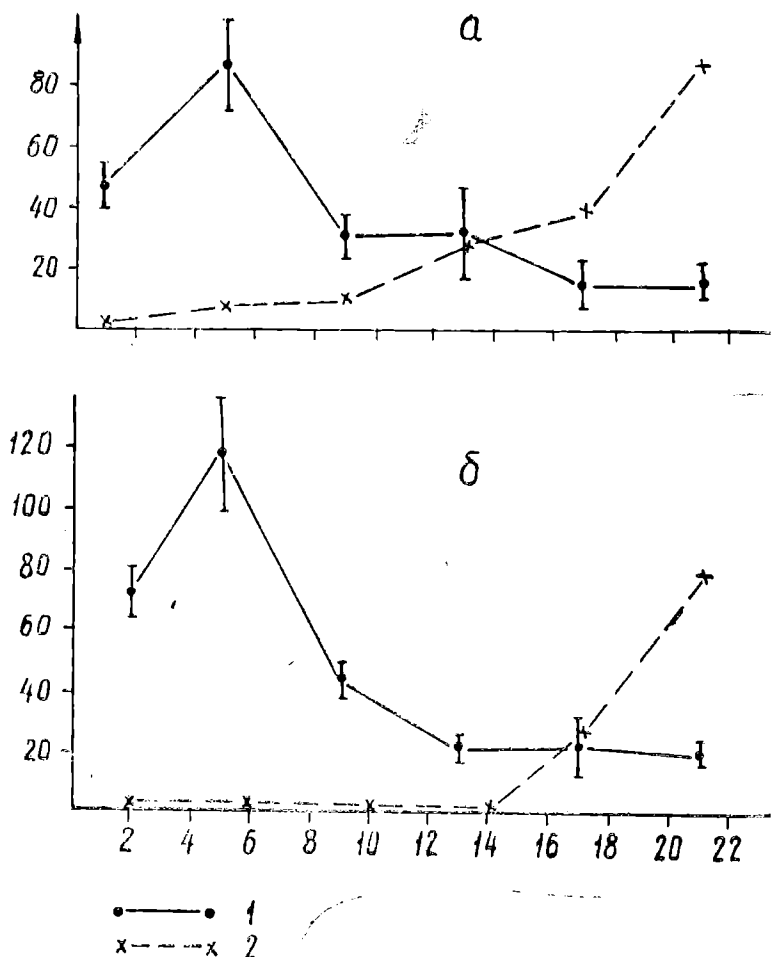
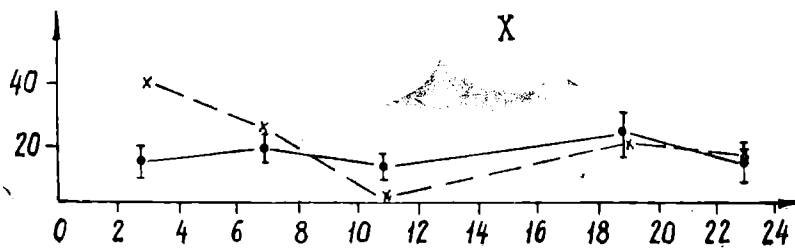
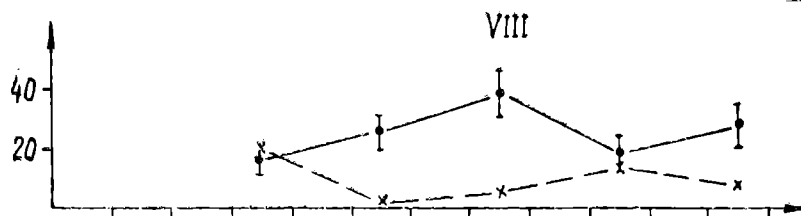
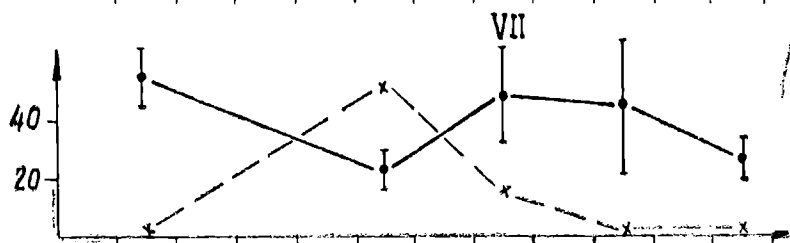
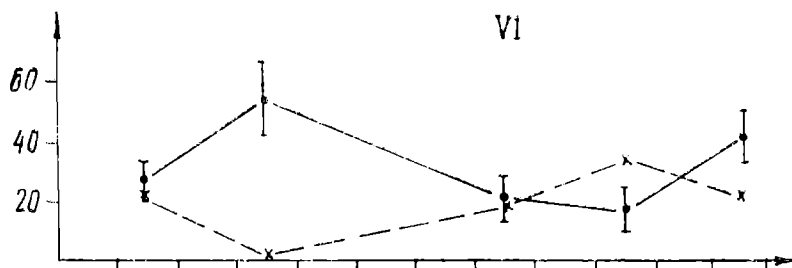
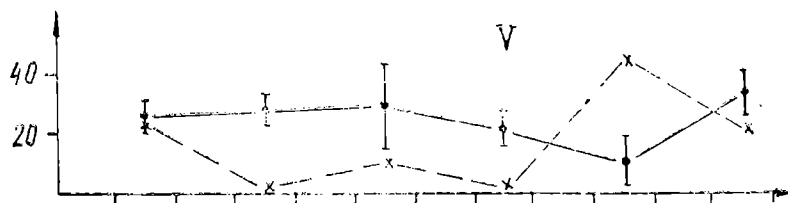


Рис. 1. Изменение интенсивности питания ерша в возрасте 2+—4+ в течение суток в прибрежье
 а — начало июля, б — конец июля; 1 — индексы наполнения желудков,
 2 — пустые желудки, %; по оси ординат — индексы наполнения желудков, ‰, пустые желудки, %, по оси абсцисс — время, час.

Суточный ритм питания ерша в батнали водоема на глубине 16—18 м носил иной характер. Пять суточных станций, проведенных с мая по октябрь 1973 г., и 2 станции в июле и октябре 1977 г., не показали какой-либо определенной закономерности в изменениях интенсивности питания ерша во времени. В мае, августе и октябре 1973 г. накормленность ершей в разное время дня и ночи оставалась практически постоянной. Различия между индексами наполнения у рыб, выловленных в течение суток, недостоверны. Несколько иная картина наблюдалась в июле и июле. В эти месяцы у рыб отмечена большая вариабельность средних индексов наполнения желудков. Средняя накормленность колебалась от 13 до 53‰, а в отдельных случаях величины ее достоверно отличались между собой по 1 порогу вероятности. Рыбы с пустыми желудками присутствовали в уловах постоянно, независимо от времени суток (рис. 2, а). Следует отметить интересную особенность поведения ерша. Траления в среднем горизонте показали, что иногда часть его популяции (главным образом молодые особи) поднимаются в толщу воды. Их пища, как правило, по составу отличалась от пищи рыб, пойманных у дна, или же желудки особей были пустыми. В мае, июне, например, ерши, выловленные донным тралом, на 90% питались бентосными животными, а у рыб из среднего горизонта содержимое желудков более чем на 40% по весу состояло из планктонных рачков. В июле ерши поднимались в толщу воды за совершающими вертикальные миграции планктерами (в частности *Leptodora*) и куколками хирономид.

Интенсивность откорма в этот год была невысокой. Накормленность не превышала 60‰ и среднесуточный индекс наполнения в разные месяцы колебался от 18 до 33‰. Такой характер суточного ритма питания ерша в батнали водоема в год с низкой интенсивностью питания. Не изменился суточный ритм и в 1977 г., когда индексы наполнения у ерша были высокими. Суточные наблюдения за питанием ерша в июле и октябре 1977 г. позволили установить, что и при высокой накормленности (средний индекс наполнения не снижался ниже 120‰) характер откорма был прежним (рис. 2, б). На протяжении суток накормленность менялась, но различия в величине ее были недостоверны. Пища в июле состояла в основном из куколок хирономид, а в октябре из личинок хирономид.

Таким образом, прямые наблюдения в водоеме за суточным ритмом питания ерша на разных биотопах подтвердили положение Б. П. Мантейфеля и др. [1965] о том, что харак-



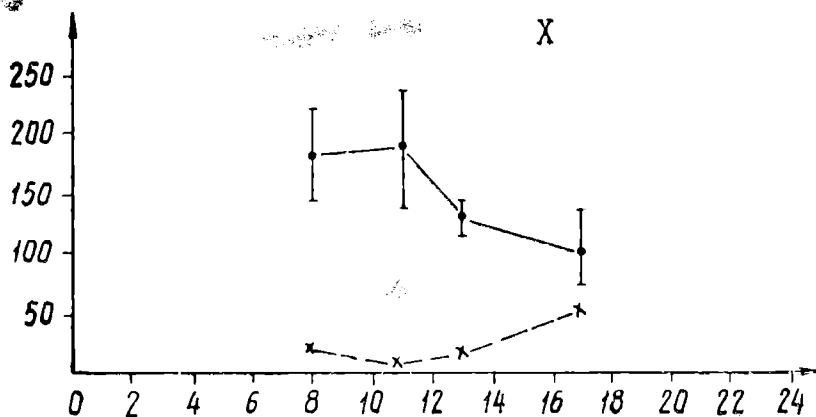
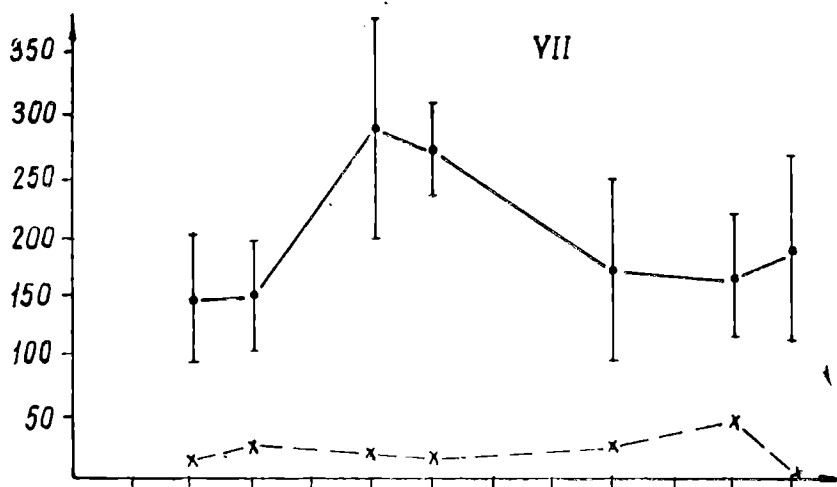


Рис. 2. Изменение интенсивности питания ерша в возрасте 2+—4+ в течение суток на бывшем русле Волги
 а — 1973 г., б — 1977 г., римские цифры — месяцы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

тер суточных ритмов питания есть адаптация популяции к изменяющимся абиотическим и биотическим факторам среды и позволили глубже раскрыть его содержание. Если учесть, что ерш — вид с сумеречно-ночным типом двигательной активности, то становятся понятными различия суточного ритма его питания на исследованных биотопах. В батнали слабая освещенность делает ерша недоступным для хищников сумеречно-дневного типа (щука, окунь), а сумеречно-ночной хищник судак, обитатель пелагиали, способен потреблять часть популяции ерша, поднимающуюся в толщу воды. Только ночной хищник налим может свободно питаться ершом на этом биотопе. В связи с этим оборонительные рефлексы ерша заторможены. В то же время высокая поисковая способность позволяет ему находить пищу практически в полной темноте и питаться круглосуточно [Суетов, 1939; Карзинкин, 1952].

В прибрежье ситуация, в которой находится ерш, иная. Меняющаяся освещенность в течение суток и присутствие здесь хищников сумеречно-дневного типа определяют его суточный ритм пищевой активности. В светлое время суток при освещенности в десятки и сотни люксов ерш питается малоинтенсивно, что, несомненно, является защитной адаптацией против дневных хищников. Интенсивный захват пищи наблюдается у ерша в самое темное время суток с 23 до 3 ч утра.

В связи с изложенным представляют особый интерес количественные характеристики питания ерша на этих биотопах. Подсчет суточных рационов по методу А. В. Коган [1963] показал, что на биотопах высокой кормности (продуктивные зоны литорали и батнали), суточные рационы в период откорма могут отличаться в 2 — 3 раза. Например, в прибрежье ерш за сутки съедает корма 2.8 — 3.7% от веса тела, в то время как на русле его суточный рацион составляет 7.7%. Вместе с тем на русле в год с низкой интенсивностью питания (таким был 1973 г.) суточные рационы ерша колебались в пределах от 0.7 до 1.3% от веса тела.

Таким образом, суточный ритм питания ерша, а отсюда и количество корма, съедаемое за сутки на разных биотопах Рыбинского водохранилища, определяется спецификой биотопа. На продуктивных серых илах ерш, питаясь круглые сутки, съедает корма в 2 — 3 раза больше, чем в прибрежье. Так как серые илы являются местом нагула основного промыслового вида — леща, то можно предположить, что в годы с высокой численностью и интенсивностью питания ерша он может оказывать заметное влияние на состояние кормовой базы.

- Бруссынина И. А. Питание муксуна и ерша из Обской губы. — В кн.: Биология промысловых рыб нижней Оби. Свердловск, 1966, с. 55—64.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952.
- Княшко В. И. Суточный ритм питания и рацион ерша Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1978, № 38, с. 75—78.
- Ключарева О. А. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. заповедн., 1960, вып. 6, с. 159—253.
- Коган А. В. О суточном рационе и ритме питания леща Цимлянско-го водохранилища. — Вopr. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 2 (27), с. 319—325.
- Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С., Павлов Д. С. Суточные ритмы питания хищных рыб Рыбинского водохранилища. — В кн.: Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, 1965, с. 2—83.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974.
- Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971.
- Спановская В. Д., Задорожная Е. А. О суточном ритме питания ерша в Можайском и Угличском водохранилищах. — В кн.: Комплексные исследования водохранилищ. М.: МГУ, 1971, вып. 1, с. 226—231.
- Сустов С. В. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 7. Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1939, вып. 22, с. 241—247.

ПИТАНИЕ КОРЮШКИ (*Osmerus eperlanus* L.) В ПЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД

Трофическим взаимоотношениям принадлежит ведущая роль в биопродукционных процессах любой экосистемы и поэтому они заслуживают глубокого и всестороннего изучения.

Литературные данные о питании корюшек в перестовый период скудны и отрывочны [Beshman, 1942; Kuhl, 1970].

Задача настоящей работы состояла в изучении особенностей питания корюшки в период переста. Наши наблюдения проводились в 1970 и 1971 гг. на озерных и речных нерестилищах Рыбинского водохранилища. Были сделаны три суточные станции — одна в р. Сутке в конце апреля и две в озерной части Волжекого плеса в 1-й декаде мая.

Проанализировано питание 1232 экз. рыб. В апреле при температуре воды на речном нерестилище 7—9° численность планктонов была незначительна, а их средняя биомасса составляла 0.03 г/м³. Из 11 взятых проб планктона в 4 животные отсутствовали, в остальных встречались единичные экземпляры науплиальных и копеподитных стадий веслоногих (*Cyclops*, *Acanthocyclops*), а также *Bosmina longispina*. При столь незначительной концентрации зоопланктона основу питания корюшки составляли личинки различных видов хирономид (табл. 1), из которых в пищевом комке преобладали *Limnochironomus* (54,2%) и *Polypedilum* (40,8%), встречались также *Anatopynia* и первые стадии *Chironomus plumosus*. В очень небольшом количестве корюшка в это время использовала веслоногих *Cyclops*, *Acanthocyclops* и личинок жука-плавунца.

На озерном нерестилище состав пищи корюшки был несколько иным. Доля личинок хирономид в ее рационе заметно снизилась, а значение веслоногих ракообразных (*Acanthocyclops*) возросла. Встречались в ее желудках науплиальные и копеподитные стадии веслоногих (*Heterocope*, *Eurytemora*, *Mesocyclops*), ветвистоусые *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, и из личинок хирономид в небольшом количестве — *Limnochironomus*, *Anatopynia*, *Cryptopus*, *Endochironomus*, *Polypedilum*).

Характер питания корюшки в 1971 г. практически не изменился (табл. 1).

Таблица 1

Состав пищи корюшки в период нереста, % по весу

Формозные организмы	Речной плес	Озерный плес	
	IV 1970 г.	V 1970 г.	V 1971 г.
<i>Limnochironomus</i>	54.2	2.4	—
<i>Anatopia</i>	2.2	0.01	—
<i>Polypedilum</i>	40.8	0.04	—
<i>Orthocladinae</i>	—	1.5	—
<i>Tanytarsus</i>	—	8.2	—
<i>Glyptotendipes</i>	—	0.09	—
<i>Procladius</i>	—	0.01	—
<i>Endochironomus</i>	—	0.06	—
<i>Cryptotopus</i>	—	0.01	—
<i>Chironomus pl.</i>	0.1	—	—
<i>Pelopia (tanypus)</i>	—	—	0.15
<i>Bosmina</i>	—	—	0.2
<i>Ceriodaphnia</i>	—	0.01	—
<i>Ostracoda</i>	—	0.06	0.35
<i>Cyclops. Acanthocyclops</i>	1.3	71.6	89.3
<i>Copepodit</i>	—	16.0	4.3
<i>Nauplii</i>	—	0.01	—
<i>Heterocope</i>	—	—	0.05
<i>Eurytemora</i>	—	—	4.0
<i>Mesocyclops</i>	—	—	0.7
Остатки растительности	—	—	0.65
Личинки жука-плавунца	1.4	—	—

Пищевое поведение и интенсивность питания корюшки на нерестилищах неодинаковы и зависят прежде всего от состояния половых продуктов отдельных особей.

В р. Сутке нерест корюшки начался 23 апреля. В период наблюдений значительная часть особей уже отнерестилась. Последние в уловах в различные часы суток составляли от 23.5 до 44.5% (табл. 2).

Среди них встречались особи, отнерестившиеся за 1 — 4 дня до срока их ловли. Этим объясняется большое различие пищевой активности рыб. Многие из них имели пустой желудочно-кишечный тракт, ими, вероятно, были рыбы, отнерестившиеся в предшествующие сутки и еще не начавшие откорм. В отдельных пробах число голодных особей достигало 87.5% (табл. 3). Индексы наполнения кишечника рыб колебались от 1.0 до 107.0‰, а их средние величины (для рыб, питав-

Таблица 2

Уловы корюшки с различными стадиями зрелости половых продуктов на нерестилищах (в среднем на одно 5-минутное траление)

Показатели	Место	Часы суток					
		1—2	4.30—5.30	9—10	13—14	16.30—17.30	21—22
12—13 V 1970 г., температура воды 8. 2°, озерная часть							
Улов на одно траление, средн. макс.	русло	31	47	23	45	31	29
	пойма	444	36	114	39	157	45
Рыбы с данной стадией зрелости половых продуктов, %	♀ VI	75.4	58.6	42.5	29.3	26.5	78.2
	♀ V	52.9	20.0	60.9	31.1	70.0	60.0
	♀ I	18.3	31.4	38.8	10.3	1.5	18.7
	♀ I	24.5	35.6	13.0	20.3	25.0	10.0
	♀ I	6.3	10.0	18.7	60.4	72.0	3.1
	пойма	22.6	44.4	6.1	48.6	5.0	30.0

12—13 V 1971 г., температура воды 11.4°, озерная часть

Улов на одно траление, средн. макс.	русло	47	13	43	5	11	11
	пойма	68	30	75	13	29	25
Рыбы с данной стадией зрелости половых продуктов, %	♀ VI	84	19	7	8	13	1
	♀ V	51.8	71.0	—	12.5	56.2	53.0
	♀ V	60.7	53.2	57.2	12.4	38.5	—
	♀ I—II	48.2	29.0	—	50.0	37.3	8.1
	♀ I—II	39.3	42.8	42.8	37.6	30.8	100
	пойма	—	—	—	37.5	6.5	8.9
	пойма	—	—	—	50.0	30.7	—

28—29 IV 1970 г., температура воды 8.2°, р. Сутка

Улов на одно траление,		60	91	188	356	123	51
Рыбы с данной стадией зрелости половых продуктов, %	♀ VI	42.6	33.4	41.7	23.5	33.3	44.5
	♀ V	36.8	46.5	41.7	44.5	51.8	44.5
	♀ I—II	10.6	20.1	16.6	32.3	4.9	11.0

шихся планктоном и хирономидами) в различные часы суток составили соответственно 10.1 и 62‰. Встречались единичные экземпляры крупных самок корюшки, у которых в желудках были годовики плотвы, язя.

Высокие индексы наполнения кишечника наблюдались у рыб, отнерестившихся, вероятно, в предшествующие дни.

Самки сметка с половыми продуктами в IV стадии зрелости

Количественная характеристика питания корюшки различных стадий зрелости половых продуктов в нерестовый период

Стадии зрелости половых продуктов	Часы суток					
	1—2	4.30—5.30	9—10	13—14	16.30—17.30	21—22

12—13 V 1970 г. озерная часть

♀ V	1*	59.6	51.4	55.0	65.8	86.2	71.8
	2*	28.6	47.8	18.7	57.7	23.6	10.6
♀ V	1*	61.2	65.9	53.8	61.5	57.2	66.5
	2*	46.2	85.0	1.2	41.1	33.4	1.2
♀ I—II	1*	107.6	30.0	103.8	74.6	44.5	89.7
	2*	3.6	20.0	—	17.6	—	2.3

12—13 V 1971 г. озерная часть

♀ VI	1*	60.1	44.7	3.8	153.0	64.9	85.0
	2*	3.3	27.8	—	—	15.4	—
♀ V	1*	37.3	36.5	62.3	54.0	46.4	59.0
	2*	47.0	80.0	28.5	84.6	33.3	25.0
♀ I—II	1*	—	—	141.2	102.8	82.1	—
	2*	—	—	—	—	—	—

28—29 IV 1970 г., р. Сутка

♀ VI	1*	29.4	34.9	18	10.1	62.0	38.6
	2*	70.0	22.3	81.9	87.5	66.8	41.6
♀ V	1*	33.8	54.0	25.0	35.0	35.0	50.5
	2*	—	8.3	71.4	77.1	71.5	33.3
♀ I—II	1*	20.7	34.9	38.2	60.2	70.4	83.0
	2*	—	—	—	—	—	—

Примечание. 1* индекс наполнения питавшихся рыб, ‰.

2* — рыбы с пустыми желудками, %.

встречались единично и всегда с пищей в желудочно-кишечном тракте.

У самок с текущими половыми продуктами небольшое количество пустых желудков наблюдалось с 9 до 17 ч. Индексы их наполнения в течение суток изменялись от 25 до 54 ‰. Пищевые организмы (главным образом хирономиды) находились только в III — IV стадии переваривания, это означало, что они были съедены на 1 — 1.5 суток до нереста.

На озерных нерестилищах в оба наблюдаемых года нерест начался 6 мая. Поэтому ко времени проведения суточных наблюдений (12 — 13 мая) значительная часть рыб уже отнерестились. В отдельных пробах число таких особей колебалось от 1.5 до 84% и в большинстве случаев составляло больше 50% (табл. 2).

В период нереста так же, как и во время нагула, корюшка в течение суток мигрирует с русла на пойму и обратно. Наибольшие ее скопления на пойменном участке (непосредственно на нерестилище) наблюдаются в полночные часы. Хувер (Hoover, 1963) у пресноводной корюшки отмечал 2 подхода для икрометания в течение ночи — между 22 — 23 и 0 — 1 ч. Возможно, именно в эти периоды происходит нерест и у рыбинской корюшки в озерной части, так как в указанное время отловленные особи были преимущественно с пустыми желудками.

Как и на речном нерестилище, корюшки, отловленные сразу после нереста, почти не питались, а у особей, отнерестившихся задолго до их поимки, индексы наполнения желудков были высокими и достигали 160‰. Наиболее интенсивно корюшки питались во второй половине дня.

У текущих рыб, с половыми продуктами на V стадии зрелости, индексы наполнения желудков в исследуемые годы существенно не отличались и колебались от 38.5 до 66.5‰. Пища в желудках находилась в III — IV стадиях переваренности, т. е. была заглочена до икрометания. Часть рыб имела пустые желудки.

Неполово зрелые годовики, встречавшиеся на нерестилищах, активно питались и имели высокие индексы наполнения желудков (табл. 3). В р. Сутке их максимальные величины достигали 70.4—83.0‰; в озерном плесе и в 1970 и 1971 г. превосходили 100‰. Судить о суточном ритме питания корюшек по индексам наполнения желудков не представляется возможным, так как время переваривания кормовых организмов весной при низких температурах превышает 8—10 суток. Судя по тому, что в 16—21 ч. пища в желудках корюшек находилась в I—II и II—III стадиях переваренности, рыба кормилась в светлое время суток, большей частью во 2-й половине дня. О высокой пищевой активности неполовозрелых корюшек говорит и почти полное отсутствие особей с пустыми желудками (табл. 3).

Таким образом, корюшка в нерестовый период активно питается с перерывом в несколько часов и время нереста. Относ-

рестившиеся в ночное время особи начинают активный откорм сразу же в утренние и дневные часы.

Наиболее интенсивно на протяжении всего нерестового периода питаются присутствующие на нерестилищах неполовозрелые корюшки. Кормятся они в светлое время суток и наиболее активны во 2-й половине дня.

