

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И. Д. ПАПАНИНА

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

*Санкт-Петербург
Гидрометеоиздат
1993*

Russian Academy of Sciences

I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters

Ecological factors of spatial distribution and travel hydrobionts

УДК 574.5

Рецензенты: И. К. Ривьер, А. В. Монаков

Ответственный редактор А. Г. Поддубный

Книга посвящена анализу современных представлений о закономерностях размещения во внутренних водоемах популяций гидробионтов, количественному описанию условий реализации ими биопродукционного потенциала на типичных биотопах, прогнозированию распределения в водоемах локальных популяций и устойчивых скоплений кормовых организмов и рыб.

Книга рассчитана на широкий круг экологов, географов, гидробиологов, ихтиологов и практиков водного и рыбного хозяйства, занимающихся проблемами природоохраны и рационального использования биоресурсов гидроэкосистем.

АВ 574.5
57389

Научное издание

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Редактор Н. С. Смирнова. Художник Л. П. Яценко. Художественный редактор Б. А. Бураков. Технический редактор Н. В. Морозова. Корректор О. В. Андреева

ИБ № 44692

ЛР № 020228 от 8.10.91.

Сдано в набор 09.08.93. Подписано в печать 15.11.93. Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 21,0. Кр.-отт. 21,25. Уч.-изд. л. 24,31. Тираж 1000 экз. Индекс ГЛ-91. Заказ № 127.
Гидрометеонедат. Санкт-Петербург, ул. Беринга, 38.

Ордена Трудового Красного Знамени ГП «Техническая книга» типография № 8 Мининформпечати РФ, 190000, г. Санкт-Петербург, Прачечный пер., д. 6.

Э 1805040600-062
069(02)-93 Без объявл.

© Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина Российской
Академии наук, 1993 г.

ISBN 5-286-01112-X

Пространственно-временное распределение и перемещения гидробионтов в жизненном ареале экосистемы результируют итог взаимодействия и взаимовлияния многих групп факторов абиотической и биотической природы и могут быть одним из важнейших объективных показателей состояния и функционирования сообществ.

По мере все более широкого внедрения в практику научных исследований новых методов гидробиологического и гидрофизического мониторинга, с включением в их число биотелеметрии, эхотелеметрии, аэрокосмического топографирования, а также макро-, мезо- и микромасштабных комплексных работ на экологических полигонах резко возрастает поток разносторонней информации о фактических полях распределения фитопланктона, популяций беспозвоночных и рыб. Эта информация требует постоянного анализа и обобщений.

Началом цикла работ в этом направлении можно считать опубликование сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН сборника статей «Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах» (1968). За ним последовали монографии А. Г. Поддубного «Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах» (1971), «Миграции рыб во внутренних водоемах» (1988) А. Г. Поддубного и Л. К. Малинина, а также целевые сборники «Структура локальной популяции у пресноводных рыб» и «Экологическое районирование пресноводных водоемов» (Рыбинск, 1990).

На многолетних материалах были рассмотрены и проанализированы структура и состояние биотопных полей в модельных водоемах разного типа, динамика распределения абиотических факторов и популяций массовых гидробионтов, основные внутри- и межпопуляционные связи в сообществах и влияние на их устойчивость групп факторов глобального, климатического и местного значения.

Выявленная стабильная неравномерность распределения гидробионтов дала возможность подойти к более глубокому анализу механизмов ее образования. Сформировалась теоретическая концепция локальной популяции (стада) рыб, выявилась зависимость ее продукционного потенциала от состояния, емкости, степени устойчивости и компактности взаиморасположения освоенных стадом репродукционных нагульных и зимовальных биотопов. Важным для понимания условий стабильности функционирования локальной популяции оказалось изучение ее внутренних структур,

образованных группами особей с различным комплексом требований к среде и сложно организованной системой взаимоотношений во время внутрисезонных перемещений, размножения и нагула.

По мере развития исследований был накоплен опыт интеграции разрозненных данных о состоянии водоема и сообществ гидробионтов, реализованный затем при разработке методологии экологического (биоценологического) районирования экосистемы и составлении первых схем такого районирования на примере Рыбинского водохранилища.

Основу настоящей монографии составили материалы исследований ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН, выполненных по теме на различных водоемах мира в последнее десятилетие. Методологические вопросы разработаны и обобщены А. С. Литвиновым, М. М. Сметаниным, Л. К. Малининым, С. А. Поддубным, С. В. Широковым, В. Г. Терещенко. Закономерности формирования грунтовых комплексов описаны В. В. Законновым.

Результаты исследований распределения гидробионтов на экологических полигонах изложены Г. Ф. Ляшенко (высшая водная растительность), И. Л. Пыриной, Н. М. Минеевой, Л. Е. Сигаревой, А. Д. Апанасенко, В. Ф. Филимоновым, И. В. Митропольской (фитопланктон), С. Н. Половковой, В. И. Княшко, А. И. Бакановым (зоопланктон и зообентос), Л. К. Малининым, В. И. Княшко, А. С. Стрельниковым, А. П. Стрельниковой, Н. И. Халько, А. Г. Поддубным (рыбы), А. С. Литвиновым (анализ факторов среды).

Влияние циркуляций вод на распределение и перемещения фитопланктона, беспозвоночных и рыб проанализировано С. А. Поддубным и Л. К. Малининым. Вопросы питания, пищевых взаимоотношений рыб и их обеспеченности кормом на разных биотопах разработаны С. Н. Половковой, В. И. Княшко и А. П. Стрельниковой. Условия и механизмы освоения рыбами индивидуальных нагульных участков описаны В. Д. Липником и Ю. В. Герасимовым.

Возможности прогнозирования распределения и перемещений гидробионтов в масштабах крупных географических областей оценены Ю. В. Слышко, а закономерности расселения и перемещений акклиматизантов в условиях нового водоема и их влияние на местную фауну показаны А. С. Стрельниковым. Раздел о внутривидовом поведении и прогнозировании миграционных путей рыб подготовлен А. Г. Поддубным, В. Г. Терещенко и М. М. Сметаниным.

В сборе, обработке и подготовке к печати информации о распределении и миграциях рыб в водоемах Аргентины вместе с А. Г. Поддубным принимали участие сотрудники Национального лимнологического Института (INALI) Н. Олдани, К. Вирасоро и Т. Гутьеррес; на оз. Балатон — научный сотрудник Института рыбного хозяйства Венгрии (НАКИ) А. Жягги, на реках Финляндии — сотрудники Института охотничьего и рыбного хозяйства М. Каукоранта, А. Саура, Ю. Миккола и Т. Фриман.

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ

Фоновые характеристики состояния среды

Совершая активные или пассивные перемещения в водоеме, гидробионты вынуждены реагировать на сезонные крупномасштабные и локальные изменения среды обитания и в зависимости от них корректировать активность своей жизнедеятельности. Набор ответных поведенческих реакций особей и популяций на изменения среды достаточно велик, но реализуется в зависимости от факторов, формирующих состояние биотопов, определяющих степень их пригодности для массового развития флоры и фауны.

Решающее значение для населения прибрежной, литоральной части водоема имеют защищенность ее от прямого действия волнения и отсутствие резких колебаний уровня воды.

Население пелагиали, адаптированное к пассивному дрейфу в массе воды, оптимизирует жизнедеятельность в условиях с чередующимися слабо- и сильнопроточными участками толщи воды.

Придонные обитатели весьма требовательны к качеству субстрата: их видовое разнообразие и обилие находятся в прямой зависимости от степени неоднородности рельефа дна и режима проточности над ним.

Закономерное сочетание в водоемах генетически и качественно разнородных водных масс определяет их гидрологическую структуру. Взаимодействие водных масс, обусловленное внутриводоемными процессами (главным образом термогидродинамическими), определяет изменение гидрологической структуры, проявляющееся в пространственной неоднородности и временной изменчивости полей гидрофизических и гидрохимических характеристик водных масс. Изучение этой изменчивости в настоящее время приобретает все большее значение при экологических исследованиях, поскольку структура водных масс, являющихся средой обитания гидробионтов, во многом определяет устойчивость и динамику сложившихся в водоемах биоценозов.

Изменчивость гидрофизических полей формируется под влиянием неравномерного в пространстве и переменного во времени воздействия внешних факторов, в первую очередь, особенностей формирования речного стока на их водосборах, процессов взаимодействия водоема с атмосферой и морфометрических характеристик. В результате реакции водоема на внешние воздействия в нем развивается комплекс разномасштабных процессов, которые становятся составной частью временных и пространственных изменений всех гидрологических и гидрохимических элементов и полей.

По масштабам эти процессы могут быть разделены на *крупномасштабные* (длиннопериодные), охватывающие по горизонтальным размерам водоемы в целом, а по времени — многолетние и сезонные изменения; *мезомасштабные* — нижний предел которых определяется морфометрическими особенностями водоемов и отдельных его участков, по времени — от нескольких часов до синоптических периодов (нескольких суток); *мелкомасштабные* — от нескольких сот метров до турбулентных пульсаций, диссипирующих механическую энергию в тепловую, по временным масштабам ограничивающиеся периодами меньшими свободных баротропных сейш.

Суждение о степени однородности или изменчивости полей различных характеристик неизбежно связано с необходимостью пространственно-временной интерпретации точечных наблюдений. Для исключения элементов априорности в суждении о структуре полей и возможности разделения массы воды на отдельные структурные элементы необходимо существенное увеличение пространственной частоты сбора необходимой информации. Это требование может быть осуществлено при проведении синхронных съемок водоема с привлечением достаточно большого числа участников и плавсредств или организации комплексных экспериментов на отдельных полигонах с применением системы автоматической регистрации ряда параметров. При этом выбор полигонов осуществляется исходя из анализа результатов предшествующих исследований на водоемах.

Обязательным для каждого полигона должен быть мониторинг пространственной структуры и временной изменчивости полей температуры, электропроводности, прозрачности и цветности в водохранилище; общей циркуляции вод водоема и ее структуры; условий формирования термоклина и его динамики и динамики фронтальных зон.

Приборы и методы проведения работ. Метеорологические параметры (скорость и направление ветра, температура воздуха, влажность) на борту судна измеряются с помощью ручных анемометров различных марок, аспирационного психрометра на уровне 4—8 м над поверхностью воды. Кроме этого при анализе материалов удобно использовать ежечасные данные по ветру, получаемые на береговых и судовых автоматических станциях. Температуру воды и электропроводность лучше измерять термокаппатром через каждый метр глубины и поверхностным термометром, прозрачность — диском Секки, цветность — имитационной платиново-кобальтовой шкалой, содержание взвешенных веществ — методом мембранной фильтрации и оптическим методом с использованием фотоэлектрокалориметра ФЭК-56. Характеристики течений регистрируются измерителем течений ГР-42 по горизонтам через 2 м и самописцами БПВ-2р и АЦИТТ с их установкой на автономных буйковых станциях.

Для исследования пространственно-временной изменчивости полей температуры и электропроводности удобен автоматизиро-

ванный измерительный комплекс, состоящий из устройств вертикального зондирования водоема, непрерывной записи при буксировке, с регистрацией информации на двухканальный самописец КСП-4 и магнитную ленту, вертикальной многоканальной регистрации температуры и управляющей микроЭВМ.

Исследование грунтового комплекса проще производить грунтовыми трубками ТГ-1 или ТГ-1.5 и лотом с храпцом. На каждой станции обязательно определяется тип и толщина слоя донных отложений, их гранулометрический состав, содержание биогенных элементов (С, N, P).

Важнейшим элементом работ по оценке состояния абиотической среды в водоеме и на полигоне является моделирование циркуляции вод. Для расчета в Рыбинском водохранилище и ряде озер нами была использована стационарная модель однородного водоема (полных потоков). Данная модель при расчете течений позволяет учитывать все основные факторы: ветер, морфометрические особенности водоема и рельеф дна, элементы водного баланса — приток и сток. К ограничениям используемой модели следует отнести пренебрежение силой Кориолиса, трением о дно и наклонами поверхности водоема при сгонах—нагонах вод. Несмотря на имеющиеся ограничения, применение модели позволяет рассчитать функцию полных потоков и трехмерное поле течений по всей акватории водоема. Результаты расчетов с этой моделью дают возможность выявить роль отдельных факторов в формировании циркуляции вод, исследовать пространственную структуру циркуляции вод, проанализировать ее изменчивость при меняющихся основных факторах, оценить роль гидрофизических характеристик в формировании полей и распределении гидробионтов.

Основу математической модели составляют уравнения установившегося движения однородной жидкости, с помощью которых рассчитывается функция полных потоков ψ , компоненты скорости U и V и динамическое понижение уровня водоема (Фельзенбаум, 1960). По уравнению неразрывности рассчитывается вертикальная составляющая скорости горизонтального течения.

Одним из важных элементов успешного решения задачи по моделированию течений является корректное задание граничных условий. Из анализа батиметрической карты Рыбинского водохранилища был выбран шаг расчетной сетки, равный 4 км. Полученная сеточная область позволила достаточно хорошо аппроксимировать контур водохранилища и получить достаточное число точек для расчета циркуляции вод. Условия на жидких границах задавались величинами притока впадающих рек Волги, Мологи, Шексны и сбросом через Рыбинский гидроузел для лет различной водности: маловодных, средних по водности, многоводных. Приток всех остальных рек относился к боковой проточности и равномерно распределялся по оставшейся части граничного контура (Буторин и др., 1982).

В основу расчета преобладающих над акваторией водохранилища полей ветра была положена методика Государственного океанографического института (Методика..., 1970). Всего выделено 20 типовых полей преобладающего над акваторией ветра (табл. 1). К равномерным были отнесены поля при северо-восточном, северном, северо-западном, западном, юго-западном, южном ветрах, к неравномерным — циклонические, антициклонические, смешанные (циклонические/антициклонические) с восточным, северным, западным и южным переносами.

Таблица 1

**Повторяемость типовых полей ветра над акваторией
Рыбинского водохранилища в навигационный период, %**

Тип поля ветра	V	VI	VII	VIII	IX	X	Сумма
Равномерный с переносом:							
северо-восточным	1,6	—	0,8	2,4	—	—	4,8
северным	0,8	0,8	2,4	—	—	—	4,0
северо-западным	—	1,6	1,6	—	0,8	—	4,0
западным	0,8	4,8	2,4	4,8	0,8	4,8	18,4
юго-западным	—	1,6	—	0,8	3,2	3,2	8,8
южным	—	—	—	1,6	—	0,8	2,4
Циклонический с переносом:							
восточным	—	0,8	—	—	—	—	—
северным	2,4	1,6	—	—	1,6	—	0,8
западным	0,8	—	0,8	—	2,4	0,8	5,6
южным	—	—	0,8	0,8	—	0,8	4,8
замкнутого характера	1,6	—	—	—	—	—	2,4
Антициклонический с переносом:							
западным	—	—	1,6	0,8	—	0,8	3,2
северным	0,8	0,8	1,6	0,8	—	0,8	4,8
восточным	2,4	0,8	—	0,8	—	—	4,0
южным	0,8	1,6	1,6	0,8	—	1,6	6,4
замкнутого характера	—	—	0,8	—	0,8	—	1,6
Смешанный с переносом:							
восточным	3,2	—	0,8	—	—	0,8	4,8
северным	0,8	1,6	0,8	1,6	3,2	1,6	9,6
западным	—	0,8	—	—	4,0	0,8	5,6
южным	—	—	0,8	1,6	—	—	2,4
Сумма	16	16,8	16,8	16,8	16,8	16,8	100

Примечание. Прочерк означает отсутствие фактора.

Модели циркуляции вод других рассматриваемых ниже водоемов строились по этому же принципу на основе имеющейся стандартной гидрометеоинформации, дополненной собственными натурными наблюдениями.

Обработка материалов наблюдений по распределению и динамике гидрофизических характеристик производилась как по стандартным, так и по новым методикам, разработанным в лаборато-

рии гидрологии ИБВВ РАН. Первичная информация скоростных съемок температуры и электропроводности воды, регистрируемая на ленте самописца КСП-4 (а впоследствии посредством ПЭВМ «Искра-1256» на магнитной ленте с помощью программного комплекса «Сбор»), обрабатывалась с применением преобразователя графиков Ф 018 и пакетов прикладных программ. Полученные данные указанных гидрофизических параметров разносились по маршруту движения судна, и затем строились схемы горизонтального их распределения.

При работе на полигонах продолжительность съемок не превышала 12—14 ч, что дает возможность получаемые материалы считать практически синхронными. Это подтвердилось и значениями показателей, полученных в точках пересечения курсов, мало отличающихся друг от друга.

При выполнении расчетов характеристик циркуляции вод выходной информацией служили значения функции полных потоков во внутренних узлах сеточной области, скорость и направление течения в каждом внутреннем узле сетки на заданных горизонтах (0, 1, 2 м ...).

Дальнейшая обработка материалов заключалась в построении полей функции полных потоков, полей векторов течений, определении границ структурных элементов горизонтальной циркуляции вод (циклонических и антициклонических круговоротов, зон наибольших и наименьших скоростей интегрального переноса).

Для определения горизонтальных размеров и последующего выделения границ циклонических и антициклонических круговоротов использовались скорости вертикально осредненного течения (интегрального переноса). Горизонтальная протяженность вихрей по малой и большой осям определялась как удвоенное расстояние от центра круговорота до наибольшей скорости интегрального переноса на его периферии. Границы круговоротов проводились по максимальным скоростям интегрального переноса.

Границы зон схождения и расхождения полных потоков (зон максимальных и минимальных скоростей интегрального переноса) определялись статистическим методом (Поддубный и др., 1985).

При анализе накопления донных отложений объем осадочного материала рассчитывался как произведение средней толщины слоя отложений на площадь участка в интервалах глубин 0—3, 3—7 м и более с последующим суммированием всех величин. Невязка разбрасывалась по участкам с относительно большими площадями мелководий. Массу осадков вычисляли по объемной массе преобладающего типа донных отложений. Гранулометрический состав определялся методами, включающими кипячение и химическое воздействие, с применением электромагнитной просеивающей машины фирмы Альфред Фрич, Идар-Оберштейн, ФРГ. Пробы для анализа отбирались из кернов через 20—30 см. Каждую пробу в сыром виде перемешивали и консервировали высушиванием в чашках Петри.

Для всех показателей учитывались ошибки измерения и расчетов. Температура и электропроводность воды определялись термокаппаметром с точностью 0,1 °C и 2—4 мкСм/см.

Ошибки измерения автоматизированным измерительным комплексом зависят от характеристики датчиков и используемых регистрирующих приборов. Поскольку датчик электропроводности и электронные схемы преобразователей практически безынерционны, то постоянная времени всей системы определяется продолжительностью измерения температуры. Регистрация результатов измерения при буксировке на КСПП-4 с временем пробега шкалы 1 или 2,5 с показывает, что постоянная времени всей системы определяется быстродействием самописцев. Ошибка измерения за счет инерционности прямо пропорциональна градиенту температуры, скорости перемещения датчика и постоянной времени системы (Дружинин и др., 1984):

$$\Delta T = \frac{dT}{dl} \cdot V \cdot \tau,$$

где T — температура, dT/dl — градиент, °C/км; V — скорость перемещения датчика, м/с; τ — постоянная времени, с. При заданной точности измерения температуры 0,1 °C, постоянной времени 2,5 с при обычно встречающихся градиентах температуры в макро- и мезомасштабных неоднородностях 3—4 °C/км скорость перемещения датчика может быть 13 м/с, что существенно выше рабочих скоростей движения судна (4—5 м/с).

При вертикальном зондировании скорость погружения датчиков составляет 0,1 м/с, а постоянная времени системы 0,5 с, что также обеспечивает необходимую точность измерения.

Ошибки измерения скорости и направления течения измерителем ГР-42 существенно зависят от скорости ветра и волнения. При наблюдениях с судна, установленного на два якоря, скорость течения определяется с точностью 2—4 см/с, а направление течения — 10—30°, если скорость ветра не превышает 15 м/с.

Сравнение рассчитанных и измеренных характеристик течения осуществлялось на горизонтах 0,5, 2,0, 4,0 и 6,0 м. В качестве критерия сходимости использовалась абсолютная погрешность:

$$\pm \Delta V = \bar{V}_н - \bar{V}_р; \quad \pm \Delta \alpha = \bar{\alpha}_н - \bar{\alpha}_р,$$

где $\bar{V}_р$ — средние значения скорости и $\bar{\alpha}_р$ — средние значения направления течения, вычисленные в узловых точках расчетной сетки, в пределах которых выполнялось контрольное измерение; $\bar{V}_н$ — средние значения измеренных флуктуаций скорости и $\bar{\alpha}_н$ — средние значения измеренных флуктуаций направления течения на соответствующей вертикали.

Погрешности скорости $|\Delta V|$ и направления $|\Delta \alpha|$ сравнивались с амплитудой флуктуаций измеренных скоростей $A_{V_н}$ и направлений $A_{\alpha_н}$ на каждом горизонте. При выполнении условий $|\Delta V| < A_{V_н}$ и $|\Delta \alpha| < A_{\alpha_н}$ результаты моделирования считались удо-

влетворительными. В целом для всех рассматриваемых вертикалей средние значения $|\Delta V|$ и $|\Delta \alpha|$ составили соответственно 2,8 см/с и 30°, тогда как средние значения $A_{\text{вн}}$ и $A_{\text{ан}}$ — 5,0 см/с и 46° соответственно.

Пространственная структура сообществ гидробионтов

Особи любой популяции размещены в пространстве неравномерно и образуют агрегации, плотность организмов в которых достоверно выше, чем на соседних участках (Баканов, 1980, 1984). Неравномерность распределения растений и животных как в естественных водоемах, так и в водохранилищах определяется пятнистостью распределения биотопов, обладающих комплексом условий, необходимых для оптимального отправления их жизненных функций (Поддубный, 1971).

Для количественной оценки агрегированности широко используются методы, основанные на применении теоретических статистических распределений и индексов (Василевич, 1969; Корников и др., 1979; Баканов, 1980, 1984; Корников, 1980; Баканов, Сметанни, 1981).

К настоящему времени предложено несколько классификаций пространственных распределений организмов. Согласно наиболее распространенной из них (Василевич, 1969) выделяют 3 основных типа распределения.

1. Распределение особей имеет небольшую вариабельность, и особи находятся одна от другой на одинаковом расстоянии. Такое распределение называется регулярным и относится к типу недорассеянных, при которых дисперсия D меньше математического ожидания M : $D < M$ (Корников и др., 1979).

2. Если каждая особь имеет равную вероятность встретиться с другой в любой точке биотопа, такое распределение называется случайным или равномерным. При равномерном распределении $D = M$.

3. Если особи образуют скопления в одних участках биотопа, а в других встречаются редко, то распределение называется пятнистым, контагиозным (Cole, 1946) или агрегированным (Goodall, 1952). Такие распределения считаются перерассеянными, в этом случае $D > M$.

При описании размещения организмов часто используется отрицательное биномиальное (Бреев, 1972; Баканов, 1984). При этом агрегированность оценивается индексом $C = 1/K$, где K — параметр, вычисляемый либо способом моментов, либо методом максимального правдоподобия (Баканов, 1984).

Если скопления особей распределены по площади случайно, т. е. их число на площадке подчиняется распределению Пуассона, а каждое скопление состоит из одной особи плюс случайное их число, то размещение особей соответствует распределению Томас.

При оценке степени агрегированности размещения организмов используются различные количественные показатели (табл. 2).

Таблица 2

Индексы агрегированности

Индекс	Формула индекса	Литературный источник
Показатель дисперсии	$D = \sigma^2/M$	Svedberg, 1922
Индекс скученности	$J = \sigma^2/M - 1$	David, Moore, 1954
Средняя скученности	$m^* = M + \sigma^2/M - 1$	Lloyd, 1967
Индекс пятнистости	$C = m^*/M$	Lloyd, 1967
Индекс Мориситы	$J_\sigma = N \frac{\sum x_i^2 - \sum x_i}{(\sum x_i)^2 - \sum x_i}$	Morisita, 1959
Параметр K отрицательного биноминала распределения	$K = \frac{M^2}{\sigma^2 - M}$	Waters, 1959
Индекс Тэйлора	$b = \frac{2 \lg \sigma - \lg a}{\lg M}$	Taylor, 1961
Показатель неоднородности структуры сообществ	$U' = \frac{M_r}{M}$	Федоров, 1973
Коэффициент агрегированности двухпараметрического распределения	$K_a = 1 - \frac{M}{M^*}$	Смуров, 1975
Коэффициент агрегированности трехпараметрического распределения	$K_A = \frac{m^* - M}{m^* - m^o}$	Смуров, Романовский, 1976

Индексы агрегированности оцениваются, как правило, по данным одной или нескольких выборок. Как всякая выборочная характеристика значение индекса агрегированности — величина, имеющая определенную ошибку репрезентативности.

При известном числе проб n индекс агрегированности (A) является функцией среднего арифметического значения M и среднеквадратического отклонения σ : $A = A(M, \sigma)$. Как известно (Лакин, 1968), для распределений, близких к нормальному,

$$\Delta M = \sigma/\sqrt{n}; \quad \Delta \sigma = \sigma/\sqrt{2n};$$

где n — объем выборки.

Если σ и M некоррелированы, то, пользуясь методикой оценки косвенных погрешностей (Зайдель, 1974), можно получить выражения стандартных погрешностей. При наличии корреляционной связи между M и σ эти формулы усложняются. Например, при сравнительно небольших значениях коэффициента вариации C его ошибка репрезентативности обычно находится по формуле (Правдин, 1966; Лакин, 1968; Василевич, 1969)

$$\Delta_1 C = C/\sqrt{2n}. \quad (1)$$

Для больших коэффициентов вариации ошибку репрезентативности предложено оценивать по формуле (Лакин, 1968; Василевич, 1969)

$$\Delta_2 C = \frac{C}{\sqrt{2n}} (1 + 2C^2)^{1/2}. \quad (2)$$

Однако при выводе этих широко распространенных формул не была учтена связь между средним значением и среднеквадратическим отклонением (табл. 3).

Таблица 3

Стандартные погрешности коэффициента вариации

Формула	$\frac{\Delta C}{C} \text{ при } \begin{matrix} 100\% \\ n=25 \end{matrix}$	$r_{\bar{x}\sigma}$	Литературный источник
$C/\sqrt{2n}$	14	0	Яблоков, 1966, Правдин, 1966
$\frac{C}{\sqrt{2n}} (1 + 2C^2)^{1/2}$	24	0	Василевич, 1969
$\frac{C}{\sqrt{2n}} \sqrt{2}C - 1 $	6	+1	Наши данные
$\frac{C}{\sqrt{2n}} (\sqrt{2}C + 1)$	34	-1	То же
$\frac{C}{\sqrt{2n}} (2C^2 - 2\sqrt{2}Cr + 1)^{1/2}$	+0,4		"

Коэффициент вариации можно рассматривать как функцию двух переменных $C = C(\bar{x}, \sigma)$. Известно (Вентцель, 1964), если функция $C = C(\bar{x}, \sigma)$ в рассматриваемой области изменения переменных «почти линейна», то ее ошибка репрезентативности ΔC выражается через ошибки репрезентативности $\Delta \bar{x}$; $\Delta \sigma$, а коэффициент корреляции между \bar{x} и σ следующим равенством:

$$\Delta C = \left[\left(\frac{\partial C}{\partial \sigma} \Delta \sigma \right)^2 + \left(\frac{\partial C}{\partial \bar{x}} \Delta \bar{x} \right)^2 + 2 \frac{\partial C}{\partial \bar{x}} \frac{\partial C}{\partial \sigma} \Delta \bar{x} \Delta \sigma r_{\bar{x}\sigma} \right]^{1/2}, \quad (3)$$

учитывая, что $\Delta \bar{x} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$; $\Delta \sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$ имеем

$$\Delta C = \left[\frac{C^2}{2n} + \frac{C^4}{n} - \frac{\sqrt{2}}{n} C^3 r_{\bar{x}\sigma} \right]^{1/2}. \quad (4)$$

Следовательно, для более точной оценки ошибки репрезентативности ΔC предварительно нужно вычислить коэффициент вариации C , а также коэффициент корреляции между \bar{x} и σ , после чего провести расчеты по формуле (4). Если получение информа-

ции о тесной корреляционной связи между \bar{x} и σ в силу каких-либо причин затруднено, можно рассмотреть предельные, наиболее вероятные для данной ситуации случаи: при наличии сильной корреляционной связи можно принять $r \approx 1$, при сильно отрицательной связи $-r \approx -1$. Если же корреляционная связь невелика или совсем отсутствует, то $r \approx 0$ (рис. 1).

Таким образом, если $r = 1$, то из формулы (4) получаем

$$\Delta_3 C = \left| \frac{C}{\sqrt{n}} \left(\frac{\sqrt{2}}{2} - C \right) \right|; \quad (5)$$

если же $r = -1$, то

$$\Delta_4 C = \frac{C}{\sqrt{2n}} (1 + 2C^2)^{1/2}. \quad (6)$$

Видно, что при малых C , когда $2C^2 \ll 1$, $\Delta_2 C$ становится очень близка к $\Delta_1 C$ (рис. 2).

Учитывая поправку функции $C = C(\bar{x}, \sigma)$ на нелинейность, имеем

$$\Delta_5 C = \frac{C}{\sqrt{n}} \left(\frac{1}{2} + C^2 + \frac{C^2}{2n} + \frac{2C^4}{n} \right)^{1/2}. \quad (7)$$

Значения функций (1)–(7) близки между собой только в окрестности точки $C = 0$. Однако если коэффициент вариации достаточно высок, что нередко бывает при изучении распределения рыб, то различие может достигать значительных величин. Особенно существенным различие может быть при небольших значениях n . Так, при $n = 25$, $C = 60\%$ $\Delta_4 C$ в 2 раза больше $\Delta_1 C$, если же $C = 140\%$, то $\Delta_4 C / \Delta_1 C = 3$. Интересно отметить, что в довольно широком рассматриваемом диапазоне изменения C (0–200%) поправка на нелинейность функции сравнительно мала.

Таким образом, при больших коэффициентах вариации для оценки их ошибки репрезентативности желательно предварительно оценить коэффициент корреляции между \bar{x} и σ . После выявления корреляционной связи необходимо воспользоваться соответствующим алгоритмом. При этом наиболее широко распространенными формулами можно пользоваться лишь в случае, когда коэффициенты вариации и корреляции между \bar{x} и σ достаточно малы.

Аналогично рекомендуется поступать при анализе и других индексов агрегированности, например при оценке точности $D = \sigma^2 / M$, когда наиболее адекватная формула оценки погрешности ΔD избирается в зависимости от рассматриваемой ситуации. Ниже приведены формулы стандартных погрешностей индексов агрегированности при $r \approx 0$.

Показатель дисперсии

$$\frac{\sigma^2}{M^2} \left[\frac{2M^2 + \sigma^2}{n} \right]^{1/2}$$

Индекс скученности

$$\frac{\sigma^2}{M^2} \left[\frac{2M^2 + \sigma^2}{n} \right]^{1/2}$$

Средняя скученность

$$\frac{\sigma}{M^2} \left[\frac{M^4 + \sigma^4}{n} \right]^{1/2}$$

Индекс пятнистости

$$\frac{\sigma}{M^2} \left[\frac{2\sigma^2 + \left(1 - 2 \frac{\sigma^2}{M}\right)^2}{n} \right]^{1/2}$$

Индекс Мориситы

$$\frac{N}{N-1} \frac{\sigma}{M^2} \left[\frac{2\sigma^2 + \left(1 - 2 \frac{\sigma^2}{M}\right)^2}{n} \right]^{1/2}$$

Параметр K отрицательного биномиального распределения

$$\frac{M\sigma}{(\sigma^2 - M)^2} \left[\frac{(2\sigma^2 - M)^2 + 2\sigma^2 M^2}{n} \right]^{1/2}$$

Индекс Тэйлора

$$\frac{1}{2,3 \lg M} \left[2 + \frac{\sigma^2 (2 \lg \sigma - \lg a)^2}{M^2 \lg^2 M} \right]^{1/2}$$

Показатель неоднородности структуры сообществ

$$\frac{1}{M} \left[\frac{\sigma^2}{n} + S_{M_r}^2 \left(\frac{M_r}{M} \right)^2 \right]^{1/2}$$

Коэффициент агрегированности двухпараметрического распределения

$$\frac{M\sigma}{(M^2 + \sigma^2 - M)^2} \left[\frac{2\sigma^2 M^2 + (M - 2\sigma^2)^2}{n} \right]^{1/2}$$

Коэффициент агрегированности трехпараметрического распределения

$$\frac{1}{(m^* - m^0)^2} \left[(M - m^0)^2 S_{m^*}^2 + (m^* - m^0)^2 \frac{\sigma}{n} + (m^* - M)^2 S_{m^0}^2 \right]^{1/2}$$

Для оценки агрегированности предложено (Сметанин, Баканов, 1980) использовать информационные показатели. Приведенный по тем же исходным данным расчет таких широко применяемых индексов агрегированности, как индекс Ллойда или Мориситы, показал, что они хорошо согласуются с некоторыми информацион-

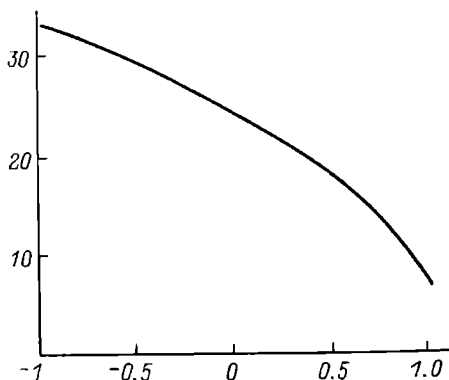


Рис. 1. Зависимость стандартной погрешности коэффициента вариации от корреляционной связи между \bar{x} и σ .

По оси ординат — стандартная погрешность, %; по оси абсцисс — коэффициент корреляции между \bar{x} и σ .

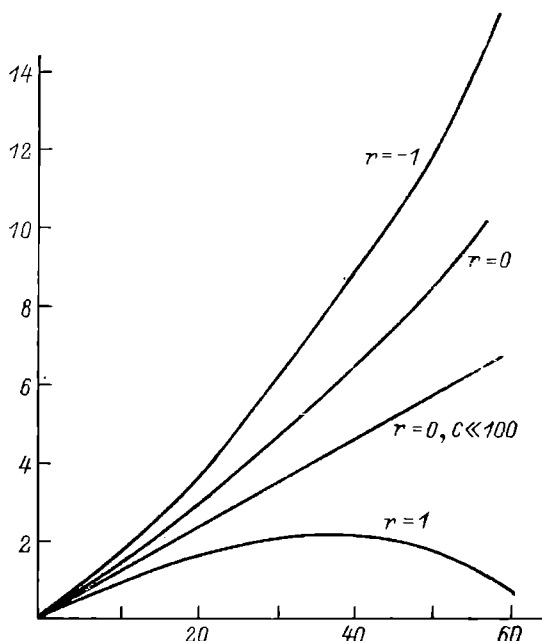


Рис. 2. Зависимость стандартной погрешности ΔC от коэффициента вариации.

По оси ординат — стандартная погрешность, %; по оси абсцисс — коэффициент вариации, %.

ными показателями, но последние обладают заметным преимуществом — ошибка репрезентативности часто у них меньше. Это значит, что информационные показатели иногда более чувствительны. Используя их, можно выделить такие изменения агрегированности, которые не улавливаются другими методами.

Распределение и перемещение рыб

В основу исследований пространственного распределения и перемещений рыб положено синхронное использование трех методов: 1 — контрольных отловов рыбы по определенной сетке станций, 2 — гидроакустической оценки плотности рыб с помощью рыбопоисковой аппаратуры, 3 — биотелеметрического прослеживания пути движения рыб, меченных ультразвуковыми передатчиками в сочетании с сериями массового мечения обычными метками в весеннее, зимнее и летнее время.

Контрольные отловы рыбы необходимо осуществлять набором различных орудий лова по определенной сетке станций или экспериментальным полигонам.

Гидроакустический метод изучения пространственного распределения и плотности рыб во внутренних водоемах разработан на

основе международных методик гидроакустических съемок и расчета плотностей и биомассы рыб в морских условиях (Burgzynski, 1982, Руководство..., 1984).

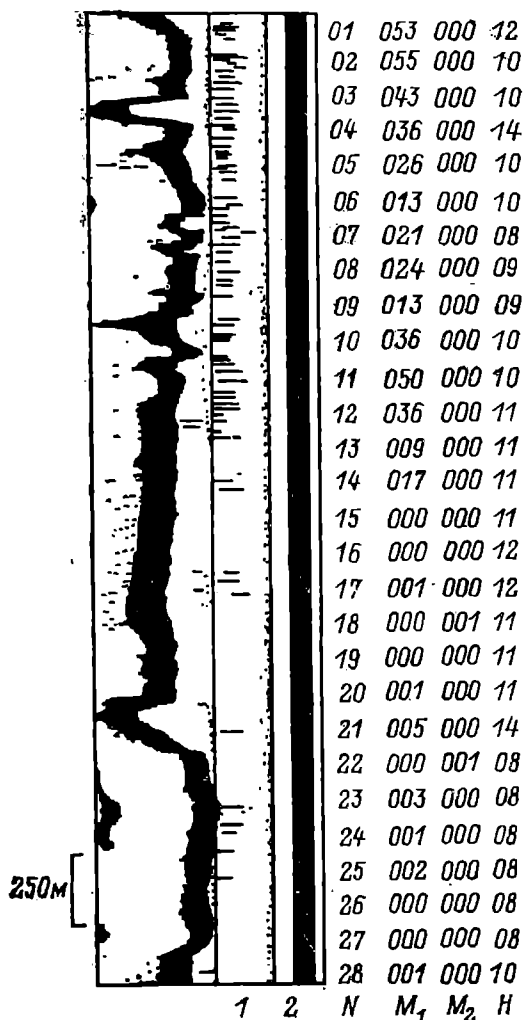


Рис. 3. Образец эхозаписи и показаний эхоинтегратора с интервалом 10 с.

1, 2 — слои интегрирования; N — номер отсчета; M₁, M₂ — показания интегратора по слоям глубины 1, 2; H — показание глубины.

Для автоматизации записи послойных показаний эхоинтеграторов нами разработана и внедрена новая установка (рис. 3). Технической основой съемок служат эхолоты отечественного производства «Лещ», норвежский «Шкипер-607», японский «ЦВС-888»

с цветным дисплеем и «Хондекс-301», работающие с одноканальным (АЦЭИ) и пятиканальным эхоинтеграторами (СИОРС).

Расчет плотностей рыб производится или прямым методом по показаниям СИОРСа или АЦЭИ, или машинным анализом эхосигналов, записанных на магнитофон. Правильность расчета оценивается визуально по эхограммам самописца эхолота или дисплея ЦВС-888, а также по контрольным траловым уловам, проводимым синхронно с гидроакустической съемкой по горизонту траления. Как и любые другие методы, гидроакустический метод оценки плотности рыб имеет свои ограничения.

«Мертвая зона» используемых приборов составляет 2 м, кроме того, в верхнем слое воды происходит отпугивание рыб от движущегося судна. Поэтому репрезентативные гидроакустические данные о плотностях рыб можно получать только с горизонтов глубже 3—4 м в тихую погоду и глубже 4—5 м при большой волне. Как показывает опыт, в верхнем слое воды в тихую погоду обитают в основном мелкие планктоноядные рыбы (разновидовая молодь). При появлении волнения эти рыбы уходят в более глубокие горизонты воды. Анализ плотностей рыб в верхнем горизонте, который невозможно исследовать гидроакустическими приборами, ведется по данным траловых уловов в этом горизонте.

Другое ограничение гидроакустических съемок — это недоучет рыб, находящихся на грунте, преимущественно бентофагов. Эхосигналы от этих рыб маскируются более мощными эхосигналами от грунта. Для уменьшения погрешности в оценке плотности этих рыб эхосъемки нужно проводить не только в дневное, но и в ночное время. Известно, что с понижением освещенности основная масса рыб совершает вертикальные миграции и ото дна поднимается в толщу воды, где хорошо фиксируется эхолотом.

Еще одно ограничение гидроакустического метода определяется тем, что в водоемах помимо рыб имеются другие источники звуко-рассеяния: планктонные сообщества, воздушные пузырьки, различные взвешенные частицы. Выделено три типа таких звуко-рассеивающих слоев (ЗРС) во внутренних водоемах (Малинин, Кияшко, 1989). Первый — это ЗРС, определяемый фитопланктоном и сливающийся с нулевой отметкой эхозаписи в приповерхностном горизонте воды. Толщина этих ЗРС четко коррелирует с величиной концентрации фитопланктона. ЗРС второго типа наблюдаются в средних и придонных горизонтах воды, их эхозаписи представляют собой размытые горизонтальные полосы, обычно регистрируемые на сравнительно небольшом расстоянии (0,5—2 км). Суточная изменчивость этих ЗРС свидетельствует об их биологической природе. Анализ планктонных проб показал, что места регистрации их соответствуют зонам с повышенной (более 2,8 г/м³) биомассой зоопланктона. В стратифицированных водоемах отмечается ЗРС по горизонту термоклина.

Рассеивателями звука в ЗРС третьего типа являются твердые взвешенные в воде частицы. Так, за счет промышленных сбросов

в толще воды могут образовываться слои взвесей мелких древесных или химических волокон, которые в определенных ситуациях достигают высокой плотности и хорошо регистрируются гидроакустическими приборами (Гусар, Пьянов, 1986). Иногда эти ЗРС образуются за счет высокой плотности отмерших мелких водорослей. Нередко такие ЗРС имеют высокую акустическую силу цели и представляют значительные трудности для выделения эхосигналов от рыб. Большое звукорассеяние дают и пузырьки метана, выделяемого из илистых грунтов на бывших руслах водохранилищ. В последние годы интенсивность появления таких пузырьков газа увеличилась.

Эхосъемки ведутся с научного судна либо на скорости не более 10—15 км/ч, либо во время траления 3,2—4,5 км/ч. При более высоких скоростях судна возникает опасность недоучета рыб за счет пропускания части эхосигналов.

Одним из основных моментов расчета плотности рыб является определение электроакустической постоянной $C_{эа}$, отражающей особенности конкретной аппаратуры относительно стандартного показателя. Расчет этой константы проводится путем интегрирования металлического образцового шара с известным акустическим сечением $\sigma_{ш}$.

Цена деления эхоинтегратора $C_{инт}$ рассчитывается по формуле

$$C_{инт} = \frac{4\pi}{C_{эа}K\psi\sigma_p} \text{ [экз/м}^2\text{]}$$

$$C_{инт} = \frac{4\pi p}{C_{эа}K\psi\sigma_p} \text{ [г/м}^2\text{]},$$

где ψ — интегральный фактор направленности, определяющий зону облучения, т. е. зону действия эхолота (рассчитывается экспериментально или по паспортным данным эхолота); p — средняя навеска рыб, г; σ_p — акустическое сечение единичной рыбы, попавшей в зону облучения, м²; K — коэффициент избыточного затухания (в нашем случае равен 1). Поскольку до сих пор акустическое сечение пресноводных рыб в отличие от такового морских изучено недостаточно, то использовалась формула Лава, отражающая осредненные данные для рыб разного размера без учета их видовой специфики

$$\frac{\sigma_p}{\lambda^2} = 0,043 \left(\frac{L}{\lambda} \right)^{1,91},$$

где λ — длина волны акустического сигнала (для 50 кГц она равна 2,9 см); L — длина единичной рыбы (см), определяемая по контрольным уловам.

Поверхностная $\rho_{пов}$ или объемная $\rho_{об}$ плотность рыб рассчитывается исходя из площади (объема) зоны действия эхосигнала,

т. е. с учетом времени и скорости движения судна:

$$\rho_{\text{пов}} = \frac{C_{\text{инт}} M V_c}{60ef} \text{ [экз/м}^2\text{];}$$

$$\rho_{\text{об}} = \frac{C_{\text{инт}} M V_c}{60efH} \text{ [экз/м}^3\text{].}$$

Здесь $C_{\text{инт}}$ — цена деления шкалы эхоинтегратора; M — показания эхоинтегратора за интервал интегрирования; V_c — скорость движения судна, км/ч; e — интервал интегрирования (в нашем случае на 100, 500 или 1000 посылок импульсов эхолота, т. е. на расстояние от 0,25 до 2,0 км); f — частота следования импульсов, мин⁻¹; H — высота слоя интегрирования, м (обычно 2 или 4 м).

Машинный способ обработки показаний рыбопоисковых приборов заключается в том, что записанные на стереомагнитофон эхосигналы поступают в аналого-цифровой преобразователь, затем разделяются по амплитуде и длительности напряжений. Далее по методу Крейга-Форбса определяется количество эхосигналов (Пушкин, 1984). В результате получается количество рыб за определенный интервал времени с разделением по их размеру. Оценка силы рыб как и в первом случае определяется по обобщенному уравнению Лава.

Анализ методов прямого расчета плотности и биомассы рыб по показаниям эхоинтегратора и машинной обработки данных, записанных синхронно с эхоинтегратором на магнитофон, показал сравнительно небольшие различия. Машинная обработка предпочтительнее, так как сокращает время.

Для оценки репрезентативности получаемых с помощью эхолота результатов регулярно проводилось сравнение расчетных величин с конкретными траловыми уловами, синхронными с эхосъемкой. Разница в плотностях пелагических рыб, рассчитанных по рыбопоисковым приборам и по уловам контрольных тралений, обычно колебалась в пределах 8—83 % (в среднем — 26 %).

Для рыб, находящихся во время эхосъемки на грунте (лещ, плотва, окунь), разница расчетных и фактических плотностей может быть в 4—5 раз. В этих случаях большое значение для объективизации плотности рыб приобретают контрольные обловы и проведение эхосъемки в темное время суток.

В основе применения биотелеметрического метода лежит прослеживание перемещений отдельных рыб или их групп, меченых миниатюрными ультразвуковыми метками-передатчиками. Метод подробно описан в специальной монографии (Поддубный и др., 1979), а также в Инструкции по применению этого метода в рыбохозяйственных исследованиях (Инструкция. . . , 1990).

Для изучения нагульного и зимовального поведения леща в Рыбинском водохранилище используются различные приемно-передающие комплексы, разработанные в ИБВВ АН СССР в сотрудничестве с другими институтами и СКБ (Поддубный и др., 1979;

Саранчов, 1983). Диапазон частот приемников 16—60 кГц. Облегченная антенна, состоящая из легкой штанги и гидрофона, позволяет вести наблюдения за мечеными рыбами с судов любого типа, а на малых водоемах и реках — непосредственно с берега.

Серийные передатчики модели АРМ-30 выполнены в виде цилиндров длиной 35—40 мм, диаметром 15—17 мм и массой в воде 5—7 г. Дальность действия их при благоприятных условиях распространения ультразвука в открытой воде на глубинах более 4—5 м при ровном дне, отсутствии зарослей водной растительности, штилевой погоде и в удалении от судоходных трасс достигает 2,5 км. Но обычно за счет нарушения этих условий радиус уверенного приема сигналов передатчиков варьирует от 0,5 до 1,5 км.

Для массового мечения рыб обычным способом лучше использовать пластиковые продолговатой формы бирки типа Карлина, пришиваемые хирургической иглой капроновой нитью к основанию спинного плавника рыбы (Поддубный, 1971).

Оценка погрешностей используемых методов. Погрешности разделяются на систематические, случайные и промахи. Для оценки случайной погрешности необходимо иметь несколько повторностей измерений, проведенных при неизменных условиях. Далее с применением методов статистики находится среднеквадратическое отклонение (Лакин, 1968; Зайдель, 1974; Рабинович, 1978). При неизменности условий эксперимента коэффициент вариации будет ничем иным, как доверительной относительной погрешностью для вероятности 0,67 (при нормальном распределении результатов измерений). При увеличении числа измерений случайная ошибка уменьшается.

Систематическая погрешность с увеличением числа наблюдений не уменьшается. Исключить ее из результатов измерений нельзя. Систематическую погрешность оценивают либо прямым методом, когда известно более точно истинное значение измеряемой величины, либо методом косвенных ошибок, если искомая величина есть функция нескольких экспериментально определяемых (Зайдель, 1974; Рабинович, 1978).

Погрешности в определении фактической численности рыб на биотопе путем облова возникают из-за несовершенства орудий лова, их селективности, локальных вариаций плотности рыб, сезонных и суточных различий двигательной активности особей (Правдин, 1966; Денисов, 1978).

Прямая оценка погрешности сетей, проведенная путем выпуска меченых рыб в кольцевую сеть (Рудаковский и др., 1970), показала, что вторично попадают в сети в среднем 70 % от числа выпущенных рыб, а коэффициент вариации улова сетей при неизменных условиях колеблется от 10 до 80 %, составляя в среднем 44 % (табл. 4).

Широкое применение в исследованиях пространственного распределения рыб получили способы контрольных обловов по определенной сетке станций одним и тем же тралом. При этом условно принимается, что уловистость последнего везде постоянна. По-

Таблица 4

Улов леща сетями в Рыбинском водохранилище зимой
при равномерном распределении особей

Квадрат	Январь			Февраль		
	Улов на сеть, экз.	Вариация улова, %	Число ловов, шт.	Улов на сеть, экз.	Вариация улова, %	Число ловов, шт.
1979 г.						
1	—	—	—	33	11	3
2	15,8	65	11	11,4	78	12
3	9,3	74	9	14,4	53	13
4	14,2	52	3	8,4	29	6
5	10,5	39	3	10,1	22	3
6	5,6	45	14	7,2	54	14
7	7,9	58	7	10,8	55	14
8	4,0	42	3	—	—	—
9	4,6	37	4	6,4	25	4
10	—	—	—	13,0	10	3
1980 г.						
2	3,0	42	12	2,6	46	14
3	2,2	41	5	2,0	30	14
6	2,6	54	13	1,6	50	14
1987 г.						
11	1,0	19	4	1,6	38	4

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

грешности трала обусловлены ошибками определения коэффициента уловистости и зоны облова. При большом улове добавляется погрешность, обусловленная анализом только части улова. Практическое определение точности коэффициента уловистости трала можно провести, если сопоставить данные улова и оценки плотности, полученные с помощью гидроакустической и подводной техники.

Так, отношение средней ошибки к коэффициенту уловистости трала для трески колеблется от 16 до 50 % при средней 32 %, для камбалы—ерша — от 16 до 31 % при средней 22 % (Серебров 1986). Сходные ошибки для трала получены и с применением гидроакустической техники (Малинин, Линник, 1981). При учете самых крупных и самых мелких особей, представленных в скоплении, погрешности возрастают.

Для определения случайной ошибки трала используется коэффициент вариации улова в одном и том же квадрате при неизменных условиях с коррекцией данных суточных тралений телеметрическими наблюдениями (Малинин, 1971). Коэффициент вариации, отражающий относительную ошибку исследования при таком учете может изменяться от 2 до 80 %, составляя в среднем 25 %.

Для решения вопроса об изменении плотности рыб от участка к участку необходимо знать вид статистического распределения уловов при неизменной численности рыб в квадрате. Если считать, что он одинаков для всех участков, то, приняв среднесуточный улов в квадрате за единицу, можно построить гистограмму распределения уловов сетей и трала в одном квадрате (рис. 4). Приме-

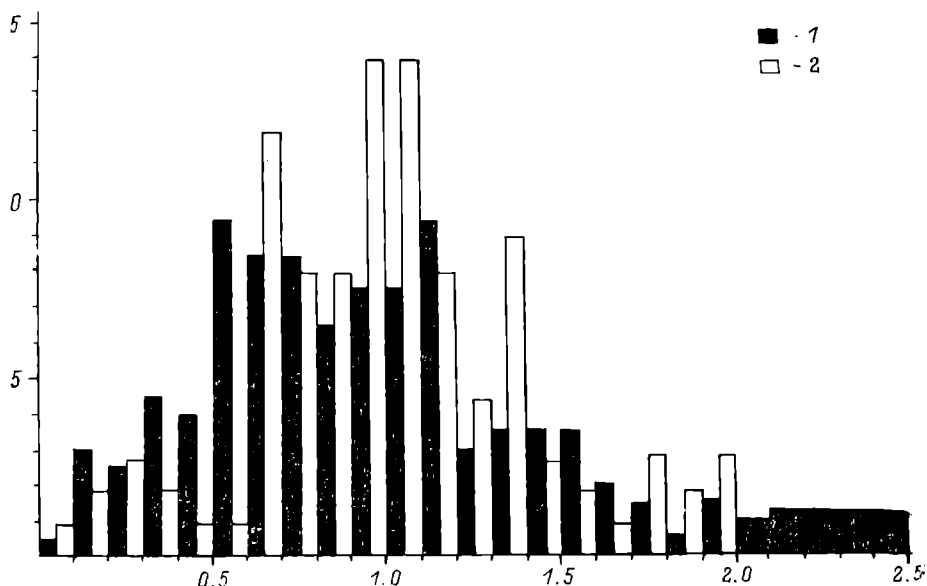


Рис. 4. Гистограммы распределения уловов орудия лова при неизменных условиях.

1 — сеть; 2 — трал; по оси ординат — процент встречаемости улова, по оси абсцисс — относительный улов (за единицу принят среднесуточный улов на станции).

нение в анализе критерия Пирсона χ^2 показало, что с 90 %-ной вероятностью в данном случае справедлива нулевая гипотеза о нормальном распределении улова.

Вывод о повышении плотности рыб в исследуемом районе (при наличии в каждом квадрате, размером более 1 км², 2 тралений и 3 сетей) нельзя сделать, если средний улов отличается менее чем в 5 раз.

При оценке особенностей распределения рыб по данным гидроакустических съемок оперируют показателями численности скоплений рыб, расстоянию между ними, их размерами как по вертикали, так и по горизонтали и плотностью особей в скоплении (Hughes, 1962; Малинин и др., 1987). Погрешности в этом случае связаны с инструментальным определением глубины и особенностями распространения звука от вибратора и проведения гидроакустической съемки.

Погрешность глубины расположения скопления определяется классом точности гидроакустического прибора. Эти данные можно

найти в техническом описании. Например, для гидролокатора «Лещ» ошибка равна 3 %, которая на глубинах до 30 м составляет около 1 м.

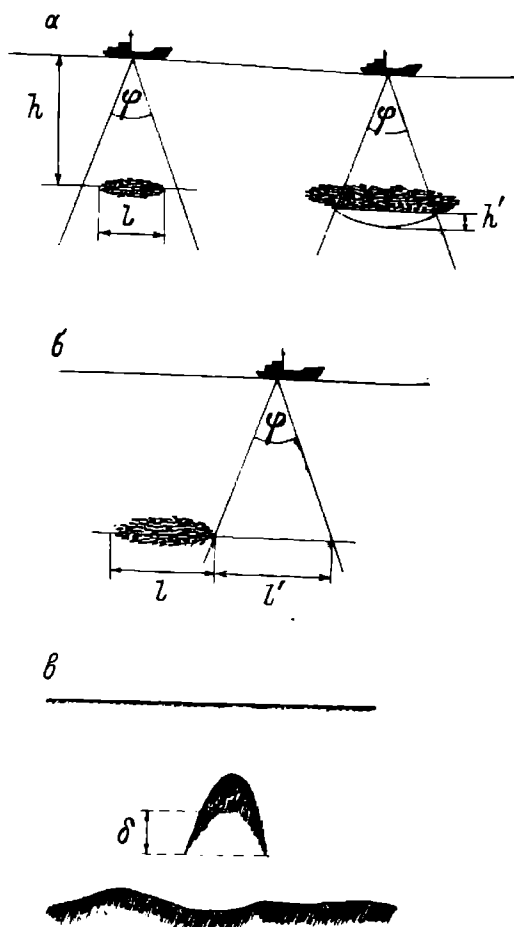


Рис. 5. Источники погрешности при изучении распределения скопления.

a — определение вертикальных размеров скопления;
b — определение горизонтальных размеров скопления;
в — определение угла эффективного действия прибора.

При определении высоты скопления необходимо вводить поправку, связанную с зоной эффективного действия прибора (рис. 5). Неизбежные погрешности как в определении этой высоты, обусловленной инструментальными ограничениями эхолота, так и ее поправки приводят к неточностям определения высоты (табл. 5).

Таблица 5

**Формулы оценки погрешностей количественных показателей
распределения скоплений**

Показатель	Формула для определения погрешности
Глубина нахождения	$\Delta H = \left(\frac{\Delta H}{H} \right) H,$ <p>где $\Delta H/H$ — относительная погрешность определения глубины по прибору; H — глубина расположения рыб.</p>
Вертикальные размеры	<p>а) При горизонтальных размерах скопления больше диаметра зоны облучения:</p> $\Delta D = \left[(\Delta H)^2 \left(1 + \frac{1}{\cos^2 \left(\frac{\Phi}{2} \right)} \right)^2 + (\Delta \Phi)^2 \frac{H^2 \sin^2 \left(\frac{\Phi}{2} \right)}{4 \cos^4 \left(\frac{\Phi}{2} \right)} \right]^{1/2},$ <p>где H, ΔH — глубина нахождения скопления и ее ошибка;</p> <p>б) при горизонтальных размерах скопления меньше диаметра зоны облучения:</p> $\Delta D = \left[\frac{(\Delta H)^2 (H_1^2 + H_2^2 - l^2) + (\Delta l)^2 l^2}{H_2^2 - l^2} \right]^{1/2},$ <p>где ΔH — погрешность определения глубины; H_1, H_2 — глубины верхнего и нижнего слоев рыб в центре (по эхограмме); l, Δl — горизонтальные размеры скопления и ее ошибка.</p>
Горизонтальные размеры	$\Delta l = \left\{ [(\Delta L)^2 + (\Delta L_2)^2] \left(\frac{l_2}{L_2} \right)^2 + (\Delta l_2)^2 \left(\frac{L}{L_2} \right)^2 + (\Delta L_2)^2 \left(\frac{L l_2}{L_2} \right)^2 + (\Delta H)^2 \operatorname{tg}^2 \left(\frac{\Phi}{2} \right) + (\Delta \Phi)^2 \frac{H^2}{4 \cos^4 \left(\frac{\Phi}{2} \right)} + (\Delta V)^2 \left(\frac{l_2 t_0}{L_2} \right)^2 \right\}^{1/2},$ <p>где Δl_2, l_2 — погрешность и длина скопления по эхограмме; ΔL_2, L_2 — погрешность и длина трансекты по эхограмме; ΔL, L — погрешность и длина реальной трансекты; ΔV — погрешность скорости движения; t_0 — время движения по трансекте.</p>

Показатель	Формула для определения погрешности
Угол действия прибора	<p>а) По отметке на эхограмме:</p> $\Delta\varphi = \left[\frac{\delta^2 (\Delta H)^2 + H^2 (\Delta\delta)^2}{\left(H\delta + \frac{\delta^2}{4}\right) \left(H + \frac{\delta}{2}\right)^2} \right]^{1/2},$ <p>где H, ΔH — глубина нахождения рыб и ее погрешность; δ, $\Delta\delta$ — длина свисающих концов эхоотметки и ее ошибка;</p> <p>б) по появлению на эхограмме садка с рыбой:</p> $\Delta\varphi = 2 \left[\frac{H^2 (\Delta x)^2 + x^2 (\Delta H)^2}{(H^2 + x^2)^2} \right]^{1/2},$ <p>где H, ΔH — глубина появления садка и ее ошибка; x, Δx — расстояние по горизонтали от вибратора и его погрешность.</p>
Плотность скоплений	$\Delta\rho = 2 \left[\left(\frac{\Delta N}{H^2 L \lg\left(\frac{\varphi}{2}\right)} \right)^2 + \left(\frac{N \Delta L}{H^2 L^2 \lg\left(\frac{\varphi}{2}\right)} \right)^2 + \left(\frac{2N \Delta H}{H^2 L \lg\left(\frac{\varphi}{2}\right)} \right) + \left(\frac{N \Delta\varphi}{2 \sin^2\left(\frac{\varphi}{2}\right) H^2 L} \right)^2 \right]^{1/2},$ <p>где N, ΔN — число скоплений на участке и его ошибка; L, ΔL — длина разреза и его ошибка; φ, $\Delta\varphi$ — угол эффективного действия и его ошибка; H — глубина нахождения рыб.</p>
Число рыб в скоплениях	$\Delta N = [(\Delta\rho l_1 l_2 h)^2 + (\Delta l_1 \rho l_2 h)^2 + (\Delta l_2 \rho l_1 h)^2 + (\Delta h \rho l_1 l_2)^2]^{1/2},$ <p>где ρ, $\Delta\rho$ — плотность рыб и ее ошибка; h, Δh — высота скопления и ее ошибка; l_1, l_2, Δl_1, Δl_2 — горизонтальные размеры скопления в перпендикулярных направлениях и их погрешности.</p>

Горизонтальные размеры скопления определяются непосредственно по эхограмме, полученной с движущегося судна, исходя из скорости его движения и времени нахождения стаи в зоне действия гидроакустического прибора. При этом возникают погрешности в определении этих величин. Если используется лаг или гидродинамическая вертушка, то ошибку скорости движения находят исходя из класса точности прибора и его показаний, или берут половину цены деления шкалы прибора. Часто скорость движения находят из общей длины трансекты и времени движения. Погрешность определения пройденного пути определяется точностью нанесения трансекты на карту, которая тем меньше, чем более подробна карта. При использовании линейки с ценой деления 1 мм ошибка при определении длины трансекты равна 0,5 мм, помноженному на масштаб карты.

Существует еще источник ошибки в определении пройденного пути, связанный с отклонением траектории движения судна от прямой. При увеличении расстояния между конечными точками трансекты и уменьшения количества ориентиров, облегчающих привязку, она возрастает. Для оценки величины этой составляющей были проведены специальные исследования, показавшие, что величина относительной ошибки при длине трансекты от 15 до 50 м составляет 0,5—3,5 %.

Погрешность расчета плотности рыб гидроакустическим методом можно найти по формуле косвенных измерений (Кондрашов, Шестопалов, 1977; Рабинович, 1978; Терщенко и др., 1982). Общая погрешность состоит из ошибки акустической калибровки и погрешности, связанной с разнокачественностью объекта исследований (средняя глубина скопления, акустическое сечение обратного рассеивания и средняя навеска рыб). Погрешность акустической калибровки может варьировать от -40 до $+70$ % и существенна при определении абсолютной плотности рыб (Калихман, 1982). Однако при исследовании закономерностей пространственного распределения рыб более важна не абсолютная, а относительная плотность рыб и оценка погрешностей, связанных с разнокачественностью биологического объекта, вычисляемых по формуле:

$$\frac{\Delta \rho_s}{\rho_s} (\text{распределения}) = \left[\left(\frac{2\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta p}{p} \right)^2 + \left(\frac{\Delta \sigma}{\sigma} \right)^2 \right]^{1/2},$$

где $\Delta r/r$ — относительная погрешность средней глубины скопления; $\Delta p/p$ — погрешность средней навески рыб; $\Delta \sigma/\sigma$ — относительная погрешность акустического сечения рыб.

Для рыб пелагиали верхневолжских водохранилищ относительная погрешность акустического сечения для различных участков изменяется от 2,5 до 13 % при изменении относительной погрешности навесок от 2,7 до 29 % (Терщенко, 1987). Результирующая ошибка, связанная с разнокачественностью объекта исследования, для пелагиали изменялась от 15 до 35 %, составив в среднем 28 %.

При определении скорости движения судна, проводящего эхосъемку, из-за изменения скорости течения на различных участках трансекты, действия ветра, зависимости сопротивления воды от глубины места и т. д. вкрадывается дополнительная погрешность. Она становится максимальной в районах с большими вариациями скоростей течений, например в нижних бьефах ГЭС. Здесь коэффициент вариации скорости на различных разрезах изменялся от 7 до 40 % (в среднем 19 %).

При определении горизонтальных размеров скоплений необходимо сделать поправку, связанную с тем, что из-за широкой диаграммы направленности каждая точка стаи будет регистрироваться несколько раз (см. рис. 5). Нужно отметить, что угол эффективного действия прибора зависит от условий проведения съемки и может отличаться от паспортного (Юданов, 1967). Так, относительная погрешность для антенн ГАС «Сарган» лежит в пределах 16—28 % (Калихман, 1982). На практике угол эффек-

тивного действия прибора часто определяют, не проводя эхометрических измерений, из показаний рыбопоискового прибора по появлению и размерам эхо отметки от рыб и глубине их нахождения (Юданов, 1967). Погрешности определения угла в этом случае обусловлены погрешностями определения глубины нахождения рыб, длины свисающих концов ее на эхограмме или расстояния по горизонтали садка от вибратора (табл. 6).

Таблица 6

Количественные показатели распределения стай

Глубина, м	Угол действия	Горизонтальные размеры, м		Вертикальные размеры, м		Плотность стай, $\Delta\rho/\rho$	Число рыб в стае, $\Delta N/N$
		величина	ошибка	величина	ошибка		
5	10	1	0,5	1	0,7	0,5	1,0
		5	0,7	1	0,7		0,8
		10	1,2	2	0,7		0,5
10		1	0,5	1	0,7	0,4	1,0
		5	0,7	1	0,7		0,8
		10	1,2	2	0,7		0,5
30		1	0,6	1	0,7	0,5	1,1
		5	0,8	1	0,7		0,8
		10	1,2	2	0,7		0,5
5	16	1	0,5	1	0,6	0,5	1,0
		5	0,7	1	0,7		0,8
		10	1,2	2	0,7		0,5
10		1	0,5	1	0,7	0,4	1,0
		5	0,7	1	0,7		0,8
		10	1,2	2	0,7		0,5
30		1	0,7	1	0,7	0,5	1,2
		5	0,8	1	0,7		0,8
		10	1,2	2	0,7		0,5

Число рыб в скоплении определяется по плотности рыб и геометрическим размерам скопления (Калихман, 1982, Муравьев, 1986). Погрешности определения объема скопления вызваны погрешностями определения ее размеров.

Итак, при изучении распределения гидроакустическим методом наибольшие (до 100 % и более) погрешности возникают в оценке плотности рыб в скоплении, а наименьшие — при оценке высоты скопления и глубины его нахождения. Кроме того, погрешности определения горизонтальных размеров скоплений и плотности рыб в них растут при увеличении длины трансекты, разнообразия гидрологических условий съемки и уменьшения количества ориентиров, облегчающих привязку судна.

В связи с оценкой погрешностей определения количественных показателей, характеризующих распределение рыб, возникает вопрос: решение каких экологических задач возможно, если учесть точность используемых методик? Так, актуально определение глу-

бины нахождения скоплений при изучении вертикальных миграций.

При сравнении горизонтальных размеров скоплений, например при изучении влияния экологических условий (обеспеченность пищей, температура) на распределение рыб, можно достоверно говорить о различиях в 5—10 раз. Различия в 2—3 раза лежат

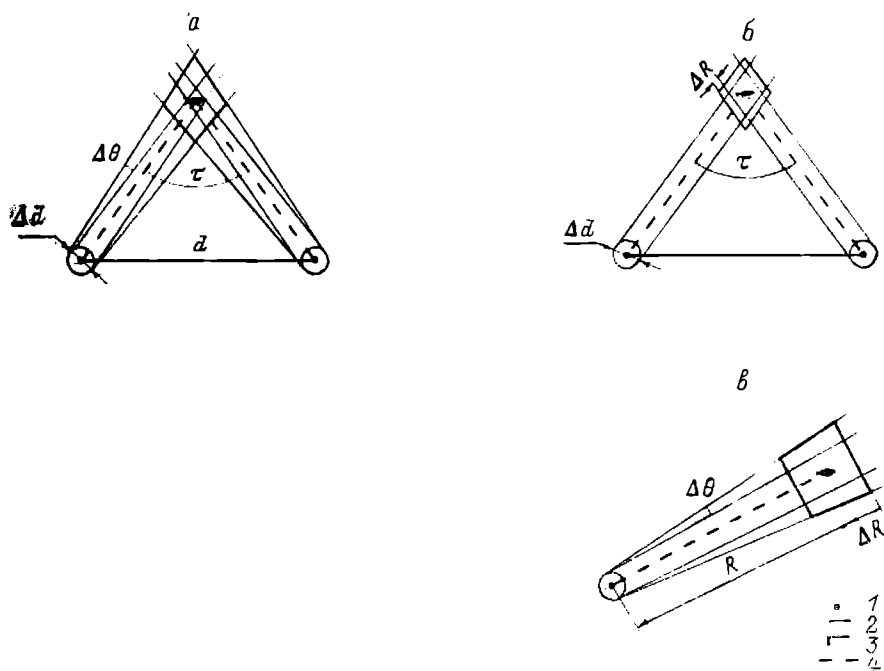


Рис. 6. Источники погрешности координат меченой рыбы для триангуляционного (а), дальномерного (б) и пеленгационно-дальномерного (в) способов пеленгации.

1 — координаты наблюдателя, 2 — диапазоны возможных отклонений прямых для нахождения координат рыбы; 3 — область возможного местонахождения метки; 4 — наиболее вероятная прямая для нахождения координат рыбы различными способами.

в пределах погрешности метода. Это же можно сказать и об определении численности рыб в скоплении.

Точность пеленгации рыб, меченных ультразвуковыми передатчиками (биотелеметрический метод), определена расчетным методом. Источники погрешности в определении местонахождения меченой рыбы зависят от метода регистрации (рис. 6). Из составляющих общей погрешности можно выделить ошибку определения направления антенны на меченую рыбу, расстояния до нее и расстояния между пунктами наблюдения (погрешность базы).

Погрешность определения направления антенны (угла) — это ошибка метода (настройка по максимуму сигнала или по равносигнальной зоне) и реальных средств измерения угла (компас,

секстант). Она для различной аппаратуры варьирует от 1 до 12° (Поддубный и др., 1979).

Источники и сама погрешность определения дальности зависят от метода ее отыскания. Определение расстояния до меченой рыбы по мощности сигнала производится с большими ошибками, связанными с истощением питания метки и с условиями прохождения сигнала. В речных условиях погрешность определения расстояния по мощности проходящего сигнала может достигать 30 % (Поддубный и др., 1979).