ЛИТЕРАТУРА

Bechman W. G. Length—weight relationship, age sex ratio food habits of the smelt (*Osmerus mordax*) from Crystal Lake, Berzie Country, Michigan. — *Copeia*, 1942, N 2, p. 203—206.

Hoover E. E. The spawning activites of the fresh water smelt with special reference te the sex ratio. — *Copeia*, 1936, N 2, p. 142—145.

Kuhl H. Nahrung santersearchungen am Stint (*Osmerus eperlauns* L.) in Elbe. — *Muridun-gagebiet*. — *Arch. Fischereiwiss.*, 1970, Br. 21, N 3, p. 222—232.

О ПИТАНИИ И РОСТЕ ЛАДОЖСКОЙ КОРЮШКИ В ПРУДАХ

Многочисленные популяции пресноводных корюшек, характеризующихся различными биологическими особенностями, в том числе неодинаковой продолжительностью жизни, объединяются в два типа — собственно корюшек и «снетков». Корюшки, обитающие в Ладожском озере, отличаются наибольшей продолжительностью жизни — 7—9 лет. На первом году они питаются только планктонными рачками и растут медленно. На втором—четвертом годах, когда в их пище появляются мизиды, гаммариды и рыба, темп роста корюшек увеличивается. Созревание воспроизводительной системы у ладожских рыб впервые происходит на втором—третьем и даже четвертом годах [Архипцева, 1956].

В Белом озере корюшки быстро растут на первом году жизни, питаются тоже рачковым планктоном, и раньше достигают половой зрелости. Живут они всего 2—3 года. Особи с коротким жизненным циклом относятся к популяциям «снеткового» типа [Белянина, 1965; Лапин, 1971 и др.].

Для многих видов рыб, в том числе и для корюшек, показано, что темп роста особей на первом году жизни и время наступления у них половой зрелости влияют на продолжительность жизни рыб [Белянина, 1971; Кошелев, 1971; Спановская и Григораш, 1977 и др.]. Многолетний анализ возрастной структуры белозерского снетка показал, что в некоторые годы, когда наблюдалось замедление темпа роста молоди и созревание ее воспроизводительной системы, продолжительность жизни рыб удлинялась до 4 лет. При этом в популяции происходило накопление особей старше 2 лет, что придавало ей черты корюшкового типа [Иванова, 1980].

Проникновение белозерского снетка в водохранилища волжского каскада показало, что отличительные признаки популяций двух типов генетически не закреплены. При изменении условий обитания рыбы «снетковой» популяции приобрели черты собственно корюшек: в Рыбинском водохранилище у них удлинилась продолжительность жизни, усложнилась

размерно-возрастная структура самой популяции и т. д. [Иванова и др., 1969; Володин и др., 1974].

Для изучения влияния условий обитания на темп полового созревания и характер роста рыб отдельных популяций нами была предпринята попытка выращивания личинок и мальков ладожской корюшки в экспериментальных прудах. Проведенные исследования показали, что температурный режим и кормность водоема в период личиночного развития рыб влияют на длительность протоплазматического роста ооцитов, т. е. на темп первого полового созревания корюшек [Иванова, Володин, 1981].

В задачу настоящей работы входило изучение экологии питания молодежи ладожской корюшки в хорошо прогреваемых водоемах с более обильной кормовой базой, чем в Ладожском озере. Цель исследования — выяснение влияния высокой концентрации корма на характер роста и жиронакопления у корюшек.

Использовалась икра ладожской корюшки, полученная 3 мая 1978 г. на неводной тоне в р. Волхов от 3 и 4-летних производителей. Длина тела самок колебалась от 120 до 182 мм, вес — от 11 до 53 г, самцов, соответственно, от 111 до 136 мм, и от 7 до 16 г. После искусственного оплодотворения и инкубации икры в лабораторных условиях, выклюнувшиеся эмбрионы пересадили в 2 пруда — выростной и зимовальный, по 5 тыс. шт. в каждый. Выростной пруд был земляным, в нем к концу лета довольно сильно развилась водная растительность. Площадь выростного пруда составляла 0,08 га, глубина в течение лета поддерживалась в пределах 1 м. Термический режим соответствовал естественным колебаниям температуры в природе. Зимовальный пруд с бетонированными стенками и ложем был совершенно лишен растительности и имел площадь 0,04 га и глубину около 2,5 м. За счет постоянной подпитки артезианской водой в нем сохранялась более низкая температура воды, чем в выростном (рис. 1).

Для контроля за ростом и питанием сеголетков оба пруда облавливали 1 раз в месяц, сначала сетью Кори, потом мальковой волокушей. Одновременно с помощью 5-литрового планктобатометра и сети Джели отбирали пробы зоопланктона для определения состояния кормовой базы прудов. Исследование содержимого кишечника молодежи и планктонных проб проводили по стандартным методикам [Методологическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974]. При цифровой обработке

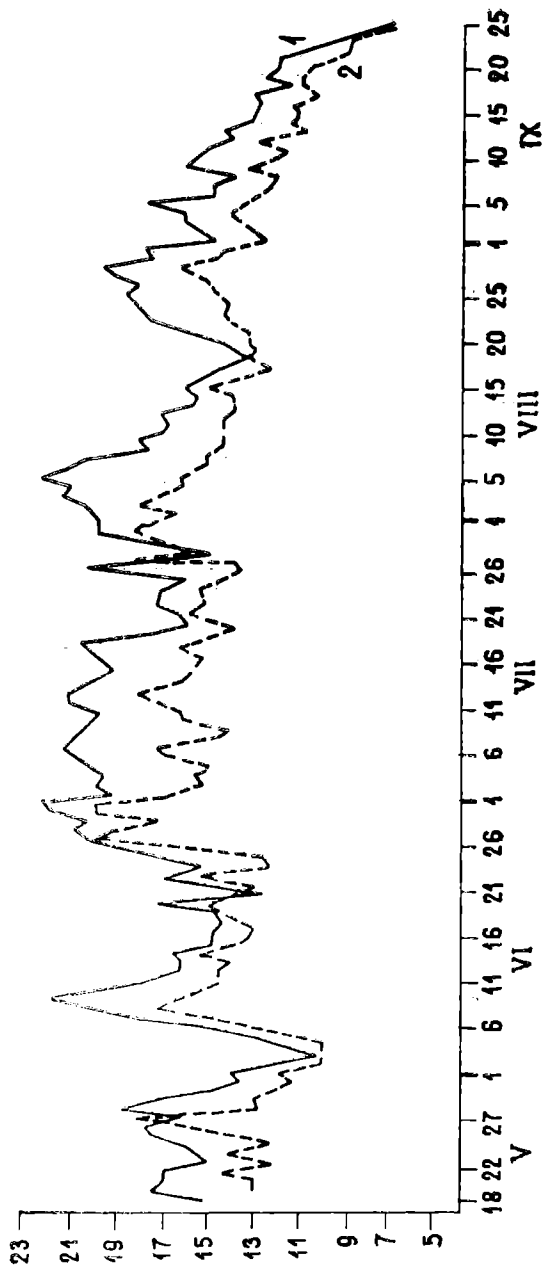


Рис. 1. Температура воды в экспериментальных прудах летом 1978 г.
 1 — выростной пруд, 2 — зимовальный пруд; по оси ординат — температура, °C, по оси абсцисс — дата

питания пользовались таблицами восстановленных весов Ф. Д. Мордухай-Болтовского [1954]. Всего на питание и рост из прудов обработано 174 рыбы, из Ладожского озера—45 сеголетков.

Выделение и количественное определение липидов проводили по методике, описанной в работе В. И. Лапина и Е. Г. Черновой [1970], в основу которой положен модифицированный метод Фолча. На определение содержания жира в тушке рыб обработано 144 пробы.

Результаты

Кормовой зоопланктон развивался в обоих прудах неравномерно. Наибольшие различия численности, биомассы и соотношения отдельных групп организмов наблюдались в мае [табл. 1, рис. 2]. В первый месяц после выклева личинок в

Таблица 1

Численность (тыс. экз./м) и биомасса (г/м³) зоопланктона в прудах

Дата взятия проб	Выростной пруд		Зимовальный пруд	
	Численность	Биомасса	Численность	Биомасса
25 V	91	1.7	7	0.1
12 VI	234	17	273	1.3
26 VI	79	18	770	9.1
20 VII	34	8.1	360	39
10 VIII	665	21.7	10875	30
6 IX	316	2.2	1057	67.2

мелководном и «теплом» выростном пруду зоопланктеры были более обильны и представлены преимущественно коловратками (83.6%), реже встречалась молодь кладоцер и копепод. В глубоком и «холодном» зимовальном пруду встречались главным образом молодь веслоногих и взрослые особи ветвистоусых рачков (рис. 2). Только во второй декаде июня в нем сформировался комплекс гидробионтов, характерный для выростного пруда в конце мая и выравнилась численность зоопланктеров в обоих прудах (рис. 2, табл. 1). Величина биомассы рачков в течение июня в зимовальном пруду оставалась невысокой за счет преобладания в нем мелкой *Bosmina longirostris*. В выростном пруду многочисленной была более крупная *Ceriodaphnia*. В августе и начале сентября численность и биомасса зоопланктона в зимовальном пруду стала более высокой (табл. 1). Соотношение отдельных

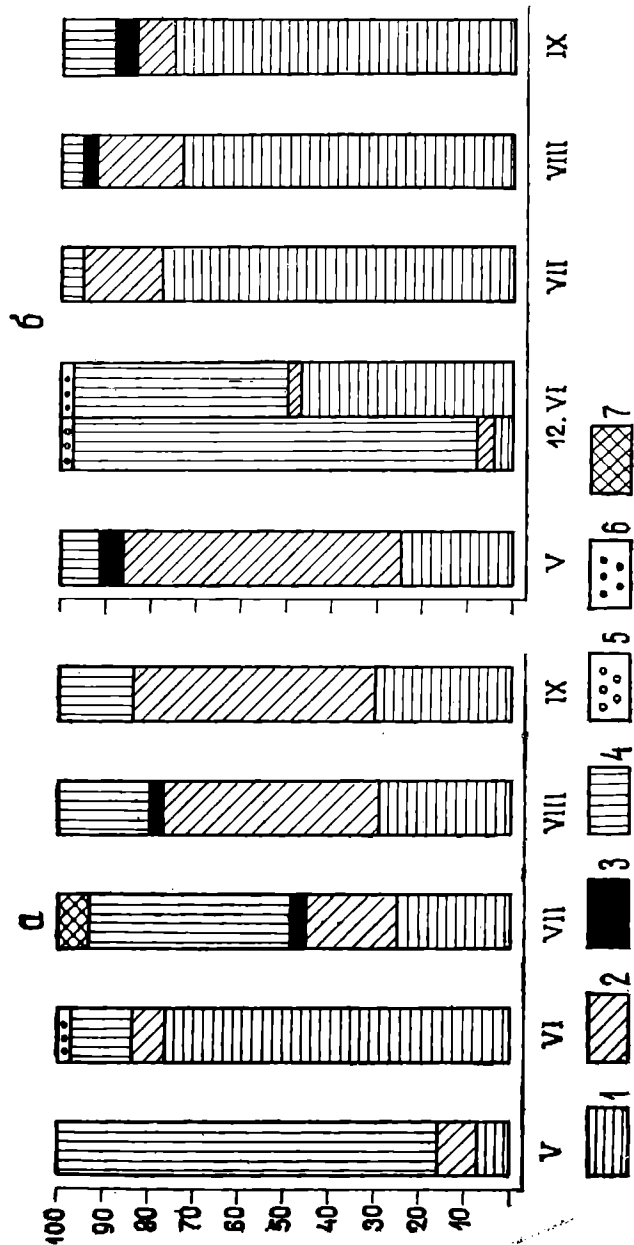


Рис. 2. Соотношение отдельных групп организмов в пробах планктона
 а — выростной пруд, б — зимовальный;
 1 — Cladocera, 2 — молодь Cerioda, 3 — взрослые Cerioda, 4 — Rotatoria, 5 — личинки Chaoborus, 6 — личинки хирономид, 7 — личинки моллюсков; по оси ординат — соотношение групп организмов, % по весу,

групп организмов и в этот период оставалось неодинаковым: в выростном пруду преобладала молодь веслоногих рачков, а в зимовальном — взрослые кладоцеры (рис. 2). Помимо зоопланктона в обоих прудах обильно была представлена зарослевая и донная фауна. В выростном пруду среди растительности и в грунте, а в зимовальном на бетонных стенках и дне встречались личинки хирономид, поленок, ручейников и другие организмы.

Питание личинок и мальков рыб

Спектр питания молоди ладожской корюшки в прудах был разнообразным и включал 1 вид коловраток, 17—кладоцер, 6 — копепоид, 16 — личинок хирономид и их куколок, личинок (кулицид), поленок, ручейников и взрослых клещей.

Коловратки в кишечниках рыб встречались в небольшом количестве в середине июня. Коловратками и водорослями корюшки питаются вообще только на самых ранних этапах развития [Носкова, 1971; Архипцева, 1977].

Из рачкового планктона в течение всего лета корюшки поедали преимущественно кладоцер [рис. 3], удельный вес которых в пищевом спектре рыб в выростном пруду колебался от 50 (июль) до 90% (август). В выростном пруду корюшки более охотно потребляли *Ceriodaphnia* и *Polyphemus* (июль), *Sida* (август) и *Eurysercus* (сентябрь); в зимовальном — *Daphnia* (август) и *Bosmina* (сентябрь). В августе сентябре спектр питания рыб в выростном пруду отличался от состава планктонных проб, взятых в свободных от зарослей участках (рис. 4). К осени, когда на незаросших участках пруда появилась мелкая *Bosmina*, корюшки, предпочитая потреблять более крупные организмы, питались в несвойственной этим рыбам зоне обитания — среди растительности. В более глубоком зимовальном пруду, лишенном зарослевой фауны, рыбы поедали рачков, которые преобладали в толще воды (рис. 4).

Кроме ракообразных, корюшки в обоих прудах использовали личинок насекомых, в первую очередь хирономид. Удельный вес их в рационах рыб в земляном пруду достигал 30% в июле за счет личинок младших стадий, плававших в толще воды. К осени значение хирономид в пище корюшек снизилось до 1% (рис. 3), так как обитавшие в грунте личинки III и IV возрастных стадий стали мало доступны для рыб. В зимовальном пруду доступность хирономид, которые в массе развились в тонком слое ила на бетонных стенках, для

корюшек оказалась осенью значительно выше: пищевой спектр рыб в августе и сентябре на 17—22% состоял из представителей родов *Chironomus*, *Gluptotendipes* и др. К концу первого месяца наблюдений личинки корюшек в выростном

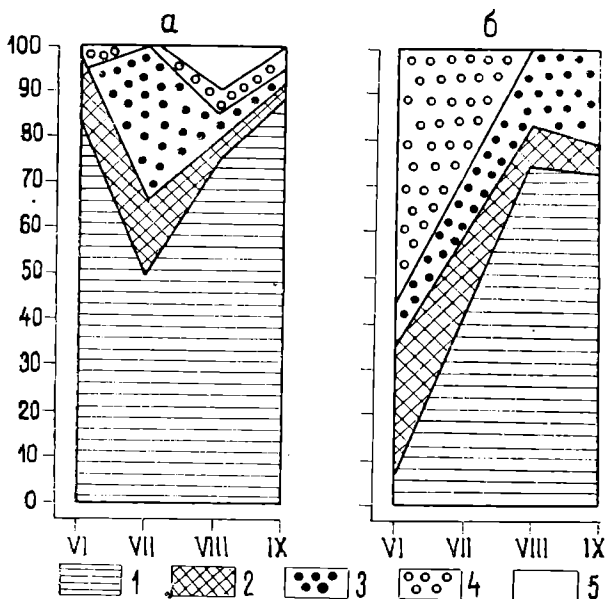


Рис. 3. Соотношение отдельных групп организмов в пище корюшек

а — выростной пруд, б — зимовальный;
1 — Cladocera, 2 — Copepoda, 3 — личинки хирономид, 4 — личинки насекомых, 5 — Ostracoda;
обозначения осей те же, что и на рис. 2

пруду не только имели большие длину и вес тела, но и «обогнали» рыб из зимовального пруда в развитии. Через месяц после выклева у молоди в выростном пруду закончился личиночный период развития и она находилась на первом мальковом этапе. В зимовальном пруду личинки лишь достигли этапа «Д». Большая прогреваемость воды и значительные концентрации корма в мелком выростном пруду в начале лета способствовали более быстрому росту и развитию в нем рыб. В августе и сентябре корюшки, обитавшие в нем, стали расти медленнее, чем в зимовальном. В результате, через 3 мес. после выклева, рыбы из зимовального пруда по пока-

зателям длины и веса даже «превзошли» корюшек из выростного пруда (табл. 2). Через 4 мес. рыбы, обитавшие в зимовальном пруду, имели не только большие длину и вес тела, но также более высокую жирность. Ускорение темпа линейного и весового роста рыб, которое было отмечено в зимо-

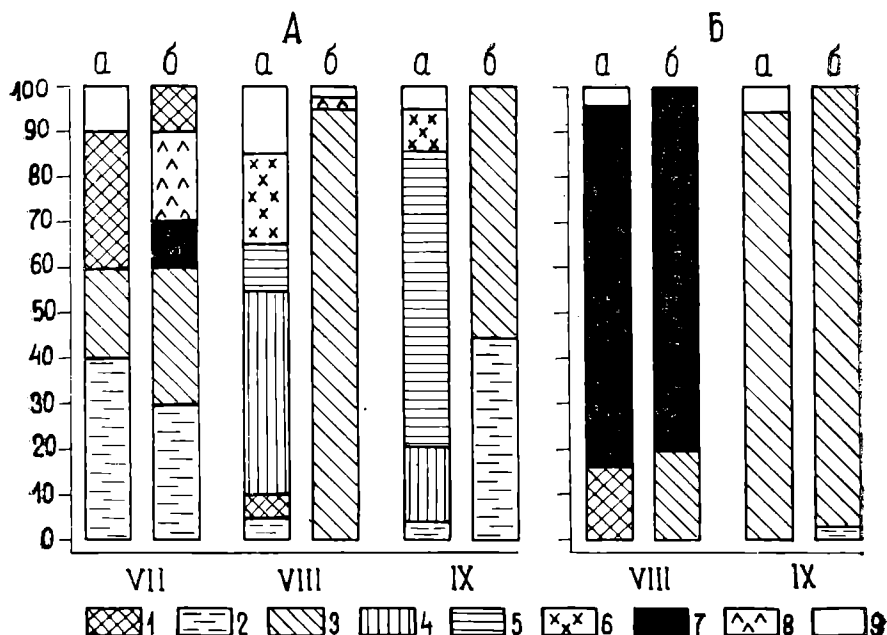


Рис. 4. Соотношение веслоногих рачков отдельных родов в пище корюшек (а) и в зоопланктонных пробах (б);

А — выростной пруд, Б — зимовальный;

1 — *Polyphemus*, 2 — *Ceriodaphnia*, 3 — *Bosmina*, 4 — *Sida*, 5 — *Euryceerus*, 6 — *Simoccephalus*, 7 — *Daphnia*, 8 — *Chydorus*, 9 — прочие; обозначения осей те же, что и на рис. 2

вальном пруду в августе (табл. 2), произошло в результате увеличения численности и биомассы кормового зоопланктона, а также в связи с большей доступностью в нем крупных личинок хирономид.

Условия обитания в прудах повлияли и на темп полового созревания корюшек. В выростном пруду численность рыб, имевших к осени половые продукты на III—IV стадиях зрелости, составила 53%, а в зимовальном — лишь 6%. Проведенные исследования показали, что благоприятные условия

Некоторые биологические показатели ладожских корюшек, выращенных в прудах

Дата	Пруд	Длина тела, мм	Вес тела, мг	Удельная скорость		Жирность, %		Число рыб
				линейного, сутки ⁻¹	песового, сутки ⁻¹	по сухому весу	по сырому весу	
16 VI	1	22.7 ± 0.8	36.8 ± 2.6	0.05	0.09	—	—	8
	2	16.7 ± 0.6	13.8 ± 1.5	0.04	0.06	—	—	10
18 VII	1	42.4 ± 1.6	592 ± 20.6	0.02	0.08	—	—	18
17 VIII	1	60.7 ± 0.6	1550 ± 44.8	0.01	0.02	25.0 ± 0.7	5.2 ± 0.2	16
	2	67.7 ± 1.6	1896 ± 101	0.02	0.07	26.7 ± 0.7	6.3 ± 0.3	10
6 IX	1	71.3 ± 1.0	2445 ± 125	0.01	0.02	22.6 ± 1.3	4.9 ± 0.3	31
	2	75.8 ± 0.7	3140 ± 190	0.01	0.02	31.0 ± 0.9	7.4 ± 0.3	9

Примечание. 1 — пруд выростной, 2 — зимовальный.

Таблица 3

Биологические показатели ладожских корюшек с разной скоростью полового созревания (25.IX. 1978 г.)

Пол рыб	Стадия зрелости	Длина тела, мм	Вес тела, мг	Плодовитость		Жирность, %		Число рыб
				абсолютная, шт.	относительная, шт./г	по сухому весу	по сырому весу	
Выростной пруд								
Самки	несозревшие созревшие	75.4 ± 0.8 80.4 ± 1.5	3198 ± 86 4044 ± 292	— 3569 ± 139	— 1149 ± 69	22.1 ± 1.0 21.9 ± 1.4	5.0 ± 0.3 5.0 ± 0.4	15 5
		77.6 ± 0.9 78.2 ± 0.7	3445 ± 111 3773 ± 116	— —	— —	22.4 ± 1.7 20.2 ± 0.8	5.1 ± 0.5 4.4 ± 0.2	15 15
Ладожское озеро								
Самки	несозревшие созревшие	45.8 ± 1.1 50	506 ± 46 596	— 500	— 1004	12.0 ± 0.7 12.4	2.1 ± 0.1 2.2	29 1
		43.8 ± 1.1	471 ± 96	—	—	14.7 ± 0.8	2.8 ± 0.4	15

обитания в выростном пруду, в которых находилась молодь в период личиночного развития, способствовали более быстрому созреванию воспроизводительной системы у части рыб [Иванова, Володин, 1981]. Улучшение же условий питания, которое наблюдалось в зимовальном пруду осенью, повлияло только на темп линейного и весового роста обитавших в нем корюшек, не оказав воздействия на скорость и созревания их воспроизводительной системы.

Рыбы с гонадами на III и IV стадиях зрелости отличались размером и весом тела от тех корюшек, развитие гонад которых остановилось на II стадии зрелости (табл. 3).

Для сравнения характера роста корюшек в табл. 3 приведены данные по весу, длине тела и жирности сеголетков этого же поколения, выросших в Ладожском озере (наши данные). Относительная численность созревших на первом году жизни рыб осенью 1978 г. в озере составила меньше 2% (исследовано 130 рыб).

Обсуждение

В Ладожском озере численность рачкового планктона не достигает такого обилия, которое наблюдалось в экспериментальных прудах. Так, например, по данным М. Ф. Соколовской (1956), в 1947 г. в Волховской губе кормовые рачки и коловратки в мае составили 4 тыс. экз./м³, в июне — 8 тыс. экз./м³, в июле — 19 тыс. экз./м³ и в августе — 17 тыс. экз./м³, т. е. численность их была в 20—40 раз меньше, чем в выростном пруду (табл. 1). На первом месяце жизни личинки корюшек в озере поедали преимущественно мелких кладоцер (*Bosmina*), науплиев, коловраток и вородосли. На втором месяце основной пищей оставались ветвистоусые рачки (*Limnosa*), а на третьем мальки питались преимущественно копеподами (*Cyclops*, *Heterosira* и др.) [Архипцева, 1977]. Хотя по мере роста корюшки и переходят на потребление более крупных рачков, но в течение первого года жизни они остаются планктофагами. Сеголетки ладожской корюшки в Волховской губе в августе 1968 г. имели длину 33—55 мм и вес 130—940 мг [Архипцева, 1977]; в сентябре 1978 г. длина тела молодки колебалась от 43 до 63 мм, а вес — от 134 до 1500 мг.

Наши данные показали, что при обитании в водоемах с повышенной кормностью и при более высокой температуре сеголетки могут расти гораздо лучше. Стремление корюшек по мере роста переходить на питание более крупными

организмами при обитании в прудах позволило им использовать богатую фауну зарослевого зоопланктона и даже личинок хирономид. В результате, за первые 3—4 мес. жизни корюшки почти достигли размеров и веса тела, характерных для озерных рыб более старшего возраста. В Волховской губе в 1952 г., по данным Н. Т. Архипцевой [1956], сходную длину и вес тела имели двухлетние рыбы.

Наблюдения, проведенные в прудах, показали также, что решающими факторами, которые влияют на скорость созревания воспроизводительной системы у корюшек являются обилие корма и температурный режим в период личиночного развития [Иванова, Володин, 1981]. Степень обилия и доступности кормовых организмов в последующие периоды сказываются в основном на темпе линейного и весового роста, а также на уровне жирности рыб, но не на времени первого полового созревания. Полученные данные показали, что у неполовозрелых и начавших созревать особей величина жирности тела была одинаковой. Эти результаты не согласуются с широко распространенным мнением о зависимости скорости полового созревания корюшек от степени жира накопления. В естественных условиях, как правило, в поколении созревают в первую очередь быстрорастущие, т. е. более крупные рыбы, у которых обычно уровень жира накопления бывает выше, чем у мелких особей [Белянина, 1965 и др.]. В экспериментальных же прудах, при обильной кормовой базе все особи, независимо от их размеров и темпа роста, нашли подходящую пищу, питались очень интенсивно и уровень их жирности оказался высоким. Тем не менее у половины рыб в выростном и у большей части в зимовальном прудах развитие половых желез остановилось на второй стадии зрелости. Созревание воспроизводительной системы у этой части особей началось лишь на втором году жизни [Иванова и Володин, 1981]. Следовательно, у ладожских корюшек при обитании в прудах происходило ускоренное половое созревание, которое обычно характерно для рыб сетковых популяций [Кузнецов, 1975].