Гораздо точнее дальномерный метод, так называемый импульсно-дальномерный метод, основанный на времени между посылкой сигнала и его приемом. Погрешность его составляет 5—6 % (Kuroki et al., 1971). Формулы для оценки погрешности координат меченых рыб широко распространенными триангуляционным, дальномерным и пеленгационно-дальномерным способами приведены в табл. 7, а погрешности для различных условий проведения исследований в табл. 8. Наиболее точен разностно-дальномерный способ пеленгации. При измерении времени прихода сигнала к станциям, связанным в единую систему через ЭВМ, нивелируется

Таблица 7

Формулы для определения погрешностей координат меченых рыб

Способ пеленгации	Формула	Источник
Триангуляция	$\Delta_M = \frac{2 \lg \left(\frac{\Delta\theta}{2} \right)}{\sin \tau} (D_1^2 + D_2^2)^{1/2},$ <p>где Δ_M — погрешность координат рыбы; $\Delta\theta$ — погрешность определения угла по прибору; D_1, D_2 — расстояние от пунктов наблюдения до рыбы; τ — угол между направлениями от рыбы на пункты наблюдения</p>	Кондрашихин, 1969
Дальномерный	$\Delta_M = \frac{\Delta_d}{\sin \tau},$ <p>где Δ_d — погрешность определения расстояния до метки; τ — угол от метки на базу</p>	Кондрашихин, 1969
Пеленгационно-дальномерный	$\Delta_1 = 2R \operatorname{tg} \left(\frac{\Delta\theta}{2} \right), \quad \Delta_2 = \left(\frac{\Delta R}{R} \right) R,$ <p>где Δ_2 — погрешность координат метки вдоль направления от наблюдателя на метку; Δ_1 — погрешность координат метки в перпендикулярном направлении; $\Delta R/R$ — относительная погрешность определения дальности; $\Delta\theta$ — погрешность определения угла пеленгации</p>	

Т а б л и ц а 8

Погрешность определения координат меченой рыбы

Погрешность,		База, м	Дальность до метки, м	Угол на базу, град	Погрешность определения координат меченой рыбы способами							
расстояния, %	пеленга, град.				дальномерным, м		триангуляционным, м		пеленгационно-дальномерным, м			
					теоретически	практически	теоретически	практически	параллельно	теоретически	практически	
5	2	140	500	16	130	—	50	—	25	—	18	—
			100	90	7	—	5	8	5	—	4	—
		50	500	6	250	—	250	—	25	—	18	—
			250	11	60	—	60	—	12	—	9	—
			100	47	9	—	7	—	5	—	4	—
		10	100	6	50	—	50	—	5	—	4	—
			50	11	12	—	12	—	3	—	3	—
			20	47	2	—	15	—	1	—	1	—
40	2	200	500	23	700	—	300	—	120	250	17	13
			200	60	130	—	12	—	80	130	7	5
		50	250	11	300	—	60	—	20	—	8	—
			100	47	35	—	7	—	25	40	3	2
10	5	70	100	90	14	—	9	12	10	—	6	—

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

большинство источников, вызывающих ошибки во времени прихода сигнала от каждой станции в отдельности, так как многие факторы действуют одинаково на сигналы, идущие к разным станциям. Таким образом, из-за коррелированности ошибок во времени прихода сигнала к разным станциям погрешность определения местонахождения метки не превышала 1 м (Hawkins et al., 1974). Однако этот способ сложен и трудоемок.

Погрешность определения расстояния между пунктами наблюдения обусловлена либо ошибками реальных средств измерения (дальномера, рулетки) при небольших расстояниях, либо выбором масштаба карты. Если наблюдения ведутся с 2 катеров, т. е. с подвижных пунктов наблюдения, то погрешность определения базы (расстояния между пунктами наблюдения) будет обусловлена ошибками пеленгации катеров.

После нанесения на карту базы далее координаты рыбы находят непосредственно по ней. При этом пользуются, как правило, линейкой с ценой деления 1 мм, погрешность которой не превышает 0,5 мм. Следовательно, то расстояние, которое по карте соответствует расстоянию 0,5 мм, и будет погрешностью определения координат, связанной с картой. Так, если масштаб карты 1 : 100 000, то она будет равна 50 м.

Общая погрешность определения координат меченой рыбы состоит из ошибок пеленгации метки и определения базы (пеленгация судна или определение по карте) и определяется по формуле

$$\Delta = (\Delta_M^2 + \Delta_B^2)^{1/2},$$

где Δ_M — погрешность пеленгации меченой рыбы; Δ_B — погрешность определения базы.

Проведенный анализ точности определения местонахождения меченых рыб показывает, что наибольшая погрешность при дальномерном способе пеленгации, получившем широкое распространение в телеметрии, возникает при работе на открытых участках крупных водоемов, где стационарные точки отсчета (буи, маяки, отдельные вехи на берегу) значительно удалены от изучаемого района. Например, при трассировании пути миграций осетров в Волгоградском водохранилище создавались ситуации, когда поисковое судно находилось в 4—5 км от ближайших ориентиров. В таких условиях погрешность пеленгации рыбы составляла 250—1000 м. Ясно, что при таких условиях дальномерный способ пеленгации не отражает локальных перемещений рыб, но он может быть использован для исследования нерестовых миграций проходных и полупроходных рыб, где на фоне общих перемещений погрешности определения координат несущественны.

Для изучения локальных перемещений рыб, например в пределах домашних нагульных участков, необходимо использовать триангуляционный либо разностно-дальномерный способы пеленгации со стационарных пунктов наблюдения, расположенных поблизости

от района исследования. При этом погрешность определения координат меченой рыбы составляет единицы метров.

При изучении влияния на поведение и распределение рыб отдельных факторов возникает вопрос: насколько регистрация изменений координат рыбы соответствует изменению фактора среды? Наилучшим решением этого вопроса может быть использование передатчиков, несущих информацию не только о местоположении рыбы, но и о факторах среды. Вместе с тем разработка многоканальных миниатюрных передатчиков — задача довольно сложная. Поэтому исследователь часто вынужден проводить изменение факторов среды непосредственно с борта судна. Соответствие мест регистрации истинному положению рыбы определяется погрешностями ее пеленгации и динамикой самих показателей. Так, при оценке влияния температуры на перемещение и распределение меченых рыб в местах сброса теплых вод в Ивановском водохранилище термоградиент равен $0,001^{\circ}/\text{м}$ (Иваньковское водохранилище, 1978). При погрешности пеленгации в 50 м за разовую точку принимается квадрат со стороной 100 м. Ясно, что выявить влияние температуры на поведение рыб можно только при условии, если она перемещается более чем на 100 м. Когда перемещение по градиенту температуры равно 500 м, различие температур крайних точек составляет $0,5^{\circ}\text{C}$, которое уже можно выявить, используя термометры с ценой деления $0,1-0,2^{\circ}\text{C}$.

Возможность моделирования распределения гидробионтов

В настоящее время метод математического моделирования широко используется не только в ихтиологии (Баранов, 1971; Меншуткин, 1971; Никольский, 1974; Ricker, 1979; Криксунов, Меншуткин, 1981; Patterson, 1987), но и при анализе географического распределения рыб и их перемещения в морских промысловых районах (Гульдин, 1978; Troades, 1978; Гульдин, Флейшман, 1979; Бочаров, Пак, 1982; Hardy and oth, 1983; Домбровский, 1985; Sato, Terao, 1986; Жаков, Меншуткин, 1989 и др.). Анализ разработки математических моделей показал необходимость развития подходов, основанных на новых идеях. На наш взгляд, одним из существенных элементов, необходимых в дальнейшем при моделировании популяций промысловых рыб, является учет пространственно-временного их распределения.

Ключом к построению моделей должны служить современные представления о механизмах распределения и перераспределения животных и основных особенностях этих процессов. Эти представления необходимо отразить в виде предмодели (или биологической модели), сконцентрировавшей в себе большой объем материала об исследуемом объекте, но имеющей простой вид.

Построение модели — это процесс схематизации и идеализации. Необходимо отметить, что без правильно построенной пред-

модели метод математического моделирования становится малоэффективным и ничего не дающим для анализа явлений. Дело в том, что к модели предъявляются противоречивые требования: с одной стороны, она должна быть максимально проста для обозримого и качественного ее анализа математическими методами, но с другой стороны, достаточно сложной, чтобы быть адекватной анализируемому объекту, т. е. сохранять его свойства.

При построении предмодели необходимо конкретизировать рассматриваемую систему, изучаемые характеристики и обуславливающие их факторы. Для этого должен быть применен системный подход, поскольку он позволяет глубже раскрыть и точнее выразить закономерности течения сложных биологических процессов. Системный подход предполагает выявление исследуемой системы, множество ее состояний, множества факторов (входов), определяющих поведение системы и множества выходов, т. е. характеристик, которые исследуются.

Система — это совокупность взаимодействующих между собой относительно элементарных структур, объединенных в целое выполнением некоторой общей функции, не сводящейся к функции ее компонентов (Биологическая кибернетика, 1977). Необходимо отметить, что термин «множество» взят из теории множеств и означает совокупность, объединение некоторых элементов произвольной природы (Мантуров и др., 1965).

Рассматриваемая нами система — это распределение отдельных особей или их различных группировок. В самом простом случае множество внутренних состояний системы, исходя из годовой циклики жизни рыб, следующие: зимовка, нерестовая миграция, нерест, кормовая миграция, нагул, зимовальная миграция (Никольский, 1974). Поскольку в разных внутренних состояниях система предъявляет различные требования к среде, исследовать (и моделировать) реакции животных на действие факторов внешней среды необходимо для каждого внутреннего состояния в отдельности. Иными словами, нет закономерностей распределения рыб вообще, а есть закономерности распределения рыб в нагульный, зимовальный и прочие периоды. И моделировать пространственное распределение рыб необходимо прежде всего для периода, который является ключевым в жизнедеятельности животного. Для решения различных задач ключевыми будут разные периоды (нагульный, нерестовый и зимовальный).

Входами для системы является размещение абиотических и биотических факторов внешней среды: пищи, конкурентов, хищников, температуры, кислорода, скорости течения и т. д.

При рассмотрении распределения рыб множество выходов в большинстве случаев будет единичным, т. е. состоящим из одного элемента. Выходной величиной будет плотность рыб (объемная — число особей в единице объема, поверхностная — число особей на единицу площади). Только при рассмотрении перемещений отдельных рыб множество выходов может состоять из 2 или 3

элементов — координат рыбы. Как и для решения задач динамики численности (Контарь, 1968), не имеет значения, каким математическим термином выражена плотность: через реальную плотность (биомассу или число особей на единицу объема или площади), через приведенную (число относительных единиц) или через вероятность нахождения. Это означает, что уравнивая, описывающие размещение животных, инвариантны (одинаковы) относительно различных выражений плотности. Задаче прогнозирования пространственного распределения рыб в водоеме наиболее адекватно выражение плотности через вероятность нахождения особей (Мельников, 1975; Флейшман, 1980).

По существу, приведенный выше принцип моделирования распределения — это моделирование на основе эколого-физиологического оптимума. Он может быть достаточно эффективным в экстремальных условиях, например в районе сброса тепловой станции, когда можно выделить определяющие распределение 2—3 фактора. В нормальных условиях при таком подходе модель становится громоздкой, содержит большое количество переменных. При этом сводятся на нет все преимущества метода математического моделирования (Ляпунов, Багриновская, 1975).

Известно, что на распределение животных оказывает воздействие большое число различных факторов. Однако связь распределения с каждым отдельным фактором настолько низка, что не представляется возможным выделение из них 2—3 ведущих. Так, наши расчеты для Рыбинского водохранилища в нагульный период, основанные на данных исследований 1961—1963 гг. (Рыбопромысловый атлас..., 1963; Рыбинское водохранилище, 1972), показали, что наибольшая связь (наибольшие коэффициенты корреляции) отмечена для распределения рыб и их пищи: для леща — бентос, для планктофагов — планктон, для хищников — молодь рыб. Однако сами коэффициенты корреляции оказались низкими (0,3—0,5).

Интересно, что распределение хищников различных видов достоверно связано с распределением пищи, но не коррелировано между собой из-за различий в их экологии (судак — пелагический хищник, щука — хищник засадочного типа, налим — донный хищник) и в связи с известным положением о существовании предела взаимной адаптации и пространственной дифференциации ареалов питания, приводящей к несовпадению пастбищ (Ивлев, 1977).

Исходя из вышеизложенного, представляется целесообразным моделирование на основе какой-то интегральной характеристики, отражающей совокупное воздействие факторов и дающей достаточно исчерпывающее представление об окружающей среде. Это позволит построить относительно простую, но адекватную модель. В качестве интегральной могут быть использованы любые характеристики, например продуктивность участка (Petere, 1983) или наличие там хищника (Бибик, Коркош, 1984). Анализ плотности рыбного населения на различных биотопах позволил для летнего периода в мелководных слабопроточных водохранилищах в каче-

стве интегральной характеристики выделить глубину, которая служит показателем рельефа дна. По данным 1984 г., коэффициент корреляции плотности рыбного населения пелагиали и глубины участка для Рыбинского водохранилища оказался равным 0,9. Не случайно глубина является важной характеристикой при моделировании рыбопродуктивности озер (Troades, 1978) и распределения рыб в реке (Hardy et al., 1983).

Возможность использования рельефа дна в качестве интегрального показателя при моделировании распределения рыб для мелководного слабoproточного водохранилища связана с тем, что рельеф непосредственно влияет на температурную стратификацию, циркуляцию водных масс и круговорот биогенов, а как следствие, он определяет структуру биотопных полей водоема (Поддубный, 1971).

Возможны и другие интегральные показатели. Так, для моделирования распределения сайры в Тихом океане такой интегральной характеристикой оказалась температура в верхнем слое океана поскольку распределение течений, водных масс, солёности и других гидрологических и гидрохимических показателей северозападной части Тихого океана тесно коррелирует с распределением температуры воды верхнего слоя (Кашкин, 1986).

Весьма важным моментом при упрощении модели можно считать тщательный анализ временных и пространственных масштабов моделируемых явлений (Pinhorn, 1985; Кашкин, 1986; Levin, 1987; Morris, 1987). Этот анализ должен базироваться на современных представлениях о взаимодействии животных со средой и принципах функционирования надорганизменных систем (Addicott et al., 1987; Levin, 1987).

Пространственное распределение рыб обусловлено как набором факторов окружающей среды, так и отношением к ним самих рыб, т. е. их поведением. Известно, что вокруг отпугивающего рыбу стимулятора образуются «пустоты», если он находится в толще стаи, и «ямы», если стимулятор находится вблизи нее, но это не может заставить всю стаю в целом двигаться в заданном направлении (Радаков, 1972). Одним словом, фактор, влияющий на распределение отдельной особи, на распределение всей стаи может и не влиять.

Наличие различных относительно самостоятельных соподчиненных территориальных группировок рыб вызывает необходимость анализировать и моделировать пространственное распределение рыб каждого иерархического уровня отдельно. Основными можно считать следующие уровни анализа распределения рыб: организменный, групповой, популяционный и биоценологический (Поддубный, 1971; Протасов, 1978).

При исследовании на организменном уровне объектом моделирования должна быть отдельная особь. Масштаб исследования при этом наиболее дробный, но ограничивается размерами домашнего участка или расстояниями локальных подвижек. Число моде-

лируемых рыб ограничивается теми, которые попали в зону этого локального участка.

При исследовании на групповом уровне объектом моделирования служит стая, или скопление рыб. Возрастает район моделирования в соответствии с характерными размерами функционирования этой группы, но масштаб исследования более грубый, чем при моделировании перемещения отдельной особи.

Еще более огрублен масштаб моделирования на популяционном и биоценологическом уровнях, хотя район моделирования охватывает весь ареал локального стада в первом случае или рыбной части сообщества во втором.

Таким образом, одной из важнейших особенностей при моделировании распределения является выбор пространственных и временных шагов, а также учет иерархической организации группировок животных. Каждому уровню соответствует присущий только ему масштаб функционирования во времени и пространстве. Поэтому использование в модели более дробной сетки чем характеристические размеры той или иной группировки рыб приводит к необоснованному усложнению модели.

Группировки рыб различного иерархического уровня являются сложными надорганизменными биокibernетическими системами. В пространственной структуре (характере распределения в пространстве) находит отражение приспособительная реакция этой системы на действие внешней среды. Указанные нерархические группировки — динамические системы. Поэтому для их описания и моделирования необходимо использовать как мгновенные, так и усредненные характеристики. Распределение рыб по времени наблюдения можно разделить на «мгновенное», «усредненное переходное» и «усредненное окончательное».

Под мгновенным распределением рыб и их группировок мы понимаем мгновенный «снимок» распределения рыб в водоеме. Усреднение мгновенных распределений за час, сутки и т. д. дает нам усредненное переходное распределение. Рассмотрим суть усредненного окончательного распределения. Стая, или скопление рыб — это саморегулирующая динамическая система, распределение которой в водоеме определяется оптимальностью условий среды. Изменение последней приводит к перераспределению рыб. Как всякая динамическая система такие группировки рыб обладают инерционностью реагирования, которую можно оценить временем установления нового состояния при изменении и последующей стабилизации условий среды (T). Если действие среды постоянно в течение времени $t > T$, то усредненное переходное распределение перейдет в усредненное окончательное. При этом вероятность нахождения рыб в каждой точке с момента T становится статистически устойчива, т. е. не зависит от времени и начала усреднения.

Для примера рассмотрим распределение рыб в гетеротермальных лабораторных условиях (Лапкии и др., 1979). Единичное наблюдение за распределением рыб можно рассматривать как

мгновенное. Суммирование единичных наблюдений за день дает нам усредненное переходное распределение. И только на пятые сутки у исследуемых рыб избираемая за день температура стабилизируется, т. е. усредненное переходное распределение переходит в усредненное окончательное.

Необходимо отметить, что указанная классификация распределений не противоречит, а дополняет известные более ранние классификации (Dago, 1975; Odum, 1975). На наш взгляд, перечисленные классификации распределения рыб являются детализацией распределения на организменном уровне.

Совершенно очевидно, что усредненное окончательное распределение является более простым в описании и моделировании. Для описания и моделирования усредненного переходного распределения необходимо знать еще инерционность распределения моделируемой группы и предисторию системы (т. е. каково было распределение рыб и факторов среды в предыдущее время). Еще более сложно моделирование мгновенного распределения, поскольку оно, кроме вышеперечисленных факторов, определяется еще такими, которые при усреднении нивелируются.

Таким образом, можно сделать следующие выводы: 1) математическое моделирование размещения рыб малоэффективно без построения правильной биологической модели (предмодели); 2) для повышения эффективности метода математического моделирования необходимо либо выделить 2—3 ведущих фактора, определяющих распределение (если это возможно), либо найти интегральную характеристику, которая отражает совокупное воздействие факторов и дает достаточно исчерпывающее представление о среде; 3) прежде чем разрабатывать модели, охватывающие все иерархические уровни организации поведения рыб, должны быть построены отдельно модели распределения скоплений, их сообществ, а также распределения населения всего водоема для разных сезонов года.

Отсюда следует, что современный уровень наших знаний о пространственном распределении животных в водоемах в основном соответствует только первому пункту, а именно построению правильной биологической модели (или математической предмодели), позволяющей нацелить исследование на выявление основных закономерностей и исключить из анализа второстепенные.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ НА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОЛИГОНАХ

Типы полигонов и состояние среды

Основные исследования пространственного распределения и перемещений гидробионтов выполнены группами по 20—30 специалистов разного профиля на одних и тех же участках водоемов на протяжении нескольких лет с синхронным отбором всех проб на строго фиксированных станциях и разрезах. Только такая постановка работ обеспечивала, на наш взгляд, возможность сравнения разнокачественных данных и выявление на основе этого сравнения пространственных связей и взаимоотношений между отличающимися по требованиям к среде популяциями гидробионтов.

Для возможно полного охвата исследованиями основных биотопных полей, биотопов и внутрибиотопных структур, заметно влияющих на жизнедеятельность гидробионтов во внутренних водоемах, экологические полигоны были разбиты на типичных участках открытых плесов равнинного водохранилища, небольших мелководных и глубоководных озер и на речных системах разного географического положения и антропогенной нагрузки.

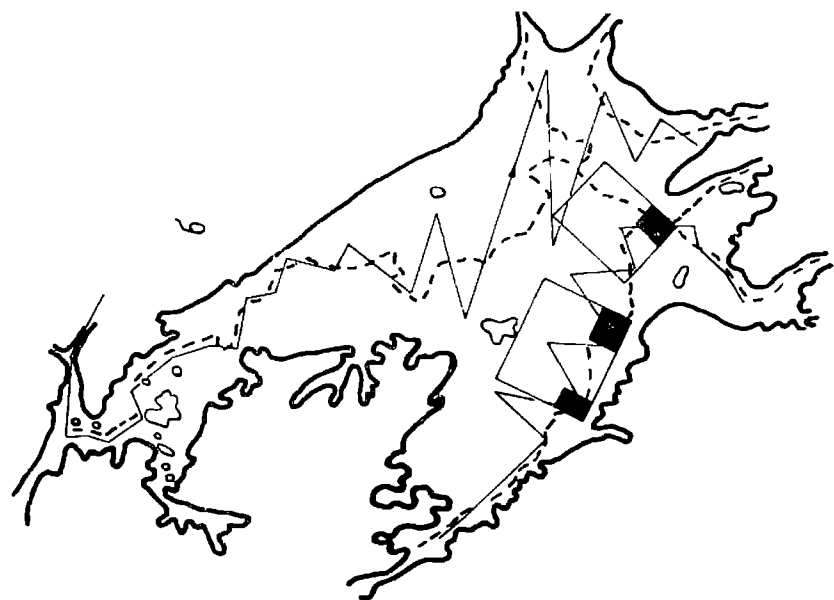
Полигоны в водохранилище равнинного типа

Основные полигоны были расположены в Рыбинском водохранилище в сравнительной близости от Института биологии внутренних вод РАН, что позволило организовать на них более подробные исследования во все сезоны года.

Большая часть бассейна Рыбинского водохранилища, в том числе и сам водоем, расположены в подзоне южной тайги. Интенсивное землепользование в Ярославском Поволжье еще задолго до заполнения водохранилища привело к преобразованию значительных площадей естественных ландшафтов водосбора в ландшафты «ополья» — искусственные лесостепи с преобладанием распаханных угодий.

Рельеф побережья водохранилища плоский, слабо расчлененный. Наиболее возвышенные участки, достигающие абсолютных высот 221 м, находятся на восточном берегу. Почвы побережья преимущественно дерново-подзолистые, реже болотные, основную часть которых составляют средние и легкие суглинки.

В климатическом отношении акватория водохранилища характеризуется умеренно теплым летом, умеренно холодной зимой и достаточным увлажнением. Для этого района типично преоблада-



- 1
- 2
- 3
- 4
- 5
- 6
- 7
- 8
- 9

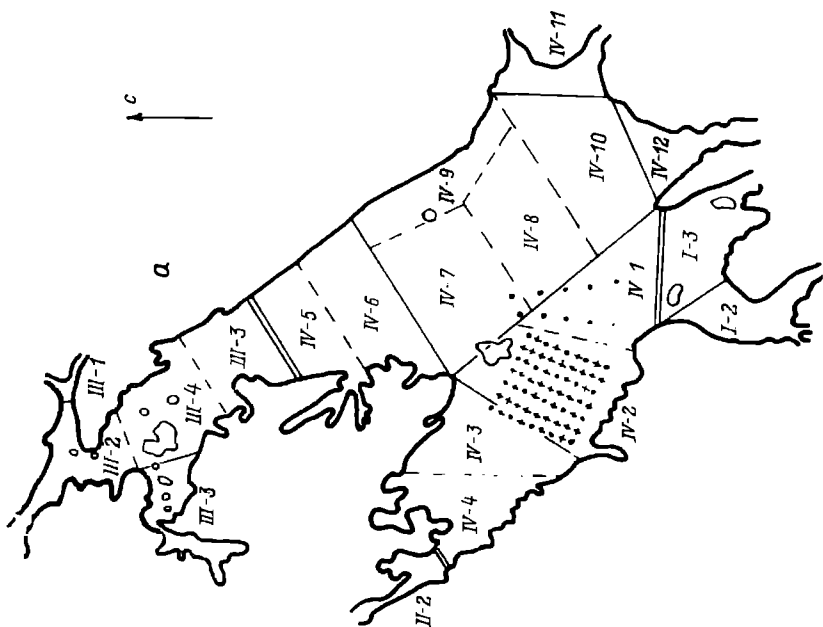


Рис. 7. Схемы характерных участков Рыбинского водохранилища (а) и гидроакустических галсов (б).

Плёсы: I — Волжский; II — Моложский; III — Шекснинский; IV — Главный; I — границы плёсов, 2 — границы больших участков; 3 — границы малых участков; 4 — станции гидрологических и гидрометеорологических наблюдений; 5 — дополнительные станции отбора проб грунта; 6 — галсы эхосъемок; 7 — русла рек, 8 — основной полигон; 9 — микрополигон.

ние широтной циркуляции атмосферы с плавными переходами сезонных показателей температуры воздуха.

Средние скорости ветра над водоемом на 20—30 % выше, чем над побережьем. В его центральной части число дней со штормовым ветром (≥ 8 м/с) в среднем достигает 203 в год.

Конфигурация водохранилища определяется основными формами рельефа Молого-Шекснинской низины. Общая протяженность береговой линии 2150 км. Площадь зеркала при НПУ 4550 км², объем 25,4 км³, уменьшающиеся в результате зимней сработки соответственно на 48 и 67 %. Средняя глубина при НПУ — 5,6 м. Глубины от 0 до 2 м охватывают около 21 %, до 6 м — более половины, свыше 8 м — 27,1 % площади водоема. По распределению глубин и морфологическим особенностям ложа в водохранилище 4 основных плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный (рис. 7а). Первые 3 располагаются по долинам соответствующих рек и представляют собой вытянутые сравнительно узкие участки (Бакулин, 1968; Рыбинское водохранилище..., 1972).

Общее количество рек, длиной более 10 км, впадающих непосредственно в водохранилище, составляет 64. Из них бассейны 3 основных рек — Волги (60 000 км²), Мологи (29 000 км²) и Шексны (19 000 км²) — занимают в сумме 72 % всей площади водосбора, т. е. 150 500 км².

Основной приходной составляющей водного баланса является речной сток, равный 31,3 км³, т. е. 93,8 % суммы приходных составляющих. Сток из водохранилища равен 30,19 км³, или 90,4 % суммы расходных компонентов.

Наибольший поверхностный приток наблюдается в апреле (30 %) и мае (19 % годовой величины). В июне он резко сокращается и на протяжении летних месяцев не превышает 4,2—7,9 % от среднегодового. Незначительное увеличение притока в октябре — ноябре, вызываемое осенними паводками, сменяется дальнейшим сокращением объема поступления в зимние месяцы (Фомичев, Литвинов, 1980). Средний многолетний коэффициент условного водообмена водохранилища равен 1,86, что соответствует периоду водообмена 6,4 мес.

Внутригодовое изменение уровня определяется водностью года и режимом регулирования стока. При большой зимней сработке и сравнительно небольшом объеме весеннего половодья уровень водохранилища к концу наполнения может быть значительно ниже НПУ. В летне-осенний период колебания среднего уровня

редко превышают 5 см/сут, однако, отмечается тенденция к его понижению. В годы, близкие к многоводным, общее понижение уровня за рассматриваемый период составляет 0,24—0,59 м, а в средние и маловодные — до 1,5 м (Буторин, 1969). Наряду с колебаниями, связанными с изменением запасов воды, в водохранилище наблюдаются стогно-нагонные децивелиции уровня, которые в зависимости от скорости и направления ветра достигают 1 м.

Вскрытие водохранилища происходит в ранние сроки между 18—29 апреля, в поздние — 30 апреля — 8 мая. Полное очищение ото льда обычно приходится на первую половину мая. Наиболее теплые воды весеннего половодья заполняют речные участки водохранилища. Главный плес ранней весной занят холодными зимними водами. Во фронтальных зонах при смешении теплых вод половодья и холодных зимних горизонтальные градиенты температуры достигают 1—9 °C на 1 км.

В процессе прогрева водохранилища происходит термическое расслоение его водной массы, которое в условиях сравнительно тихой погоды отчетливо прослеживается по всему водоему. При этом в Главном плесе разность между температурой воды на поверхности и у дна может достигать 10 и даже 15 °C. Наиболее резкое температурное расслоение обычно наблюдается с середины мая до середины июня. В летний период температура верхнего 2-х метрового слоя колеблется от 20 до 23 °C, в придонных горизонтах — от 18 до 22 °C. Во второй половине августа начинается интенсивное охлаждение водохранилища с падением температуры на поверхности в среднем на 0,2 °C/сут. Характер горизонтального и вертикального распределения температуры по акватории перед замерзанием определяется гидрометеорологическими условиями. Средняя многолетняя дата начала ледостава в Главном плесе — 20 ноября, ранняя — 8 ноября, поздняя — 3 декабря (Буторин и др., 1982).

В водохранилище существуют две генетически отличающиеся разновидности вод — речные (Волги, Мологи, Шексны) и собственно водохранилища. Границы между ними представляют собой зоны трансформации речных вод в водную массу водохранилища, которые в зависимости от водности года и режима сработки могут существенно изменяться.

Весной волжская, моложская и шекснинская водные массы заполняют соответственно южную, западную и северную части водоема и характеризуются минимальными электропроводностью и прозрачностью, повышенными цветностью и температурой. Большая часть водохранилища занята водной массой Главного плеса, представляющей собой трансформированные осенне-зимние речные воды и характеризующейся максимальными электропроводностью и прозрачностью, минимальными цветностью и температурой.

Летом в связи с уменьшением объема стока основных рек акватории, занимаемые речными водными массами, сокращаются, кроме шекснинской водной массы, имеющей большую площадь, чем весной. Осенью наблюдается дальнейшее сокращение площа-

дей, занимаемых речными водными массами при отсутствии полного смешения их вод.

К концу половодья электропроводность речных вод постепенно возрастает, достигая максимальных значений в летний период, цветность летом и осенью постепенно понижается, а прозрачность увеличивается. Электропроводность водной массы Главного плеса постепенно снижается, достигая минимальных величин осенью, а цветность несколько увеличивается. Прозрачность, в основном обусловленная ветровой активностью, летом также снижается (Буторин, 1969). Интенсивность трансформации и динамики водных масс в водохранилище во многом определяется общей циркуляцией его вод.

Для речных участков водоема в безледный период преобладающими являются стоковые течения, обусловленные поступлением вод из Угличского и Шекснинского водохранилищ, стоком р. Мологи и сбросом вод через гидротехнические сооружения Рыбинского гидроузла (Литвинов, 1977).

На всей акватории Главного плеса преобладает ветровая циркуляция вод, которая может быть представлена четырьмя типами. Первый тип горизонтальной циркуляции характеризуется двумя антициклоническими круговоротами, расположенными в западной и северо-восточной частях водоема, и обширным циклоническим круговоротом, вытянутым вдоль продольной оси водохранилища и занимающим его центральную и южную части. Второй тип характеризуется антициклоническим круговоротом, занимающим центральную, южную и северную части водоема, а циклонические вихри располагаются в его западном и северо-восточном секторах. Третий и четвертый типы циркуляции характеризуются обширным циклоническим или антициклоническим круговоротом, занимающим практически всю центральную часть водохранилища, и локальными вихрями в северной части водоема (Поддубный, 1988).

Как показывают расчеты и наблюдения, в водохранилище по ходу ветра перемещается верхний 2—3-метровый слой воды. Ниже этого слоя течение обычно направлено или под большим углом к ветру в результате взаимодействия с остаточными течениями, вызванными предыдущими ветрами, или в сторону, противоположную ветру.

Вода водохранилища характеризуется значительным содержанием взвешенных веществ, поступающих со стоком рек и в результате размыва берегов, дна и торфяных сплавин. В летнее время в составе взвеси также содержится много планктонных организмов и образуемого ими детрита. Максимальное количество взвеси наблюдается весной в речных плесах: до 35 мг/л — в Волжском, 10—20 мг/л — в Шекснинском и Моложском. Летом средние величины взвесей здесь составляют 5—7 мг/л. В Главном плесе содержание взвесей колеблется от 2 до 4 мг/л, но при массовом развитии фитопланктона или усилении ветровой активности увеличивается до 6—8 мг/л (Рыбинское водохранилище..., 1972).

Распределение взвесей по глубине в большинстве случаев равномерное.

Большая часть взвешенного вещества, поступающего в водохранилище и образовавшегося в нем, аккумулируется на дне, формируя вторичные донные отложения. Кроме последних в грунтовой комплекс включаются первичные грунты — сохранившиеся после затопления незаиленные почвы — и трансформированные грунты — почвы, изменившиеся в условиях затопления. В речных плесах на русловых участках преобладают пески различной крупности. В нижних участках речных плесов получают развитие песчанистые серые и серые илы аллювиального происхождения. В Главном плесе участки с глубинами от 0 до 4 м заняты песками, от 4 до 6 м — пылеватым песком и серым песчанистым илом, от 6 до 10 м — серым песчанистым илом, глубже 10 м — серым, переходным или торфянистым илом (Зиминова, Законнов, 1982).

Рассмотренные особенности морфометрии и гидрологического режима Рыбинского водохранилища позволили выбрать для комплексных гидрологических и гидробиологических исследований в 1984—1987 гг. полигон общей площадью 320 км² (14 × 23 км), расположенный в западной части Главного плеса водоема (рис. 7 а).

Одним из основных критериев выбора полигона служил рельеф дна, характеризующийся в данном районе водохранилища существенной неоднородностью и предопределивший наличие различных биотопов: затопленных русел рек, впадин, озер, сохранившихся остатков лесов и кустарников, ровных участков бывших пахотных земель, лугов. Глубины до 6 м, как правило, локализовались вдоль западной границы участка и в северной его части. В центральной части полигона отмечалась наибольшая изрезанность рельефа, характеризующаяся чередованием глубин более 8—12 м вдоль русел рек, их стариц, озер и ~5—6 м над бывшими холмами и местами расположения деревень. Работы на полигоне выполнялись по 6 разрезам на 30 станциях. Точки постоянных наблюдений привязывались к буям навигационной обстановки или обставлялись вехами. В отдельные годы общая площадь полигона уменьшалась до 168 км² (14 × 12 км). Продолжительность одной съемки полигона площадью 168 км² составляла 10—14 ч в зависимости от гидрометеорологических условий. В 1987 г. при площади полигона 320 км² съемки выполнялись за тот же интервал времени с 2 судов. Повторные съемки полигона осуществлялись через 2—4 дня.

Галсы ихтиологических разрезов при проведении эхосъемок соответствовали гидрологическим или проходили через каждые 2 км (рис. 7 б). Для более детальных изучений устойчивости и местных перемещений отдельных нагульных скоплений пелагических рыб в пределах большого полигона были выбраны участки (микрополигоны) 2,5 × 2,5 км с различным рельефом дна. Эхосъемки здесь выполнялись параллельными галсами через каждые 250—400 м с повторностью 2—4 ч. Ориентирами при проведении микроэхосъемок служили навигационные буи или вехи.

Во время работ на полигоне регистрировались: горизонтальное и вертикальное распределение температуры, электропроводности воды, течений, прозрачности, цветности, взвешенных веществ, грунтов, концентрации хлорофилла, видового состава, численности и биомассы фито-, зоопланктона и бентоса, специфика пространственного распределения рыб на различных биотопах.

Выполненные многолетние исследования показали, что в изучаемом районе водохранилища в весенне-летний период присутствуют водные массы трех типов: зимняя водная масса водохранилища, весенние речные воды и образовавшиеся при их трансформации и смешении с различной степенью участия водные массы.

В зависимости от объемов стока основных рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, и погодных условий, обуславливающих объемы исходных водных масс, степень их трансформации и гидродинамику в районе полигона, число модификаций водных масс от года к году и их абсолютные характеристики значительно изменяются.

Максимальные горизонтальные градиенты гидрофизических характеристик в зоне раздела между водными массами (фронтальной зоне) наблюдаются непосредственно после пика половодья на р. Мологе, который обычно проходит в первой декаде мая. Градиенты при этом достигают $50 \text{ мкСм/см} \cdot \text{км}$ для электропроводности и $2\text{—}3^\circ\text{C/км}$ для температуры. За последующие 1—1,5 мес при действии гидрогенной и метеогенной трансформаций происходят размыв фронтальной зоны и образование летней водной массы водохранилища.

В условиях интенсивного прогрева при слабых ветрах граница раздела между водными массами наклонна. Движение водных масс при этом происходит в основном вдоль изолиний плотности воды. Наблюдается натекание или подтекание вод различной плотности. Количество модификаций основных водных масс существенно увеличивается (табл. 9).

В периоды действия сильных ветров ($8\text{—}10 \text{ м/с}$) благодаря интенсивному ветровому перемешиванию устанавливается квазигомогенность водной толщи (май 1985, 1987 гг.). Изменение температуры от поверхности до дна на станциях полигона не превышало $0,7^\circ\text{C}$. Горизонтальные изменения температуры в зависимости от условий весны или крайне незначительны ($1,0\text{—}1,5^\circ\text{C}$ (май 1985 г.)), или достигают $2,7\text{—}3,6^\circ\text{C}$ (май 1987 г.) при наличии четко выраженных водных масс — весенней моложской и зимней водохранилища. Вертикальное и горизонтальное распределения электропроводности воды в целом определяются положением и динамикой указанных выше основных и трансформированных водных масс.

При слабом и неустойчивом ветре, не превышающем $2\text{—}4 \text{ м/с}$, с ростом температуры воздуха поверхностные слои начинают интенсивно прогреваться, что способствует формированию термического расслоения водной толщи. Так, средние вертикальные гра-

Таблица 9

Температура и электропроводность водных масс на полигоне
в мае 1984—1987 гг.

Характеристика	Год	Количество водных масс	Водная масса							
			М	М ₁	М ₂	М ₃	З	З ₁	З ₂	З ₃
Средняя температура, °С	1984	6	—	11,7	5,3	6,7	—	5,9	6,3	14,5
	1985	2	8,8	—	—	—	4,7	—	—	—
	1987	3	6,4	—	—	—	3,2	—	—	11,9
Средняя электропроводность, мкСм/см	1984	6	—	115	155	103	—	201	185	164
	1985	2	96	—	—	—	240	—	—	—
	1987	3	130	—	—	—	215	—	—	170

Примечание. М — моложская весенняя водная масса; М₁ — весенние прогретые речные воды; М₂ — речные воды первой части половодья; М₃ — холодные весенние речные воды; З — зимняя водная масса водохранилища; З₁ — зимние трансформированные воды; З₂ — зимние сильно трансформированные воды; З₃ — зимние воды, значительно трансформированные талыми водами восточного побережья Моложского района водоема. Прочерк означает отсутствие данных.

диенты температуры в слое скачка составили в мае 1984 и июне 1987 гг. 1,7—4,3 °С/м, а максимальные достигали ~6 °С/м (табл. 10). Горизонтальное изменение температуры поверхностного слоя в этот период варьировало в пределах 5—7 °С. В дальнейшем при увеличении динамической активности верхних слоев температурные различия по акватории полигона уменьшились до 1,6 °С (июнь 1987 г.), в придонных же слоях они достигали 3—6 °С.

Последующий прогрев водной массы в первой половине июня 1987 г. привел к повышению температуры поверхности воды до 14—16,5 °С и к образованию на глубине 1—3 м второго слоя скачка с градиентами 1,8—2,8 °С/м. Разность между температурой придонных и поверхностных слоев на отдельных станциях достигала 9,2 °С. Сравнительно теплая погода с умеренным ветром во второй декаде июня 1987 г. обусловила постепенное увеличение толщины верхнего квазиоднородного слоя и повышение его температуры, уменьшение градиентов температуры в слое скачка, а также постепенный прогрев придонных горизонтов (табл. 10).

Общий характер распределения оптических характеристик вод в июне 1987 г. определялся положением и динамикой водных масс. Показатель ослабления ϵ на $\lambda = 550$ нм варьировал в эпилимнионе от 2,8 до 3,5 м⁻¹, гипolimнионе — от 3,5 до 8,0 м⁻¹. Повышение ϵ до 6—8 м⁻¹ в придонных слоях юго-западной части полигона вызвано поступлением в этот район весенних моложских вод с повышенным содержанием взвешенных веществ. В северной и северо-восточной частях полигона, где находились зимние воды водохранилища, величины ϵ не превышали 4 м⁻¹.

В центральной части полигона на ряде станций наблюдалось увеличение прозрачности воды в зоне термоклина. Появление этого

Таблица 10

Средние характеристики параметров вертикальной термической структуры водной толщи на полигоне в мае 1984 г. и июне 1987 г.

Дата	HT_s , м	T_s , °C	$HT_n - HT_s$, м	$ \overline{\Delta T / \Delta z} $, °C/м	$ \Delta T / \Delta z_{\max} $, °C/м	D_{\max} , м	HT_n , м	T_n , °C
1984 г.								
19 V	2,0	13,7	2,0	2,4	3,6	2,5	4,0	6,5
21 V	2,5	14,7	2,2	3,0	4,0	3,4	4,7	7,5
24 V	3,0	15,5	1,6	4,3	6,2	4,0	4,6	6,8
1987 г.								
4 VI	5,0	11,6	1,4	2,4	2,5	5,6	6,4	8,0
5 VI	5,0	11,5	1,5	2,3	2,3	5,7	6,5	7,6
6 VI	2,7	14,4	2,6	2,3	2,8	4,6	5,3	8,5
9 VI	4,6	14,3	1,6	3,9	4,1	5,7	6,2	8,0
12 VI	5,7	13,1	1,3	2,2	2,4	6,5	7,0	9,3
13 VI	6,4	14,3	1,1	3,3	3,4	6,8	7,5	9,8
14 VI	6,4	14,3	1,6	1,7	1,8	7,1	8,0	10,5
15 VI	5,1	14,8	1,3	3,4	3,5	5,6	6,4	9,8
16 VI	5,0	15,6	1,0	2,8	2,8	5,8	6,0	12,2
17 VI	6,3	14,9	1,4	2,5	2,6	7,2	7,7	11,0
18 VI	4,4	15,2	2,0	1,9	2,6	5,7	6,4	10,8

Примечание. HT_s — толщина верхнего квазиоднородного слоя; T_s — температура верхнего квазиоднородного слоя; $HT_n - HT_s$ — толщина термоклина; $|\overline{\Delta T / \Delta z}|$ — средний градиент температуры в термоклине; $|\Delta T / \Delta z_{\max}|$ — максимальный градиент температуры в термоклине; D_{\max} — глубина максимального градиента температуры; HT_n — глубина нижней границы термоклина; T_n — температура нижнего квазиоднородного слоя.

слоя связывалось с тем, что распространению сестона, представленного в основном фитопланктоном, в придонные слои препятствовал термоклин. В то же время в придонных слоях сохранилось повышенное содержание взвешенных веществ, поступивших в водную массу при интенсивном ветровом перемешивании в предшествующие периоды.

Термическое расслоение вод в весенний период способствовало развитию в пределах полигона двухслойной циркуляции и постепенному натеканию менее минерализованных и более теплых вод половодья на более минерализованные зимние. Это привело к еще большей дифференциации вод по плотности и как следствие — к усилению бароклинности и сложному взаимодействию стоковых, ветровых и плотностных течений. Так, 19—24 мая 1984 г. при преобладании в период съемок южных ветров поверхностный слой (0—2 м) перемещался по ветру, обуславливая адвекцию тепла в северную часть полигона. Под термоклином в средних и придонных слоях (> 4 м) прослеживался циклонический перенос вод, который способствовал затоку более холодных и минерализованных вод зимней водной массы к южной границе участка (рис. 8а, б). В середине июня 1987 г. под воздействием юго-восточных ветров в южной части полигона был четко выражен экмановский апвел-

линг. Поверхностные слои до глубины 3 м перемещались в направлении действия ветра или с отклонением от него к западу на 20—90°. В районе купола холодной воды сформировалась локальная циклоническая циркуляция. В придонных горизонтах (> 6 м) прослеживались две циркуляционные зоны — циклоническая в западной и антициклоническая — в восточной и южной частях полигона. Горизонтальная адвекция тепла в слое 0—3 м происходила преимущественно в западном направлении, тогда как в придонных слоях (западная периферия антициклона и восточная периферия циклона) — в северном направлении (рис. 9 а, б).

В периоды гомотермии, характерные для мая—июня 1984—1985 гг., преобладали ветровые течения также с явно выраженной двухслойной структурой: поверхностный слой до глубины 2 м перемещался по ветру, а слой, глубже 4 м, — преимущественно против ветра (рис. 10). Осредненный горизонтальный перенос вод при различных полях ветра, соответствующих выделенным ранее типам (см. главу I), был близок к рассмотренному выше модельному.

Сложные проявления гидротермодинамических процессов в различные сезоны года, неразрывно связанные с гидрометеорологическим режимом и особенностями рельефа дна, определили распределение донных отложений.

До затопления Рыбинского водохранилища вся долина р. Мологи (участок IV-2) (рис. 7а) состояла преимущественно из дерново-подзолистых (средне- и легкосуглинистых) и болотных почв различных модификаций.

В ходе первой грунтовой съемки 1955 г. (Курдин, 1959) было показано, что значительную часть участка занимали различные почвенные разности, грубо разделяемые на суглинки, супеси, торф, пески и глины. Бывшее русло р. Мологи, ее старицы и притоки заполнялись серым илом и переходным илом торфогенного происхождения. В юго-западной части на мелководьях происходило накопление песков различной крупности. Торфянистый ил занимал пространство южнее Центрального Мыса, ниже зоны размывающего действия волн > 6 м.

Спустя 10 лет (1965 г.) определялось распределение основных типов донных отложений и рассчитывались величины накопления (Буторин и др., 1975). Размытые почвы и песчаные отложения распространялись до глубин 6 м, а местами проникали и до 10 м. Между изобатами 6—10 м встречались довольно значительные площади серого ила мощностью до 18 см. Глубже 10 м и вся русловая ложбина рек Мологи и Яны, их бывшие затоны и старицы заполнялись серым и переходным илом до 90 см толщиной. Среднегодовое накопление на участке составило 0,31 см и было выше, чем в среднем по водохранилищу (0,25 см/год).

В 1978 г. на тридцать восьмом году существования водохранилища преобладали два типа донных отложений: собственно пески (чистые, пылеватые и илистые) и серые илы. Первые занимали пространство до 10 м глубины, вторые — до максимальных отметок дна (25 м).

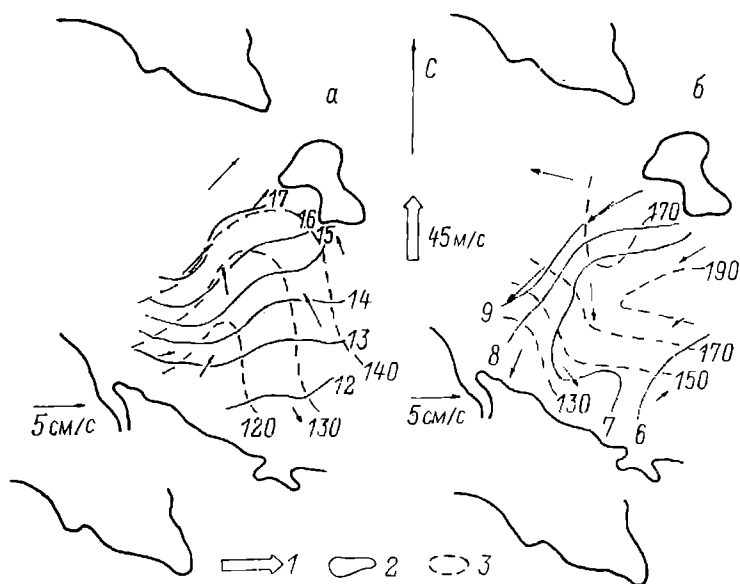


Рис. 8. Распределение векторов течений температуры и электропроводности воды на полигоне 19—24 V 84 г. в слое 0—2 м (а) и глубже 4 м. (б).

1 — направление ветра; 2 — температура, °C; 3 — электропроводность, мксм/см.

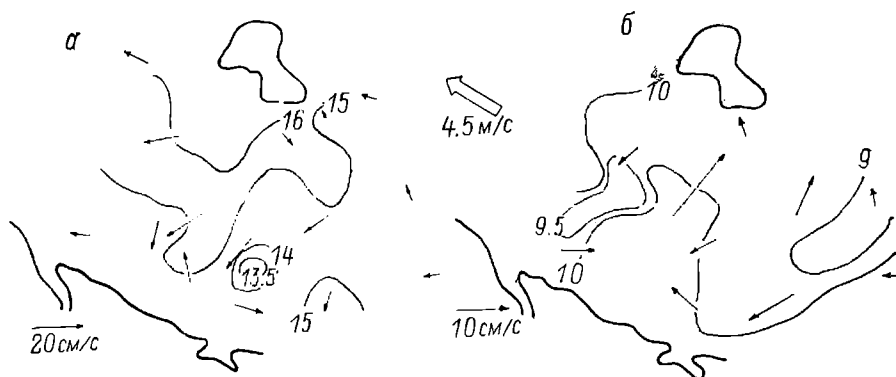


Рис. 9. Распределение векторов течений и электропроводности воды на полигоне 15 VI 87 в слое 2—3 м (а) и на горизонте 8 м (б).

Условные обозн. см. на рис. 8.

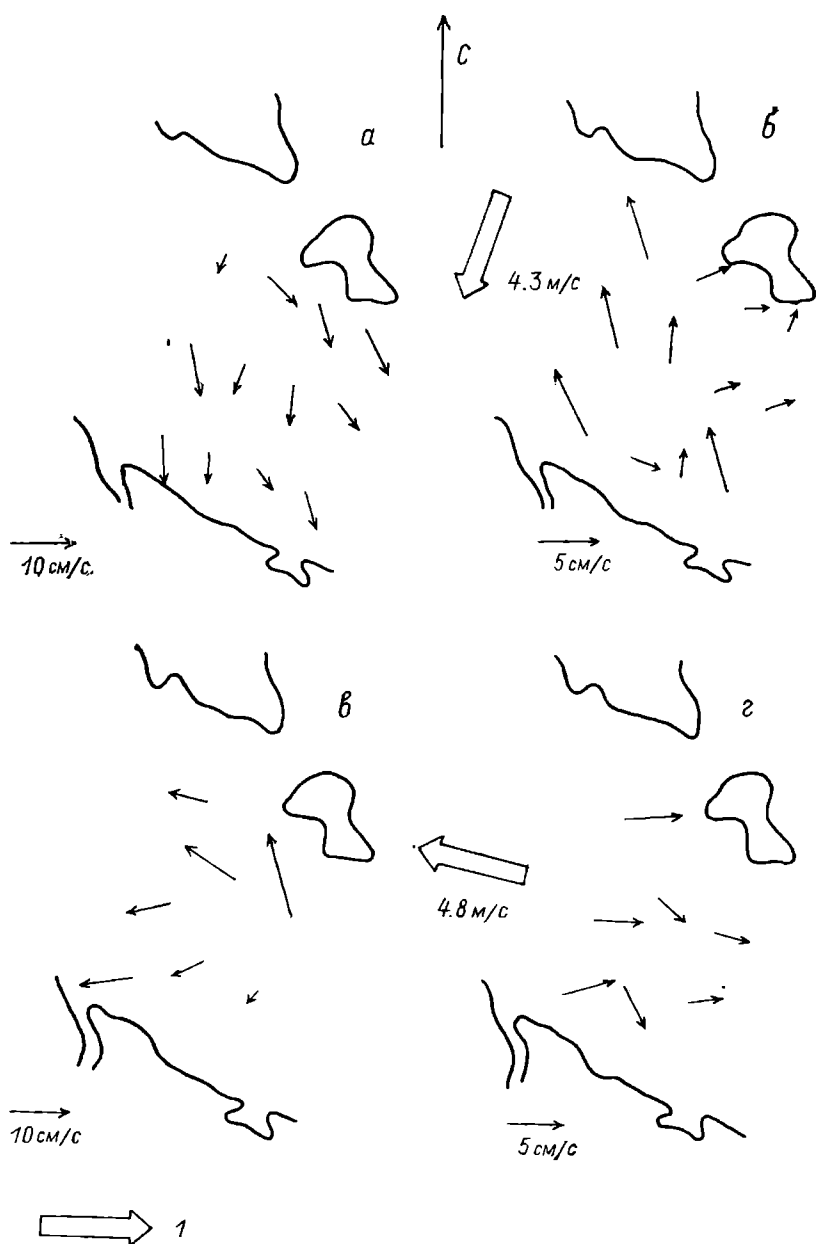


Рис. 10. Распределение векторов течений на полигоне 19 V184 в слое 0–2 м (*a*), глубже 4 м (*б*) и 16 V185 в слое 0–2 м (*в*), глубже 4 м (*г*).

I — направление ветра.

Работа на полигоне в 1985 г. подтвердила отсутствие стабилизации в распределении донных отложений и выявила

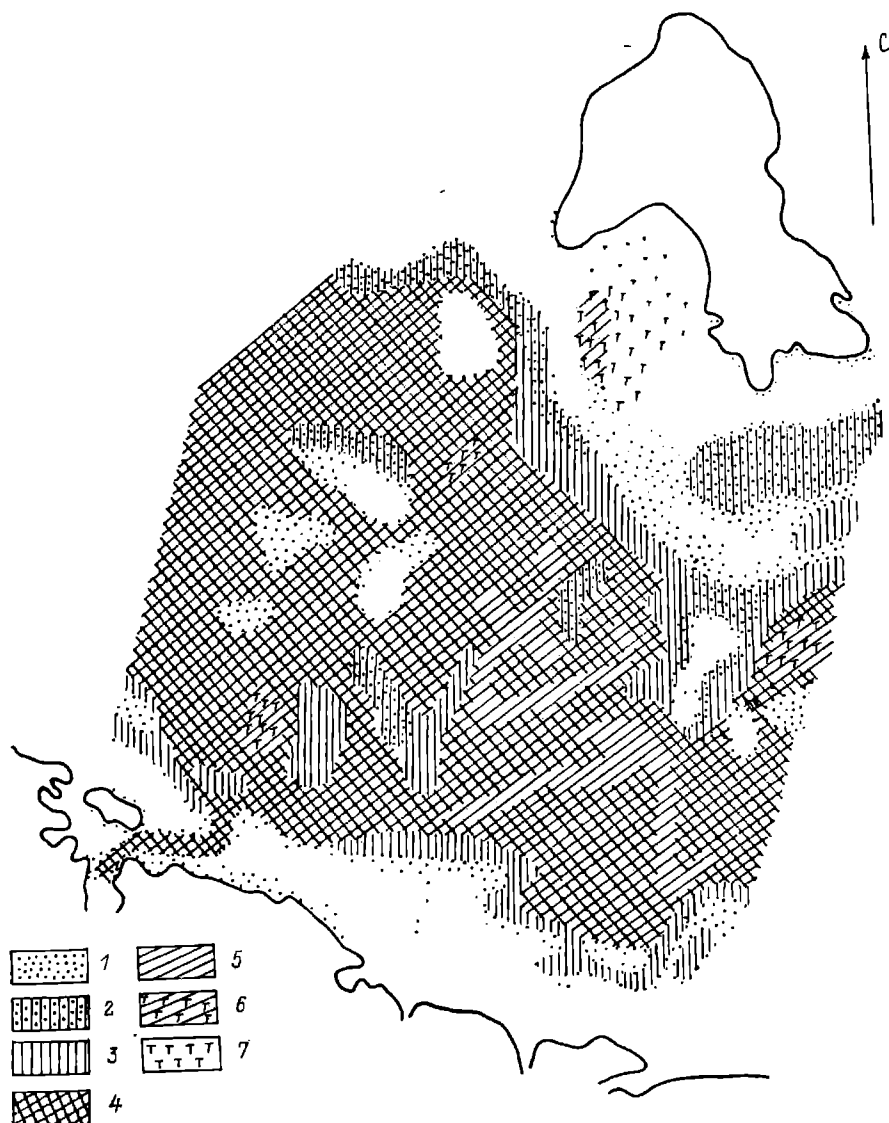


Рис. 11. Распределение донных отложений на полигоне в 1985 г.

1 — песок, плпстый песок; 2 — супесчаные почвы; 3 — суглинистые почвы; 4 — песчаный серый и серый ил; 5 — переходный ил; 6 — торфянистый ил; 7 — торф.

однонаправленные тенденции в изменении темпов накопления отдельных типов донных отложений по интервалам глубин (рис. 11). Так, за 7 лет между съемками граница распространения песча-

нистых грунтов и размытых почв сохранилась. Мощности пылеватого песка на отметках дна от 4 до 6 м от НПУ остались в тех же пределах. В среднем оказались стабильны и мощности отложений между 6 и 10 м. Однако произошло перераспределение и увеличения площади илистых песков и уменьшение районов распространения песчанистых и серых илов почти в 2 раза. Более разнообразными стали грунты, залегающие глубже 10 м изобаты. Здесь отмечено проникновение и песчанистых частичек размером 0,1—0,01 мм (их количество в илистых пробах может достигать 30 %). В этих интервалах глубин обнаружен и торфянистый ил, но площади его невелики, хотя мощности достигают 70 см. Вся русловая ложбина занята серым илом, а местами и переходным, который более характерен ложбинам бывших стариц. Общая их мощность увеличилась более чем на 10 см. В итоге по всему участку за все время существования водохранилища произошло увеличение высоты слоя отложений и их объемов, но темпы осадконакопления в многолетнем аспекте остались неизменны (0,27—0,32 см/год).

Вторая основная группа экологических полигонов равнинных водохранилищ была выбрана на Куйбышевском водохранилище в месте слияния вод Волги и Камы с целью оценки влияния на формирование биотопов и распределение гидробионтов разнокачественных потоков воды.

Волго-Камский плес — один из наиболее крупных районов Куйбышевского водохранилища. Он занимает междуречье рек Волги и Камы. Наибольшая ширина плеса достигает 40 км. Для сравнения ширина нижележащего Тетюшского плеса варьирует от 3,5 до 18 км, на вышележащих Волжском и Камском плесах — не превышает 5 км. Волго-Камский плес характеризуется мелководностью, средняя глубина при НПУ — 5,5 м. Площадь мелководий (до глубин 4 м) достигает 40 % от всей акватории плеса. На затопленных руслах глубина до 25 м. В нижней части плеса четко выделяются русла рек Волги и Камы. На склоновых участках этих русел перепады глубин достигают 8—12 м на расстояние 50—100 м. Значительная часть мелководий пологого равнинного характера, перепады глубин здесь относительно небольшие, в редких случаях превышающие 3—4 м на расстояние 50 м. Четко выделяются узкие русла затопленных малых притоков, проток. При сработке водохранилища во второй половине лета за счет мелководности большая часть Волго-Камского плеса для судов непроходима. В продольном плане на руслах рельеф дна относительно пологий, изменения глубин идут постепенно, варьируя от 12—15 до 20—25 м. Следует добавить, что при усилении ветра до 4—5 баллов поверхностное волнение пронизывает почти всю толщу мелководий.

Все это нашло отражение и в специфике видового разнообразия гидробионтов и их экологии и определило большую значимость этого плеса для воспроизводства и нагула многих видов рыб, в том числе рыб промыслового значения. Волго-Камский плес по сути дела является нижней границей массового обитания в Куйбышевском водохранилище единственного представителя осетровых

рыб — стерляди, которая до зарегулирования Волги имела столь высокую численность, что вносила существенный вклад в рыбный промысел на Волге и Каме.

Экологические полигоны на озерных системах

Комплексные исследования на озерах выполнялись с целью получения объективных данных о локальных перемещениях гидробионтов, прежде всего рыб, на типичных участках открытых плесов в период летнего максимума биомасс и интенсивного роста особей. На оз. Севан (Армения) исследованиями была охвачена практически вся акватория этого глубоководного водоема за пределами литорали; на мелководном оз. Балатон (Венгрия) — его северо-восточная часть, где, по данным промысловых обловов, обитает основная масса растительноядных рыб, знание распределения которых крайне важно для рациональной эксплуатации их запасов. Кроме того, эти работы восполняли существенный пробел в изучении поведения белого толстолобика — ценного объекта разведения.

Экологические полигоны на незарегулированных реках

Полигонными работами на незарегулированных или частично зарегулированных речных системах преследовалась задача получения сравнительной информации о распределении и поведении рыб в малоизмененных человеком природных условиях — реки Парана (Аргентина) и Ванта (Финляндия), — где нами проводятся совместные советско-финские работы по восстановлению ранее утраченных из-за антропогенного воздействия популяций ценных лососевых рыб.

Работы в Аргентине выполнялись в связи с проектированием советскими специалистами на Средней Паране гидроузла Сиерре-Сур и необходимостью получения отсутствовавшей ранее для региона экологической информации, необходимой для обоснования в проекте системы природоохранных мероприятий. В научном отношении несомненный интерес представляло получение сравнительных данных о состоянии ихтиофауны крупной незарегулированной реки и сопоставление их с результатами многолетних исследований рыбного населения каскадов водохранилищ Европы и Азии с целью выявления общих закономерностей динамики ихтиоценозов и механизмов пространственного освоения ими имеющихся или вновь образуемых в результате деятельности человека биотопных структур.

Средняя Парана, протяженностью более 600 км, представляет собой чередование глубоководных участков спрямленного русла канального типа и систем пойменных разливов с вкрапленными в них многочисленными озерами и старицами, соединяющимися с руслом протоками или полностью изолирующимися при падении уровня реки. Мелководья почти полностью покрываются погруженной и плавающей растительностью и имеют очень высокий биопро-

дукционный потенциал. Уровенный режим непостоянен и резко колеблется в течение года (Bonetto, 1975). Вода красно-желтого цвета, прозрачность близка к нулю и только в отдельных лагунах поймы, своего рода отстойниках, достигает 2—4 м.

На основе рекогносцировочных эхолотных обследований участка Средней Параны у г. Санта-Фе были выделены 4 основных и несколько вспомогательных полигонов для контрольных наблюдений. Их выбирали таким образом, чтобы получить возможность регистрировать перемещения рыбы по всем основным артериям данной водной системы.

На каждом полигоне 2 раза в месяц выполнялись по 8 эхолотных разрезов: 3 продольных, длиной 500 м, и 5 поперечных от берега до берега. Разрезы повторялись 3—4 раза в сутки (ночью, утром, днем и вечером). Всего было выполнено 2100 разрезов. В процессе дешифровки эхограмм определялись площади зон и объемов воды, просмотренных эхолотом на каждом разрезе.

Количество эхоотметок от рыб просчитывалось отдельно для пелагиали и придонных слоев воды на 5 экологических участках каждого разреза: прибрежного мелководья, склонов русла, подводного плато с относительно ровным дном, местных углублений, подводных возвышенностей.

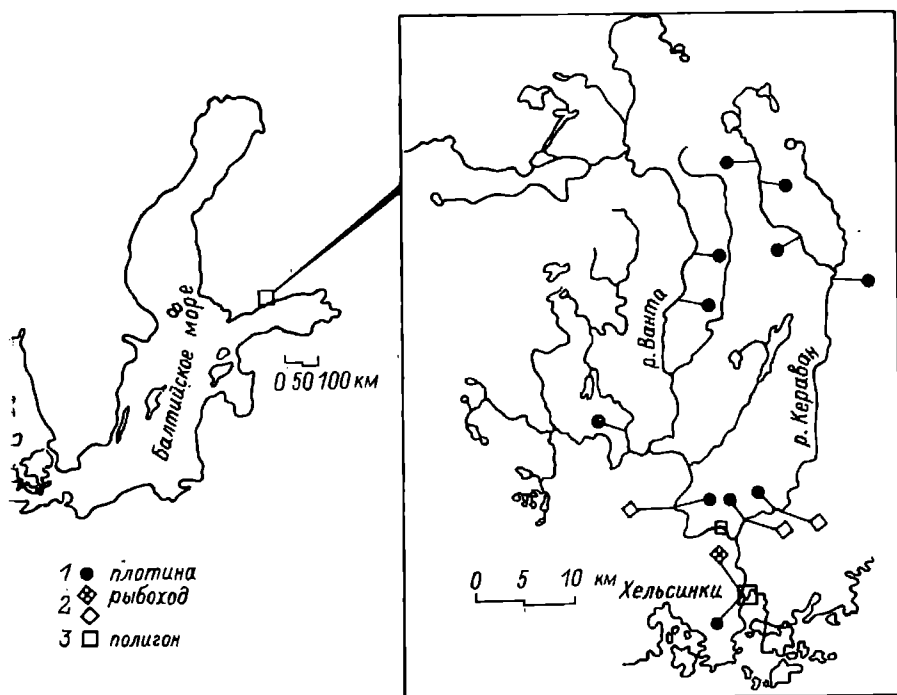


Рис. 12. Районы работ и местоположение полигонов на р. Ванта.

На водохранилище Сальто-Гранде (р. Уругвай) была осуществлена разовая эхометрическая съемка численности рыб и биотелеметрическое прослеживание меченых рыб в приплотинном участке верхнего бьефа ГЭС с подробным учетом абиотической ситуации на этом полигоне.

Экологическими полигонами на р. Ванта были выбраны эстуарная часть Финского залива, представляющая собой систему мелководных протоков внутри архипелага островов и среднее течение реки с репродуктивными биотопами лососевых рыб (рис. 12).

Пространственное распределение фитопланктона

Распределение фитопланктона оценивалось по содержанию хлорофилла, периодически делали анализ видового состава и обилия планктонных водорослей.

Хлорофилл как уникальное оптически активное вещество растительной клетки широко применяется для характеристики степени развития и функционирования фитопланктона. Инструментальный метод определения дает возможность получать большие массивы достаточно точных данных и использовать хлорофилл для оценки пространственного распределения фитопланктона. Первые исследования в этом направлении на Рыбинском водохранилище были начаты в августе 1986 г. и продолжены в 1987 г.

Пробы фитопланктона отбирали батометром тотально из верхнего 2-метрового слоя воды, составляющего основную часть эвфотной зоны водохранилища и наиболее подверженного ветровому воздействию. Хлорофилл и его феопроизводные анализировали в ацетоновом экстракте из осаденного на мембранный фильтр (диаметр пор 2—5 мкм) фитопланктона стандартным спектрофотометрическим методом (Logezzen, Jeffrey, 1980; Пырина, Сигарева, 1986). Кроме того, проводили регистрацию хлорофилла в водоеме путем зондирования флуориметром ПФЛ-2 (Франк и др., 1979). Состав фитопланктона определяли традиционными методами (Кузьмин, 1975).

Съемки, выполненные в летний период 1986 г., позволяют охарактеризовать макромасштабное распределение фитопланктона по всей акватории открытой части водохранилища. Наблюдения проводились в период летнего максимума фитопланктона, когда в его составе преобладали синезеленые. Эти водоросли составляли основную долю биомассы на большинстве станций и только в северной части Главного плеса, а также в верховье Моложского доминировали диатомовые (Корнева, 1990).

Во время первой и в начале второй съемки отмечалась солнечная маловетренная погода при выраженной стратификации водной толщи с температурой в поверхностном 2-метровом слое 20—22 °С. Третья съемка была выполнена в штормовых условиях при температуре воды по всей глубине 16—18 °С.

В условиях солнечной штилевой погоды первой съемки на поверхности отмечались значительные скопления синезеленых водорослей. Наиболее выражены они были в Волжском плесе и сопридельной части Главного (ст. I-1, I-4, II-2), где биомасса фитопланктона верхнего 2-метрового слоя составляла до 36 мг/л при 90—95 %-ном содержании синезеленых (Корнева, 1990). Концентрация суммарного хлорофилла достигала здесь максимальных значений — до 100 мкг/л и изменялась в 4—5 раз на расстоянии 10 км. Свыше 90 % от суммы зеленых пигментов приходилось на долю основного из них — хлорофилла «а», практически не содержащего феопродукты (рис. 13). Такой состав зеленых пигментов типичен для фитопланктона с преобладанием синезеленых. Эти водоросли содержат только хлорофилл «а», а в период массовой вегетации сосредоточены в верхнем освещенном и наименее плотном слое воды. В таких условиях ограничено накопление феопродуктов и сохраняется высокая доля чистого хлорофилла (Пырина, Сигарева, 1986). На остальных участках концентрация суммарного хлорофилла составила 10—20 мкг/л. Минимальные величины при пониженной доле общего и чистого хлорофилла «а» наблюдались в речной части Моложского плеса (ст. II-6—II-10) и у границы Главного с Шекснинским (ст. I-9, I-10).

Подобный состав пигментов соответствует облику фитопланктона этих проточных участков, представленного диатомовыми водорослями в сопровождении зеленых (Корнева, 1990). Те и другие содержат дополнительные хлорофиллы «с» и «b» соответственно, а усиленное перемешивание водной массы препятствует оседанию частиц с феопродуктами, за счет которых снижается доля чистой формы хлорофилла «а» в его общем фонде.

Аналогичная ситуация наблюдалась в начале следующей съемки. Концентрации суммарного хлорофилла на станциях Волжского и примыкающей части Главного плеса оставались высокими — до 60 мкг/л, но изменилось их распределение по акватории. Под действием преобладающего в тот период юго-восточного ветра ядро скопления водорослей с максимальным содержанием пигментов сместилось в Главный плес (ст. I-4). В суммарном количестве зеленых пигментов на этих станциях по-прежнему была высокой доля хлорофилла «а» при значительном преобладании его чистой формы. В центральной части водохранилища (ст. I-6—I-8), где пробы отбирали при усиленном ветре, отмечено уменьшение относительного содержания чистого хлорофилла «а» (до 60 % от его суммы с феопродуктами) по сравнению с предшествующим периодом. На разрезе по Моложскому плесу концентрация и соотношение хлорофиллов сохранились, данные обеих съемок дали сходные результаты (см. рис. 13).

Последняя съемка, проведенная в условиях ветреной погоды, показала снижение уровня и размаха колебаний содержания хлорофилла (рис. 13). В большинстве случаев оно варьировало в пределах 10—20 мкг/л, лишь на ст. I-4 в южной части Главного плеса по-прежнему составляло около 60 мкг/л почти полностью за счет

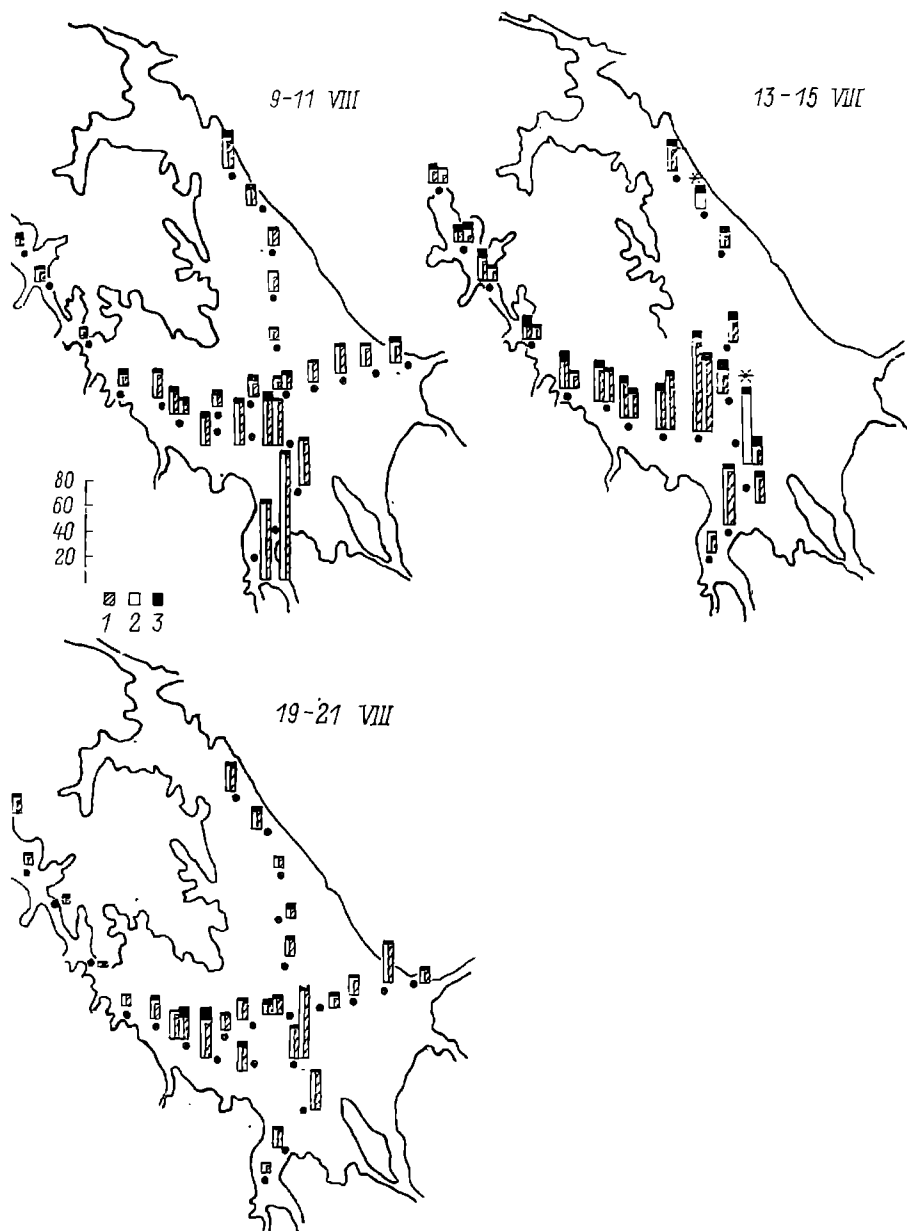


Рис. 13. Распределение хлорофилла (мкг/л) по акватории водохранилища летом 1986 г.

1 — хлорофилл «a» чистый, 2 — хлорофилл «a» общий, 3 — сумма хлорофиллов «b» и «c»; звездочкой (*) отмечено отсутствие данных по чистому хлорофиллу.

Станции по Волго-шексинскому разрезу (I) обозначены в тексте как I-1 — I-10, начиная от участка Волжского плёса у с. Копринно по Моложскому разрезу (II) — II-1 — II-10, начиная от района бывш. г. Молога, по Центральному разрезу (III) — III-1 — III-8, начиная от восточного берега.

чистого хлорофилла «а». Относительное содержание как общего, так и чистого хлорофилла «а» на всей акватории оставалось прежним, т. е. существенных изменений состояния планктонного сообщества при этом не происходило.

Значительные горизонтальные различия концентраций хлорофилла, отмеченные в ясные маловетреные дни при массовом всплывании синезеленых, связаны с экологическими особенностями этих водорослей. Интенсивное нарастание обилия синезеленых в поверхностном слое обычно приурочено к периоду наибольшего прогрева и стратификации водной толщи, когда ограничено действие факторов перемешивания, сглаживающих пространственное распределение планктона. Сами водоросли, обладая высокой плавучестью, легко переносятся слабыми потоками воды, образуя разнообразные по плотности скопления. Такие скопления обычно заметны визуально в виде пятен «цветения», а в период наблюдений зарегистрированы инструментально.

Ветровое воздействие существенно влияет на вертикальное распределение фитопланктона, что особенно наглядно прослеживалось при массовой вегетации синезеленых. В начале наблюдений повышенные концентрации хлорофилла отмечались в верхнем 6-метровом слое (табл. 11). Позднее, в результате интенсивного перемешивания водной толщи, концентрации пигментов в верхнем слое значительно понизились, и их распределение по глубине выравнивалось. При этом средние для всего столба воды значения концентраций изменились сравнительно мало.

Таблица 11

Распределение хлорофилла по глубине в период наблюдений 1986 г.

Время наблюдения	Станция	Глубина, м	Хлорофилл «а», мкг/л			
			0—2 м	2—6 м	6 м—дно	0 м—дно
4 VIII, ясно, штиль	I-1	12	29,1±0,8	30,6±0,0	16,5±0,2	23,3±2,0
	I-3	13	30,9±0,1	30,3±0,9	22,1±1,2	26,0±1,4
	I-5	8	16,9±0,3	15,2±0,4	9,0±0,2	14,1±1,1
	I-7	8	14,3±0,0	14,4±0,3	5,4±0,5	12,1±1,4
	II-4	8	12,1±1,2	10,5±0,0	4,6±0,1	9,4±1,0
13 августа, ясно, штиль	I-2	9	45,0±0,5	40,8±1,1	26,2±0,5	36,9±2,6
	II-2	10	55,5±3,5	15,8±0,9	8,8±0,5	20,9±5,6
18 августа, пасмурно, ветрено	I-1	12	14,5±0,6	14,4±0,4	17,7±0,1	16,1±0,5
	I-3	10	15,6±0,7	16,4±0,2	15,9±0,0	16,0±0,2
	I-5	7	11,1±0,4	12,2±0,6	—	11,8±0,5
	I-7	8	10,0±0,0	10,3±0,4	10,4±0,3	10,2±0,2
	II-4	7	15,2±0,6	14,4±0,4	—	14,7±0,4

Примечание. Здесь и в табл. 12 приведена общая погрешность измерения и осреднения, найденная по методу оценки косвенных погрешностей (Зайдель, 1974). Прочерк означает отсутствие данных.

Наблюдения, выполненные в 1987 г. (см. рис. 7) на полигоне, дают возможность анализировать мезомасштабное распределение фитопланктона.

Весной максимальные концентрации пигментов, характерные для периода интенсивной вегетации фитопланктона, зарегистрированы 27—28 мая. Суммарное содержание хлорофиллов «а», «b», «с» составляло 20—30 мкг/л. На общем фоне резко выделялись 2 пятна с более высокими значениями, расположенные в районе выклинивания зимних вод у Центрального мыса (58 мкг/л на ст. 16), а также вблизи Волжского плёса (ст. 30—42 мкг/л). Только в северо-западном углу полигона содержание суммарного хлорофилла не превышало 10 мкг/л (рис. 14). При этом в распределении пигментов по акватории полигона не обнаруживалось четкой связи с температурой воды — одним из факторов, регулирующих численность весеннего фитопланктона (Reynolds, 1984). Состав зеленых пигментов был достаточно однородным как по содержанию общего хлорофилла «а» (76—90 % от суммарного количества зеленых пигментов), так и его чистой формы (78—92 % от суммы с феопигментами, для ст. 26—68 %). Это обуславливало сходную картину пространственного распределения всех форм хлорофилла.

В этот период в составе фитопланктона доминировали типичные представители весенних диатомовых — *Aulacosira islandica* (O. Müll.) Sim., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *S. binderanus* (Kütz.) Krieg. При этом в восточной части полигона развивался монодоминантный альгоценоз с преобладанием *S. hantzschii*, в западной (ст. 1, 5, 6) роль монодоминанта принадлежала *Aulacosira islandica*. На всех остальных станциях (центральная часть полигона) наблюдалось полидоминантное сообщество, в состав которого входили представители этих родов.

Наибольший вклад в общую биомассу фитопланктона вносили диатомовые. Их биомасса колебалась в широких пределах, особенно для диаметрально противоположных точек полигона: от 0,43 (ст. 26) до 5,28 г/м³ (ст. 1). Численность диатомей изменялась в более узких пределах, ее максимальное значение (ст. 1) лишь в 2 раза превышало минимальное (ст. 26). Это связано с размерными характеристиками видов, доминирующих в разных частях полигона.

Средняя биомасса диатомовых составляла 2,84 г/м³, или 95 % от общей биомассы, равной 2,98 г/м³ и варьировавшей в пределах 0,48—5,34 г/м³. Синезеленые в этот период практически отсутствовали.

Через 3 дня, в течение которых температура поверхностного слоя воды повысилась до 8—14 °С, уровень концентраций хлорофилла снизился, а его горизонтальная неоднородность несколько сгладилась. Наибольшие величины (26—29 мкг/л суммарного хлорофилла) по-прежнему наблюдались в районах Центрального мыса и Волжского плёса (ст. 16 и 30), но содержание пигмента на основной акватории полигона снизилось до 20 мкг/л, а в за-

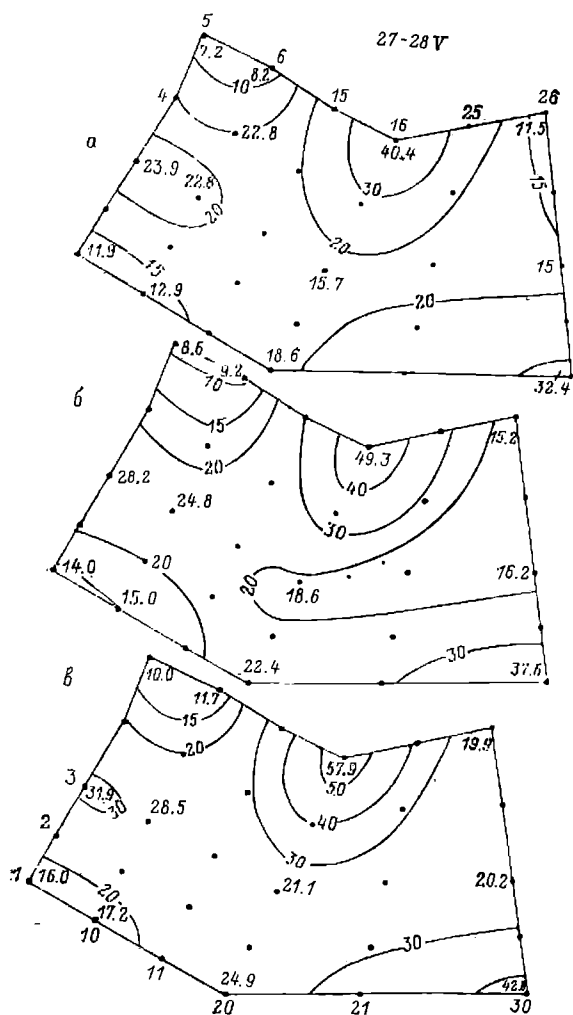
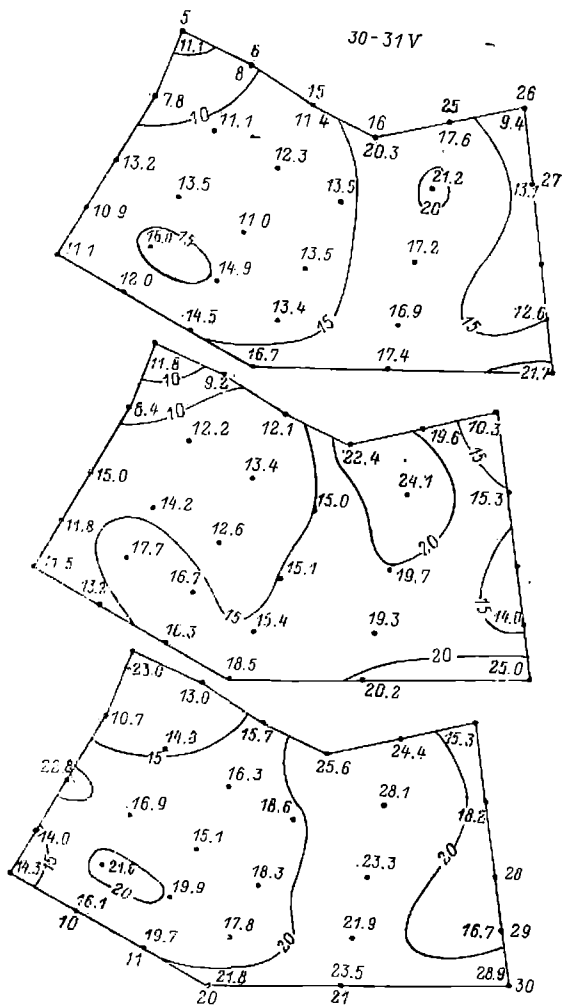


Рис. 14. Распределение концентраций хлорофилла (мкг/л)

а — хлорофилл «а» чистый, б — хлорофилл «а» общий

Точки — станции наблюдения, по контуру полигона

A



по акватории полигона весной 1987 г. (А — Г).

θ — суммарный хлорофилл.

обозначены номера крайних из них.

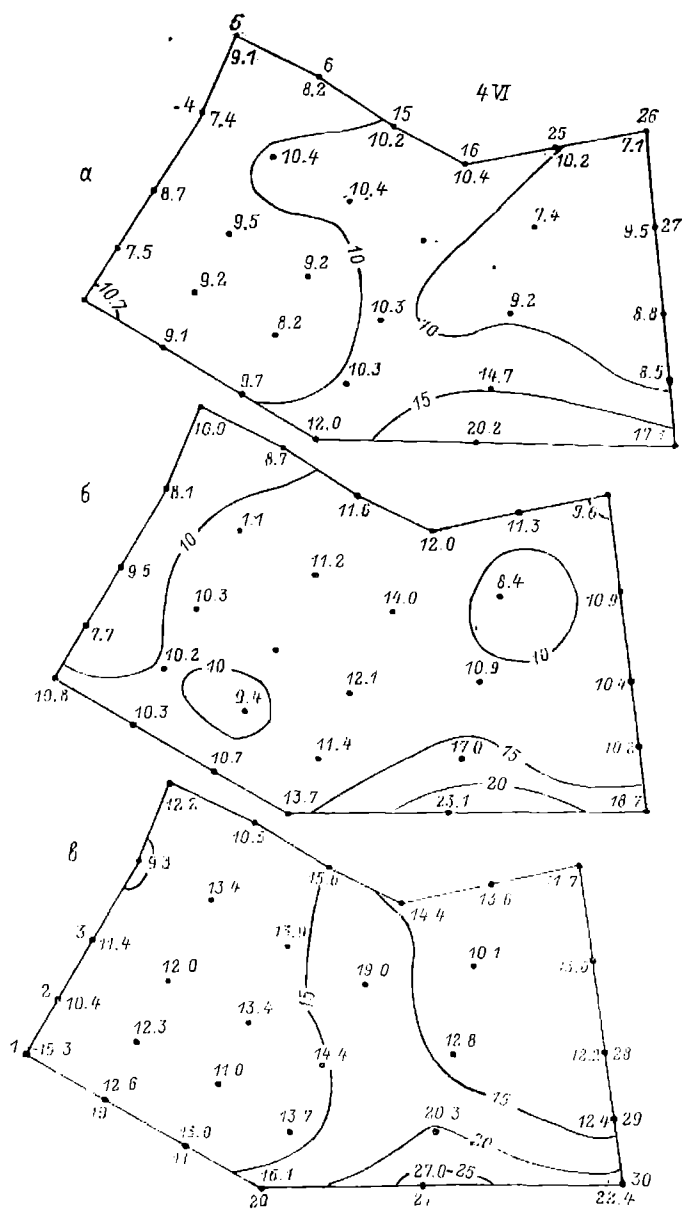
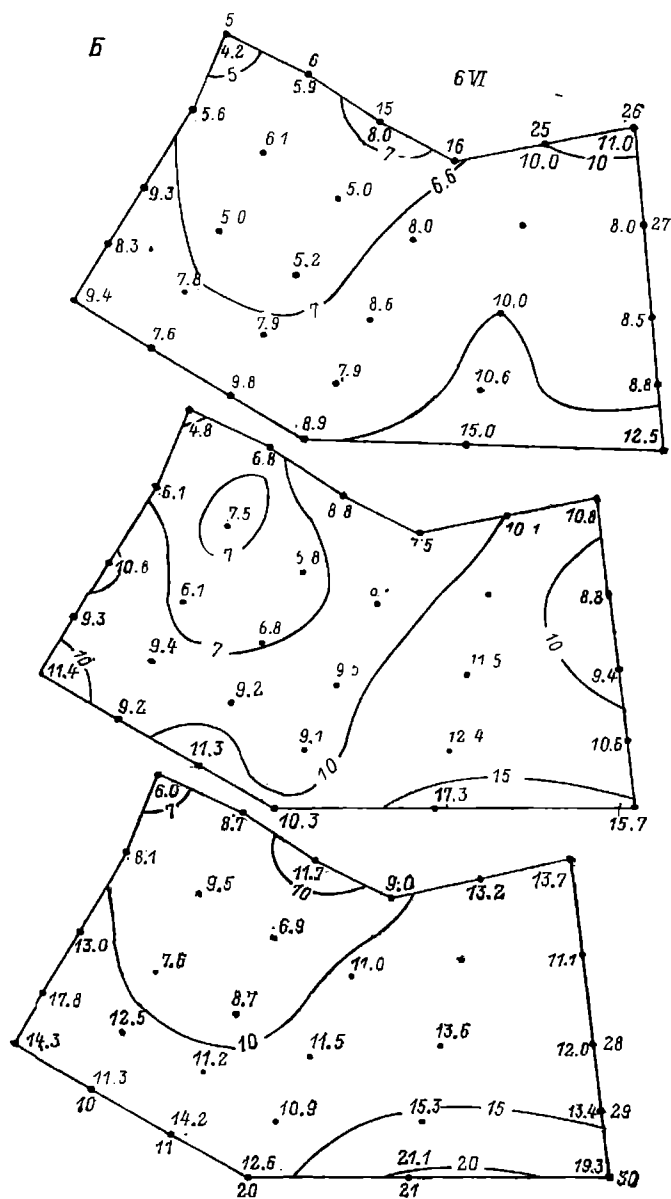


Рис. 14. Распределение концентраций хлорофилла (мкг/л)

a — хлорофилл «*a*» чистый, *б* — хлорофилл «*a*» общий,



по акватории полигона весной 1987 г. (А — В).

в — суммарный хлорофилл.

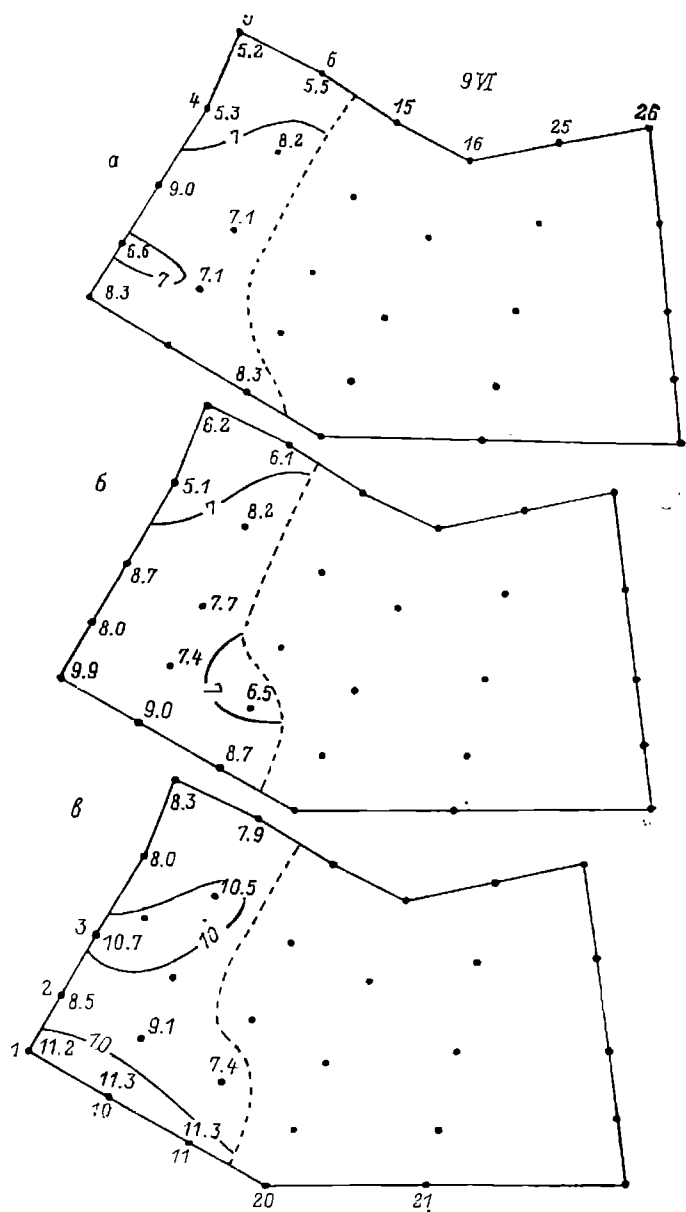


Рис. 14. Распределение концентраций хлорофилла (мкг/л)

а — хлорофилл «а» чистый, б — хлорофилл «а» общий,

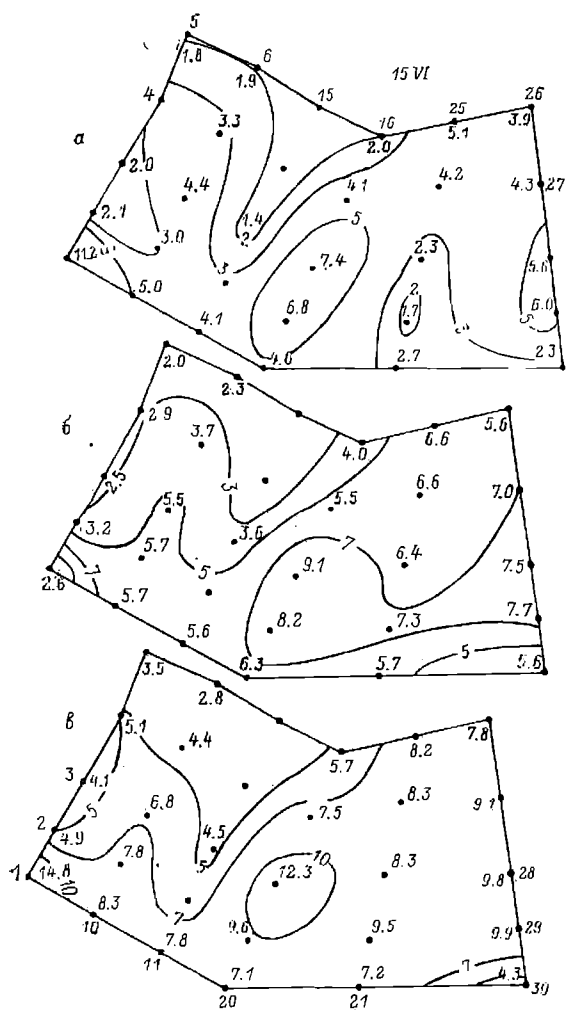
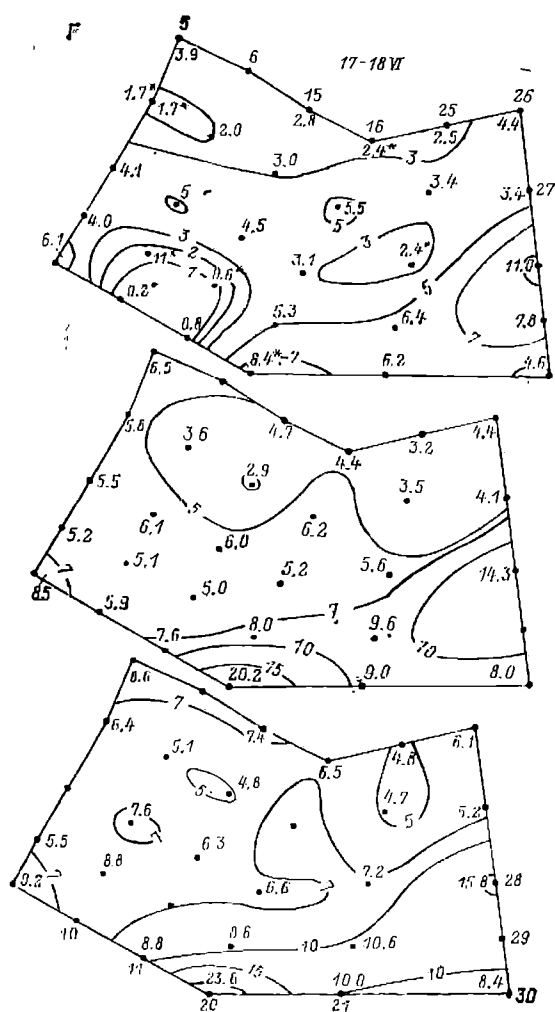


Рис. 14. Распределение концентраций хлорофилла (мкг/л)
 а — хлорофилл «а» чистый, б — хлорофилл «а» общий,



по акватории полигона весной 1987 г. (А—Г).

а — суммарный хлорофилл.

падной части было еще ниже. Доля общего хлорофилла «а» (67—88 %, за исключением ст. 5—51 %) и его активной формы (83—98 %) изменилась мало, и в их пространственном распределении сохранилось большое сходство (рис. 14, 30—31 V).

Две следующие съемки, выполненные в условиях продолжающегося прогрева водохранилища, показали дальнейшее снижение концентраций суммарного хлорофилла до 15—20, затем 7—15 мкг/л, а также выравнивание их величин по акватории. При этом максимальные значения опять наблюдались в юго-восточном углу полигона (ст. 21 и 30), а пониженные — в его западной половине (см. рис. 14, 4, 6 VI). Относительное содержание отдельных форм хлорофилла практически не менялось (64—87 % для общего хлорофилла «а», 69—100 % — для чистого). Такая ситуация сохранялась до конца первой декады июня, когда суммарное количество зеленых пигментов в западной части полигона составило около 10 мкг/л (см. рис. 14, 9 VI) при относительном содержании общего хлорофилла «а» 64—94 %, чистого — 78—100 %.

К середине первой декады июня видовой состав фитопланктона стал более разнообразным, мозаичность в распределении по акватории полигона ведущих видов сохранялась. *Stephanodiscus hantzschii* остался в их числе практически во всех точках. Скопления *Aulacosira islandica* переместилась с западной границы полигона к восточной. *Stephanodiscus binderanus*, ранее встречавшийся почти повсеместно в значительном количестве, в этих точках отсутствовал. *Diatoma elongatum* была расположена по всему полигону, иногда биомасса ее была достаточно велика, но особенно обильно она развивалась на станциях восточной границы полигона. *Stephanodiscus binderanus* в этих точках присутствовал в незначительном количестве или не встречался вовсе. В состав полидоминантного комплекса вошел *Cryptomonas marssonii* Skuja. На отдельных станциях западной части полигона его биомасса составляла почти половину от общей, тогда как в восточной этот вид не отмечен. Центральная часть полигона выделялась преобладанием *Asterionella formosa* Hass., характерной для летнего фитопланктона диатомей.

В начале второй декады июня диатомовые сохраняли лидирующее положение в фитопланктоне, составляя 80 % от общей биомассы, хотя последняя в среднем по участку понизилась до 1,85 г/м³. Средняя численность диатомей, напротив, несколько возросла вследствие массового развития мелкоклеточного *Stephanodiscus hantzschii*. Распределение диатомовых по полигону было довольно неравномерным. Наиболее высокая плотность их отмечена в юго-западной части (рис. 15 а) при средней численности 2720 тыс. кл/л.

Более интенсивно развивались криптофитовые, биомасса которых увеличилась почти в 30 раз, а доля от общей биомассы возросла до 12 %. Численность этой группы водорослей стала в 17 раз выше по сравнению с предыдущим сроком наблюдения, оказав-

шись и в этом случае более консервативным показателем. Непропорциональное по отношению к росту численности увеличение биомассы объясняется сменой видового состава. К мелкоклеточному *Chroomonas acuta* Uterm. присоединились виды рода *Cryptomonas*, имеющие более крупные размеры. Представители этой группы водорослей концентрировались в западной части полигона (рис. 15 б) с максимальной численностью на ст. 3, а также на ст. 13 и 14. Распределение биомассы криптофитовых характеризовалось значительной неравномерностью при максимальной величине на ст. 3 (рис. 15 а). Биомасса других групп водорослей оставалась незначительной. Общая же биомасса фитопланктона уменьшилась более чем вдвое за счет спада в развитии диатомовых.

К середине июня температура поверхности воды достигла 18 °С, а концентрация пигментов снизилась до минимального уровня и не превышала 7 мкг/л для суммы хлорофиллов, 5 мкг/л для общего хлорофилла «а» и 4 мкг/л для чистого. Только в наименее прогретых водах юго-восточной части полигона при 12—13 °С резко выделялось пятно с высоким содержанием всех форм хлорофилла (рис. 14, 13 VI). Для ряда станций северного района полигона отмечено снижение чистого хлорофилла относительно общего до 37—60 %, на ст. 24, 25 — до значений, близких к нулевым, хотя в некоторых случаях наблюдались и высокие величины, равные 80—100 %. Процентное содержание общего хлорофилла «а» в сумме зеленых пигментов несколько уменьшилось и составило 62—86 %, а на ст. 22—54 %. Аналогичную картину показала следующая съемка, проведенная 15 VI (рис. 14).

Последними наблюдениями установлено возрастание содержания суммы хлорофиллов и общего хлорофилла «а» в юго-восточной части полигона (ст. 20—22), однако, не сопровождавшееся увеличением доли его чистой формы. По-прежнему низкими концентрациями чистого хлорофилла «а» отличался северо-западный район полигона, пятно таких же вод появилось на юго-западном участке (см. рис. 14, 17—18 VI). Содержание чистого хлорофилла «а» здесь составляло всего 3—17 % в общем фонде с феопронизводными. Для большинства станций оно не превышало 60 %, но в отдельных случаях оставалось высоким — 70—100 %. Доля хлорофилла «а» в суммарном содержании зеленых пигментов увеличилась, хотя и варьировала значительно — от 62 до 96 %.

В составе доминирующих видов произошли дальнейшие изменения. *Stephanodiscus hantzschii* в заметных количествах встречался очень редко, а на многих станциях вообще не отмечен. *S. binderanus* наблюдался в числе руководящих видов лишь изредка. Существенно снизилась численность *Aulacosira islandica*, которая выпала из состава полидоминантного комплекса. В то же время *Asterionella formosa* из центральной части полигона распространилась на всю его акваторию, развиваясь почти повсеместно в весьма значительном количестве. Лишь на станциях западной и южной границ полигона ее по биомассе превосходила *Diatoma elongatum*. На отдельных станциях началось интенсивное развитие

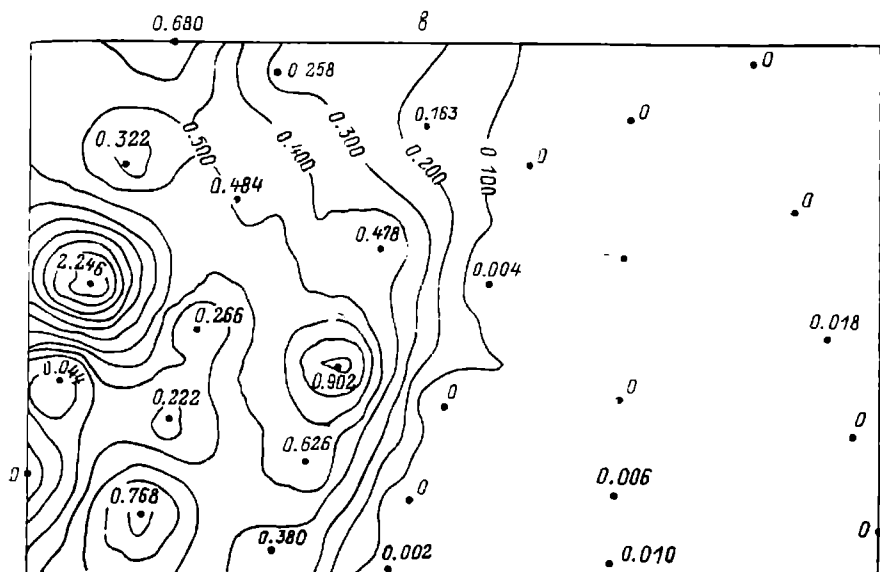


Рис. 15. Распределение биомассы, численности фитопланктона и его основных групп на акватории полигона весной 1987 г.

а — диатомовые водоросли, тыс. кл./л; *б* — криптофитовые водоросли, тыс. кл./л; *в* — криптофитовые водоросли, мг/л.

до 70 %, соответственно возросло процентное содержание криптофитовых, хотя их биомасса к этому времени также понизилась. В общей биомассе стало заметным участие синезеленых водорослей. Биомасса других групп водорослей, в том числе зеленых, оставалась незначительной. Наиболее интенсивным развитием водорослей выделялся южный прирусловый участок полигона. Биомасса криптофитовых здесь составляла 14—55 % от общей. Средняя биомасса диатомовых была более чем в 10 раз выше, чем на станциях северной части полигона. Однако доля диатомовых в общей биомассе фитопланктона на обоих участках оставалась относительно постоянной — различие составляло менее 10 %. Продолжался процесс замены крупноклеточных диатомовых мелкоклеточными. Средняя численность представителей этой группы уменьшилась в 3,5 раза, биомасса — в 4,3 раза.

Таким образом, с конца мая по вторую декаду июня произошла смена весенних видов водорослей летними. При этом наблюдалась кратковременная вспышка развития криптофитовых водорослей. Такой тип формирования сукцессии альгоценозов характерен для Рыбинского водохранилища в конце весны — начале лета (Гусева, 1955; Рыбинское водохранилище..., 1972; Балонов, 1975; Митропольская, 1987).

В июле содержание общего хлорофилла «а» несколько возросло и составляло 7—16 мкг/л. Распределение пигмента на акватории полигона было достаточно однородным. Повышенные концентрации находились в восточной половине полигона, а также в крайних юго-западном и северо-западном участках. Доля хлорофилла «а» в общем количестве зеленых пигментов стала больше, чем в июне, что могло быть связано с появлением синезеленых водорослей. Однако содержание феопигментов на большинстве станций, за исключением находящихся в восточной части полигона, оставалось высоким, а доля чистого хлорофилла «а» небольшой (рис. 16).

Наблюдения, выполненные в августе, относятся к периоду летнего максимума вегетации фитопланктона. Однако в 1987 г. содержание суммарного хлорофилла было сравнительно невысоким (6—28 мкг/л), нетипичным для этого периода. Причиной явилась синоптическая обстановка — низкая интенсивность солнечной радиации в сочетании с усиленным ветром и перемешиванием водной толщи. В таких условиях ограничено нарастание популяций синезеленых водорослей, обуславливающих летний пик фитопланктона. Общий уровень концентраций пигментов в августе оставался практически таким же, как в июле, около 11 мкг/л хлорофилла «а» в среднем для полигона (табл. 12). Более выраженной стала лишь пятнистость в пространственном распределении пигмента, особенно при повышенных концентрациях в юго-восточном районе.

Зеленые пигменты представлены практически одним хлорофиллом «а», как и в этот же период 1986 г. при массовой вегетации синезеленых. Однако содержание феопигментов оставалось высо-

Таблица 12

Среднее для сроков наблюдения содержание пигментов на полигоне

Срок наблюдения	Хлорофилл, мкг/л		Хлорофилл, %			E_{180}/E_{654}
	„а“ чистый	„а“ общий	„а“ + „b“ + „с“	„а“ чистый	„а“ общий	
27—28 V	18,4±2,9	21,6±3,5	25,2±4,0	82±2	85±1	1,04±0,04
30—31 V	13,9±0,7	15,5±0,8	19,2±0,9	88±1	81±1	0,96±0,02
4 VI	10,2±0,5	11,5±0,6	14,0±0,7	86±2	82±1	0,90±0,01
6 VI	8,3±0,5	9,5±0,5	11,8±0,6	82±2	80±1	0,85±0,02
9 VI	7,1±0,5	7,6±0,4	9,5±0,5	95±5	80±2	0,86±0,02
13 VI	3,9±0,6	5,5±0,4	7,7±0,8	64±6	73±1	1,07±0,03
15 VI	4,0±0,5	5,6±0,5	7,4±0,5	64±6	75±2	1,05±0,04
17—18 VI	3,9±0,6	6,6±0,7	8,0±0,8	56±6	82±3	0,98±0,04
13 VII	5,1±1,8	10,6±0,4	—	38±12	—	0,77±0,02
13 VIII	6,6±4,7	10,9±0,8	—	45±18	—	0,82±0,01
26 IX	3,2±1,9	6,1±0,4	—	43±22	—	1,01±0,02

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

* Хлорофилл „а“ чистый — % от суммарного содержания с феопигментами; хлорофилл „а“ общий — % от суммарной концентрации хлорофиллов „а“, „b“, „с“.

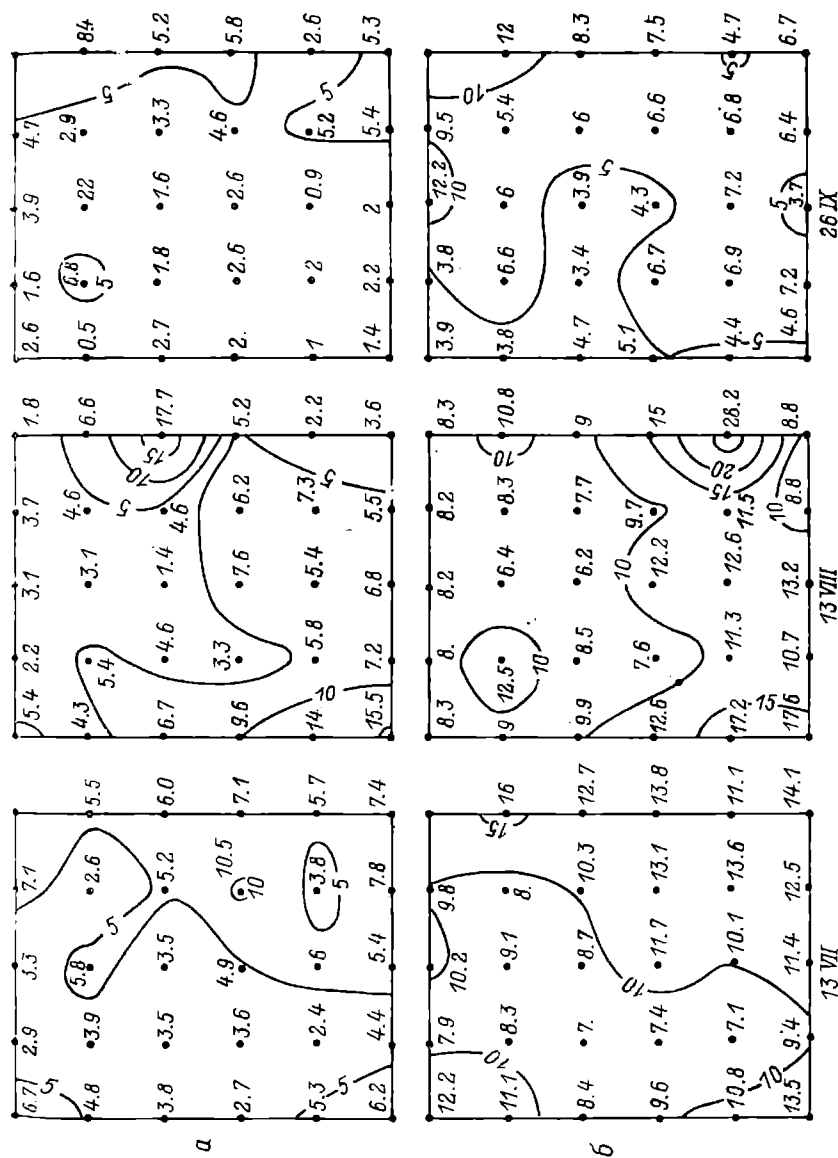


Рис. 16. Распределение концентраций хлорофилла (мкг/л) по акватории полигона летом и осенью 1987 г.
 а — хлорофилл «а» чистый, б — хлорофилл «а» общий.

ким, а доля чистого хлорофилла «а» соответственно пониженной, что характерно для условий слабого освещения и интенсивного перемешивания водной массы.

В сентябре на фоне некоторого понижения общего уровня концентрации зеленых пигментов (до 3—12 мкг/л суммарного хлорофилла на отдельных станциях и 6,1 мкг/л в среднем для полигона) их пространственное распределение оставалось достаточно равномерным.

Вертикальное зондирование, проведенное на станциях полигона весной 1987 г., обнаружило значительную неравномерность распределения хлорофилла по глубине, несмотря на короткую продолжительность маловетренных периодов.

30—31 V равномерное распределение хлорофилла по глубине отмечено только на 2 станциях (ст. 20, 29), что совпадало с практически полной гомотермией от поверхности до дна (перепад температуры не более 1 °C). В нескольких точках (ст. 10, 15) наблюдалось пониженное содержание пигмента в придонном слое при постепенном снижении температуры. На некоторых станциях (ст. 9, 18, 22) наблюдался отчетливый пик хлорофилла в верхних горизонтах. В большинстве же случаев отмечено его заглубление, связанное с характерным для этого периода опусканием диатомовых из более прогретого и легкого поверхностного слоя воды в нижележащие (рис. 17). Вертикальные профили температуры и хлорофилла в одних точках полигона повторяли друг друга (ст. 9, 14, 18, 22, 24), в других не совпадали (ст. 1, 3, 4, 6, 10, 15).

Аналогичная ситуация наблюдалась в первых числах июня, когда равномерное распределение хлорофилла и температуры по глубине было отмечено лишь в единичных случаях (рис. 17). На большей части станций при значительном перепаде температуры, составившем от поверхности до дна 6—8 °C, глубинный максимум хлорофилла прослеживался еще более четко, чем в предыдущий период. При этом вертикальный профиль пигмента повторял изменения температуры с той лишь разницей, что термоклин находился несколько выше, чем резкое снижение содержания хлорофилла.

К концу первой декады июня вертикальное распределение хлорофилла на большинстве станций стало достаточно равномерным. Лишь в нескольких случаях концентрации пигмента в придонном слое оставались пониженными, и их изменения по глубине повторяли ход температуры. При этом на ст. 1, 3, 14 термоклин по-прежнему лежал выше зоны перепада концентраций хлорофилла. На отдельных станциях обнаруживался максимум пигмента в придонном горизонте, что могло быть вызвано не только оседанием диатомей, но и взмучиванием донных отложений (рис. 17).

Во время двух последних съемок в середине июня, когда общий уровень содержания хлорофилла в водоеме понизился, а его горизонтальная неоднородность сгладилась, более равномерным стало и распределение концентраций пигмента по вертикали

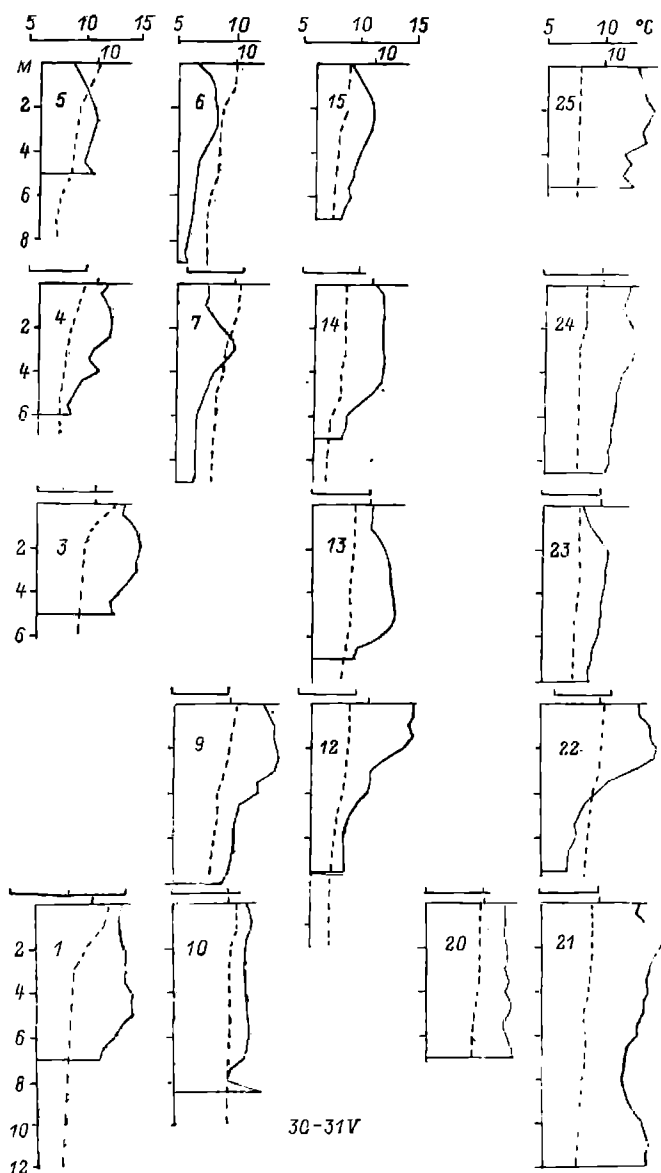
(рис. 17). При этом незначительное снижение их в придонном слое происходило выше температурного скачка (ст. 6, 7, 8, 14, 24, 28). В редких случаях профили хлорофилла и температуры совпадали (ст. 11, 18, 23) или же меньшее содержание пигмента наблюдалось глубже, чем температурный скачок (ст. 1). Как уже отмечалось, к этому времени произошла перестройка сообщества водорослей — весенние диатомовые почти полностью выпали из планктона, а в число *b* доминант вошли более плавучие формы, типичные для начала лета.

Вертикальное распределение хлорофилла меняется в течение дня, что было прослежено в процессе суточных наблюдений на одной из станций полигона 13—14 VI (рис. 18). В начале наблюдений в 21 ч зарегистрировано равномерное распределение хлорофилла в пределах верхнего 6-метрового гомотермного слоя, ниже которого содержание пигмента резко падало. В ночные часы равномерность распределения хлорофилла на некоторое время нарушалась, но быстро восстанавливалась. При этом наблюдалось увеличение количества пигмента во всем столбе воды и отчетливый пик под поверхностью. Ранним утром (4—6 ч) отмечено незначительное повышение концентрации пигментов над термоклином, но вскоре оно снова выравнивалось. К 9 ч утра общее содержание хлорофилла в столбе воды снижалось до минимального при заметном уменьшении в поверхностном слое. В предполуденные часы основные изменения в содержании пигмента происходили под поверхностью. В полдень отмечено увеличение концентрации хлорофилла в верхнем 3-метровом слое до наибольших для суток значений при равномерном их распределении в пределах всего слоя. Затем появлялся более или менее отчетливый максимум, который в течение остального отрезка времени до наступления темноты перемещался по глубине в зависимости от интенсивности приходящей солнечной радиации. Вечером (21—22 ч) вертикальный профиль хлорофилла выравнивался.

Отмеченные изменения содержания хлорофилла обусловлены сложным взаимодействием целого ряда биотических и абиотических факторов. Снижение концентраций хлорофилла в ночные часы может быть связано с выеданием водорослей зоопланктоном, который визуально отмечался в пробах, а увеличение — с делением клеток водорослей. В литературе приводятся данные, подтверждающие такое предположение (Maulood et al., 1978). Изменение положения максимума хлорофилла связывают также с действием светового фактора и адаптационными способностями водорослей (Сиренко и др., 1986). Возможен и перенос клеток фитопланктона с потоком воды.

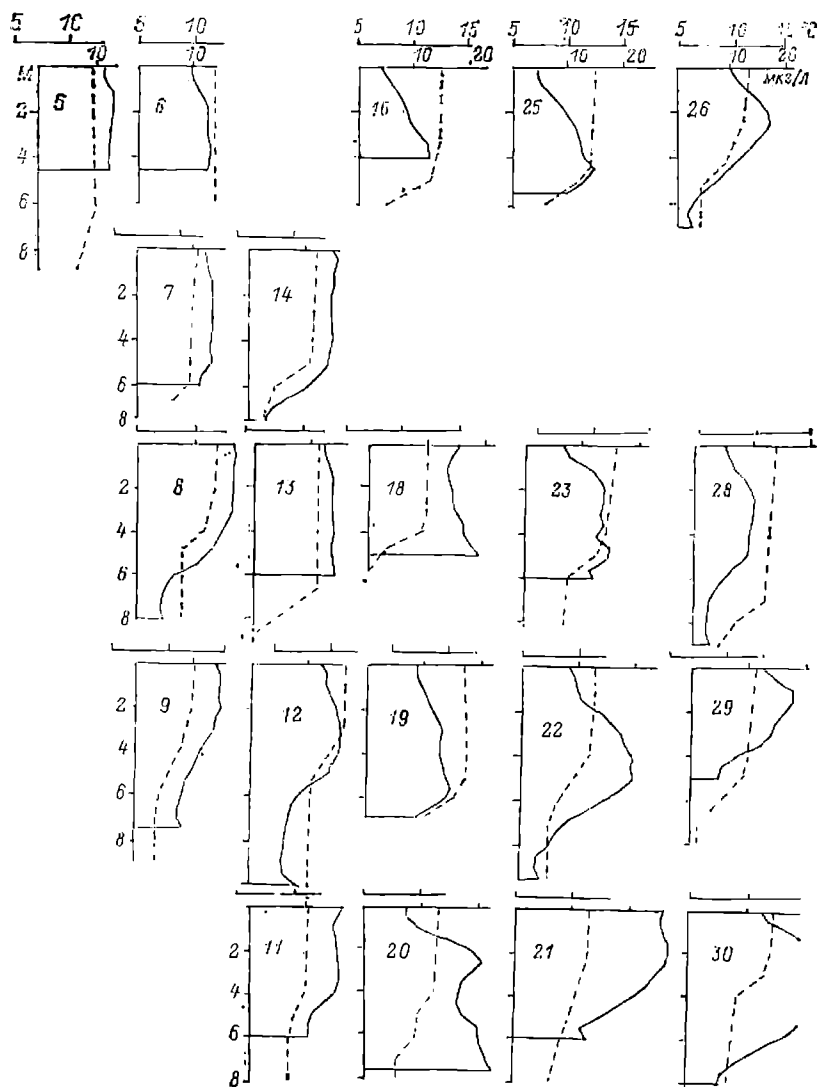
Кроме зеленых пигментов водоросли содержат большой набор каротиноидов. Из-за разнообразия состава и спектральных свойств каротиноидов фитопланктона надежные методы их количественного определения в общем экстракте отсутствуют. Для суждения о вкладе этих пигментов в поглощение света водорослями используют отношение оптической плотности экстракта в синей и красной

областях спектра — E_{480}/E_{664} (Talling, 1966). При 664 нм свет поглощается только хлорофиллом, при 480 нм — преимущественно



каротиноидами (Hallegraeff, 1977), а в спектре хлорофиллов поглощение на этой длине волны незначительное (Goedheer, 1966). В экологических исследованиях соотношение желтых и зеленых пигментов служит показателем состояния планктонного сообще-

ства. Существует мнение, что относительное увеличение каротиноидов указывает на дефицит азота в клетках водорослей (Watson,

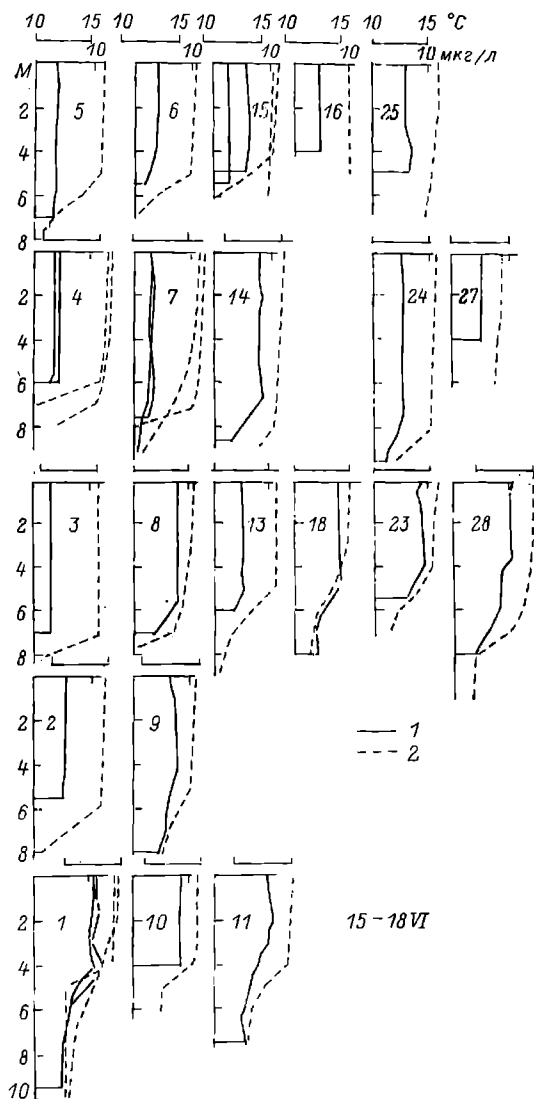


4-6 VI

Osborne, 1979), действие на них избыточного освещения (Talling, 1966), пресс растительного зоопланктона (Пырина 1985).

В весенний период величины отношения E_{480}/E_{664} оставались достаточно стабильными (0,8—1,0) до тех пор, пока мало изменя-

лось соотношение отдельных хлорофиллов (рис. 19). Более высокие значения (до 1,4) отмечались только в конце мая в поступавших со стороны центральной части водоема зимних водах, для которых известно повышенное содержание каротиноидов по срав-



нению с хлорофиллом (Пырина, 1985). Со второй декады июня отношение E_{480}/E_{664} стало возрастать, особенно сильно (до 1,4—1,5) на северных станциях полигона (рис. 19), где отмечалось низкое содержание чистого хлорофилла «а» (см. рис. 15). Такое совпаде-

ние позволяет полагать, что одной из причин увеличения отношения E_{480}/E_{664} было ослабление поглощения света экстрактом в красной области спектра (664 нм), обусловленное феофитинизацией хлорофилла.

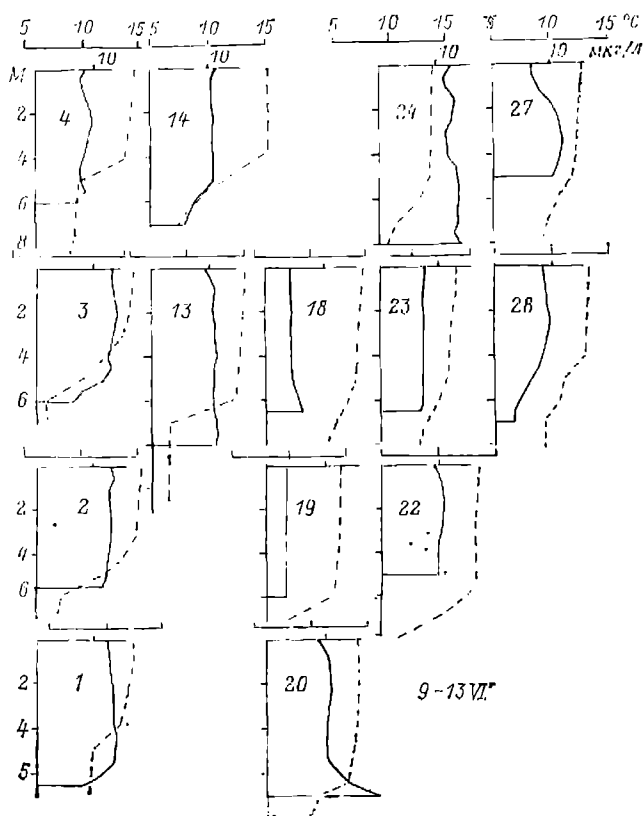


Рис. 17. Вертикальное распределение хлорофилла (1) и температуры воды (2) на полигоне весной 1987 г.

Цифры в поле рисунка — номера станций.

В июле величины пигментного отношения снова снижались до 0,69—0,85, в августе сохранились на том же уровне (0,71—0,93). Больших различий величин E_{480}/E_{664} по акватории полигона не отмечено. Можно предположить, что при умеренной вегетации фитопланктона летом 1987 г. водоросли не испытывали дефицита азотного питания и не нуждались в светозащитной функции каротиноидов благодаря невысокой интенсивности солнечной радиации.

Иная картина наблюдалась в летний период 1986 г. — отношение E_{480}/E_{664} изменялось в значительной степени и достигало более высоких величин — 0,8—1,1. В период первой съемки в центре

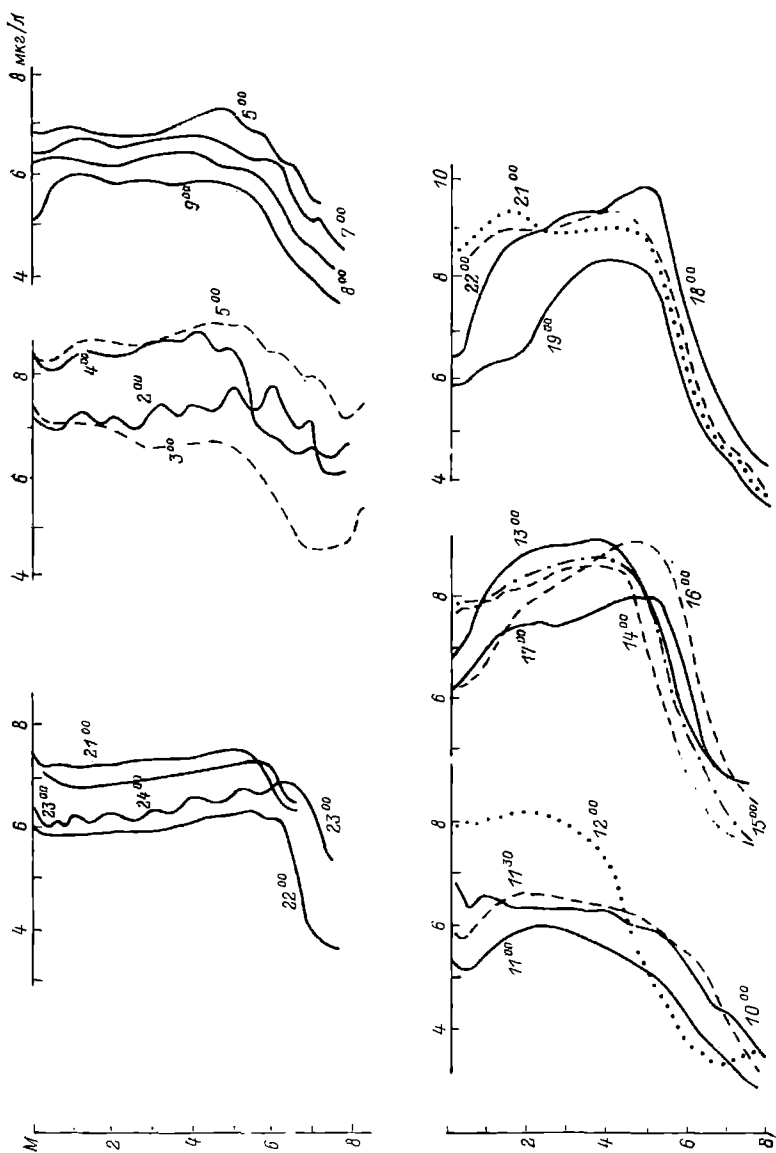


Рис. 18. Суточные изменения вертикального профиля хлорофилла на ст. 23 13—14 VI 87.

Цифры у кривых — время наблюдений.

водохранилища, а также в верховье Моложского плеса оно возросло до 1,4—1,5, что позволяет считать условия неблагоприятными для существования водорослей (Watson, Osborne, 1979). Повышенный уровень величин этого отношения на центральных станциях наблюдался и в последующих съемках (рис. 20). Примечательно, что Главный плес водохранилища характеризуется высокими значениями E_{480}/E_{664} и по данным многолетних наблюдений на стандартных станциях (Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Сигарева, 1986). В сентябре 1987 г. были получены более высокие величины отношения, чем летом того же года, составившие 0,80—1,16.

Проведенные исследования показали, что распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище характеризуется значительной неравномерностью. При этом зоны повышенного или пониженного их содержания отчетливо прослеживаются как в весенний период при большой изменчивости гидрофизических характеристик водной массы, так и в разгар лета в условиях относительно высокой ее однородности. Наибольшими концентрациями пигментов характеризуется район взаимодействия волжской водной массы и собственно водохранилища.

Формирование зон пониженного содержания чистого хлорофилла «а» при относительно высокой доле феопигментов и каротиноидов свидетельствует о влиянии выедания на распределение фитопланктона. Наряду с этим обнаруживаются типичные для озер явления оседания клеток фитопланктона в глубь водоема или их концентрирования у поверхности, связанные с экологическими особенностями водорослей.

Макро- и мезомасштабное распределение кормовых организмов и рыб в Рыбинском водохранилище

Пространственное распределение зоопланктона, зообентоса и рыб. В Рыбинском водохранилище в настоящее время обитают 33 вида рыб. Из них наиболее многочисленны и встречаются повсеместно только 13 видов (преимущественно карповые и окуневые), а популяции остальных строго локализованы или в притоках (реофилы) или в литорали водоема (щиповки, вьюны, карась и др.).

В открытых плесах водохранилища наиболее плотные скопления наблюдаются у снетка до 50—60 тыс. экз/га (или 300—350 кг/га), синца до 1000—1200 экз/га (или 150—200 кг/га), леща до 500—700 экз/га (300—400 кг/га). В глубоководных участках открытых плесов иногда регистрируются небольшие, но очень плотные скопления ряпушки — до 80—120 кг/га. Из других рыб плотные скопления могут образовывать плотва в закоряженных участках водоема, крупный окунь и судак в местах скоплений

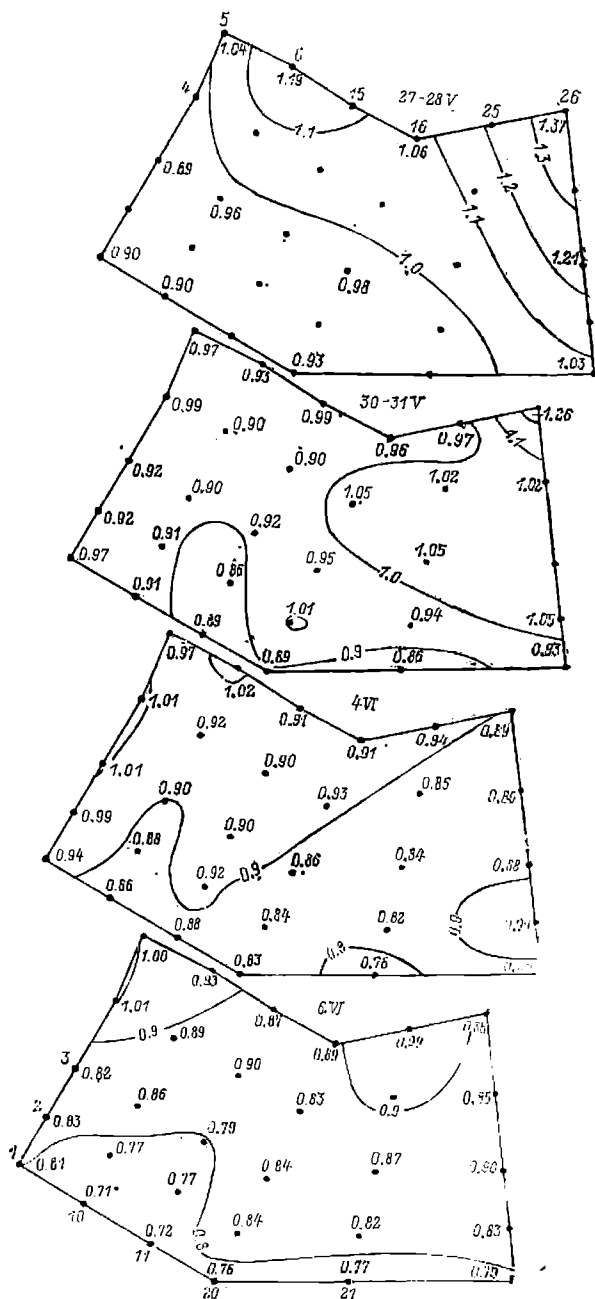
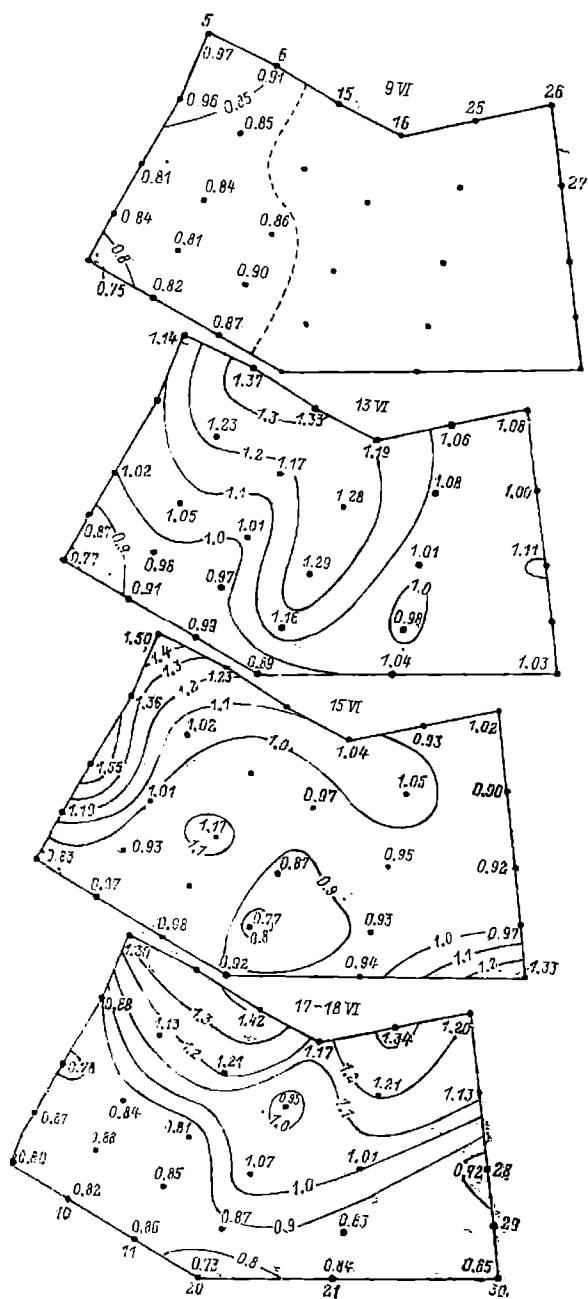


Рис. 19. Распределение пигментного отношения E_{480}/E_{664}



снетка (до 200—300 экз/га, или 70—120 кг/га). У чехони, густеры, налима в летний период наибольшие концентрации особей, судя

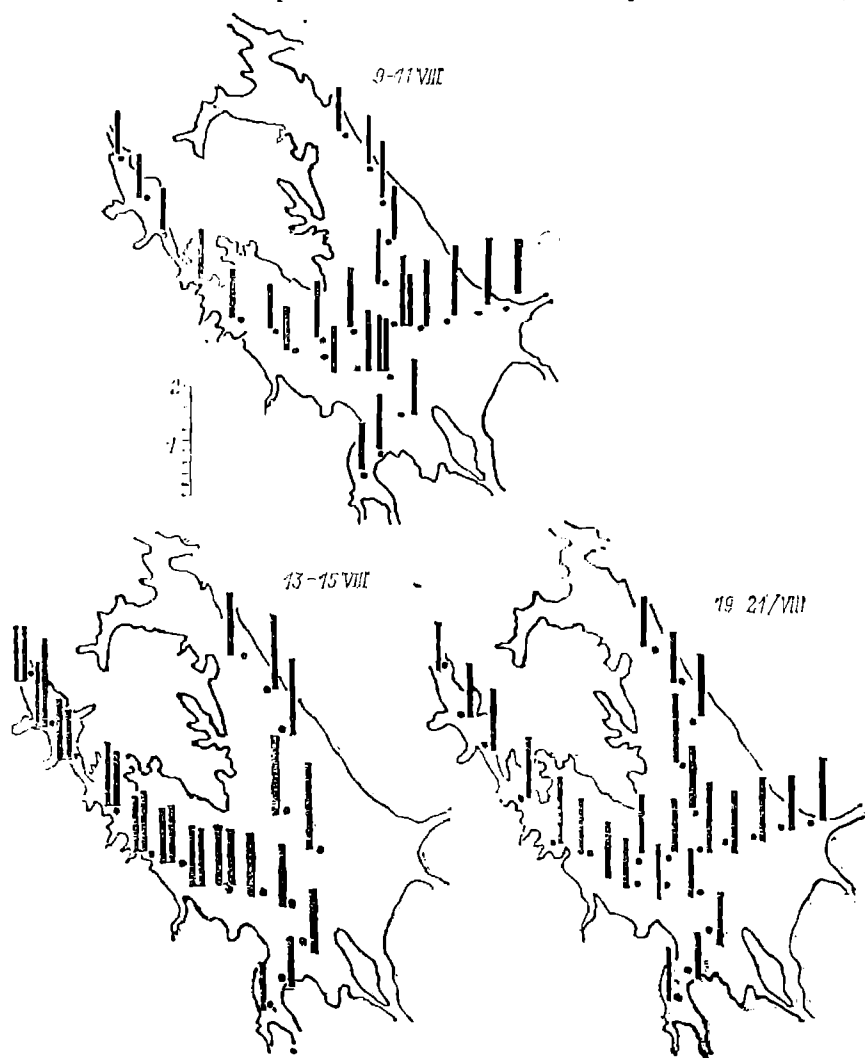


Рис. 20. Распределение пигментного отношения E_{480}/E_{664} по акватории водохранилища летом 1986 г. (отн. ед.).

по контрольным уловам, не превышают 100 экз/га, или 20—50 кг/га.

Самые высокие плотности приходятся на период весны, когда половозрелые особи образуют преднерестовые скопления в устьях, или эстуариях рек, или в самих реках у перестилищ. Эти скопления обычно одновидовые. Ранее отмечалось, что такие одновидо-

вые скопления могут состоять только из производителей одного пола (Поддубный, 1971).

В летний период плотные скопления состоят из разнообразных и разноразмерных рыб. Нередко наиболее массовые виды — лещ, синец, снеток — образуют плотные скопления из одноразмерных (или близковозрастных) особей. В таких скоплениях доля других видов рыб незначительна (табл. 13). В придонном слое в трал

Таблица 13

Видовой состав уловов при прицельном тралении скоплений придонных рыб (время траления 20 мин)

Вид	Количество тралений					
	1	2	3	4	5	6
	Число рыб в одном улове, экз.					
Лещ	55	0	121	30	150	160
Ерш	4	67	0	0	200	
Синец	0	126	9	40	0	250
Судак	0	0	1	1	0	0
Налим	0	0	0	0	1	0
Плотва	0	0	0	0	1	0
Прочие виды	1	0	0	0	0	0

чаще всего попадает лещ и синец. Последний чаще всего представлен крупными половозрелыми особями. При этом процентное соотношение этих 2 видов может быть самое различное. Крупный синец питается в придонном слое планктоном, в то время как лещ — типичный бентофаг (Иванова и др., 1978). Имея разные пищевые ниши, нагульные группировки этих видов пространственно разделяются не всегда (табл. 14).

Таблица 14

Видовой состав уловов при прицельном тралении скоплений пелагических рыб (время траления 10 мин)

Вид	Количество тралений							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Число рыб в одном улове, экз.							
Снеток	1500	5000	110	15	0	0	320	10
Синец	10	0	5	117	315	5	0	238
Ряпушка	18	57	217	8	0	3	0	0
Молодь судака	27	0	0	13	0	152	0	0
Чехонь	1	2	0	0	3	3	14	0
Лещ	0	1	0	0	2	0	3	41
Молодь карповых рыб	3	3	0	0	0	3	0	0
Прочие виды	2	5	9	2	18	0	24	5
Горизонт облова, м	5	5	7	6	4	7	4	6

В толще воды также доминирует 1, иногда 2—3 вида, чаще снеток, синец (обычно неполовозрелые особи) и ряпушка. Во второй половине лета в пелагиали довольно плотные скопления образует скатившаяся с нерестилищ молодь судака, окуня. В верхнем приповерхностном слое встречается и разновидовая молодь карповых рыб, но обычно плотность ее скоплений в пелагиали небольшая. В горизонте от 4 до 6 м доминирует неполовозрелый синец или снеток, под ним — молодь судака или ряпушки. Пространственное разделение рыб по вертикали наиболее четко проявляется на глубоководных участках затопленных русел рек. В тихую солнечную погоду по эхолотным записям можно выделить 3—4 слоя рыб. Это отмечалось уже во время первых гидроакустических съемок водохранилища с помощью эхолота «Язь» (Пермитин, Половков, 1978). Вертикальное разделение на отдельные слои рыб разных видов наиболее четко проявляется обычно в местах с очень высокой плотностью. На рис. 21 представлены эхозаписи одного и того же участка Рыбинского водохранилища: один сделан на очень плотных скоплениях снетка и синца, другой на рассосредоточенных группировках разных пелагических рыб. В первом случае нижняя граница плотных скоплений рыб четко обозначена и проходит по горизонту $6 \pm 0,5$ м. При рассосредоточенном скоплении слоистость распределения рыб по видам можно выявить только по уловам прицельных контрольных тралений.

Послойное разделение рыб по видам отмечается во многих водоемах. Например, в Каховском водохранилище при глубине 15 м днем выделяется поверхностный слой тюльки, затем судака, синца, чехони, плотвы и у дна — крупные особи леща, судака, сазана (Денисов, 1978).