Таким образом, экспериментальное выращивание личинок и мальков ладожской корюшки выявило зависимость темпа линейного и весового роста рыб, а также характер жира накопления у них от интенсивности развития кормовой базы. Полученные данные показывают, что молодь корюшек при изменении условий обитания может расти и развиваться аналогично рыбам «сетковых» популяций.

Архипцева Н. Т. Промыслово-биологическая характеристика ладожской корюшки. — Изв. ВНИОРХ, 1956, т. 38, с. 125—177.

Архипцева Н. Т. Питание ладожской корюшки. — Изв. Гос. НИОРХ, 1977, т. 125, с. 80—90.

Белянина Т. Н. Эколого-физиологические закономерности формирования структуры популяции беломорской корюшки. — Автореф. канд. дисс., М.: МГУ, 1965.

Белянина Т. Н. Некоторые сравнительные данные по биологии снетка и корюшки. — В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 138—168.

Володин В. М., Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Морфологические и биологические особенности пресноводных корюшек. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 218—257.

Иванова М. Н. О продолжительности жизни белозерских корюшек (*Osmerus eperlanus* (L.), Clupeiformes, Osmeridae). — Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 3 (122), с. 481—489.

Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. Структурные особенности и численность популяции снетка Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 415—422.

Иванова М. Н., Володин В. М. Изменчивость темпа полового созревания у особой пресноводных популяций европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.). — Вопр. ихтиологии, 1981, т. 21, вып. 1 (127), с. 2.

Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб. — В кн.: закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 186—218.

Кузнецов Ю. К. О морфологии ооцитов протоплазматического роста у рыб с различным темпом полового созревания на примере представительского вида *Osmerus eperlanus* (L.). — В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: ЛГУ, 1975, с. 50—65.

Лавин Ю. Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М.: Наука, 1971.

Лавин В. И., Чернова Е. Г. О методике экстракции жира из сырых тканей рыб. — Вопр. ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 4 (63), с. 753—755.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974, с. 61—64.

Мордохай-Болтовской Ф. Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна р. Дона. Тр. проблемных и тематических совещаний. М.: изд. АН СССР, 1954, вып. 2, с. 223—241.

Носкова Е. Д. Взаимосвязь питания снетка с изменением его основных биологических показателей. — В кн.: Сырьевая база Курского залива и пути ее рационального использования. Калининград, 1971, с. 71—88.

Соколова Н. Ф. Зоопланктон Ладожского озера. — Изв. ВНИОРХ, 1956, т. 38, с. 53—65.

Спановская В. Д., Григораш В. А. Опыт анализа формирования воспроизводительной способности самок одного поколения на примере плотвы (*Rutilus rutilus* L.) Можайского водохранилища. — Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 1 (102), с. 39—50.

КАЛОРИЙНОСТЬ КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ МОЛОДИ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Условия питания молоди рыб на протяжении первого года жизни во многом определяют величину и качество пооплоднения промыслового стада. В Рыбинском водохранилище откорм молоди рыб происходит на различных биотопах. Так, основная масса молоди окуневых, сиговых и корюшковых рыб нагуливается в открытых частях водоема, уступая по численности молоди карповых в защищенном прибрежье. Поэтому знание энергетической ценности беспозвоночных, населяющих различные биотопы водоема, позволит дать более полную характеристику условий питания молоди рыб на этих биотопах, дополнив сведения о величине биомассы и численности кормовых организмов.

Для этой цели нами были проведены сборы материала в защищенном прибрежье и на русловой части Волжского плеса с июня по октябрь 1980 г. Пробы планктона на русле отбирались планктонной сетью (газ № 64), а в прибрежье — сачком. Калорийность определяли методом бихроматной окисляемости, используя в расчетах оксикалорийный коэффициент 4 кал/мг O_2 [Гигиняк, 1979]. Для оценки качества приготовленной хромовой смеси использовали бензойную кислоту. Нативный и замороженный материал высушивали до постоянного веса при температуре 104°. Калорийность определяли в 2—7 повторностях.

Проведенные нами эксперименты по влиянию кратковременной заморозки на величину калорийности гидробионтов показали отсутствие существенных различий между калорийностью нативного и замороженного материалов. В качестве испытуемого объекта брались взрослые особи диаптомид.

Анализ данных показал, что величины калорийности сухого вещества ветвистоусых и веслоногих ракообразных в Рыбинском водохранилище варьировали в пределах изменчивости этих величин, приводимых в литературе [Шерстюк, 1971; Степанова, 1972; Сушения, 1975; Биргер и др., 1979]. Несколько повышенным, по сравнению с Кременчугским водо-

хранилищем, оказалось содержание воды у прибрежных (85.9—91.6%) и пелагических (87.5—97.9%) организмов, что отразилось на величинах калорийности сырого вещества, оказавшихся ниже калорийности беспозвоночных днепровских водохранилищ [Шерстюк, 1971; Биргер и др., 1979]. Показатели кормовой ценности беспозвоночных в водоемах Молдавии подобны нашим данным [Степанова, 1972]. Наличие повышенного содержания воды в прибрежном и пелагическом планктоне в Волжском плесе Рыбинского водохранилища отмечалось ранее в литературе [Кузьмина и др., 1979]. Так, если в планктоне Кременчугского водохранилища содержание сухого вещества колеблется в пределах 12.1—30% (в среднем 17.8%), то в Рыбинском водохранилище этот показатель ниже и составляет $10.5 \pm 1.1\%$ для прибрежного планктона и $9.9 \pm 1.1\%$ — для пелагического [Шерстюк, 1971; Биргер и др., 1979; Кузьмина и др., 1979].

При сравнении содержания сухого вещества в теле различных беспозвоночных, а также величины их калорийности выяснилось, что прибрежные и пелагические организмы различаются по этим показателям. Обнаружены различия и между организмами, населяющими один биотоп. В открытой части плеса веслоногие ракообразные имели более высокую калорийность сухого вещества (4159—4553 кал/г), чем ветвистоусые (3672—4336 кал/г). Эти различия особенно заметны при сравнении калорийности сырого вещества (табл. 1). Ветвистоусые рачки отличались значительными колебаниями в содержании воды (87.9—97.9%), что повлияло и на размах колебаний калорийности сырого вещества (88—506 кал/г). Содержание сухого вещества у взрослых веслоногих ракообразных изменялось в меньшей степени — от 10.8 до 12.0% (табл. 1). Поэтому среди них не наблюдалось больших колебаний калорийности сырого вещества. Энергетическая ценность молодых особей оказалась ниже, чем взрослых рачков.

В защищенном прибрежье зарослевые формы ветвистоусых рачков не уступали веслоногим по калорийности сухого вещества, а в ряде случаев и превосходили их по величине калорийного сырого (табл. 2). По содержанию воды в теле прибрежные виды ветвистоусых ракообразных уступали пелагическим видам этой же таксономической группы (85.9—89.8% и 87.9—97.9% соответственно), но имели большую энергетическую ценность (табл. 1, 2).

Низкой кормовой ценностью характеризовалась *Leptodora kindtii*, у которой наблюдалась наименьшая величина кало-

Таблица 1

Калорийность кормовых объектов молоди рыб в открытой части плеса

Вид	Дата	Размер организма мм	Сухое вещество, %	Калорийность, кал/г	
				сухое вещество	сырое вещество
Copepoda	10 VI—31 IX	0.5—1.2	9.4—12.5	4159—4553	391—569
Eudiaptomus sp.	10 VII	1.2	10.8	4446	480
Heterocope sp.	10 VI	1.1	11.2	4217	472
Cyclops sp.	31 IX	1.0	12.5	4553	569
Copepodit	28 VIII	0.5	9.4	4159	391
Cladocera	6 VII—24 X	0.3—4.0	2.1—12.1	3672—4336	98—506
Daphnia cucullata	14 VII	1.1	8.6	3902	335
Bosmina coregoni	1 VIII	0.7	11.6	4258	494
		0.5	9.0	4036	363
	28 VIII	0.5	12.1	4180	506
		0.3	10.8	3811	411
Bosmina longispina	29 VIII	0.6	10.7	4336	464
	31 IX	0.5	10.1	4036	408
		0.3	9.8	3672	360
	24 X	0.5	10.2	4128	421
Chydorus sphaericus	1 VIII	0.3	9.3	3967	369
Leptodora kindtii	6 VII	3—4	3.0	3706	111
	3 VIII	4.0	2.1	4195	88

Таблица 2

Калорийность кормовых объектов молоди рыб в защищенном прибрежье

Вид	Дата	Размер организма, мм	Сухое вещество, %	Калорийность, кал/г	
				сухое вещество	сырое вещество
Copepoda	6 VII—5 IX	0.2—1.2	8.4—12.6	3900— —4905	328—618
Eudiaptomus sp.	6 VII	1.2	11.6	4757	552
	2 IX	1.2	12.6	4905	618
Mesocyclops sp.	5 IX	0.9	10.7	4533	485
Copepodit	6 VII	0.6	10.1	4120	416
Nauplii	6 VII	0.2	8.4	3900	328
Cladocera	3 VIII—10 X	0.6—1.4	10.0— —14.1	4025— —4790	410—630
Daphnia longispina	3 VIII	1.2	10.2	4025	410
Eurycercus lamellatus	10 X	1.1	13.3	4738	630
Alona sp.	5 IX	0.8	10.0	4573	457
Sida crystallina	5 IX	1.4	12.4	4790	574
Ceriodaphnia sp.	3 VIII	0.6	14.1	4180	589
Chironomidae (Orthocladiinae)	5 IX	3—4	17.3	4142	716

рийности сырого вещества (88—111 кал/г) в связи с высоким содержанием воды в теле — 97.0—97.9%. Это значит, что потребление молодью рыб одной единицы сырого веса *Eurycercus lamellatus* энергетически эквивалентно потреблению ею 6 единиц сырого веса *Leptodora kindtii*, Учитывая, что по мере роста молоди рыб, ею потребляются более крупные организмы, энергетически «выигрышными» объектами питания для нее являются взрослые прибрежные беспозвоночные, отличающиеся высокой калорийностью (табл. 2). Более высокая калорийность прибрежных беспозвоночных, по-видимому, объясняется повышенным содержанием липидов в прибрежном планктоне ($5.0 \pm 0.4\%$ сырого веса) по сравнению с пелагическим ($2.6 \pm 0.1\%$ сырого веса) [Кузьмина и др., 1979].

Необходимо отметить, что не для всех видов рыб один и тот же высококалорийный кормовой объект можно расценивать как наиболее ценный. Проведенный нами сравнительный анализ состояния заглоченных кормовых организмов в желудочно-кишечных трактах молоди окуневых (окунь) и карповых (уклея) рыб показал, что в основном это касается представителей сем. Chydoridae и Bosminidae, имеющих довольно прочный хитиновый покров и поэтому хуже поддающихся перевариванию молодью окуневых рыб, лишенных глоточных зубов. В желудках и кишечниках молоди окуня часто встречались целые экземпляры хидорид и босминид, иногда с сохранившимися жировыми каплями. Молодь карповых рыб проглатывает пищу, предварительно измельчив ее глоточными зубами, вследствие чего уже в первом отделе кишечника обнаруживалась измельченная пища. Очевидно, что и эффективность усвоения отмеченных кормовых организмов различна у молоди окуневых и карповых рыб. Следовательно, для суждения о пищевой ценности и доступности кормовых объектов для молоди разных видов рыб необходимо учитывать и морфологические особенности консументов.

ЛИТЕРАТУРА

Биргер Т. И., Маляревская А. Я., Шерстюк В. В., Гусынская С. Л. Резистентность зоопланктонных организмов при воздействии метаболитов синтетических водорослей. — Гидробиол. ж., 1979, т. 15, № 4, с. 96—101.

Гигияк Ю. Г. Калорийность водных беспозвоночных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 43—57.

Кузьмина В. В., Лисицкая Н. Б., Половкова С. Н., Силкина Н. И., Баканов А. И. Биохимический состав некоторых

кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 44, с. 58—61.

Степанова Г. М. Эколого-биохимическая характеристика ракообразных водоемов Молдавии и их кормовая ценность для рыб. — Авторсф. канд. дис., Одесса, 1972.

Сущеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975.

Шерстюк В. В. Калорийность кормовых организмов в Кременчугском водохранилище. — Гидробиол. ж., 1971, т. 7, № 6, с. 99—103.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА РАЗНЫХ ПОКОЛЕНИЙ В ДВУХ ЛОКАЛЬНЫХ СТАДАХ РЫБИНСКОГО ЛЕЩА

Обстоятельный анализ процесса формирования популяции рыбного леща дан в работах Л. И. Васильева [1950, 1955] и А. А. Остроумова [1955, 1959]. Для установления типа динамики численности этого вида в новых условиях водохранилища в указанных работах исследовались три важнейших показателя: относительная численность отдельных поколений, их рост и темп полового созревания.

Основные заключения, сформулированные этими авторами, не опровергались многочисленными публикациями, прямо или косвенно касавшимися тех же вопросов в последующие годы. Сводятся эти заключения к следующему.

1. По классификации Г. Н. Монастырского [1949] нерестовая часть популяции рыбного леща относится к 3-му типу, когда в ее составе остаток преобладает над пополнением.

2. Формирование стада рыбного леща закончилось к 1952 — 1953 гг., когда в состав нерестовой популяции вступило многочисленное поколение 1942 г.

3. Рост разных поколений леща практически не меняется, оставаясь все время низким.

4. В соответствии с ростом темп полового созревания поколений леща также замедлен и плодовитость держится на одном уровне. Основная масса производителей созревает в возрасте 11+—13+.

Эти характеристики популяции леща даны примерно 30 лет назад, и, естественно, представляет интерес современное состояние.

Цель данной статьи — рассмотрение наиболее важного, на наш взгляд, признака — темпа роста разных поколений леща, локализованных в Волжском и Шекснинском плесах. При этом нами избраны поколения 1971, 1972 и 1975 гг., появившиеся в относительно сходных условиях по уровню воды, но в резко различающиеся годы по температурному режиму, которым, в основном, определяется интенсивность протекания биологических процессов во всех звеньях экосистемы, включая и рыб.

Но так как особенности роста будут выявляться путем анализа параметров склеритной структуры, мы надеемся, что эти материалы смогут восполнить ту информацию, которая необходима для установления специфики формирования регистрирующих структур рыб с сильно различающимся типом роста [Поддубный, 1978].

Материал и методика

Для построения общих кривых роста использованы материалы траловых ловов в мае 1978 г., когда на чешуе рыб поколений 1971 и 1972 гг. было по 7 и 6 полностью сформированных годовых зон роста, а поколение 1975 г. взято из траловых уловов в октябре 1978 г., когда прирост 4-й годовой зоны роста также был завершен (3+). В общей сложности обработано 751 из Волжского и 819 рыб из Шекснинского плесов, при половом соотношении близком 1:1. Среди рыб поколения 1971 г. около 17% имели гонады на III — IV стадиях зрелости, а остальные представлены неполовозрелыми особями. Для детального анализа склеритной структуры формировались выборки среди каждого поколения с дифференцировкой по полу и локальной принадлежности (Волжский и Шекснинский плесы), не менее 25 шт. в каждой. Внутри каждой такой выборки отбиралось по 10 особей для исследования информации спектрально-корреляционным методом. Визуальное определение возраста всех рыб осуществлено 4 операторами, выборки формировались по методу наибольшей сходимости определений. Статистическое определение возраста проводилось по новой методике [Поддубный, Гончаров, Сметанин, 1976] для 10 особей из каждой выборки. Первичная информация об изменениях оптической плотности чешуи получена на микрофотометре G—2 с компенсационным самописцем GIBI. Склеритная структура исследовалась при увеличении в 20 раз на экране спектропроектора SP—2 (К. Цейсс, ГДР). Так как в данном случае нас интересовало сопоставление соотношений разных параметров роста лишь внутри анализируемых выборок, оно выражено в % от наибольших величин.

Результаты

Выше было отмечено, что мы стремились избрать для анализа поколения леща, появившиеся в сходных гидрологических условиях. По классификации Н. В. Буторина уровневый режим 1971, 1972 и 1975 гг. относится к 3 типу [Рыбинское водохра-

нилице, 1972], когда к концу весеннего наполнения недостигается НПУ, и после непродолжительного максимального стояния в начале лета начинается постепенная сработка воды, наиболее интенсивная в зимнее время. Иначе говоря, избранные нами 3 года укладываются в диапазоне колебаний этого типа уровня режима между наиболее характерными 1970 и 1973 гг. (рис. 1). Однако это сходство довольно условно — в

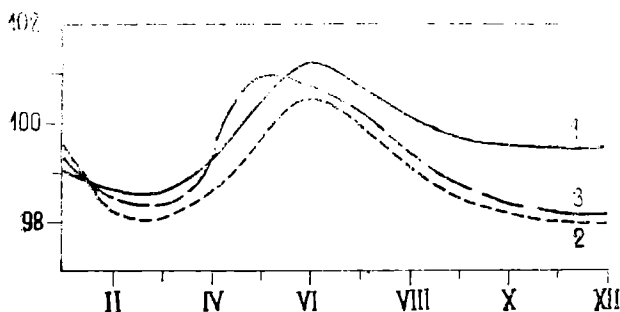


Рис. 1. Уровненный режим Рыбинского водохранилища
1 — 1971 г., 2 — 1972, г., 3 — 1975 г.; по оси ординат — высота над уровнем моря, м, по оси абсцисс — месяцы

наиболее ответственные нерестовый (апрель — май) и нагульный (май — октябрь) периоды из-за различий уровня воды ситуация на перестилищах и мелководьях все же была разной. Пользуясь данными К. А. Бакулина [1968], можно показать, что, например, в мае 1971 и 1975 гг. площадь водохранилища составляла около 4044 км^2 , а в 1972 г. — лишь 3583 км^2 . В последующие месяцы 1972 и 1975 гг. площадь зеркала практически не различалась, а в 1971 г. она была значительно больше (в среднем на 460 км^2 и в зимнее время — даже на 710 км^2). Это обусловило существенные различия в коэффициентах изрезанности береговой линии, что несомненно влияло на эффективность нереста рыб и условия роста их молоди, но большего сходства гидрологического режима столь крупного водоема добиться нельзя. Сопоставляя общие характеристики с режимом многих других лет, можно говорить об относительном сходстве гидрологических параметров в избранные нами годы.

Но, как известно, состояние нерестилищ в значительной степени определяется характером уровня режима в предшествующие годы. В этом смысле в лучших условиях находилась нерестовая популяция 1972 г., так как 1971 г. был малопродуктивным и большая часть нерестилищ обильно заросла нерестовым субстратом. 1970 и 1974 гг. были сравнительно многоводными и основные нерестилища в 1971 и 1975 гг. отличались слабым развитием субстрата, особенно прибрежной осоки.

Второе, не менее важное условие, определяющее удельное значение того или иного поколения, — термический режим. При выборе поколений для сравнительного анализа мы ориентировались на существенные различия в среднегодовых показателях и на специфику распределения температуры в отдельные периоды внутри 1-го года жизни поколения.

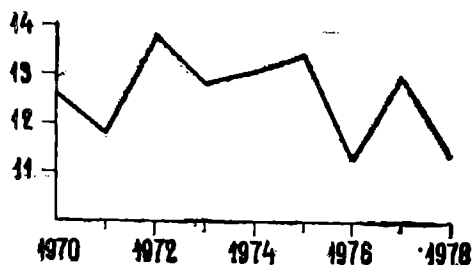


Рис. 2. Среднегодовая температура воды
По оси ординат — температура, °C, по
оси абсцисс — годы

По общей сумме тепла 1971 г. может считаться холодным (2305), 1972 г. — теплым (2691) и 1975 г. — средним (2406 градусо-дней) (рис. 2). Появлению поколения 1971 г. предшествовал также относительно холодный год, что наложило определенный отпечаток на процесс формирования гонад у производителей, из-за чего, примерно, у 28% самок наблюдалась резорбция половых продуктов [Гордеев, Ильина, 1978]. В 1971 г. процент самок с резорбирующейся икрой был несколько ниже (19.3%), но и это не могло не отразиться на численности поколения 1972 г. Естественно, резорбция икры у леща обусловлена комплексом факторов и спецификой их взаимного сочетания, но как сумма тепла, так и сроки изменения температуры воды несомненно оказывают большое воздействие.

Поколение 1975 г. в этом смысле попало в более благоприятные условия. В предшествовавший ему умеренный 1975 г. лишь у незначительного числа самок наблюдалась резорбция икры (6,1%). Правда, на росте этого поколения (возраст 1+) могли отрицательно сказаться очень низкие температуры 1976 г., но в этом возрасте молодь менее уязвима в сравнении с личиночным и мальковым периодами.

Различия по термике воды в сравниваемые годы значительно усиливаются особенностями распределения тепла в преднерестовый период и после него, когда даже слабые его изменения определяют состояние производителей, развивающейся икры и ранней молоди (рис. 3, 4). В отличие от распределе-

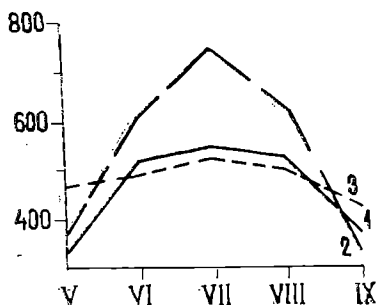


Рис. 3. Среднемесячная сумма тепла
1 — 1971 г., 2 — 1972 г., 3 — 1975 г.
По оси ординат — сумма тепла, гра-
дусо-дни, по оси абсцисс — месяцы

ния среднегодовых температур (рис. 2), весна наиболее теплого 1972 г. была сравнительно холодной, что не способствовало активному подходу производителей к нерестилищам и дружному нересту. Более того, во второй декаде мая наблюдалось существенное похолодание, которое не могло не отразиться на развитии икры и условиях питания личинок рыб. 1975 год, занимающий среднее положение по общей сумме тепла, наоборот, отличался благоприятной для нереста весной, но в нагульный период термические условия были напряженными — примерно в 1,5 раза ниже, чем в 1972 г.

Особенности уровня и термического режимов обуславливают эффективность воспроизводства рыб как непосредственно воздействующие факторы, так и опосредованно, регламентируя темп развития кормовой базы. В нерестовый пе-

риод важную роль играет характер смены различных форм планктона, составляющих основу питания мальков рыб по мере перехода от одной стадии их развития к другой. Не менее существенна в это время и роль преобразований фитопланктона, как пищи беспозвоночных и регулятора газового режима,

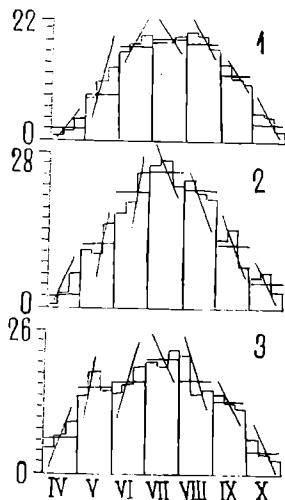


Рис. 4. Среднедекадные изменения температуры в годы появления анализируемых поколений

леща
1 — 1971 г., 2 — 1972 г.,
3 — 1975 г.; по осям
ординат — температура,
°С (с отметкой средних
за месяц и пределов ко-
лебаний), по осям абс-
цисс — месяцы

суточные вариации которого имеют широкие пределы [Башкатова, 1976; Мамаева, 1976; Столбунова, 1976: Волга и ее жизнь, 1978].

Общие изменения биомассы зоопланктона по годам отражают ситуацию на стандартных станциях по акватории водохранилища (рис. 5). 1971 и 1975 гг. характеризуются сходными показателями (выше среднего многолетнего значения), а 1972 г. — более богатыми запасами пищи. Однако непосредственно на нерестилищах обстановка несомненно иная. В мае и июне обычно на мелководьях наблюдается повышение биомассы зоопланктона до $3-5 \text{ г/м}^3$, в 1972 г. в это время высокую численность имели многие формы коловраток (до 0.57 г/м^3), доступные для поедания ранней молодью рыб. Кроме того, на нерестилищах бурно развивается фитопланктон, который в 1971 г. имел в течение лета 3 пика (в мае до 20 мг/л , в июле около 8, а иногда и до 20 мг/л , в сентябре $10-30 \text{ мг/л}$). В отдельные годы развитие диатомовых водорослей повышает эти величины до 55 мг/л . Весной дают массовую вспышку и

многие инфузории, численность которых достигает 3.8—5.9 тыс. экз./л и в течение всего лета плавно снижается, составляя в сентябре около 0.5 тыс. экз./л.