Послойное вертикальное распределение рыб по видам при высокой плотности скоплений в значительной степени снижает пищевую конкуренцию между видами и различными размерными классами одного вида.

В Рыбинском водохранилище в летнее время образуются мощные скопления неполовозрелого синца, занимающие горизонт воды в 5—8 м от поверхности (табл. 15) с преобладанием в верхнем слое более молодых особей, отличающихся типом питания.

В отдельные годы скопления снетка или неполовозрелого синца занимают обширные участки до 10—20 км² как в открытой части водоема, так и в устьях притоков. Возможно, это скопления соответствуют элементарным популяциям, описанным Н. В. Лебедевым (1967), но длительность их существования ограничена только летним периодом.

Ранняя молодь леща длительное время нагуливается вблизи нерестилищ или на защищенных от ветра мелководьях, а годовики и более старшие неполовозрелые особи образуют нагульные скопления на участках залитой поймы. Крупные половозрелые особи совершают нагульные миграции и в прибрежье, но большее время обитают в сублиторали и профундали водоема.

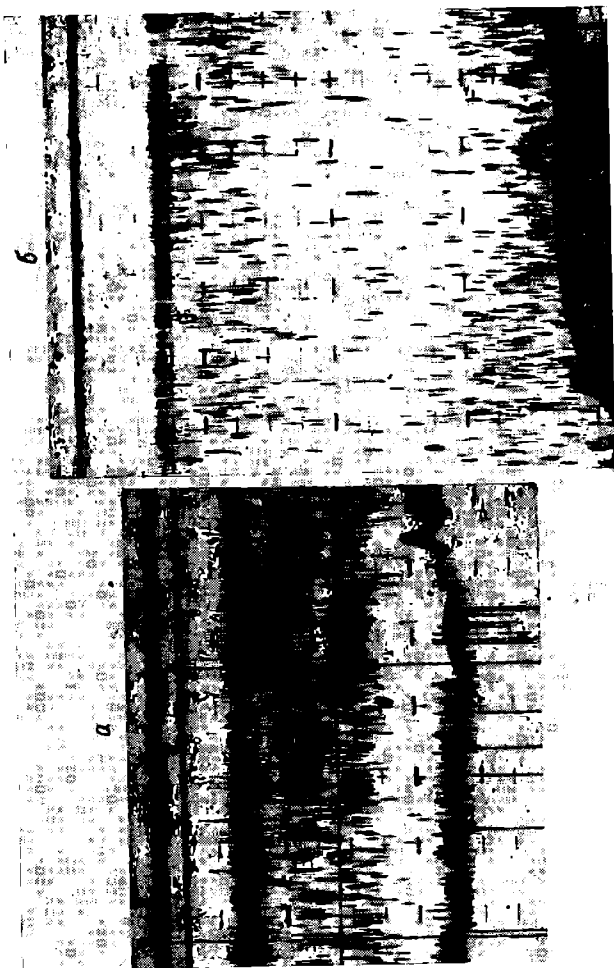


Рис. 21. Эхозапись двуслойного (а) и дисперсного (б) распределения рыб.

Таблица 15

Размерный состав синца, %

Глубина тра- ления, м	Число рыб в пробах	Размер рыбы, см									Прилов дру- гих видов, шт.
		10—12	12—14	14—16	16—18	18—20	20—22	22—24	24—26	26—28	
5—6	102	—	—	12	74	8	2	—	—	—	4
6—7	223	5	82	9	4	—	—	—	—	—	1
7—8	87	—	2	13	52	17	8	—	—	—	8
12—13	58	—	—	—	—	8	4	12	40	22	12

Примечание. Прочерк означает отсутствие вида в данном слое.

Скопления с высокой плотностью рыб отмечаются не столь уж часто. Значительная часть акватории характеризуется сильной разреженностью распределения как пелагических, так и придонных рыб с биомассой около 20—30 кг/га. При прохождении отрезка пути в 2—3 км эхолот часто регистрирует лишь единичных особей или отдельные небольшие стайки в толще воды. Контрольные уловы по таким участкам подтверждают низкую плотность рыб, но с сохранением того же набора видов, какие встречаются на местах плотных скоплений.

Гидроакустические съемки и контрольные обловы показывают, что пространственная структура рыбного населения в глубоководных (более 4—6 м) участках во время летнего нагула весьма многообразна; в горизонтальном плане — от дисперсно рассредоточенных отдельных рыб или небольших стаяк, находящихся друг от друга на значительном расстоянии, до очень плотных концентраций на небольших по площади участках, а в вертикальном плане — от четко выраженной послойности нахождения по видам до дисперсного распределения в толще воды ото дна до верхних горизонтов.

Четырехлетние наблюдения (1978, 1979, 1982, 1984 гг.) показали на определенные различия в распределении пелагических рыб (сетка, синца, чехони, разновидовой молоди) в разные годы.

В августе 1978 г. наиболее плотные скопления этих рыб (более 200 кг/га) регистрировались на сравнительно ограниченных участках водоема, прежде всего это районы излучин затопленных русел (рис. 22а). Общая акватория, занимаемая этими скоплениями, составляла около 5—8 % от площади всего водохранилища. На русловых и прирусловых участках в плотных скоплениях в июне—июле доминировал сеток и синец, в июле—августе здесь в массе появляется молодь рыб (судака, окуня, сетка), скатывающаяся с нерестилищ. Над пойменными участками плотные скопления нередко образует неполовозрелый синец, здесь же нагуливается и значительная масса неполовозрелого леща, который при своих нагульных перемещениях поднимается более чем на 2 м

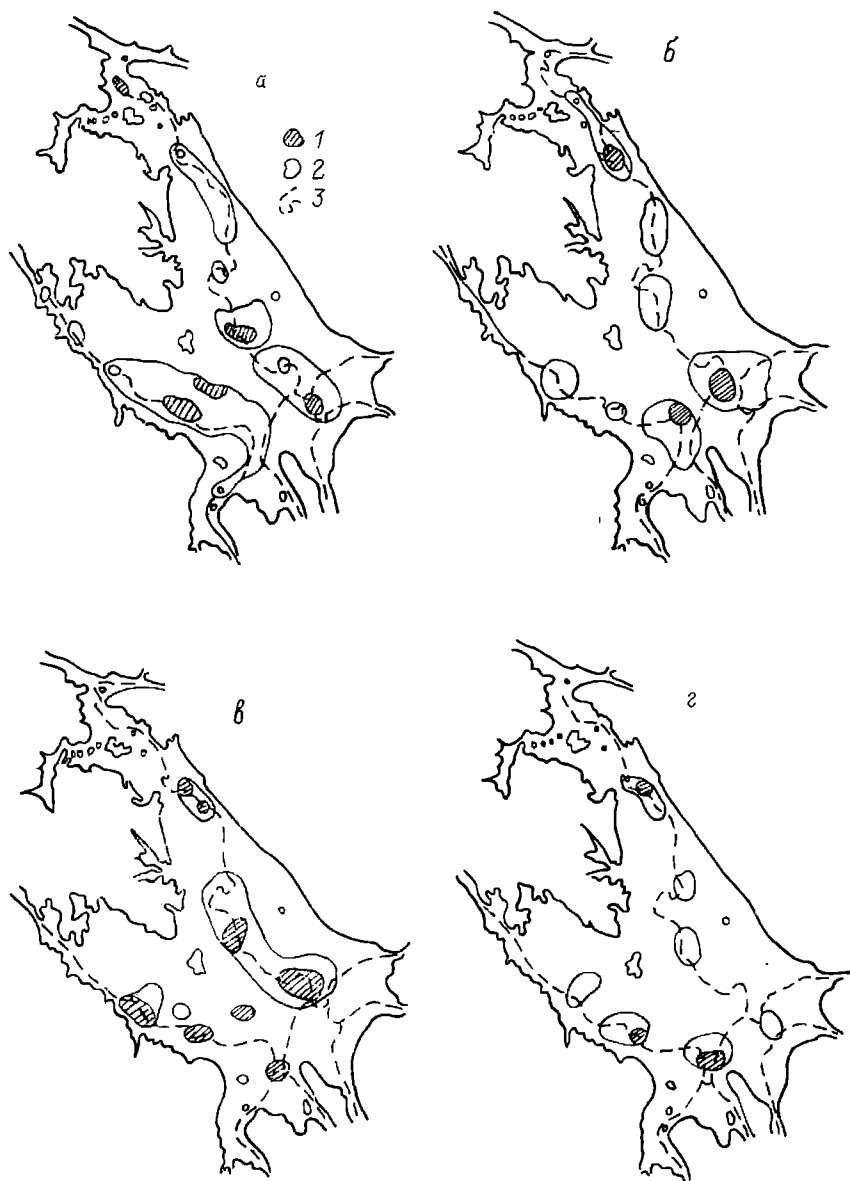


Рис. 22. Распределение наиболее плотных скоплений пелагических рыб.

а — август 1978 г., б — август 1979 г., в — август 1984 г., г — июль 1987 г.; 1 — плотность более 150 кг/га, 2 — плотность 100—150 кг/га, 3 — русла рек.



Рис. 23. Распределение наиболее плотных скоплений рыб в придонном слое
 а — август 1978 г., б — август 1979 г., в — август 1982 г., г — август 1984 г., остальные
 обозначения те же, что и на рис. 22.

и др.) на прилегающие к затопленным руслам пойменные участки. Известно, что по сравнению с 30—60-ми годами в водохранилище биомасса бентоса возросла почти в 3 раза (Поддубная, 1988). Это увеличение произошло как за счет увеличения биомассы на основных биотопах, так и через расширение площадей наиболее продуктивных для зообентоса серых и серых песчанистых илов, заменивших биотопы затопленных почв (табл. 16) в прирусловой

Таблица 16

Изменения площадей S (км²) грунтов, биомассы B (г/м²) и количества видов N (шт.) зообентоса в Рыбинском водохранилище (Законнов, 1981; Поддубная, 1988)

Биотоп	1952—1968 гг.			1968—1978 гг.			1978—1985 гг.		
	S^2	B	N	S^2	B	N	S^2	B	N
Почвы	2502	0,9	16	682	2,5	22	228	4,0	21
Пески		0,4	13		2,1	15		4,1	18
	910*			1683*			1910*		
Илистые пески	—	—	—		8,7	44		11,2	25
Переходные илы	182	4,7	22	228	10,1	18	228	2,9	13
Торфянистые илы	592	2,8	28	364	2,5	24	364	2,3	16
Песчанистые серые илы		14,5	61		19,0	48		24,6	41
	364**			1593**			1820**		
Серые илы		21,0	29		19,5	21		27,4	16

Примечания. 1. Прочерк означает отсутствие данных. 2. Одной звездочкой (*) обозначена суммарная площадь песков и илистых песков; двумя звездочками (**) — суммарная площадь песчанистых серых илов и серых илов.

пойме и между подводными возвышенностями. Увеличение биомассы зоопланктона, отмечаемое в последние годы по всей акватории Рыбинского водохранилища, способствует расширению нагульного ареала взрослого синца, который сейчас более интенсивно питается в придонном горизонте.

Повышение кормности пойменных участков водохранилища в последние годы вызывает локальные перераспределения, массовый выход с русел на пойменные участки рыб, обитающих в придонном горизонте в период летнего нагула. Рыба рассредоточивается на обширной акватории этих участков. В то же время анализ гидроакустических и траловых съемок показывает, что до 1987 г. (т. е. залпового выброса загрязнений ЧПМ) резких изменений в распределении этих рыб не было: после размножения лещ и синец с нерестилищ скатывались по руслам бывших рек в открытые участки Моложского, Шекснинского и Волжского плёсов, а затем и в Центральный плёс. В конце мая — начале июня высокие концентрации этих рыб (до 300 кг/га) встречались только на руслах Волги, Мологи, Шексны, Согожи, Ухры, а со второй половины июня по сентябрь — на бывшей пойме. Сейчас раз-

реженные скопления рыб регистрируются как на затопленных руслах, так и в отдалении от них. Иногда лещ и крупный половозрелый синец летом образуют очень плотные скопления (до 500 кг/га), состоящие из стай мигрирующих между русловыми и пойменными участками. Общая биомасса рыб придонного 2-метрового горизонта в разные годы на обследованных участках варьировала от 33 до 81 кг/га.

Сравнивая наши наблюдения с результатами исследований на более ранних этапах формирования водохранилища (Поддубный, 1972), можно отметить, что основная масса рыб как пелагического, так и придонного комплекса летом продолжает нагуливаться в глубоководных зонах, преимущественно на русловых или вблизи них, но распределение придонных рыб в этих глубоководных зонах стало более равномерным, чем раньше. Одна из причин этого, возможно, заключается в расширении зон высокой кормности при относительно стабильном уровне численности рыб-бентофагов. Так, промысловый вылов леща за последние два десятилетия колебался в небольших пределах, различаясь не более чем в 1,5 раза, от 9200 в 1984 г. до 11749 ц в 1986 г. и в 60-е годы — от 8959 до 13664 ц.

В 1968 г. зоны наибольших уловов леща на руслах обычно соответствовали участкам с наиболее высокими биомассами бентоса (более 10 г/м²). В то же время обширные зоны средних уловов леща на пойменных участках часто совпадали с местами, где биомасса бентоса была менее 1 г/м². Такие различия, возможно, и определили высокую агрегированность леща, отмечаемую А. Г. Поддубным (1972), когда при ограниченности высококормных участков лещ образовывал на них очень плотные концентрации.

С 1978 г., когда резко увеличилась площадь средnekормных участков, в открытой части водоема стало сравнительно мало плотных скоплений рыб. Нередко на местах с очень высокими биомассами бентоса (более 15 г/м²), преимущественно хирономидного комплекса, плотность леща была ниже средней величины.

Во все периоды наших исследований (с 1978 до 1987 г.) отмечалась высокая плотность леща на русловых участках верховий Шекснинского плеса, особенно вблизи г. Череповца с высокими биомассами бентоса (более 20 г/м²), в основном олигохетного комплекса, как следствие роста эвтрофирования данного района под влиянием бытовых и производственных стоков города.

Однако излюбленным кормом леща являются хирономиды (Житенева, 1980). Отмечены случаи, когда основная часть скопления леща покидает зону обилия олигохет. Плотность рыб в придонном горизонте в эти периоды здесь уменьшается с 200—300 до 20—50 кг/га и возрастает на смежных участках, где биомасса бентоса в 2—5 раз меньше, но значительную долю в ней составляют хирономиды.

В 1987—1988 гг. после залпового выброса загрязнений с ЧМК общая картина распределения рыб в придонных горизонтах всего

Рыбинского водохранилища существенно не изменилась (рис. 24). Общая биомасса придонных рыб оставалась примерно на том же уровне, что и в прошлые годы.

Известно, что эхолоты недоучитывают приповерхностных и придонных рыб. Контрольные уловы пелагическим тралом по поверхностному слою (3 м) показывают, что в дневное время над глубинами до 7—8 м здесь находится не более 20—30 % от общего количества рыб всей толщи воды. В основном это разновидовая молодь, укляя, чехонь, окунь. Над глубинами, более 8 м, доля рыб в поверхностном слое обычно не превышает 10 % от всех рыб толщи воды. Учет их можно введением в расчет биомасс поправочного коэффициента — 1,2.

Многолетние наблюдения показывают, что подавляющее большинство рыб вечером (особенно при закате солнца, когда освещенность резко уменьшается) совершает суточные вертикальные миграции. Диапазон этих миграций у разных видов различен. Лещ, ерш в Рыбинском водохранилище обычно вечером поднимаются на 1—3 м от грунта. Стаи планктоноядных рыб, разновидовой молоди при снижении освещенности распадаются и распределяются дисперсно или в месте своего дневного обитания, или в более верхних слоях.



Рис. 24. Распределение наиболее плотных скоплений рыб в придонном горизонте в июле 1987 г.

Обозначения те же, что и на рис. 22.

Такое поведение в значительной степени облегчает гидроакустический учет донных рыб в ночное время. Сравнительная оценка показала, что в темное время в придонном слое воды плотность рыб за счет отрыва ото дна леща, ерша, плотвы, окуня возрастает примерно на 30—50 %.

Однако не все особи леща поднимаются над дном, и в темное время остается на грунте основная масса сома и налима. Оценить долю рыб, не отрывающихся от грунта, методически очень трудно. Ориентировочно по траловым уловам она составляет не менее 10 % от общего количества этих рыб в данном районе. Для расчета их биомасс необходим поправочный коэффициент — 1,5.

Учетная таким образом биомасса пелагических и донных рыб Рыбинского водохранилища варьировала в пределах 109—

175 кг/га (табл. 17). Столь большая разница в значениях не обязательно определяется колебаниями численности рыб в водохранилище. Поскольку наши разовые съемки проходили в довольно сжатые сроки (несколько дней), то не исключено, что в годы с наименьшей биомассой, например в 1985 г., значительная часть скоплений рыб вышла на мелководные участки и не попала в учет.

Таблица 17

Биомасса рыб в Рыбинском водохранилище, кг/га

Год наблюдения	По гидроакустической оценке		С учетом специфики вертикального распределения рыб		
	пелагические	донные	пелагические	донные	общая
1978	48	54	58	81	139
1979	64	43	77	64	141
1982	76	22	91	33	124
1984	111	28	133	42	175
1985	53	30	54	45	109
1987	86	27	103	40	143
1988	78	25	94	37	131
1989	92	24	110	36	146

Обращает на себя внимание увеличение в ихтиомассе доли обитающих в толще воды рыб с одновременным уменьшением придонных и донных особей. Если средняя биомасса рыб пелагического комплекса в первые 3 года (1978, 1979, 1982 гг.) была 75 кг/га, то в последующие 4 года (т. е. 1984, 1985, 1987, 1988 гг.) она возросла до 96 кг/га, а биомасса рыб донного комплекса уменьшилась соответственно с 59 до 41 кг/га. Это может быть связано с увеличением численности зоопланктона по всей толще воды и подъемом сюда значительной массы крупного половозрелого синца, ранее предпочитавшего придонные слои.

Траловые уловы показывают, что последние годы в толще воды возросло количество как типичных планктофагов, прежде всего синца и разновидовой молоди, так и разновозрастных особей леща. Лещ стал подниматься в толщу воды для питания рачковым планктоном не только ночью, но и в светлое время суток.

Динамика распределения рыб и их кормовых организмов внутри полигонов. Основной полигон характеризуется большим разнообразием глубин (от 5 до 17 м) и включает в себя как ровные участки бывших пахотных полей, затопленных лесов, так и бывшие озера, низины и русла рек Мологи и Яны (рис. 7). В уловах здесь встречено 18 видов рыб. Обычными являются лещ, синец, судак, налим, щука, окунь, плотва, снеток, ряпушка, ерш, чехонь, укля, густера. По численности и биомассе из придонных обитателей преобладает лещ, из пелагических — снеток, ряпушка, взрослый судак и его молодь. Реже встречаются сом, язь, жерех,

елец, пелядь. Наблюдается разобщенность обитания рыб по глубине. Взрослые окунь, плотва, ерш, щука в большей степени отлавливались в зонах со средними и малыми глубинами на за-

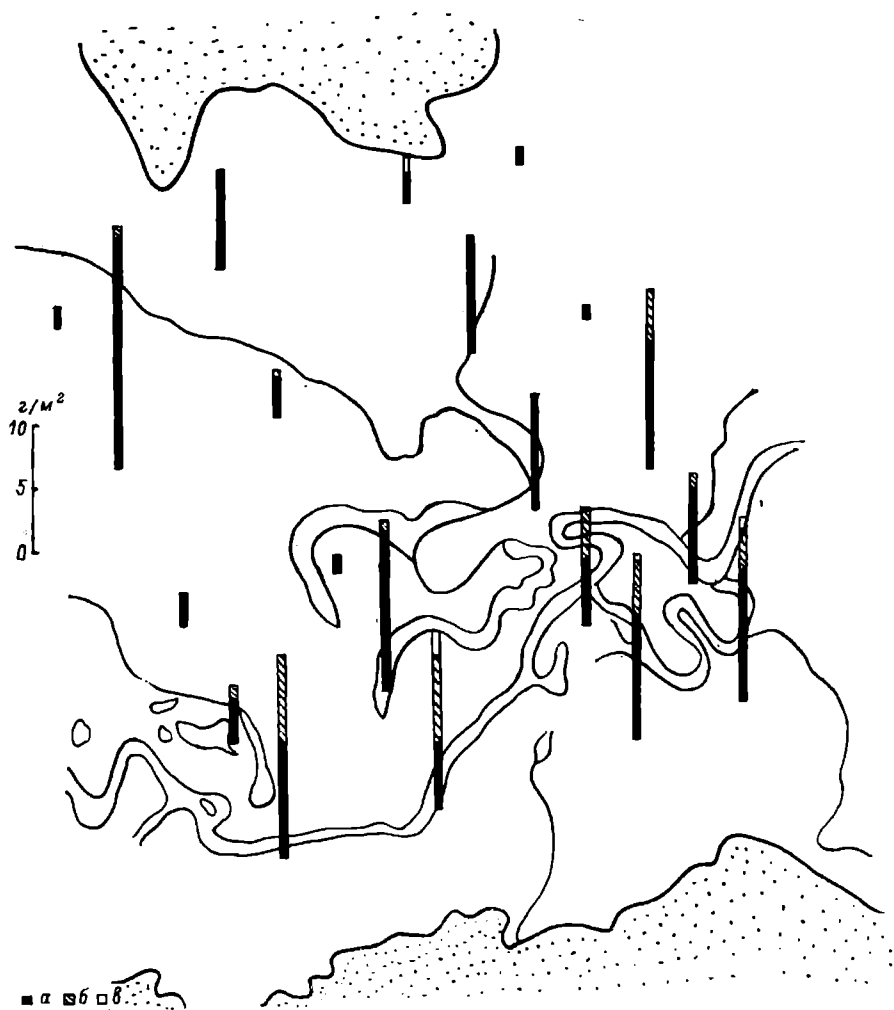


Рис. 25. Распределение биомассы бентоса на большом полигоне.

а — олигохеты, б — хирономиды, в — прочие бентосные организмы.

коряженных местах, а лещ, синец, снеток, ряпушка — в среднеглубинных прирусловых участках.

Пробы бентоса отбирались на 20 станциях с дискретностью 3 км (рис. 25), причем на 8 станциях, где по предварительным данным ожидалась наибольшая неоднородность условий обитания бентоса, пробы дублировались. В табл. 18 они указаны под ли-

Таблица 18

Бентос основного Брейтовского полигона

Станция	Хирономиды		Олигохеты		Прочие		Общий бентос	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
1	6	69,7	98	188,3	5	18,5	109	276,5
2	5	14,9	79	156,6	2	1,7	86	173,2
3	9	79,5	108	188,8	3	6,3	117	274,6
4	0	0	9	12,3	0	0	9	12,3
5	1	0,9	12	18,8	0	0	13	18,7
6	0	0	22	45,4	8	0,3	30	75,7
7	3	6,6	123	307,0	0	30	126	313,6
7a	0	0	41	42,6	0	0	41	42,6
8	2	1,8	41	109,4	10	7,3	53	118,5
8a	4	6,5	19	214,0	0	0	23	220,5
9	9	23,8	36	46,9	11	3,6	56	84,3
9a	2	141,5	87	135,8	0	0	89	277,3
10	3	8,5	16	41,8	2	3,0	21	53,3
10a	11	181,7	138	317,2	6	1,0	155	509,9
11	31	135,5	146	151,7	10	8,1	187	325,3
11a	28	95,4	92	92,6	14	5,1	134	223,1
12	3	9,2	21	410,9	1	3,5	25	423,6
12a	2	6,4	59	72,2	4	3,7	65	82,3
13	1	3,1	18	24,5	0	0	19	27,6
14	7	20,5	52	72,1	0	0	59	92,6
14a	1	1,6	17	53,0	0	0	18	54,6
15	2	5,1	52	103,6	0	0	54	108,7
15a	0	0	34	198,7	0	0	34	198,7
16	2	1,7	23	27,8	0	0	25	29,5
17	3	8,1	162	361,4	3	1,1	168	370,6
18	1	2,1	35	51,8	0	0	36	53,8
19	5	16,5	15	65,4	0	0	20	81,9
20	8	128,3	103	184,1	5	4,5	116	316,9
Среднее	5,32	34,69	59,21	131,95	2,90	6,35	67,43	172,90

Примечание. Здесь и в табл. 20 Ч — численность, экз/пробу; Б — биомасса, мг/пробу.

тером „а“. Для отбора проб использовался дночерпатель „ДАК-40“ с площадью захвата 1/40 м². Собранный материал промывался через сито из мельничного газа № 17, т. е. учитывались главным образом организмы макрозообентоса. Подобная методика исследования применялась и в других случаях.

Большая неоднородность условий обитания гидробионтов на полигоне, в частности наличие различных глубин и грунтов, привела к значительному разбросу величин численности и биомассы организмов бентоса. При средней биомассе 6,9 г/м² колебания ее лежат в пределах от 0,5 до 20,4 г/м². Коэффициент вариации биомассы хирономид равен 1,54, олигохет — 0,83, прочих организмов — 1,78, бентоса в целом — 0,80. Все группы бентосных организмов были достоверно агрегированы, индекс агрегированности

Ллойда равнялся для хирономид $3,34 \pm 1,16$, олигохет — $1,68 \pm 0,24$, всего бентоса — $1,63 \pm 0,22$. В бентосе доминировали олигохеты, дававшие 76,3 % общей биомассы, причем основной вклад вносил крупный *Isochaetites newaensis*, обитающий на участках с заметной проточностью. Личинки хирономид давали 20 % биомассы, мелкие кормовые моллюски — 3,5%. На одной из станций (ст. 15) отмечено скопление моллюска *Dreissena polymorpha*. Распределение бентоса связано главным образом с характером грунтов и глубинами. Биомассы бентоса на различных типах грунтов характеризовались следующими цифрами: серый ил — $16,6 \text{ г/м}^2$, заиленный торф — $12,5$, песок на почве — $7,9$, заиленная почва — $7,2$, переходный ил — $7,1$, торфянистый ил — $6,6$, торф — $3,0$, песок — $1,4 \text{ г/м}^2$.

Средняя биомасса бентоса в глубинной зоне 5—10 м равнялась $6,0 \text{ г/м}^2$, в глубинной зоне на 11—18 м — $8,9 \text{ г/м}^2$. Максимальная плотность бентосных организмов характерна для участков затопленных русел рек.

Для отбора проб зоопланктона использовалась сеть Джели и батометр объемом 10 л. Глубины точек взятия проб изменялись от 6 до 15 м, места отбора проб соответствовали бентосным станциям.

Особенности формирования и развития зоопланктона Рыбинского водохранилища, сезонная и суточная динамика численности и биомассы большинства массовых видов гидробионтов описаны рядом автором (Мануйлова, 1956; Монаков, 1976; Ривьер и др., 1982 и др.).

И. К. Ривьер с соавторами (1982) отмечает, что в теплые годы с высокой инсоляцией и пониженным ветровым перемешиванием (что в нашей климатической зоне связано с преобладанием восточной атмосферной циркуляции) в Рыбинском водохранилище отмечаются низкий уровень воды и более высокая ее температура.

Эти годы благоприятны для развития коловраток родов *Conochilus*, *Keratella*, ракообразных *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*. Аналогичная картина наблюдается в теплые годы с более высоким уровнем.

В годы, отличающиеся холодным летом и резкими колебаниями температуры воды, преобладанием западного переноса, количество коловраток сокращается на порядок, в планктоне доминируют крупные холодолюбивые ракообразные: *Bosmina longispina*, *Daphnia longispina*, гетерокопа, диаптомусы и др. Ракообразные служат основной пищей планктоноядных рыб и составляют в Рыбинском водохранилище большую часть биомассы зоопланктона.

Разнообразие условий обитания гидробионтов на полигоне определило большую неоднородность распределения зоопланктона. В июле колебания биомассы ракообразных составили $0,2—2,3 \text{ г/м}^3$. На мелководных участках сублиторали (ст. 3, 4, 9, 10, 14) наблюдались биомассы зоопланктона $0,2—0,7 \text{ г/м}^3$, по руслу р. Мологи — $0,9—2,0 \text{ г/м}^3$ (ст. 3, 11, 13, 24, 25, 26), в северной части, где имеется пролив, — от $0,8$ до $2,3 \text{ г/м}^3$ (ст. 17, 18, 20, 21, 29).

Видовой состав гидробионтов на различных участках полигона существенно не различается, но соотношение видов разное.

На северной границе полигона, где водные массы Главного плеса прогреваются позже, в июле больше видов, характерных для весны и холодолюбивых: *Bosmins longispina* (до 20,5 %), *Daphnia longispina* (до 13,4 %), копепоидные стадии веслоногих (до 31 %), в значительном количестве встречаются циклопы, акантоциклопы, диапомусы, гетерокопы (ст. 6, 7, 18, 19, 29, 30). На юго-западе участка по сравнению с северными районами выше роль лимносиды, лептодоры, битотрефеса. Различается соотношение видов зоопланктеров и в зависимости от характера занимаемого биотопа. Нами были определены индексы биоценотического (I_B) сходства для всех исследованных станций, который представляет собой сумму наименьших относительных значений каждого гидробионта в пробе (Константинов, 1979). Чем выше величина индекса, тем больше сходство сравниваемых участков. В июле 1987 г. индексы биоценотического сходства колебались значительно — от 15 до 90. Это свидетельствует о гетерогенности водных масс полигона в рассматриваемый период. Более значительно однороден был биотоп пролива в северной части полигона, где I_B колебался от 64 до 90 (ст. 18, 20, 28, 29). Сходство достигается главным образом за счет веслоногих рачков. Отдельно выделяется ст. 19. Это мелководный участок, отсеченный проливом от остальной части полигона и примыкающий к району Центрального мыса. Здесь I_B низкие с колебаниями от 15 до 50. Среди зоопланктеров преобладают лимносида, сида, лептодора, битотрефес. На станции по руслу р. Мологи I_B колеблются от 61 до 77, доминируют в пробах веслоногие рачки.

Участки сублиторали севернее р. Молога имеют I_B 60—65. Наряду с веслоногими рачками здесь существенна роль лептодоры, лимносиды, битотрефеса.

Повторные съемки в конце вегетационного периода 26 IX, 1987 г. показали, что численность и биомасса зоопланктона резко сократились. Значения биомасс колебались от 0,1 до 0,8 г/м³ при средней $0,35 \pm 0,01$. Состав зоопланктона на полигоне характеризовался однородностью. В пробах из ветвистоусых рачков преобладали *Bosmina longispina* и *Daphnia longispina*, из веслоногих — диапомусы, гетерокопа и рачки копепоидных стадий. Значения I_B были преимущественно высокие (колебания от 35 до 128).

Эхосъемки, проводимые в зоне этого полигона, площадью 12×12 км², в разные годы показывают довольно большие различия в плотностях рыб, особенно большие наблюдались по максимальным показателям плотностей — от 49 до 264 кг/га (табл. 19).

В мае—середине июня плотность рыб на полигоне в 2—7 раз меньше, чем в другие летние месяцы. Это объясняется уходом производителей на прибрежные нерестилища. Рыбное население в мае—июне представлено в основном малоразмерными неполовозрелыми особями леща, синца, судака, для толщи воды обычны снеток, ряпушка, молодь карповых и окуневых рыб.

Таблица 19

Плотность рыб на полигоне в разные годы

Время исследования	Биомасса рыб, кг/га		
	max	min	\bar{x}
1984 г., конец мая	92	3—4	36
1985 г., то же	49	5	20
1982 г., июнь	57	5	23
1985 г., „	63	12	30
1986 г., „	52	0	12
1982 г., июль — август	264	15	92
1984 г., то же	158	8	70
1985 г., „ „	194	10	77
1986 г., „ „	225	26	87

В конце мая—начале июня 1985 г. основные скопления рыб располагались в средней части полигона, в русловой и прирусловой зонах (рис. 26). В верхней северной части полигона встречались отдельные обычно небольшие по размерам стаи рыб. По гидрофизическим показателям на полигоне выделялись две водные массы: стоковые воды Моложского плёса и воды Центрального плеса. Несколько различались они и по температуре. Эти различия (в пределах 0,5—1,0 °C) в весеннее время обусловлены более поздним таянием льдов в северной части полигона (Ривьер, 1988). Южная часть полигона мелководна: за пределами русла Мологи глубины обычно менее 3 м. Поэтому почти вся толща воды в этом месте подвергается ветровому воздействию, что исключает здесь длительное пребывание крупных скоплений пелагических рыб.

В начале июня начинается скат отнерестившихся производителей из нерестовых притоков. В низовьях реки Сить размножаются многие фитофильные рыбы, из массовых видов это лещ, сибец, густера, окунь. Скат рыбы из реки хорошо прослеживается по изменению плотностей рыб по трансекте от устья реки в открытое водохранилище (рис. 27). Эхосъемка в течение 5 сут показала, что высокие плотности рыб на затопленном русле притока просматриваются на расстоянии около 1 км от его устья. Это говорит о том, что плотные скопления рыб могут задерживаться на некоторое время (до нескольких дней) в более теплых речных водах. Судя по содержанию кишечников рыб, отнерестившиеся здесь интенсивно питаются. Известно, что вместе с производителями весной в нерестовые реки в массе мигрируют и неполовозрелые особи, которых привлекают теплые воды с большим объемом, чем в открытом водохранилище, кормов (Поддубный, 1972). Различия в температуре воды реки и открытого водохранилища весной достигают 4—6 °C. Уже в 1 км от устья реки плотность рыб резко уменьшается. Резкое ее уменьшение на участке выравнивания температур воды происходит за счет быстрого «рассеивания» рыбы на большой акватории. Пелагические рыбы рассосредоточив-

ваются как по русловой, так и по смежным глубоководным пойменным участкам.

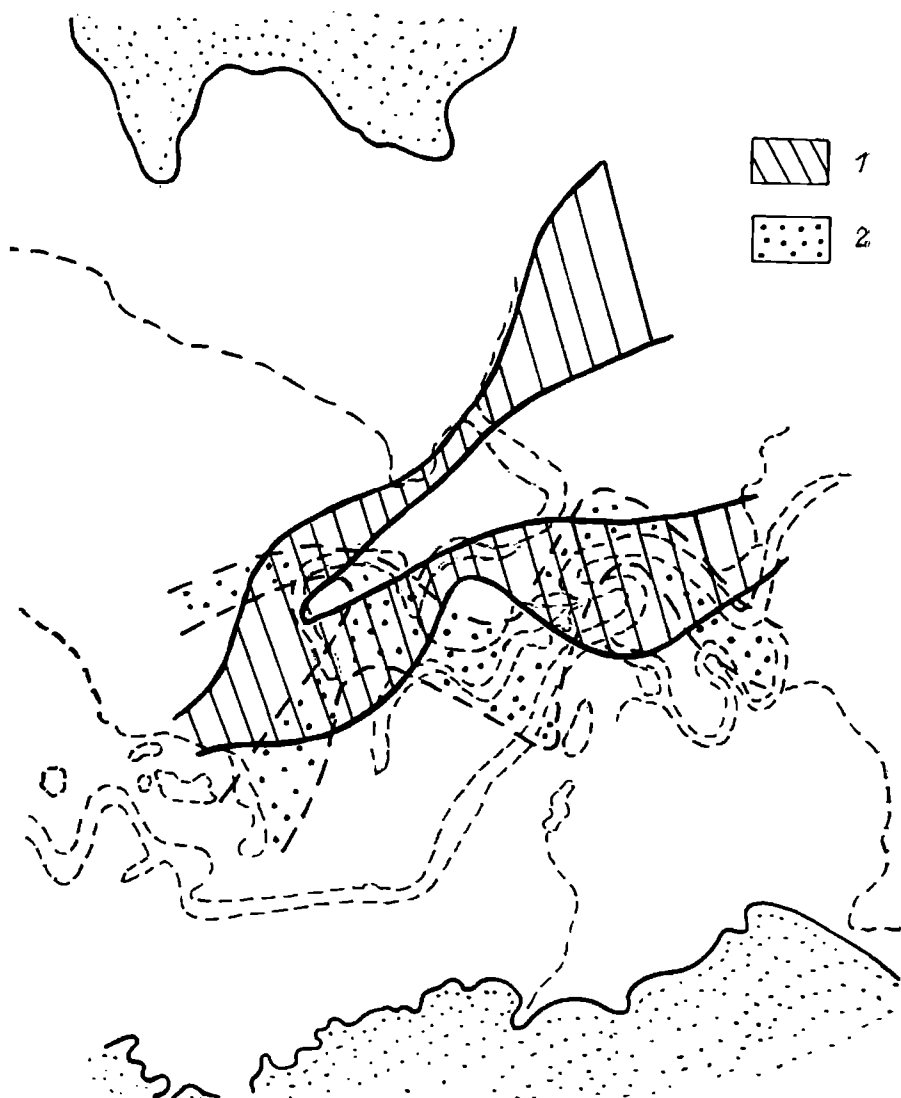


Рис. 26. Зона наибольшей плотности рыб (более 50 кг/га) в горизонтах воды 3—5 м (1) и 5—7 м (2) на большом полигоне.

С середины—конца июля плотность пелагических рыб на полигоне постепенно возрастает и достигает максимума в июле—августе. В отдельных скоплениях биомасса рыб по всей толще воды становится более 250 кг/га.

Следует отметить, что в летние месяцы наблюдавшаяся в мае разница в плотностях рыб между северной и средней зонами полигона почти не уменьшается, но в северной части рыбы имеют большие участки перемещения, чем в средней. В целом по полигону хорошо подтверждается связь распределения рыб с рельефом дна: наиболее высокие стабильные концентрации пелагических рыб приурочены к участкам с резкими изменениями рельефа дна (Поддубный и др., 1985).

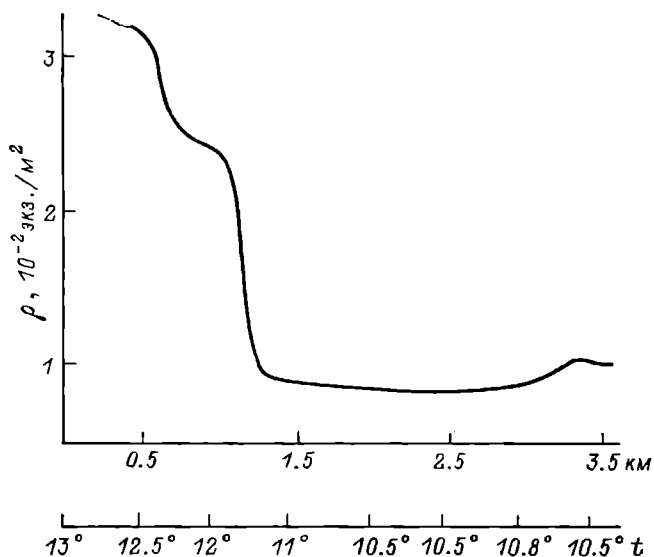


Рис. 27. Изменение плотности рыб ρ и температура воды t в устье р. Сить в мае 1986 г.

На рис. 28 представлено распределение наиболее плотных скоплений пелагических рыб по 2 горизонтам — 3—5 и 5—7 м. Видно, что зоны наибольшей плотности пелагических рыб совпадают, обычно в местах со сложным рельефом дна, а именно вблизи резких поворотов русел, их излучин. На ровных пойменных участках количество совпадений максимальных плотностей рыб в обоих горизонтах значительно меньше.

По траловым уловам и эхометрическим съемкам северная и южная части мезополигона характеризовались очень низкими плотностями придонных рыб. На свободных от затопленных лесов участках поймы, где рельеф дна был довольно однороден (перепады глубин не превышали 1—2 м на отрезке 50—70 м), улов не превышал 5—15 экз. за 20 мин траления донным тралом или 2—3 экз. на 1 сеть, выставленную на ночь. В уловах доминировал лещ, размером от 15 до 40 см, единично встречались плотва, окунь, щука. Сопоставление распределения рыб в придонном слое по эхометрическим съемкам и распределение бентоса

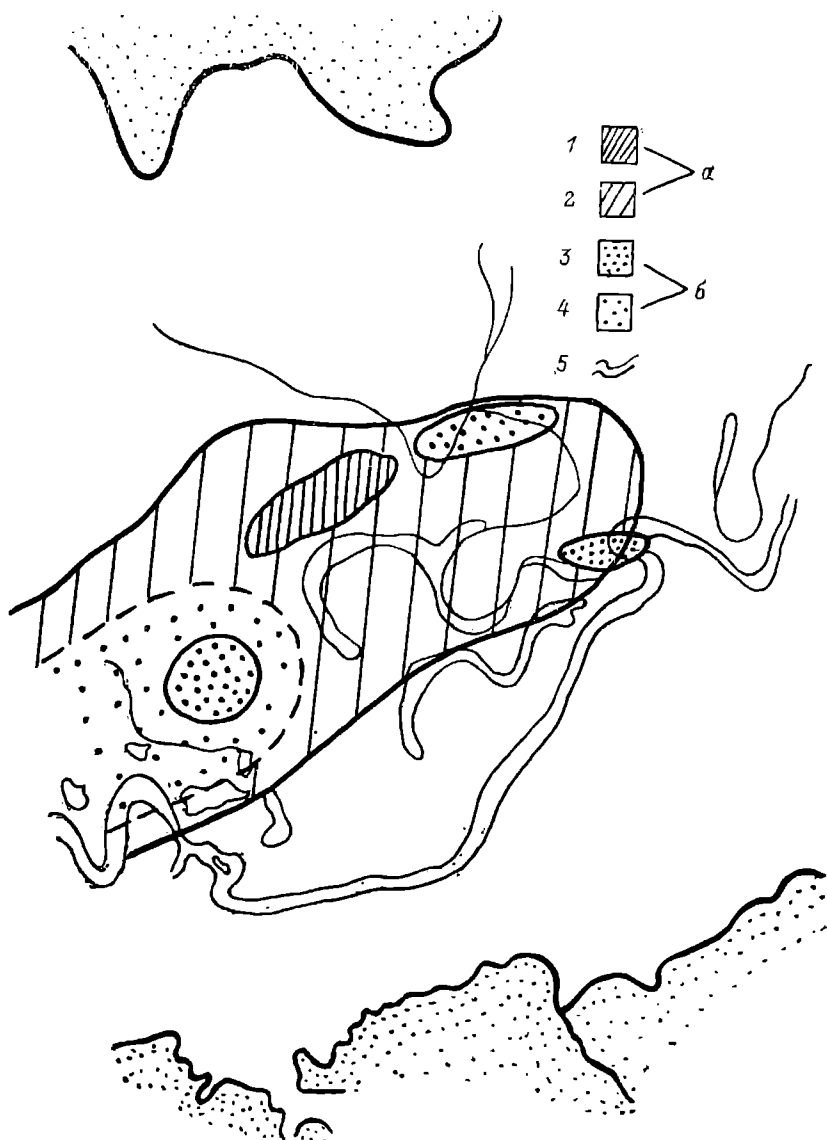


Рис. 28. Изменение зоны нахождения пелагических скоплений рыб на главном полигоне I (а) и II (б) в июне 1985 г.

1, 3 — плотность рыб более 150 кг/га; 2, 4 — плотность рыб 100—150 кг/га; 5 — русла затопленных рек и их притоков.

показали отсутствие прямой связи между этими показателями. Коэффициент корреляции в разные периоды исследований варьировал от 0,1 до 0,27. Нередко на размытых песках, где биомасса бентоса была около 1,5—2,0 г/м², эхолот регистрировал небольшие скопления рыб в придонном слое, в то время как на заиленных участках с относительно высокой биомассой бентоса (более 10 г/м²) рыба вообще часто отсутствовала. Все это говорит о том, что ровные пойменные районы в открытом водохранилище бентофаги используют в основном для транзитного перехода с одного кормового участка на другой.

Для детализации динамики пространственной структуры отдельных скоплений рыб на акватории основного полигона был разбит микрополигон размером 2,5 × 2,5 км², включавший в себя все основные элементы биотопных структур: монотонный рельеф дна в северной части, участки с остатками лесов в средней, большое количество затопленных русел бывших рек и стариц.

Для анализа пространственного распределения донных организмов здесь в июле 1986 г. и июне 1987 г. были отобраны пробы на 39—42 станциях. Средняя биомасса бентоса равнялась в июле 1986 г. 6,9 г/м², в июне 1987 г. — 8,7 г/м². Состав бентоса был практически такой же, как и на большом полигоне: олигохеты давали 78,1 % биомассы, хирономиды — 15,9 %. На одной из станций в июне 1987 г. собрана дрейссена в количестве 60 экз. с биомассой 41,5 г на пробу.

Несмотря на значительно меньшую площадь этого полигона, неоднородность распределения бентоса на нем была такая же, как и на большом. Размах колебаний биомассы по станциям был достаточно велик; в июне 1987 г. она изменялась от 0,6 до 28,4 г/м² (табл. 20), в июле 1986 г. — от 0,2 до 21,2 г/м². Коэффициент вариации биомассы хирономид для июня 1987 г. равнялся 1,34, олигохет — 0,91, общего бентоса — 0,82. Индекс агрегированности этих групп организмов был соответственно $2,78 \pm 0,68$, $1,82 \pm 0,25$ и $1,62 \pm 0,18$. Как и на большом полигоне, в июне 1987 г. в глубоководной зоне наблюдалась повышенная биомасса бентоса — 9,8 г/м² против 7,2 г/м² в мелководной зоне. Сложность пространственной структуры бентоса на микрополигоне была достаточно велика и мало отличалась в оба года отбора проб (рис. 29 а, б).

Динамику формирования структуры зоопланктонных сообществ можно проследить по 6 последовательным съемкам с 12 по 19 июня 1986 г. на 5 станциях (5 × 5 км²).

Биомасса зоопланктона в это время колебалась от 0,2 до 1,8 г/м³. В пробах преобладала *Bosmina longispina*, встречались дафнии, веслоногие рачки копепоидных стадий и взрослые. В первые 2 сут индексы биоценотического сходства (I_B) заметно стабилизировались на высоких значениях (39—84) и к концу периода наблюдений составляли 86—94.

Несмотря на неоднородную биотопную структуру, водные массы по характеру распределения зоопланктона были однообразны. Аналогичная картина наблюдалась и в сентябре, когда

Таблица 20

Бентос малого полигона

Станция	Хирономиды		Олигохеты		Прочие		Общий баланс	
	ч	б	ч	б	ч	б	ч	б
A	6	21,7	35	246,0	0	0	41	267,7
A ₁	0	0	9	18,3	0	0	9	18,3
A ₂	2	2,3	11	12,2	0	0	13	14,5
A ₃	1	1,1	34	40,0	0	0	35	41,1
A ₄	0	0	143	192,5	2	9,1	145	201,6
B	4	14,7	24	25,2	1	0,9	29	40,8
B ₁	1	1,1	26	67,2	0	0	27	69,2
B ₂	5	22,8	52	51,2	2	3,4	59	77,4
B ₃	6	96,8	91	193,5	1	1,2	98	291,5
B ₄	4	156,2	95	153,5	4	11,6	103	321,3
0	4	92,9	54	62,8	3	8,3	61	164,9
1	4	30,0	32	35,8	0	0	36	65,9
2	0	0	76	184,3	0	0	76	184,3
3	1	33,1	88	215,5	1	1,3	90	249,9
4	2	9,3	24	67,3	0	0	26	76,6
5	1	61,0	25	28,0	2	12,4	29	101,4
6	0	0	45	711,0	0	0	45	711,0
7	3	12,9	47	504,0	0	0	50	516,9
8	5	154,4	103	324,0	4	11,3	112	489,7
9	2	48,7	60	144,4	0	0	62	193,1
10	0	0	48	362,0	0	0	48	362,0
11	1	0,9	24	31,2	0	0	25	32,1
12	6	9,7	34	160,5	5	37,3	45	207,5
18	1	1,8	21	154,7	1	1,6	23	158,1
19	5	73,9	45	179,5	2	2,1	52	255,5
Д-1	3	66,5	74	204,0	0	0	77	270,5
Д-2	7	21,6	43	93,4	1	1,7	51	116,7
Д-3	6	71,5	81	197,0	1	0,8	88	269,3
Д-4	7	165,0	86	313,5	3	5,1	96	483,6
Д-5	3	4,8	42	60,3	1	1,5	46	66,6
Д-6	0	0	34	386,5	6	23,7	40	409,2
Д-7	0	0	65	126,0	1	7,2	66	133,2
Д-8	4	72,1	42	114,2	0	0	46	186,3
Д-9	1	0,9	32	61,9	0	0	33	62,8
Д-10	4	16,6	44	263,7	1	0,8	49	281,1
Д-11	0	0	6	14,5	0	0	6	14,5
Д-12	0	0	28	120,0	0	0	28	120,0
Д-13	5	21,1	27	38,6	1	3,5	33	63,2
Д-14	14	58,5	87	440,5	4	43,0	105	542,0
Среднее	3,03	34,48	49,68	169,20	1,21	4,79	53,92	208,47

съемку проводили в период осеннего пика развития зоопланктона, N изменились от 72 до 89. В пробах преобладала босмина.

В 1987 г. на полигоне съемки были проведены в мае, июне и июле. Май характеризуется слабым развитием ракообразных на всей площади полигона, биомассы которых колеблются от сотых долей до 0,2 г/м³. Доминируют *Cyclops vicinus*, *C. kollensis*, копеподитные стадии веслоногих рачков. I_B низкие с колебаниями

а

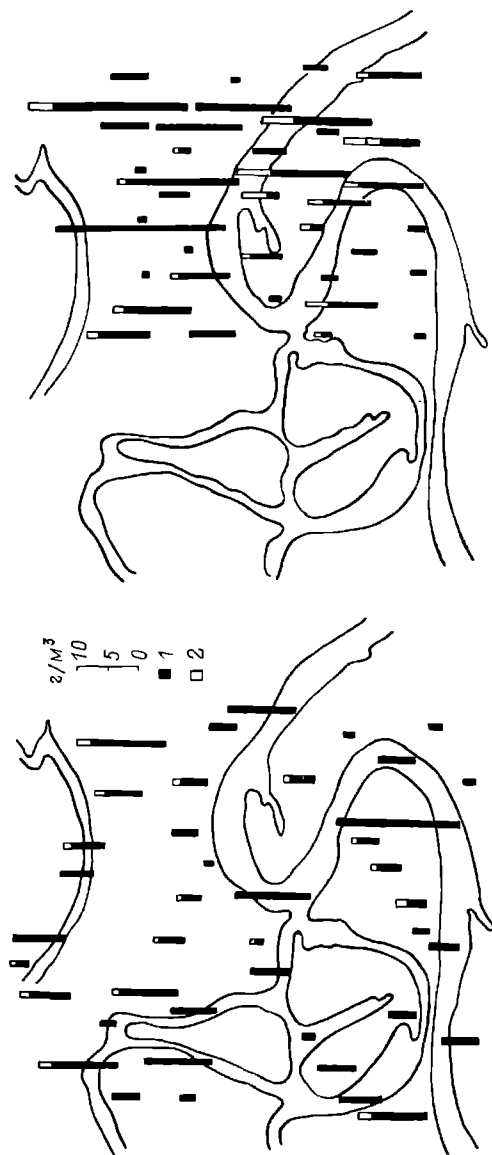


Рис. 29. Распределение биомассы бентоса на микрополигоне.
а — июнь 1986 г., б — июнь 1987 г.; 1 — олигохеты, 2 — личинки хирономид и пр.

от 4 до 95 на станциях 18 и 19 за счет преобладания циклопов. Распределение рачков агрегированное, индекс агрегированности Ллойда — 15. В июне зоопланктон имел вид весеннего, преобладали холодолюбивые формы. I_B были низкие, и сходные по характеру зоопланктонные сообщества не выделялись. В июле I_B уже были довольно высокими, участок русла Мологи ($I_B = 96$) хорошо отличался от сублиторали ($I_B = 36 \dots 41$).

Исследования рыбной части сообщества на микрополигоне свидетельствуют о неравномерности в распределении рыб и видовой неоднородности даже на таком малом участке. Наблюдения в течение 3 лет за видовым разнообразием, количеством рыб, их плотностью позволили, как и по биомассе бентоса, четко выделить два типа биотопов: толщу воды над бывшими руслами рек (в данном случае Мологи и Яны), включая углубления дна над старицами, и толщу воды в сублиторали с глубинами менее 10 м над затопленными пашнями и лесами.

Таблица 21

Характеристика пелагических уловов по показателю „постоянство“

Вид	I тип биотопа				II тип биотопа			
	Горизонт по вертикали, м							
	2—4	5—7	8—12	дно	2—4	4—6	дно	
Снеток	П	П	П	О	Д	П	О	
Ряпушка	П	Д	Д	О	Д	П	О	
Судак	Д	П	П	С	О	П	П	
Окунь	О	С	С	С	С	С	П	
Ерш	О	О	О	П	О	О	Д	
Синец	Д	Д	Д	С	О	О	П	
Плотва	С	С	С	О	С	Д	О	
Лещ	О	С	П	П	О	Д	П	
Чехонь	О	Д	С	О	О	О	Д	
Число рыб на 1 траление	629	268	1219	34	352	418	109	

Примечание. Здесь П — постоянные виды (встречаются более чем в 50 % выборок); Д — дополнительные виды (в 25—50 % выборок), С — случайные виды (менее чем в 25 % выборок); О — вид в уловах отсутствует.

На биотопе первого типа по количественному и качественному составу уловов можно выделить 4 горизонта: 0—2 м, 2—4 м, 5—7 и 8—12 м. В самом верхнем слое ловятся личинки и сеголетки различных видов рыб. Ниже 2 м встречаются одновидовые скопления или их смесь. Для характеристики видового состава использован показатель постоянства по Р. Дажо (Dago, 1975). Из 8 видов, пойманных на обследованном биотопе, в каждом отдельном горизонте постоянно встречаются 2—4 вида. Снеток постоянен в уловах по всей толще. Соотношение остальных видов — молодь судака, синца, леща — меняется по направлению от верхнего гори-

зонта к нижнему (табл. 21). У дна постоянно встречаются только бентофаги — лещ и ерш.

На биотопах второго типа в уловах обнаружены 6 видов рыб. В слое воды от 2 до 4 м их состав непостоянен (см. табл. 21) и по показателю „постоянство“ представлен только добавочными (снеток, ряпушка) и случайными видами (окунь, плотва). Ниже 4 м уловы более разнообразны. Из 6 видов рыб 3 постоянно присутствуют в этом горизонте (ряпушка, снеток, судак).

Придонное сообщество рыб представлено также 6 видами, из которых 4 (лещ, синец, окунь, судак) постоянно присутствуют в биоценозе.

Основу уловов рыб в толще воды составляют особи длиной от 40 до 290 мм с модальной группой в уловах 80—100 мм, представленной снетком и ряпушкой. В июле—августе размеры модальной группы уменьшились до 40—60 мм в связи с резким возрастанием в уловах доли сеголетков снетка и ряпушки. В средних и придонных горизонтах наряду со снетком и ряпушкой держатся молодь и взрослый синец размером 130—290 мм (табл. 22). Наиболее часто встречаются особи длиной 200—260 мм.

Размерный состав рыб на полигонах хорошо подтверждается машинным анализом эхозаписей. Так, осенью основу пелагических скоплений здесь составляют разновидовые особи размером 30—50 мм (табл. 23).

Показатель энтропии уловов, отражающий видовое разнообразие уловов с учетом численности каждого отдельного вида, в разных горизонтах колеблется от 0 до 1,45 бит на русле, 0—1,32 бит — на пойме. При этом ситуация, когда энтропия минимальна и равна или близка к 0 (уловы состоят из одного вида), на глубинных участках отмечается в 28 %, на пойме в 50 % тралений при средней величине этого показателя соответственно 0,67 и 0,45 бит.

Такая закономерность видового разнообразия сохраняется все лето. На пойме энтропия уловов колеблется от 0,05 до 0,69 (средняя 0,46), на русле — 0,01—1,66 бит при средней 1,06. Некоторое превышение средней и максимальной энтропии уловов на русле свидетельствует о более сложном здесь видовом составе и о более равномерном вкладе каждого вида в общий улов.

Суммарные данные по траловым уловам дают общую картину количественного распределения рыб в толще воды. Над глубинами более 12 м 63 % численности всех выловленных рыб приходится на горизонт 10—12 м, из них более 80 % составляет ряпушка, 23 % сосредоточено в горизонте от 2 до 4 м и представлено главным образом снетком. В среднем горизонте (5—7 м) отловлено всего 14 % рыб также с преобладанием снетка. На участках полигона, где глубины не превышают 10 м пелагические виды сосредоточены в слое воды 2—6 м и на 89 % состоят из снетка.

В общем виде распределение рыб на микрополигоне характеризуется уменьшением плотности рыб по направлению с юга на

Размерная характеристика траловых уловов

Горизонт, м	Русло			Пойма		
	длина, мм		Вид	длина, мм		Вид
	колебание	средняя		колебание	средняя	
Июнь 1986 г.						
2—4	48—138	88,0	Снеток, ряпушка	42—119	96,0	Снеток, ряпушка
5—7	65—132	87,9	Снеток, молодь судака	140—180	160,0	Плотва
8—10	160—240	191,1	Судак, синец	80—100	92,0	Ряпушка
	67—125	90,0	Синец, молодь судака	120—200	162	Плотва
	200—290	243,0	Синец	—	—	—
Июль 1987 г.						
4—6	23—49	33,5	Сеголетки окуня, судака	65—168	100,5	Снеток, ряпушка
6—8	22—49	33,2	Сеголетки судака, окуня	18—43	19,4	Сеголетки судака
	60—130	96,7	Снеток, ряпушка	—	—	—
8—10	215—250	228,0	Окунь, судак	65—142	98,6	Снеток, ряпушка
	61—108	83,4	Снеток	—	—	—
	140—270	188	Синец, судак	—	—	—

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

Таблица 23

Плотность рыб на микрополигоне

Номер трансекты	13 IX			14 IX		
	Плотность рыб, экз/га					
	>20 см	10—20 см	<10 см	>20 см	10—20 см	<10 см
1	355	513	4 384	0	2 518	20 757
2	318	2 194	22 084	100	1 859	16 215
3	268	1 822	21 633	400	2 778	24 589
4	572	2 082	15 917	636	840	15 689
5	0	2 780	18 511	613	2 557	20 600
6	465	3 229	22 812	243	1 874	15 257
7	579	1 290	16 658	601	2 550	19 609
8	600	3 409	21 695	186	2 116	27 761
9	97	1 181	19 697	623	3 373	21 200
10	453	1 784	17 829	429	4 829	17 707
В среднем по размерным груп- пам	370	2 028	18 122	383	2 529	19 938
В среднем по всем рыбам		20 520			22 850	

север. Во все периоды наблюдений плотность рыб и размеры их скоплений были выше в нижней части микрополигонов, где более сложен рельеф дна и более разнообразны биотопы. Здесь в июне формируются скопления пелагических рыб, состоящие из отдельных стай. Плотность рыб в стаях, по расчетным данным эхоинтеграции, составляет 10—50 экз/м³ (снеток) и 3—15 экз/м³ (ряпушка). Размеры стай варьируют от 2—5 до 15—20 м по горизонтали и 0,5—2,5 м — по вертикали. Численность рыб в стаях снетка — 400—10 000 экз. Структура стай очень четкая, хорошо регистрируется эхолотом и эхоинтеграторами. Размеры ее в некоторой степени определяются общей численностью рыб в скоплениях. При малых плотностях стаи более разобщены между собой и меньше по размерам. При плотности рыб 50—100 кг/га стаи сливаются в длинные лентовидные образования, располагаемые вдоль наибольших глубин.

В сентябре 1985 г. на микрополигоне были проведены исследования изменений плотности и размерного состава пелагических рыб в течение 2 сут. В табл. 23 приведена плотность рыб 3 размерных групп на 10 трансектах. Видно, что вариации плотностей на каждой трансекте относительно большие, но в среднем по полигону гораздо меньше: по первой группе рыб 370—383, второй — 2028—2529 и третьей — 18 122—19 938 экз/га. Это говорит о том, что плотность рыб в целом за эти 2 сут существенных изменений не претерпела. А внутривидовые изменения плотностей по отдельным трансектам позволяют оценить локальные перемещения. Более четко это видно по гистограммам частот встречаемости рыб

разных размеров (рис. 30), которые показывают изменения размерного состава в значительных пределах.

Так, на отдельных трансектах, расстояние между которыми всего 200 м, за несколько часов произошла замена скоплений одноразмерных рыб (снеток или молодь судака) на скопления более крупных рыб (ряпушка, синец, неполовозрелый лещ). Расстояние между скоплениями варьирует от 10—30 до 300—400 м.

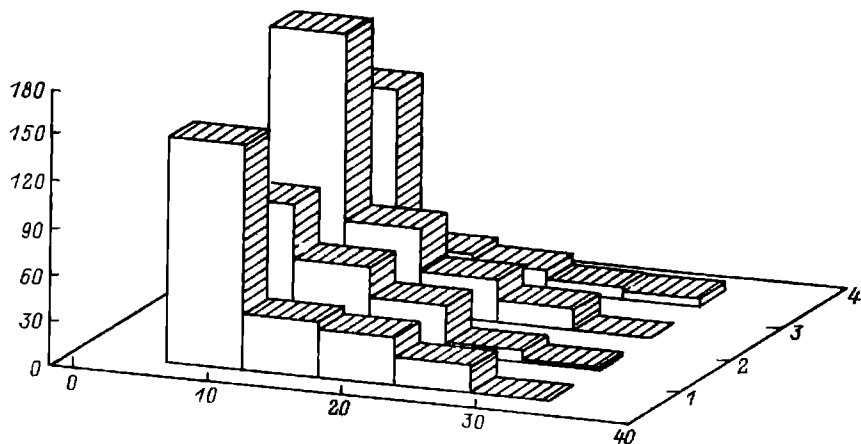


Рис. 30. Размерный состав рыб.

1—4 — номера галса. По оси ординат — количество, экз/га; по оси абсцисс — размер рыб, см.

Скопления одноразмерных мелких рыб, преимущественно состоящие из снетка, нередко чередуются с большими стадами разноразмерных, по-видимому, разновидовых рыб или стаями крупных рыб.

В темное время суток плотность крупных рыб возрастает примерно в 1,5 раза в связи с вертикальной миграцией леща и синца из придонных слоев. Сравнение биомассы и плотности рыб, рассчитанных разными методами (табл. 24), показало, что различия по гидроакустическим съемкам (типовая методика и компьютерный анализ) относительно небольшие (281 и 334 кг/га) и составляют менее 20 %, в то время как по траловым уловам биомасса рыб по разным размерным классам существенно отличается от данных эхосъемки. По первой группе рыб (размером менее 10 см) это 91 и 147 кг/га, по второй (10—20 см) — 146 и 49, по третьей (более 20 см) — 44 и 176 кг/га. Суммарные же биомассы рыб, рассчитанные разными методами, различаются не столь существенно (281 и 372 кг/га), примерно на 30 %.

По гидроакустическим съемкам средняя биомасса рыб на микрополигоне варьировала в больших пределах — от 25—30 до 400 кг/га, но сезонная динамика была общей для района: наименьшие показатели в мае—июне, наибольшие в июле—августе.

Эхосъемки через каждые 2—6 ч показали, что как в штилевую, так и в ветреную погоду можно выделить направления смещения отдельных скоплений рыб. Эти направления самые различные. Иногда все зафиксированные на микрополигоне скопления

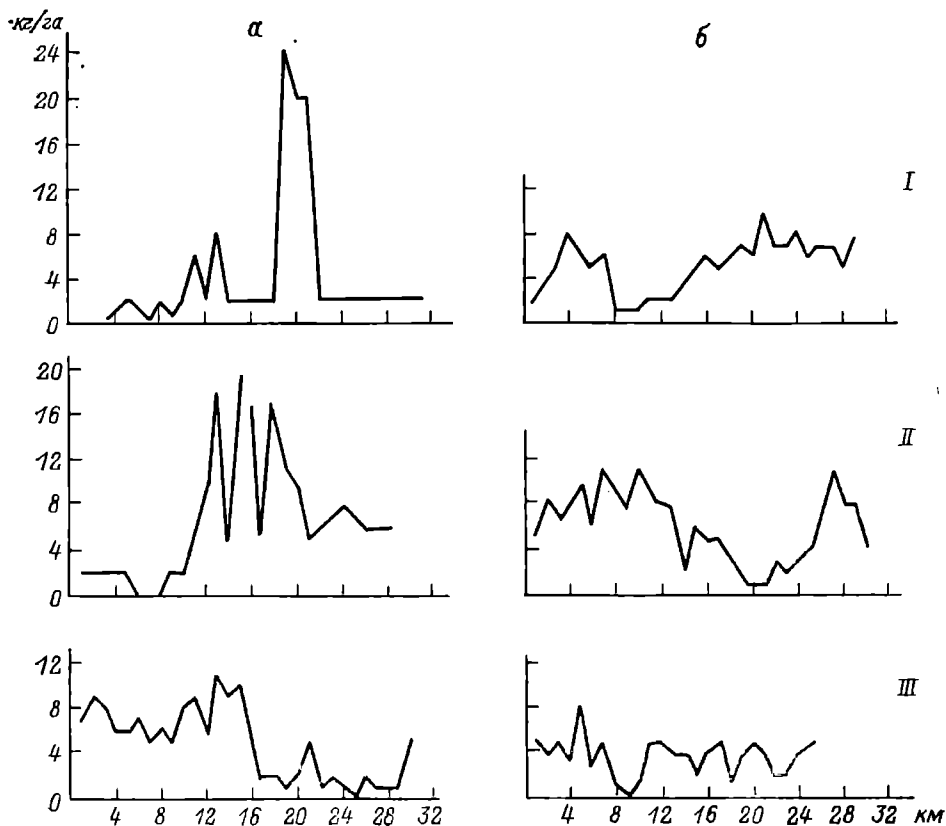


Рис. 31. Изменение плотности рыб (м) на 2 смежных (а, б) трансектах микрополигона по трем горизонтам воды.

I — 3—5 м; II — 5—7 м; III — 7—10 м. По оси ординат — кг/га; по оси абсцисс — расстояние, км.

синхронно перемещаются в одном направлении. Чаше же направления движения даже смежных группировок сильно различаются. Скорость перемещения варьирует от 0,1 до 0,5 км/ч.

При использовании пятиканального эхоинтегратора СИОРС с разделением рыб по 3 горизонтам (3—5, 5—7 и более 7 м) плотность рыб в них заметно различается (рис. 31). Зоны максимальных плотностей (в скоплениях) рыб по разным горизонтам не совпадают из-за их различного видового состава. Перемещения различных скоплений рыб даже в смежных горизонтах могут сильно различаться и по направлению и по скорости движения.

Таблица 24

Биомасса рыб, рассчитанная разными методами

Используемый метод	Плотность и биомасса рыб			
	<10 см	10—20 см	>20 см	Все особи
Компьютерный анализ по схеме Линдема	$\frac{22\ 783}{91}^*$	$\frac{11\ 265}{146}$	$\frac{486}{44}$	$\frac{34\ 534}{281}$
Типовая методика СИОРС по горизонтам воды:				
4—7 м	—	—	—	$\frac{—}{177}$
7—9 м	—	—	—	$\frac{—}{43}$
9—11 м	—	—	—	$\frac{—}{114}$
вся толща воды	—	—	—	$\frac{—}{334}$
По траловым уловам (коэффициент уловистости 0,1)	$\frac{36\ 988}{147}$	$\frac{3768}{49}$	$\frac{1961}{176}$	$\frac{40\ 054}{372}$

Примечание. Над чертой — численность экз./га, под чертой — биомасса кг/га. Средняя навеска рыб оценена по уловам, для рыб первой группы — 4 г, второй — 13 г, третьей — 90 г.

Автономность скоплений наиболее четко отмечается в штиль, при усилении ветра вариации направленности и перемещений уменьшаются.

Распределение кормовых организмов и рыб в Волго-Камском плёсе Куйбышевского водохранилища

До зарегулирования Волги в границах Куйбышевского водохранилища обитало 49 видов рыб (Лукин, 1961). Наиболее массовыми были лещ, щука, синец, плотва, язь, окунь, уклей. После образования водохранилища из ихтиофауны выпали 10 видов проходных рыб, на пути нерестовых миграций которых плотины встали неопреодолимым препятствием. Все 10 видов этих рыб (осетровые, лососевые и сельдевые) имели промысловое значение. В то же время в водохранилище из южных районов проникла и получила массовое развитие тюлька, а из северных районов снеток, численность которых в водохранилище невелика.

Кроме того, предпринимались попытки акклиматизировать новые виды (толстолобик, угорь, белый амур, пелядь), но массового распространения эти рыбы пока не получили.

В наших контрольных уловах отмечено 16 видов рыб. По данным ихтиологической съемки в июне 1989 г., в районе полигона наибольшую численность составила тюлька — 61,5 %. Далее следует лещ (10,7 %), синец (8,8 %), чехонь (8,8 %), стерлядь (6,3 %), судак и берш (1,8 %). Оставшиеся 2,1 % составили такие виды, как ерш, белоглазка, сом, окунь, укля, плотва, густера, щука, снеток. По массе преобладал в улове лещ (52,1 %), затем стерлядь (10,7 %), чехонь (10,1 %), сом (9,9 %), судак (6,5 %), синец (6,2 %), щука (2,8 %), тюлька (1 %), оставшиеся 0,7 % составили белоглазка, плотва, густера, укля, окунь, ерш (расчет проведен на основании средневзвешенного улова). Размерный состав наиболее ценных видов рыб и соотношение видов в уловах на разных участках приведены в табл. 25 и 26.

В конце августа—начале сентября в районе полигона резко возросла численность тюльки. За 10 мин тралового лова в горизонтах от 2 до 5 м отлавливалось до 5 кг (около 1000 экз.) тюльки. Преимущественно это были отнерестившиеся особи в возрасте + 2—3, размером от 58 до 90 мм, в среднем 70 мм при средней навеске 4,7 г. Но уже в конце сентября плотность тюльки здесь резко упала, видимо, за счет ее миграции в более нижние участки. Различалась в августе—сентябре и размерная структура

Таблица 25

Размерный состав наиболее массовых видов рыб в июньских и сентябрьских уловах

Вид	Длина тела, см	Число рыб, экз.	Доля в улове, %	Вид	Длина тела, см	Число рыб, экз.	Доля в улове, %
И ю н ь							
Чехонь	10—15	2	4	Стерлядь	10	0	0
	16—20	7	12		11—20	19	18
	21—25	28	50		21—30	5	5
	26—30	16	29		31—40	58	55
	31—35	3	5		41—50	23	22
Синец	10—15	18	41	С е н т я б р ь			
	16—20	15	34	Лещ	10	243	86,8
	21—25	10	23		11—20	9	3,2
	26—30	1	2		21—30	20	7,1
	31—35	0	0		31—40	8	2,9
Лещ	10	9	7	Стерлядь	10	0	0
	11—20	20	15		11—20	0	0
	21—30	54	39		21—30	4	18
	31—40	49	36		31—40	18	82
	41—50	5	3				

Таблица 26

Уловы донным тралом на различных участках полигона, %

Вид	Затопленное русло Камы		Затопленное русло Волги
	ст. 1—2	ст. 8	ст. 10—11
Лещ	80,0	66,7	9,3
Стерлядь	6,0	16,7	76,5
Белоглазка	6,0	0	2,4
Судак	6,0	0	1,2
Ерш	0	8,3	7,0
Сом	2,0	8,3	1,2
Синец	0	0	1,2
Щука	0	0	1,2

скоплений леща. Повысилась доля младшевозрастных групп (в размере до 10 см), которые и составили основу улова в придонных горизонтах (86,8 % от общего вылова рыбы, табл. 25).

Количество стерляди в сентябрьских уловах на исследуемом полигоне было заметно меньше, чем в июне, при этом в уловах отсутствовали как младшевозрастные, так и старшевозрастные особи. Преобладали рыбы размером 31—40 см. В конце августа—начале сентября отмечались высокие плотности стерляди на русловых участках р. Камы, в 30—40 км выше места слияния русел. Особенно высокие концентрации этих рыб приходились на участки с глубинами более 13—15 м. Здесь отлавливались все размерные группы стерляди:

Длина тела, см	Число рыб, экз.	Доля в улове, %
10—20	88	54
31—40	35	21,5
21—30	32	19,6
Более 40	8	4,9

Нагульный ареал стерляди, видимо, включает все русловые участки Камы до места впадения в Волгу и нижний район русла Волги.

В октябре на русловых участках отлавливалась стерлядь всех возрастных групп примерно в равном соотношении, а в скоплениях леща преобладали особи размером 11—20 и 21—30 см. Мелких рыб по сравнению с сентябрем было относительно немного.

Исходя из этих данных, можно сказать, что основу нагульных скоплений рыб в придонных горизонтах воды составляют 2 наиболее ценных в промысловом отношении вида — лещ и стерлядь.

Судя по высокой упитанности (для леща коэффициент упитанности по Кларк составляет 1,9), жирности и индексу наполнения кишечника, все бентосоядные рыбы интенсивно откармливаются весь летний период. Этому способствуют хорошо кормовые усло-

вия: высокая биомасса бентоса, большой процент среди бентических организмов хирономид.

В связи с тем что размерно-возрастной состав массовых видов рыб меняется во времени, влияние, которое они оказывают на кормовую базу этого района, неоднозначно. Летом и осенью стерлядь длиной более 30 см в основном питается личинками хирономид и моллюсками рода *Sphaerium*. В кишечниках более крупных особей увеличивается доля моллюсков, составляя у отдельных крупных особей более 90 % по массе. Мелкая стерлядь длиной до 20 см питается преимущественно зоопланктоном.

В пище лещей размерных групп 21—30 и 31—40 см, которые преобладали в летних уловах, ведущая роль принадлежит олигохетам, второе место занимают личинки хирономид. Соотношение этих 2 групп организмов в кишечниках соответствует их количественному соотношению в бентосных пробах.

В сентябре на этих биотопах увеличивается доля мелкого леща размером менее 10 см. Осенний рацион этих рыб состоит как из донных, так и планктонных животных, соотношение которых по массе примерно одинаково, в то время как более крупные особи (более 20 см) продолжают, так же как и летом, питаться донными животными, соотношение которых в пищевом комке рыб соответствует составу бентосных проб.

Гидроакустические и траловые съемки показали большие вариации плотности рыб, подчас отличающиеся более чем на порядок даже на малых акваториях как экспериментального полигона,

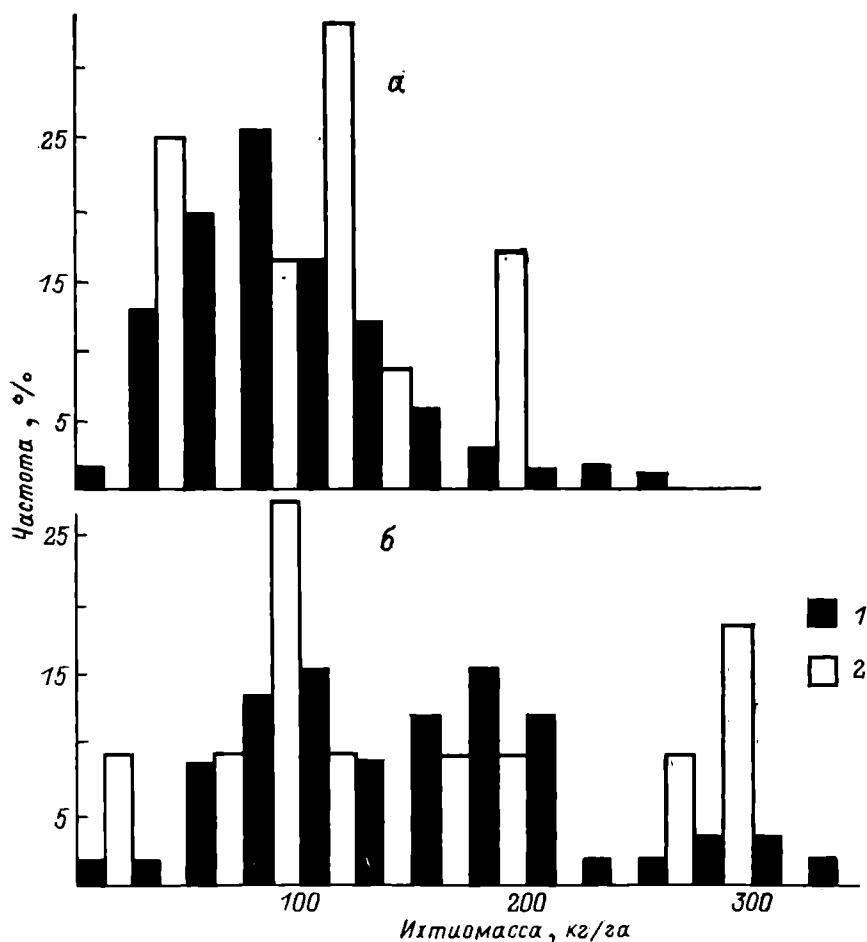
Таблица 27

Плотность рыб и ее изменения по глубине на полигоне Камское устье в июне 1989 г. при интервале интегрирования 0,45—0,6 км

Глубина участков, м	Количество отсчетов	Средняя ихтиомасса, кг/га	Коэффициент вариации	„Показатель пятнистости“ Ллойда	Коэффициент агрегированности D
5—10	253	97,48±2,97	0,48	1,22±0,02	22,91
10—15	49	154,45±8,81	0,44	1,19±0,04	29,70
15—20	111	220,16±7,97	0,38	1,14±0,02	31,99
20—25	34	222,06±16,79	0,44	1,19±0,05	43,16

Сравниваемые глубины	Критерий Колмогорова — Смирнова		Критерий Стьюдента	
	λ	P	t_{St}	P
5—10 и 10—15 м	2,67	0,00001	6,12	0,0005
5—10 и 15—20 м	5,97	0,00001	14,43	0,0005
5—10 и 20—25 м	3,36	0,00001	7,31	0,0005
10—15 и 15—20 м	2,11	0,0005	5,53	0,0005
10—15 и 20—25 м	1,91	0,005	3,56	0,0005
15—20 и 20—25 м	0,49	0,99	0,10	0,95

так и на смежных с ним участках плёса. Это вполне обычная картина для большинства водохранилищ (Малинин и др., 1987) и объясняется пятнистым распределением рыб, расслоением их по глубине, и, конечно, активными нагульными перемещениями внутри наиболее кормных участков.



Достаточно очевидно (табл. 27), что с увеличением общей глубины участков происходит возрастание плотности рыбного населения в показателях массы рыб на единицу площади. Различия плотностей рыб на участках с разной глубиной статистически достоверны на высоком уровне значимости для всех случаев, кроме глубин 15—20 и 20—25 м.

Графическое сопоставление плотности рыб по тем же диапазонам глубин с использованием данных прямого учета и метода скользящего осреднения с радиусом 5 отсчетов еще более четко

показывает зависимость ихтиомассы рыб от глубины участка: в имеющемся диапазоне глубин с их увеличением возрастает средняя плотность рыб.

Сравнение плотностей рыб на полигоне и смежном с ним участке Камы показывает, что существенных различий в плотностях рыб в дневное время нет (рис. 32), если сравнивать между собой

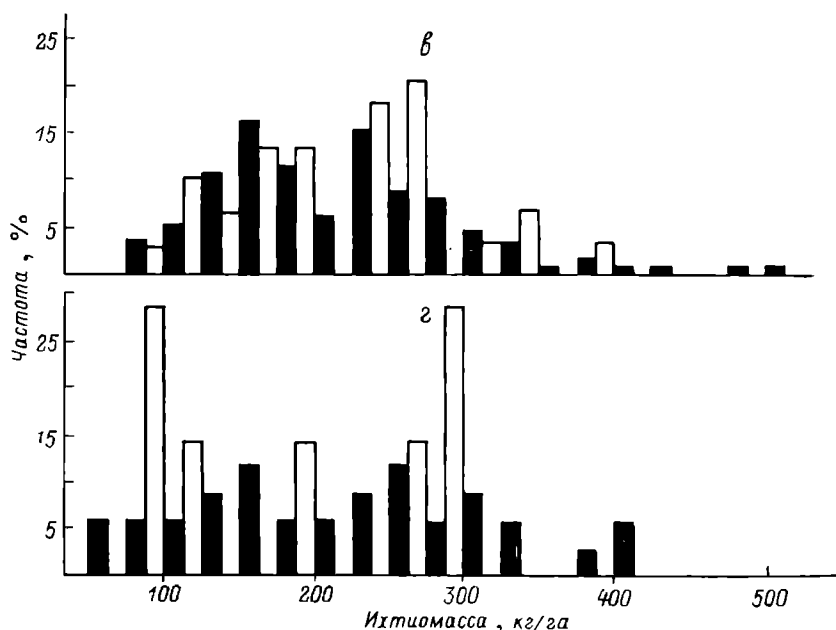


Рис. 32. Вариационные ряды плотностей рыб на участках с разной глубиной на полигоне (1) и на смежной акватории Волго-Камского плёса (2).

Глубины: а) 5–10 м, б) 10–15 м, в) 15–20 м, г) >20 м; по оси абсцисс — ихтиомасса, кг/га; по оси ординат — частоты, %.

участки с одинаковыми глубинами. Значения критерия Колмогорова—Смирнова для плотностей рыб составили: на участках глубиной 5–10 м — 0,609; 10–15 м — 0,612; 15–20 м — 0,417, 20–25 м — 0,610, т. е. ряды распределения плотностей рыб весьма сходны между собой (уровень вероятности различия низок, $P = 0,9 \dots 0,95$). Но общие ряды плотностей рыб даже на смежных участках могут существенно различаться (критерий Колмогорова—Смирнова $\lambda = 1,46$, уровень вероятности различий $P < 0,05$). Так, средние плотности рыб на одном участке вблизи слияния русел составили $143,90 \pm 4,02$ кг/га при коэффициенте вариации 0,60, „показатель пятнистости“ Ллойда $1,35 \pm 0,03$, а на смежном с ним участке соответственно $176,91 \pm 11,42$ кг/га, 0,50, $1,24 \pm 0,05$. Средняя плотность рыб на втором участке была достоверно выше (критерий Стьюдента $t_{SI} = 2,77$, уровень значи-

мости различий $P < 0,005$). Более высокая средняя плотность рыб здесь объясняется тем, что в общих для всех глубин вариационных рядах плотностей рыб неодинаково представлены участки с различной глубиной. Занижение средней плотности вблизи слияния русел произошло вследствие того, что в общем вариационном

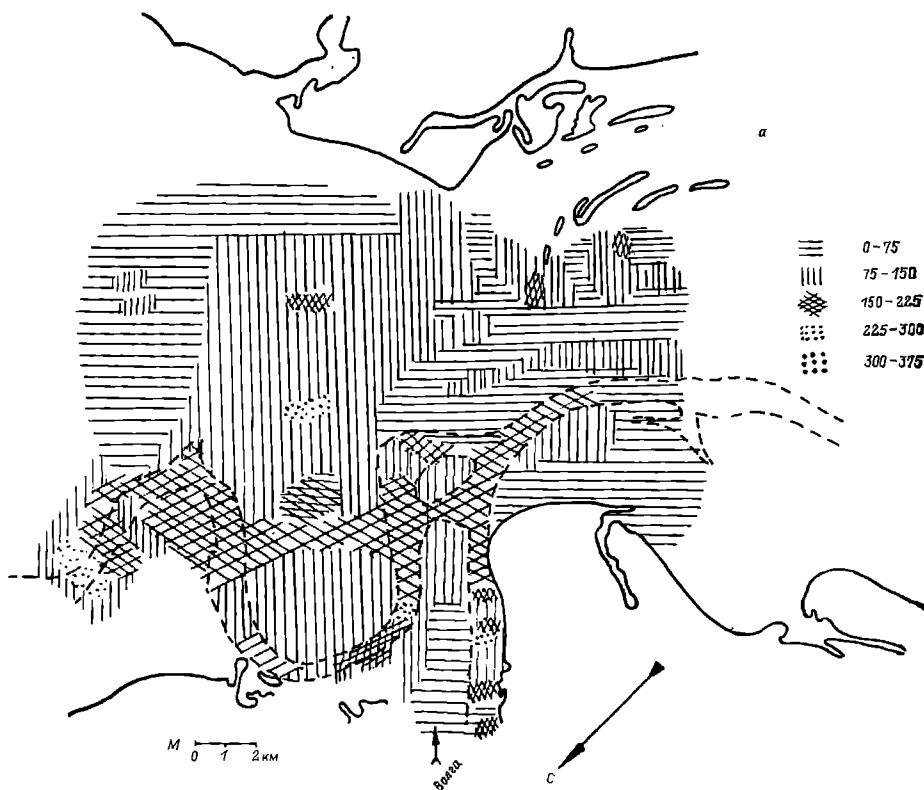


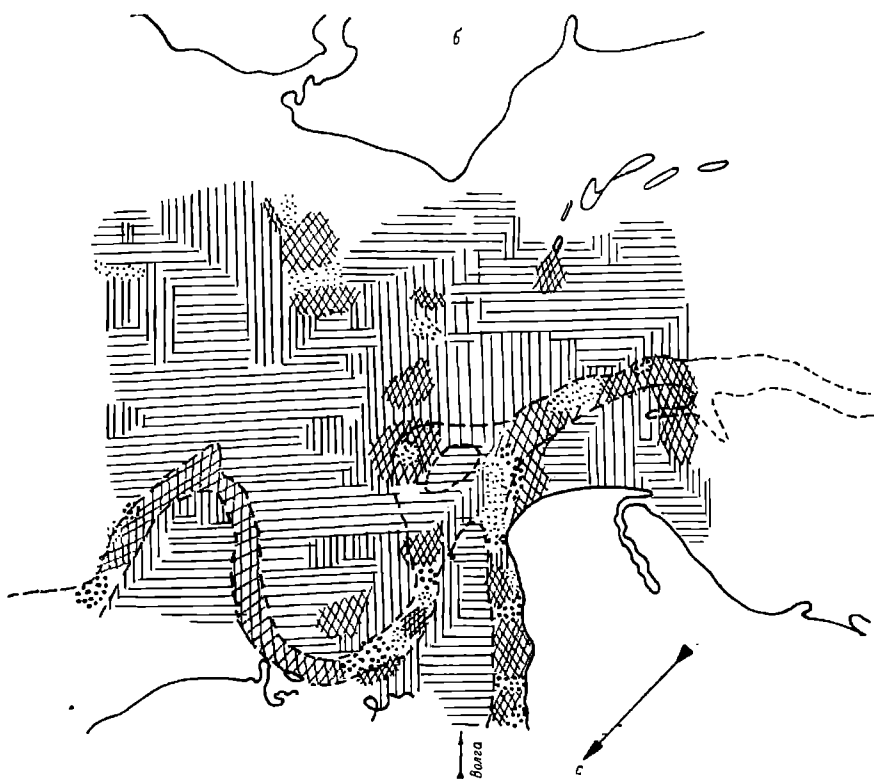
Рис. 33. Карта-схема распределения
а — 13 VI 89;

ряду плотностей рыб преобладали данные для малых глубин с небольшими плотностями рыбного населения (табл. 28).

По результатам двух съемок в июне построены карты пространственного распределения рыб (рис. 33 а, б), показавшие его неравномерность, связанную в первую очередь с батиметрическими особенностями полигона. На значительной площади плотности рыб были небольшие, и лишь на участках с глубиной более 15 м (затопленные русла рек) намного выше, чем на затопленной пойме. Четкая гетерогенность распределения рыб сохранилась и во время осенних съемок.

В табл. 28 представлены результаты расчетов плотностей рыб в абсолютных показателях их численности на единицу площади

в Волго-Камском плесе в дневное и ночное время 1—2 IX 1989 г. Различия на одном и том же участке в разное время суток довольно высоки (в 2—5 раз), так как ночная съемка более полно учитывает донных рыб, совершающих вертикальные миграции при понижении освещенности.



плотностей рыб (кг/га) в дневное время.

6 — 14—17 VI 89.

Осенью в районе слияния русел Волги и Камы плотность рыб обычно выше, чем на смежных участках по руслу как Волги, так и Камы. При этом особенно высока она в придонных горизонтах: ночью в районе слияния русел — $0,11 \cdot 10^4$ экз/га, на смежных участках — $0,09$ и $0,009 \cdot 10^4$ экз/га, днем — соответственно $0,04$ — $0,05 \cdot 10^4$ экз/га и $0,012$ — $0,028 \cdot 10^4$ экз/га. Судя по уловам, основу рыбного населения в придонных слоях составляют наиболее ценные виды — лещ и стерлядь (табл. 29).

Плотность пелагических рыб (горизонты от 3 до 8 м) в районе полигона также была выше. Основу этих рыб составляли тюлька и разновидовая молодь, размером менее 5—7 см.

Таблица 28

Средняя плотность рыб (10^4 экз/га) в различных горизонтах воды
1—2 IX 1989 г.

Район	Горизонт, м	Средняя арифметическая и стандартная ошибка	Средне-квадратическое отклонение	Коэффициент вариации	Количество отсчетов
Светлое время суток					
10 км выше полигона по руслу Волги	3—4	$0,26 \pm 0,07$	0,27	1,0	17
	4—5	$0,12 \pm 0,06$	0,24	2,0	17
	5—6	$0,02 \pm 0,004$	0,014	0,76	17
	6—8	$0,016 \pm 0,004$	0,016	1,0	17
	> 8	$0,012 \pm 0,003$	0,01	0,85	17
Западная часть полигона	3—4	$0,26 \pm 0,06$	0,26	1,0	17
	4—5	$0,10 \pm 0,03$	0,14	0,4	17
	5—6	$0,008 \pm 0,002$	0,009	1,1	17
	6—8	$0,02 \pm 0,005$	0,02	1,1	16
	> 8	$0,04 \pm 0,007$	0,03	0,71	16
Восточная часть полигона	3—4	$0,25 \pm 0,03$	0,13	0,52	16
	4—5	$0,22 \pm 0,04$	0,16	0,73	16
	5—6	$0,03 \pm 0,005$	0,02	0,58	16
	6—8	$0,08 \pm 0,02$	0,07	0,84	16
	> 8	$0,05 \pm 0,01$	0,06	1,2	16
10 км ниже полигона по руслу Волги	3—4	$0,04 \pm 0,01$	0,06	1,5	17
	4—5	$0,01 \pm 0,005$	0,02	2,1	17
	5—6	$0,002 \pm 0,001$	0,004	1,9	17
	6—8	$0,007 \pm 0,002$	0,009	1,3	17
	> 8	$0,028 \pm 0,006$	0,02	0,79	17
10 км выше полигона по руслу Камы	3—4	$0,21 \pm 0,04$	0,18	0,84	16
	4—5	$0,08 \pm 0,02$	0,09	1,2	16
	5—6	$0,008 \pm 0,005$	0,018	2,2	16
	6—8	$0,018 \pm 0,004$	0,014	0,76	16
	> 8	$0,017 \pm 0,004$	0,015	0,88	16
Темное время суток					
10 км выше полигона (по руслу Волги)	3—4	$0,51 \pm 0,01$	0,25	0,49	15
	4—5	$0,31 \pm 0,05$	0,19	0,60	15
	5—6	$0,11 \pm 0,02$	0,07	0,62	15
	6—8	$0,3 \pm 0,07$	0,25	0,81	14
	> 8	$0,09 \pm 0,02$	0,07	0,75	11
Полигон (по руслу)	3—4	$0,78 \pm 0,17$	0,75	0,95	20
	4—5	$0,48 \pm 0,07$	0,32	0,67	20
	5—6	$0,14 \pm 0,02$	0,1	0,72	20
	6—8	$0,28 \pm 0,06$	0,26	0,93	18
	> 8	$0,11 \pm 0,02$	0,09	0,82	14
10 км ниже полигона (по руслу)	3—4	$0,51 \pm 0,15$	0,45	0,88	10
	4—5	$0,32 \pm 0,09$	0,26	0,81	10
	5—6	$0,038 \pm 0,01$	0,029	0,76	10
	6—8	$0,047 \pm 0,01$	0,041	0,87	10
	> 8	$0,009 \pm 0,002$	0,0053	0,59	10

Т а б л и ц а 29

Уловы донного трала, экз. за 10 мин лова

Вид	Восточная часть полигона	Западная часть полигона
Лещ	139	21
Судак	5	2
Берш	2	1
Чехонь	4	2
Стерлядь	3	8
Сом	1	2
Прочие	3	2

Повышенная концентрация рыб в районе полигона (табл. 29), определяется устойчиво высокими биомассами кормовых организмов (бентических и зоопланктонных). Биомасса бентоса здесь была в 2—5 раз, а зоопланктона в 1,5 раза выше, чем на русле вверх по р. Каме. Определенное значение имеет и тот факт, что полигон расположен как бы на перекрестке путей миграции (нерестовых, нагульных, и, возможно, зимовальных) многих видов рыб сразу с трех сторон: сверху и снизу по Волге и сверху по Каме.

Обращают на себя внимание очень высокие значения ошибки средней, среднего квадратического отклонения и коэффициента вариации. Первые два показателя характеризуют изменчивость и неравномерность распределения рыб в абсолютных, а коэффициент вариации — в относительных величинах. Чем ближе они к нулю, тем меньше степень агрегированности и тем более равномерно распределение. Большой размах значений этих показателей в наших расчетах обусловлен обычной для внутренних водоемов мозаичностью (агрегированностью) распределения рыб. Но следует отметить, что она имеет довольно большой диапазон, так как в таблицах представлены результаты расчета плотностей рыб при относительно высоком интервале интегрирования 0,6 км. Высокие значения средней ошибки, коэффициента вариации и среднего квадратического отклонения отмечаются на всех интегрируемых горизонтах, но все же можно заметить тенденцию к некоторому уменьшению этих показателей от верхних к придонным слоям воды. Так, коэффициенты вариации в придонном горизонте обычно менее 100 %. Объяснение этого, вероятно, заключается в специфике поведения рыб, а именно, верхние слои воды населяют преимущественно планктоноядные стайные виды рыб, а в глубоководных участках обитают бентофаги, у которых стайный образ жизни выражен не столь четко и распределение более равномерно.

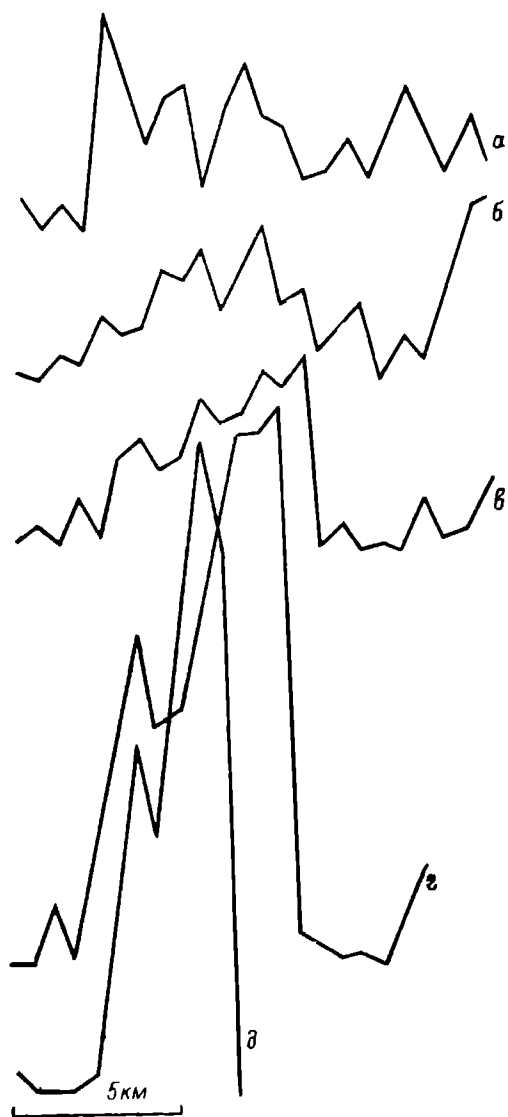


Рис. 34. Распределение плотностей рыб по пяти горизонтам в районе излучины русла в дневное время.

Горизонты: а) 34 м; б) 4–5 м; в) 5–6 м; г) 6–8 м; д) — >8 м.

Плотность рыб в придонном горизонте при дискретности учета 12 м в плотном и разреженном скоплениях:

Средняя, ошибка средней	Среднеквадратичное отклонение	Коэффициент вариации	Коэффициент Ллойда	Количество отсчетов
6,51±0,88	6,51	0,84	1,56±0,2	39
1,76±0,4	2,49	1,4	2,44±0,45	38

Судя по относительному показателю, коэффициенту вариации, в плотном скоплении особи распределяются более равномерно, чем в разреженном.

Считается, что если значение индекса Ллойда отклоняется от 1 на величину, меньшую удвоенной стандартной ошибки, то нет оснований отклонять гипотезу о случайном распределении. В нашем случае при низкой плотности индекс Ллойда отражает агрегированность распределения рыб более показательно, чем в скоплениях с высокой плотностью. Иными словами, чем выше плотность скопления, тем равномернее в нем распределены придонные рыбы — лещ, стерлядь. Одно из объяснений этой зависимости — специфичность социального (группового) поведения нестайных видов рыб. Например, на молоди лососевых установлено, что увеличение их плотности на местах нагула сначала усиливает равномерность распределения, а затем при дальнейшем росте плотности — уменьшает, и тем самым вызывает смену индивидуального типа поведения молоди на групповое, или стайное (Малинин, 1969).

Повышенная плотность рыб наиболее часто отмечалась в местах с резким изменением глубин. Особенно это характерно для участков с поворотами (излучинами) русел как в средних, так и в придонных горизонтах воды (рис. 34). Размеры скоплений по длине варьировали от 0,5—1 до 4—5 км, по высоте — от 1—2 до 5—7 м, т. е. нередко охватывали сразу 3 нижних горизонта интегрирования: 5—6, 6—8 и более 8 м. На прямолинейном участке Волги при сравнительно высоких показателях плотностей крупные агрегации рыб отсутствуют.

Распределение и поведение рыб в р. Парана (Аргентина)

В 1981—1984 гг. в рамках совместных советско-аргентинских экологических исследований был выполнен комплекс работ по изучению динамики численности, распределения и миграций рыб р. Парана, одной из крупнейших рек Латинской Америки и водохранилища Сальто-Гранде, сооруженном на р. Уругвай.

Работы выполнялись в связи с проектированием советскими специалистами на Средней Паране гидроузла Сиерре-Сур и необходимостью получения отсутствовавшей ранее для региона экологической информации нужной для обоснования в проекте системы природоохранных мероприятий. В научном отношении пред-

ставляло несомненный интерес получение сравнительных данных о состоянии ихтиофауны крупной незарегулированной реки и сопоставление их с результатами многолетних исследований рыбного населения каскадов водохранилищ Европы и Азии с целью выявления общих закономерностей динамики ихтиоценозов и механизмов пространственного освоения ими имеющихся или вновь образуемых в результате деятельности человека биотопных структур.

В целом в реке и ее притоках зарегистрировано 230 видов рыб, на Средней Паране — 192 вида и подвида (Ringalet et al., 1967). Из них наиболее часто встречающимися и имеющими важное промысловое и рекреационное значение являются:

	Местное название
<i>Potamotrygon brachyurus</i>	Райя
<i>Lycengraulis olidus</i>	Анчоа
<i>Saiphonichthys stenopterus</i>	Диентуда
<i>Serrasalmus marginatus</i>	Пиранья
<i>Salminus maxillosus</i>	Дорадо
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Мачете
<i>Prochilodus platensis</i>	Сабало
<i>Curimatordis platanus</i>	Саболита
<i>Leporinus friderici</i>	Бога
<i>Schizodon fasciatum</i>	Лиза
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Багре
<i>Iheringichthys wester-manni</i>	Амарилито
<i>Luciopimelodus pati</i>	Пати
<i>Pimelodus aldicans</i>	Амарильо
<i>Pseudoplatystoma coruscans</i>	Суруби
<i>P. fasciatum fasciatum</i>	„
<i>Sorudim lima</i>	Мандубе
<i>Loricaris laticeps</i>	Вьеха дельагуа
<i>Basilichthys bonariensis</i>	Пехерей
<i>Symbranchus marmoratus</i>	Ангил
<i>Crenicichla lepidota</i>	Сан педро
<i>Achirus jenynsi</i>	Ленгадо

Основу ихтиофауны составляют харациновые (50 %), сомовые (25 %) и цихлиды (10 %). Ихтиомасса в отдельных пойменных озерах-ловушках достигает 6,5 т/га, уловы в целом в реке около 170 тыс. ц.

Полигон I расположен на основном русле р. Парана и разбит на две части, перекрывающие узкие места русла (рис. 35). Оба участка сравнительно глубоководны: на верхнем глубины достигают 45 м, на нижнем — 35 м. Литораль четко выражена только на нижнем участке, но в отличие от литорали притоков в пойме

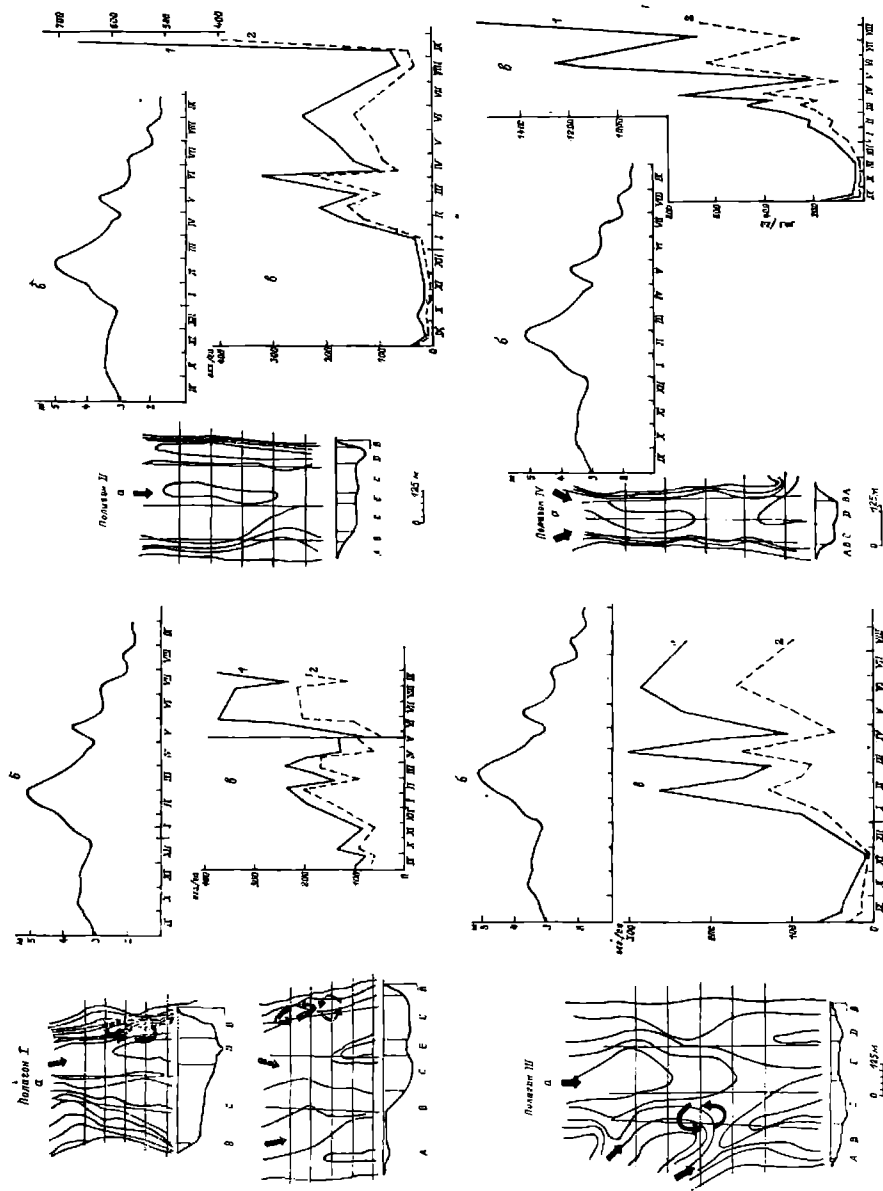


Рис. 35. Структура полигонов и численность рыб.

а — соотношение экологических зон А — Д и течений, б — динамика уровня воды, в — плотность рыб (экз/га); г — все виды, д — мигранты.

она лишена растительности и представляет собой песчаную отмель с достаточно сильным течением (до 0,6—1,0 м/с). Наибольшую акваторию на полигонах занимают относительно ровные участки подошвы русла (зона С) и русловые склоны (зона В). На русловой (канальной) части полигонов постоянно наблюдается высокая скорость течения (1,0—1,6 м/с). Имеются обширные участки круговоротов воды у левого коренного берега.

За каждое наблюдение на полигоне эхолотом просматривалось от 19 до 24 тыс. м² акватории. Основное количество рыбы обнаружено на полигоне во все сроки наблюдений в двух экологических зонах — В и Д. В литорали (зона А) находилось всего 0,8 % общего числа рыб и некоторое повышение их численности всегда отмечалось в зоне Е (подводное возвышение).

Пелагические эхоотметки на полигоне составляли от 68,2 до 97,3 %, т. е. подавляющая масса рыб во все времена года находилась здесь в движении, совершая перемещения вверх или скатываясь вниз по течению. Местные донные рыбы, дающие характерные отметки на эхограммах, распределялись в основном в зонах литорали и на склонах подводных ям и возвышенностей, где в результате сбоя потоков воды скорости течения ниже. Особой по условиям обитания оказалась зона круговоротов, здесь обнаружено большое число эхоотметок в толще воды и у дна. Эти зоны являются местами отдыха мигрирующих рыб и служат постоянным местообитанием ряда немигрирующих видов как донных, так и пелагических рыб.

Количество мигрирующих рыб рассчитывалось как средняя для каждого срока наблюдений величина между общим количеством пелагических эхомишеней и их числом в зонах (С, Д, Е) транзитного потока воды. Большую часть года все эти величины на полигоне I изменяются в небольших пределах и испытывают общее резкое падение в мае — июле (рис. 35).

Кривые годовой динамики численности всех рыб и только мигрантов повторяют друг друга. Наблюдаются 2 пика миграционной активности и общей численности рыб в марте — апреле и июне — июле и глубокий спад в августе — сентябре.

Среднегодовой уровень численности всех рыб на полигоне (без введения поправки на недоучет особей, лежащих на дне) составил 31,6 экз/га, а максимальная среднесуточная плотность рыбы была обнаружена в июне — 60 экз/га.

Полигон II расположен вблизи от р. Параны на небольшой по длине р. Колорадо, впадающей в р. Коластине и являющейся, по сути дела, ее спрямленным участком, промытым Параной в сравнительно недавнее время. Р. Колорадо принимает в себя часть вод Параны на траверсе о-ва Чапетон и затем часть их вновь отдает Паране через быстротекущий ручей Жакаресито. Акватория полигона 175 тыс. м². Максимальная глубина в межень около 8 м, литораль выражена слабо, основную площадь профилей занимает зона С. Течение сильнее у левого берега, скорость его варьирует в пределах 0,6—1,2 м/с. Плотность рыбы наиболь-

шая на русловых склонах, но достаточно много ее и на других участках профиля, за исключением зоны небольшого подводного возвышения в центральной части полигона и у крутого левого берега, резко обрывающегося в глубокую часть русла.

Интервал между общим числом пелагических эхоотметок и их количеством в открытой части полигона II меньше, чем на предыдущем. Четко проявляется июльско-августовский пик численности мигрантов. Общая кривая динамики численности рыбного населения очень похожа на описанную для полигона I, но она сглажена и имеет более высокий зимний пик. Среднегодовой уровень численности рыб на полигоне II 55,2 шт./га, т. е. почти в 2 раза выше, чем в р. Паране.

Полигон III расположен на р. Коластине, в месте ее слияния с р. Колорадо. Глубина на участке не превышает 10 м, а его общая акватория 210 тыс. м². Литераль с глубиной до 2 м составляет 16,4 % акватории полигона, русловые склоны — 59,3 %, имеются местные подводные возвышенности и углубления. Течение 0,6—1,0 м/сек, наиболее прямой поток воды идет вдоль левого берега. Основная масса рыбы была обнаружена в зонах склонов русла в центральной части полигона и в большом количестве у правого берега. Пелагические эхомишени составили около 60 % общего числа зарегистрированных рыб. Наибольшее количество мигрирующих рыб проходит по полигону в феврале—марте и июне, минимум отмечается в ноябре. Среднегодовая численность (66,3 шт./га) выше, чем на русле Параны и в р. Колорадо, а количество мигрирующих рыб близко к обнаруженным на других полигонах.

Полигон IV расположен в устье р. Сан-Хавьер, представляющего собой в значительной степени обособленный от Параны коллектор вод обширной системы лагун, соединяющийся с основной рекой в районе порта Реконкиста и имеющий протяженность по прямой более 300 км.

Профиль полигона канального типа с максимальной глубиной 10 м, слабовыраженной литоралью (10,2 %), крутыми русловыми склонами и обширной подошвой русла. Течение 0,8—1,2 м/с, наблюдается небольшой сбой потока к левому берегу. Полигон мало приспособлен для постоянного местообитания рыбы и на эхограммах его преобладают пелагические эхоотметки от мигрантов (71,7 %). Основная масса рыбы обнаруживалась в зонах В и Д, плотность рыбного населения оказалась здесь значительно выше, чем на всех предыдущих полигонах (в июне 410 шт./га). Она начинает нарастать в январе, дает первый пик в марте—апреле (150 шт./га), затем максимум в июне—июле и резко снижается к сентябрю.

Среднегодовая численность эхоотметок на полигоне IV более, чем в 2 раза выше, чем на полигонах II и III и в 4 раза выше, чем на полигоне I.

Кроме работ на перечисленных выше основных полигонах эхотрические наблюдения производились также в самом верхнем

участке р. Коластине (полигон II), представляющем собой большую часть года мелководный канал с глубиной 3—4 м.

Общая картина динамики численности рыб оказалась здесь очень похожей на установленную для полигона II, но с меньшей плотностью мигрантов с мая по январь.

Таким образом, наличие мигрирующих рыб было установлено на всех полигонах, т. е. миграция идет довольно широким фронтом, и сроки ее одинаковы на всех его участках. Количество же мигрантов значительно больше в пойменных протоках, а не на основном русле.

Отсутствие принципиальных различий в ходе кривых динамики плотности рыб на отдельных полигонах дает возможность в дальнейших рассуждениях рассматривать их вместе.

Общая кривая годовой динамики численности рыб, полученная суммированием числа эхоотметок от мигрирующих особей, дана на рис. 36. Можно видеть, что на этой кривой сгнелированы мелкие пики и спады в количестве рыб, вызванные их местными подвижками в пределах небольших разных по экологической обстановке участков полигонов и четко выявляется общая тенденция. Хорошо выделяется период повышенной активности рыб, длящийся с февраля по август и два максимума в подходе рыб — в марте и июле с численностью соответственно 350 и 400 экз/га.

Поскольку эхолотом в выбранном нами режиме его работы регистрировались только рыбы крупнее 20—25 см, то можно считать, что это в основной своей массе были особи, входящие в состав нерестовых популяций. Серьезным доводом в пользу этого заключения является известный из литературы (Bonetto et al., 1969, 1970) факт обитания основной массы неполовозрелых рыб в пойменных слабопроточных водоемах за пределами наших полигонов. Однако, несмотря на это, мы сочли необходимым ввести поправку на возможный переучет мигрирующих производителей за счет части неполовозрелых особей, оказавшихся в зоне действия приборов. Эта поправка заключается в том, что в расчетах за основу взято среднее, а не максимальное число эхоотметок от находящихся в движении рыб.

Общая средняя ошибка использованного нами метода учета численности мигрирующих рыб по записям эхолотов с контрольными обловами составила $\pm 32,5$. Фактическая численность мигрантов, проходящих вверх и вниз через полигоны, в соответствии с этой ошибкой метода будет находиться в интервале величины для мартовского пика на кривой рис. 36, например, в пределах 266,3—463,7 экз/га, для июльского — 270,0—530,1 экз/га.

До настоящего момента мы рассматривали только динамику числа эхоотметок от рыб. Для того чтобы перейти к анализу сезонных изменений численности конкретных видов рыб необходимы данные о их фактическом соотношении в просмотренных эхолотом популяциях и изменении этих соотношений в течение года.

Основой для получения этих данных послужили результаты анализа видового состава многолетних исследовательских уловов на участке р. Параны против г. Парана и в других районах, вы-

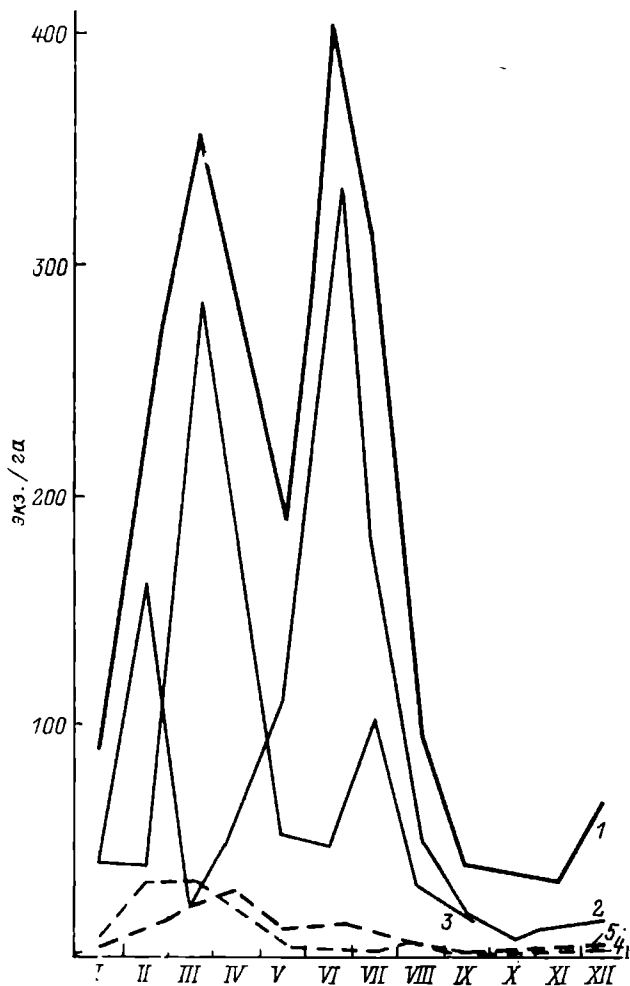


Рис. 36. Численность основных мигрирующих рыб.

1 — все виды, 2 — сабало, 3 — дорадо, 4 — суруби, 5 — армадо.

полненного разными специалистами и любезно представленными в наше распоряжение докторами К. Пигнальбери де Хассан и К. Вирасоро. Дополнив эти материалы данными собственных обловов участков реки и ее притоков в 1980—1981 гг., мы получили возможность построения таблицы годовой динамики соотношений в ихтиоценозе реки половозрелых особей 6 видов рыб в среднем за каждый месяц года (табл. 30).

Таблица 30

Соотношение основных видов рыб Параны Медии в течение года в уловах, %

Вид	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Сабало	50	32	52,8	12	53,7	83,4	79,3	78,1	66,3	59,7	75	34,1
Суруби	0	18	13,9	3,5	3,7	0,5	3	2,7	2,5	0,7	1,8	1,2
Дорадо	0	0	8,3	5	3,7	1,9	4	3,3	0	0,7	1,8	4,7
Армадо	50	36	5,5	75,9	2,4	2,3	0	0,5	18,8	28,1	17,9	51,8
Пати	0	14	8,3	0	3,7	0,2	1,8	2,7	6,3	4,5	0	2,4
Бога	0	0	11,1	3,5	32,9	11,8	11,9	12,6	6,3	5,6	3,6	5,9

Имея эти соотношения и зная, что они отражают динамику уловов рыб с длиной тела более 20—25 см, т. е. эквивалентны эхоотметкам в записях эхолота, можно рассчитать численность этих рыб в масштабе описанной выше кривой годовой динамики числа эхоотметок от мигрирующих особей (табл. 31).

Таблица 31

Средняя численность мигрирующих рыб на экологических полигонах, экз/га

Вид	VI	VII	VIII	IX	X
Сабало	135,7	162,9	138,4	206,8	194,0
Суруби	0,8	6,2	4,8	7,8	2,3
Дорадо	3,1	8,2	5,8	0	2,3
Армадо	3,7	0	0,9	58,6	91,3
Пати	0,3	3,7	4,8	19,6	14,6
Бога	19,2	24,4	22,3	19,6	18,2
Все виды	162,7	205,4	177,2	311,9	322,7

Сравнение данных табл. 33 и 34 показывает, что соотношения и численность разных рыб на участках миграций постоянно меняются. Наиболее высокие показатели у сабало (за исключением марта, апреля и декабря). Максимальная численность суруби (9,12 %, 29,4 экз/га) наблюдается в феврале—марте, дорадо (7,10 %, 22—27 экз/га)—в марте—апреле. В марте высокую численность обнаруживают бога и ларикарии, в марте—апреле—армадо. До 83—89 экз/га доходит в марте и июле численность прочих рыб, в число которых входит более 20 видов, но биология их не изучена.

Если сопоставить кривые годовой динамики численности разных видов рыб с общей кривой (рис. 36), то становится очевидным, что второй (зимний) пик численности мигрантов формируется в основном за счет резко преобладающей в уловах сабало, а в формировании первого (осеннего) пика принимают

участие примерно в равной степени армудо, бога и ларикарии. Численность сабало в это время минимальна. Совпадает с эхолотными данными также двухразовое в течение года увеличение в уловах пати, мончоло, мангуруно, багре и паломет. Можно видеть, что первый пик численности появляется вскоре после начала подъема уровня воды в реке и заканчивается с наступлением меженного периода. Второй пик численности рыб не связан с уровнем, но происходит в условиях непрерывного падения температуры воды с 21 в мае до 15 °C в августе — октябре.

Эхолотный метод в принятом нами варианте не дает возможности отличать среди регистрируемых рыб особей, идущих вверх, от сплывающих по течению. Суждение по этому важному вопросу можно составить только по косвенным экологическим показателям о ходе жизненных циклов рыб и данным мечения.

Для выяснения вопроса о сроках преднерестовых миграций и размножения рыб проанализирована встречаемость в уловах мелкочейных орудий лова ранних (10—15-дневных) личинок рыб. Лов производился в разные месяцы года на р. Паране в районе г. Парана и в р. Саладо у г. Санта-Томе в течение 5 лет с 1976 по 1980 г. В 1981 г. были проведены аналогичные наблюдения и в других районах выше по течению, а также в некоторых пойменных водоемах.

В результате выявилась следующая картина. Личинки суруби, дорадо, сабало, багре, боги и многих других рыб ежегодно встречаются в районах исследований с октября по март. Наиболее многочисленны в уловах личинки дорадо, суруби и сабало в декабре, багре — в январе, боги — в феврале. В эти же сроки наблюдается максимум встречаемости в уловах производителей с икрой и молоками на последней стадии зрелости и стадии выбоа.

Сопоставление указанных сроков с ходом уровня воды показывает, что у основных промысловых рыб (суруби, дорадо, сабало) икрометание происходит в самом начале его весеннего подъема. Позднее всех, уже на спаде уровня, размножается бога. Сравнивая сроки размножения с кривой численности мигрирующих рыб, можно видеть, что они приходятся на период, когда в реке на полигонах остается минимальное количество рыбы. Отсюда следует принципиально важный вывод — нерестилища основной массы мигрирующих для размножения рыб находятся выше по течению, а в районе полигонов откладывает икру лишь небольшая часть производителей.

Имея данные о скорости течения в реке, возрасте личинок и местах их поймки, сравнительно легко определить местоположение нерестилищ перечисленных видов рыб в данном районе. Произведенные расчеты показали, что эти нерестилища располагаются, считая от створа полигонов вверх по течению р. Параны и ее притоков, на расстоянии 40—120 км.

Таким образом, поскольку первый пик численности мигрантов приходится на март, когда основные рыбы уже отнерестились,

можно с уверенностью говорить о том, что в это время происходит не преднерестовая, а их покатная нагульная миграция. Важным подтверждением этому выводу служит факт почти полного исчезновения из речных уловов в марте сабало, которые являясь ило-детритофагами, как известно (Bonetto et al., 1970), основной нагул производят в лагунах и свободно могут заходить в них из реки при высоком уровне из многих точек. В реке и притоках после ухода масс отнерестившихся сабало остаются типично речные рыбы.

Второй пик численности мигрирующих рыб, приходящийся на период самого низкого стояния уровня воды в реке, формируется за счет особей, вынужденных уходить из мелеющих лагун и пересыхающих затопленных мелководий. Поведение этой рыбы, видимо, двояко: часть ее идет на скат и подъем к нерестилищам на очередной период размножения начинается позднее, а другая часть сразу начинает этот подъем, чередуя его с остановками для питания в заливах, зонах водоворотов и на других участках с аккумулярованной биомассой корма. Временем начала подъема особей, возможно, определяется протяженность их миграционных путей к местам нереста.

Для того чтобы как-то охарактеризовать это явление, рассмотрим имеющиеся данные об активности рыб Параны Медео.

В апреле—августе 1981 г. была осуществлена серия проследживания пути меченых ультразвуковыми передатчиками 16 особей 6 видов рыб Параны. Мечению подвергнуты:

Суруби (<i>Pseudoplatystoma coruscans</i> Agas.)	— 3 экз.
Сабало (<i>Prochilodus platensis</i> Hol.)	— 6 экз.
Дорадо (<i>Salminus maxillosus</i> lin y val)	— 2 экз.
Пати (<i>Luciopimelodus pati</i> Val.)	— 2 экз.
Бога (<i>Leporinus obtusidens</i> Val.)	— 2 экз.
Армадо (<i>Petodorus Granulosus</i> Val.)	— 1 экз.

Три экземпляра сабало и 1 дорадо были пойманы в р. Уругвай в нижнем бьефе плотины Сальто-Гранде и выпущены в водохранилище.

Работами преследовалась цель получить отправные данные о специфике прохождения рыбой различных экологических участков водоема, скорости и ритмике ее движения, реакциях на изменения глубины участка и скорости течения воды, на естественные (освещенность) и искусственные (шумы) раздражители.

Помимо чисто биологического значения, эти данные были необходимы для обоснования практических рекомендаций по пропуску рыб в верхний бьеф будущего гидроузла Сиерре-Сур (конструкция, местоположение, суточный режим работы рыбоподъемников) и расчетов численности рыбы по скорости ее подхода к створу будущего гидроузла.

Передатчики крепились к рыбе за жесткий луч спинного плавника. Пойменная рыба перед мечением и после него выдерживалась в садке для снятия стрессового состояния, а затем выпуска-

лась в водоем. Проследивание осуществлялось с 2 катеров непрерывно в течение 1—9 сут. Рыба выпускалась как в районе основного русла Параны, так и в протоках поймы (ручей Жакаресито и р. Коластине). Каждые 15—30 мин определялось местоположение меченой рыбы, которое наносилось на карту. По точкам отсчетов вычерчивался путь рыбы, а затем по известным времени и расстоянию вычислялась скорость ее движения. Наблюдения производились по ранее разработанной методике (Поддубный и др., 1978).

Поведение сабало. Из 6 прослеженных в районе полигонов сабало 2 рыбы, помеченные в июле, прошли вверх, 2 майские рыбы перемещались в системе притоков, одна майская показала покатную миграцию и одна июльская оказалась строго локализованной на небольшом участке реки площадью $1,2 \times 2,0$ км, где совершала небольшие переходы в течение 2 сут.

Идущие вверх особи строго придерживались правобережного склона русла, где скорость течения меньше, и часто выходили в прибрежную зону для отдыха. Местом отдыха служили завалы из затопленных деревьев и склоны подводных возвышений дна. В ночные часы сабало не перемещалась, а днем имела 3 пика активности в 7—8, 10—12 и 16—20 ч. Максимальную скорость движения против течения 17 м/мин (1,02 км/ч) рыба сохраняла только в течение полутора утренних часов. Сабало, совершавшие покатную миграцию, сплывали по основному потоку воды и в прибрежную мелководную зону выходили реже. Скат продолжался с 8 до 18 ч. В ночные часы рыба предпочитала отстаиваться в затишных зонах. Максимальная скорость—180 м/мин (10,8 км/ч) поддерживалась в течение 3 ч вечером и была почти в 3 раза большей, чем скорость течения (3,6 км/ч), т. е. рыба активно стремилась вниз.

Перемещения сабало в пойменных протоках и лагунах чередовались с двумя дневными и одним большим ночным периодами покоя и являлись переходами с одного места нагула на другое. Скорость движения рыбы—около 10 м/мин (0,6 км/ч), активность в 5—9, 11—13 и 17—19 ч. При движении в притоке рыбы часто двигались вдоль кромки водной растительности с заходом в эту зону для питания, а в лагунах большую часть времени проводили в зонах сплошных зарослей.

Перемещения сабало на ограниченном участке основного русла Параны представляли собой переходы с одного склона русла к другому: подъемы или скаты вдоль этих склонов и круговые движения в протоках у подводных банок. У рыбы проявилось несколько мелких пиков активности с 2 до 22 ч, которые чередовались с остановками. Максимальная скорость была в 8—9 и 20—22 ч, скат всегда происходил со скоростью течения.

В водохранилище Сальто-Гранде сабало перемещались по очень извилистой траектории вдоль склонов бывших русел ручьев и вблизи береговой линии, т. е. ориентировались не по течению, а с помощью тактической и зрительной рецепторных систем. Мак-

симальная скорость движения (9 м/мин, 0,45 км/ч) была отмечена в 19 ч, а в целом рыбы оставались активными большую часть суток.

Дорадо, помеченный 23/VI 81 г., был прослежен в течение 9 сут. Рыба перемещалась в пределах ограниченного участка реки ($1,2 \times 1,2$ км), попеременно посещая местные углубления у правого берега реки, зону водоворотов у левого берега и склоны подводной возвышенности с центральной части русла. Наблюдалось четкое чередование ритмов активности рыбы в 6—10, 14—16 и 18—20 ч. В отдельные дни дневной пик исчезал и всегда с 21—22 до 6—7 ч рыба почти не перемещалась. Максимальная скорость движения дорадо против течения 32 м/мин (около 2 км/ч), скорость сплыwania—до 6 км/ч. В движении дорадо в реке связь с рельефом дна и береговой зоной отсутствует—рыба ориентируется только по потоку воды.

В условиях водохранилища Сальто-Гранде характер поведения дорадо резко меняется: рыба переходит на способ ориентации по береговой линии, так как течение в водоеме очень слабое. **Максимальная скорость движения дорадо в водохранилище—22 м/мин (1,3 км/ч)—**проявилась во время вечернего пика активности с 16 ч. С 20 до 5 ч и с 10 до 14 ч дорадо не перемещался.

Все 3 суруби, помеченные в апреле и мае, показали разный тип поведения. Две рыбы, выпущенные в реке Паране у ее противоположных берегов перемещались вдоль этих берегов в светлое время суток, а затем на ночь обе ушли через один и тот же мелководный ручей в лагуны, где дальнейшее прослеживание их оказалось невозможным. Суруби, выпущенный у правого берега, сначала скатился по течению более чем на 3 км, затем поднялся вновь параллельным курсом вдоль 5—8-метровых изобат и ушел в ручей. Почти 2 ч, двигаясь против течения, эта рыба шла со скоростью 24,2 м/мин (1,4 км/ч). Второй суруби 12 ч перемещался в зоне водоворота, а затем пересек русло и в 21 ч ушел в лагуну, преодолев мелководный бар с глубиной 40 см. Третий суруби, выпущенный в месте слияния рек Коластине и Колорато, 5 ч перемещался на участке шириной 300 м и длиной 2 км, большую часть времени находясь днем на склоне подводной ямы в центре русла, а ночью—у берега в зоне зарослей. Наибольшую активность эта рыба имела в 14—15 и 17—18 ч. Ее скорость во время переходов вверх по течению достигала 43 м/мин (2,6 км/ч), а скат происходил со скоростью течения.

Пяти были прослежены в течение 3 сут в августе в русле р. Параны. Рыбы перемещались на участке площадью $1,2 \times 2,1$ км. В отличие от дорадо и сабало пяти старались избегать глубоководных зон и основное время находились в прибрежных зонах заливов между изобатами 2—5 м. За время наблюдений 5 раз пяти быстро пересекали русло и 1 раз посетили подводную банку в его центре. На четвертые сутки рыбы начали уверенное движение вверх по течению за пределы освоенного района. Тип

движения пати очень похож на описанный для суруби. При переходах от одного берега к другому рыба сплывала под углом к течению, при движении против течения шла около дна склона русла, ориентируясь по его рельефу. В первые часы после мечения и выпуска пати перемещались бросками, чередуя движение с кратковременным отдыхом, а позднее четко проявляли 2 пика активности в 6—10 ч утром и большой период ночью с пиком в 22 ч. Днем рыба отдыхала в придонных слоях воды. Максимальная скорость движения пати против течения — 17,1 м/мин (около 1 км/ч), сплывание вниз всегда было в 2—3 раза более медленным, чем скорость течения воды.

Из 2 прослеженных бог одна массой 4 кг, длиной 58 см после выпуска сразу пошла на скат и через 17 ч оказалась в 34 км ниже по течению в мелководном заливе. Эту рыбу удалось отловить и сделать вскрытие. Она оказалась самкой на ранней стадии развития половых продуктов с высокой упитанностью и жирностью нормальным состоянием внутренних органов и незараженной паразитами, т. е. ее скат по течению, видимо, является естественной поведенческой реакцией. Сплывала рыба со скоростью, равной скорости течения или даже несколько большей, делая ряд остановок в слабопроточных заостровных зонах.

Вторая бога массой 4,5 кг длиной 63 см, выпущенная выше первой на расширенном спокойном участке русла, также сразу пошла на скат вдоль правого берега, затем она вошла в приток Параны р. Колорадо и продолжила по нему движение вниз со скоростью течения, остановилась в 25 км ниже места выпуска в слабопроточной зоне и осталась в этом районе.

Прослеживание меченных ультразвуковыми передатчиками рыб Параны позволило получить первое представление о их элементарных поведенческих реакциях (табл. 32). Лучшими пловцами в условиях реки являются сабало и дорадо. Сомовые рыбы

Таблица 32

Показатели двигательной активности рыб

Вид	Число меченых рыб	Скорость движения против течения		Скорость движения по течению		Число периодов активности за сутки	Количество времени активного движения за сутки		Часы максимальной активности
		максимальная	средняя	максимальная	средняя		максимальное	среднее	
Сабало	9	2,4	1,2	10,6	3,6	2—3	17	10	6—10, 16—20
Дорадо	2	2,0	1,54	6,0	4,0	2—3	12	9	6—8, 18—20
Суруби	3	2,7	0,2	3,3	1,5	2	16	12	2—6, 18—20
Пати	2	1,02	0,3	1,3	0,9	1—2	19	9	6—10, 21—23
Армадо	1	—	—	6,6	3,5	1—2	8	8	8—9, 20—22
Бога	2	—	—	3,9	2,1	1—2	13	13	2—8, 20—22

менее активны и ведут более оседлый образ жизни. Число часов активного движения колеблется между 8 и 12, имеется 1—3 пика этой активности в сутки.

Ориентация при движении осуществляется по градиентам потоков воды и рельефу дна. Все особи оказались способными преодолеть встречное течение со скоростью до 1,5 м/с. Но основное движение они осуществляют, избегая участков с наиболее сильным течением.

Исследованные рыбы четко реагируют на изменение освещенности и разделяются по отношению к этим изменениям на дневных (сабало, дорадо) и сумеречно-ночных (все сомовые).

В процессе прослеживания мы, видимо, имели дело с тремя категориями рыб: совершающих покатную нагульную миграцию (апрель—май), начавших подъем вверх к местам будущего нереста (июнь—июль), закончивших эту миграцию или не совершавших ее, т. е. живущих оседло.

Сравнение количества эхомишеней, регистрируемых на одних и тех же участках полигона и на полигонах в целом в разные часы суток показывает, что оно не остается постоянным. Известно (Поддубный и др., 1978), что это явление связано с суточной ритмической активностью рыб, спецификой образа жизни разных видов и проявления у них двигательных оборонительных и пищевых реакций. Обычно рыбам свойственны одно-, двух- или трехпиковые ритмы суточной активности, связанные с суточным ходом освещенности и использованием для кормления и отдыха удобных по экологической обстановке смежных биотопов. Многие рыбы во время отдыха затаиваются на склонах углублений дна, в подводных зарослях, среди затонувших деревьев и т. п. убежищах и становятся недоступны облову и эхолоту. Ритмы суточной активности видоспецифичны и их сезонные и годовые изменения достаточно стереотипны.

Анализ почасовой динамики числа эхомишеней на створе в разные месяцы года показал, что в большинстве случаев рыбам Параны свойственны 3—4 пика активности в течение суток: в 4—7, 10—12, 15—19 и 22—24 ч. Дневные пики наиболее часты с февраля по июнь, т. е. в период массовых миграций рыб. Продолжительность периода активного движения для рыб без разделения по видам варьирует в течение года от 10 до 16 ч/сут. Наиболее высока она также в феврале—июне.

Если сравнить эти данные с результатами расчетов суточной активности рыб, меченных ультразвуковыми передатчиками и прослеженных в течение нескольких суток, то можно получить представление за счет каких рыб формируются дневные и ночные пики активности рыб по показаниям эхолота. Оказывается, что дорадо и ее жертва сабало (скорей всего и другие рыбы этих экологических групп) имеют четкий утренне-дневной пик. Перед рассветом резко активизируются суруби и другие сомы. Вечерний пик активности свойственен всем этим рыбам, а поздне-вечерний характерен для армадо.

Данные ультразвукового мечения показывают также, что в течение суток наиболее активны рыбы только 8—11 ч (сабало, дорадо) и 8—12 ч (суруби, армадо). Средние за период суточной активности скорости движения рыб против течения 1,0 м/с, вычисленные в процессе прослеживания меченных передатчиками особей в мае—июле 1981 г. распределились следующим образом: дорадо—1,51 км/ч, сабало—1,2, суруби—0,2 км/ч, а расстояния, которые эти рыбы могут пройти за 1 сут миграции соответственно составили 15—16, 10—11 и 1,6—2,4 км.

На основе этих показателей можно рассчитать, на какое предельное расстояние вверх могут подняться производители, если они начнут миграцию в мае и завершат ее к началу икрометания, т. е. через 4—5 мес. Эти расстояния для дорадо оказались равными 1380—1472 км, для сабало—920—1012, для суруби—147—220 км.

Сравнивая эти данные с результатами массового мечения рыб обычными гидростатическими метками, произведенного в разных точках р. Параны и ее притоков в 1964—1966 и 1975—1977 гг. А. А. Бонетто с сотрудниками (Bonetto et al., 1964, 1971; Espinach Ros et al., 1979), можно получить представление о том, насколько реализуются в природе потенциальные возможности движения рыб вверх и действительно ли их массовые миграции начинаются в начале зимы.

Максимальные расстояния вторичной поимки меченых рыб от места выпуска выглядят следующим образом: для дорадо—720 км, сабало—335 км при движении вверх и 610, 915 км—вниз, т. е. на предельно физически допустимые расстояния рыбы не мигрируют. Все рыбы, помеченные в период высокого уровня воды, вторично пойманы ниже мест выпуска, т. е. после нереста. Они сплывали на нижележащие места нагула. Этот факт подтверждают наши выводы о характере первого пика численности мигрирующих рыб, обнаруженного с помощью эхолотирования. И наоборот, все помеченные в мае—августе и вторично пойманные до апреля—мая следующего года оказались вверх. До 75—90 % всех меченых рыб было вторично поймано в разное время года на расстояниях от места выпуска не более 50 км. Из этого следует принципиально важный вывод о том, что миграции на большие расстояния предпринимает небольшое число производителей, а остальные размножаются относительно недалеко от мест нагула.

Полученные фактические данные и анализ теоретических представлений о топографической структуре популяций рыб в экосистемах разного типа позволяют рассматривать интересующий нас участок р. Параны Медно как сложное структурное образование живой природы. Рыбное население его состоит из 2 больших групп: 1) оседлые популяции, весь жизненный цикл которых проходит на огромнейшей акватории, где в пределах одного водоема (лагуна) или простейшей системы (лагуна и протока, залив и русло, подводное углубление и отмель и т. д.)

имеются все необходимые условия для их размножения, питания и переживания неблагоприятных для активной жизнедеятельности сезонов года; 2) мигрирующие популяции, требования которых к условиям размножения и нагула различаются достаточно резко, а участки, где нужные условия имеются, находятся друг от друга на значительном расстоянии (Поддубный, Малинин, 1988). Половозрелые особи вынуждены совершать ежегодные переходы между ними. Спецификой морфологии р. Параны, как и многих других крупных равнинных рек, является чередование практически на всем ее протяжении участков прямого тока воды и пойменных расширений, где этот поток разбивается на множество мелких потоков и образует систему временных и постоянных слабoproточных или стоячих водоемов. Нерест пелагофильных дорадо, суруби, сабало, армадо и целого ряда других ценных рыб р. Параны происходит, как показывают многолетние наблюдения, почти исключительно на прямоточных участках русел, к которым рыбы совершают преднерестовые миграции с нижележащих пойменных расширений.

Установлено также, что мигранты, например из р. Ла-Плата (устье Параны), исключительно редко поднимаются выше г. Санта-Фе (600—700 км), особи, помеченные в районе этого города, не идут выше р. Корриентес (1200 км от устья), а рыбы крупных притоков в основном перемещаются в пределах своей водной системы.

Таким образом, мигрирующее население р. Параны расчленено на группы и оказывается относительно локализованным в ряде больших экологических зон реки. Эта локализация способствует более равномерному использованию популяциями кормовых и нерестовых площадей и поддержанию в целом высокой численности ихтиофауны. Отдельные экологические зоны неравноценны по качеству и взаимоположению нагульных и нерестовых участков, поэтому миграционная активность особей населяющих их популяций проявляется по-разному. Особи соседних зон часть биотопов используют совместно.

Основные нерестовые участки обитающих в сантофесийской экологической зоне рыб расположены выше по течению. Вместе с местными рыбами их часто используют рыбы нижележащих экологических зон и наоборот, в сантофесийскую экологическую зону спускаются летом и осенью, а затем поднимаются зимой и в начале весны к своим нерестилищам особи из вышележащей зоны Реконкиста—Гоя—Корриентес. С тем чтобы успеть завершить этот подъем ко времени икрометания, они должны начать преднерестовую миграцию не позднее июня. Пик миграционной активности рыб в створе полигонов приходится на июль—август и определяется массовым подъемом производителей из нижележащих смежных экологических зон и нижних участков ареала сантафесийской группировки. Завершают массовую преднерестовую миграцию местные рыбы и остатки особей, идущих снизу.

На основе полученных данных оказалось возможным подсчитать общее количество и массу мигрирующих рыб, проходящих через створ полигонов за период с мая по октябрь для икрометания на вышележащих участках.

Расчет для каждого месяца велся по формуле

$$N = nkS_iT,$$

где N — общая численность рыб, прошедших через створ за целый месяц миграций; n — суммарное число рыб (шт/га), обнаруженное на станциях во время съемки; S_i — общая площадь полигонов, T — число дней движения в месяц; K — коэффициент смены особей, равный AV/S_i , где A — число часов активного движения в течение суток, $\frac{V}{S_i}$ — время прохождения рыбой полигона шириной 500 м со скоростью V км/ч.

Для машинной обработки результатов были предложены более удобные формулы

$$N_m = ST \sum d_{im} \frac{V_i}{L} t_i,$$

где N_m — общая численность рыб за месяц; d_{im} — среднее число рыб по видам на станциях за месяц; t_i — число часов активного движения рыб за сутки; V_i — средняя скорость движения рыбы против течения; L — длина полигона (500 м); S — общая площадь полигонов; T — число дней движения рыбы в месяц и

$$B_m = SR \sum d_{im} \frac{V_i}{L} t_i P_{im},$$

где P_{im} — средняя масса особи вида в уловах данного месяца.

Крейсерские скорости движения рыб вверх взяты для сабало 1,2 км/ч, для дорадо — 1,51 км/ч, для суруби — 0,2 км/ч (фактические данные), для прочих рыб 0,5 км/ч, а число часов активного движения соответственно 10, 9, 12, 8. Средняя масса мигрирующих рыб (табл. 33) получена из многолетних уловов рыбы плавными и ставными сетями с ячеей от 30 мм и выше.

Таблица 33

Средняя масса особи в уловах, кг

Вид	VI	VII	VIII	IX	X
Сабало	1,8	1,9	1,9	1,7	1,9
Суруби	6	4,5	3,8	4,2	8
Дорадо	3,8	2,6	2,8		2
Армадо	1,7		1,7	1,7	1,3
Пати	1,7	1,7	1,7	1,4	2
Бога	2	1,5	1,7	1,3	1,5

Результаты расчета общей численности и массы мигрирующих через створ будущего гидроузла Сиерра-Сур рыб показаны в табл. 34.

Можно видеть, что общее количество мигрантов составляет более 50 млн особей и дневной подход выражается в тысячах и десятках тысяч рыб. Весьма значительный процент от общего количества рыб принадлежит ценным промысловым видам. Приведенные цифры в известной степени отражают величину промыслового запаса ценных рыб на участке р. Параны выше устья рек Гоя и Корриентес и показывают, что рыбохозяйственное освоение этого региона весьма перспективно. Совершенно очевидно также, что эти ежегодные возобновляемые запасы нуждаются в охране и поддержании на современном и, возможно, даже на более высоком уровне.

В июле 1981 г. была выполнена синхронная эхосъемка водохранилища Сальто-Гранде на р. Уругвай и прослежены пути в нем нескольких рыб, меченных ультразвуковыми передатчиками.

Работа производилась с целью получения отправных фактических данных о плотности рыбного населения в существующих водохранилищах бассейна Параны для последующего экологического прогнозирования его возможной плотности в проектируемых и строящихся искусственных водоемах аналогичного типа.

Прослеживание фактического пути рыб с учетом скорости и суточной ритмики их движения после пересадки в верхний бьеф определялось необходимостью проверки ориентационной способности ценных рыб Параны в новых для них условиях глубоководного слабопроточного водоема.

Выполненная работа имела, естественно, и самостоятельное значение как исследование водохранилища Сальто-Гранде, так как впервые, хотя вначале и весьма ориентировочно, дает представление о фактическом состоянии его рыбных запасов.

Учет производился с помощью рыбопоскоковых эхолотов, отгированных на запись эхоотметок от рыб крупнее 15—20 см. Всего было выполнено 11 основных разрезов по оси водохранилища и 19 вспомогательных в заливах. Эхоотметки от рыб на эхogramмах подсчитывались визуально отдельно для пелагиали и профундали водоема с каждой из пяти экологических зон: в литорали с глубиной до 2 м (А), на склонах русел и углублений (В), на участках подводного плато (С), в зонах ям (D) и подводных возвышений (Е). За время наблюдений была просмотрена акватория в 515 500 м².