В целом же сведения по обеспеченности пищей молодежи каких-либо конкретных поколений леща трудно систематизировать, и обстановка на мелководьях должна дополнительно исследоваться. Но анализ имеющихся данных все же позволяет выделить 1972 г. как наиболее благоприятный (особенно май—

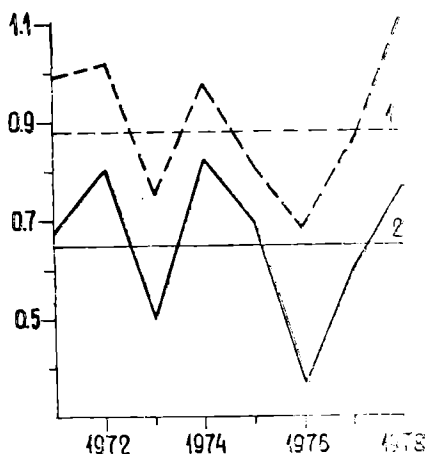


Рис. 5. Среднегодовые значения биомассы зоопланктона

1 — июнь—август, 2 — апрель—ноябрь; по оси ординат — биомасса, г/м³, по оси абсцисс — годы.

июнь), за ним следует 1975 г. Молодь рыб в 1971-й г. была менее обеспечена кормом. Более того даже при наличии систематизированных материалов по всем компонентам планктона обеспеченность питания молодежи рыб трудно оценить из-за воздействия таких факторов как мутность воды, сила и направление ветра и др.

О питании леща, перешедшего на потребление бентоса, можно судить более определенно — здесь общие многолетние тенденции выражены довольно четко. Прежде всего это прогрессирующее с 1970 г. повышение запасов бентоса, отмечаемое В. И. Митропольским [1973], А. И. Бакановым и В. И. Митропольским [1981] на разных типах грунтов, в среднем в 2 ра-

за. На серых илах общий бентос характеризуется на разных плесах довольно высокими показателями — от 14.6 до 37.3 г/м² (в среднем 22.2). Это повышение идет преимущественно за счет увеличения доли олигохет, но увеличивается и биомасса хирономид. Однако наиболее существенные изменения произошли на ранее бедных обширных участках Главного плеса, где на разных грунтах биомасса бентоса составляет 2.1—10.1 г/м². Для 1974—1979 гг. сообщены материалы о сезонном распределении бентоса в русловой части Волжского плеса, биомасса которого в течение нагульного сезона колеблется от 10 до 48 г/м².

Из общих характеристик линейного и весового роста леща волжского и шекснинского локальных стад с дифференцировкой по полу видно, что в линейном росте самцов и самок волжского стада в 6 возрастных группах из 11 имеются достоверные различия (для $P=0.99$); в весовом росте — лишь в четырех (табл. 1, 2). В шекснинском стаде по длине тела также отличается рост самцов и самок в возрасте 4+, 5+, 6+, 7+ и 12+; по весу — 4+, 5+, 6+ и 11+.

Рост рыб в поколении 1975 г. (3+) более однороден. В поколении 1972 г. (6+) имеются достоверные различия между линейным и весовым ростом самцов и самок в обоих стадах. В поколении 1971 г. (7+) значимая разница длины и веса рыб разного пола имеется только среди волжского стада. Во всех отмеченных случаях рост самок выше, чем самцов.

При сопоставлении особей Волжского и Шекснинского плесов установлена достоверная разница линейного роста самцов и самок в возрасте 4+ и самок — 8+, а по весовому росту — среди пятилеток обоих полов и у самцов в возрасте 13+.

С определением размаха колебаний показателей роста разных возрастных групп, можно сделать сопоставление с идентичными данными, относящимися к поколениям леща первых лет после образования водохранилища (1942 — 1953 гг.). Пользуясь данными А. А. Остроумова [1959], можно сравнить линейные и весовые показатели по материалам непосредственных измерений, а не по обратным расчислениям, связанным с известными ограничениями (табл. 3).

Можно констатировать факт практически одинакового темпа роста бывших и современных поколений. Таким образом, происшедшие с тех пор преобразования в экосистеме водохранилища не вызвали изменений в биологической продуктивности вида, характеризуемой темпом роста — показа-

Степень сходства линейного роста самцов и самок леща волжского
и шекснинского локальных стад, мм

Возраст	Пол	Волжский плес			t_9	Шекснинский плес		
		$M \pm m$	t_9	C, %		$M \pm m$	t_9	C, %
2+	♂	—	—	—	—	147 ± 2.4	1.0	4.0
	♀	—	—	—	—	141 ± 5.5		6.7
3+	♂	167 ± 2.9	0.6	6.9	1.9	174 ± 2.2	0.9	4.4
	♀	169 ± 2.1		4.7	0.7	171 ± 2.1		3.6
4+	♂	190 ± 2.4	2.9	4.1	3.0	200 ± 2.5	4.5	4.8
	♀	200 ± 2.7		5.9	4.1	213 ± 1.5		2.3
5+	♂	224 ± 2.1	5.2	4.1	1.3	228 ± 2.0	4.4	3.4
	♀	237 ± 1.4		2.2	1.4	241 ± 2.2		4.2
6+	♂	251 ± 2.0	5.2	3.4	1.4	255 ± 1.1	7.1	1.8
	♀	267 ± 2.0		3.4	0.8	268 ± 1.4		1.9
7+	♂	274 ± 0.9	6.4	1.4	1.0	275 ± 1.5	2.9	2.1
	♀	284 ± 1.8		2.2	1.6	281 ± 1.2		1.8
8+	♂	298 ± 2.5	2.6	3.1	1.0	302 ± 2.5	1.8	3.0
	♀	306 ± 1.6		2.1	2.9	293 ± 4.0		5.9
9+	♂	321 ± 2.0	2.1	2.5	0.3	320 ± 2.7	1.3	3.0
	♀	327 ± 1.7		1.9	1.1	324 ± 1.4		1.7
10+	♂	343 ± 2.9	1.6	2.2	0.7	345 ± 1.7	1.5	1.7
	♀	345 ± 1.4		1.4	0.3	348 ± 1.2		1.3
11+	♂	353 ± 2.0	4.6	0.8	0.9	353 ± 1.5	2.6	1.2
	♀	363 ± 0.9		0.7	1.1	361 ± 1.6		1.5
12+	♂	371 ± 3.5	2.4	1.9	0.5	369 ± 1.6	6.1	1.4
	♀	383 ± 3.3		2.1	0.2	382 ± 1.4		1.4
13+	♂	384 ± 2.0	3.1	0.7	1.5	388 ± 1.5	1.6	1.2
	♀	397 ± 3.5		1.2	1.5	391 ± 1.3		1.1

Примечание. Здесь и в табл. 2: для всех рядов табличные значения коэффициентов Стьюдента (для $P=0,99$) не выше 2.75; t_9 — эмпирические коэффициенты Стьюдента; C, % — коэффициенты вариации.

телем, имеющим интегральный характер, так как он отражает воздействие всей суммы внешних и внутренних факторов, преломленных спецификой организма.

Одной из особенностей роста разных возрастных групп бывших поколений является взаимное перекрытие показателей (в 5 случаях из 11). В нашем материале это имеет место лишь в одном случае (между 10+ и 11+). Нижние пределы

Таблица 2

Степень сходства весового роста самцов и самок леща волжского и шекснинского локальных стад, г

Возраст	Пол	Волжский плес			t_9	Шекснинский плес		
		$M \pm m$	t_9	C, %		$M \pm m$	t_9	C, %
2+	♂	—	—	—	—	68 ± 4.8	0.7	17.1
		—	—	—	—	60 ± 10.0		28.9
3+	♂	101 ± 4.9	0.6	19.4	2.5	115 ± 3.1	1.3	9.3
		105 ± 3.0		10.8	0.2	106 ± 6.5		18.5
4+	♂	149 ± 6.4	2.8	14.3	3.0	179 ± 7.8	2.8	16.2
		178 ± 8.3		20.2	2.8	206 ± 5.3		8.6
5+	♂	247 ± 5.1	6.8	9.3	0.8	255 ± 8.7	4.2	13.2
		295 ± 4.7		6.2	1.3	308 ± 8.8		13.3
6+	♂	346 ± 6.3	5.5	7.7	1.2	358 ± 8.1	4.9	9.3
		417 ± 11.5		12.3	0.1	419 ± 9.2		7.9
7+	♂	448 ± 7.0	4.0	6.4	1.3	463 ± 9.0	2.2	7.2
		511 ± 13.9		9.4	1.2	491 ± 9.2		8.2
8+	♂	604 ± 18.3	1.0	11.3	0.2	600 ± 17.4	0.6	10.5
		627 ± 14.0		8.7	1.4	580 ± 29.1		21.8
9+	♂	742 ± 15.9	1.6	8.6	0.3	750 ± 23.2	0.8	11.2
		780 ± 17.9		8.6	0.3	773 ± 16.7		8.4
10+	♂	884 ± 19.2	1.5	5.7	0.8	865 ± 17.1	1.4	6.9
		940 ± 31.4		11.6	1.1	899 ± 18.2		7.9
11+	♂	908 ± 90.0	0.6	15.0	0.1	920 ± 20.2	2.9	6.2
		966 ± 26.2		7.7	1.5	1028 ± 31.8		10.3
12+	♂	1118 ± 48.0	0.1	8.6	0.3	1099 ± 30.0	2.0	9.0
		1115 ± 51.1		11.2	1.0	1172 ± 22.7		7.5
13+	♂	1238 ± 12.5	0.3	1.4	3.4	1137 ± 26.8	2.1	7.1
		1213 ± 72.5		8.5	0.1	1209 ± 20.8		5.4

современных поколений часто выше, чем бывших (7 из 11 по весу и по длине), а верхние пределы возрастных групп (в 9 случаях по весу и в 7 — по длине) выше у прошлых поколений. Это может объясняться как ошибками в определении возраста, так и степенью обеспеченности пищей рыб разных размеров внутри одного возрастного класса. К сожалению, в материалах прошлых лет не приводятся статистические характеристики, без которых нельзя оценить достоверность анализируемых сходств и различий роста. Однако даже столь общее сопоставление может способствовать постановке ряда актуальных для настоящего времени вопросов.

**Сравнение пределов колебаний длины (мм) и веса тела (г)
одновозрастных рыб поколений разных лет**

Возраст	1942—1953 гг.		1964—1976 гг.	
	Пределы колебаний			
	длины	веса	длины	веса
2+	132—136	46—69	141—147	60—68
3+	145—176	58—113	157—173	101—115
4+	187—217	144—222	190—213	149—206
5+	219—231	257—333	224—241	247—308
6+	251—255	320—363	251—268	346—419
7+	272—281	425—462	274—284	448—511
8+	297—317	537—678	293—306	580—627
9+	315—335	680—801	320—327	742—780
10+	339—364	813—1058	342—348	865—940
11+	366—380	1057—1140	353—363	908—1028
12+	376—386	1107—1221	369—383	1099—1172

Линейный и весовой рост взятых нами поколений для детального анализа склеритной структуры также имел различия с бывшими одновозрастными группами. В возрасте 3+ современные рыбы имеют значительно меньший размах колебаний по длине и весу. Среди рыб в возрасте 6+ и 7+ наблюдается еще большая разница по весу с превышением современных.

Средние показатели роста леща этих поколений составлены по случайным выборкам Волжского и Шекснинского плесов отдельно для самцов и самок (n=10 шт. в каждой выборке) (табл. 4).

Таблица 4

**Средние значения длины (мм) и веса (г) самцов и самок
леща разных поколений**

Поколения	Волжский плес				Шекснинский плес			
	самцы		самки		самцы		самки	
	длина	вес	длина	вес	длина	вес	длина	вес
1971	254	342	262	363	264	370	264	382
1972	238	272	244	312	247	312	245	308
1975	164	97	171	112	173	104	152	106

От каждой из этих рыб было взято по 10 чешуй, из которых отбиралась одна, отражающая совокупные особенности

всех просмотренных (форма, размер, четкость годовых зон роста). Таким образом, было отобрано для анализа 120 репрезентативных чешуй, склеритная структура которых содержала информацию о росте леща по всем рубрикам табл. 4.

Средние величины исследованных параметров склеритной структуры отражают особенности роста трех поколений леща с дифференцировкой по полу и районам обитания среди одно-возрастных рыб (табл. 5).

Таблица 5

Средние параметры склеритной структуры чешуи леща разных возрастов, пола и мест обитания

Пок- ления	Волжский плес				Шекснинский плес			
	самцы		самки		самцы		самки	
	r	n	r	n	r	n	r	n
1971	4.7	136	5.1	149	5.3	155	5.2	152
1972	4.6	129	5.0	138	4.9	133	5.1	142
1975	3.5	100	3.7	103	3.1	90	3.4	98

Примечание. r — радиус чешуи, мм, n — число склеритов в радиусе.

Основная информация об особенностях роста исследуемых признаков заключена в изменениях соотношений между параметрами годовых приростов. Для этого каждая рубрика табл. 4 и 5 должна быть расчленена соответственно поколениям рыб на 7, 6 и 4 годовых зоны роста (рис. 6).

Серия кривых роста отражает изменение соотношений между годовыми приростами длины тела (рис. 6,а), радиуса чешуи (рис. 6,б) и числа склеритов (рис. 6,в) среди самцов и самок обоих плесов внутри каждого поколения. Если рассматривать общий характер комплекса кривых внутри поколений 1971 и 1972 гг., то можно видеть наибольшие вариации в соотношениях всех сравниваемых признаков от 2 до 5-го годовых классов. Причем, нижняя граница этого разброса во всех случаях чаще представлена наименьшими приростами самцов волжского стада. Особенно это выражено в поколении 1971 г. и, в частности, по приростам радиуса чешуи (на 4% ниже, чем у других групп рыб). Здесь же видно сходство приростов среди трех групп рыб в возрасте 2 — 7 лет. Верхняя граница этого разброса, наоборот, представлена приростами всех трех показателей самок шекснинского стада (1972 г.). Однако при отмеченной специфике разброса показателей все же можно говорить о сходстве общей направлен-

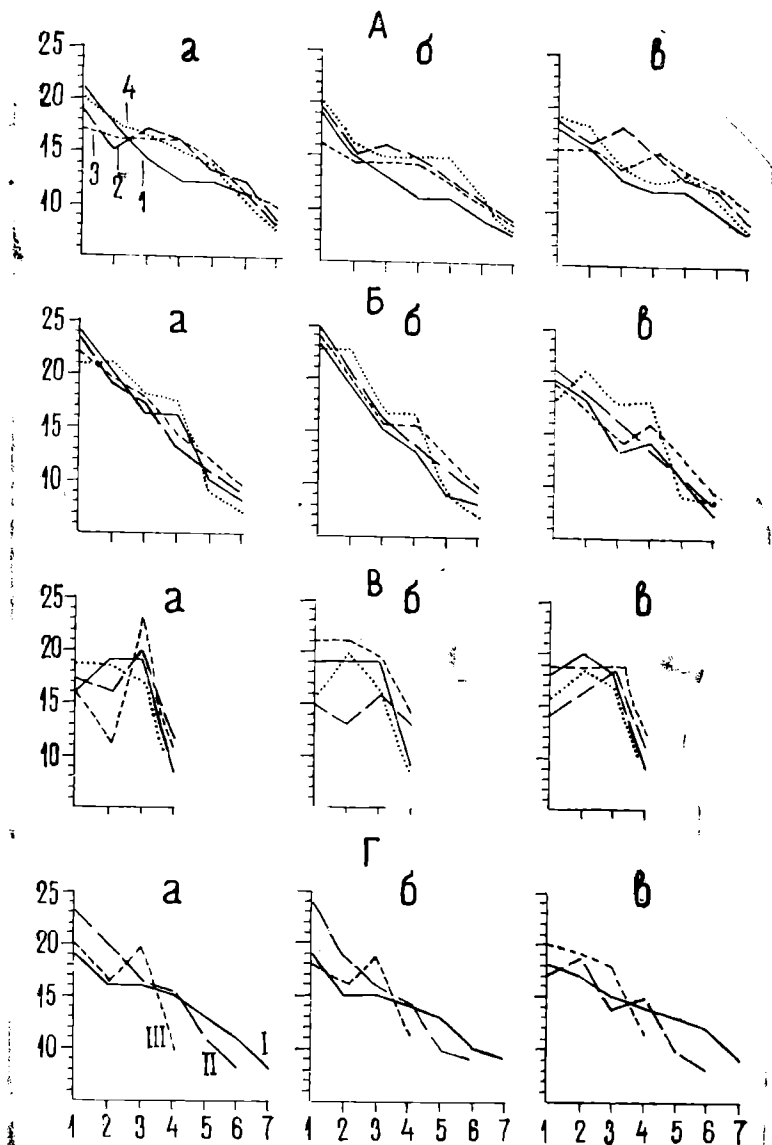


Рис. 6. Годовые приросты сравниваемых признаков трех поколений леща

А — 1971 г., Б — 1972 г., В — 1975 г.; 1 — самцы волжского, 2 — шекснинского плесов, 3, 4 — самки тех же плесов; Г — совмещенные графики трех поколений по усредненным данным без разбивки по полу и локальным стадам: I — 1971 г., II — 1972 г., III — 1975 г.; а — длина тела, б — радиус чешуи; в — число склеритов в нем; по осям абсцисс — возраст рыб, годы, по оси ординат — прирост, %

ности кривых. Более того можно отметить преимущественное сходство между приростами длины тела и радиуса чешуи и заметную обособленность в ходе кривых прироста склеритов в чешуе всех групп рыб. Что же касается поколения 1975 г., то характер разброса, практически, всех кривых роста не сходит с двумя другими поколениями. Особенно резко варьировали по годам приросты длины тела и радиуса чешуи среди самок шекснинского стада. Общим для изменчивости трех признаков этого поколения является резкое снижение приростов в возрасте от 3 до 4 лет (в 1978 г.).

Таким образом, следует выделить наиболее высокие приросты всех трех показателей среди четырех сравниваемых групп рыб, свойственные поколению наиболее теплого 1972 г., особенно на 1-м и 2-м годах жизни. Приросты длины тела и радиуса чешуи у годовиков этого поколения составили 21—25% против 17—22% у рыб поколения 1971 г. и 16—19% — 1975 г. На 2-м году жизни это преимущество было столь же явным, особенно в сравнении с поколением холодного 1971 г., когда приросты трех показателей не превышали 15—17%. Не менее очевидны отличия направленности и размаха приростов в поколении 1975 г. Здесь наиболее вероятной причиной можно считать слабую сопротивляемость мелких годовиков ($l_{sp}=45$ мм против 55—63 мм поколений 1971 и 1972 гг.) трудным условиям наиболее холодного 1976 г., когда даже в середине лета общая биомасса зоопланктона снизилась до 0.3 г/м^3 . Это относится к изменениям длины тела и радиуса чешуи у рыб Шекснинского плеса, что подтверждается дальнейшим ходом компенсационного роста. С повышением средней температуры воды в сезон 1977 г. и соответственным увеличением запасов планктона, рыбы в возрасте 2+ имели наиболее интенсивный прирост. К этому времени в их питании стали иметь большое удельное значение бентосные организмы. Но графики прироста числа склеритов не отражают этих особенностей роста шекснинских сеголетков и двухлетков поколения 1975 г.: при малых приростах радиуса чешуи темп их нарастания постепенно повышался, образуя зоны сильно уплотненной склеритной структуры. Такая асинхронность изменений двух наиболее тесно связанных между собой показателей трудно объяснима.

Приведенные данные способствуют анализу особенностей изменений в соотношениях показателей роста между выборками рыб одного пола, но относящихся к разным поколениям и локальным стадам. По этим данным легко классифицировать анализируемых рыб по типам роста. Так например, самцы

поколений 1971 и 1972 гг., обитающие в Волжском плесе, имеют явно сходные черты линейных приростов (1-й тип). После относительно высоких приростов в 1-й год жизни 2—3 года шло равномерное снижение. Затем, после стабилизации в течение одного сезона, он вновь плавно затухал.

Приросты длины тела шекснинских самцов леща из этих же поколений протекали совершенно иначе. В частности, поколение 1971 г. имело более низкий темп роста в 1-й год (и тем более — во 2-й), после чего он значительно повысился (в возрасте 2+) и во все последующие годы равномерно снижался. Это характерный график для 2-го типа роста. Самцы поколения 1972 г. наоборот, после высокого прироста в 1-й год в течение всех последующих лет равномерно снижали темп, отражая наиболее характерный 3-й тип роста. Самцы поколения 1975 г. в обоих локальных стадах росли почти одинаково и лишь на 4-м году жизни в Волжском плесе прирост длины тела был значительно ниже. Кривые приростов представителей этого поколения подобной типизации не поддаются.

Графики изменений приростов радиуса чешуи и количества склеритов в них у самцов обоих локальных стад всех трех поколений почти полностью идентичны кривым Δl , но размах вариаций показателей в первые два года жизни у всех групп рыб значительно шире (рис. 6).

В изменениях Δl и Δr самок леща из обоих локальных стад и среди всех поколений проявляются все отмеченные типы роста — меняются лишь уровни показателей в их взаимных соотношениях. Среди самок каждого локального стада типы роста могут быть иными в сравнении с самцами тех же районов обитания, и сейчас мы не ставим целью детальное описание всех фактических сочетаний. В данном случае важна их констатация, ибо с последующим накоплением информации о факторах, обуславливающих специфику хода этих кривых, очевидно появится необходимость более глубокого корреляционного анализа. Это в частности, относится к отмеченной выше обособленности графиков прироста количества склеритов в годовых зонах роста разных поколений.

Тем не менее даже при обычном графическом анализе можно отметить существенную разницу в приростах, например, длины тела самок и самцов поколений, появившихся в разные по термике годы. При этом самки, выклюнувшиеся из икры в холодный год, в целом за период роста до наступления половой зрелости имеют более низкий темп роста, чем их ровесники самцы (размах вариаций приростов самок 9—17%, а самцов — 8—21%). В поколении, появившемся в

нормальный по термике год, это соотношение более близкое — 9—22% против 8—24%. Вероятно в этом частично отражается разница в тратах энергии на формирование половых продуктов (в ущерб росту тела), которая является следствием различного воздействия экстремальных условий на особей разного пола.

И, наконец, в нижней серии графиков по усредненным данным между особями разного пола и мест обитания можно видеть обобщенные особенности роста леща 3 поколений. Здесь в наиболее явном виде отражены как типы роста и различия уровней всех трех признаков, так и степень сходства характера изменений разных показателей. Например, на рис. 6, а, б можно видеть почти полную сходимость приростов длины тела и радиуса чешуи, а при сравнении с рис. 6, в — обособленный ход приростов числа склеритов. Показано также существенное превышение роста сеголетков и двухлетков поколения теплого 1972 г., четко выраженное на кривых всех трех признаков. Однако на 3—4 годах жизни эти различия исчезли.

Анализ фактических соотношений изменчивости параметров среди особей разных мест обитания, пола и в каждом из поколений сделан при характеристике приведенных серий графиков. На общем фоне этих материалов вырисовываются некоторые особенности, требующие более широкого обсуждения и их увязки с соответствующими закономерностями.

Прежде всего следует сопоставить характер выделяемых здесь типов роста по вариациям натуральных величин годовых приростов (Δl , Δr и Δn) с ранее данной нами классификацией типов роста по степени стационарности рядов, построенных по вариациям расстояний между склеритами [Гончаров, Сметанин, 1974; Поддубный, 1978]. Нам представляется, что корректная увязка этих двух классификаций может привести к выяснению ряда важных вопросов, которые в результате применения довольно сложных статистических методов анализа информации, заключенной только в вариациях межсклеритных величин, лишь ставятся в явном виде, но не объясняются. Естественно, этими методами анализируется лишь частный случай из всей совокупности признаков. И хотя все они коррелятивно взаимосвязаны, очевидно, каждый из них (в данном случае — вариации расстояний между склеритами, число которых сильно варьирует в равных радиусах) не может отражать всю специфику роста, особенно если он протекал в сложных условиях.

Таким образом, степень подобия двух классификаций (рабочих гипотез) следует рассматривать в двух аспектах.

Во-первых, среди каждого из типов роста, установленного по приростам комплекса признаков (Δl , Δg , Δn), могут быть ряды всех трех типов роста по степени их стационарности. Так, на участках горизонтального хода кривых в течение ряда лет (или при малом их наклоне), несомненно будет применима логика стационарных рядов. Этому условию в наших материалах отвечают лишь участки стабилизации роста 1-го типа, но, следовательно, весь ряд не будет стационарным. Далее, при равномерном снижении приростов с увеличением возраста рыб, что на наших графиках выражается относительно спрямленной наклонной линией, очевидно будет более применима логика стационарируемого ряда, особенно если ее согласовать с показателем степени затухания приростов. И, несомненно, при ломаном ходе наших графиков отражается типичный нестационарный рост.

Во-вторых, при рассмотрении каждой из серий графиков, нами отмечались как обособленность хода кривых по приростам числа склеритов, так и его слабая согласованность с графиками Δl и, тем более Δg . Это обстоятельство, очевидно, будет играть решающую роль при определении степени подобия двух обсуждаемых классификаций, ибо вторая из них основана именно на информации склеритной структуры чешуи. И если изменчивость числа склеритов не будет коррелировать в высокой степени с размерами самого радиуса, то мы встретимся с серьезным препятствием в решении проблемы объективизации определения возраста рыб статистическими методами в той форме, которую мы пока что освоили. Но при этом следует отметить и полезную сторону высказанного опасения — нам стала ясной необходимость специального анализа свойств сильно различающихся по числу склеритов рядов в одинаковых радиусах чешуи. Именно в этом, вероятно, следует искать пути согласования обеих классификаций, подобно тому, как нами были установлены особенности вариаций радиуса чешуи и числа склеритов в нем среди выборов рыб, упорядоченных по длине тела [Гончаров, наст. кн.].