Рыба для мечения отлавливалась в нижнем бьефе плотины Сальто-Гранде и транспортировалась в танках с водой к месту выпуска в район верхнего бьефа судоходного шлюза. Слежение за меченой рыбой в водохранилище осуществлялось круглосуточно в течение 2—4 сут с момента выпуска, всего был просмотрен путь 3 сабало (*Prochilodus platensis*) и 1 дорадо (*Salminus maxillosus*). Наблюдения показали, что рыбное население в водо-

Т а б л и ц а 34

Численность (экз.) и биомасса (г) мигрирующих через створ рыб за сутки и месяца

Вид	VI		VII		VIII		IX		X	
	сут	мес	сут	мес	сут	мес	сут	мес	сут	мес
Сабало	210 064 378	6 301 908 11 343	252 169 479	7 565 076 14 374	213 624 405	6 408 720 12 177	318 888 542	9 566 640 16 263	300 312 570,6	9 009 360 17 118
Суруби	619 3,7	18 576 111	4 799 21,6	143 964 648	3 870 14,7	116 100 441	6 190 26	185 714 780	1 780 14,2	53 406 427
Дорато	5 999 22,8	179 955 684	15 867 41,3	476 010 1 238	11 610 32,5	348 300 975	0 0	0 0	4 451 8,9	133 515 267
Армало	2 387 4,06	71 595 122	0 0	0 0	645 1,07	19 350 32	37 412 64	1 122 352 1 908	58 889 76,6	1 766 655 2 297
Паги	194 0,33	5 805 9,9	2 387 4,07	71 595 122	3 225 5,47	96 750 164	12 262 17	367 857 515	9 417 18,8	282 510 565
Бога	38 390 76,7	1 151 712 2 303	48 788 73,2	1 463 634 2 195	43 989 74,8	1 319 670 2 243	40 000 52	1 200 000 1 560	36 391 54,6	1 091 727 1 638
Все виды	257 652 486	7 729 551 14 572,9	324 009 619	9 720 279 18 577	276 963 534,4	8 308 890 16 032	414 752 684	12 442 563 20 516	411 240 744	12 337 173 22 312

хранилище Сальто-Гранде распределено неравномерно (рис. 35 В). Минимальная плотность обнаружена в верховьях водоема в зоне выклинивания подпора — 1,98 экз/га, максимальная — в приплотинном плесе 779,5—935,3 экз/га. Из заливов водохранилища наименее населенным оказался залив Арапей — 46,0 экз/га,

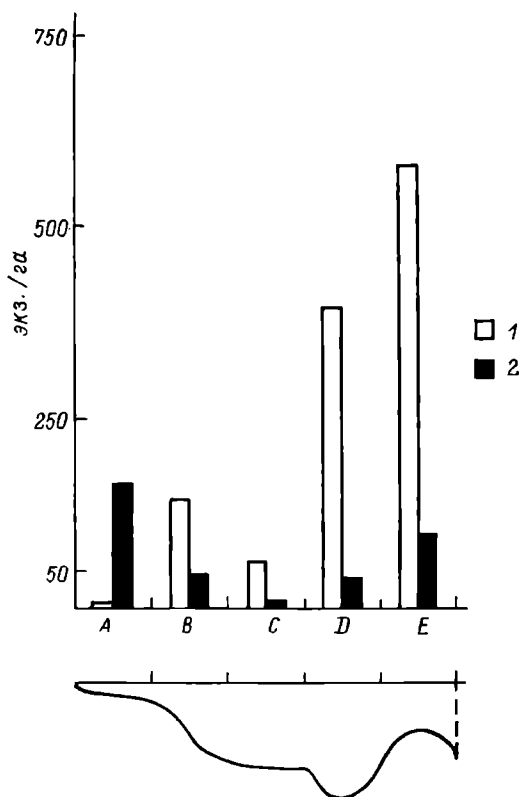


Рис. 37. Распределение рыб в водохранилище Сальто-Гранде.

A — E — биотопные поля: 1 — пелагические рыбы, 2 — придонные рыбы.

а самым рыбным залив Нокорета — 460,9 экз/га; в заливах Мандисови и Гуалечуайсити — 222—270 экз/га и более 100 экз/га в заливах Белен и Итапеби.

Весьма интересным оказалось побитоопное распределение рыбы в водохранилище (рис. 37). Наиболее плотно населены зоны E (подводные возвышения и их склоны) и соседствующие с ними углубления дна (зоны D). В этих зонах резко преобладали пелагические рыбы (397,3—579,4 экз/га). Зона E на большей части акватории водохранилища представляет собой участки дна, занятые затопленными деревьями и кустарниками, где рыба

находит себе хорошие убежища и корм. Донные рыбы существенно преобладают в литорали (164,8 экз/га), наиболее малонаселены зоны С. Зона литорали в нашем обследовании была просмотрена неполностью. В частности остались недоступными для посещения многочисленные прибрежные мелководные участки с затопленным лесом, верховья заливов и опасные для подхода катеров галечно-каменистые гряды.

Вычислив по батиметрической карте площадь зоны А, а по эхogramмам площади других зон, мы получим представление о биотопах водохранилища. Теперь, зная плотность рыбы (в каждой из выделенных зон), можно представить себе общую ее численность и распределение по биотопам (табл. 35), показывающее,

Таблица 35

Характеристика	А	В	С	Д	Е	Весь водоем
Площадь, га	8 580	12 843	45 747	6 170	4 651	78 000
Плотность рыбы, экз/га	171,4	186,7	58,4	426,6	674,8	140,9
Число особей	147 061	239 788	2 671 624	2 635 961	3 138 494	10 990 928

что основная масса учтенной рыбы обитает за пределами литорали. Общая численность рыб, имеющих длину тела более 15—20 см, в водохранилищах Сальто-Гранде, по нашим расчетам, около 11 млн особей.

Поскольку соотношение между пелагическими и донными эхотметками от рыб на эхogramмах во все сроки суточных наблюдений 7:1, то можно с уверенностью сказать, что в водоеме преобладают пелагические рыбы.

К сожалению, сколько-нибудь надежные данные о видовом составе ихтиофауны водохранилища Сальто-Гранде отсутствуют. Из отрывочных сведений и опроса рыбаков следует, что в водохранилище прижились все виды рыб, свойственные р. Паране и населявшие раньше этот участок р. Уругвай.

В пелагиали же водоема в настоящее время, видимо, получили массовое развитие сабало, мохарры, диентуды. Эхолот позволяет увидеть большие скопления этих рыб в толще воды, а под ними крупные эхомишени от хищников.

Среднюю массу особи, регистрируемой эхолотом, пока определить (без предварительных обловов водоема специальными пелагическими и донными орудиями лова) не представляется возможным. По аналогии с некоторыми лагунами можно сказать, что она не должна превышать 500—600 г. Если взять эту величину за основу, то средняя рыбопродуктивность водохранилища Сальто-Гранде составляет сейчас примерно 70 кг/га. Эти величины (141 экз/га и 70 кг/га) представляются для водоема минимальными по следующим соображениям: численность рыб по

эхолотным записям всегда занижается, особенно в тех случаях, когда обесчитываются плотные скопления, в которых сигналы от близкостоящих особей сливаются: в водохранилище не обследовали значительные площади мелководий, где могут быть большие запасы рыбы; часть рыбы, обитающей в зонах *E*, неразличима на фоне затопленного леса; эхолот не фиксирует рыбу, лежащую на дне. Все сказанное позволяет заключить, что фактическая численность рыбы в водохранилище Сальто-Гранде находится где-то между приведенным и удвоенным значениями.

Из 4 рыб, меченых ультразвуковыми передатчиками-метками, в водохранилище Сальто-Гранде, 3 после периода адаптации к условиям водохранилища прошли вверх, а 1 (сабало), сделав несколько неудачных попыток сориентироваться в озерном плёсе, подошла к плотине и через турбину скатилась в нижний бьеф.

Ориентация сабало и дорадо, прошедших вверх, происходила в основном по рельефу дна, так как течение в районе выпуска было меньше 0,1 м/с и по своему типу резко отличалось от наблюдаемой в речных условиях Параны. Суточная активность рыб остается очень похожей на описанную для реки: дорадо активен дважды в сутки в 6—8 и 14—20 ч; сабало — в предрассветные и предзакатные часы, но она совершает перемещения и днем, чередуя периоды движения с отдыхом. Скорости движения рыб в водохранилище оказываются значительно меньшими, чем в реке, у дорадо максимум 2,1 м/мин (0,1 км/ч) против 1,51 км/ч в реке, т. е. более чем в 10 раз меньше, у сабало — 9,2 м/мин (0,5 км/ч) против 1,2 км/ч. У дорадо в водохранилище оказался меньшим общий период дневной активности: 7—8 ч/сут вместо 10—11 ч в речных условиях. Сабало же в водохранилище оказывается более активным, чем в реке (18—20 ч/сут).

Сравнение данных по поведению рыб в реках и водохранилищах субтропических и умеренных широт не обнаружило принципиальных различий в их реакциях на изменения среды и характере перемещений. Показатели скорости и ритмики плавания рыб Параны и Уругвая не выходят за пределы видовых стереотипов карповых, окуневых и сомовых рыб, установленных ранее на популяциях других географических зон (Поддубный, Малинин, 1988).

Годовые и суточные ритмы миграций рыб типичны для крупной равнинной реки, набор биотопов которой одновременно обеспечивает воспроизводство дальних мигрантов и нормальный годовой цикл локальных популяций. Высокая плотность рыбного населения на основных биотопах р. Параны является следствием особо благоприятных здесь трофических условий, определяемых разнообразием биотопных структур и специфичным водным режимом обеспечивающих высокий продукционный потенциал экосистемы.

Распределение и поведение лосося и кумжи в р. Ванта (Финляндия)

Река Ванта (см. рис. 12), впадающая в Финский залив Балтийского моря, имеет площадь водосбора 1685 км², длину около 100 км и формирует сток на высоте 111 м над ур. м. Объем стока колеблется от 3—4 м³/с летом, до 200 м³/с весной. В XIV в. р. Ванта была известна как хорошая лососевая река, где добывалось ежегодно 4—6 т идущей на нерест морской кумжи (*Salmo trutta* L.). Позднее река была перекрыта множеством мелких плотин, а в 1972 г. сооружена большая плотина в ее устье. Р. Ванта проходит через столицу Финляндии г. Хельсинки с почти миллионным населением и обилием промышленных предприятий. Резкое загрязнение реки началось в 40-х годах нашего столетия (Jokinen, 1983), и ее вода стала непригодна для промышленного и питьевого водоснабжения. Значение как нерестовая река Ванта утратила раньше — по мере сооружения плотин, закрывших рыбе доступ к перекатам и затопивших многие из них. Начиная с 1970 г. благодаря принятым правительственными мерам река освободилась от мелких плотин, восстановились перекаты, служащие нерестилищами лососевым рыбам и резко улучшилось качество воды в результате ввода в действие новых очистных сооружений и отведения наиболее токсичных стоков в изолированные озерные системы. Анализы качества воды Ванты в 1980 г. показали, что по основным показателям она приближается к статусу лососевой, однако, еще сохраняет повышенную мутность и несколько более высокое содержание азота и фосфора, но уже стала пригодной для питьевого водоснабжения.

Учитывая резкое улучшение состояния реки, специалисты Финляндии пришли к выводу о необходимости пачать пробные запуски в нес подрощенной молодежи лососевых рыб. К этому времени в устье уже был построен лестничный рыбоход длиной 100 м, улучшены условия на перекатах, сооружен подходящий канал к устью реки из Финского залива. Для получения молодежи были взяты производители пельского лосося и морской кумжи из Ботнического залива.

В 1980 г. на разные участки реки, но в основном в район первого переката площадью 14 га, расположенного в 8 км выше устья, и в самом устье было выпущено около 160 тыс. сеголетков и годовиков лосося и кумжи. Выпуск молодежи был продолжен в последующие годы и всего с 1980 по 1988 г. в Ванту выпущено около 450 тыс. смолтов кумжи и 433 тыс. одно- и двухлеток лосося (Saura et al., 1988).

Обследование ихтиофауны р. Ванты до выпуска молодежи лососей показало доминирующее положение в ней на перекатах бычка-подкаменщика (*Cottus gobio* L.) и пескаря (*Gobio gobio* L.). Достаточно многочисленны были плотва, уклей и голавль, часто

встречались окунь, щука, ерш, налим, ручьевая минога и речной рак (*Astacus astacus* L.). С началом выпуска мальков и сеголетков лососевые рыбы стали преобладать на биотопах малых и среднеразмерных перекатов (рис. 38). Изменения в структуре сообществ нижних участков реки стали заметны только после зарыбления реки крупными годовиками лосося. Оказалось, что дру-

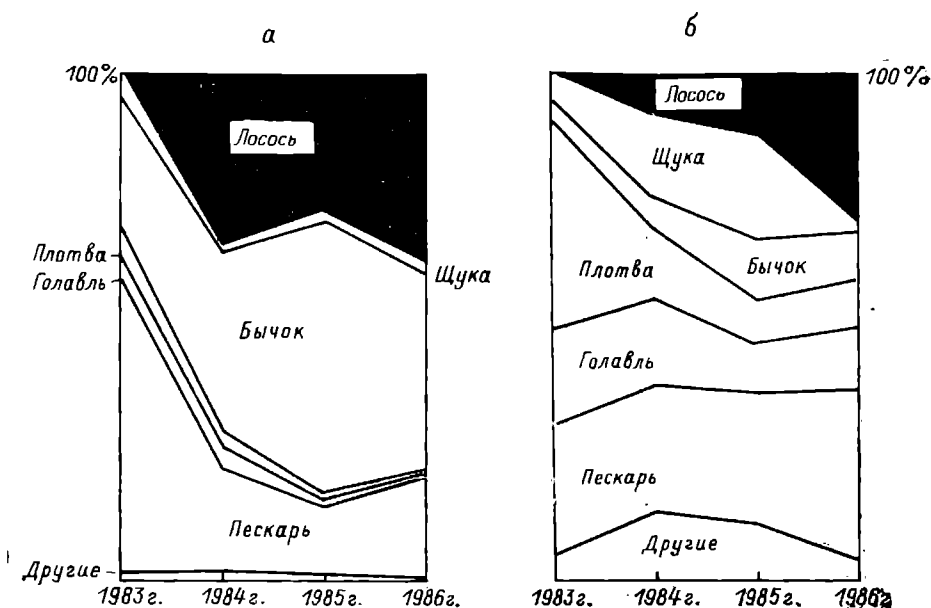


Рис. 38. Состав ихтиоценоза в р. Ванта.

а — численность, б — биомасса.

гие виды рыб не вредят пестряткам лосося и кумжи, имеющим строго территориальное поведение (Ikonen et al., 1987).

Оценку плотности скоплений молоди лососевых в районах выпуска производили методом последовательных возвратных уловов (Junge, Libosvasky, 1965). Плотность пестрятки кумжи, среди которых преобладали сеголетки (75—85 %) и двухлетки (15—25 %), изменялась в пределах 100—1500 экз/100 м², кумжи большего возраста встречались в количестве 10—150 экз/100 м².

Смертность молоди при зарыблении перекатов сеголетками наиболее высока в первые 2 мес. после выпуска (рис. 38). Выживаемость в целом составила 7—26 %. Имеющиеся в реке 14 га продуктивных выростных участков в состоянии производить около 45 000 смолтов. Для этого необходимо иметь, по разным расчетам, 0,5—1,1 млн сеголеток. Более целесообразно, как показывает опыт (Kennedy, Strange, 1980), выращивать одновременно лосося и кумжу, так как при монокультуре используется только 2/3 продукционной емкости биотопов реки.

В норме для водоемов Финляндии особям лосося и кумжи требуется 3—5 лет для смолтификации. Благодаря наиболее южному положению и хорошим трофическим условиям р. Ванты массовая смолтификация в ней происходит на втором году речной жизни рыб (рис. 39).

В 1982—1986 гг. в устье р. Ванты и на пороге Питкякоски было помечено 3300 покятных кумж и 4500 лососей, общий возврат в 1982—1983 гг. составил 8 %, в 1985—1986 гг. — около 12 %. Результаты их вторичной помки показаны на рис. 40 а, б. Кумжа осуществляет нагул и зимовку в зоне архипелага островов Финского залива. Вторично были отловлены 63 % рыб в пределах 50 км и 78 % на акватории в 200 км от места выпуска. Нагульный ареал лосося значительно больше — 73 % возврата пришлось на Финский залив и 27 % рыб было вторично поймано в основной части Балтийского моря.

Нагульные ареалы рыб в целом достаточно велики. Кумжа в основном нагуливается в прибрежных заливах, прилегающих к бере-

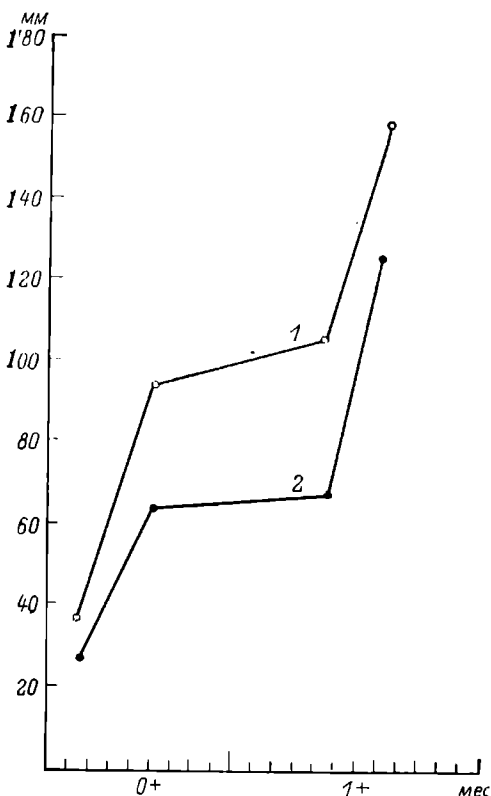


Рис. 39. Рост молоди лососевых.

1 — морская кумжа, 2 — лосось.

стовым рекам, тогда как лосось уходит далеко от берега, осваивая более глубоководные зоны концентрации пищи. Однако при достаточно большом территориальном разбросе меченых рыб (почти на 600 км) у кумжи довольно четко прослеживается ядро концентрации в районе р. Ванты. Преднерестовые скопления лосося охватывают больший ареал и образуют три группировки — в устье р. Ванты и в двух районах восточнее его у р. Кюми.

Преобладающие концентрации меченых рыб в районе выпуска свидетельствуют о том, что, несмотря на рыбоводное происхождение молоди и выращивание ее в другом районе, эффект хоминга может быть более слабым по сравнению с рыбами от естественного нереста, но все же проявляется, т. е. способность запоми-

нения и распознавания „своей“ реки формируется у молоди, полученной на рыбоводных заводах после выпуска ее на речные биотопы во время обитания на них в первые 1—2 года, а не только в первые месяцы жизни.

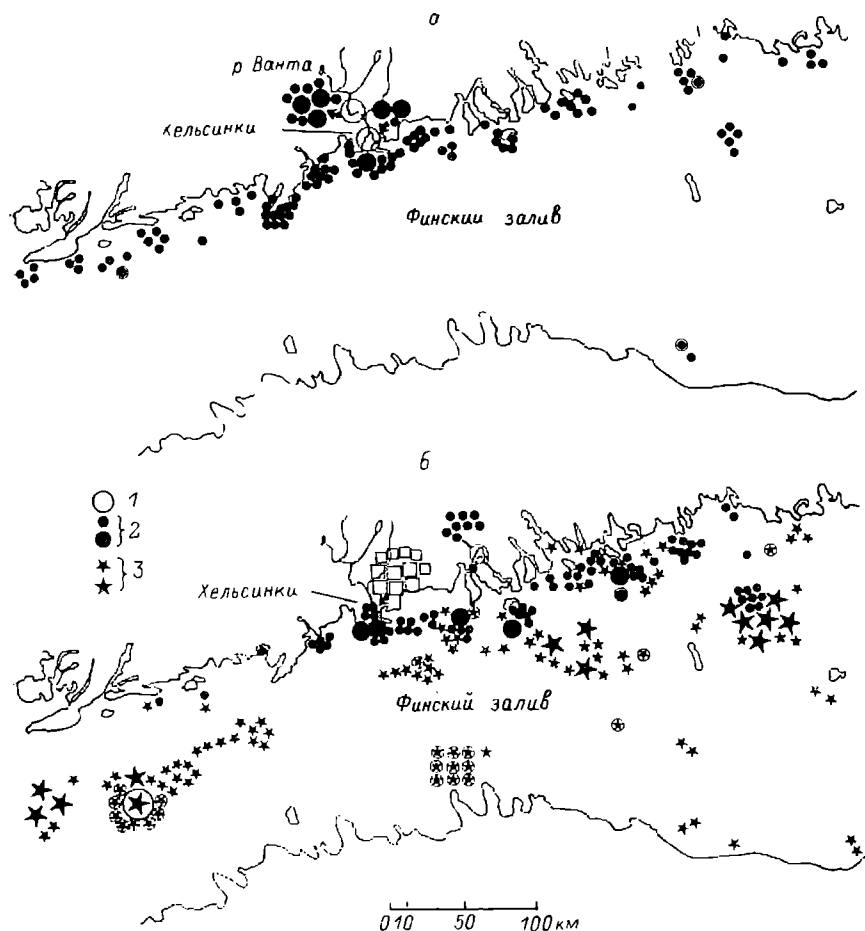


Рис. 40. Возврат меченых кумж (а) и лососей (б).

1 — место выпуска, 2 — вторичная поимка во время нерестовой миграции, 3 — то же во время нагульных миграций.

Наличие четко выраженного возврата в р. Ванта созревших производителей из выпущенной 2—3 года назад рыбоводной молоди создало условия для формирования естественно воспроизводимой в этой реке популяции ценных лососевых.

Для проверки возможности и оценки условий захода производителей лосося и кумжи в реку и подъема их на нерестилища в 1989—1990 гг. была выполнена серия биотелеметрического прослеживания пути и ритмики движения 4 лососей массой от 1,5

до 3 кг и 13 кумж массой от 3 до 9 кг, меченных ультразвуковыми желудочными передатчиками, дублированными обычными наружными метками Карлина.

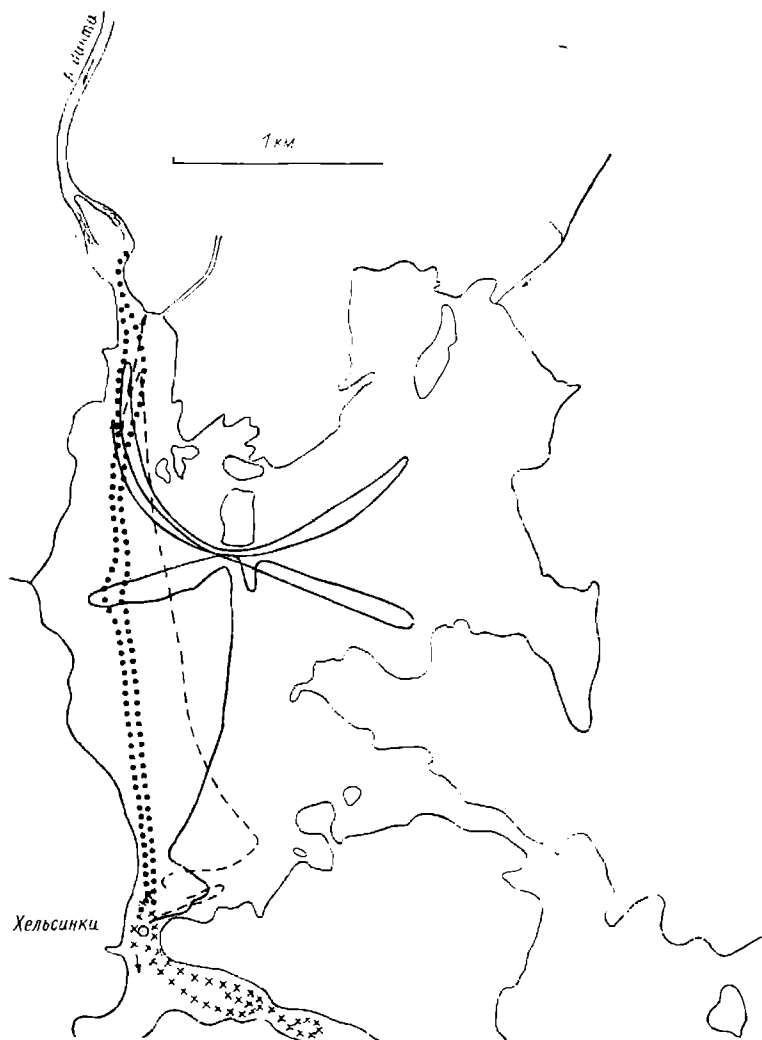


Рис. 41. Трассы движения меченых рыб в Финском заливе.

Рыбы после мечения выпускались в 4 точки: в Финский залив, ниже устья р. Ванты на 4 км, в устье реки, там, где она была поймана и в первую камеру рыбохода. Индивидуальное прослеживание рыб продолжалось в течение 1—1,5 мес.

Лососи и кумжи, выпущенные в заливе, после 1—8-суточного отставания и мелких перемещений в точке выпуска начали направленное движение в сторону реки (рис. 41).

Первой в устье реки возвратилась на седьмые сутки после выпуска крупная самка кумжи (масса около 9 кг), пройдя за это время 12 км при прямом расстоянии 4 км. Примерно 16 ч/сут рыба была малоактивна и отстаивалась на склонах подводных углублений. Активность возрастала в основном в предзакатные часы. Скорость движения вверх не превышала 0,5 км/ч, резкие броски отсутствовали. Путь рыбы в озерной части сначала простой сменился сложным поиском после контакта с береговой полосой полуострова, разделяющего вход к устью Ванты от другой части залива. Рыба произвела несколько галсовидных перемещений вправо и влево и только на пятые сутки начала медленное движение в устье, где была выловлена рыбаками-любителями. Остальные кумжи и лососи после периода адаптации прошли вверх сравнительно прямым путем: вдоль кромки судоходного канала, соединяющего устье Ванты с глубоководной частью залива. Скорость их движения не превышала 2,5 км/сут. Одна из рыб была найдена погибшей в месте выпуска.

Меченые особи, выпущенные в устье, в 100 м ниже места поймки на скат не пошли, а совершали перемещения между глубокими участками устья, выходя ночью в зону водопада и входа в рыбоход. Две особи освободились от меток, оторгнув их — о чем можно судить по тому, что сигналы этих меток все последующее время (метки работают не менее 30 сут) строго фиксировались в одних точках. За время с 29 VIII по 12 X ни одна рыба через рыбоход в реку не зашла.

Выпуск меченых рыб непосредственно в первую камеру рыбохода при перекрытом сеткой входе в него во избежание шокового ската вниз показал, что после 3—8-суточной адаптации и лосось и кумжа легко преодолевают секции рыбохода и выходят в реку. Движение по рыбоходу занимает 4—5 ч. После выхода в верхний бьеф одна из кумж (молодой самец длиной 45 см и массой 1,5 кг) в течение месяца совершала перемещения в 150—200 м выше выхода из рыбохода в районе глубокой части реки, образованной подпором плотины, и тенденции к движению вверх на нерестовые перекаты не обнаружила. Две самки кумжи массой 4—6 кг, пройдя рыбоход, несколько дней находились в нижней части реки, а затем совершили быстрый переход в район нерестилищ (рис. 42 а, б), где и находились весь октябрь до окончания работы передатчиков.

По устному сообщению рыболова-любителя, имеющего рыболовный участок в Финском заливе между портом Хельсинки и устьем р. Ванты, в ноябре 1989 г. ему в сеть попалась отнерестившаяся кумжа с передатчиком в желудке. Возможно, что это была одна из наших особей, скатившихся в залив после нереста. Одна кумжа (рис. 42 а) после 10-суточных перемещений в низовье реки пошла вверх, но была поймана рыбаками-любителями у одного из мостов.

Молодой самец лосося массой около 2 кг из числа выпущенных в рыбоход 14 IX около 20 сут находился в нижней части

реки, 3 сут провел в районе нижних перекатов, а затем пошел на скат, и последний сигнал его метки был обнаружен в устье Ванты со стороны Финского залива (рис. 42 г).

Биотелеметрические исследования подтвердили способность основной массы половозрелых рыб из формируемой в р. Ванта локальной популяции лосося и кумжи сравнительно легко находить устье и проходить через имеющиеся рыбопропускные сооружения, достигать нерестовых перекатов и эффективно участвовать в естественном воспроизводстве особей своего вида. Однако обращает на себя внимание факт слабого захода рыб в рыбоход: из меченных нами особей ни одна не прошла через входное отверстие рыбохода, а разовый учет числа немеченых рыб, находившихся в камерах в ловушке на выходе, показал, что их единицы, а не десятки. Часть производителей проходит в реку по сохранившемуся параллельно рыбоходу — естественному водопаду, но преодолеть его могут только наиболее сильные крупные особи в период подъема уровня воды в реке. Вторым и, возможно, не менее важным моментом, сокращающим масштабы освоения лососевыми естественных нерестилищ р. Ванты, является чрезмерно интенсивный вылов производителей на подходах ее к устью и в самом устье.

Расчетный годовой вылов кумжи от вышедших из р. Ванты смолтов в 1982—1987 гг. около 30 т. Из них, по данным возврата меток, в устье реки вылавливается около 600 кг и 1500 кг в море, вблизи от Хельсинки. Лосося по этим расчетам вылавливается около 80 т, из них у Хельсинки 3 т и в устье Ванты — 500 кг. Расчет по числу меченых выпущенных смолтов показывает, что каждая их тысяча у кумжи дает улов 190 кг, у лосося — 400 кг. Это в 2—2,8 раза ниже, чем при расчете по схеме зарыбления от общего числа немеченых смолтов (600 кг/1000).

Нагульно-зимовальные биотопы р. Ванты в состоянии содержать 300—700 экз./100 м² сеголетков кумжи и 600—800 экз./100 м² сеголетков лосося. Это количество молоди обеспечит скат в море 45—60 тыс. смолтов кумжи и столько же лосося с обратным пропуском в устье при современной интенсивности морского промысла 500 производителей. Достаточно ли этих рыб при налаживании их пропуска вверх для обеспечения естественного нереста и заполнения за счет него нагульно-зимовальных биотопов сейчас сказать трудно, необходимо продолжить ежегодное зарыбление реки фингерлингами и дожидаться большего уплотнения стада. Одной из подсобных мер для этого должно быть сокращение промысла рыб в устьевой зоне реки.

Опыт ликвидации последствий загрязнения реки Ванты и успех реинтродукции в нее утраченных популяций ценных рыб не является узко региональным и может найти применение на многих реках различных широт, где подготовлена общественно-правовая почва для реализации конкретных природоохранных мероприятий.

Проблема сохранения и восстановления населения малых рек приобретает все большую актуальность в связи с результатами изучения их роли в формировании экосистем озер, водохранилищ и морей. (Поддубный, Халько, 1990). Установлено, что группы-

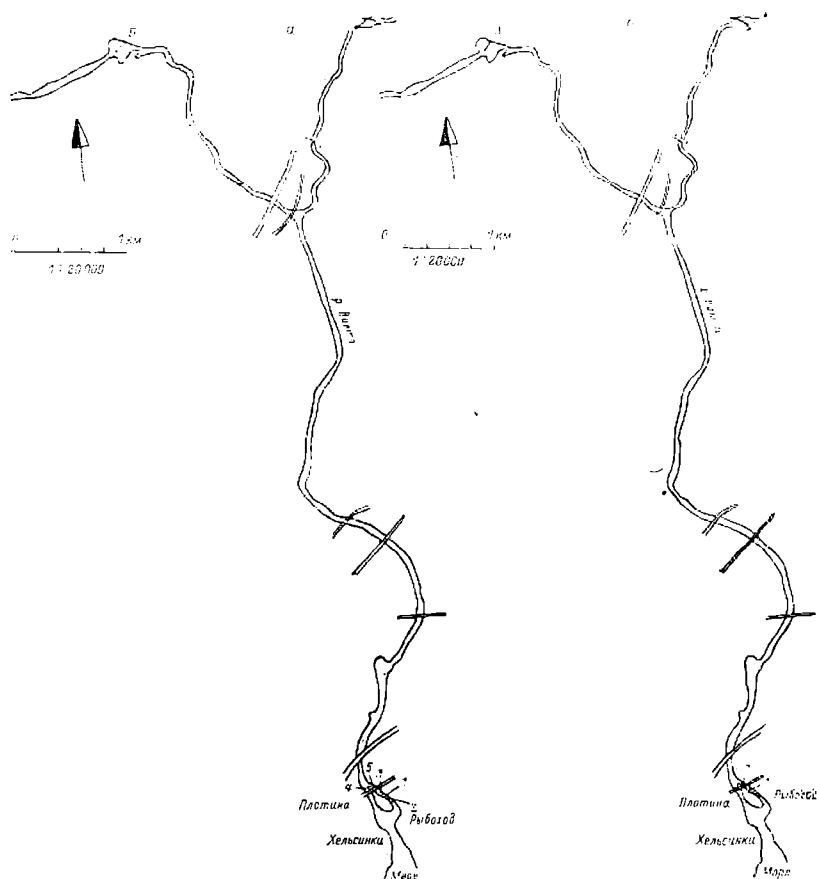
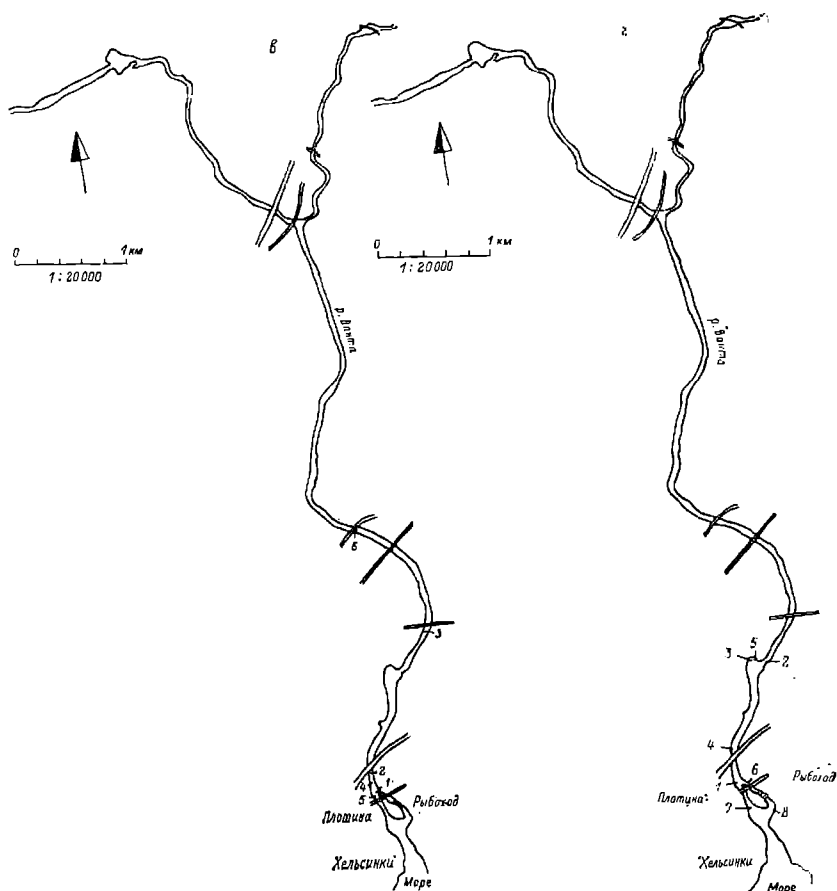


Рис. 42. Движение производителей лосося
1-6 — места последовательного обнаружения;

ровки проходных рыб, имеющиеся в каждой локальной популяции и заходящие для икрометания в верховья рек, могут обладать целым рядом наследственных признаков, способствующих луч-

шему выживанию их потомства на последующих этапах жизненного цикла, поэтому поддержание их запасов на необходимом уровне путем обеспечения захода в реки и создания условий на репродукционных биотопах позволяет повысить устойчивость ло-



и кумжи в реке.

a — *в* — кумжа, *z* — лосось.

кальной популяции и реализовать ее способность достигать оптимальной в ареале численности особей.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Влияние циркуляции вод на распределение и перемещение фитопланктона, беспозвоночных и рыб

В настоящее время роль динамики вод в распределении гидробионтов в Мировом океане достаточно хорошо исследована. Аккумуляция в зонах конвергенций организмов с положительной, а в зонах дивергенций — с отрицательной плавучестью (Биология, 1977; Parsons et al., 1982; Монин, Красицкий, 1985), направленный, замкнутый или полужамкнутый характер переноса икры и личинок рыб во время их пассивной миграции (Leggett, 1977; Марти, 1980; Тюряков и др., 1985), приуроченность слагающих промысловые скопления питающихся пелагических рыб к районам циркуляций вод с наименьшими скоростями течений (Laevastu, Hela, 1974), экономия энергии рыб в зависимости от их возраста на 40—90 % при совпадении направления миграции особей и течения (Weihs, 1978) с одной стороны, отражают сложность и взаимосвязанность различных проявлений динамических процессов (Бурков, 1980), с другой — неотъемлемое влияние последних на функционирование биотического звена морской экосистемы.

Во внутренних водоемах из всей совокупности абиотических факторов водной среды, обуславливающих пространственное распределение гидробионтов, динамика водных масс также играет немаловажную роль. Ряд исследователей за последнее десятилетие показали, что в зонах трансформации и смещения различных водных масс (на участках с повышенной гидродинамической активностью), где происходит интенсификация физико-химических и биохимических процессов, наблюдается повышение биомассы и численности планктонных организмов (Higo, Watanabe, 1978; Смирнова, 1982; Дружинин и др., 1983; Филимонова, Куликова, 1984; Мажейкайте и др., 1985; Авиная, 1987). Авторы отмечают, что особенности горизонтальной циркуляции вод является важным фактором концентрации или рассеивания, перемещения фито-, зоопланктона и скопления рыб (Pycha et al., 1965; Брагинский и др. 1968; Бакастов, Литвинов, 1971; Поддубный, 1971; Boltovskoy et al., 1984; Куо, Thomann, 1983; Reynolds, 1984; Soto et al., 1984; Курейшевич, Новиков, 1985; Поддубный и др., 1987; Поддубный, Малинин, 1988; Schwab et al., 1989; Поддубный и др., 1990), перемешивание водной толщи, вызываемое ветром, внутренними волнами и апвеллингом, способствует изменению скорости фотосинтеза, непериодическому всплеску численности и биомассы фитопланктона в неглубоких водоемах, изменению структуры

сообществ планктона в прибрежной части глубоких озер (Haffner et al., 1984; Шиенок, 1985; Baiey-Watts et al., 1987; Spigel, Imberger, 1987).

Одним из перспективных направлений в изучении взаимодействия абиотического и биотического звеньев экосистемы водоемов является математическое моделирование пространственно-временной изменчивости концентраций различных химических и биологических соединений, в котором учитывается гидродинамика водных масс и используются одно-, двух- или трехмерные модели качества воды (Тушинский, 1987; Gallerano et al., 1989).

Исследование влияния макро- и мезомасштабной циркуляции вод, определяющей массо- и энергоперенос в водоеме, на пространственное распределение и условия формирования устойчивых скоплений гидробионтов и выполнение их на водохранилищах и некоторых малых и крупных озерах в комплексе с экологическими полигонными работами позволяют, на наш взгляд, выявить ряд новых связей между абиотической и биотической компонентами экосистемы.

Горизонтальная циркуляция вод и распределение планктона

В обширных по площади, со сложной морфометрией водоемах при действии продолжительных ветров и возникновении сгонно-нагонных явлений фитопланктон концентрируется у наветренного берега, накапливается в бухтах и заливах. Занесенные в бухты скопления планктонных водорослей могут совершать круговые движения вдоль берегов и затем, следуя за циркуляционными токами воды, выноситься в открытую часть водоема (Брагинский и др., 1968). В открытом водоеме в районах с интенсивным однонаправленным переносом вод в фотическом слое наблюдается наименьшее содержание хлорофилла. При завихрении и ослаблении скорости потока концентрация фитопланктона постепенно увеличивается и наибольшего значения достигает после образования локального круговорота с минимальными скоростями течения (Поддубный и др., 1990).

В отличие от фитопланктона распределение сообществ планктонных животных зависит не только от характера течений, но и особенностей биологии самих организмов. В связи с этим относительное постоянство районов с высокой биомассой зоопланктона, несмотря на значительную подвижность водных масс мелководных водоемов в летний период, может определяться структурой циркуляции (наличием двухслойного течения) и суточными вертикальными миграциями планктона. Так, для Рыбинского водохранилища фактическое смещение скоплений в июле 1965 г. варьировало в пределах 7—9 км и совпадало с направлением и скоростью преобладающего за месяц интегрального переноса. Без учета двухслойности течения перемещение зоопланктона в слое 0—3 м могло бы быть на 100—130 км, а под действием придонных ком-

пенсационных течений составило бы 60—80 км (Бакастов, Литвинов, 1971).

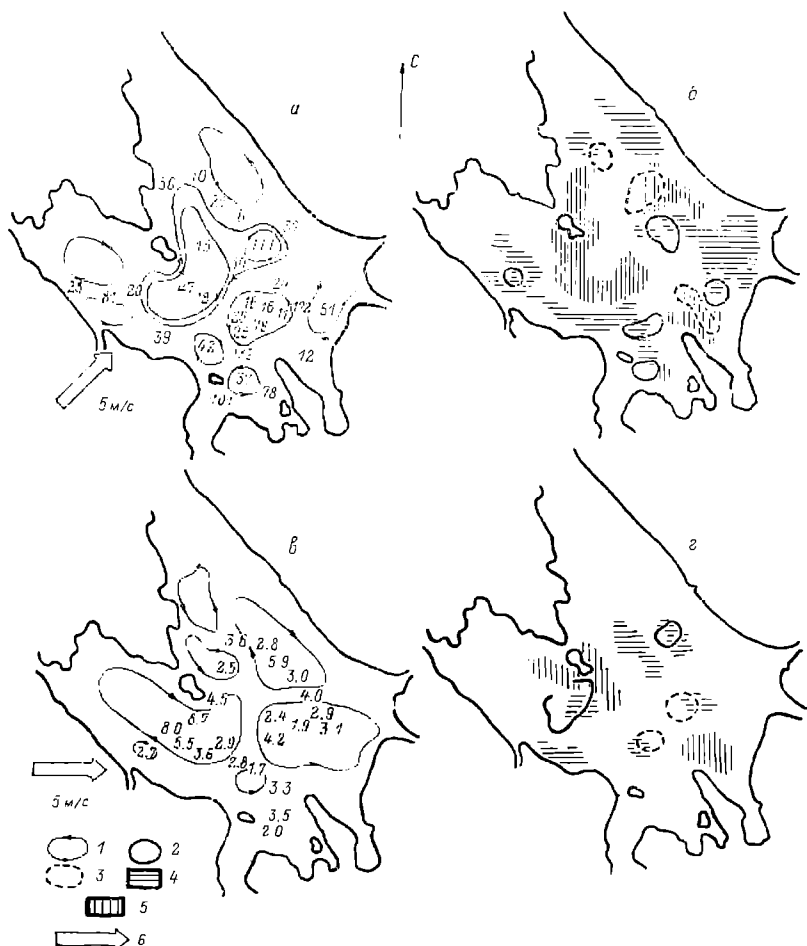


Рис. 43. Положение круговоротов и биомассы зоопланктона (10^{-2} г/м³) в Рыбинском водохранилище (а), зон дивергенций и конвергенций полных потоков (б) в сентябре 1964 г.; положение круговоротов и биомассы зоопланктона (г/м³) (в), зон дивергенций и конвергенций полных потоков (г) в июле 1985 г.

1 — круговороты, 2 — наибольшие скопления зоопланктона; 3 — наименьшие скопления зоопланктона, 4 — дивергенции; 5 — конвергенции, 6 — направление ветра.

Установление факта влияния интегральной циркуляции вод на перемещения скоплений гидробионтов позволило в дальнейшем на полигонах Рыбинского водохранилища провести связь между горизонтальным распределением планктона и выделенными ранее (Поддубный, 1988) структурными элементами циркуляции водных масс. Так, сопоставление осредненных от поверхности до

дна и в слое 0—4 м биомасс зоопланктона на станциях Главного плеса водоема соответственно в сентябре 1964 г. и июле 1985 г. (Монаков, Семенова, 1966; Ривьер, 1988) с положением круговоротов воды выявило тенденцию увеличения биомасс в центрах антициклонических вихрей и уменьшение их на периферии. В центрах циклонических круговоротов наблюдалась пониженная биомасса с ее постепенным увеличением к периферии вихрей (рис. 43 а, в). Кроме того, наибольшие скопления зоопланктона тяготели к дивергенциям полных потоков — зонам наименьших скоростей интегрального переноса (рис. 43 б, г).

Указанные закономерности в распределении планктона подтвердились серией последовательных съемок, выполненных в мае—сентябре 1987 г. на полигоне, расположенном в западной части Главного плеса водохранилища. В период наблюдений при ветрах восточной и западной четверти в пределах полигона сформировалась циркуляция вод, состоящая из двух-четырех циклонических и антициклонических круговоротов. В южной и восточной частях полигона наибольшие скопления планктонов в слое 0—5 м были приурочены к областям антициклонических круговоротов (рис. 44) и находились вблизи зон дивергенций полных потоков. Для большинства съемок отмечалась тенденция к постепенному увеличению концентрации хлорофилла и биомассы зоопланктона по направлению от циклонических вихрей к антициклоническим с понижением их значений на периферии антициклонов и повышением на периферии циклонов (табл. 36). Пространственно-вре-

Таблица 36

Элементы циркуляции вод и относительное содержание хлорофилла „а“ и биомассы зоопланктона

Дата съемки	Антициклон	Периферия	Циклон	Периферия
Фитопланктон				
30—31 V 87	0,80	0,80	0,80	0,84
4 VI 87	0,82	0,67	0,55	0,67
6 VI 87	0,95	0,80	0,57	0,64
13 VI 87	0,52	0,58	0,72	0,76
16 VI 87	0,47	0,60	0,70	0,60
13 VII 87	0,96	0,76	0,81	0,88
13 VIII 87	0,78	0,77	0,55	0,67
26 IX 87	0,60	0,63	0,65	0,80
Зоопланктон				
17 IX 64	0,82	0,31	0,32	1,0
2 VII 85	1,0	0,48	0,31	0,44
13 VIII 87	0,68	0,67	0,66	0,75
20 IX 87	0,60	0,80	0,70	0,85

Примечание. Относительное содержание хлорофилла „а“ и биомассы зоопланктона определялись по отношениям: $X_{лф}/X_{лф_{max}}$ и B/V_{max} соответственно.

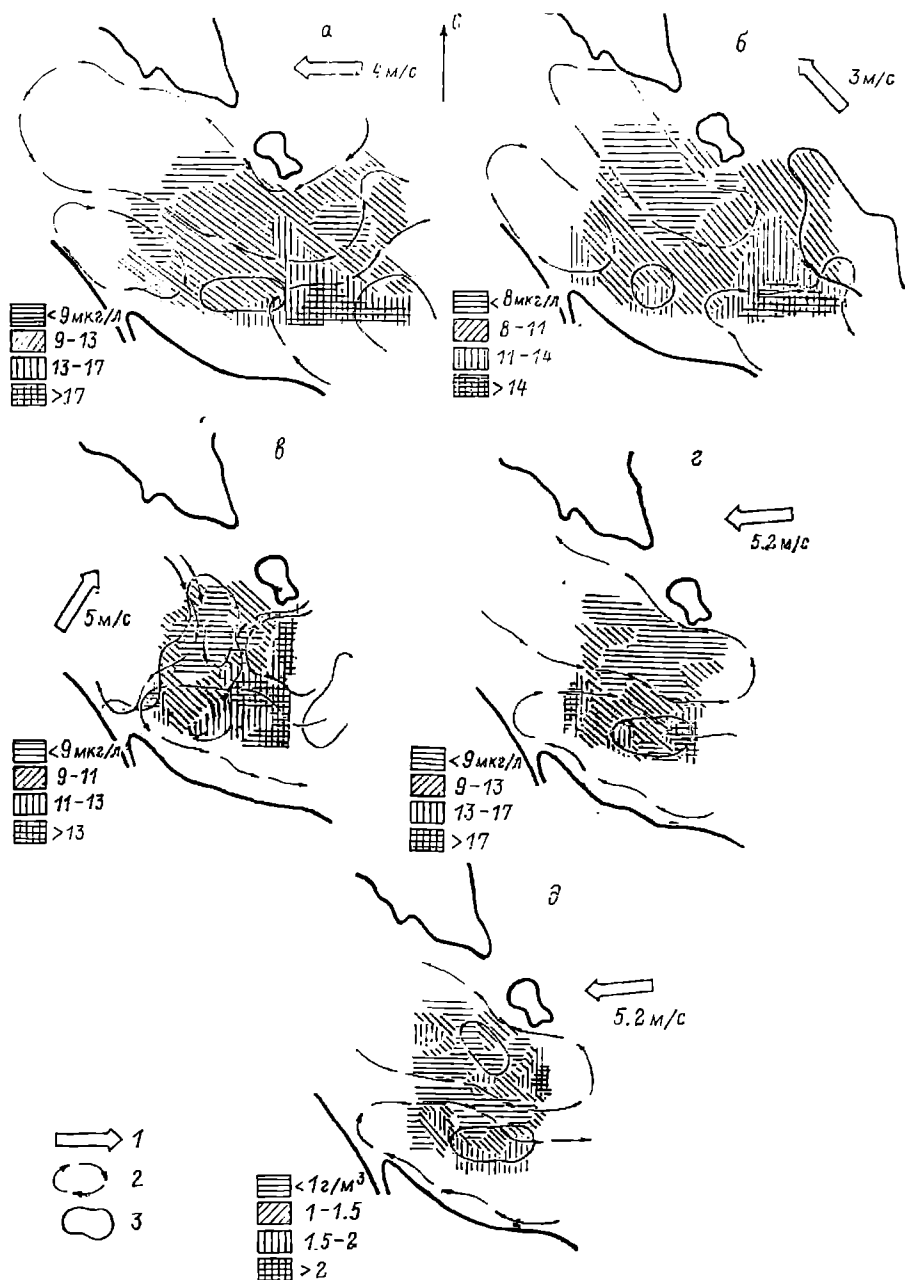


Рис. 44. Положение структурных элементов циркуляции вод на полигоне и распределение концентрации хлорофилла 4 VI 87 (а), 6 VI 87 (б), 13 VII 87 (в), 13 VIII 87 (г), зоопланктона — 13 VIII 87 (д).

1 — направление ветра, 2 — круговороты, 3 — зоны наименьших скоростей интегрального переноса.

менная динамика скоплений в июне 1987 г. определялась динамикой антициклонических круговоротов — смещение скоплений происходило в направлении перемещения вихрей (рис. 45).

В малых неглубоких с простой морфометрией озерах возникающая под действием ветра и рельефа дна горизонтальная цир-

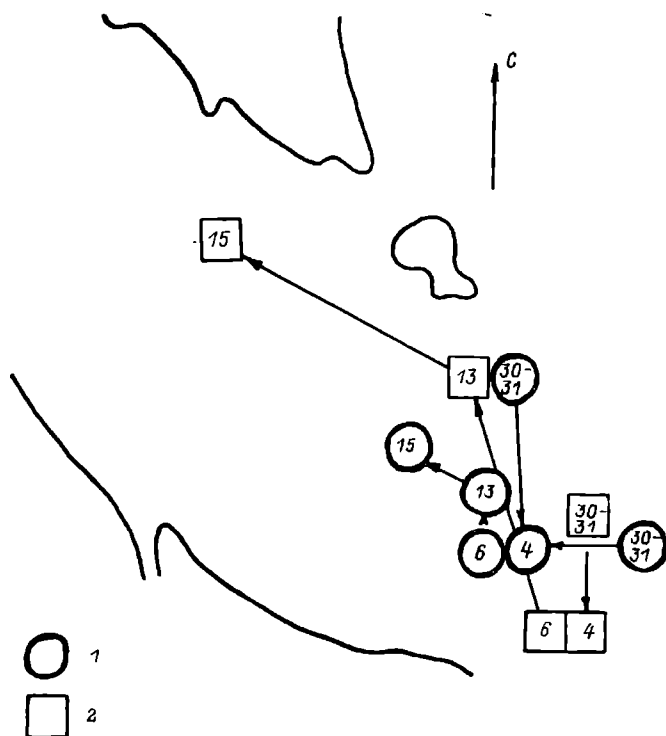


Рис. 45. Схема перемещения центров скоплений фитопланктона (1) и антициклонических круговоротов (2) с 30—31 V 87 по 15 VI 87 на полигоне (цифры — даты съемок).

куляция вод, состоящая, как правило, из двух круговоротов разного знака (Поддубный, Литвинов, 1983), также оказывает непосредственное влияние на распределение планктонных организмов, их концентрирование или рассенвание. Применительно к оз. Плещеево наибольшие поверхностные скопления золотистых водорослей в мае, синезеленых в августе 1983 г. и биомассы летнего зоопланктона находились в системе вихревых образований и располагались вблизи зон дивергенций полных потоков (Поддубный и др., 1987; Экосистема..., 1989). В пределах циклонического круговорота по сравнению с антициклоническим скопления занимали более обширную площадь, что свидетельствовало о постепенном их рассредоточении в данном вихре.

Циркуляция вод и распределение рыб

Течения как элемент гидрологического режима внутренних водоемов и фактор среды обитания гидробионтов имеют особое значение в силу своей способности оказывать прямое воздействие на поведение особей и групп рыб, использующих направление и скорость потоков воды при перемещениях в конкретных ситуациях (Поддубный, 1971).

Соппротивление рыб сносу течением связывается с их двигательной активностью и может быть охарактеризовано тремя основными показателями: пороговыми скоростями течения, плавательной способностью и критическими скоростями течения, в пределах которого возможна реореакция рыб. По результатам лабораторных исследований поведения пелагических рыб в потоке воды у большинства рыб выявлена четкая зависимость их распределения от гидравлической структуры потока (Павлов, 1979). При неустойчивом направлении течения, образовании вихревых зон одни рыбы уходят в сторону меньших скоростей течения, к области круговорота, другие имеют явную реореакцию и активно продвигаются против течения.

Визуальные наблюдения, эксперименты по мечению молоди рыб и водных масс, изучение сезонной динамики плотности и видового состава в различных экологических районах Рыбинского водохранилища позволили выделить течения как ведущий фактор горизонтального распределения рыб на ранних этапах развития (Конобеева, Поддубный, 1982). В условиях отсутствия ориентации для рыб размером до 42—45 мм летние среднемесячные скорости течения в водохранилище, составляющие ~ 8 см/с, являются критическими и пассивный дрейф молоди может продолжаться до момента ее способности оказывать сопротивление потоку. Направление перемещения группировок рыб, находящихся в слое 0—3 м, определяется поверхностными течениями, а придонных группировок компенсационными. С учетом вертикальных суточных миграций общее смещение скоплений незначительно и в зависимости от ветровых условий может составлять 1—4 км. В открытой части водоема мальки не только пассивно дрейфуют в толще воды, но и способны противостоять потоку и перемещаться в различных направлениях (Конобеева, 1988).

Широкое применение эхометрической аппаратуры и накопление уникальной информации по распределению скоплений рыб в водной толще позволили детализировать имеющиеся и получить новые данные по связям между структурными элементами циркуляции вод и распределением и перемещением пелагических рыб в водоемах разного типа. В светлое время суток движение стай в скоплениях складывается из двух составляющих — сноса течением и активного плавания. Результирующая этих двух параметров определяет действительное направление движения рыб.

При сопоставлении схем циркуляции вод в Главном плёсе Рыбинского водохранилища и плотностей пелагических рыб в лет-

ний период 1978—1987 гг. были выявлены следующие особенности. Наибольшие плотности рыб находились на периферии круговоротов воды и в большинстве случаев совпадали с зонами наимень-

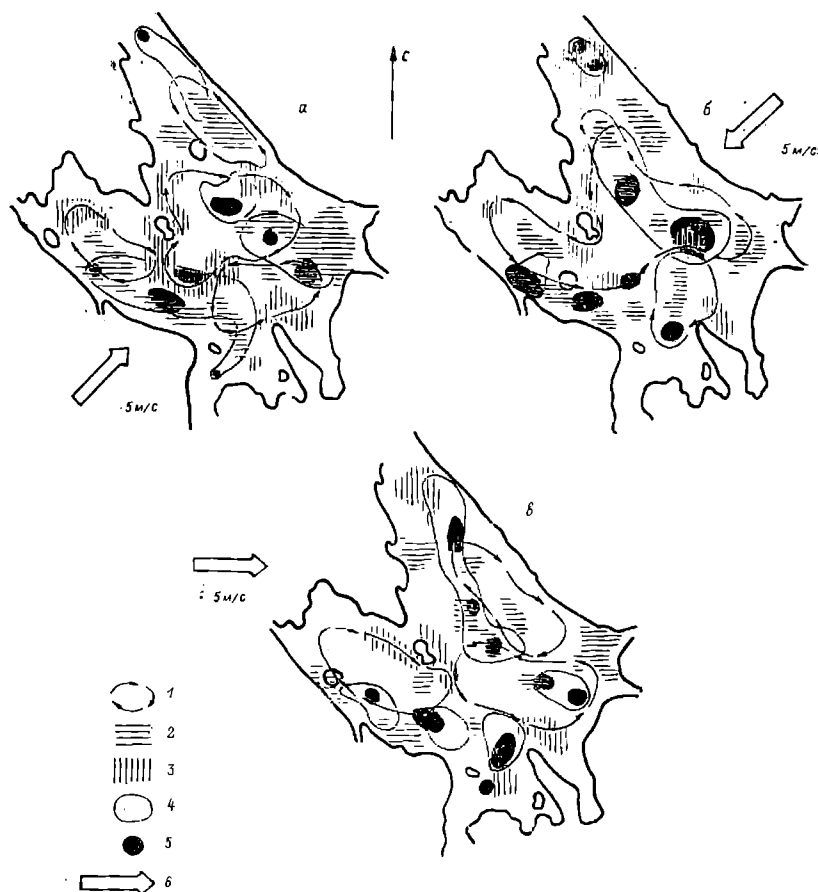


Рис. 46. Структурные элементы циркуляции вод в Рыбинском водохранилище и распределение наибольших скоплений пелагических рыб в августе 1978 г. (а), в августе 1984 г. (б), в летний период 1978—1987 гг. (г).

1 — круговороты, 2 — дивергенции полных потоков, 3 — конвергенции полных потоков, 4 — плотности рыб 100—150 кг/га, 5 — плотности рыб 150 кг/га, 6 — направление ветра.

ших скоростей интегрального переноса в средних и придонных слоях воды. Незначительная часть скоплений (16—25 %) концентрировалась между зонами конвергенций и дивергенций полных потоков или была приурочена к зонам конвергенций (рис. 46).

Находясь преимущественно под действием прямолинейного переноса вод на локальных участках периферии вихрей (микрполигонах), скопления рыб в средних слоях в 71 % случаев двига-

лись в направлении течения или с отклонением от него в среднем на 27 град, в 14 % случаев — перпендикулярно течению или против него (рис. 47). Из числа смещавшихся по потоку скоплений

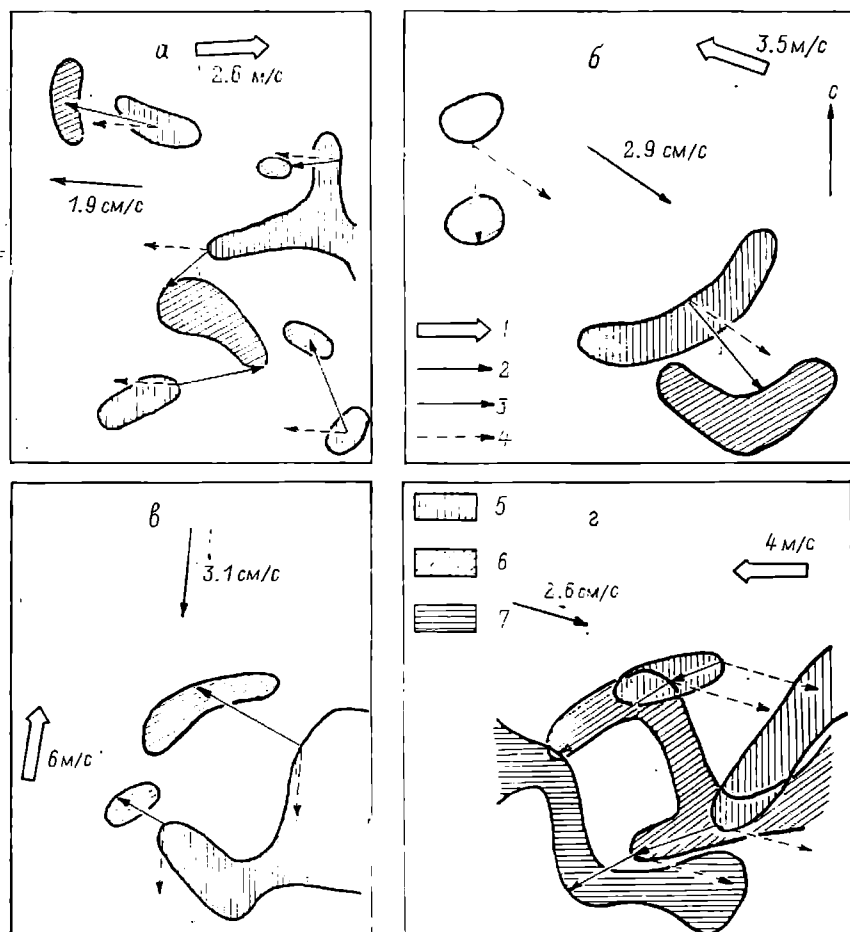


Рис. 47. Перемещение скоплений пелагических рыб на микрополигонах в слое 3—7 м 13 VI 86 (а), в слое 5—7 м 4 VI 87 (б), в слое 5—7 м 25 IX 87 (в), в слое 3—5 м 4 VI 87 (г).

1 — направление ветра; 2 — направление интегрального переноса вод. 3 — фактические траектории перемещения скоплений; 4 — рассчитанные траектории перемещения скоплений, 5 — положение скоплений в начальный момент времени, 6 — положение скоплений через 6 ч, 7 — положение скоплений через 12 ч.

в 60 % случаев скорости этих скоплений, рассчитанные по осредненным в слое векторам течений, не превышали фактические более чем в 1,2 раза (табл. 37). В остальных случаях расхождение в скоростях в 2,2—5,4 раза, вероятно, обусловлено неустановившимися ветровыми условиями и нестационарностью течений,

Таблица 37

Характеристика перемещения скоплений пелагических рыб на полигоне в западной части Рыбинского водохранилища

Дата	Слой	N	α°	W м/с	V _ф см/с	$\alpha^\circ V_\phi$	V _р см/с	$\alpha^\circ V_p$	ΔV см/с	$\Delta \alpha$ $^\circ$	$\Delta V'$ %	$\Delta \alpha'$ %
Движение в направлении течения												
7 VI 85	3—7	1	322	6,7	2,9	262	3,1	300	0,2	38	7	21
8 VI 85	3—7	2	85	4,8	3,5	275	3,7	335	0,2	60	6	33
13 IX 85	3—7	1	35	4,2	1,7	55	1,9	55	0,2	0	12	0
12—13 VI 86	3—7	4	56	1,2	1,4	75	0,5	80	0,9	5	64	3
13 VI 86	3—7	2	265	1,9	3,8	298	0,7	285	3,1	13	81	7
13 VI 86	3—7	4	265	2,6	2,6	279	1,9	277	0,7	2	27	1
18 VI 86	3—7	1	22	5,8	1,2	13	1,8	32	0,6	19	50	11
3—4 VI 87	5—7	2	90	4,0	1,5	84	3,3	100	1,8	16	120	9
4 VI 87	5—7	2	112	3,5	3,4	158	2,9	125	0,5	33	14	18
25 IX 87	3—5	1	190	6,0	2,4	180	1,7	170	0,7	10	29	6
Движение перпендикулярно течению												
18 VI 86	3—7	1	22	5,8	1,6	100	1,8	32	0,2	68	13	38
18 VI 86	3—7	1	22	5,8	3,1	285	1,8	32	1,3	107	42	59
25 IX 87	5—7	2	190	6,0	4,2	290	3,1	183	1,1	107	26	59
Движение против течения												
13 VI 86	3—7	1	265	1,9	2,8	115	0,7	285	2,1	170	75	94
13 VI 86	3—7	1	265	2,6	2,8	75	1,9	277	0,9	158	32	88
4 VI 87	3—5	2	90	4,0	4,5	245	2,6	106	1,9	139	42	77

Примечание. N — число скоплений; α — направление ветра, W — скорость ветра; V_ф, $\alpha^\circ V_\phi$ — фактические скорость и направление перемещения скоплений, V_р, $\alpha^\circ V_p$ — рассчитанные скорость и направление перемещения скоплений, | ΔV |, | $\Delta \alpha$ | — абсолютные ошибки расчета скорости и направления перемещения скоплений, $\Delta V'$, $\Delta \alpha'$ — относительные ошибки расчета скорости и направления перемещения скоплений.

а также влиянием бароклинных эффектов во время образования непродолжительной стратификации и возрастанием ориентирующего значения рельефа дна у придонных рыб по сравнению с рыбами, находящимися в толще воды. При движении скоплений перпендикулярно или против течения фактические скорости в основном превышали рассчитанные в 1,1—1,7 раза (табл. 41).

Во все периоды наблюдений наибольшая плотность пелагических рыб приходилась на горизонты 3—7 м, где формировались скопления, состоящие из отдельных стай. Плотность рыб по данным эхоинтерпретирования достигала 10—20 экз/м³ для сетка и 3—15 экз/м³ для ряпушки. В верхнем 3-метровом слое плотность рыб небольшая, менее 10—3 экз/м³ даже в штиль. При усилении ветра 4—6 м/с в верхнем 3-метровом слое количество рыб резко уменьшилось. Как было показано ранее, в слое 0—3 м направление поверхностного течения совпадает с направлением ветра, в более глубоких слоях оно направлено в противоположную сто-

рону и по скорости в 2—3 раза меньше поверхностного течения. С усилением ветра рыбы, погружаясь всего лишь на 2—3 м, оказывались в зоне более слабых, чем поверхностные, и разнонаправленных течений.

Кроме того, на горизонтах смены направления течения скорость вообще может быть минимальной (вплоть до нуля), что обеспечивало находящимся здесь рыбам пространственную устойчивость при любых по силе и направлению ветрах.

В штормовых условиях отмечалось увеличение плотности рыб на русловых участках, прежде всего за счет подхода рыб с близлежащих мелководий, наблюдалось погружение скоплений в нижние слои воды. При устойчивом сильном ветре происходил распад скоплений. Рыба широко рассредоточивалась по всем глубоководным горизонтам на обширной акватории. Это обуславливалось изменяющимися условиями освещенности как за счет волнения, так и увеличением мутности воды, заглублением слоев поверхностного и компенсационного течений. На различных горизонтах рыба оказывалась под влиянием разнонаправленных течений и дрейфовала в ночное время вместе с ними. И при длительных штормах рыбы из одного скопления могли разноситься на большие расстояния — за 3 сут до 10—12 км.

Процесс восстановления скоплений после штормов происходил довольно замедленно в течение нескольких суток. Скопления снетка, ряпушки, молоди судака, окуня образовывались не одновременно массовым подходом рыб с одного направления, а как бы кольцевидным стягиванием особей в одно место со всех сторон.

Пространственное распределение скоплений рыб в водной толще, скопление или рассредоточение может вызываться и характером циркуляции в вертикальной плоскости. Наиболее сложная картина течений — наличие в средних и придонных слоях зон схождения и расхождения потоков, вызывающих опускание или подъем вод, — возникает в период стратификации, когда режим течений формируется под совместным действием ветров, бароклинных эффектов и рельефа дна. В мае 1984 г. на полигоне в западной части водохранилища зафиксированные устойчивые скопления рыб, представленные преимущественно снетком, располагались под термоклином на глубинах 7—10 м над понижениями рельефа дна. В вертикальной структуре течений в южной части полигона четко прослеживались чередующиеся зоны дивергенции D и конвергенции K вод, охватывающие соответственно верхнесредние и средние придонные слои. По своему положению скопления снетка совпадали с зоной конвергенции вод (рис. 48). Соотношение интенсивности расхождения и схождения потоков определяло концентрацию или рассеивание скоплений. Наличие 21 V мощной дивергенции вод в верхних слоях и слабо выраженной конвергенции в нижних слоях (разрез AB) способствовало разделению скоплений, которые 24 V с установлением подавляющей конвергенции объединялись. Обратная ситуация наблюдалась на раз-

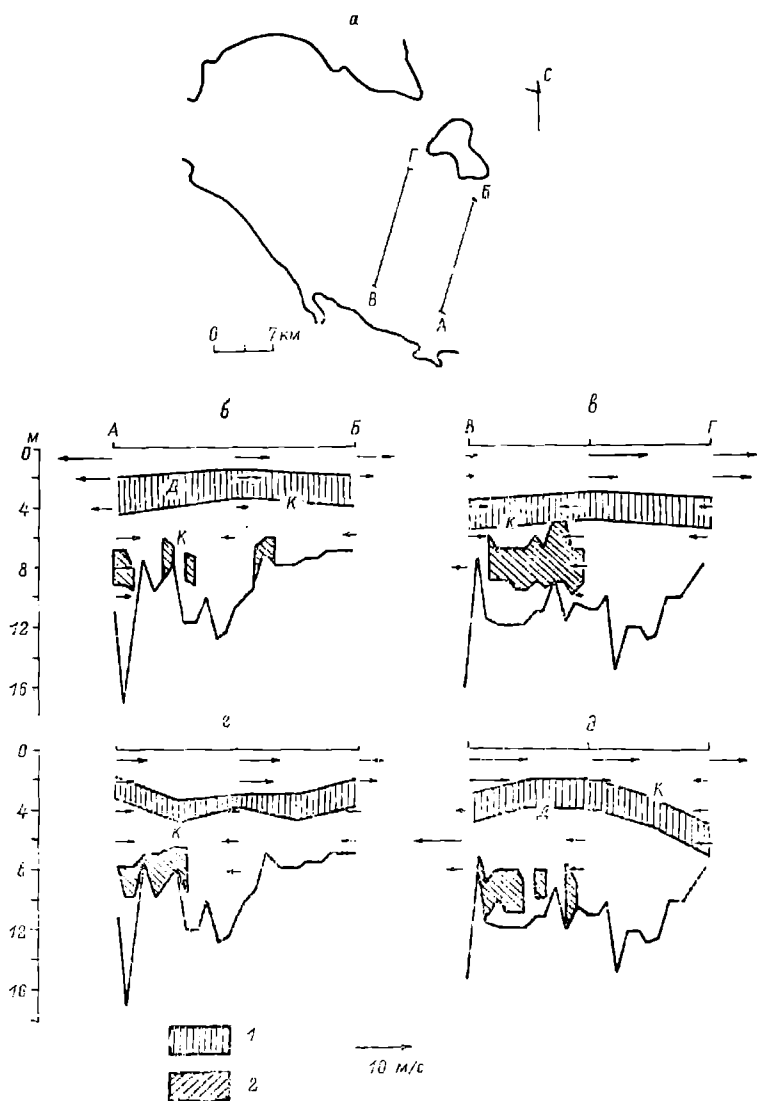


Рис. 48. Вертикальная структура течений и распределение скоплений пелагических рыб на полигоне.

a — положение разрезов; *б, в* — съемка 21 V 80 г.; *г, д* — съемка 24 V 84 г. 1 — слой термоклина, 2 — скопление рыб; остальные обозначения в тексте.

резе ВГ: скопления сетка, приуроченные к зоне конвергенции воды 21 V, разделились 24 V в средних слоях дивергенции течений.

Рассмотренные особенности взаимосвязи циркуляции вод и распределения рыб на примере Рыбинского водохранилища прослеживаются и в ряде мелких озер. В оз. Белом группировки леща, размножающиеся в устьях притоков, во время нагула постепенно смещаются под влиянием круговых токов воды циклонической и антициклонической направленности (Поддубный, 1971). В оз. Плещеево наибольшая концентрация скоплений пелагических рыб в летний период относится к областям вихревых образований в средних и придонных слоях (Поддубный и др., 1983).

В крупных глубоких озерах (оз. Верхнее) при наличии квазипостоянного циклонического круговорота рыбы, находящиеся в зоне интенсивных вдольбереговых течений, распространяются в направлении движения потока наиболее быстро, чем локализующиеся в районах слабых течений и водоворотов — заливах и бухтах (Pycha et al., 1965). Обширные зоны подъема вод (апвеллинга) в прибрежных и центральных частях озер, вызванного дивергенцией течений в циклонических круговоротах и между вихрями разного знака, создают благоприятные условия для транспорта питательных веществ в толще воды и для формирования кормовой базы и нагульных скоплений рыб. Так, для оз. Севан простое сопоставление схем циркуляции, зон апвеллинга (Саркисян и др., 1986) и распределения скоплений рыб (Поддубный, Малинин, 1988) позволило выявить следующие особенности. Наибольшие скопления сигов в Малом Севане (слой 15—40 м) приурочены к области периферии антициклонического круговорота, в Большом Севане — к области циклонического круговорота, охватывающего всю толщу воды до дна, и практически полностью совпадают с положением зон подъема вод (рис. 49). Кроме того, повышенные плотности рыб (400 кг/га) тяготеют к наибольшим скоростям вертикального переноса.

Для выявления возможного механизма влияния структуры течений на перемещения пелагических рыб в оз. Балатон использовались данные телеметрических съемок 7—8 IX 83 г. и рассчитанные на рассмотренной выше стационарной модели ветровых течений схемы послойного переноса вод.

Метод математического моделирования течений при установлении связей между перемещением рыб и особенностями циркуляции вод был выбран из-за отсутствия фактически измеренных характеристик течения в период съемок адекватности модели к условиям оз. Балатон (Тонких, Комилов, 1984; Свирижев и др., 1986).

Меченые ультразвуковыми датчиками толстолобики были выпущены вблизи южного берега северной части бассейна Шнофок в 8 ч 20 мин 7 IX 83 г. и отслеживались в течение 21 ч до 5 ч 15 мин 8 IX 83 г. Согласно контрольным обловам и визуальным наблюдениям перемещение рыб отмечалось в верхнем мет-

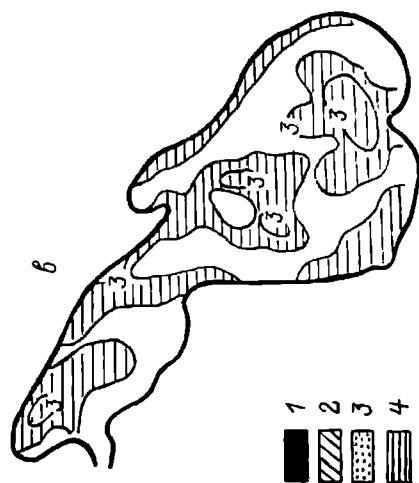
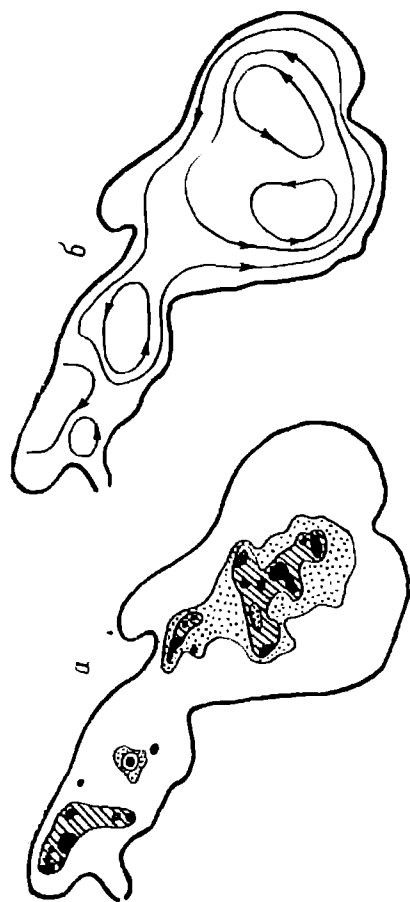


Рис. 49. Горизонтальное распределение сгогов в оз. Севан (а), циркуляция вод (б) и поле вертикальной скорости на глубине 1 м (10-3 см/с) (в).

1 — плотность рыб 400 кг/га; 2 — то же 200—400 кг/га; 3 — 150—200 кг/га; 4 — зона подъема вод.

ровом слое. Передвижение их происходило по сложной траектории антициклонического характера и сопровождалось резкими колебаниями скорости — от 22 до 166 см/с, а также реверсивным направлением их движения (рис. 50 а, б).

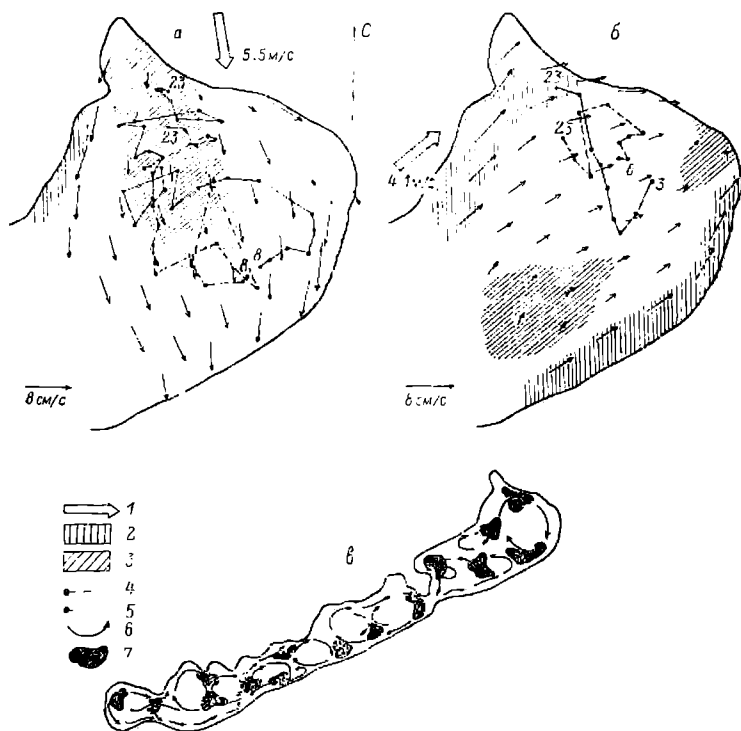


Рис. 50. Векторное поле течений в слое 0—1 м и траектории перемещения толстолобика 7—8 IX 83 г. в оз. Балатон в дневные и вечерние часы (а), ночные часы (б), места повышенной встречаемости толстолобика и интегральная циркуляция вод при преобладающих ветрах северной четверти (в) (цифрами указаны часы суток).

1 — направление ветра; 2 — зона наибольших скоростей течения; 3 — зона наименьших скоростей течения; 4 — перемещение первой рыбы; 5 — перемещение второй рыбы; 6 — интегральный перенос вод; 7 — район повышенной встречаемости рыб.

В рассматриваемый период преобладали устойчивые ветры северной четверти 0,7—8,1 м/с. В конце съемки (с 20 ч 7 VIII 83) произошла смена направления ветра на юго-западное при скорости 2,8—6,1 м/с. Исходя из ветровых условий циркуляция вод в слое 0—1 м рассчитывалась для двух направлений ветра — 350°, 5,5 м/с (период с 8 ч 20 мин до 20 ч 7 IX) и 230°, 4,1 м/с (период с 23 ч 7 IX до 5 ч 15 мин 8 IX). Промежуток времени с 20 до 23 ч считался переходным между двумя типами циркуляции вод, так как время установления течения, соответствующего новому на-

правлению ветра, составило $\sim 2,5-3,5$ ч (по Lick 1976). Структура течений в переходный период условно принималась аналогичной сформированной при северном ветре.

Проведенные расчеты течений показали, что как в случае северного, так и юго-западного ветров в слое 0—1 м преобладает квазиоднонаправленный перенос воды в направлении действия ветра. Максимальные скорости течения (до 10 см/с) наблюдаются в прибрежной зоне, а минимальные (3 см/с) в центральной части бассейна (рис. 50 а, б). Сопоставление траекторий перемещения рыб с характером переноса вод выявило следующие закономерности: в дневные и вечерние часы рыбы передвигались против течения или перпендикулярно ему со средними скоростями 57—60 см/с. Траектории передвижения совпадали преимущественно с зоной наименьших скоростей течения (рис. 50 а). В ночные часы рыбы смещались перпендикулярно или по течению со средней скоростью 42—47 см/с. Направление их движения тяготело также к зонам наименьших скоростей переноса вод (рис. 50 б). В целом для всего периода съемок скорости и время движения рыб составили: по течению 62—82 см/с, (3,2—3,5 ч) против течения 52—55 см/с (9,5—10,3 ч), перпендикулярно течению 49—57 см/с (7,5—8,0 ч).

Таким образом, несмотря на существенное превышение скоростей движения рыб (в 5—10 раз) относительно скоростей течения в слое 0—1 м (последние могут быть выше из-за ряда ограничений модели), отмечена тенденция зависимости характера перемещения рыб от структуры потоков воды.

Все сказанное позволило, на наш взгляд, предварительно оценить принципиальные особенности перемещений и летне-осеннего распределения толстолобика в оз. Балатон.

Основной зоной обитания вида является пелагиаль открытых плесов озера. В прибрежную часть литорали толстолобик попадает исключительно редко. Популяция существует в виде 3—4 относительно изолированных группировок, приуроченных по местобитанию в пагульный период к зонам основных циклональных циркуляций. Участками повышенной встречаемости толстолобика являются периферийные зоны сбоя потоков (рис. 50 в). При устойчивых ветрах особи каждой группировки посещают эти зоны, судя по фактическим скоростям перемещения рыб, один раз в 2—3 дня, преимущественно дрейфуя в потоке воды. В периоды разрушения циркуляционных течений при длительном штиле стаи толстолобиков должны находиться в одной из указанных зон своего района и совершать там разнонаправленные перемещения с паузой ночью. Однако последняя ситуация в период открытой воды в Балатоне встречается, видимо, очень редко.

Составленная картосхема участков повышенной встречаемости толстолобика успешно использована для предварительной ориентации промысла, который целесообразно осуществлять только в ночное время ставными и плавными сетями в указанных на рис. 50 зонах схождения потоков воды.

Встречаемость крупных скоплений растительного и животного планктона особенно в периоды его массового размножения почти всегда оказывается выше в батии озерного плеса в районах с интенсивным илонакоплением и на смежных с ними участках. Образование и в целом для сезона повышенная встречаемость здесь плотных скоплений планктона определяются взаимодействием 2 групп факторов: лучшими условиями питания и размножения растений и животных в зонах активной седиментации и минерализации водных взвесей (зоны ослабления скоростей течения, циркуляций) и спецификой выноса групп особей из скоплений при характерных сочетаниях элементов циркуляции вод (Рыбинское водохранилище. . ., 1972).

Рассмотренные выше закономерности распределения скоплений планктона в зависимости от положения структурных элементов циркуляции позволяют высказать некоторые соображения относительно возможного механизма формирования его устойчивых скоплений. Основную биомассу фитопланктона всех открытых частей Рыбинского водохранилища составляют диатомовые и синезеленые водоросли. Наиболее интенсивное развитие синезеленых идет при скорости течения 4 см/с и ниже, которое часто нарушается продолжительными ветрами, вызывающими перемешивание вод и перемещение водорослей из фотического в нижние слои. Несмотря на способность синезеленых всплывать, их численность в верхних слоях с наступлением штилевой погоды восстанавливается медленно. На диатомовые волнение действует положительно, поскольку удельная масса клетки этих водорослей намного выше удельной массы воды. Они сохраняются во взвешенном состоянии лишь при достаточной турбулентности (Рыбинское водохранилище. . ., 1972).

В период гидрологического лета с постепенным повышением температуры воды и стимулированием размножения теплолюбивых форм зоопланктона в Главном плесе водохранилища возрастает роль кладоцер и увеличивается численность летних веслоногих (*Mesocyclops*), наибольшая биомасса которых с учетом суточных вертикальных миграций наблюдается соответственно в средних и придонных слоях или распределена относительно равномерно по всей толще воды (Рыбинское водохранилище. . ., 1972).

Выявленная концентрация планктона в антициклонических вихрях и рассеивание в циклонических, а также приуроченность его к зонам наименьших скоростей интегрального переноса (дивергенции потоков) позволили выделить эти структурные элементы циркуляции как основные, определяющие формирование устойчивых скоплений планктеров.

На рис. 51 приведены траектории перемещения единичных объемов воды в системе циклон—антициклон для западной части Главного плеса водохранилища при западном ветре силой ~ 4 —



Рис. 51. Траектории перемещения единичных объемов воды в системе циклон — антициклон в западной части Рыбинского водохранилища.

1 — направление ветра; 2 — векторы течения; 3 — циклонический перенос; 4 — антициклонический перенос; 5 — начальное положение объемов воды. Цифры и буквы на схеме — сила ветра.

5 м/с. В антициклоническом круговороте траектории отличаются более плотной упаковкой, чем в циклональном вихре. Время нахождения объемов воды в циклоне в реальном масштабе времени до момента выхода из системы круговоротов составляет $\sim 1,1$ мес, тогда как в антициклоне $\sim 2,7$ мес, т. е. в 2,5 раза больше. В связи с тем что столь продолжительные стационарные ветровые условия в летний период нереальны и ограничиваются максимум синоптическим периодом (3—12 сут), в дальнейшем для построения траекторий перемещения объемов воды использовался фактический ветровой режим в июне—августе 1987 г. Поскольку циркуляция вод при ветрах западной ($225\text{—}315^\circ$) и восточной четвертей ($45\text{—}135^\circ$) имела сходные черты, чередующийся ветер задавался только по двум средним для каждой четверти направлением — 270 и 90° силой от 5 до 8 м/с. Со сменой ветра на противоположный положение круговоротов оставалось прежним, а направление переноса вод менялось на обратное.

В результате преобладания антициклонического переноса вод с северной части района траектории перемещения объемов находились вблизи зоны наименьших скоростей на периферии круговорота. В южной части района при преобладающем циклоническом движении воды траектории постепенно расходились с тенденцией смещения к зонам дивергенций объемов (рис. 52), а время нахождения последних в системе вихря изменялось от 7,7 до 63,5 сут и в среднем за счет реверсивных движений, обусловленных периодической сменой знака кругового переноса воды, увеличилось до 1,3 мес. К моменту выхода объемов из круговорота, расположенного в южной части района, в северной его части из преобладающего антициклонического вихря вышли только 3 точки из 5. Следует отметить, что по сравнению со стационарными продолжительными ветровыми условиями в первом варианте не происходило перемещения объемов из южной части района в северную, т. е. траектории локализовались в пределах каждого вихревого образования.

Таким образом, можно предложить следующую схему формирования скоплений. В некоторый начальный момент времени, совпадающий с весенней вспышкой фитопланктона во второй половине мая и выходом из стадии покоя планктонных животных с наступлением весны и прогревом водоема (Рыбинское водохранилище..., 1972), скопления попадают в существующие круговороты воды разного знака и удерживаются в них достаточно продолжительное время. При преобладающем циклоническом переносе они могут сохраняться $\sim 1,3$ мес с постепенным рассредоточением, а в антициклоническом вихре > 2 мес и тяготеют к зонам расхождения потоков по периферии круговоротов. Приуроченность к этим же местам наибольших скоплений пелагических рыб (рис. 46) логически оправдывается, так как в составе дрейфующих или находящихся в водоворотных зонах биоценозов, куда входит фито- и зоопланктон, рыбы нормально удовлетворяют свои пищевые потребности, осуществляя, следуя ходу освещенности,

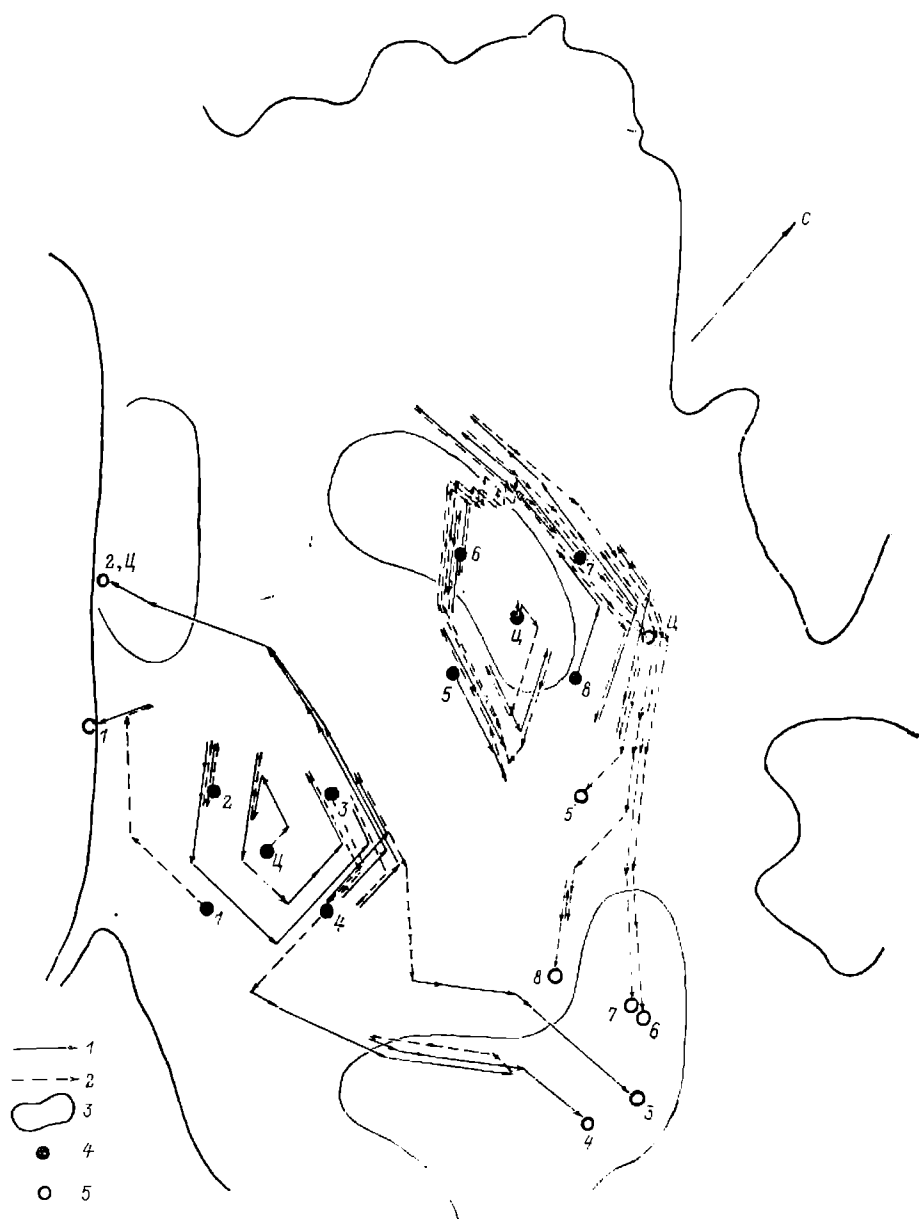


Рис. 52. Траектории перемещения единичных объемов воды при фактических ветрах в июне — августе 1987 г. в западной части Рыбинского водохранилища.

1 — циклонический перенос; 2 — антициклонический перенос; 3 — зоны наименьших скоростей переноса; 4 — начальное положение объемов воды; 5 — конечное положение объемов воды.

необходимые оборонительные реакции и, если нужно, вертикальные миграции при минимальных затратах энергии. В целом рассмотренные зависимости распределения различных видов гидробионтов от структурных элементов циркуляции вод и определяют формирование продуктивных биотопов центральной части водохранилища: области активного илонакопления (седиментации минеральных и органических взвесей) по положению близки к зонам



Рис. 53. Формирование скоплений в Рыбинском водохранилище.

а — зоны наименьших скоростей интегрального переноса с повторяемостью в безледный период 50—80 % (1) и продуктивных биотопов (2); *б* — зоны наибольших скоростей интегрального переноса с повторяемостью 50—100 % (3) и размываемых почв литорали и песчаных пляжей открытого побережья (4).

наименьших скоростей интегрального переноса вод, а размываемые почвы сублиторали и песчаные пляжи открытого побережья совпадают с зонами наибольших скоростей переноса (рис. 53).

Связь между распределением молоди рыб и кормовым зоопланктоном

Одним из наименее изученных аспектов пространственного распределения и группового поведения рыб является период раннего онтогенеза. Анализ немногочисленных литературных данных, относящихся главным образом к исследованиям, проведенным на морских видах, свидетельствует о том, что процесс формирования сообществ личинок рыб и их пространственного распределения определяется множеством взаимодействующих физико-химических и биологических факторов. Это прибрежные течения и сгонно-

нагонный водообмен, мезомасштабные круговороты вод, вблизи которых возникают участки повышенной биологической продуктивности; (Taggart, Leggett, 1987; Рудометкина, 1988), и факторы, связанные с формированием трофических условий (Robertson, Gaines, 1986; Pinto, 1987; Rignald, Ndom, 1988).

Как свидетельствуют работы отечественных и зарубежных авторов, наиболее перспективным направлением, позволяющим вскрыть причинно-следственные связи и механизм образования локальных скоплений молоди рыб, является исследование пищевых взаимоотношений всего комплекса гидробионтов, обитающих на общих с личинками биотопах (Orth et al., 1980; Richardson et al., 1980; Baird, Hopkins, 1981; Barton, 1982; Martini, Roberts, 1982; Tallman, Lee, 1982; Rajaselt, Vuorion, 1983, Thormann, 1983; Blaber, 1984). Среди отечественных исследователей следует назвать А. А. Сорокину (1977), П. Я. Тугарину и Е. С. Купчинскую (1977) и Л. А. Дука (1978).

Представленные в данном разделе материалы характеризуют процесс формирования трофических условий и характер пищевых взаимоотношений на типичных биотопах: в защищенном прибрежье с растительностью в различные по водности годы, открытом прибрежье с песчаным дном, зонах с активным илонакоплением, в поверхностных слоях которых отмечены высокие численность и биомасса зоопланктона и личинок рыб.

Обязательным условием при выборе метода исследования была строгая синхронность во времени и пространстве сбора икhtiологических и планктонных проб.

Исследованные виды рыб были представлены 2 группировками: молодью фитофильных видов — плотва, лещ, синец, густера — весь личиночный период обитающих общими стаями в защищенном прибрежье и наиболее многочисленными на участках открытого прибрежья, в притоках и озерных плёсах водохранилища корюшкой, тюлькой, окунем и судаком.

Биотопы защищенного прибрежья с растительностью в большинстве водохранилищ образуются в результате весеннего наполнения и затопления прибрежных территорий. Они ежегодно возникают вновь и существуют временно и этим качественно отличаются от мелководий озер и водохранилищ с постоянным и маломеняющимся уровнем (Буторин и др., 1982).

Непостоянство обводнения прибрежья определяет и своеобразие структуры растительных ассоциаций: фитоценозы характеризуются присутствием на одном и том же участке водохранилища видов, резко отличающихся по экологическим свойствам: гидрофилы, гигрофилы и гидатофилы (Белавская, Кутова, 1966). Такой состав растительных сообществ обеспечивает им существование при различной степени обводнения.

Вдоль юго-западного побережья Рыбинского водохранилища (район основных работ) по особенностям зарастания и морфометрическим признакам зоны затопления выделены 3 подрайона: Брейтовско-Чеснаровский, Святовской и Борковский. Первые 2 отно-

сятся к Моложскому геоботаническому району, приуроченному к бывшей долине р. Мологи. Брейтовско-Чеснавский представляет собой бывшее правобережье долины р. Мологи с ее притоками Себлой, Ситью, Чеснавой, трансформированными при наполнении водохранилища в заливы. Береговая линия изрезана слабо, прибрежная полоса под действием волн сильно размывается. Зона временного затопления очень широкая (до 7 км у дер. Дуброво). Высшая водная растительность приурочена в основном к заливам, где преобладают ценозы тростника куртинного типа, манника большого, жерушника земноводного, хвоща приречного, сменяемые с повышением уровня осокой острой и двукисточником тростниковидным. Плавающая растительность представлена ценозами горца земноводного, а в редких случаях рдестом плавающим. Из погруженной растительности отмечены сообщества рдестов пронзеннолистного и блестящего, урути колосистой, в прибойной полосе рдеста гребенчатого.

Святовской подрайон представляет собой торфяной остров с берегами сплавинного типа. Водная растительность приурочена к побережьям и в некоторых местах несколько заходит в глубь острова. Для растительности южного берега характерны ценозы тростника, формирующего поясной и прерывисто-поясной типы зарастания. Ширина зарослей местами достигает нескольких десятков метров высотой до 2,5—3,0 м. Далее идет зыбкая сплави́на, которая занята разреженными ивняками в основном состоящими из *Salix cinerea*, *S. triandra*, *S. pentandra*. Между кустарниками разрастаются *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. pseudocyperus*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Scirpus lacustris*, *S. radicans*, *Typha latifolia* и др. С юго-западной стороны остров отделен от материкового побережья мелководной протокой полностью заросшей сообществами тростника, камыша озерного, горца земноводного. Северное побережье менее заросшее. Ценозы осоки сменяются верховым сфагново-сосновым торфяником.

Борковский подрайон относится к Волжскому геоботаническому району и занимает левобережье бывшей долины р. Волги с эстуариями рек Сутки, Ильди, Шуморовки. Берег на всем протяжении участка пологий и при высоком уровне подвергается сильному затоплению, что способствует развитию целого комплекса растительных группировок с преобладанием ценозов тростника, камыша озерного, манника большого. Большие площади заняты комплексом ассоциаций жерушника земноводного и осочника, хвоща приречного. Обнаженные после спада воды песчаные и илисто-песчаные грунты заселяются пионерными группировками с участием *Alisma plantago-aquatica*, *Agrostis stolonifera*, *Juncus bufonius*, *J. articulatus*, *Ranunculus reptans*, *R. sceleratus*, *Eleocharis asicularis*, *Limosella aquatica*, *Bidens tripartita*.

Плавающая и погруженная растительность концентрируется в небольших отшнурованных водоемах, образующихся за счет многочисленных понижений побережья. В таких разобщенных водоемах часто развиваются монодоминантные сообщества из *Elo-*

dea canadensis, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton gramineus*, *Butrachium circinatum*.

В растительности устьевых участков рек преобладают высоко-травные гелофиты: *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, реже *Typha angustifolia*. Плавающая растительность представлена ценозами *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Polygonum amphibium* и *Potamogeton natans*. В растительном покрове юго-западного побережья Рыбинского водохранилища сочетаются черты растительности водоемов с постоянным и переменным уровнями. В водоемах с постоянным уровнем доминируют заросли тростника, камыша, манника, хвоща, с переменным уровнем — амфибийные группировки и прежде всего сообщества с господством жерушника земноводного и горца земноводного. Формирование растительных экотопов и характер сукцессий фитоценозов полностью зависит от изменений уровня режима водохранилища.

В Рыбинском водохранилище в маловодный 1980 г. затопленным оказался лишь нижний горизонт прибрежной зоны водохранилища, который при нормальном уровне почти лишен макрофитов. При пониженном уровне высшая водная растительность здесь появляется в несколько большем количестве. Зона временного затопления была покрыта наземной и земноводной растительностью, среди которой отмечены смежник, манник наплывающий, гречиха земноводная и полевница побегообразующая.

В такие годы, по данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1958), не создаются благоприятные условия для развития фитофильной фауны и на процесс развития зоопланктона в прибрежье сильное влияние оказывает фауна открытого пространства. Это проявляется в более продолжительном присутствии в составе зоопланктона прибрежья холодолюбивых видов коловраток, в доминировании пелагических и эвритопных видов, в более позднем появлении представителей фитофильной фауны.

Исследуемый нами год в этом отношении не явился исключением и сезонная динамика зоопланктона была представлена следующим образом. В мае преобладающей группой были коловратки. Их численность составляла 389,6 тыс. экз/м³, биомасса 0,075 г/м³. Среди них отмечены *Keratella cochlearis* и *Polyarthra dolichoptera*, а также значительное количество отдельных особей колониальной коловратки *Conochilus unicornis*. Веслоногие были представлены рачками на науплиальных и копеподитных стадиях развития. Из ветвистоусых отмечены *Bosmina longirostris*, *B. coregoni* и *Daphnia longispina*, но их численность была невысокой — около 17 тыс. экз/м³, биомасса — 0,102 г/м³.

Первая декада июня характеризовалась незначительным подъемом общей биомассы зоопланктонных организмов, в основном за счет увеличения доли ветвистоусых рачков, а среди коловраток — крупной коловратки *Asplanchna*, относительная численность которой достигала до 68—70 % от других видов этой группы. Средняя температура воды в июне составила 20,3 °C. В результате такого интенсивного прогревания мелководной зоны и появив-

шейся к этому времени в зоне затопления растительности уже к середине второй декады месяца произошло снижение численности некоторых видов коловраток и увеличение числа ветвистоусых рачков. Однако и в этот период сохранилось доминирование видов, характерных для открытых участков водохранилища. Биомасса рачков родов *Bosmina* и *Daphnia* составила 2,061 г/м³. Из веслоногих ракообразных отмечены *Acanthocyclops viridis* и *Mesocyclops leuckarti*. Пик численности и биомассы зоопланктона в прибрежье отмечен в 1980 г. в середине последней декады июня. В это время преобладающими формами были прибрежные ветвистоусые рачки *Polyphemus pediculus* и виды семейства *Chydoridae*. Биомасса в это время была максимальной и составляла 3,6 г/м³.

Первая половина июля характеризовалась новым подъемом численности коловраток — более 40 % от общего числа зоопланктеров. Доминировали в это время виды рода *Synchaeta*, которые, по данным Л. А. Луферовой и А. В. Монакова (1966), почти во все годы дают второй подъем численности и биомассы. В составе ветвистоусых рачков наряду с указанными прибрежными формами появились *Leptodora kindtii* и представители семейства *Chydoridae*. Кроме того, в планктоне отмечены личинки хирономид (вторая возрастная стадия), численность которых была незначительна, но общая биомасса всех организмов к середине июля составила 4,5 г/м³.

Исследование видового состава личинок рыб и соотношения их на разных этапах развития в отдельные годы наблюдений показало, что первыми на питание внешним кормом перешли личинки плотвы. В начале июня в уловах они были представлены особями на этапе C_1 (рис. 54). Несколько позже, к концу первой декады, в уловах стали появляться личинки синца на этапах C_1 и C_2 . Такое позднее их появление можно объяснить крайне неблагоприятными условиями нереста для этого вида. Особенностью данного года явилось также совпадение в сроках размножения леща и густеры и одновременное их появление в пробах на этапе C_1 .

Сопоставление сроков перехода личинок рыб на питание зоопланктоном показало, что в целом гидробиологический режим, сложившийся на мелководье в 1980 г., полностью отвечал потребностям личинок в этот период их развития. Личинки плотвы, пищевой спектр которых включает самые разнообразные организмы, перешли на питание зоопланктоном при его достаточно высоких численности и биомассе. Личинки синца, наиболее требовательные к составу кормовых организмов и питающиеся в основном на этапе C_1 коловратками и веслоногими рачками на науплиальных стадиях развития, в момент перехода на внешнее питание нашли в водоеме необходимую им пищу. Относительная численность этих 2 групп организмов в этот период составляла 80 %. Личинки густеры и леща перешли на экзогенное питание

в период подъема численности ветвистоусых рачков, которых они могут потреблять уже на этапе C_1 .

В многоводный 1981 г. были залиты большие площади, заросшие прошлогодней мягкой растительностью и осокой, что создало благоприятные условия для развития зоопланктона (табл. 38).

Наращение температуры воды в апреле—мае шло медленно, но равномерно, без резких колебаний и значительных снижений.

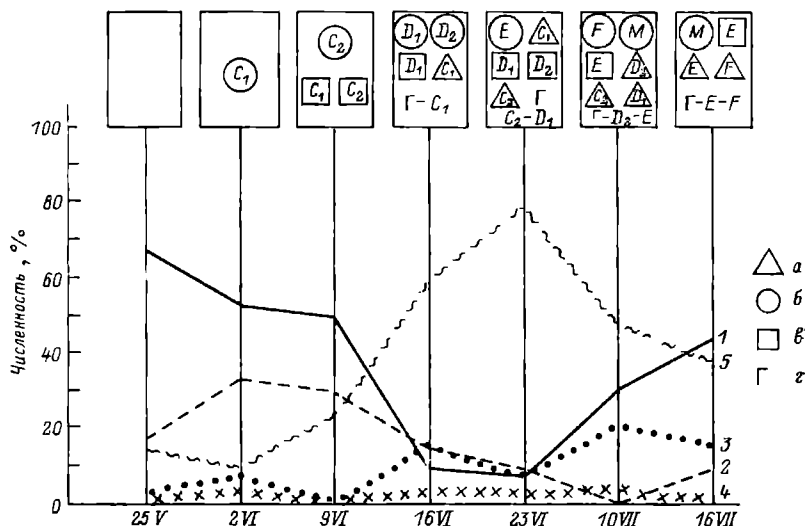


Рис. 54. Динамика качественного состава зоопланктона и структура стай молоди в защищенном побережье в 1980 г.

C_1 — F —этапы развития личинок рыб; M —малек. a —лещ, b —плотва, $в$ —синец, $г$ —густера; 1—коловратки, 2—молодь копепоид, 3—молодь клadoцер, 4—взрослые копепоиды, 5—взрослые клadoцеры; в *квадратах*—соотношение личинок разных видов рыб в стае.

В результате к концу третьей декады мая на глубинах 0,2—0,4 м температура воды была 18°C , в середине июня $21,4^{\circ}\text{C}$ и

Таблица 38

Уровенный и температурный режимы на мелководьях Рыбинского водохранилища в 1980—1981 гг.

Показатель	1980 г.	1981 г.
Средняя отметка уровня, м:		
май	98,66	101,1
июнь	100,3	101,5
Средняя температура воды, $^{\circ}\text{C}$:		
май	9,7	11,8
июнь	10,3	17,4

к концу наблюдений (вторая декада июля) прогрелась до 25,4 °С. В составе зоопланктона в конце мая доминировали коловратки. Их численность в этот период составляла 493,2 тыс. экз/м³. Ведущими формами были *Keratella quadrata*, *K. cochlearis* и *Synchaeta pectinata*. На втором месте была молодь веслоногих рачков (до 30 % от общего числа зоопланктеров). Именно эти 2 группы обусловили первый весенний пик численности зоопланктона. Ветвистоусые рачки были представлены молодью и взрослыми особями *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Daphnia longispina* и *Polyphemus pediculus*. По отношению к общему числу зоопланктонных организмов их численность в это время составляла 15 %, биомасса 0,34 г/м³.

К концу первой декады июня в фауне защищенных участков побережья наступили значительные качественные изменения: копеподитно-коловратный комплекс организмов заменился рачковым. Снижение численности коловраток произошло за счет исчезновения мелких мирных форм, тогда как крупная коловратка *Asplanchna*, имеющая относительно большую собственную массу, увеличила численность и дала до 50 % общей биомассы коловраток, которая в целом увеличилась до 0,2 г/м³. Число веслоногих рачков и их молоди в этот период и в дальнейшем продолжало оставаться низким, и в конце второй декады июня они исчезли.

Уменьшение численности коловраток и веслоногих рачков происходило на фоне заметного увеличения числа ветвистоусых ракообразных. Среди них в большом количестве отмечены *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata* и *Ceriodaphnia affinis*, образующие скопления в виде хорошо различимых пятен на участках открытой воды среди разреженной растительности. Их биомасса к концу первой декады июня составляла 1,986 г/м³, которая после некоторого снижения в середине второй декады июня вновь повысилась и достигла уровня 2,3 г/м³. Помимо указанных видов кладоцер в планктоне в это время были отмечены *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus* и другие хидориды, а также типичные представители фитофильного комплекса гидробионтов *Sida crystallina*, *Simocephalus exspinosus*, *Eurycerus lamellatus*, *Campocercus rectirostris*. Численность их в этот период достигала 986,1 тыс. экз/м³, биомасса 5,01 г/м³. Увеличение численности и биомассы ветвистоусых рачков произошло в основном за счет фитофильных видов, массовому появлению которых способствовали повышение температуры воды, развитие высшей водной растительности и защищенность большинства участков мелководий от волнения. Именно эти факторы и определяют обилие фауны в побережье (Мордухай-Болтовской, 1958).

В третьей декаде июня и первой половине июля произошло уменьшение общей численности и биомассы организмов главным образом за счет *Bosmina coregoni*, массовое размножение которой снижается при температуре выше 15 °С (Мануйлова, 1954).

Однако относительная численность кладоцер достигала 90 % от общего числа планктонных организмов.

Наряду с рачковым планктоном на участках защищенного побережья в зоопланктонных пробах в июне — июле отмечены также личинки хирономид (I и II возрастных стадий) *Cricotopus silvestris*, *Corynoneura* sp., *Ablabesmia tonilis*, *Glyptotendipes* sp., ведущие в этом возрасте планктонный образ жизни. Относи-

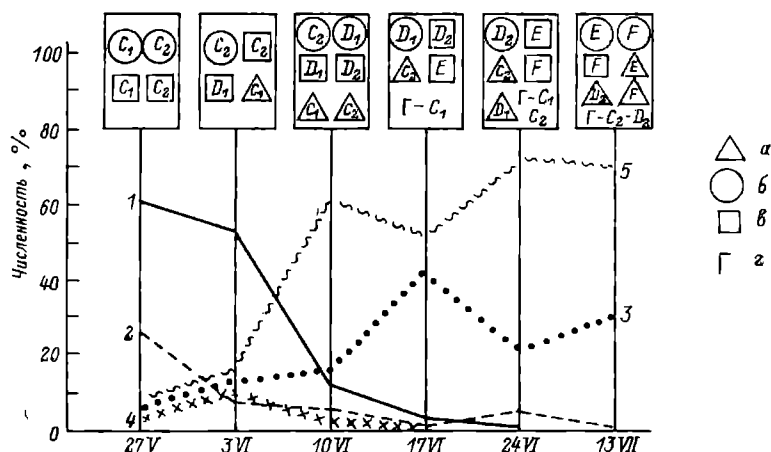


Рис. 55. Динамика качественного состава зоопланктона и структура стай молоди в защищенном побережье в 1981 г.

Обозначения те же, что и на рис. 54.

тельная численность их колебалась от 4 до 4,8 %, биомасса — от 1,9 до 2,59 г/м³. Помимо личинок хирономид встречались личинки *Chaoborus*, стрекоз, поденок и ручейников. Имея сравнительно малую относительную численность, но достаточно большую собственную массу, они давали значительную прибавку в биомассе и играли существенную роль в питании личинок леща, плотвы и густеры.

Анализ структуры стай молоди на станциях защищенного побережья в рассматриваемый год показал, что уже в конце мая личинки плотвы и синца находились на этапах развития C_1 и C_2 , и полностью перешли на питание внешним кормом (рис. 55).

В первой декаде июня на экзогенное питание перешли и личинки леща, которые в лещево-плотвичных стаях были представлены особями на этапах C_1 и C_2 . Личинки густеры на этих же этапах стали попадаться позже, к концу второй — началу третьей декады. В дальнейшем личинки указанных видов рыб держались все вместе, образуя то общие, то обособленные стайки. При этом одни виды — плотва и густера — находились ближе к зарослям водной растительности, другие — лещ и синец — на более открытых участках воды. Однако до конца личиночного периода разви-

тия личинки всех видов рыб не покидали свой участок мелководной зоны.

Сопоставление сроков массового развития тех или иных групп и форм зоопланктона с началом экзогенного питания личинок перечисленных видов, нагуливающих в защищенном прибрежье, свидетельствовало о том, что переход последних на питание планктоном происходил в период максимальной численности коловраток и молоди веслоногих рачков. Именно эти организмы отмечены нами в составе пищи и отвечают качественным потребностям личинок на данном этапе развития (Панов, 1966; Григораши и др., 1972).

Время перехода личинок на последующие этапы развития — D_1 и D_2 совпало со снижением численности коловраток в планктоне и увеличением числа ветвистоусых рачков. Это середина личиночного периода развития, характеризующаяся совершенствованием всей пищеварительной системы и органов захвата пищи, в частности большей подвижностью и маневренностью личинок за счет развития опорных органов (Васнецов и др., 1957; Ланге, 1960б; Володин, Стрельникова, 1985). В результате личинки осваивают новые площади, расширяется спектр их питания. Качественные изменения состава зоопланктона в это время способствуют данному процессу. Первый весенне-летний пик численности и биомассы ветвистоусых рачков пришелся в исследуемый год как раз на конец первой — начало второй декады июня, когда личинки находились на этапах D_1 и D_2 . В это время на питание зоопланктоном перешли и личинки густеры, которые появились в водоеме значительно позднее других карповых рыб. Наши наблюдения показали, что в этот период отмечался подъем численности и биомассы ветвистоусых рачков *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*, которых личинки густеры могут использовать в пищу на самых ранних этапах развития.

Биотоп открытой литорали с песчаным грунтом возникает также во время весеннего наполнения водохранилища. Прогревание воды на биотопе шло медленнее, чем на защищенных участках, что связано с более интенсивным водообменом с холодной открытой частью водохранилища. Однако разница температур была незначительной и составляла 1—1,5 °C, поэтому замена зимнего комплекса зоопланктонных организмов летним произошла в те же сроки, что и в защищенных участках прибрежья.

В конце мая — первых числах июня доминировали коловратки, относительная численность их была более 50 %. Среди них отмечены виды, относящиеся к пелагическому и частично к эвритопному комплексам — *Kellicottia*, *Notholca*, *Polyarthra*, *Keratella*, *Filinia*. Общая биомасса планктона в это время была крайне низка (0,08 г/м³) и определялась в основном перечисленными видами и веслоногими рачками, находящимися на науплиальных и копеподитных стадиях.

К концу первой декады июня наблюдалось заметное снижение общей численности коловраток и молоди веслоногих рачков

и увеличение числа ветвистоусых, в основном за счет молодых особей, в то время как численность взрослых рачков не увеличивалась. Среди них по-прежнему доминировали представители родов *Bosmina* и *Daphnia*, а также *Limnosedra frontosa* с биомассой $0,3 \text{ г/м}^3$.

Вторая и третья декада июня характеризовались дальнейшим увеличением количества ветвистоусых рачков, которое происходило с изменением его качественного состава: в конце июня при температуре воды 23°C в планктоне появился крупный рачок *Leptodora kindtii* ($0,241 \text{ г/м}^3$). Однако доминирующее положение все-таки занимали представители родов *Bosmina* и *Daphnia*. В этот же период отмечен подъем биомассы зоопланктона до $1,9 \text{ г/м}^3$.

В первой декаде июля численность и биомасса ветвистоусых рачков продолжали оставаться высокими. В пробах планктона были веслоногие рачки как половозрелые, так и на личиночных стадиях развития (*Acanthocyclops*, *Mesocyclops* и *Eudiaptomus*). Единичными особями попадались личинки хирономид (I и II возрастных стадий), вынесенные течением из защищенных участков прибрежной зоны водохранилища.

В целом на биотопе открытого побережья преимущественно были представлены виды, относящиеся к пелагическому комплексу, что является результатом прямой связи биотопа с открытым пространством водохранилища (Мордухай-Болтовской, 1974) при более высоких общих численности и биомассе организмов.

На биотопе нагуливаются личинки окуня, судака и корюшки из прибрежных и озерных нерестилищ, расположенных на песчаных банках с глубинами до $1,5\text{—}2,0 \text{ м}$ (Иванова и др., 1970). Личинки указанных видов держатся разреженно, не образуя общих стай и скоплений.

На питание внешним кормом здесь первыми переходят личинки корюшки и окуня (рис. 56). Уже в третьей декаде мая на этапах C и C_1 основной их пищи служат коловратки и веслоногие рачки на науплиальных стадиях развития (Крыжановский и др., 1953; Стрельникова, Иванова, 1982). Относительная численность этих организмов в планктоне в это время составила более 80 %.

В первой декаде июня на питание этим же кормом перешли личинки судака. По численности коловратки и молодь веслоногих рачков продолжали занимать доминирующее положение. Появление в уловах личинок более старших возрастных групп (этапы D_1 и D_2) совпало со сменой копепоидно-коловраточного комплекса на рачковый, среди которого в большей степени представлены ветвистоусые ракообразные. Завершение личиночного периода развития и переход на мальковый у личинок окуня, судака и корюшки произошли в конце июня — первых числах июля, когда биомасса ветвистоусых ракообразных была наивысшей.

Биотопы батиды с активным илонакоплением имеют максимальную биомассу донных организмов, а в поверхностных слоях

воды, как правило, более высокую численность и биомассу зоопланктона и молоди различных видов рыб (Поддубный, 1971).

При обследовании биотопа уже в конце мая температура воды у поверхности была 15,4 °С, в середине июня — 24 °С.

Биомасса зоопланктона в различных точках биотопа в мае колебалась от 0,0 до 0,21 г/м³ (Половкова, Пермитин, 1981). Ведущими формами были *Bosmina longispina* и *Cyclops vicinus* на науплиальных и копеподитных стадиях развития.

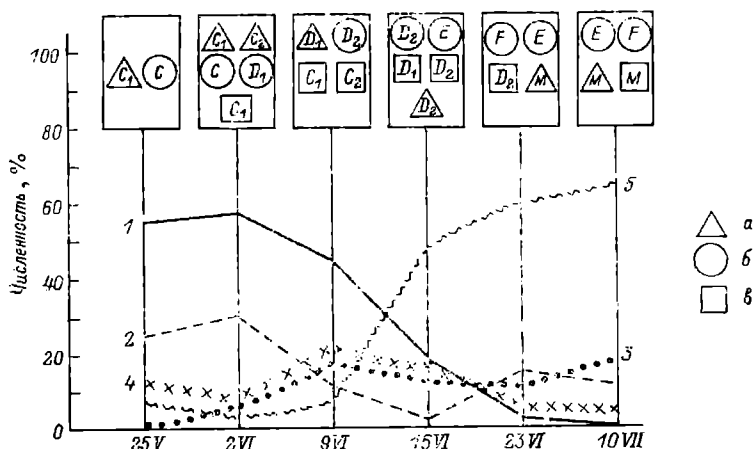


Рис. 56. Динамика качественного состава зоопланктона и соотношение в уловах личинок корюшки, судака и окуня на разных этапах развития на биотопе открытой литорали в 1980 г.

а — окунь, б — корюшка, в — судак. Остальные обозначения те же, что и на рис. 54.

Анализ состава пищи личинок рыб свидетельствовал о наличии в зоопланктоне значительного количества коловраток *Not-holca*, *Collotheca*, *Kellicottia*, *Trichocerca* и *Synchaeta*.

В июне численность зоопланктона достигла максимальных величин. Биомасса рачков в различных точках исследованного полигона колебалась от 0,5 до 38,2 г/м³ (в среднем 7,3 г/м³). В пробах зоопланктона в это время преобладала *Bosmina longispina* (до 50 % от общей массы).

В июле биомасса зоопланктона снизилась до 0,31—1,79 г/м³. Доминирующими видами были *B. longispina* и *B. coregoni*. Появились также *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* (теплолюбивые формы). Видовой состав личинок рыб и соотношение их в уловах на разных стадиях развития представлены в табл. 39.

Сопоставление динамики зоопланктона и сроков прохождения личинками окуня, судака и корюшки личиночного периода развития и перехода на мальковый показало, что они начали питаться внешним кормом в конце мая, когда в планктоне присут-

Таблица 39

Соотношение различных видов личинок рыб в уловах на биотопах батили

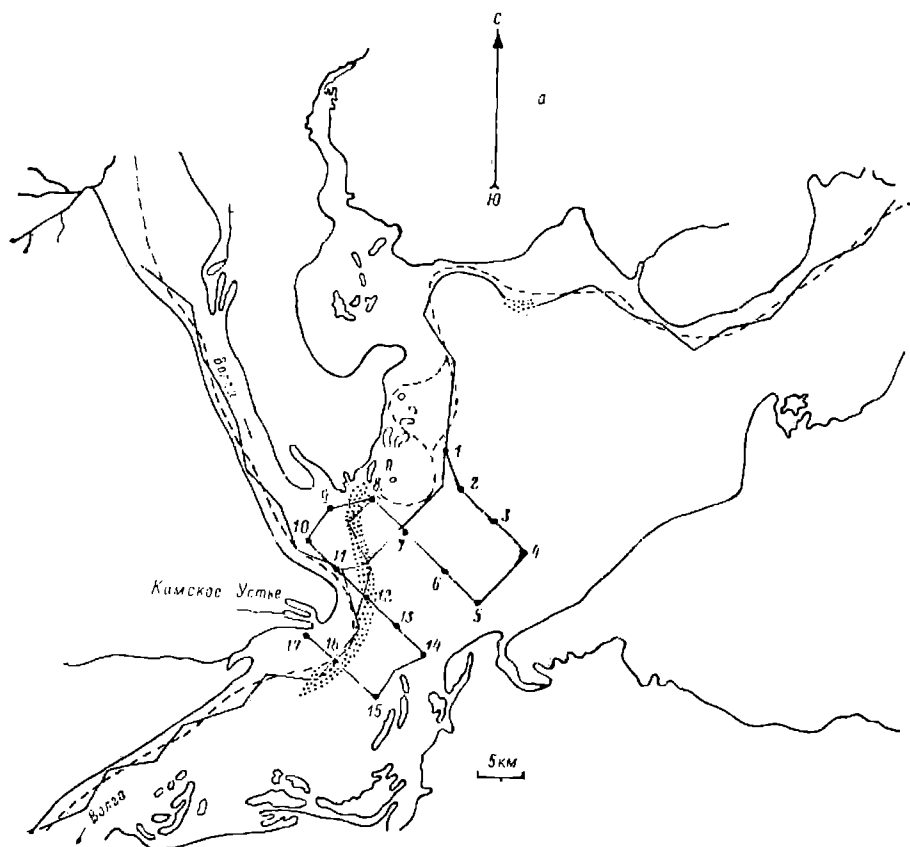
Вид	Этап развития	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Ст. 6
25 мая							
Окунь	$C_1 - C_2$	56,2	23,0	71,2	45,5	Сбор материала в мае проводили на 4 станциях	
Судак	C_1	20,6	17,7	15,7	40,5		
Корюшка	C	5,8	52,0	9,2	14,0		
Ерш		7,4	7,0	3,9	0		
Плотва	C_1	0	0,3	0	0		
16 июня							
Корюшка	$C - D_2$	85,5	3,1	1,8	0	0	0
Окунь	$C_2 - D_2$	13,3	29,0	92,5	25,0	55,5	22,1
Судак	$C_2 - D_2$	1,2	67,9	5,7	75,0	44,5	77,9
12 июля							
Окунь	$D_1 - \text{малек}$	2,2	0	43,0	0	20,0	70,5
Судак	$C_2 - \text{малек}$	90,0	100,0	51,2	95,0	60,0	27,3
Корюшка	$E - F$	0	0	0,5	1,2	0	0
Синец	$E - F$	6,8	0	0	3,8	16,2	2,2
Плотва	$E - F$	1,0	0	3,3	0	3,8	0
Ерш		0	0	1,5	0	0	0
Лещ	$E - F$	0	0	0,5	0	0	0

ствовавали коловратки и молодь веслоногих рачков. Середина личиночного периода развития совпала с увеличением численности и биомассы ветвистоусых рачков, главным образом *Bosmina longispina*, отвечающих пищевым потребностям личинок на этапах C_1 и C_2 .

В июне — октябре 1989 г. распределение личинок и молоди рыб синхронно с анализом состояния кормовой базы изучалось на Волго-Камском полигоне Куйбышевского водохранилища. Анализ содержимого кишечника личинок рыб в исследуемом районе показал, что их пища соответствует возрасту личинок и качественному составу зоопланктона в местах обитания молоди. Кормовыми организмами были 3 рода коловраток, 2 рода веслоногих и 4 рода ветвистоусых ракообразных (табл. 40). Веслоногие рачки были представлены взрослыми особями и молодь, которой питались личинки уклей, леща, жереха и тюльки. Из ветвистоусых ракообразных на биотопе наиболее массовой была *Bosmina*. Она преобладала в пище личинок почти всех видов рыб, а у чехони, леща, густеры, плотвы, синца и жереха составляла основу пищевого комка. Велигеры дрейссены обнаружены в кишечнике личинок ерша. В пищевом комке 1 личинки рыбы насчитывалось до 25 велигеров. В уловах встречены личинки 13 видов рыб.

Молодь окуня и судака находилась как на стадии личинок (IV—V этап личиночного периода развития), так и на стадии малька.

Личинки почти всех карповых видов рыб были на середине личиночного периода развития, характеризующегося формированием непарных плавников и появлением выемки в хвостовом плав-



нике. Личинки чехони, видимо, вследствие растянутости нереста у этого вида рыб находились на разных этапах от перехода на внешний корм до первого этапа малькового периода развития.

Наибольшая численность кормовых организмов отмечена на станциях 4, 8, 14 и 17 (рис. 57; табл. 41). Основу численности на первых 3 станциях составляли коловратки, среди них представители рода *Filinia*, *Polyartra*, *Brachionus*, *Asplanchna*. Из ветвистоусых ракообразных в пробах зоопланктона преобладали *Bosmina* и *Leptodora*, численность которых особенно велика была на ст. 17 (649275 экз./м³), из веслоногих — науплии и копепоиды.

Кроме животных организмов на всех исследованных станциях отмечено значительное количество диатомовых водорослей, из них преобладали *Diatoma vulgare* и *Asterionella formosa*.

Биомасса зоопланктона находилась в прямой зависимости от численности и соотношения отдельных групп кормовых организмов в пробах. Так, наибольшее ее значение отмечено на ст. 17, где была и самая большая численность ветвистоусых рачков, имеющих довольно высокую собственную массу при общей биомассе зоопланктона 16,6 г/м³. На других станциях значения био-

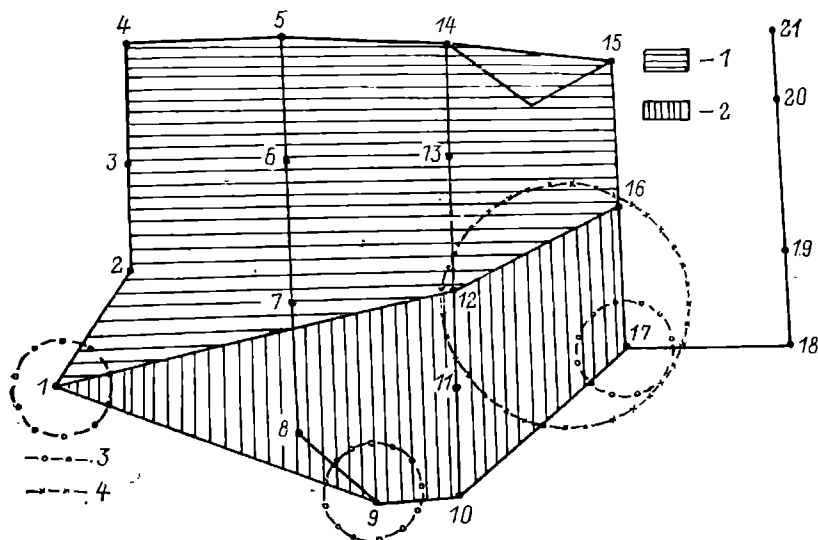


Рис. 57. Волго-Камский плёс Куйбышевского водохранилища.

а — схема расположения полигона в Камском Устье; б — средняя численность личинок рыб на одно траление; пунктирная линия — затопленные русла Волги и Камы; цифрами обозначены номера станций; 1 — улов 1—33 экз. (в среднем 14 экз.), 2 — улов 48—497 экз. (в среднем 168 экз.), 3 — улов более 100 экз., 4 — зона наибольшего видового разнообразия; цифры — номера станций.

массы колебались от 0,8 до 6,5 г/м³. Высокая биомасса на ст. 2 со средней численностью организмов определялась преобладанием крупных *Leptodora* и *Asplanchna*. Зоопланктон на полигоне распределялся неравномерно. Наибольшие значения численности и биомассы отмечены на крайних станциях, вдоль бывших русел рек Волги и Камы (ст. 4, 8, 14, 17).

Распределение личинок рыб в исследуемой акватории близко к распределению зоопланктона, т. е. основная их часть сосредоточена по руслу р. Волги (ст. 1, 8, 9, 10, 12, 16 и 17) (рис. 57). Здесь за одно траление сеткой Кори отлавливалось до 497 экз. — в среднем 168 личинок, против 14 личинок в среднем для полигона. Более 100 личинок за один улов поймано на ст. 1, 9 и 17. Наибольшим видовым разнообразием отличались уловы личинок на ст. 12, 16 и 17 (до 7 видов рыб). Плотность молоди варьировала

Т а б л и ц а 40

Частота встречаемости кормовых организмов в пище личинок рыб на биооплах Волго-Камского плёса Куйбышевского водохранилища, %

Организм	Окуль	Сулак	Ерш	Че- хонь	Уклея	Лещ	Гу- стера	Плот- на	Синец	Жерех	Бело- глазка	Елец	Тряль- ка
Коловратки:													
<i>Filinia</i>	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	40	0
<i>Polyartia</i>	0	0	0	0	33	20	0	0	0	0	0	0	0
<i>Keratella</i>	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	20
Веслоногие рачки:													
<i>Nauplii</i>	0	0	0	0	33	0	0	0	0	100	0	0	40
<i>Copepodit</i>	44	50	0	50	100	80	33	0	50	100	50	0	100
<i>Acanthocyclops</i>	66	50	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0
<i>Cyclops</i>	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ветвистоусые рачки:													
<i>Bosmina</i>	44	25	0	100	66	100	100	100	100	100	50	0	0
<i>Limnosed</i>	0	12	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0
<i>Daphnia</i>	33	25	0	0	33	0	0	33	0	0	0	60	0
<i>Leptodora</i>	22	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Моллюски:													
Веллер дрейссены	0	12	100	0	0	40	0	0	0	0	50	0	0

от 1,12 до 0,09 экз./м³, максимум ее приурочен к русловым участкам рек, над которыми проходят основные потоки воды. Среди скатывающейся ранней молодежи наиболее массовой в Волго-Камском плесе оказалась молодь судака, тюльки, чехони, окуня и леща.

Наши наблюдения и результаты анализа ранее опубликованных материалов (Панов, 1966) позволяют говорить о том, что динамика зоопланктона в весенний период по времени соответствует характеру возрастных изменений в потреблении личинками рыб различных групп гидробионтов. Это соответствие определяется действием температурного фактора, стимулирующего как сроки наступления массового размножения рыб, так и замены зимнего комплекса зоопланктонных организмов на летний (Захарова, 1955; Монаков, 1958; Луферова, Монаков, 1966). Изменения, происходящие в планктоне в различные годы в результате смещения сроков развития отдельных групп и форм зоопланктона, носят характер флуктуаций, т. е. проходят без существенных смен руководящих форм и величин биомассы (Мордухай-Болтовская, 1965). Одновременно задержка появления тех или иных групп зоопланктона, вызванная неблагоприятным температурным режимом (похолодание в ранне-весенний период), происходит на фоне замедления вылупления личинок рыб и увеличения сроков прохождения ими этапов развития (Васнецов, 1953; Еремеева, 1960а, 1960б; Ланге, 1960а, 1960б).

Анализируя процесс формирования трофологической ситуации на биотопах в годы с различным гидрологическим режимом, можно заключить, что наиболее благоприятные трофические условия складываются в защищенной литорали с растительностью. Это объясняется более широким видовым составом гидробионтов в прибрежье по сравнению с открытыми участками водохранилищ и, по мнению Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1958, 1974), обилием растительного детрита на мелководных, хорошо прогреваемых участках литорали с развивающейся на нем бактериальной флорой, а также защищенностью биотопа от волнения. В прибрежной зоне более широко видовое разнообразие и фитопланктона за счет протококковых, эвгленовых, десмидиевых, вольвоксовых и пиррофитовых водорослей, используемых личинками рыб в пищу, в то время как на открытых биотопах встречаются только диатомовые и синезеленые водоросли.

Многочисленные растительные формации литорали обеспечивают богатый видовой состав и большую численность зоопланктеров. Так, по данным А. В. Монакова (1968а, 1968б) и Л. Г. Буториной (1969), в обильно населенных осочно-манниковополевичных зарослях отмечено 20 видов кладоцер, 21 вид коловраток, 21 вид копепод и значительное число видов личинок хирономид, которые на I—II возрастных стадиях ведут планктонный образ жизни и могут служить пищей для личинок рыб. При таком обилии кормовой флоры и фауны выпадение или резкое сокращение численности какого-либо вида в результате неблагопри-

Численность (над чертой — тыс. экз/м³) и биомасса (под чертой — г/м³) зоопланктона в Волго-Камском плесе Куйбышевского водохранилища и соотношение молоди рыб в уловах

Номер станции	Численность и биомасса зоопланктона	Окунь	Судак	Ерш	Чехонь	Уклея	Лещ	Густера	Плотва	Синец	Жерех	Белоглазка	Елец	Тюлька	Всего
1	$\frac{301,1}{4,2}$	110	82	0	20	2	0	0	0	0	0	0	0	2	216
2	$\frac{314,2}{6,5}$	1	2	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
3	$\frac{73,4}{0,8}$	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
4	$\frac{787,0}{4,6}$	0	10	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	13
5	$\frac{153,4}{2,9}$	2	3	0	0	0	4	9	0	0	0	0	0	-2	20
6	$\frac{221,9}{1,9}$	2	3	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	10
7	$\frac{268,9}{2,4}$	0	5	0	9	0	4	0	0	0	0	0	0	0	18
8	$\frac{717,8}{2,3}$	0	50	0	0	0	4	0	0	1	0	0	0	0	56

9	$\frac{293,7}{3,8}$	0	397	0	4	0	30	15	0	1	0	0	0	50	497
10	$\frac{306,9}{3,8}$	9	88	0	1	26	69	26	0	0	1	0	0	10	230
11	$\frac{230,1}{3,4}$	3	31	0	3	0	4	0	0	0	0	0	0	7	48
12	$\frac{320,9}{5,9}$	5	58	0	1	3	9	0	2	0	0	0	0	8	86
13	$\frac{349,8}{3,6}$	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	7
14	$\frac{579,1}{3,0}$	5	10	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	15	33
15	$\frac{365,0}{3,2}$	4	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	22
16	$\frac{325,6}{4,2}$	10	12	0	1	0	2	0	0	0	0	1	3	12	41
17 *	$\frac{1003,2}{16,6}$	8	130	1	0	0	2	5	0	0	0	0	0	4	150

* Расположения станций указаны на рис. 57.

ятного термического режима может быть компенсировано увеличением численности других видов и тем самым сохранена благоприятная для личинок рыб трофическая ситуация в местах нагула.

На открытых участках водохранилища, где максимальная численность и биомасса обеспечиваются 1—2 видами организмов, по нашим наблюдениям это *Bosmina longispina*, или, по данным Э. Д. Мордухай-Болтовской (1955) и Е. Ф. Мануйловой (1956), *B. coregoni* и *Daphnia longispina*, жизнедеятельность личинок рыб более зависит от резких изменений численности и биомассы кормовых организмов.

Относительная изоляция от остальной акватории зон высшей водной растительности, которая служит источником пищи и субстратом для беспозвоночных и является одновременно субстратом для нереста рыб и убежищем для их молоди (Захарова, 1955, 1958), способствует сохранению здесь скоплений молоди весь нагульный период.

В открытых плесах водохранилищ из-за большей неравномерности в распределении зоопланктона и общей динамичности среды устойчивые скопления кормовых организмов и личинок рыб возникают на тех участках, где происходит замедление потоков воды и образуются круговороты. В этих зонах условия выживания личинок наиболее благоприятны.

Важным элементом выживания личинок рыб служит расхождение их спектров питания при совместном обитании на одном биотопе, обусловленное различными сроками выклева из икры и времени перехода на внешний корм. Так, например к моменту перехода личинок леща на питание зоопланктоном, синец успевает пройти уже 3 личиночных этапа развития, а когда личинки густеры начинают потреблять мелких животных, лещ уже переходит на более крупные объекты.

Не менее важна и пространственная разобщенность. По мере роста и развития личинки постоянно меняют места своего обитания в пределах одного и того же биотопа. Лещ, начиная с этапа E (конец личиночного периода развития), днем отходит на более глубокие места, и в его питании появляются организмы, ведущие придонный образ жизни. Вечером личинки леща заходят в зону зарослей и питаются личинками хирономид. Личинки синца нагуливаются только в толще воды, где основным кормом служат интенсивно размножающиеся пелегические ракообразные.

Особенности морфо-биологического развития разных видов таково, что использование ими одних и тех же организмов происходит в разном возрасте. Личинки судака осваивают кормовые ресурсы водоема уже на III личиночном этапе развития, личинки окуня — на IV, личинки корюшки — на V. Наибольшая степень пищевого сходства у личинок рыб приходится на середину личиночного периода развития, когда, по данным многолетних наблюдений, в водоеме фиксируются самые высокие численность и био-

масса кормового зоопланктона. Одним из факторов, сглаживающих напряженность пищевых отношений, является также тип поведения молоди.

Анализ трофических связей личинок рыб и кормовых беспозвоночных позволяет представить всю сложность этих взаимоотношений. Личинки рыб на разных этапах развития потребляют различные по энергетической значимости кормовые объекты и тем самым обуславливают свое распределение по трофическим уровням от консументов второго до консументов четвертого и пятого порядков и на одном и том же этапе развития могут одновременно занимать разные трофические уровни. Личинки судака, например, проходят через все звенья трофической цепи от первичных консументов до хищников п-порядка, занимая при этом сразу два, иногда и три трофических уровня. Переход личинок на том или ином этапе развития на питание организмами более низких энергетических уровней, сокращающий длину пищевой цепи, можно рассматривать как приспособление, приводящее к сбалансированному поступлению энергии через пищу в период их личиночного развития. Особенно это важно в годы с неблагоприятным состоянием кормовой базы в водоеме. Из трех трофических комплексов личинок в водохранилищах — прибрежно-фитофильного, прибрежно-пелагического и пелагического) — наиболее значительным с большим числом видов является прибрежно-фитофильный. Личинки данного комплекса обитают на защищенных мелководьях, образуя общие стаи, и не совершают дальних перемещений весь личиночный период развития, так как различные глубины, острова, затопленный кустарник, разная плотность прибрежно-водной растительности создают условия экологической изоляции отдельных участков литорали. Сюда же заходят личинки окуля и судака из открытых прибрежных участков, которые, начиная с этапов D_1 и D_2 , в темное время суток образуют значительные скопления. Исходя из этого, защищенное побережье следует считать не только местом размножения фитофильных рыб, но и зоной нагула личинок основных промысловых видов, требующей особого отношения и защиты.

Вероятность возникновения качественного несоответствия состава планктонных организмов пищевым потребностям личинок здесь ниже, поскольку видовой состав зоопланктона значительно богаче по сравнению с открытыми участками водохранилища и включает в себя несколько круглогодичных форм, особенности биологического цикла которых позволяют сохранять им значительную численность даже в годы с крайне неблагоприятными уровнем и температурным режимами. Неравномерное распределение зоопланктонных организмов в пространстве также повышает их доступность для личинок рыб: в защищенных от волнения участках литорали, в зоне разреженных зарослей некоторые виды ветвистоусых рачков образуют скопления в виде кормовых пятен, которые с большой эффективностью используются стайками личинок. В открытых участках литорали, сублиторали

и в поверхностных слоях пелагиали подобная мозаичность в распределении возникает лишь в штилевую погоду.

Влияние размерной структуры кормовых организмов на ранних этапах развития личинок в защищенном прибрежье осуществляется быстрее, чем на других биотопах. Это обусловлено высокой общей численностью и значительным видовым разнообразием здесь зоопланктеров, в результате чего повышается концентрация доступных по размеру организмов и облегчается переход личинок с этапа на этап. В открытых участках водоема задержка личинок на отдельных этапах развития и низкая интенсивность их питания делают корм малодоступным для некоторой части популяции. Кроме того, зарослевый планктон намного калорийней пелагического (Халько, 1983). Наиболее высока здесь калорийность кладоцер, достигающая 0,41—0,70 ккал/г сырого вещества, у доминирующих форм кладоцер пелагического комплекса он не превышает 0,13—0,44 ккал/г.

Таким образом, более высокая численность зоопланктонных организмов и большее видовое разнообразие их, агрегированность и высокая калорийность делают зоопланктон более концентрированным и доступным в защищенных участках водохранилища по сравнению с другими биотопами водоема.

Влияние на распределение рыб состояния биотопа

При анализе результатов эхосъемок и контрольных обловов прежде всего обращает на себя внимание достаточно четкая связь между плотностью населения и рельефом дна: в местах перепадов глубин отмечается более высокая плотность как бентосоядных, так и пелагических рыб. Это обусловлено тем, что обычно в таких участках создаются условия для повышенной седиментации органических и минеральных взвесей, для большой плотности фитопланктона и популяций бентосных и планктонных организмов. Такие участки соответствуют выделенным ранее А. Г. Поддубным (1971) зонам аккумуляции биомассы. Сравнение по плотности населения биотопов бывших русел рек, затопленной поймы, стариц, подводных плато сублиторали и различной по качеству литорали в разной степени удаленной от углублений дна открытых плесов (Поддубный и др., 1985) позволило выявить следующую общую закономерность: минимальная плотность рыб характерна для участков затопленной поймы с ровным рельефом дна и удаленных более чем на 1,5—2,0 км от прибрежных мелководий и от естественных углублений (русла, затопленные озера, старицы).

По мере приближения к береговой линии и углублениям дна плотность рыб постепенно возрастает, достигая максимума непосредственно над затопленными руслами и озерами или в защищенных прибрежных мелководьях.

Наиболее плотные концентрации рыб отмечаются в зонах с крутыми и частыми поворотами русел, т. е. в зонах, характеризующихся множеством излучин, резкими изменениями глубин в пределах небольшой акватории.

Исследования позволили объяснить имеющиеся отклонения от этой закономерности. Так, в северной части основного полигона в западной части Рыбинского водохранилища по мере приближения к побережью Центрального мыса плотность пелагических рыб не возрастает, а убывает, что объясняется спецификой этого района. Прежде всего здесь нет защищенных от ветра мелководий, и все побережье во время ветров находится в зоне волнобоя, отпугивающего рыб. Кроме того, в этом месте за счет размывания торфянистых грунтов появились песчаные отложения с биомассой бентоса меньшей, чем на смежных более глубоководных участках. Заметно ниже здесь и численность зоопланктона. Все это и обуславливает понижение плотности рыб по мере приближения к побережью. Кроме того, для таких рыб, как окунь, плотва, густера, мелкий лещ, ерш, важное значение имеет наличие на грунте различных неровностей, затопленных пней, необходимых им как убежища.