Среди приведенных материалов заслуживает более пристального внимания и тот факт, что общие характеристики роста рыбинского леща практически не изменились по истечении почти 40 лет, т. е. как бы все огромные преобразования, происшедшие за это время в водохранилище, не играли решающего значения в биологии данного компонента экосистемы. Видимо, в этом вопросе нельзя не согласиться с мне-

нием А. А. Остроумова [1959], специально исследовавшего это явление. Он считает, что анализируемые им первые водохранилищные генерации леща (поколений 1942 г. и последующих лет) столкнулись с широким комплексом новых факторов, специфика которых с каждым годом менялась по мере затопления разнохарактерных участков поймы. В этих условиях произошло разбалансирование популяции как системы, и исторически сложившиеся нормы адаптивного реагирования оказались неадекватными комплексу новообразований во внешней среде. В результате получилось определенное несоответствие между ранее сбалансированными показателями.

Именно так мы понимаем все, что предшествовало заключению А. А. Остроумова [1959] о причине отсутствия значимых и четких различий роста разных поколений леща: темп его роста настолько низок, что на этом фоне его вариации между отдельными поколениями практически незаметны. Можно полагать, что столь резкое снижение темпа роста леща на первом этапе формирования водохранилища и его стабилизация на таком же низком уровне в последующие годы, является следствием этой разбалансированности. Отсюда и неадекватность норм адаптивного реагирования популяции.

Но в таком случае неизбежен закономерный вопрос: на что, на какие именно факторы так неадекватно реагирует популяция? Или, следствием какого (главным образом) фактора является снижение темпа популяционного роста?

Для ответа на такой вопрос потребует специальный анализ широкой информации в виде многофакторной матрицы, включающей согласующиеся материалы по кормовой базе, ее доступности и интенсивности потребления, специфике питания данного вида, «оплаты» корма при разных физиологических состояниях в сезонном и онтогенетическом планах, росте рыб при разных состояниях и в отдельных локальных группировках, численности отдельных поколений и всей популяции и т. п.

В то же время сам перечень определенного комплекса соответствующих материалов говорит о возможности и правомерности логического ответа на поставленный вопрос. Так, собственно, и поступил А. Н. Остроумов, выдвигая (среди всех прочих факторов) влияние высокой численности популяции — идею, поддерживаемую большим числом авторов, исследовавших эти закономерности как в малых, так и в крупных водоемах. Однако в данном случае нет необходимости оценивать роль любого из факторов — наши материалы позволяют лишь констатировать факт долговременной стабили-

зации роста леща на низком уровне и показать особенности его вариаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены статистические характеристики темпа линейного и весового роста рыбинского леща в возрасте от 2+ до 13+ с дифференцировкой по полу и местам локализации (Волжский и Шекснинский плесы). В результате сопоставления этих материалов можно говорить лишь о незначительном превышении темпа роста рыб из шекснинского локального стада над волжским. Среди отдельных возрастных классов эти различия достоверны ($P = 0.99$) по длине тела в возрасте 4+ среди обоих полов и 8+ среди самок; по весу — 4+ среди обоих полов и 13+ среди самцов. Внутри этих локальных стад между самцами и самками Волжского плеса по длине тела различия достоверны в 6 случаях и по весу — в 4. В Шекснинском плесе, соответственно, в 5 и 4 случаях, причем всегда показатели самок выше.

Сопоставлением общих показателей линейного и весового роста леща современных (1965—1978 гг.) и бывших (1942—1953 гг.) поколений показана его долговременная стабилизация на относительно низком уровне (в сравнении с потенциально возможным для вида в данной части ареала), на фоне которого его фактические вариации мало достоверны.

По вариациям роста леща среди трех избранных поколений, появившихся в годы с идентичным уровнем, но с резко различающимся термическим режимом, показана специфика изменчивости разных параметров (прирост длины тела, радиуса чешуи и числа склеритов). На примере поколения 1972 г. видно, что молодежь леща, выключившаяся в условиях теплой весны и при относительно устойчивой теплой погоде в течение всего лета, имеет более высокий темп роста как на 1-м, так и на 2-м годах жизни. В возрасте 3—4 годов эти преимущества уже не заметны.

Анализ этих данных позволил установить три типа роста, которые в определенном смысле согласуются с типами, выявленными нами ранее при статистическом анализе склеритной структуры чешуи. Констатация количественных различий в параметрах роста этих трех поколений (раздельно по полу и месту обитания) в значительной степени восполняет информацию, необходимую для совершенствования применяемых нами статистических методов анализа роста рыб с целью объективизации определения их возраста.

Баканов А. И., Митропольский В. И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1981, с. 00—00.

Бакулин К. А. Морфологические характеристики Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968, с. 72—86.

Башкатова Е. Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971—1972 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхне-волжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 84—105.

Буторин Н. В. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Изд. «Наука», Л.-д., 1972, с. 84—105.

Васильев Л. И. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1950, вып. 1, с. 24—29.

Васильев Л. И. Некоторые особенности формирования промысловой иктофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. — Тр. биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 40—46.

Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978.

Гончаров А. И. Особенности склеритной структуры чешуи одноклеточных рыб разного возраста (наст. кн.).

Гончаров А. И., Сметанин М. М. Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 22, с. 63—67.

Гордеев Н. А., Ильина Л. К. Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах волжско-камского каскада. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978, с. 9—21.

Мамаева Н. В. Планктонные инфузории прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхне-волжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 153—161.

Митропольский В. И. Донная фауна Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1973, № 17, с. 29—33.

Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций. — Зоол. ж., 1949, т. 28, вып. 6, с. 17—19.

Остроумов А. А. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 55—67.

Остроумов А. А. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1 (4), с. 211—234.

Поддубный А. Г. Направление и некоторые методические основы рыбохозяйственных исследований водохранилищ. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978, с. 3—7.

Поддубный А. Г., Гончаров А. И., Сметанин М. М. Спектрально-корреляционный метод определения возраста и изучения роста рыб с циклоидной чешуей. — В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976, с. 38—46.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972.

Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхне-волжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 170—212.

ОСОБЕННОСТИ СКЛЕРИТНОЙ СТРУКТУРЫ ЧЕШУИ ОДНОРАЗМЕРНЫХ РЫБ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

Морфологические и поведенческие адаптации организмов в онтогенезе проявляются, как известно, в специфике широкого спектра признаков. Вариации признаков отражают характер ответных реакций организмов на изменяющиеся условия среды обитания. Следовательно, сами вариации какого-либо признака могут играть роль инструмента для исследования процесса, особенностями которого они обусловлены.

Рост рыб — явление приспособительное и степень изменчивости разных его параметров во времени различна. Так может характеризоваться специфика роста отдельных особей и разных экологических группировок рыб. Учет этих различий необходим, в частности, при широко применяемых в ихтиологии методах определения возраста и ретроспективного анализа роста рыб. В основу этих методов положена определенная связь между изменениями в процессе роста радиуса чешуи и длины тела рыбы. В последнее время особенности этой связи анализируются более детально с включением широкого спектра информативных свойств склеритной структуры чешуи, вплоть до раскрытия внутренней статистической сущности процесса роста и осуществления расчетных и логических операций на ЭВМ [Мина, Клевезаль, 1970; Гончаров, Сметанин, 1974; Гончаров и др., 1975; Поддубный и др., 1976; Малкин, 1976; Васильков, 1977; Ваганов, 1978; Сметанин, 1978 и др.].

В то же время, естественная гетерогенность исследуемых признаков часто создает существенные ограничения для всех упомянутых методов и пути их преодоления во многом еще неясны. Общая характеристика некоторых из этих особенностей дана А. Г. Поддубным [1978], где кратко анализируются основные типы роста рыб, свойственные отдельным экологическим группировкам. Однако непосредственной причиной, усложняющей анализ всех трех типов роста (стационарного, стационазируемого и нестационарного), следует считать возможность перекрытия показателей роста между смежными

возрастными группами, т. е. со сдвигом чаще на 1, реже — на 2 года, а иногда и более.

В естественных популяциях рыб наблюдается широкий размах роста внутри каждой возрастной группы, и объективное определение доли разновозрастных размерных аналогов всегда затруднительно. Очевидно, принцип формирования специфичной склеритной структуры чешуи среди одноразмерных рыб разного возраста лучше изучать на эталонных материалах, когда возраст рыб известен точно.

Исходя из особенностей наших экспериментальных данных, мы имеем возможность поставить двойную цель: показать возможные вариации параметров роста внутри двух возрастных групп (сеголетков и двухлетков карпа); сопоставить соответствующие параметры среди размерных аналогов разного возраста.

Выборки рыб для сопоставлений формировались в процессе проведения экспериментов по определению дифференцировки роста карпа при разной плотности посадки в прудах в течение 180 суток (сеголетки) и двухлетки, рост которых протекал в 2 летних сезона (360 суток). Измерение радиуса и просчет склеритов осуществлялись в левом боковом секторе чешуи при 20-кратном увеличении на горизонтальном экране спектропроектора SP-2 (К. Цейсс, ГДР). Регистрация изменений оптической плотности чешуи (исходной информации) проводилась с помощью компенсационного самописца G-1 В-1, синхронизированного с микрофотометром G-2 (К. Цейсс). Материалы обработаны на ЭВМ «Минск-22». Различия средних значений параметров оценивались по критерию Стьюдента для уровня вероятности 0.999.

Для анализа возможных вариаций роста рыб и изменений параметров склеритной структуры чешуи среди сеголетков карпа формировались выборки с таким расчетом, чтобы в общей сложности был охвачен весь размах наблюдаемых колебаний длины тела. При этом средние значения в каждой выборке достоверно отличались от смежных рядов, а внутри выборок вариации длины тела были бы незначительными. По такому же принципу формировались идентичные выборки среди двухлетков, т. е. создавались вариационные ряды размерных аналогов. Таким образом, за счет упорядочения всего материала по основному признаку достигнута возможность анализа особенностей других, коррелятивно связанных с ним параметров, формирование которых происходило в разных временных интервалах.

**Длина тела (мм) размерных аналогов разного возраста
и степень различия средних значений**

Номер ряда	Сеголетки (0+)				t_{α} между 0+ и 1+	Двухлетки (1+)			
	$M \pm m$	C, %	n, шт.	t_{α}		t_{α}	$M \pm m$	C, %	n, шт.
1	72±1.1	6.5	20	4.4	—	—	—	—	—
2	80±1.5	8.2	20	6.9	—	—	—	—	—
3	93±1.2	7.0	30	11.9	1.8	—	90±1.2	7.6	30
4	112±1.1	5.2	30	11.3	0	13.7	112±1.0	5.0	30
5	132±1.4	4.8	20	4.3	0	12.3	132±1.3	4.3	20
6	142±1.8	5.8	20	6.4	0	4.3	142±2.0	6.2	20
7	156±1.2	3.0	15	7.1	1.2	5.2	154±1.2	3.6	20
8	159±2.0	4.8	15	1.3	0.4	2.6	160±1.9	5.4	20
9	176±1.4	6.0	60	24.3	1.1	7.7	178±1.3	6.6	80
10	240±2.3	4.2	20	—	0.7	25.7	242±2.1	4.8	30

Примечание. Здесь и в табл. 2: С — коэффициент вариации, %;
— эмпирические коэффициенты Стьюдента, табличные значения которых
при $P = 0.999$ не выше 3.3.

Общий размах вариаций длины тела в обеих возрастных группах рыб очень широк (табл. 1). Среди 10 выборок в группе сеголетков минимальные значения составляют лишь 30% от максимальных. В группе двухлетков это соотношение несколько выше (37%), но здесь нет размерных аналогов, соответствующих двум первым рядам сеголетков. Очевидно элиминация во время зимовки и на 2-м году жизни идет за счет сильно отставших в росте особей. Мы не приводим в табл. 1 статистических характеристик вариационных рядов для общих выборок (при $n = 250$). Отметим лишь, что коэффициенты вариации для сеголетков равны 33.9% по длине тела и 48.2% — по весу. Для двухлетков они, соответственно, равны 27.1 и 45.9%.

В целом же группа сеголетков может характеризоваться очень высоким темпом роста, ибо даже для южных районов нашей страны установлены стандарты в пределах 90—100 мм. Рост двухлетков, наоборот, крайне замедлен и, как будет показано ниже по параметрам чешуи, это обусловлено плохим ростом в 1-й год жизни. Однако для наших целей нужна именно такая градация роста рыб в отдельных выборках. По критериям Стьюдента показано, что внутри обеих возрастных групп различия между смежными рядами достоверны. Исключением являются лишь 7-й и 8-й ряды, но они не объединены,

поскольку отличаются показателями роста чешуи. С другой стороны, отсутствие значимых различий между сопоставляемыми рядами сеголетков с двухлетками характеризует репрезентативность выборок как истинных размерных аналогов.

Материалы, показывающие особенности склеритной структуры чешуи сеголетков и двухлетков, свидетельствуют, что внутри каждого анализируемого ряда вариации показателей очень малы: значения коэффициентов колеблются в пределах 3.1—7.3% (табл. 2). Охват же колебаний признаков

Таблица 2

Степень различий средних значений количества склеритов (шт.) и радиуса чешуи (мм) размерных аналогов разного возраста

Сеголетки (0+)				t_{α} между 0+ и 1+	Двухлетки (1+)			
M ± m	C. %	n, шт.	t_{α}		M ± m	t_{α}	C. %	n, шт.

количество склеритов

39±0.32	3.7	20	—	—	—	—	—	—
41±0.5	5.1	20	3.5	—	—	—	—	—
47±0.4	4.8	30	9.6	18.6	37±0.4	—	5.1	30
51±0.5	5.8	30	5.9	17.9	68±0.8	36.3	6.3	30
58±0.7	5.5	20	7.9	9.5	69±0.9	0.8	5.9	20
64±0.7	4.6	20	6.2	7.6	72±0.8	2.5	5.1	20
67±0.9	4.9	15	2.8	7.9	77±1.0	4.0	5.5	20
72±1.1	5.7	15	3.7	5.3	80±1.1	2.1	6.1	20
80±0.7	6.8	60	6.2	16.8	98±0.8	13.4	7.2	80
93±0.9	4.3	20	11.3	10.2	107±1.0	6.9	5.3	30

радиус чешуи

1.9±0.01	3.1	20	9.5	—	—	—	—	—
2.2±0.03	5.6	20	11.8	—	—	—	—	—
2.7±0.03	5.0	30	10.0	11.1	2.3±0.02	—	4.7	30
3.2±0.04	6.1	30	7.1	3.5	3.0±0.04	15.6	6.3	30
3.6±0.04	5.3	20	10.6	1.6	3.7±0.05	10.9	5.7	20
4.2±0.04	4.0	20	6.3	7.1	3.8±0.04	1.6	4.8	20
4.6±0.05	4.2	15	4.2	2.8	4.4±0.05	9.4	4.7	20
5.0±0.08	6.1	15	6.4	7.0	4.3±0.06	1.3	6.4	20
5.6±0.05	7.3	60	14.9	10.9	4.9±0.04	8.3	7.0	80
7.0±0.08	5.0	20	—	15.9	5.5±0.05	9.4	5.1	30

внутри каждой возрастной группы, наоборот, очень широк: коэффициенты вариации радиуса чешуи и количества склери-

тов в нем у сеголетков равны 35.5 и 26.3%, а у двухлетков — 21.4 и 20.1%. Но здесь можно видеть несколько других важных обстоятельств. Если в рядах по длине тела внутри каждой группы наблюдались реальные различия, то при сопоставлении параметров роста чешуи в 6 случаях они исчезли. Более того, в группе сеголетков такая аномалия проявилась лишь в одном случае из 18, а у двухлетков — в 5 из 14 (около 36%). Это свидетельствует о том, что асинхронность роста тела и чешуи более свойственна рыбам, рост которых протекал в менее благоприятных условиях.

Последнее заключение, значимость которого трудно переоценить в приложении к естественным популяциям, где подобный анализ практически невозможен из-за неизвестности возраста рыб, получает еще большее подтверждение при сравнении особенностей склеритной структуры между возрастными группами. В отличие от данных табл. 1 в соответствующих графах табл. 2 наблюдается почти полная неидентичность склеритных структур. Из 32 сравниваемых рядов в 28 случаях (87.5%) установлены достоверные различия ($P = 0.999$).

Это, казалось бы, создает предпосылки для уверенного разделения одноразмерных аналогов по истинным возрастным классам, основываясь, например, на значимых различиях числа склеритов в радиусе чешуи. Но многократное перекрытие этих величин в условиях широких вариаций роста внутри каждой возрастной группы исключает такую возможность — число склеритов в годовых зонах роста чешуи не может считаться надежным критерием для объективного разделения размерных аналогов по возрасту.

В то же время, при констатации факта более явной асинхронности роста тела и чешуи у двухлетков интересно рассмотреть сам процесс возникновения этих особенностей склеритной структуры. Для этого достаточно расчленив годовые зоны роста на чешуе двухлетков и оценить соотношение их параметров (табл. 3).

Особой в исследуемой выборке двухлетков в 1-й год жизни росли значительно хуже, чем во 2-й. Даже те из них, которые во 2-й год имели довольно высокий темп роста, характеризуются крайне малыми стартовыми размерами — радиус чешуи 2 мм соответствует длине тела около 100 мм и весу около 10 г. В остальных выборках показатели роста в 1-й год жизни еще ниже и, естественно, их компенсационный рост на 2-й год не мог протекать на свойственном популяции уровне. Тем не менее, получение количественных характеристик изменчивос-

Характеристика склеритной структуры чешуи разноразмерных двухлетков карпа в разные годы роста

Длина тела, мм	1-й год		2-й год	
	r_1	n_1	r_2	n_2
90	1.0	16	1.3	21
112	1.1	30	1.9	38
132	1.5	28	2.2	41
142	1.5	28	2.3	41
154	1.8	29	2.6	48
160	1.5	31	2.8	49
178	1.3	29	3.6	69
242	2.0	38	3.5	69

Примечание. $r_{1,2}$ — радиус чешуи, мм; $n_{1,2}$ — количество склеритов, шт.

ти соотношений между параметрами роста в разные годы позволяет более уверенно судить о причине возникновения аномалий в склеритной структуре, которые усложняют определение возраста рыб, переживших на каком-либо этапе онтогенеза плохие условия.

Обсуждение

Если допустить, что рассмотренные материалы относятся к выборкам рыб из естественного водоема, то вероятнее всего по результатам определения возраста они тоже были бы разбиты на 2 возрастные группы. Но часть сеголетков, начиная примерно с 9-го ряда табл. 1, были бы отнесены к двухлеткам (32%), так как у их размерных аналогов среди двухлетков явно выражено годовое кольцо, а значительная часть отставших в росте двухлетков, размером от 90 до 160 мм (48%), при очень большом сходстве параметров чешуи с сеголетками, несомненно, была бы идентифицирована с ними. В итоге получается картина, сходная с материалами по плотве [Поддубный, 1978], где примерно такая же часть особей отнесена к нестационарному типу роста, когда определение возраста крайне затруднено даже новейшими методами.

Данные предпринятого анализа могут способствовать пониманию причин возникновения ошибочных оценок биологической продуктивности отдельных возрастных групп, а следо-

вательно, и поколений. Зная, что истинный возраст одной части выборки 180 суток, а другой — 360, можно рассчитать среднесуточные приросты. В нашем примере, у первых они составляют 0.72 мм длины и 0.62 г веса, а у вторых, соответственно, 0.41 мм и 0.38 г. Иначе говоря, продуктивность сеголетков почти в 2 раза выше, чем их вдвое старших размерных аналогов. Если же учесть тенденции, которые вызвали существенное перераспределение результатов анализа из-за ошибочных определений возраста, то около 62% из всех исследованных рыб будут отнесены к сеголеткам. Следовательно, им будет придан высокий темп роста, что и приведет к ошибочному представлению о продуктивности этой части рыб. В натуральном выражении, например по ихтиомассе нашей общей выборки, получим среднесуточный прирост сеголетков 192 г (против 115 г истинного прироста) и двухлетков — 72 г (против 95). Это в корне меняет представление об удельной значимости разных возрастных групп, а если такой расчет будет относиться к естественным популяциям, то и ошибка будет касаться ее отдельных поколений. При этом обычные в экологических исследованиях расчеты могут оказаться далекими от истины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Размах вариаций признаков (длины и веса тела, радиуса чешуи и числа склеритов в нем) в выборках размерных аналогов разного возраста имеет широкие пределы, при которых возможно многократное взаимное перекрытие показателей как внутри возрастных групп, так и между ними. При этом параметры склеритной структуры чешуи не могут считаться надежным критерием для объективного разделения размерных аналогов по возрастным классам.

Асинхронность роста тела и чешуи сильнее выражена у размерных аналогов старшего возраста, что является следствием пониженного темпа роста в неблагоприятных условиях предыдущего сезона.

Трудность разделения одноразмерных рыб разного возраста по параметрам склеритной структуры чешуи создает существенные ограничения для формирования объективных представлений о биологической продуктивности анализируемых возрастных групп рыб.

Ваганов Е. А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск: Наука, Сибир. отд., 1978, с. 44—59.

Васильков В. П. Регистрационные свойства чешуи новозеландского джакаса и их использование для получения информации о ритмах роста. — *Вопр. ихтиологии*, 1977, т. 17, вып. 3 (104), с. 429.

Гончаров А. И., Сметанин М. М. Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе. — *Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод»*, 1974, № 22, с. 63—67.

Гончаров А. И., Поддубный А. Г., Сметанин М. М. Опыт вероятностного анализа роста рыб. — В кн.: *Количественные аспекты роста организмов*. М.: Наука, 1975, с. 64—67.

Малкин Е. М. Формализация методики установления характера зависимости между длиной особей и размерами чешуи и обратное расчисление роста рыб. — В кн.: *Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов*. Вильнюс: Мокслас, 1976, ч. 2, с. 46—53.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Принципы исследования регистрирующих структур. — *Успехи соврем. биол.*, 1970, т. 70, вып. 3 (6), с. 341—352.

Поддубный А. Г. Направление и некоторые методические основы рыбохозяйственных исследований водохранилищ. — В кн.: *Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ*. Л.: Наука, 1978, с. 3—7.

Поддубный А. Г., Гончаров А. И., Сметанин М. М. Спектрально-корреляционный метод определения возраста и изучения роста рыб с циклоидной чешуей. — В кн.: *Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов*. Вильнюс: Мокслас, 1976, ч. 2, с. 38—45.

Сметанин М. М. Рост рыб как один из показателей состояния популяции. — В кн.: *Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ*. Л.: Наука, 1978, с. 43—54.

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РОСТА КАРПА *CYPRINUS CARPIO* В ГОРНЫХ И РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ КУБЫ

Революционное правительство Республики Кубы уделяет большое внимание вопросам эффективного комплексного использования водохранилищ. Их число быстро увеличивается, и они становятся важным потенциальным источником высококачественной рыбной продукции. Одной из форм культурного рыбного хозяйства является экстенсивное карповодство, и оно сейчас активно внедряется на водохранилищах Кубы.

Рыбохозяйственное использование водохранилищ требует детализации представлений о ходе жизнедеятельности объектов вселения, в частности, об их росте и связях последнего с условиями среды. Основные трудности в изучении роста тропических и субтропических рыб вызваны сложностью анализа их чешуи и других регистрирующих структур, что является следствием обитания в относительно более стабильных условиях [Линская, 1966; Panella, 1973].

В данном сообщении обсуждаются результаты сравнительного анализа роста карпа в двух, резко отличающихся по условиям, водохранилищах. Материал собирался во время советско-кубинской экспедиции, проведенной под руководством А. Г. Поддубного в феврале—августе 1973 г.

Одно из водохранилищ — Гранде, образовано после затопления горной долины в массиве Сиерра дель Росарио (западная часть острова). Его площадь равна 5,6 га, средняя глубина 2 метра. Второе водохранилище — Химагуаю, площадью 35000 га и преобладающей глубиной 4—6 м, находится в зоне саванны центральной части Кубы и образовано зарегулированием стока р. Сан Педро.

В водохранилище Гранде 26 июля 1971 г. было посажено 6500 экз. молоди карпа в возрасте 45—60 дней. Среди них 200 шт. имели среднюю длину тела 110 мм, 300 шт. — 50 мм. Отловы рыб производились через 46 дней (7 шт.), 85 дней

(8 шт.), 316 дней (12 шт.), 472 дня (18 шт.) после посадки. Время, количество и качество карпов, выпущенных в водохранилище Химагуаю, остались неизвестны.

Сравнительный анализ роста карпов в указанных водоемах производился в следующей последовательности. Вначале с помощью стандартных ихтиологических методик сопоставлялся весовой и линейный рост карпов.

Затем путем выявления статистических закономерностей периодичности роста чешуи был определен возраст карпов из водохранилища Химагуаю и для всех рыб получены характеристики циклов их роста в связи с вариациями основных факторов среды.

Изменение в процессе роста показателей отдельных особей (длина, вес, радиус чешуи и т. д.) можно рассматривать

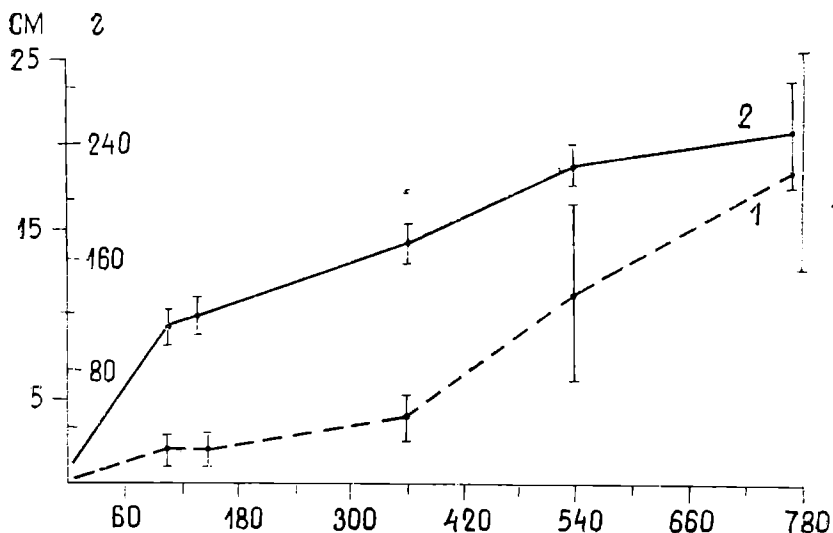


Рис. 1. Весовой (1) и линейный (2) рост карпа в водохранилище Гранде. По оси ординат — длина, см; вес, г; по оси абсцисс — время, сутки

как реализации случайной функции и использовать вероятностный подход к изучению роста рыб как наиболее адекватной исследуемому явлению [Гончаров, Сметани, 1974; Гончаров и др., 1975]. Этот подход позволяет учесть, что определенные показатели роста одновозрастных рыб изучаемой по-

пуляции имеют не строго одинаковые значения, а распределены в некоторой области.

Для оценки разброса в относительных единицах или процентах используется коэффициент вариации. Анализ изменений этих характеристик во времени позволяет представить среднее течение процесса и рассеяние около него. К сожалению, в нашем случае, ввиду очень больших временных промежутков между отловами и малым числом этих отловов, возможно исследование во времени лишь общего хода изменения средних значений веса Q и длины туловища l (рис. 1), их среднеквадратических отклонений σ_Q , σ_l (рис. 2) и коэффициентов вариации C_Q , C_l (рис. 3, см. таблицу).

Основные статистические характеристики показателей рыб, выловленных в водохранилищах Гранде и Химагуаю

Дата вылова	п, шт.	\bar{L}	σ_L	C	\bar{l}	σ_l	C	\bar{Q}	σ_a	C
----------------	-----------	-----------	------------	-----	-----------	------------	-----	-----------	------------	-----

Г р а н д е

10 IX 1971	7	98	13.0	13.0	88	12.0	14.0	20.9	7.6	36.0
19 X 1971	8	—	—	—	98	8.0	8.0	19.8	4.0	20.0
6 VI 1972	12	—	—	—	140	7.2	5.0	51.0	7.0	14.0
9 XI 1972	18	—	—	—	193	23.0	11.9	141.4	59.5	42.0
17 VII 1973	13	—	—	—	203	28.0	13.0	230.5	94.4	41.0

Х и м а г у а ю

31 V 1973	6	517	44.3	8.5	475	39.8	8.0	2667	625.8	23.0
--------------	---	-----	------	-----	-----	------	-----	------	-------	------

Примечание. L — длина по Смитту, мм, C — коэффициент вариации, %, Q — вес, г.

Анализ этих данных показывает, что вариабельность веса больше, чем длины для рыб из обеих водохранилищ.

На примере рыб из водохранилища Гранде можно также показать дифференцировку вариабельности и темпа весового и линейного роста в разные сезоны года, поскольку известно, что с момента выпуска сеголетков в этот водоем до последне-

го вылова трехлеток прошло около 750 суток, а климат в районе Кубы характеризуется чередованием периодов повышенной влажности и температуры (апрель—октябрь) и «сухих», относительно более «холодных» периодов.

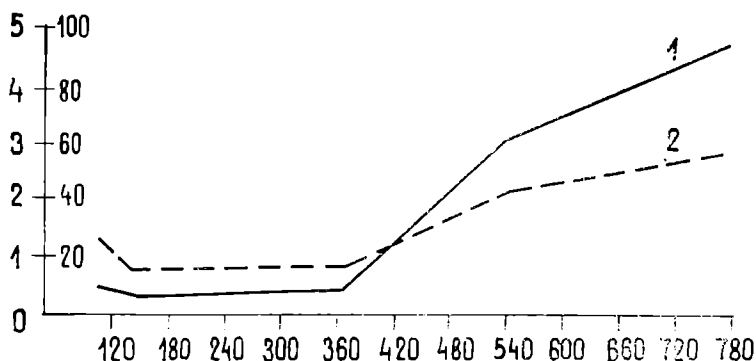


Рис. 2. Среднеквадратическое отклонение весового и линейного роста карпа водохранилища Гранде. Обозначения те же, что и на рис. 1

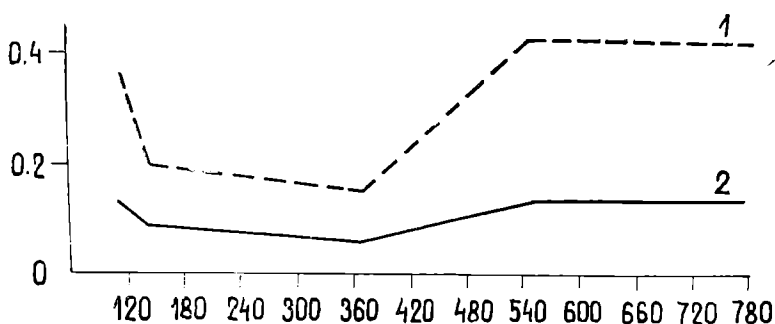


Рис. 3. Коэффициенты вариации весового (1) и линейного (2) роста карпа водохранилища Гранде. По оси ординат — коэффициенты вариации, %, по оси абсцисс — время, сутки

Увязывая рост рыб в 1971—1973 гг. с календарной шкалой времени, находим, что средний прирост веса карпа во влажный сезон составляет 140 г и длины тела — 97 мм. В это

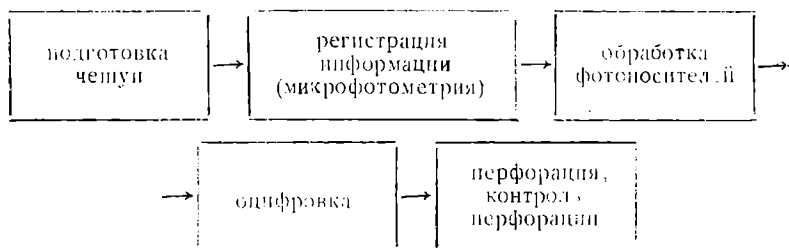
же время наблюдается наибольшая вариабельность весового и линейного роста. Наименьшая вариабельность и более низкие приросты соответствуют «сухому» периоду (средний прирост веса — 84 г, а длины тела — 54 мм).

Для выявления более детальной картины характера роста нами произведена обработка информации, содержащейся в склеритной структуре чешуи пойманных карпов, поскольку неравномерность линейного роста рыб отражается и на росте чешуи.

Нами использованы следующие информативные признаки склеритной структуры: число склеритов в боковом радиусе чешуи; абсциссы центров склеритов; разности абсцисс центров последовательных склеритов, т. е. расстояния между склеритами.

В анализе информации, содержащейся в склеритной структуре чешуи рыб, можно выделить три этапа: преобразование к виду, удобному для обработки на ЭВМ; преобразование полученных массивов, выявление статистической структуры рядов; интерпретация полученных результатов.

На первом этапе преобразование информации велось по следующей схеме:



Перед обработкой чешуя тщательно отмывалась и зажималась между двумя предметными стеклами. Микрофотометрия производилась сначала на регистрирующем микрофотометре МФ-4 с с регистрацией на фотоносителях, а позже — на G-2 (фирмы Карл Цейсс, ГДР), самописец которого осуществляет запись на обычной бумажной ленте. На полученных кривых центру склерита соответствует положение с наибольшей оптической плотностью. Координаты точек графиков на фотоносителях находились с помощью измерительного микроскопа МИР-12, а на бумажной ленте — с помощью сконструированного нами устройства. Полученные числовые ряды кодируются на перфоленту на ленточном

перфораторе СТА-2М. При этом используется второй международный код М-2. Контроль перфорации заключается в сравнении исходных данных с заперфорированными значениями.

На втором этапе анализа информации, ввиду большой трудоемкости расчетов, использовались ЭВМ «Наирн» и «Минск-22». Применялись следующие методы статистического анализа: метод главных компонент; спектральнокорреляционный анализ; периодограммаанализ; взаимный спектральный анализ.

При использовании метода главных компонент [Уилкс, 1967] совокупность склеритных рядов сектора чешуи представляется в виде ряда

$$F(x, \varphi) = \sum_{i=1}^k V_i(x) U_i(\varphi)$$

где x — номер склерита от центра чешуи к краю,
 φ — угловая координата анализируемого ряда,
— коэффициенты разложения,
— векторы разложения,
 k — число учитываемых векторов.

Анализ коэффициентов разложения совокупности склеритных рядов чешуи карпов из водохранилища Химагуаю показывает, что функция $V_1(x)$ описывает общее направление роста чешуи. Для всех исследованных нами карпов она близка к прямой. При этом первый член разложения описывает более 90% суммарной изменчивости.

Функция $V_2(x)$ описывает вторые по степени изменчивости вариации в росте чешуи. Для половозрелых особей ход $V_2(x)$ свидетельствует о более значительных изменениях роста, повидному, связанных с этапностью развития организма рыбы. $V_3(x)$ в нашем случае интерпретирована как годовая цикличность (рис. 4), а возраст карпов 3+. Это заключение подтверждается и другими методами статистического анализа склеритных рядов.

Проведенное определение возраста позволяет отметить наличие большой разницы между темпом роста карпов в сравниваемых водоемах. В горном водохранилище Гранде рост карпа значительно сдерживается условиями среды (в возрасте 2+ средний вес составляет лишь 230 г), а в равнинном, наоборот, он форсирован (средняя навеска в возрасте 3+ равна 2667 г). Суть — 4 методов заключается в том, что

исследуемый процесс рассматривается в виде суммы гармонических колебаний различных периодов, амплитуд и фаз. Сведения о параметрах периодичности, об их соотношении получаются при вычислении соответствующих функций: автокорреляционной $K(\tau)$, спектральной плотности $S(T)$, периодограммы $A(T)$, взаимных корреляционных функций и т. д. Имея свои достоинства и недостатки, эти методы анализа взаимно дополняют друг друга.

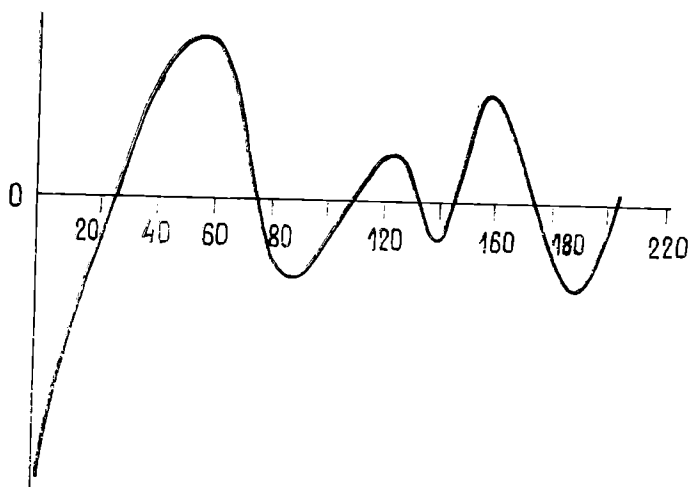


Рис. 4. Коэффициент разложения трессего вектора для карпа из водохранилища Химагуаю. По оси ординат — коэффициент разложения, по оси абсцисс — количество склеритов от центра чешуи к краю, шт.

Результаты частотного анализа склеритного ряда выявили следующую их структуру: наличие шумовой составляющей, присутствие долгопериодной, крупномасштабной вариации — тренде; наличие цикличностей различного рода.

Шумовая составляющая обусловлена высокочастотными гармониками с периодом меньше двух склеритов, ошибками при оцифровке, вычислениях и т. д.

Тренд отражает крупномасштабные изменения расстояний между склеритами от центра чешуи к краю. Наличие цикличностей с периодами $T_1, T_2, \dots, T_i, \dots, T_p$ склеритов с относительно большой амплитудой говорит о том, что в склеритной структуре чешуи через $T_1, T_2, \dots, T_i, T_p$ склеритов наблюдается

наибольшее соответствие в повторении сгущенных и разреженных склеритов. Определив число склеритов в радиусе чешуи n можно вычислить число периодов, укладывающихся в исследуемом ряду: $\frac{n}{T_1}, \frac{n}{T_2}, \dots, \frac{n}{T_i} \dots \frac{n}{T_p}$, а зная время t , в течение которого росла чешуя, можно в линейном приближении найти значения этих периодов (в днях):

$$Q_i = \frac{t \cdot T_i}{n}$$

В результате этих расчетов для рыб разных возрастов построена кривая, которая имеет максимумы при $\Theta=7-9, 15, 18, 30$, около 100, около 180, около 360 суток. Отметим, что линейное приближение более справедливо для молодых, неполовозрелых особей, чем для рыб старшего возраста.

На третьем этапе анализа информации (при интерпретации полученных результатов), несомненно, нужно исходить из того, что особенности склеритной структуры чешуи обусловлены действием сложного комплекса факторов внутренней и внешней среды. К сожалению, у нас почти полностью отсутствует информация об изменении внутренней среды исследуемых особей карпа, но имеются двухлетние ряды суточных температур воды в водохранилище Гранде и осадков в этой местности (с 1 июня 1971 г. по 1 июня 1973 г.). Частотный анализ этих рядов позволил выявить их сложную статистическую структуру. Отмечается, в частности и наличие мощных цикличностей с периодами, соответствующим значениям Θ , при которых вариационная кривая имеет максимумы. По литературным данным [Максимов, 1970] в атмосфере поносфере, магнитосфере исследуемого района отчетливо проявляется действие мощной группы сил, обусловленной вариациями приливообразующей силы Луны и Солнца. В состав вариаций этой силы входят и цикличности с указанными периодами. Естественно предположить опосредованное проявление их как в изменениях режима температуры и осадков, так и в различных процессах жизнедеятельности организмов, в том числе и в процессе роста рыб.

Таким образом, рост карпа, интродуцированного в разные по режиму водохранилища существенно различается: в горном водохранилище Гранде он замедлен, в равнинном водохранилище Химагуаю — форсирован. Вариабельность линейного и весового роста карпа в водохранилище Гранде в

«сухой» сезон года значительно меньше, чем во «влажный». Неравномерность роста карпов в водоемах Кубы отчетливо проявляется на чешуе. Статистический анализ выявляет, наряду с различиями, наличие и общих цикличностей в склеритных рядах и изменениях температуры и осадков.

ЛИТЕРАТУРА

Гончаров А. И., Сметанин М. М. Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 22, с. 63—67.

Гончаров А. И., Поддубный А. Г., Сметанин М. М. Опыт вероятностного анализа роста рыб. — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 217—222.

Липская Н. Я. Об особенностях роста рыб в тропической зоне океана. — В кн.: Эколого-морфологические исследования nektonных животных. Киев: Наукова думка, 1966, с. 111—116.

Максимов И. В. Геофизические силы и воды океана. Л.: Гидрометеониздат, 1970.

Уилкс С. Математическая статистика. М.: Наука, 1967.

Panella G. Otolith growth patterns as an aid in age determination in temperate and tropical fishes. — Ageing of Fish. Proc. Sympos. Reading: The Freshwater Biological Association, 1973, p. 28—39.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И БИОХИМИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПРИ УПРАВЛЯЕМЫХ УСЛОВИЯХ РОСТА КАРПА

Склеритная структура чешуи издавна является основным источником информации о росте и возрасте рыб. Однако процесс ее формирования в контролируемых интервалах времени практически не исследовался, хотя сам принцип ретроспективного анализа роста, казалось бы, основан именно на связи изменений размера радиуса чешуи во времени. Отсюда и появился так широко применяемый термин «годовая зона роста».

В то же время далеко не всегда с полной определенностью отличить годовые элементы склеритной структуры (кольца) от спорадично появляющихся по разным причинам дополнительных — те и другие могут проявляться с разной четкостью. И, очевидно, принцип изучения процесса формирования различных конкреций склеритной структуры должен базироваться на информации о росте рыб и их регистрирующих структур при точной увязке со шкалой времени.

С этой целью нами было предпринято экспериментальное содержание рыб в бетонных бассейнах при разной длительности голодания, чем искусственно вызывалось образование на чешуе дополнительного кольца. При этом мы исходили из предположения, что по параметрам последующего компенсационного роста можно будет установить особенности формирования склеритной структуры чешуи. Кроме того, как во время голодания, так и в течение всего периода интенсивного питания рыб, исследовались изменения активности щелочной фосфатазы, отражающей интенсивность обменных процессов в чешуе и, следовательно, ее росте, коррелятивно связанного с изменениями длины и веса рыбы.

Материал и методика

Годовики карпа из зимовального пруда после тщательного анализа исходных размеров тела и параметров чешуи были рассажены в выростной пруд для форсирования роста обиль-

ным кормлением. Через 30 суток, когда на чешуе четко обозначилось годовое кольцо в результате нового прироста 10—12 склеритов, началась рассадка близких по размерам рыб ($l=84-97$ мм) в бетонные бассейны, снабжаемые артезианской водой. Температура приточной воды колебалась в пределах 14—16°. Площадь каждого бассейна равна по 16 м² (объем — 16 м³). Во все бассейны 10 июня 1977 г. было посажено от 100 до 160 рыб (в зависимости от числа отбора проб) и с этого дня началось их голодание в течение 10, 20, 30 и 60 суток. С окончанием срока голодания в каждом из вариантов опыта рыбы пересаживались в земляные пруды (по 0.04 га), заполненные водой с упреждением в 30 суток, чтобы в них сформировалась естественная кормовая база. По строго установленному графику через 10 суток отбирались пробы для исследования активности щелочной фосфатазы (АЩФ) и биологического анализа рыб. Опыт длился до 7 октября 1977 г, то есть 120 суток. Контрольная группа рыб содержалась в выростном пруду, площадью 0.08 га (контроль — 1), а часть из них — в таком же бетонном бассейне, но при ежедневном кормлении комбикормом (контроль-2). В общей сложности всеми видами анализов в этом эксперименте охвачено 870 двухлетков карпа.

Исследование склеритной структуры чешуи производилось при 20-кратном увеличении на экране спектропроектора (SP-2, К. Цейсс, ГДР).

Активность фосфатазы определялась кинетическим методом [Гончарова, 1980], при котором в качестве субстрата использовался паранитрофенилфосфат натрия. Показатели ферментативной активности (W_0) выражались в микромолях паранитрофенола, выделенного при гидролизе субстрата в течение 1 мин. под воздействием фермента, содержащегося в 1 г чешуи. Уровень АЩФ во всех случаях показан для вероятности, равной 0.95 ($M \pm m \cdot t_{0.95}$).

Результаты

Для всех последующих сравнений нужна была детальная характеристика исходного состояния склеритной структуры закончивших зимовку годовичков карпа, которые прошли биологический анализ прошлой осенью перед посадкой в зимовальный пруд. Однако в течение зимы изменений в чешуе не произошло — в годовой зоне роста в среднем имелось 38 склеритов (35—41), расстояния между которыми плавно сокращались к ее краям. С 10 по 27 мая, когда рыбы содер-

жались в выростном пруду с уже развившимся планктоном и дополнительно подкармливались комбикормом, прирост новых склеритов еще не наблюдался. В это время шел процесс восполнения затраченных в течение зимы энергетических ресурсов и увеличивался лишь вес рыбы. К 9 июня на чешуе всех рыб добавилось от 7 до 14 (в среднем 12) широко расчлененных склеритов. В результате чего четко обострилась граница между сгущенными склеритами бывшей краевой зоны чешуи — эта структура и названа годовым кольцом.

Таким образом, к моменту перевода рыб на режим голодания с 10 мая до 10 июня в новой зоне роста чешуи имелось в среднем 12 склеритов. Во время голодания разной длительности сохранялась эта же «застывшая» структура — из-за торможения роста в краевой зоне чешуи сгущение склеритов не произошло.

Показатели АЩФ за это же время (10.V—10.VI) снизились с 1.4 ± 0.57 до 0.72 ± 0.22 , но уже через 5 суток с начала голодания установлено их плавное повышение до 0.90 ± 0.28 . Через 10 суток был зафиксирован такой же уровень активности фермента, он оставался неизменным во всех вариантах опыта до конца режима голодания.

Дальнейшие изменения признаков (длины и веса тела, радиусов чешуи и количества склеритов в них, а также уровня АЩФ в чешуе) будут показаны ниже.

По общим характеристикам 1977 г. (вряду 1965—1978 гг.) может быть отнесен к категории теплых. Среднесезонная температура воды с апреля по октябрь равнялась 13° и с мая по сентябрь — 17° . Смежный 1976 г., например, отличался более низкими показателями (соответственно 11° и 14.6°). Однако в середине июня наступило резкое и устойчивое похолодание, когда среднесуточная температура воды опускалась до $10\text{--}11^\circ$, а ночью — до $7\text{--}8^\circ$. Лишь в первой декаде июля наступило потепление и температура воды вплоть до начала августа удерживалась на уровне $22\text{--}24^\circ$. Но в 1-й декаде августа она вновь снизилась до $11\text{--}12^\circ$ и ее снижение продолжалось до конца опыта (7 октября, когда установилась холодная погода и температура воды не превышала $5\text{--}6^\circ$). В начале сентября имело место небольшое потепление, вызывавшее кратковременный подъем температуры до 19° .

Такая неустойчивость термического режима отразилась на результатах опыта. В частности, в 1-м варианте с 10-дневным голоданием рыб перевод на режим кормления совпадал с отмеченным резким похолоданием. Это обстоятельство, на

наш взгляд, настолько интересно, что процесс преобразования в склеритной структуре следует описать в деталях.

Рыбы в этом варианте опыта были пересажены в богатый естественной пищей пруд 19 июня. Кроме того, с этого дня в пруд ежедневно вносился комбикорм. Однако при наступившем длительном похолодании рыбы практически не питались — это установлено просмотром содержимого кишечника. Через каждые 5 суток контролировалось состояние склеритной структуры — до 15 июля она оставалась без изменений. Лишь в интервале 15—19 июля был установлен прирост 2—5 склеритов, появившихся в боковых секторах чешуи, где они выклинивались не параллельно ранее сформировавшимся склеритам, а под углом. Создается впечатление, что «подстиланье» новой фибриллярной пластинки начинается в заднем секторе чешуи, сросшемся с пигментированной кожей чешуйного «кармана». Далее, разрастаясь вширь и вперед, эта новая пластинка последовательно выдвигается за контуры старого края, пока новый слой не прорастает за ее пределы по всей площади чешуи. Таким образом, края новой пластинки в плане просматриваются как новый замкнутый склерит, где, к тому же, концентрируется более плотный гиалодентин (рис. 1).

29 июля подобные образования имелись уже на чешуе всех рыб и состояли в среднем из 4—8 склеритов. Первые 2—3 из них значительно ближе прижаты к краю той зоны, которая приросла в течение 30-дневного кормления (до рассадки рыб на голодание). Таким образом, на всех чешуях сформировалось дополнительное кольцо из 2—3 склеритов, различимое лучше всего в боковых секторах. В варианте 10-дневного голодания это произошло между 25—35 сутками с начала кормления рыб. Во всех других вариантах дополнительное кольцо образовалось через 10—20 суток, но при 60-дневном голодании оно почти не выражено, так как в течение всего периода компенсационного роста приросло лишь 4 склерита.

На чешуе рыб в контроле (1 и 2) также образовалось дополнительное кольцо, что по времени совпало с резким снижением температуры воды.

Итак, в варианте с 10-дневным голоданием компенсационный рост рыб начался примерно с месячной задержкой. Рыбы из 2-го варианта опыта после 20-дневного голодания были пересажены в пруд для откорма уже в иной фазе, когда температура воды устойчиво повышалась. С 29 июня по 9 июля она поднялась с 13 до 24°. Рост этих рыб начался

сразу после пересадки и этим объясняется более высокий темп их роста в сравнении с 1-м вариантом.

Общий характер изменения признаков в течение опыта удобнее показать на примере графиков весового роста рыб во всех вариантах — признака, имеющего наибольший размах колебаний.

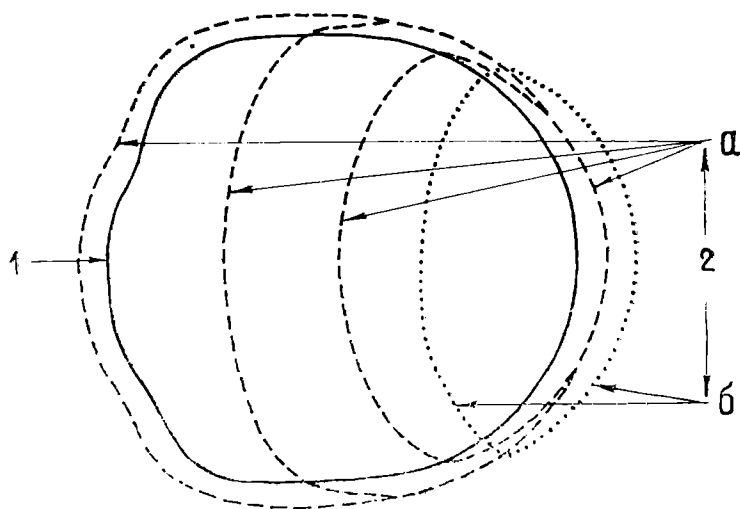


Рис. 1. Схема образования годовых склеритов на чешуе карпа.
1 — старый контур чешуи, 2 — последовательные приросты новых фибриллярных пластинок: а — 1-го, б — 2-го склеритов

Рыбы второй контрольной группы, получавшей комбикорм в бетонном бассейне в течение всего опыта, не отличаются заметным преимуществом роста от голодающих, а в сравнении с вариантом 20-дневного голодания даже отстали в росте (рис. 2). Очевидно, избыток пищи в бетонном бассейне не мог компенсировать благоприятных условий нагула, которыми были обеспечены рыбы 1-й контрольной группы в выростном пруду, давшие нормальные приросты. Здесь же видно замедление роста рыб в варианте с 10-дневным голоданием из-за погодных условий.

В целом же, в опыте достигнута запланированная градация роста рыб, необходимая для установления закономерностей, которые определяют характер формирования годовых зон

роста чешуи и образований в склеритной структуре, называемых дополнительными кольцами.

По итоговым расчетам, характеризующим различия изменений средних показателей роста рыб в чешуи, как основной регистрирующей структуры, легко осуществить сопостав-

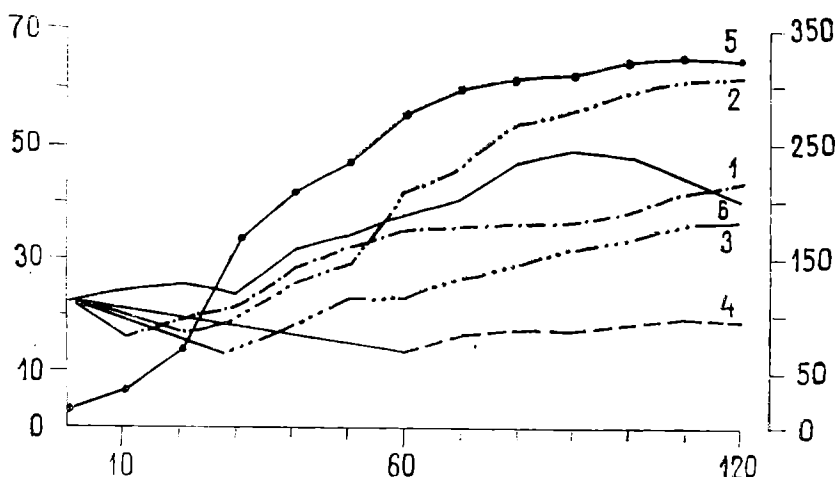


Рис. 2. Весовой рост карпа после голодания. Длительность голодания: 1 — 10, 2 — 20, 3 — 30, 4 — 60 суток, 5 — контроль в прудах, 6 — контроль в бетонном бассейне; по оси ординат: слева — вес рыб в опыте, г; справа — то же в контроле, по оси абсцисс — длительность кормления, сутки

ления между избранными признаками, темп изменений которых однако, не был постоянным во всех выборках с 10-суточными интервалами (табл. 1).

Особенно интересно проследить за согласованностью сезонной изменчивости коррелятивно связанных признаков — линейного и весового роста рыб и параметров чешуи. Более высоким приростам длины тела соответствуют интенсивные приросты переднего радиуса чешуи, а после излома этих кривых наблюдается согласованность в преимущественном росте веса тела и бокового радиуса чешуи (рис. 3, 4).

Более того, в разных вариантах опыта эти зависимости отличались не только количественно, но и направленностью связей.

Характер изменений между темпом линейного и весового роста в течение сезона более наглядно показан динамикой

Удельная скорость роста длины (l) и веса тела (Q) переднего и бокового радиусов чешуи (r_n и r_b) и числа склеритов в них (n_n и n_b) после голодания разной длительности

Голодание (сутки)	Удельная скорость роста (1 : сутки), %					
	l	Q	r_n	r_b	n_n	n_b
10	0.21	0.60	0.28	0.13	0.34	0.20
20	0.30	0.95	0.26	0.26	0.35	0.32
30	0.14	0.44	0.28	0.14	0.30	0.20
60	—	—	0.11	—	0.06	—
Контроль-1	0.77	2.82	0.97	0.71	0.76	0.59
Контроль-2	0.21	0.53	0.38	0.28	0.34	0.27

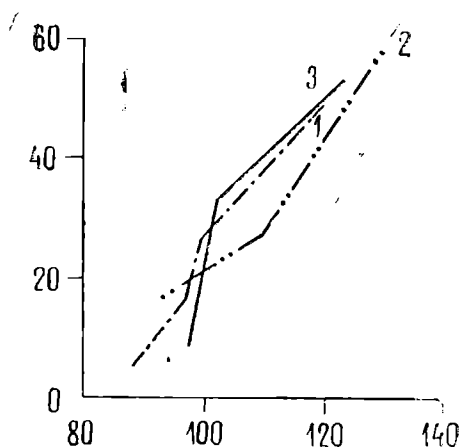


Рис. 3. Зависимость изменений длины и веса тела при компенсационном росте карпа после голодания. Длительность голодания: 1 — 10, 2 — 20 суток, 3 — контроль; по оси ординат — вес, г; по оси абсцисс — длина, мм

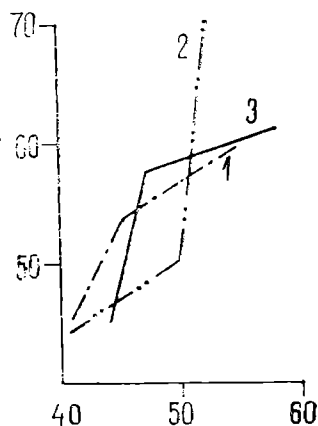


Рис. 4. Зависимость изменений переднего и бокового радиусов чешуи при компенсационном росте крапа после голодания, %. По оси ординат — боковой радиус, по оси абсцисс — передний. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3

коэффициентов упитанности рыб (рис. 5). Ход кривых во всех вариантах опыта (и контроля) сходен, различаются

лишь их уровни. Исходя из формулы расчета коэффициента упитанности (по Фультону), можно видеть, что участкам подъема кривых соответствуют периоды превышения весового роста над линейным, а в зонах понижения кривых — наоборот.

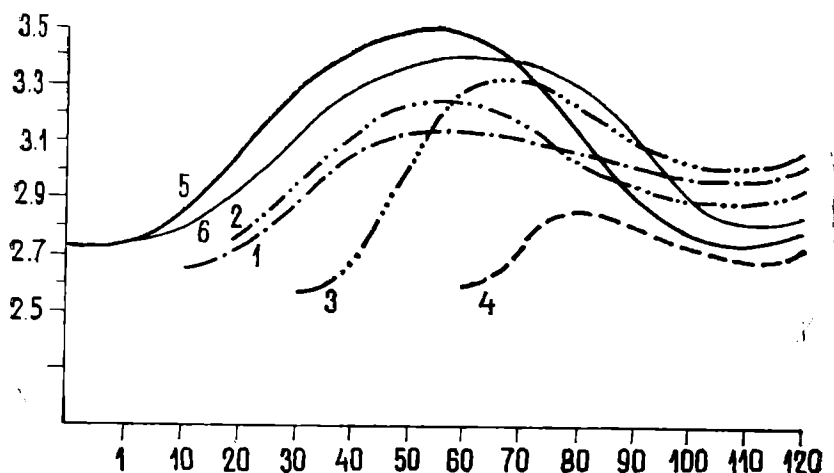


Рис. 5. Сезонная динамика коэффициентов упитанности (по Фультону) карпа при компенсационном росте после голодания. По оси ординат — коэффициент упитанности. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2

Однако помимо общих характеристик изменчивости всех признаков (табл. 1) следует более подробно показать особенность прироста числа склеритов в чешуе — признака, который часто в специальной литературе называется биологической меткой времени. Наблюдая за абсолютным приростом числа склеритов, можно видеть существенную разницу интенсивности приростов при разных условиях содержания рыб (табл. 2).

Кроме того здесь видно, что характер дополнительного кольца определяется не длительностью воздействия тормозящего рост фактора, а интенсивностью последующего компенсационного роста. Мы акцентируем внимание на этом потому, что четкость проявления дополнительных колец зачастую связывается с силой или длительностью воздействия какого-либо отрицательного фактора.

**Абсолютный прирост числа склеритов в чешуе рыб за время
компенсационного роста после голодания разной длительности**

Длительность голодания, сутки	Время после голодания, сутки											Всего
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	
10	—	—	5*	3	4	3	—	1	—	1	—	17
20	3	6*	5	5	4	3	—	3	2	—	1	32
30	3	4*	4	3	1	1	—	—	—	—	—	17
60	—	2*	—	1	—	—	1	—	—	—	—	4
Контроль-1	8	11	14	17	12*	7	5	4	2	3	3	86
Контроль-2	4	—	—	2*	4	1	2	3	—	—	—	16

Примечание. * — время появления дополнительного кольца.

Рассматривая общий ход изменений показателей АЩФ во всех вариантах опыта и в контроле, прежде всего следует отметить сложность хода кривой в контроле (рис. 6). Ее значительный подъем в интервале 20—50 суток роста рыб совпадает с периодом отмеченного выше резкого похолодания. Но если весь период роста рыб разбить на 2 равные части, то по средним значениям АЩФ для каждой из них приближенная кривая будет проходить на уровне 0.9 в начале и 0.7 — в конце.

С другой стороны, группировка показателей во всех вариантах опыта, наоборот, будет характеризовать более высокие колебания значений (0.9—1.4). Это говорит о том, что у голодавших рыб в течение компенсационного роста, протекавшего с разной интенсивностью в каждом варианте, не был осуществлен свойственный им естественный цикл изменений АЩФ. Даже в случае наиболее высокого темпа компенсационного роста рыб (после 20-дневного голодания) прирост настолько мал в сравнении с потенциально возможным (контроль-1), что их физиологическое состояние никак не может быть близким к нормальному. Отсюда и высокий уровень АЩФ, отражающий замедленность обменных процессов.

Зависимость показателей АЩФ от интенсивности изменений длины и веса тела рыб и количества склеритов в чешуе отражена на рис. 7. С начала опыта и до первой декады августа темп приростов этих величин постоянно повышался от 10 до 35% (от конечных размеров) и это сопровождалось явно выраженным снижением уровня АЩФ. Во второй части лета, когда приросты тех же признаков стали резко убывать (10% и менее), уровень АЩФ, наоборот, возростал.

Угол наклона линий графиков довольно четко отражает соотношение скорости изменения этих признаков.

Из приведенных результатов следует выделить значимость возможности получения «спровоцированных» образований в склеритной структуре чешуи, как экспериментальной

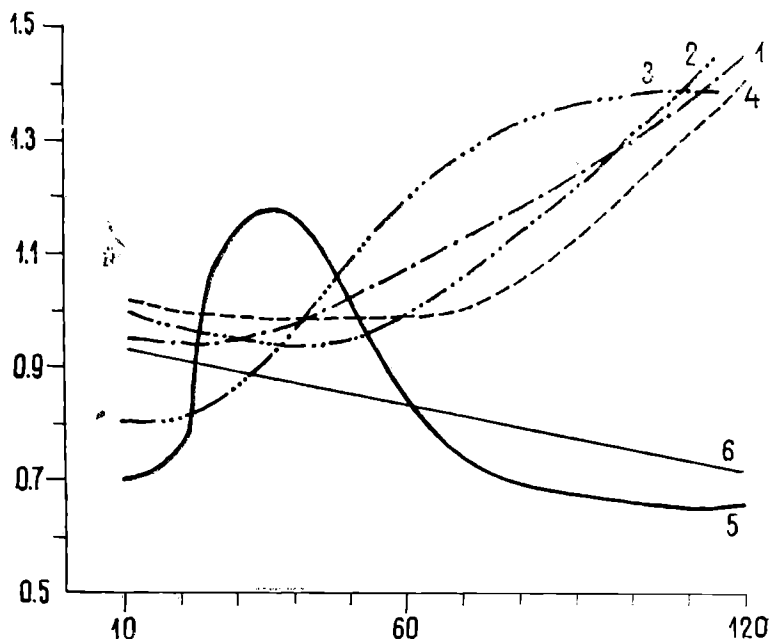


Рис. 6. Изменение средних уровней АЩФ в чешуе карпа при компенсационном росте после голодания

5 — контроль, 6 — то же, приближенная средняя; по оси ординат — уровень АЩФ. Остальные обозначения те же, что и на

метки. Такая метка — результат реагирования организмов на заданные условия среды, и ее формирование предопределено в известном интервале времени. Следовательно, она может рассматриваться как своеобразная точка отсчета, необходимая для анализа последующих изменений параметров чешуи в процессе компенсационного роста.

В связи с тем, что в ходе такого эксперимента осуществляется сбор информации по ряду параметров, то и результаты их взаимного сопоставления способствуют пониманию

многих явлений, с последствиями которых мы часто встречаемся при обработке материалов из естественных водоемов. Назовем на примере широкие вариации параметров годовых зон роста чешуи, реальная оценка которых практически невозможна без знания потенциальных возможностей организма в тех или иных условиях. Поэтому в полученных нами данных мы видим наиболее реальный путь к объективной классификации конкреций склеритной структуры.

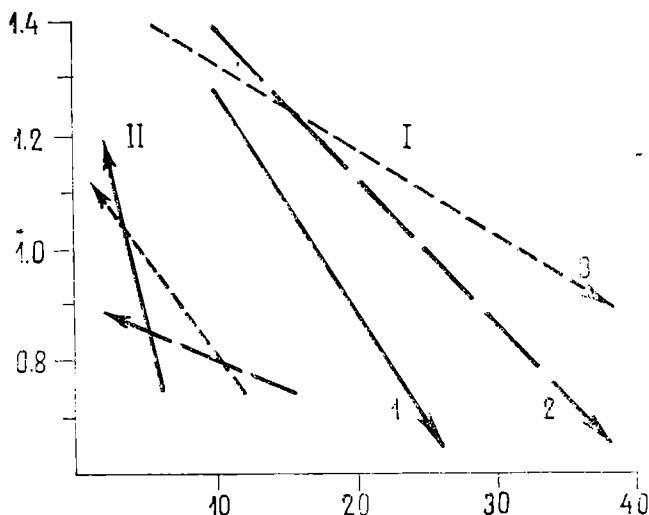


Рис. 7. Зависимость уровня АЩХ от изменений интенсивности приростов

Длина тела (I); веса (II); числа склеритов в радиусе чешуи (III) в I-й (I) и II-й (II) частях вегетационного периода. По оси ординат — уровень АЩФ, ммоль/мин., по оси абсцисс — параметры роста, %

Существенное значение имеет вывод о том, что характер дополнительного кольца не зависит от продолжительности воздействия тормозящего рост фактора — что он обусловлен интенсивностью последующего компенсационного роста. Этим, в сущности, объясняется допустимость широких вариаций структуры годовых зон роста чешуи. По нашим данным они могут состоять как из 86, так и из 4 склеритов. В то же время дополнительное кольцо может расчленять годовую зону чешуи рыб на 62 и 24 склерита, что показывает сколь

мала вероятность правильной классификации колец в том и другом случае, особенно если анализируется материал из естественного водоема.

Из наших материалов вытекает и необычная интерпретация коэффициента упитанности — характер его сезонной динамики отражает суть изменения в соотношениях темпа весового и линейного роста рыб. Описание такого хода сезонных изменений этого показателя мы нашли лишь в одной работе, относящейся к лещу [Ермолин, 1979]. Однако в нашем опыте получена более четкая картина, особенно в отношении осеннего подъема кривых, отражающего повторное в сезоне существенное превышение весового роста, связанное с накоплением резервных ресурсов перед зимовкой. Также четко показано нами и обратное явление, когда после зимовки (или голодания) зафиксирован повышенный темп роста бокового радиуса чешуи, что связано с доминированием в данный момент весового роста.

Что же касается сведений о ферментативной активности в чешуе рыб, то здесь можно лишь в первом приближении обсуждать как характер самих показателей, так и их связь с изменениями состояния организма. В литературе нет сведений об особенностях этих показателей при голодании рыб.

Но этого нельзя сказать о других областях науки: в медицине, ветеринарии и зоотехнике, например, на изменения активности щелочной фосфатазы в различных тканях и органах опираются довольно широко.

Однако из большой серии подобных работ трудно сделать однозначное заключение о направленности изменений АЩФ при голодании или кормлении после голодания. Скорее всего при этом лучше говорить об узкой специфичности этого фермента в каждой ткани, когда характер изменений определяется функциональными особенностями.

Так, в лактирующей молочной железе крыс активность энзима при голодании снижается в 2—3 раза [Baxter, Coare, 1979]. Причем инактивирующее действие голодания на АЩФ-азу снимается через 1 час после начала кормления или даже после подкожного введения глюкозы.

Шаффи [Schaffi, 1979] описывает снижение АЩФ в мышцах, почках, печени и сыворотке крови после 40-дневного голодания сомов в пределах 52—57%. При возобновлении рыб АЩФ вновь повышалась во всех исследуемых тканях.

Исследования, касающиеся влияния голодания на АЩФ, можно разделить на 3 категории. К 1-й относятся работы, направленные на выяснение непосредственного влияния голо-

дания, ко 2-й — о характере воздействия ограниченной диеты или вида корма и к 3-й — на установление изменений АЩФ при возобновлении кормления после голодания. В ряде работ делаются попытки раскрытия механизма этих процессов и их объяснения с позиций физиолого-биохимических закономерностей [Eapen, 1962; Naito, Kadowaki, 1976; Stepan et al., 197-; Neafsey, Schwartz, 1977; Schaffi, 1979].

По результатам наших работ можно отметить довольно четкое проявление зависимости между направленностью и интенсивностью изменений в приростах длины и веса тела и числа склеритов в чешуе с одной стороны, и соответствующими изменениями АЩФ в разных частях вегетационного периода — с другой. Это хорошо увязывается с данными, которые опубликованы нами относительно сезонных и онтогенетических изменений в чешуе рыбинской плотвы, где, однако, характеризуется иная направленность изменений АЩФ [Гончарова, Гончаров, 1980]. Кроме того, эти сведения существенно восполняют информацию, которая необходима для изучения механизма изменчивости ферментативных процессов и объяснения их с позиций энзимологических закономерностей [Хочачка, Сомеро, 1977].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Направленное формирование биологических меток на чешуе в контролируемых условиях роста может рассматриваться как реальный метод объективной классификации конкреций склеритной структуры в эксперименте. Такие данные способствуют созданию материальной основы для объективной оценки параметров годовых зон роста чешуи рыб из естественных водоемов. Использование биологических меток времени существенно упрощает исследование связи между изменчивостью соотношений разных параметров в процессе роста.

Особенность строения дополнительного кольца — основной конкреции, затрудняющей визуальное определение возраста рыб, определяется не длительностью воздействия отрицательного фактора, а интенсивностью последующего компенсационного роста.

У рыб (каrp, в возрасте 1+), переживших голодание разной длительности (от 10 до 60 суток), нарушается естественный цикл сезонных изменений активности щелочной фосфатазы в чешуе — после возобновления кормления уровень АЩФ выше, чем в контроле, что связано с низкой интенсив-

ностью компенсационного роста. При нормальной его интенсивности показатели АЩФ четко отражают периодическую смену в соотношении скорости весового и линейного роста рыб, а также других, коррелирующих с ними признаков (радиуса и числа склеритов в нем).

ЛИТЕРАТУРА

Гончарова А. В. Метод определения активности щелочной фосфатазы в чешуе рыб. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1980, № 46, с. 70—74.

Гончарова А. В., Гончаров А. И. Онтогенетические и сезонные изменения активности и свойств щелочной фосфатазы в чешуе плотвы. — Ж. эвол. биохим. физиол., 1980, т. 16, № 6, с. 620.

Ермолин В. П. Количественная характеристика питания леща в Саратовском водохранилище. — Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 6 (19), с. 1091—1098.

Хочачка П., Сомеро Д. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977.

Baxter M. A., Coare H. G. Reduction of mitochondrial pyruvate dehydrogenase phosphatase activity in lactating rat mammary gland following starvation or insulin deprivation. — Biochem. and Biophys. Res Commun., 1979, v. 87, N 2, p. 433—440.

Eapen K. J. Loss of body weight in relation to loss of alkaline phosphatase activity in rabbit semen. — J. An. im. Morph. Physiol., 1962, v. 9, N 1, p. 63—67.

Naito H., Kadowaki M. On the Activity of Alkaline Phosphatase in intestinal Mucosa from Casein-fed Rats. — Agr. Biol. Chem., 1976, v. 40 (7), p. 1435—1436.

Neafsey P., Schwartz R. Serum and duodenal alkaline phosphatase levels in fed and fasted magnesium deficient rats. — J. Nutr., 1977, v. 107, N 6, p. 1061—1067.

Schaffi S. A. Effect of starvation on tissue and serum gluconeogenic enzymes alkaline phosphatase and tissue glycogen in the freshwater *Catfish heteropneustes Fossils* (Bloch). — Acta physiol. Acad. Sci. hung., 1979, v. 53, N 4, p. 501—505.

Stepan J., Graubbaum H. I., Meurer W., Wagenknecht C. Isoenzyme der alkalischen Phosphatase-Referenzwerte in jugendlichen Alter und Einfluss der Eiweissernahrung. — Experientia, 1976, v. 32, N 7, p. 832—834.

СЕЗОННЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ ЩЕЛОЧНОЙ ФОСФАТАЗЫ В ЧЕШУЕ РЫБИНСКОГО ЛЕЩА

При исследовании сезонных и онтогенетических изменений активности щелочной фосфатазы (АЩФ) в чешуе рыбинской плотвы [Гончарова, Гончаров, 1980] установлен более высокий уровень зимой по сравнению с летом. Подобный факт известен для других пресноводных рыб южных широт, но с иным источником локализации фермента [Siddigi, Siddigi, 1965; Qayyum, Naseem, 1968], а также для животных, которым свойственно зимнее снижение обменных процессов в организме [Shakila et al., 1972).

Ход сезонной кривой у плотвы имеет иную направленность в сравнении с морскими видами рыб [Шульман, 1972; Roche et al., 1940; Motais, 1959]. Предполагалось, что это обусловлено разными условиями обитания рыб, их различной биологией. Для выяснения этой гипотезы проведены исследования фермента чешуи рыбинского леща — пресноводного вида, близкого по биологии к плотве. С установлением различий в направленности сезонных и возрастных изменений АЩФ среди этих рыб появятся предпосылки к констатации видовой специфичности этого показателя.

Кроме того, параллельно определялось содержание в чешуе растворимого в воде белка, синтез которого характеризует интенсивность роста чешуи в разные сезоны года. Подобных сведений в специальной литературе не найдено.

Выборки леща формировались из неводных уловов в воложском плесе Рыбинского водохранилища. Всего обработано 517 экз., среди которых рыбы в возрасте от 1 до 6 лет составляли 43.5%, близкие к половой зрелости (7—8 лет) — 16.3% и половозрелые особи (9—13 лет) — 40.2%. Из общего числа рыб самцов — 60%, самок — 40%. Гонады рыб в январе и апреле находились на III и IV, в июне и августе — на III и в октябре — на IV стадиях зрелости. Уровень активности фермента определялся в январе, апреле, июне, августе

и октябре. Количество белка в чешуе исследовалось в те же сроки, кроме января.

Активность энзима определялась кинетическим методом [Гончарова, 1980] с использованием термостатирующего устройства [Гончарова, 1979]. Оптимальные параметры температуры, pH среды и концентрации субстрата, соответствующие особенностям фермента чешуи леща, устанавливались экспериментально.

В частности, оптимум температурных условий экстрагирования фермента выявлялся в термостатирующей качалке в диапазоне $5-40^{\circ}$ с интервалами $5-10^{\circ}$. Полное извлечение фермента достигалось при 40° в течение 15 мин. Температурный оптимум для инкубации фермента с субстратом определялся в диапазоне $5-60^{\circ}$ с интервалами $5-10^{\circ}$ (рис. 1, а). Максимальная активность энзима установлена при $50-60^{\circ}$. Зависимость начальной скорости реакции от концентрации субстрата определялась в диапазоне $4-24$ моль/мл (рис. 1, б). При концентрации $8-20$ моль/мл скорость ферментативной реакции максимальна и постоянна. При дальнейшем повышении концентрации паранитрофенилфосфата натрия происходит торможение реакции. pH — оптимум определялся в пределах $8.5-13.0$ (рис. 1, в). При этом оптимальные значения скорости энзимной реакции выявлены в области pH $10.5-11.5$. Таким образом, начальная скорость ферментативной реакции определялась при экстрагировании в течение 15 мин., температуре извлечения и инкубации энзима 40° , субстрата 16 моль/мл, pH буферного раствора 10.5 .

Определение содержания белка в чешуе проводилось по методу Попова [Popov et al., 1975]. Этот метод позволяет анализировать белок в присутствии детергента. Результаты выражены в миллиграммах белка в пересчете на 1 г чешуи.

Константа Михаэлиса определялась в координатах уравнения Иди, энергия активности — в координатах уравнения Арреннуса [Березин, Клесов, 1976].

Результаты всех анализов обработаны статистически. Степень различий показателей устанавливалась по критерию Стьюдента, для $P=0.95-0.99$.

Для выявления особенностей сезонных и возрастных изменений ферментативной активности исследовались три выборки рыб, каждая из которых представлена разновозрастными особями, находящимися на том или ином этапе развития. В младшую группу вошли рыбы в возрасте $1-6$ (этап I_1), в среднюю — $7-8$ (этап I_2) и в старшую $9-13$ лет (этап K) [Житенева, 1962]. Таким образом, в средней группе

присутствует некоторая часть половозрелых самцов. Старшая группа помимо половозрелых, включает некоторую часть стареющих рыб. Для удобства анализа результатов определения ферментативной активности и содержания белка внут-

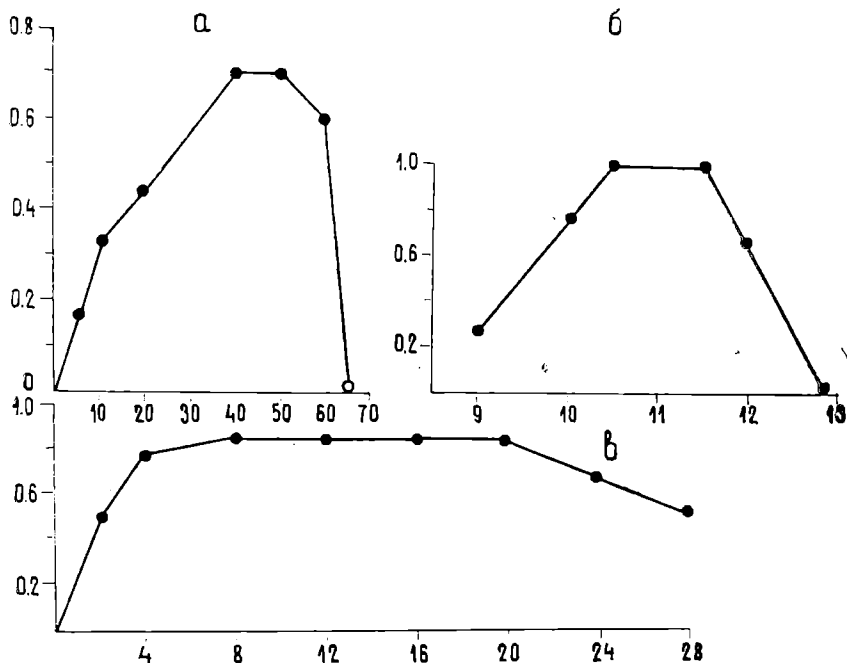


Рис. 1. Зависимость начальной скорости реакции от температуры (а), pH среды (б), концентрации субстрата (в)

По оси ординат — начальная скорость реакции, $\mu\text{моль/мин.}$, по оси абсцисс: а — температура, $^{\circ}\text{C}$, б — pH, в — концентрация субстрата, $\mu\text{моль/мл}$

ри выделенных групп данные усреднены и представлены обобщенными кривыми (рис. 2).

При общем анализе характера изменений уровня АЩФ среди трех групп можно отметить, что у самцов и у самок молодых рыб уровень активности фермента ниже. Близкие к половому созреванию особи занимают среднее положение. У половозрелых рыб уровень активности наиболее высокий. Из сопоставления изменчивости этого показателя между

самцами и самками наглядно видно некоторое преобладание уровня АЩФ у самцов среди всех групп, но эти различия не всегда статистически достоверны.

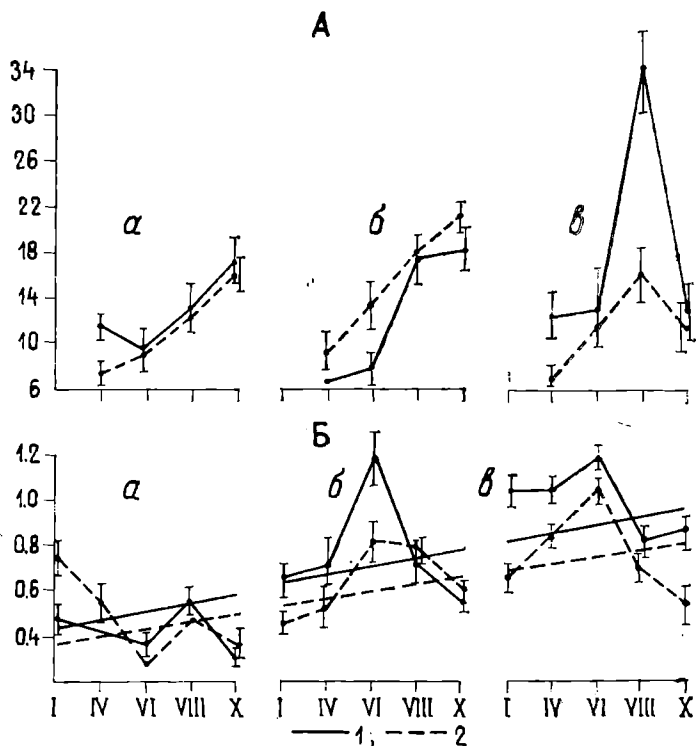


Рис. 2. Сезонная динамика содержания белка (А) и уровня АЩФ (Б) в чешуе леща ($M \pm m \cdot t_{0.95}$)

а — этап I_1 , б — этап I_2 , в — этап К; 1 — самцы, 2 — самки; по оси ординат: А — количество белка, мг; Б — начальная скорость реакции, $\mu\text{моль/мин.}$, по оси абсцисс — месяцы

В группе молодых рыб сезонный ход изменений экзимной активности отличается некоторой специфичностью. Например, после зимовки идет довольно резкое снижение показателей, которое достигает минимальных значений в июне и у самцов, и у самок В середине лета активность фермента возрастает, а к осени снова снижается

Среди рыб, близких к половой зрелости, как у самцов, так и у самок в зимнее время показатели наиболее низкие. При-

мерно к апрелю они несколько повышаются, к июню достигают максимума. С этого времени, вплоть до октября, наблюдается интенсивное снижение уровня АЩФ. У половозрелых рыб ход сезонных изменений практически такой же, с той лишь особенностью, что у самцов зимний уровень существенно выше.

Степень отмеченных различий уровней АЩФ в отдельные сезоны года, а также между самцами и самками разных возрастных групп оценивалась по критериям Стьюдента. Демонстрация многочисленных взаимных сопоставлений (более 500 вариантов) в данном случае не нужна, ибо чаще всего ими характеризуются лишь определенные тенденции, соответствующие низкому уровню вероятности (0.80—0.90). Тем не менее, из этих данных видно, что в большинстве случаев достоверные различия проявляются более четко с увеличением интервала времени. Например, при сопоставлении результатов между разными возрастными группами леща, степень различий, соответствующих уровню вероятности 0.95—0.99, наблюдается в 36 случаях из 78 (46%), причем тем чаще, чем больше разница в возрасте рыб (см. таблицу).

Степень различия уровня АЩФ в чешуе леща разного возраста
($P = 0.95-0.99$)

Возраст рыб	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	—			+						+			
2		—		+				+	+	+	+		
3			—					+	+	+	+		+
4				—				+	+	+	+		
5					—			+	+	+	+	+	+
6						—		+	+	+	+	+	+
7							—		+	+	+	+	+
8								—	+			+	+
9									—			+	+
10										—		+	+
11											—	+	+
12												—	+
13													—

Графики, характеризующие содержание белка в чешуе, отражают явное возрастание показателей от весны к осени. Лишь среди части стареющих особей синтез белка резко снижается в октябре, что свидетельствует о более коротком периоде роста чешуи у этой группы рыб.

Показана связь уровня показателей АЩФ с увеличением размеров леща (рис. 3). Несмотря на существенный разброс показателей между разными сезонами года ход всех кривых отражает общую тенденцию: с увеличением возраста и размеров рыб уровень активности фосфатазы в их чешуе повышается. Здесь видно также значительное превышение АЩФ

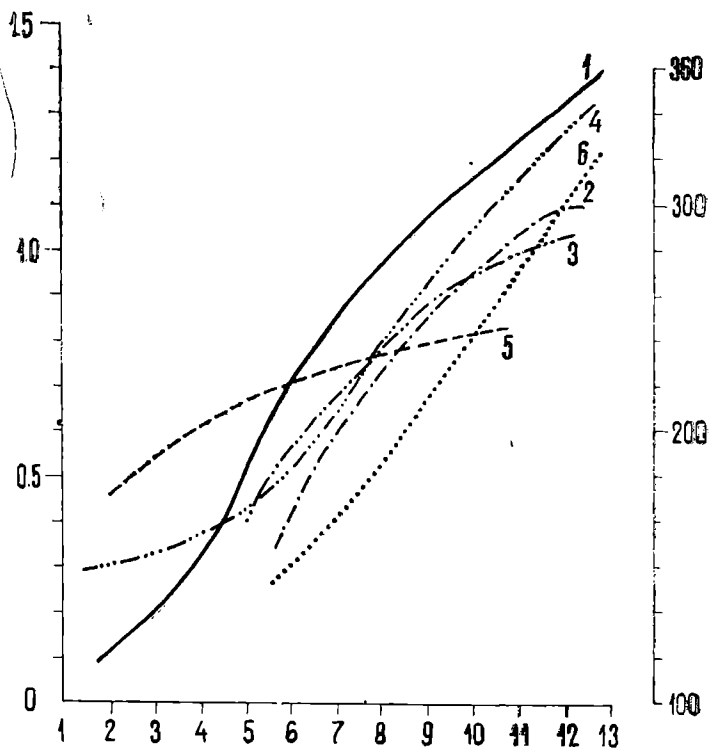


Рис. 3. Связь линейного роста и средних уровней АЩФ в разные сезоны года в онтогенезе леща ($M \pm m \cdot t_{0.95}$)

1 — линейный рост, начальная скорость реакции; 2 — в январе-феврале, 3 — в апреле, 4 — в июне, 5 — в августе, 6 — в октябре; по осям ординат: слева — начальная скорость реакции, $\mu\text{моль/мин.}$, справа — линейный рост, мм, по оси абсцисс — возраст рыб, годы.

в летнее время над осенними. Зимний и весенний уровни среди большинства возрастных групп ниже летнего, исключая самых молодых рыб и часть наиболее старых особей. В целом

же, полученные результаты характеризуют иную направленность сезонных изменений АЩФ в чешуе леща в сравнении с плотвой.

Установление факта противоположной направленности сезонных изменений АЩФ в чешуе двух видов пресноводных рыб — плотвы и леща Рыбинского водохранилища — существенно усложняет объяснение этого явления. Тем более, что эти виды по многим чертам могут быть названы экологическими аналогами. В то же время, получив данные об изменчивости этого показателя в онтогенезе леща, можно говорить и о различиях такого рода. У плотвы во все сезоны года наиболее высокий уровень АЩФ свойственен неполовозрелым особям, самый низкий — половозрелым, и у стареющих рыб он вновь повышается, хотя и не достигает уровня молодых. У леща он неизменно повышается с увеличением возраста рыб (рис. 2).

Столкнувшись с этими особенностями показателей АЩФ, мы попытались сопоставить некоторые характеристики свойств ферментов, содержащихся в чешуе обоих видов. Так, зона температурного оптимума для них оказалась одинаковой ($40-50^\circ$). Оптимальные плато рН-среды также близки (у леща $10.5-11.0$, у плотвы $10.2-11.0$). Насыщающими фермент концентрациями субстрата для леща являются $8-20$, а для плотвы — $12-16$ $\mu\text{моль/мл}$, то есть плато оптимальной концентрации субстрата у леща значительно шире.

Можно отметить и некоторые различия в величинах кинетических характеристик. В частности, константа Михаэлиса в зимнее время у энзима из чешуи леща равна $3.02 \cdot 10^{-3}$, а у фермента из чешуи плотвы — $0.43 \cdot 10^{-3}$ М. Летом это соотношение выглядит иначе — $4.3 \cdot 10^{-3}$ М, $44.9 \cdot 10^{-3}$ М соответственно. Энергия активации зимой у фермента из чешуи леща равна 7.7 , у плотвы — 10 ккал/моль. Летом, наоборот, у леща она выше (5.7), чем у плотвы (3.2).

Однако пока трудно сказать, в какой степени отмеченные сходства и различия в показателях свойств фосфатазы и ее кинетических характеристик могут способствовать выяснению причин, обусловивших специфику различий АЩФ в чешуе двух видов рыб.

В литературе сообщаются некоторые предположения, связанные с характеристикой самого явления видовой специфичности ферментов. В частности, допускается, что она может быть обусловлена особенностями ферментной глобулы (подобно неферментному белку), когда большая часть полипептидной цепи у разных видов животных одинакова и только в

определенных положениях одна аминокислота заменена другой [Диксон, Уэбб, 1966]. Но и эта замена может изменить характер функционирования. Вполне вероятно и то, что при неизменной структуре фермента меняется лишь его окружение, как например, ионная среда, или липидный компонент, с которым фосфатаза может быть связана. В ряде работ упоминается о принадлежности щелочной фосфатазы к липопротеидным ферментам.

Не исключено, что эти, а возможно и другие обстоятельства, влияют не только на видовую особенность энзимной активности, но и на направленность ее сезонных изменений.

Отмеченные различия изменений АЩФ в онтогенезе плотвы и леща могут в общих чертах объясняться теми зависимостями, которым подчиняется смена метаболической активности с возрастом, что, возможно, связано с соответствующей перестройкой ферментативных комплексов.

Таким образом, сезонная динамика АЩФ в чешуе леща характеризуется следующим ходом кривой: от зимы к весне показатели наиболее низкие, к середине лета они значительно повышаются и осенью вновь снижаются. Отклонения от этой общей схемы наблюдаются лишь у самых молодых рыб и среди самцов стареющих особей. Показатели сезонных изменений АЩФ самок среди всех возрастных групп несколько ниже, чем у самцов. Онтогенетические изменения АЩФ характеризуются закономерным повышением показателей с увеличением возраста рыб. Количество белка в чешуе самцов и самок всех возрастных групп повышается от весны к осени. Лишь у стареющих рыб происходит снижение показателей к концу вегетационного сезона. Во все сезоны года и среди всех возрастных групп наблюдается одинаковая направленность кривых повышения уровней АЩФ и линейного роста рыб.

ЛИТЕРАТУРА

Березин И. В., Клесов А. А. Практический курс химической и ферментативной кинетики. М.; МГУ, 1976.

Гончарова А. В. Термостатирующее устройство для ферментативных реакций. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 42, с. 49—51.

Гончарова А. В. Метод определения активности щелочной фосфатазы в чешуе рыб. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1980, № 46, с. 70—74.

Гончарова А. В., Гончаров А. И. Онтогенетические и сезонные изменения активности и свойств щелочной фосфатазы в чешуе плотвы — Ж. эвол. биохим. физиол., 1980, т. 16, № 6, с. 620.

Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. М.: Мир. 1966.

Житенева Т. С. Некоторые особенности поздних этапов развития деща (*Abramis brama* L.) Рыбного водохранилища. — Вopr. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 2 (23), с. 316—324.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая промышленность, 1972.

Motais R. Sur la croissance saisonniere dun Téléostéen abyssal mesurée par l'activité phosphatasique des écailles — Compt. Rend. Acad. Sci., 1959, v. 248, N 2, p. 311—312.

Попов N., Schmitt M., Schulzeck S., Matties H. Eine störungsfreie Mikromethode zur Bestimmung des proteingehaltes in Gewebehomogenaten. — Acta biol. med. germ., 1975, Bd. 34, p. 1441—1446.

Qayyum A., Naseem S. M. Alkaline phosphatase activity in the blood serum. — Labden. J. Sci. and Technol., 1968, v. 6-RB, N 4, p. 258—260.

Roche L., Collet I. and Mourgue M. Activity phosphatasique et croissance des os dermiques (écailles) chez les poissons (sélaciens et Téléostéens). — Enzymologia, 1940, v. 8, p. 257—260.

Shakila A., Hasnain S. N. and Zain-ul-Abidin M. Acid and Alkaline phosphatase levels in various tissue of a lizard during activity and hibernation. — Z. Naturforschung, 1972, Bd. 27 RB, N 8, p. 973—976.

Siddigi M. A., Siddigi M. Seasonal variations in Calcium inorganic phosphate, alkaline phosphatase contents of *Ophicerphalus punctatus* Bloch. — Indian J. Exptl. Biol., 1965, v. 3, p. 275—277.

СОДЕРЖАНИЕ

С. Н. Половкова, И. Е. Пермитин. Об использовании кормового зоопланктона пагульными скоплениями рыб-планктофагов	3
Т. С. Житенева, А. И. Баканов. Оценка базы и питания старших возрастных групп леща Волжского плеса Рыбинского водохранилища	36
Т. С. Житенева. Особенности питания леща <i>Abgamis brama</i> L. на биотопе серого ила в разных плесах Рыбинского водохранилища	53
В. И. Княшко. Суточные ритмы питания ерша (<i>Acerina cernua</i> L.) Рыбинского водохранилища	64
С. И. Половкова. Питание корюшки <i>Osmerus eperlanus</i> (L.) в нерестовый период	72
М. Н. Иванова, А. И. Стрельникова, А. Н. Лопатко. О питании и росте ладожской корюшки в прудах	78
В. В. Халько. Калорийность кормовых объектов молоди рыб Рыбинского водохранилища	91
А. И. Гончаров. Особенности роста разных поколений в двух локальных стадах рыбинского леща	96
А. И. Гончаров. Особенности склеритной структуры чешуи одноразмерных рыб разного возраста	116
Х. М. Ларна, А. Г. Поддубный, А. И. Гончаров, М. М. Сметанин. О некоторых закономерностях роста карпа <i>Cyprinus carpio</i> (L.) в горных и равнинных водохранилищах Кубы	124
А. И. Гончаров, А. В. Гончарова. Морфологический и биохимический аспекты исследований при управляемых условиях роста карпа	133
А. В. Гончарова. Сезонные и возрастные изменения активности щелочной фосфатазы в чешуе рыбинского леща	147
Рефераты	157

УДК 574.583:591+597—153.131

Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов. Половкова С. Н., Пермитин И. Е. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 3—35.

Приводятся результаты исследований трофических связей в скоплениях планктофагов. Особое внимание уделяется характеру распределения зоопланктона, степени его агрегированности, численности и структуре популяций кормовых организмов и питающихся рыб. Установлено наличие устойчивых скоплений корюшек и др. планктофагов, суточные и сезонные ритмы их питания. Кормовые зоопланктеры тем интенсивнее используются потребителем, чем выше степень их агрегации. Численность и биомасса рачков на местах нагула восстанавливается после периодов активного откорма. Оценка обеспеченности рыб пищей по различным показателям свидетельствует об удовлетворении их в достаточной степени. Лит. — 58 назв., ил. — 13, табл. — 6.

УДК 574.587:597 — 153

Оценка кормовой базы и питания старших возрастных групп леща Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Житенева Т. С., Баканов А. И. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 36—52.

Изучено количественное распределение донной фауны и питание старших возрастных групп леща в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1977 — 1978 гг. Подтверждены данные об увеличении биомассы бентоса и улучшении питания леща по сравнению с 50-ми годами. Корреляционный анализ обнаружил среднюю зависимость между показателями состояния кормовой базы и питанием рыб. Лит. — 27 назв., ил. — 4, табл. — 6.

УДК 5975543—153

Особенности питания леща (*Abramis brama* L.) на биотопе серого ила в разных плесах Рыбинского водохранилища. Житенева Т. С. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 53—63.

В течение 1977 — 1980 гг. исследовалось питание 5—15-летних лещей на этапах развития J₂ и K на биотопе серого ила русловых участков Волжского и Главного плесов водохранилища. При сходном составе содержимого кишечника рыб индексы наполнения по животным компонентам в отдельных плесах различались почти втрое. Это связано с различной биомассой бентоса плесов. Выказывается предположение, что одной из причин отмеченного явления может быть разнокачественность серого ила, формирующегося под влиянием гидрофизических, гидрохимических и биологических параметров водных масс каждого из плесов и определяющего условия развития бентоса и питания леща. Лит. — 18 назв., ил. — 3, табл. — 3.

Суточные ритмы питания ерша (*Acerina cernua* L.) Рыбинского водохранилища. Князко В. И. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 64—71.

Сравниваются данные по суточному ритму питания ерша на разных биотопах Рыбинского водохранилища. Показано, что в прибрежье, где освещенность в течение суток меняется от десятых долей до сотен люксов, четко выделяется период интенсивного откорма и период спада в питании. В батинах водоема, где освещенность практически постоянна и не превышает десятых долей люкс, выраженного подъема и спада в питании не наблюдается. Накармливаемость рыб в течение суток колеблется незначительно. Лит. — 10 назв., ил. — 2.

Питание корюшки (*Osmerus eperlanus* L.) в нерестовый период. Половкова С. Н. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 72—77.

Приводятся результаты круглосуточных наблюдений за питанием корюшек на речных и озерных нерестилищах. Выяснено, что корюшка в нерестовый период активно питается с перерывом в несколько часов на время нереста. Отнерестившиеся в ночное время особи начинают активный откорм сразу же в утренние и дневные часы. Наиболее активно на протяжении всего нерестового периода питаются присутствующие на нерестилищах неполовозрелые корюшки. Лит. — 3 назв., табл. — 3.

О питании и росте ладожской корюшки в прудах. Иванова М. Н., Стрельникова А. П., Лопатко А. Н. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 78—90.

В хорошо прогреваемых прудах с разнообразной и обильной кормовой базой молодь ладожской корюшки питается крупными взрослыми раками и личинками хирономид и других насекомых, недоступными рыбам этого вида в естественных водоемах. В результате раннего перехода на потребление крупных кормовых организмов темп роста и уровень жиронакопления у сеголетков в прудах были значительно выше, чем в Ладожском озере. Лит. — 17 назв., ил. — 4, табл. — 3.

Калорийность кормовых объектов молоди рыб Рыбинского водохранилища. Халько В. В. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 91—95.

Приводятся данные по калорийности некоторых беспозвоночных, населяющих различные биотопы. Отмечена более высокая калорийность прибрежных беспозвоночных по сравнению с пелагическими. Указывается необходимость учета морфологических особенностей молоди различных видов рыб для суждения о пищевой ценности кормовых организмов. Лит.—6 назв., табл.—2.

УДК 597—113.4+597—147.131

Особенности роста разных поколений двух локальных стад рыбинского леща. Гончаров А. И. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 96—115.

Статистическим анализом установлено незначительное превышение роста леща пекенинского локального стада над волжским. Внутри этих стад среди некоторых возрастных групп отмечается достоверное превышение роста самок. Весовой и линейный рост леща поколений 1942 — 1953 гг. сходен с современным (1956 — 1978 гг.), оставаясь во все годы низким. Рост поколений, родившихся в сходных условиях по уровенному режиму, но при резких различиях по термике, отличается широкими вариациями лишь в первые 3—5 лет жизни. Годовые приросты длины тела и радиуса чешуи более сходны, чем числа склеритов. Кривые изменчивости этих параметров роста делятся на 3 типа. Лит. — 18 назв., ил. — 6, табл. 5.

УДК 597—113.4+597—147.131

Особенности склеритной структуры чешуи одnorазмерных рыб разного возраста. Гончаров А. И. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 116—123.

Вариации показателей роста рыб одинакового размера, но разного возраста, имеют широкие пределы, при которых возможно взаимное перекрытие внутри возрастных групп и между ними. Поэтому параметры склеритной структуры чешуи не могут использоваться для надежного разделения размерных аналогов по возрастным классам. Асинхронность роста тела и чешуи сильнее выражена у рыб старшего возраста. Лит. — 9 назв., табл. — 3.

УДК 597:591.526

О некоторых закономерностях роста карпа *Cyprinus carpio* (L.) в горных и равнинных водохранилищах Кубы. Ларин Х. М., Поддубный А. Г., Гончаров А. И., Сметанин М. М. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 124—132.

Рассматриваются результаты сравнительного анализа роста карпа в двух, резко отличающихся по условиям водохранилищах Кубы. Показано, что в горном водохранилище рост замедлен, в равнинном — форсирован. Проанализированы склеритограммы чешуи. Наряду с различиями выявлено наличие общих цикличностей в склеритограммах и изменениях температуры и осадков. Лит. — 6 назв., ил. — 4, табл. — 1.

УДК 597—113.4+597—147.131+597—1.05

Морфлогический и биохимический аспекты исследований при управляемых условиях роста карпа. Гончаров А. И., Гончарова А. В. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 133—146.

При голодании разной длительности достигается формирование на чешуе рыб конкреций, играющих роль биологических меток времени. Их использование существенно упрощает исследование связи между изменчивостью разных параметров в процессе роста. Характер конкреций внутри годовой зоны роста чешуи определяется не длительностью воздействия тормозящего роста фактора, а интенсивностью компенсационного роста. Голодание разной длительности нарушает естественный цикл сезонных изменений активности щелочной фосфатазы в чешуе, что отражает особенности компенсационного роста рыб. Лит. — 10 назв., ил. — 7, табл. — 2.

Сезонные и возрастные изменения активности щелочной фосфатазы в чешуе рыбинского леща. Гончарова А. В. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981, с. 147—155.

Разработан кинетический метод определения активности щелочной фосфатазы (АЩФ) в чешуе леща *Abramis brama* L. Выявлена сезонная динамика уровня АЩФ: минимального — зимой, максимального — летом, вновь снимающегося — осенью. Отклонения от этой схемы наблюдаются у молодых и стареющих особей. Такая динамика АЩФ сопровождается изменениями кинетических характеристик энзима и содержания растворимого в воде белка. Во все сезоны года уровень АЩФ повышается с увеличением возраста, т. е. имеет одинаковую направленность с изменениями линейного роста рыб. Лит. — 13.