Многолетние наблюдения в зонах аккумуляции биомассы, на излучинах затопленных русел в открытой части водоема, показали, что непосредственно в зоне излучины в 7 из 10 случаев плотность пелагических рыб в 1,5—5 раз выше, чем над смежными участками поймы.

Оценка изменений плотности рыб на выделенных 3 горизонтах полигона в квадрате $2,5 \times 2,5$ км² в зависимости от глубины позволила установить, что в тихую погоду (ветер не более 2 м/с) пелагические рыбы равновероятно распределяются над различными глубинами, в то время как у придонных рыб проявляется тенденция к увеличению плотности с увеличением глубины.

Связь рельефа дна биотопа с распределением рыб установлена для разных экологических групп в прибрежных сообществах рыб (Мочек, 1987). Нами показано, что этот фактор существенно влияет на распределение рыб и в открытых удаленных от берега акваториях. Сложный рельеф дна обеспечивает большее многообразие биотопов, а это в свою очередь способствует большим видовым разнообразиям рыбного населения и численности особей в скоплениях.

Известно, что спрямление и углубление русел для судоходства уменьшают площадь зон аккумуляции биомассы, а через это и численность рыб. Например, одной из основных причин уменьшения численности сома, осетра и полосатого окуня в водоемах шт. Флориды признана капитализация русел (Miller et al., 1977).

Связь между рельефом дна как интегральным фактором состояния биотопа и распределением рыб проявляется только на мелководных участках до глубин 15—18, реже до 20 м. На больших глубинах действуют другие факторы. Так, в приплотинной зоне верхнего бьефа Рыбинской ГЭС (глубина до 25—28 м) плот-

ность рыб (и донных и пелагических) на затопленном русле меньше, чем на смежных более мелководных участках, и это связано с особенностями гидродинамического режима плеса при работе турбин.

В последние годы в связи с расширяющимися масштабами строительства тепловых и атомных электростанций особое внимание стали уделять изучению роли температуры воды в распределении водных животных. На ряде видов рыб показано, что распределение по определенным температурным зонам может служить важным механизмом экологической изоляции различных видов рыб, особенно рыб, имеющих близкие спектры питания (Brandt et al., 1980; Crowder et al., 1981).

В Рыбинском водохранилище летом не отмечается существенных различий температурного режима по отдельным плесам, участкам и биотопам, удаленным от прибрежных мелководий (2—3 °C). Весной в глубоководных участках может происходить кратковременная стратификация водной толщи с термоградиентом между дном и поверхностью соответственно 3—4 и 7—10 °C. На мелководных участках температура воды в этот период достигает наибольших значений — 13—15 °C.

Основная масса рыб в открытых плесах в это время держится в среднем и придонном слоях, где вода еще не прогрелась. Ее подъему препятствует ветровое воздействие. Летом наиболее четко связь между распределением рыб и температурой можно проследить только у холодолюбивых видов: снетка, ряпушки и налима, которые в основной своей массе обитают в открытых удаленных от хорошо прогреваемых прибрежий районах, где температура воды на 1—5 °C ниже. В наиболее теплые дни, когда вода у поверхности прогревается до 18—20 °C, эти виды предпочитают более глубокие слои и избегают массового подъема к поверхности даже в тихую погоду, несмотря на обилие там пищи. Теплолюбивые виды, особенно молодь, наоборот, при соответствующих погодных условиях в массе мигрируют в более теплые мелководные участки.

В целом же в равнинных водохранилищах температура воды сама по себе обычно слабо влияет на распределение рыб в нагульный период. Однако в периоды резкого повышения температуры, когда рыба не успевает или не имеет возможности откочевать в оптимальные для нее более прохладные воды, возможна массовая гибель особей (Пермитин, Половков, 1978).

Дефицит кислорода во время летней стратификации резко уменьшает вертикальную зону обитания ряпушки (Малинин, Линник, 1983). В последние годы в водохранилищах Волги и Дона за счет сильного цветения воды образуются участки с очень низким содержанием кислорода. Отмечены случаи, когда дефицит O₂ возникает очень быстро, рыба не успевает выйти из заморной зоны и гибнет. Такие случаи отмечались в заливах Цимлянского водохранилища. Известно также, что дефицит O₂ зимой помимо замора рыб вызывает их массовый уход в смежные участки.

В последние годы и летом дефицит O_2 отмечается в узком придонном слое наиболее глубоководных участков, обычно на руслах водохранилищ. Высота этого слоя составляет 5—20 см. В этих местах лещ держится в 0,5—1,0 м ото дна и заметного уменьшения плотности его скоплений на руслах по сравнению с пойменными участками, где содержание O_2 у дна нормальное, не происходит. Определяется это, вероятно, тем, что слой дефицита O_2 очень небольшой. После питания на пойменных смежных с руслом участках лещ возвращается для отдыха на более защищенные от ветровых воздействий глубоководные русла.

Кормовая база и распределение взрослых рыб

Между концентрациями рыб и их кормовых объектов не всегда прослеживается четкая связь. Например, в Саратовском водохранилище биомасса бентоса возрастает от верхнего к нижнему плесу соответственно с 0,5 до 4,1 г/м², а по уловам наибольшая плотность бентосоядных рыб приходится на верхние или средние участки водохранилища (Браценюк, 1973). В Волгоградском водохранилище увеличение биомассы зоопланктона и бентоса на некоторых участках не привело к соответствующему увеличению здесь численности рыб (Яковлева, 1969).

Вместе с тем исследования на Рыбинском водохранилище показали, что скопления снетка в высокоурожайные годы формируются в местах, наиболее богатых зоопланктоном (Пермитин, Половков, 1978), и чем больше биомасса планктона, тем выше уловы снетка. Сравнение в уловах количества хищных рыб (судака) с численностью снетка показало достаточно высокую связь (0,57—0,65). Ранее было установлено, что плотность скоплений судака в волжских водохранилищах положительно коррелирует с видовым разнообразием кормовой молодежи в скоплении. Прямая связь между зоопланктоном и планктоноядными рыбами была обнаружена в высокоурожайные годы только на Цимлянском водохранилище (Кияшко и др., 1985).

Исследования на экологических полигонах позволили детализировать важные представления о трофических связях гидробионтов. Четко документировано, что устойчивые нагульные скопления рыб-планктофагов образуются только в зонах аккумуляции кормовых организмов, занимающих, например в Рыбинском водохранилище, 10 % общей акватории.

Нагульный период пелагических планктофагов длится с мая по сентябрь—ноябрь. Состав пищи в это время меняется и зависит от развития массовых форм зоопланктона в водоеме. Молодь рыб также играет довольно существенную роль в рационе ряпушки, сеголетков судака, окуня. Личинки различных видов рыб появляются в пище рыб-планктофагов в мае—июне, сразу же после

выклева. Позднее молодь становится менее доступной. В августе—октябре сеголетками рыб питаются, как правило, только крупные особи.

Материалы по питанию рыб в скоплениях на полигонах показали, что основу пищи пелагического комплекса составляют планктонные рачки *Cladocera* и *Copepoda*, реже и в меньшем количестве в желудках встречаются молодь рыб, личинки и куколки хиномид, остракоды.

Состав пищи видоспецифичен. Так, основной пищей ряпушке служит *Bosmina* (более 90 %), корюшке — *Bosmina*, *Leptodora*

Таблица 42

Количественная характеристика уловов, накормленности рыб и биомасс

Вид	Дневное время					
	в скоплении			вне скопления		
	улов на 1 траление, экз.	накормленность, %	биомасса зоопланктона, г/м³	улов на 1 траление, экз.	накормленность, %	биомасса зоопланктона, г/м³
Корюшка	441	102,8		48	82,0	
Ряпушка	5000	113,3	3,22	41	133,0	0,34
Судак (сеголетки)	100	116,7		0	0	

и *Bythotrephes*, составляющие по массе более 80 % пищевого комка. Для молоди судака характерно питание крупными *Leptodora* и молодью рыб.

Облавливаемые скопления состоят из нескольких видов с преобладанием по численности 1 или 2. Скопления держатся на разных глубинах, меняя горизонт обитания. В дневное время суток, когда освещенность на поверхности воды составляет более 10 тыс. лк, скопления над глубинами более 10 м находятся в слое от 5 до 10 м и могут опускаться в придонный слой или распадаться на стаи, равномерно распределенные между глубинами 5—10 м, при этом смена горизонта возможна даже в пределах 1 сут. В первом и во втором случаях распределение скоплений рыб четко соответствует распределению биомасс зоопланктона (рис. 58).

Траления и планктонные съемки в предвечерние часы показали, что градиента в распределении биомасс зоопланктона по вертикали уже нет, а скопления рыб еще не распадались, и четко выделяются горизонты их повышенной концентрации. Интенсивность питания всех исследуемых видов и в дневные, и в предвечерние часы оставалась высокой как в скоплениях, так и вне их и не зависела от величины биомасс зоопланктона (табл. 42), а накормленность ряпушки, выловленной разноглубинными тра-

лами, была даже несколько выше вне скопления, где средние биомассы зоопланктона не превышали 0,33 г/м²:

Горизонт лова	2—4 м	5—7 м	8—10 м
Улов рыб на 1 траление, экз. . .	75	105	5261
Накормленность ряпушки, %	146,0	120,0	113,3
Биомассы зоопланктона, г/м ³ . . .	0,33	0,35	3,22

Из всех исследованных видов рыб наиболее постоянным и независимым от времени суток и состава зоопланктона оказался состав пищи ряпушки (рис. 59). Второй из многочисленных и по-

зоопланктона над глубинами более 10 м

Предвечернее время					
в скоплении			вне скопления		
улов на 1 трале- ние, экз.	накорм- ленность, %	биомасса зоопланк- тона, г/м ³	улов на 1 трале- ние, экз.	накорм- ленность, %	биомасса зоопланк- тона, г/м ³
1690	84,6	0,58	261	92,7	0,88
227	226,5		48	137,1	
0	0		28	51,1	

Таблица 43

Количественные характеристики уловов, накормленности рыб и биомасс зоопланктона над глубинами менее 10 м (горизонт 5—7 м)

Показатель	День траления			
	1	2	3	4
Накормленность, %:				
Корюшка	100,0	—	118,0	140,0
Ряпушка	—	97,1	223,3	138,6
Сеголетки судака	0	—	—	64,0
Улов на 1 траление, экз.	24	165	34	185
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1,05	0,62	0,28	0,65

Примечание. Прочерк означает отсутствие этого вида в улове.

стоянных видов в скоплениях — снеток — имел более разнообразный спектр питания. Главным кормовым объектом у него были *Bosmina* и *Leptodora*, в некоторых случаях *Bythotrephes*, т. е. рацион снетка более чем на 50 % представлен крупными планктерами. Второстепенной и случайной пищей были *Daphnia* (0,09—

3,8), *Limnosida* (0,1—0,8), *Heterocore* (0,02—0,07), куколки хирономид (0,1—1,2), *Copepodit* (0,1—13,0), *Cyclops* (0,01—0,07), *Ost-*

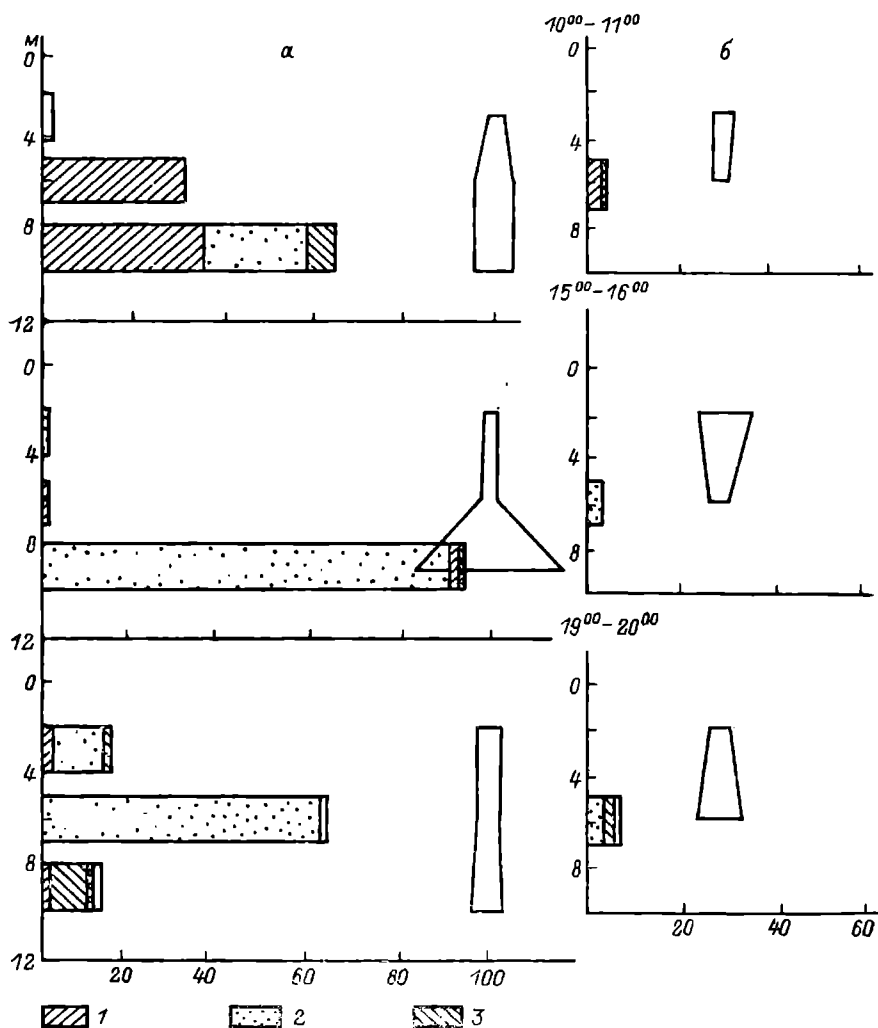


Рис. 58. Видовой и количественный (% от общего вылова на пойме и на русле) состав уловов рыб и биомассы зоопланктона в разных горизонтах воды на бывших руслах рек (а) и на пойме (б) в разное время суток.

1 — корюшка, 2 — ряпушка, 3 — судак (сеголетки).

racoda (0,02—0,05). Постоянно присутствующие в скоплениях сеголетки судака одновременно являются планктофагами и хищниками. Основа их пищи — крупные планктонные рачки *Leptodora* (33—87 %) и молодь рыб (13—100 %) (см. рис. 59).

На участках с глубинами менее 10 м в питании рыб пелагиали основу составляли те же организмы, что и на русловых. Скопления рыб здесь были менее плотными и держались в гори-

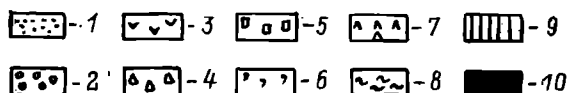
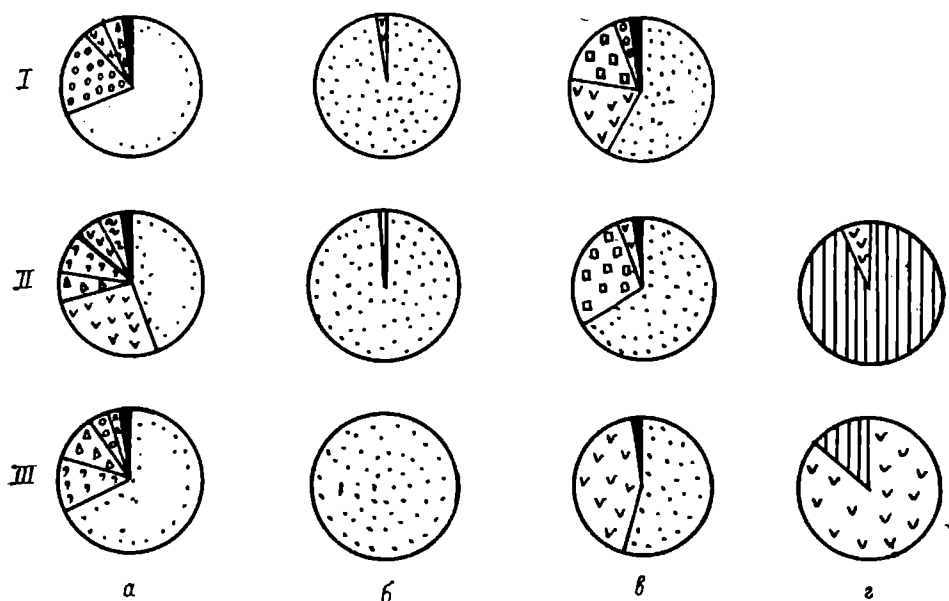


Рис. 59. Состав зоопланктона (а) и пищевые спектры ряпушки (б), корюшки (в) и сеголетков судака (г) в разных горизонтах пелагиали Рыбинского водохранилища над глубинами более 10 м, % по массе.

I — 2—4 м; II — 5—7 м; III — 8—10 м. 1 — *Bosmina*; 2 — *Daphnia*; 3 — *Leptodora*; 4 — *Copepodit*; 5 — *Bythotrephes*; 6 — *Cyclops*; 7 — *Diaptomus*; 8 — *Asplanchna*; 9 — рыба; 10 — прочие.

зонте 5—7 м (см. рис. 58). Наблюдались различные сочетания между зоопланктоном и количеством выловленных рыб при всегда высокой их накормленности (табл. 43). Сеголетки судака присутствовали только в 50 % тралений, и пища в желудках у них либо вовсе отсутствовала, либо обнаруживались ее остатки и индекс наполнения желудков был низким. Как и у рыб из русловых скоплений, пища снетка состояла из *Bosmina* и *Leptodora*,

а ряпушки — преимущественно из *Bosmina* и *Bythotrephes*. Отношение к *Bosmina* у обоих видов было одинаковым, соотношение этого вида корма в желудках такое же, как и в планктонных пробах. В большинстве же случаев состав пищи рыб не соответствовал составу планктонных проб (рис. 59). Известно, что подавляющее большинство пресноводных рыб, питающееся зоопланктоном, использует способ поштучного захватывания отдельных жертв, активно выбирая из зоопланктона излюбленные формы (Изменение..., 1982; Гиляров, 1987).

Одновременно планктонные организмы благодаря своему строению и поведению по-разному выедаются рыбами: например, копеподы в меньшей степени, чем кладоцеры.

Траления в отдельных горизонтах и одновременное исследование вертикального распределения зоопланктона на этих участках показали, что часто в пище судака и снетка присутствуют лептодора и битотрефес, в то время как в пробах зоопланктона они, как правило, отсутствуют. Обратная картина наблюдается в отношении копепод. Эта группа рачков практически всегда обнаруживается в пробах зоопланктона, а в пище рыб она или вовсе отсутствует, или же составляет небольшой процент. Избирательность пищевых объектов рыбами (элективность E) является функцией предпочтительности и доступности (Ивлев, 1955).

Рыбы в скоплениях разной плотности на русле и на пойме активно выбирают из состава зоопланктона определенные организмы (табл. 44). Ряпушка предпочитает босмину другим, корюшка или потребляет этот корм в пропорции, близкой к природной ($E = 0,09 : 0,17$), или избегает его ($E = -0,48$), в пище судака этот корм отсутствует вовсе ($E = -1$). Ряпушка совсем не потребляет лептодору и битотрефеса ($E = -1$), а корюшка и судак выбирают их ($E = 0,56; 1$).

Таблица 44

Индексы элективности, рассчитанные для рыб в скоплениях разной плотности (июнь 1986, глубины более 10 м)

Кормовой организм	Ря-пушка	Ко-рюшка	Судак	Ря-пушка	Ко-рюшка	Судак	Ря-пушка	Ко-рюшка	Судак
	Плотность скопления, экз.								
	1 экз/м³			0,1 экз/м³			0,01 экз/м³		
<i>Bosmina</i>	0,40	0,09	-1	0,19	-0,48	-1	0,40	0,17	-1
<i>Daphnia</i>	-1	-0,66	-1	-1	-0,78	-1	-1	-1	-1
<i>Diaptomus</i>	—	-1	—	-1	-0,71	-1	—	—	-1
<i>Copepodit</i>	-1	-1	-1	-1	-0,99	-1	-0,99	-1	-1
<i>Cyclopoida</i>	-1	-1	-1	-1	-0,99	-1	-1	-1	-1
<i>Leptodora</i>	0	0,56	1	-1	0,69	0,99	0	1	0,98
<i>Bythotrephes</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ostracoda</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0

Отсутствие оптимальных концентраций кормовых зоопланктеров компенсируется неравномерностью их распределения. Чем выше агрегированность кормовых организмов, тем интенсивнее используются они рыбами. В рационе рыб в разных по кормности водоемах сохраняется видовая специфика и величина его у планктофагов составляет 3—5 от массы рыбы. Характерные для вида рационы прежде всего сохраняются за счет агрегированности кормовых организмов.

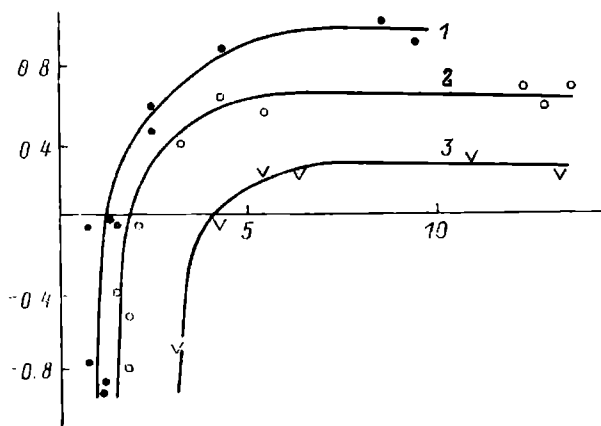


Рис. 60. Зависимость элективности питания рыб-планктофагов и агрегированности зоопланктона от биомассы зоопланктона.

1 — биомасса зоопланктона $> 1,0\text{--}1,5 \text{ г/м}^3$; 2 — то же $\approx 1,2 \text{ г/м}^3$; 3 — то же $< 0,5 \text{ г/м}^3$; по оси ординат — элективность питания рыб; по оси абсцисс — агрегированность зоопланктона, индекс Ллойда.

Влияние агрегированности пищи на питание рыб проявляется через элективность, которую следует рассматривать как функцию 2 одновременно действующих факторов — комплекса особенностей, присущих хищнику и жертве. Зависимость эта выражается синусоидальной кривой (рис. 60). При этом, чем выше биомасса зоопланктона, тем выше элективность, при низких биомассах — выше агрегированность рачков. На рис. 60 представлен случай, когда средние биомассы зоопланктона на биотопе выше $1,0\text{--}1,5 \text{ г/м}^3$. Распределение рачков приближается к равномерному, а избирательность корма (E) высокая. Если биомассы зоопланктона менее $1,0 \text{ г/м}^3$, степень агрегированности рачков повысится, индексы Ллойда (L) выше 1, а элективность питания падает. При низких значениях биомасс зоопланктона на биотопе, когда резко возрастает агрегированность гидробионтов, элективность достигает минимальных величин.

Полученные данные показали, что все организмы, населяющие одну экологическую нишу, находятся в сложной взаимосвя-

висимой, но очень гибкой системе трофических отношений. Несмотря на сходство характера питания исследованных рыб, напряженности пищевых отношений у них не наблюдается. Высокая степень пищевого сходства у исследованных рыб может быть только в случаях массовой численности тех или иных кормовых беспозвоночных в водоеме, когда корма достаточно всем. При уменьшении численности кормовых организмов у рыб происходит расхождение состава доминирующих форм и территориальное разобшение питания.

Сравнение численности питающихся рыб и их кормовых организмов на полигонах показывает очень слабую положительную связь (коэффициент корреляции 0,13) только для верхнего слоя воды — 3—5 м. В более глубоких горизонтах эта связь отрицательна (чем выше плотность рыб, тем ниже биомасса зоопланктона). Одним из объяснений такой тенденции отрицательной связи может быть интенсивное выедание рыбами зоопланктона, подтверждаемое высокой накормленностью корюшки и ряпушки — основных потребителей зоопланктона в изучаемом районе.

Непрерывное прослеживание перемещения наиболее плотных скоплений рыб относительно распределения планктона позволило выявить несколько вариантов связей (рис. 61). Если все скопления синхронно смещались в одном направлении, соответствующем генеральному направлению круговорота воды, то одновременно существенно возрастала биомасса зоопланктона на всей акватории за счет ускорения приноса его течениями, который перекрывает выедание. Скопления рыб длительное время синхронно двигаются вместе с переносимым течениями скоплениями зоопланктона. Но такая картина отмечается относительно редко и только при мезомасштабной съемке. На микрополигоне чаще наблюдалось разнонаправленное движение отдельных группировок рыб при самых различных вариациях изменений биомасс зоопланктона. На рис. 61 представлена схема движений двух скоплений в противоположных направлениях, при этом в местах движения одного биомасса зоопланктона существенно не изменялась, в то время как у другого она за период наблюдения уменьшилась в 1,2—1,5 раза. Обе группировки рыб имели примерно одинаковую плотность и интенсивно питались даже в условиях относительно невысокой кормовой обеспеченности (средняя биомасса зоопланктона $0,3 \text{ г/м}^3$). Несомненно, однако, что при возникновении очень плотных агрегаций кормовых организмов в местах циркуляции течений планктофаги так же образуют здесь плотные скопления, интенсивно откармливаясь наиболее предпочтительными организмами.

Основными объектами питания рыб-бентофагов были олигохеты, личинки хирономид, моллюски и водяные ослики. Бентосные животные на исследованном участке распределялись неравномерно, и условия откорма у рыб были неоднозначны. Биомассы колебались от 0,5 до $18,2 \text{ г/м}^2$ при средней на русле ($2,99 \pm 1,0$), на пойме — ($3,78 \pm 0,71$) г/м^2 . Тем не менее накормленность рыб ос-

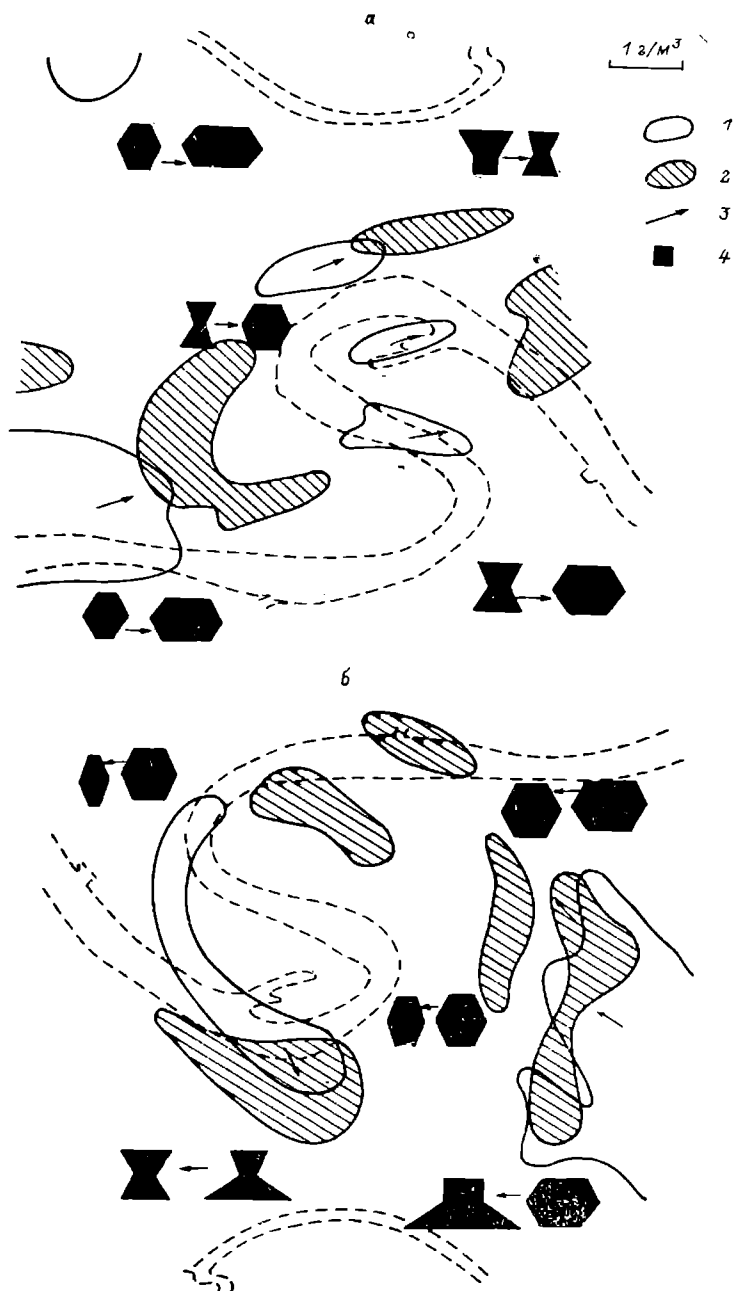


Рис. 61. Перемещение наиболее плотных скоплений пелагических рыб в горизонтах 3-5 м (а) и 5-7 м (б) и изменение биомассы зоопланктона.

1 — начальное положение скоплений, 2 — положение скоплений через 5 ч, 3 — направление их движения, 4 — изменение биомассы зоопланктона в поверхностном, среднем и придонном слоях.

тавалась высокой на протяжении всего периода исследования и колебалась в пределах 76,7—164,0 ‰ у леща и 52,8—95,0 ‰ у ерша. В состав пищи леща входили обычные для Рыбинского водохранилища организмы (Баканов, Стрижников, 1979; Житенева, 1980). В пищевом спектре его насчитывалось 25 видов и групп животных, из них основной пищей ему служили олигохеты, личинки хирономид *Procladius*, *Chironomus*. Второстепенной пищей были мелкие личинки хирономид (*Tanytarsini*, *Cryptochironomus*), моллюски (*Valvato*, *Bithynia*, *Spharium*), случайной — планктонные организмы — *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Bosmina*, *Alona*, *Acanthocyclops*, *Cyclops*, а также куколки хирономид и остракоды.

Не менее разнообразен был спектр питания у ерша, пойманного на тех же участках, что и лещ. Основным кормом ему служили личинки и куколки, водяные ослики. В небольшом количестве их дополнили планктонные рачки *Leptodora*, *Acanthocyclops*, *Bosmina*. Сравнение состава пищи этих 2 видов (рис. 62) показал, что в настоящее время спектры питания их практически не совпадают. Индексы пищевого сходства невысокие (СП-коэффициенты колеблются в пределах 0,37—12,2 %), и величину их определяют случайные и второстепенные объекты.

Спектры питания рыб-бентофагов оказались гораздо шире (25 видов и групп организмов) состава бентосных проб на русле (10 видов), что связано с активным питанием рыб не только на русловых бентопах, но и на смежных с ними и различных по кормности и видовому составу организмов участков поймы. Кормовая база используется лещом и ершом по-разному. Лещ потребляет олигохет в тех же пропорциях, как и на биотопе ($E = 0,06$) и проявляет некоторую избирательность только по отношению к *Procladius* и *Sphaerium* ($E = 0,29$; $E = 0,65$), но в его желудках обнаружены некоторые виды личинок хирономид (менее 1 % по массе), отсутствующие в бентосных пробах или же составляющих в них сотые доли процента по биомассе ($E = -1 - 0,98$).

Ерш активно выбирает из зообентоса личинок хирономид ($E = 0,46$). Другие организмы, составляющие в некоторых случаях более 50 % от массы пищевого комка, в бентосных пробах отсутствуют. Это в основном обитающие на субстратах водяные ослики и личинки хирономид. Полностью отсутствуют в желудках ерша олигохеты.

Все это свидетельствует о том, что, даже обитая на одном участке (путь, пройденный тралом за 20 мин траления, составляет 1,5 км), эти виды рыб предпочитают животных разных биоценозов. Лещ питается на мягких грунтах (илы), всасывая вместе с илом животных; ерш, по-видимому, «поштучно» схватывает отдельные жертвы, предпочитая откармливаться на соответствующих биотопах — закоряженных участках, находя здесь не только все условия для откорма, но и убежище. Подтверждением этому служит корреляционный анализ распределения в водохранилище

ерша, леща и бентоса. Коррелятивная связь между распределением ерша и взрослого леща в водохранилище отсутствует, нет ее между плотностью ерша и биомассами бентоса, тогда как чис-

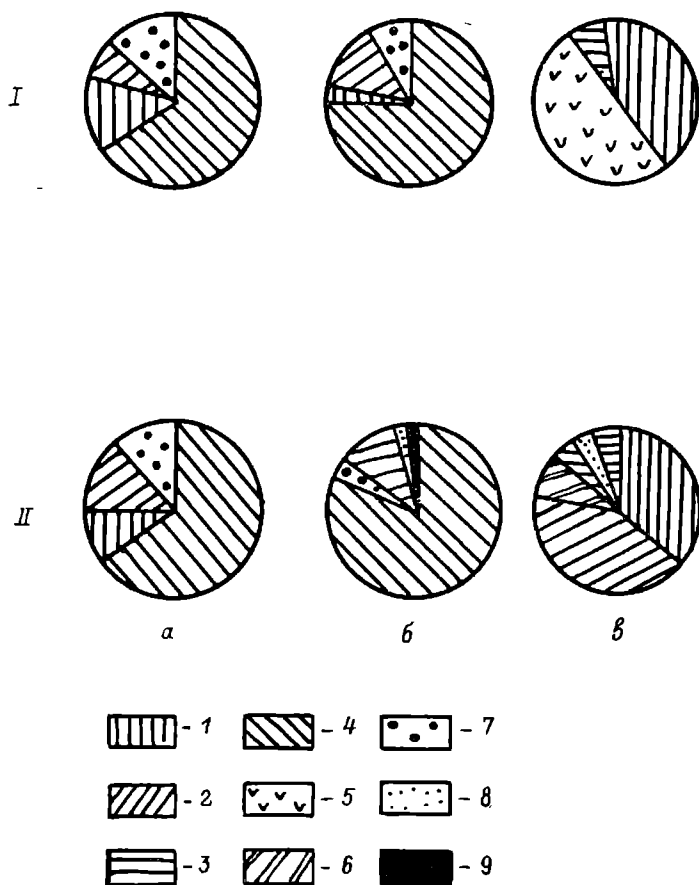


Рис. 62. Состав бентоса (а) и спектры питания леща (б) и ерша (в) на разных биотопах Рыбинского водохранилища в июне 1986 г., % по массе.

I — русло, глубина более 10 м; *II* — пойма, глубина менее 10 м; 1 — *Chironomus*, 2 — *Procladius*, 3 — куколки хирономид, 4 — *Oligorhiza*, 5 — водяные ослики, 6 — ручейники, 7 — моллюски (*Pisidium*, *Shucrium*), 8 — зоопланктон, 9 — прочие.

ленность леща на биотопе достоверно связана с количеством бентоса. Сравнение плотности всех выловленных в придонном горизонте рыб с количеством бентоса на 1 м² (непосредственно в точках отбора его проб) показало относительно невысокую положительную связь (коэффициент корреляции 0,21 в 1986 и 0,36 — в 1987 гг.). Одна из причин этого заключается в том, что во время съемок мы регистрируем как рыб, которые питаются, так и

рыб, переходящих с одного кормового пятна на другое. Кроме того, некоторые участки с высокой биомассой бентоса рыбы могут не посещать из-за отпугивающих факторов (интенсивное судоходство, волнение).

В отличие от зоопланктона, перемещения которого определяются как активным плаванием в горизонтальном и вертикальном

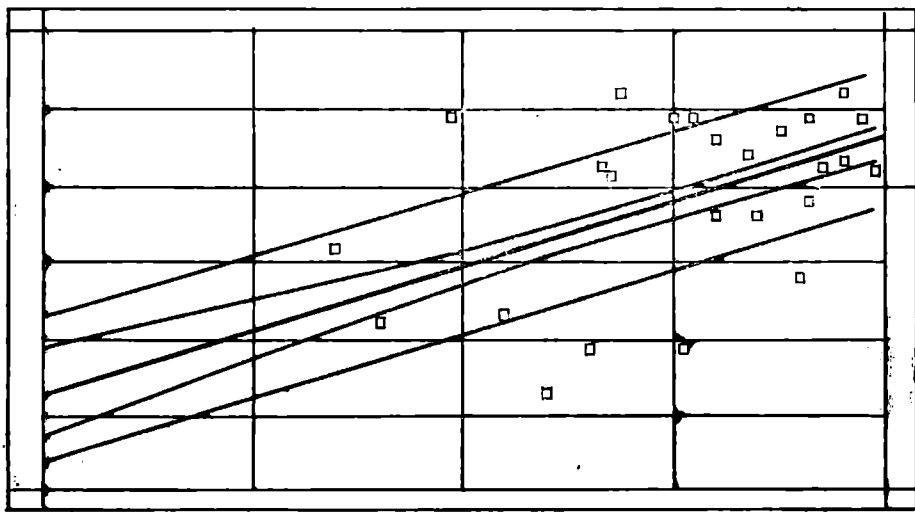


Рис. 63. Зависимость между плотностью рыб из придонных скоплений и биомассой бентоса.

По оси ординат — плотность рыб, экз/га $\times 10$, по оси абсцисс — масса бентоса, г/м² $\times 10^{-1}$.

аспектах, так и переносом течениями, бентосные организмы (хирономиды, олигохеты) пространственно весьма устойчивы, их миграции территориально ограничены. Отсюда можно предположить, что в оптимальных для нагула участках, т. е. при обилии бентоса и отсутствии отпугивающих факторов, скопления рыб-бентофагов должны быть территориально более стабильны, чем скопления пелагических рыб, питающихся в более динамичной толще воды. Если для анализа связи между обилием бентоса и плотностью бентосоядных рыб отобрать только те участки, где в придонном слое зафиксировано наличие не единичных особей (или их отсутствие), а хотя бы небольших по плотности группировок, то коэффициент корреляции между биомассой бентоса и плотностью бентосоядных рыб, прежде всего леща, оказывается высоким — 0,6 (рис. 63).

Синхронная съемка плотности рыб и биомасс бентоса на полигонах Куйбышевского водохранилища (табл. 45) также показала, что для малых участков прямой связи между этими показателями нет. Одна из причин этому в том, что распределение бентоса

Таблица 45

Соотношение биомасс бентоса и плотности рыб в сентябре 1989 г.

Район исследования	Глубина, м	Биомасса бентоса, г/м ²	Плотность рыб в придонном горизонте, 10 ² экз/га
Р. Кама, Саконы	14	3,16	0,9
Р. Кама, Троицкий Урай	11	6,05	2,7
Р. Кама, Масловка	14	5,89	3,9
Камское устье, Лаишевский карьер	10	0,46	0,6
Камское устье, Лаишево	9	7,45	3,1
Полигон:			
ст. 2	12	27,81	12,5 (ночная съемка)
ст. 8	10	0,62	5,9 (то же)
ст. 7	4	17,73	1,9 (»)
ст. 12	11	15,19	5,9
ст. 10	9	2,96	6,8
ст. 11	4	8,01	0,82
ст. 16	15	10,0	0,2
ст. 18	11	4,41	9,2

более микроагрегированно, чем рыб, которые образуют скопления относительно большой протяженности.

Анализ характера распределения кормовых организмов и рыб, особенностей их питания, механизмов образования скоплений на микро- и макрополигонах в целом показал, что в придонных горизонтах даже при высокой численности потребителей конкурентных пищевых взаимоотношений, а следовательно, и жестких связей с кормовой базой даже у рыб, питающихся сходной пищей, как правило, не наблюдается. Этому способствуют разобщенность во времени и пространстве, избирательность питания, особенности поведения кормовых организмов и их потребителей.

Высокие плотности потребителей возникают только в местах с резко повышенной плотностью кормовых организмов. Выедание корма здесь компенсируется повышенной воспроизводительной способностью беспозвоночных, имеющих на этих биотопах обилие пищи, и пополнением их скоплений за счет дрейфующих в зону аккумуляции биомассы стай зоопланктеров.

Условия освоения рыбами индивидуальных нагульных участков

При изучении динамики пространственно-временного распределения рыб весьма существенно понимание особенностей процесса освоения особями и их группами жизненного пространства и влияния причин, вызывающих изменения их поведения во времени.

Скорость и эффективность освоения акватории зависит от пространственной структуры имеющихся на ней биотопов. Основ-

ными показателями, подлежащими контролю при изучении процесса, служат морфометрия биотопа, распределение на нем различных субстратов, особенно растительных, и агрегаций кормовых организмов. Судить об эффективности освоения участка рыбой, как показал опыт предыдущих исследований, лучше всего по реакции избирания определенного биотопа, имеющей суточную ритмику типичных суточных миграций рыб на мелководья и обратно (Поддубный, 1971).

Исследования проводились в нагульный период на прудах экспериментальной прудовой базы ИБВВ РАН, участке обвалованного мелководья Рыбинского водохранилища, в его Волжском плесе и в оз. Виштынецком Калининградской области.

Обвалованный водоем представляет собой участок осушенной зоны Рыбинского водохранилища площадью 30 га, с возведенной с четырех сторон земляной дамбой. Залитие водоема происходит в начале мая тальми водами. Уровень воды регулируется независимо от уровня водохранилища. Максимальная глубина 1,9 м, средняя — 0,5 м, 60 % площади водоема зарастает жесткой водной растительностью. Участки, не занятые жесткой водной растительностью, в значительной степени зарастают погруженными макрофитами. Рыбы используют участок, свободный от жесткой растительности, состоящий из двух расширений, соединенных каналом глубиной 1,5 м (рис. 64). Восточное расширение имеет меньшую площадь и характеризуется большими глубинами до 1,9 м, плотным грунтом, отсутствием мягкой водной растительности и менее обильным бентосом. Западное расширение имеет глубину до 1 м, грунт — детрит с толщиной слоя до 40 см. К середине сезона этот участок на 90 % зарастает мягкой водной растительностью — *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus circinatus*. На границе ценозов жесткой водной растительности образуются заросли гречихи *Polygonum amphibium*.

Бентос обвалованного водоема был представлен в основном хирономидами, олигохетами и моллюсками с общей биомассой от 9,4 до 24,5 г/м² (табл. 46), доминировали моллюски — (12,6—20,6) г/м² и хирономиды (11,8—0,4) г/м². Кроме основного объекта наблюдений — половозрелого леща — в водоеме контролировалось поведение и распределение серебряного карася — *Carassius auratus*, щуки — *Esox lucius*, окуня — *Perca fluviatilis*, синца — *Abramis ballerus* и их молоди.

Выростные пруды экспериментальной прудовой базы ИБВВ РАН имеют площадь 0,1 га, прямоугольную форму, дно с небольшим уклоном к середине и к водовыпуску, средняя глубина — 1,0 м, максимальная — 1,4 м. В период проведения работ залитие водоема осуществлялось в середине мая, зарастание водоема из-за низкой прозрачности воды было незначительно и составляло менее 5 % его площади. Растительность в основном сосредоточена вдоль берегов. Грунт — суглинок с наилком. Бентос беднее, чем в обвалованном водоеме. Доминирующими группами

были хирономиды, моллюски и личинки ручейников. Биомасса бентоса в течение сезона изменялась от 3,4 до 20,7 г/м² (табл. 47, 48). Наибольшей биомассы в период наблюдений достигали хирономиды — 19,4 г/м².

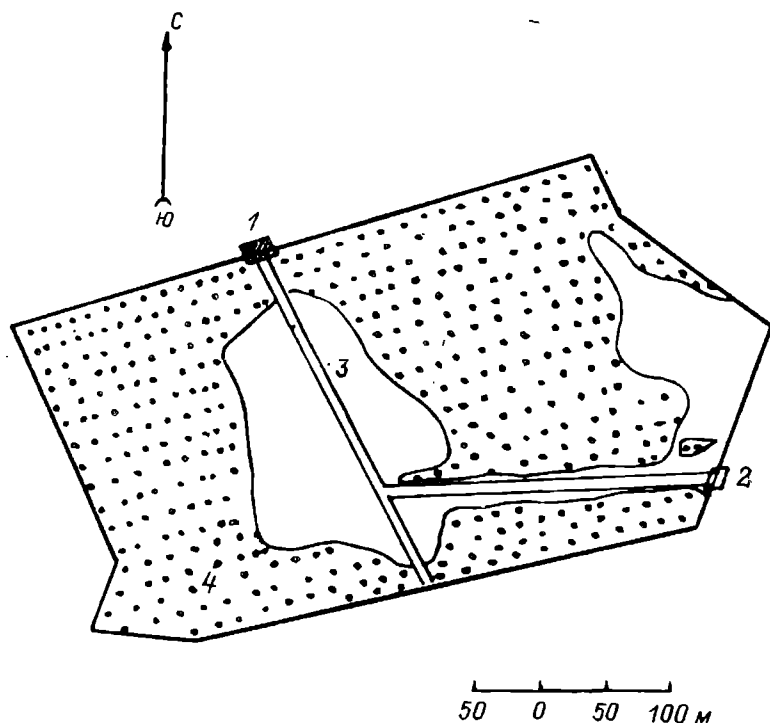


Рис. 64. Схема обвалованного водоема.

1 — водовыпуск, 2 — водоспуск, 3 — канал, 4 — заросли водной растительности.

Речной участок Волжского плёса имеет общую ширину 1—2 км при ширине бывшего русла 340—420 м. Выше участка работ русло проходит под левым берегом, справа от него находятся обширные мелководья. На полигоне русло переходит под высокий обрывистый правый берег и далее пролегает в непосредственной близости от него. Русло слабомеандрированное, наиболее крутой его изгиб S-образной формы находится на участке длиной 1,2 км.

Максимальная глубина на русле 17 м. Ложе русла ровное, с плавными переходами глубин от 15 к 17 м. Русловые склоны крутые, у левого края русла склон круче, чем у правого. Глубина смежных прирусловых участков 3—4 м и постепенно уменьшается к берегу.

Течения на данном участке Волжского плёса во времени очень непостоянны как по направлению, так и по скорости. Структуру

Т а б л и ц а 46

Состав и характеристика бентоса в обвалованном водоеме

Месяц	Организм	Биомасса, г/м ²	Коэффициент вариации	Отношение дисперсии к среднему	Коэффициент агрегированности Ллойда
Май	Личинки хирономид Молюски Олигохеты Общие	5,7±3,2 6,6±2,1 4,6±1,4 20,1±4,02	1,86 1,05 1,01 0,66	19,76** 7,35** 4,67** 8,84*	4,48±0,98* 2,01±0,30* 1,87±0,28* 1,39±0,11*
Июнь (I декада)	Личинки хирономид Молюски Олигохеты Общие	11,8±4,8 8,7±2,6 2,6±0,5 26,1±3,13	1,73 1,27 0,82 0,74	35,15** 13,99** 1,73 9,80**	3,09±0,56* 2,54±0,45* 1,48±0,24 2,49±1,39
Июнь (II декада)	Личинки хирономид Молюски Олигохеты Общие	11,2±5,0 12,6±10,0 8,9±3,8 35,7±12,0	1,48 2,63 1,42 1,62	24,55** 87,30** 17,85** 64,65**	3,16±0,65* 1,89±2,10 2,94±0,60* 3,60±0,72*
Июль	Личинки хирономид Молюски Олигохеты Общие	0,4±0,3 2,48±1,1 1,3±0,7 5,3±3,35	2,25 1,59 1,61 1,39	2,02 125,9 3,39* 18,12**	5,26±2,90 3,52±1,94 3,38±1,12* 2,82±0,51*

* $P < 0,05$.** $P < 0,025$.

Таблица 47

Состав и характеристика бентоса в пруду, 1983 г.

Время	Организм	Биомасса, г/м ²	Коэффициент вариации	Отноше- ние дисперсии к сред- нему	Коэффициент агрегирован- ности Ллойда
Май	Личинки хироно- мид	2,2±0,9	1,00	2,21	2,04±0,93
	Моллюски	0,4±0,2	1,22	0,6	1,77±0,87
	Олигохеты	0,8±0,7	2,14	3,67	4,05±3,79
	Олигохеты	3,40±1,79	1,29	5,65 *	2,61±1,55
Июнь (I декада)	Личинки хироно- мид	4,4±1,5	0,83	3,07	1,76±0,62
	Моллюски	1,2±0,6	1,22	1,80	2,39±1,37
	Олигохеты	0,3±0,2	1,63	0,80	1,66±0,83
	Олигохеты	0,2±0,2	2,45	1,20	4,20±4,76
Июнь (II декада)	Личинки ручей- ников	8,10±1,40	0,42	1,45	1,15±0,11
	Личинки хироно- мид	5,0±2,0	0,98	4,80 *	1,18±0,14
	Моллюски	0,1±0,1	2,45	0,60	0,40±0,15
	Олигохеты	0,2±0,1	1,22	0,30	0,11±0,47
Июль (I декада)	Олигохеты	1,3±1,0	1,88	4,61 *	4,97±5,31
	Личинки ручей- ников	7,83±2,88	0,90	6,36 **	1,78±0,62
	Личинки хироно- мид	19,4±7,0	0,88	15,15 ***	1,78±0,61
	Моллюски	0,7±0,1	0,35	0,60	1,13±0,25
Июль (II декада)	Олигохеты	0,1±0,1	2,45	0,60	5,45±8,02
	Олигохеты	0,3±0,2	1,63	0,80	4,91±5,86
	Личинки ручей- ников	20,73±6,76	1,79	13,23 ***	1,63±0,47

*** $P < 0,005$.

Остальные обозначения те же, что и в табл. 46.

Таблица 48

Состав и характеристика бентоса в пруду, 1984 г.

Организм	Средняя биомасса, г/м ²	Коэффи- циент вариации	Отношение дисперсии к среднему	Коэффициент агрегированности Ллойда
Личинки хирономид	1,34±0,25	0,82	4,53 **	1,53±0,26 **
Моллюски	2,05±0,79	1,71	30,22 ***	3,84±1,81
Олигохеты	0,28±0,20	2,84	11,44 ***	8,35±7,37
Личинки ручейников	0,29±0,29	4,47	29,00 ***	20,30±28,49
Личинки других насеко- мых	0,70±0,62	3,95	55,02 ***	16,36±19,98
Имаго насекомых	0,57±0,42	3,28	30,61 ***	11,39±11,46
Нематоды	0,20±0,09	2,05	0,84	0,20±0,59
Общий бентос	5,43±0,97	0,78	17,06 ***	1,58±0,04 *

* $P < 0,05$.** $P < 0,001$.*** $P < 0,0005$.

и направление течений определяют два основных компонента — стоковые и ветровые воздействия. В течение суток на исследуемом участке направление поверхностного течения могло меняться 3—4 раза даже в штилевую погоду. Скорости поверхностного течения обычны в диапазоне 1,0—15 см/с. Распределение грунтов близко к типичному для речных плесов водохранилища (Законнов,

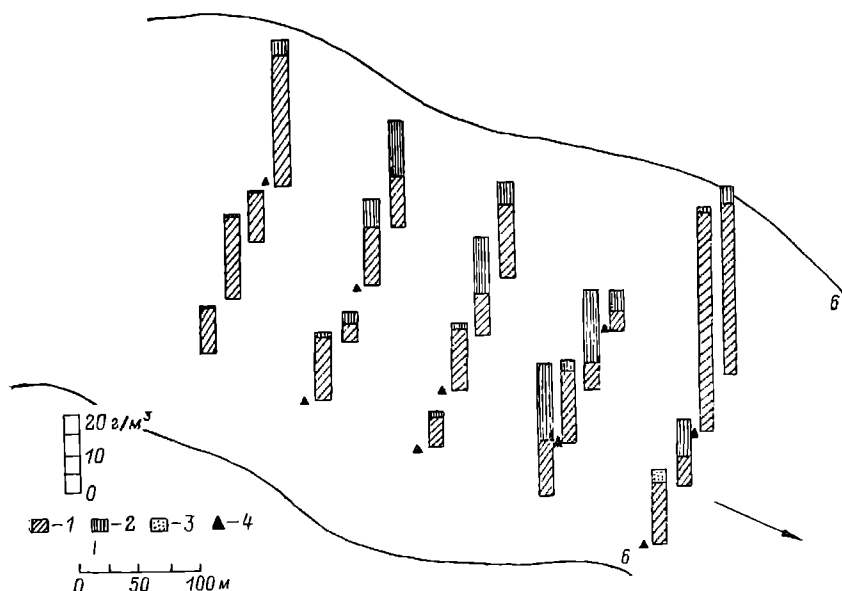


Рис. 65. Распределение макрозообентоса в районе работ на участке речной части Волжского плёса Рыбинского водохранилища.

1 — олигохеты, 2 — личинки хирономид, 3 — прочие, 4 — станции, на которых обнаружена дрейссена, стрелкой показано направление течения, цифрой «6» — 6-метровая изобата.

Зимнинова, 1982). В прибрежье основной грунт — песок и галька, на глубинах 5—10 м — дерновина. Глубже 10 м на поверхности грунта замечен слой наилка. На середине русла обнаружен слой серого ила толщиной 2—20 см на плотном темном подстилающем субстрате.

Жесткая и мягкая водная растительность развита слабо и только у берега. В левобережной части русла в I декаде августа 1983 г. (рис. 65) биомасса бентоса значительно выше, чем в правобережной, соответственно $(30,4 \pm 5,1)$ и $(18,3 \pm 2,6)$ г/м². Различие статистически достоверно ($t_{\text{st}} = 2,1$ $P < 0,05$) и связано с дополнительным биогенным стоком от клейзавода. О повышенной трофности левобережной части русла свидетельствует и качественный состав бентоса, основную массу которого у левого склона русла составляют олигохеты.

Средняя биомасса бентоса (без учета дрейссены, средняя биомасса которой $9,0 \text{ г/м}^2$) по всем 20 пробам равнялась ($24,3 \pm 3,0$) г/м^2 , коэффициент вариации 0,54, коэффициент агрегированности по Ллойд по общей биомассе $1,3 \pm 0,11$, коэффициент агрегированности хирономид $2,33 \pm 0,65$, олигохет $1,54 \pm 0,21$. Таким образом, обеспеченность кормом рыб-бентофагов на русле описываемого участка высокая. По классификации М. Л. Пидгайко (Пидгайко и др., 1968), участок относится к весьма высококормным (биомасса бентоса выше 15 г/м^2).

Из общей биомассы бентоса на долю хирономид приходится 22,4 %, олигохет — 75,3 %. Из хирономид более 90 % биомассы давал *Chironomus plumosus* L., кроме него встречались *Cryptochironomus e. gr. defetus* K., *Leptochironomus tener* (K.), *Polydillum nubemlosum* (K.), *P. bicrenatum* K., *Tanytarsus e. gr. gregarius* K., *Cladotanytarsus* sp., *Procladius* sp.

Из олигохет более 75 % биомассы давал *Isochaetides newaensis* (Mich). Среди кормовых моллюсков сем. Pisidiidae доминировал *Pisidium amnicum* (Müll.), встречался также *Euglesa henslowana* (Shepp.). Из пиявок встречены *Herpobdella octoculata* (L.) и *Helobdella stagnalis* (L.). Единично отмечен водяной ослик *Asellus aquaticus* (L.).

Уловы донного и разноглубинного тралов (рис. 66) показали, что в придонном комплексе рыб доминирует лещ, второе место принадлежит планктофагу синцу, третье — густере. Плотность хищников очень низкая, на долю судака и налима приходится всего 0,9 % от общего количества рыб.

Половозрелых рыб в придонном комплексе на русле мало: при коэффициенте уловистости донного трала 0,3 плотность средне- и крупноразмерного леща здесь около 20 экз/га.

Среди лещей на исследуемом участке преобладали особи с длиной тела 24—25 см (табл. 49), а рыбы, сходные по длине с помеченными ультразвуковыми передатчиками экземплярами, составляли 1,2 % от общей численности. Следовательно, плотность рыб данного размера на русле составила около 0,24 экз/га, т. е. на 5 га площади русла приходилось по одному лещу с длиной тела 38—40 см.

Озеро Виштынецкое, расположенное на юго-востоке Калининградской области, имеет площадь $16,5 \text{ км}^2$. Максимальная глубина 53 м, средняя — 12,5 м. Воды озера в весенне-летний период резко стратифицированы. Слой температурного скачка наблюдается на глубине 5—10 м. В среднем температура придонного слоя 7—10 °С, поверхностного — 17—20 °С. Большое влияние на распределение гидрологических характеристик оказывают ветровые стонно-нагонные явления.

Характерной чертой озера является низкая степень заиленности литорали, представленной в основном песчаными грунтами. Прозрачность колеблется от 3 до 8 м в зависимости от сезона. Вся литораль покрыта макрофитами, среди которых наиболее развит пояс лимпнеид. Патаменды и гелогидрофиты образуют

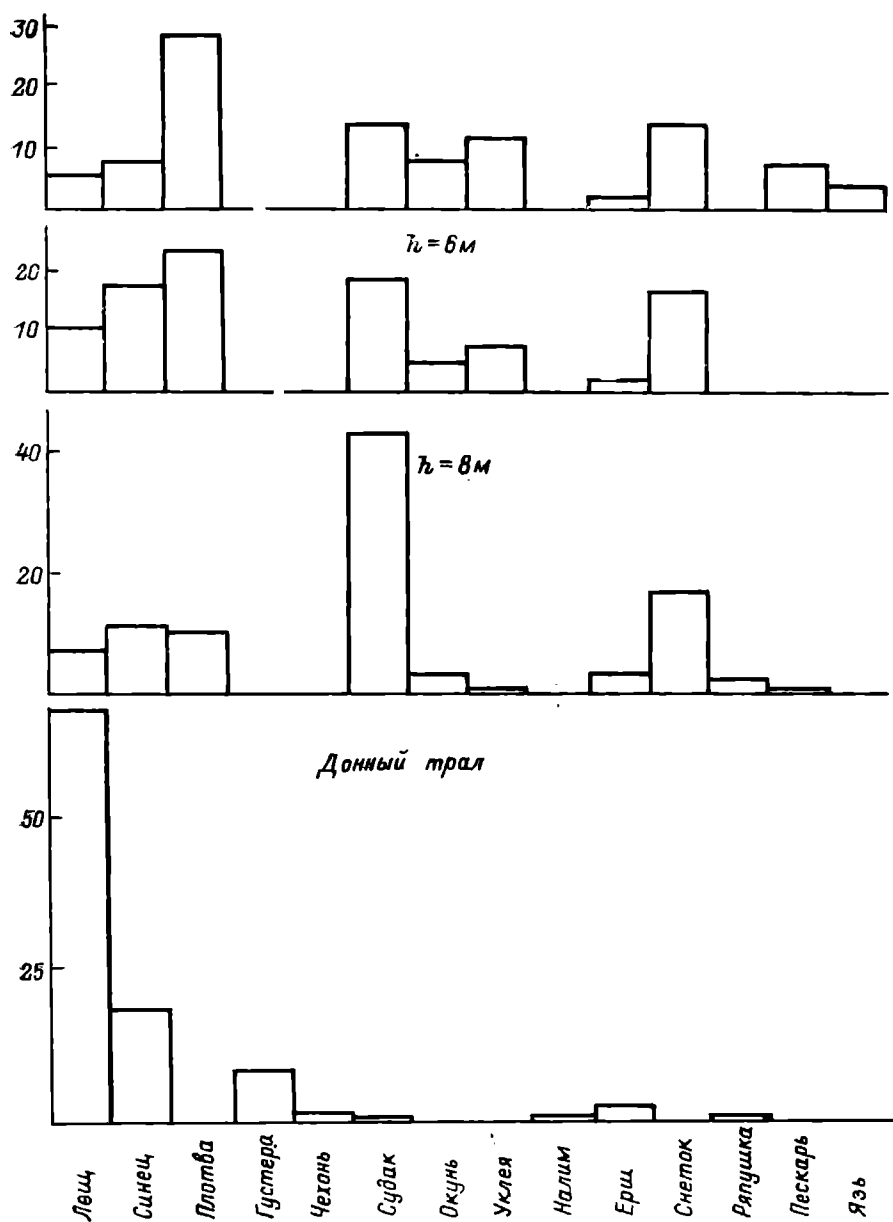


Рис. 66. Состав траловых уловов на участке Волжского плёса.

Над каждой гистограммой обозначен горизонт тралений (за точку отсчета принята поверхность воды); по оси ординат — количество рыб, % от общего улова, по оси абсцисс — виды рыб.

Таблица 49

Размерный состав массовых видов рыб в уловах донного трала, %

Вид	Число рыб, экз.	Длина, см															
		10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Лещ	425	0,2	0,5	0,2	0,5	0,2	0	0,2	0,9	1,4	1,2	1,4	2,6	2,6	4,0	13,5	14,9
Синец	114	0	0	0	3,5	11,4	7	2,6	2,6	2,6	10,5	4,4	5,3	3,5	16,7	7,0	7,0
Густера	41	0	2,4	0	4,9	12,2	7,3	24,5	12,2	7,3	9,8	4,9	0	7,3	2,4	2,4	0

Вид	Число рыб, экз.	Длина, см															
		26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
Лещ	425	11,6	7,8	5,6	2,6	2,8	1,2	3,5	5,2	5,6	4,0	3,5	2,1	0,5	0,5	0,2	
Синец	114	1,8	0	2,6	1,8	3,5	1,8	3,5	0,9	0	0	0	0	0	0	0	

Примечание. Подчеркнуты модальные классы рыб.

лишь более или менее длинные отрезки или фрагменты с доминированием сообществ хары. Вкрапленные в него гелогидрофиты представлены тростником, а потамейды — рдестом блестящим (*Potamogeton lucens*). Общая площадь зарослей макрофитов 17 % от площади озера. Распространение макрофитов от берега определяется шириной литорали и наличием свала — резким понижением дна до глубины 25—30 м.

Полигон располагался в заливе центральной части озера, где заросли имели ширину 180 м и глубину распространения 5 м; от берега начинались заросли *P. filiformis*, их сменяла *Chara aspera*, образующая полосу шириной 50 м и глубиной 1,5 м, ассоциация *Potamogeton lucens* + *Chara aspera* шириной 40 м. На глубине 3 м, где песок сменяется серым илом, произрастала ассоциация *E. Canadensis* с проективным покрытием около 70 % и шириной 40 м, а ниже ее заросли *Chara rudis*, резко обрывающиеся на свале.

По продуктивности кормового бентоса зарослевая зона значительно превосходит сублитораль и профундаль озера (табл. 50). Высокая биомасса в сублиторали обусловлена наличием крупной *Dreissena polymorpha* с индивидуальной массой более 600 мг.

Таблица 50

Средние на сезон значения численности и биомассы бентосных беспозвоночных в различных зонах оз. Виштынецкого

Зона и растительная ассоциация	Численность, тыс. экз/м ²	Биомасса, г/м ²	Число таксонов беспозвоночных
Литораль			
<i>Potamogeton lucens</i> + + <i>Chara aspera</i>	9,7	156,3	40
<i>Elodea canadensis</i>	12,7	179,5	40
<i>Chara rudis</i>	3,0	58,4	35
Среднее значение	8,4	131,4	38
Сублитораль	1,3	126,4	8
Профундаль	1,3	3,4	5

Максимум биомасса и численность кормовых беспозвоночных (табл. 51) достигали в ассоциации из *Elodea canadensis*, отличающейся сложной морфологией и сравнительно разреженным произрастанием (проективное покрытие 70 %, а у *Chara aspera* и *Ch. rudis* — 100 %).

Гидрология и морфометрия оз. Виштынецкого создает наиболее благоприятные условия для обитания холодноводных сиговых рыб. Распространение теплолюбивых рыб сдерживает резкая вертикальная стратификация озера по температуре. Эти виды в нагульный период осваивают только литоральную и сублиторальную зоны до глубин около 10 м. Ихтиофауна озера представлена 22 видами рыб, из которых наиболее ценные и многочисленные ряпушка, плотва, окунь, щука, сиг, угорь, лещ, линь, налим.

Таблица 51

Соотношение таксонов бентосных беспозвоночных в трех растительных ассоциациях оз. Виштынецкого, %

Таксон	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Potamogeton lucens</i> + <i>Chara aspera</i>	<i>Chara rudis</i>
Chironomidae	$\frac{1}{0,1}$	$\frac{12}{0,7}$	$\frac{10}{0,8}$
Mollusca	$\frac{91}{89,7}$	$\frac{63}{80,7}$	$\frac{73}{82,9}$
Crustacea	$\frac{3,1}{0,9}$	$\frac{15}{4,0}$	$\frac{3}{0,6}$
Trichoptera	$\frac{0,8}{0,5}$	$\frac{3}{3,9}$	$\frac{3}{7,7}$
Hirudinea	$\frac{2}{6,2}$	$\frac{2}{6,1}$	$\frac{2}{5,6}$

Примечание. Над чертой — численность, под чертой — биомасса.

В водохранилище, обвалованных водоемах и прудах было прослежено поведение 54 меченых рыб (табл. 52).

Таблица 52

Объем материала по прослеживанию перемещений леща

Водоем	Число, экз.	Толщина тела, см	Период наблюдения	Длительность наблюдения, сут
Обвалованный водоем	13	35,7—40,8	Май—июнь 1982 г.	35
Экспериментальные пруды	5	37,2—42,1	Май—июнь 1983 г.	22
	6	34,0—40,2	Июнь—август 1984 г.	67
	6	37,4—43,2	Июнь—август 1985 г.	65
Волжский плёс	12	37,8—43,0	Июль—август 1983 г.	24
Рыбинского водохранилища	12	35,3—41,0	Июль—август 1985 г.	39

В первые 4 сут мечения и выпуска в обвалованный водоем лещи перемещались практически по всей его акватории, свободной от зарослей жесткой водной растительности. Примерно с равной вероятностью можно было ожидать присутствия меченых рыб на разных участках водоема. Затем картина изменилась. Светлое время суток лещи преимущественно проводили в восточном расширении, характеризующемся наибольшими глубинами, слабым развитием мягкой водной растительности, плотным грунтом и небольшими биомассами кормового бентоса. В вечернее время они переходили по каналу из восточного расширения в западное, где были значительно развита мягкая водная растительность и до-

статочные биомассы бентосных организмов. В утренние часы отмечен переход лещей обратно в восточное расширение.

В дальнейшем по мере развития мягкой водной растительности, особенно сильно выраженного в западной части водоема, суточные переходы лещей из восточного расширения в западное и наоборот стали менее регулярными и к концу июня, когда фитомасса и проективное покрытие зарослей достигли максимума, полностью прекратились. Судя по результатам контрольных сетных обловов, основная масса лещей находилась в восточной части водоема, значительно реже, обычно в ночное время, они посещали канал и в минимальной степени западное расширение.

Местонахождение лещей в темное время суток совпадало с участками повышенной плотности моллюсков и не соответствовало местам концентрации личинок хирономид (рис. 67). Об этом свидетельствуют и результаты корреляционного анализа. Коэффициенты ранговой корреляции по Спирмену частот посещения отдельных участков обвалованного водоема в зависимости от обилия на них кормовых организмов составили: для общего бентоса $r_s = 0,23$ ($P < 0,5$), для олигохет $r_s = 0,34$ ($P < 0,5$), зависимость посещаемости участков от биомассы личинок хирономид была отрицательной, но статистически не достоверной $r_s = -0,40$ ($P < 0,2$) и только с биомассами моллюсков отмечена достоверная связь — $r_s = 0,57$ ($P < 0,05$).

Основу питания леща в мае составляли личинки пелофильных хирономид, в июне—июле доминировали моллюски, хирономиды составляли незначительную часть пищевого комка (табл. 53).

Таблица 53

Питание леща в обвалованном водоеме

Организмы	Май		Июнь (I декада)		Июнь (II декада)		Июль	
	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>
Моллюски	27	100	96	100	93	100	89	70
Личинки хирономид	55	60	—	—	5	100	8	100
Пиявки	16	100	4	100	—	—	1	70
Воздушные насекомые	2	60	—	—	2	50	1	40
Личинки ручейников	—	—	—	—	—	—	1	20

Примечание. *P* — процентное содержание, *B* — встречаемость.

Для суточной ритмики двигательной активности леща в первой — начале второй декады июня было свойственно отсутствие четко выраженных пиков, но был период повышения двигательной активности, с 23 до 9 ч, когда средние скорости плавания дости-

гали 1,4 м/мин или 0,06 длин тела/с, и период пониженной двигательной активности; когда средние скорости плавания падали до 0,4 м/мин, или 0,02 длин тела/с (рис. 68). Отдельные всплески

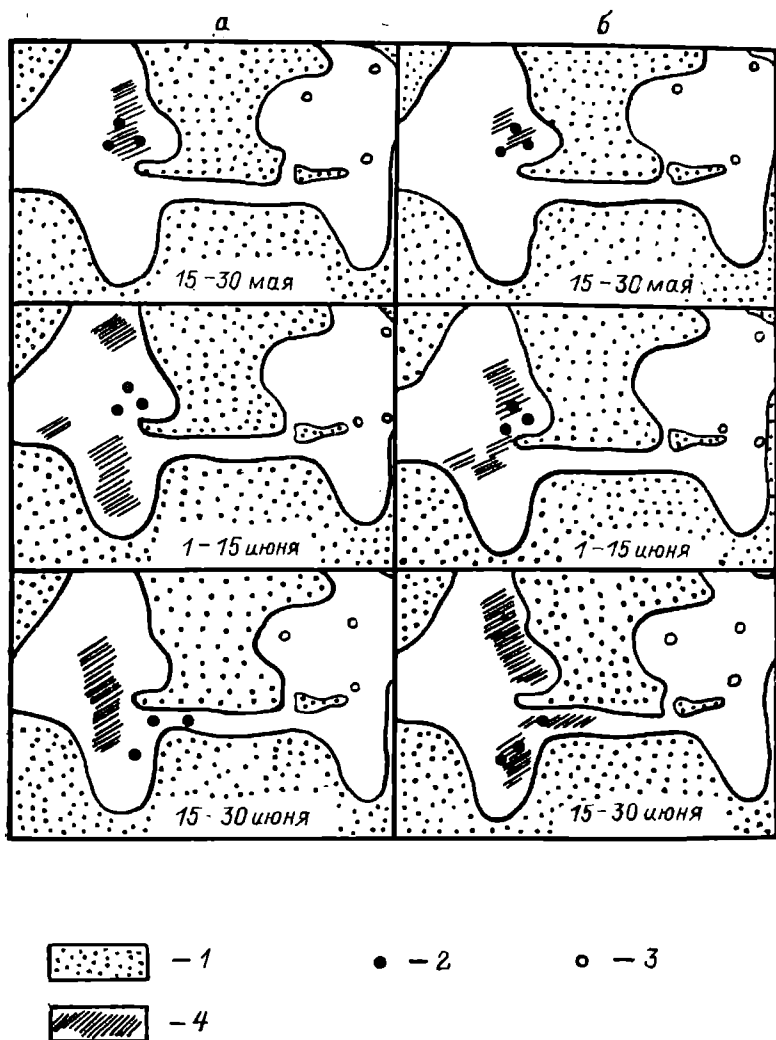


Рис. 67. Распределение леща по отношению к скоплениям кормовых беспозвоночных — хирономид (а), моллюсков (б).

1 — скопление беспозвоночных, 2 — распределение леща ночью, 3 — распределение леща днем, 4 — заросли жесткой водной растительности.

двигательной активности (скорости до 5,4 м/мин, или 0,22 длин тела/с) наблюдались в часы, предшествующие утреннему повышению освещенности и после вечерних сумерек. Периоды покоя чаще всего регистрировались в светлое время суток с 10 до 21 ч.

Средняя скорость перемещения рыб в дневное время была ниже, чем в ночное, а вариабельность двигательной активности в светлое время суток — значительно больше, чем в ночные часы (табл. 54).

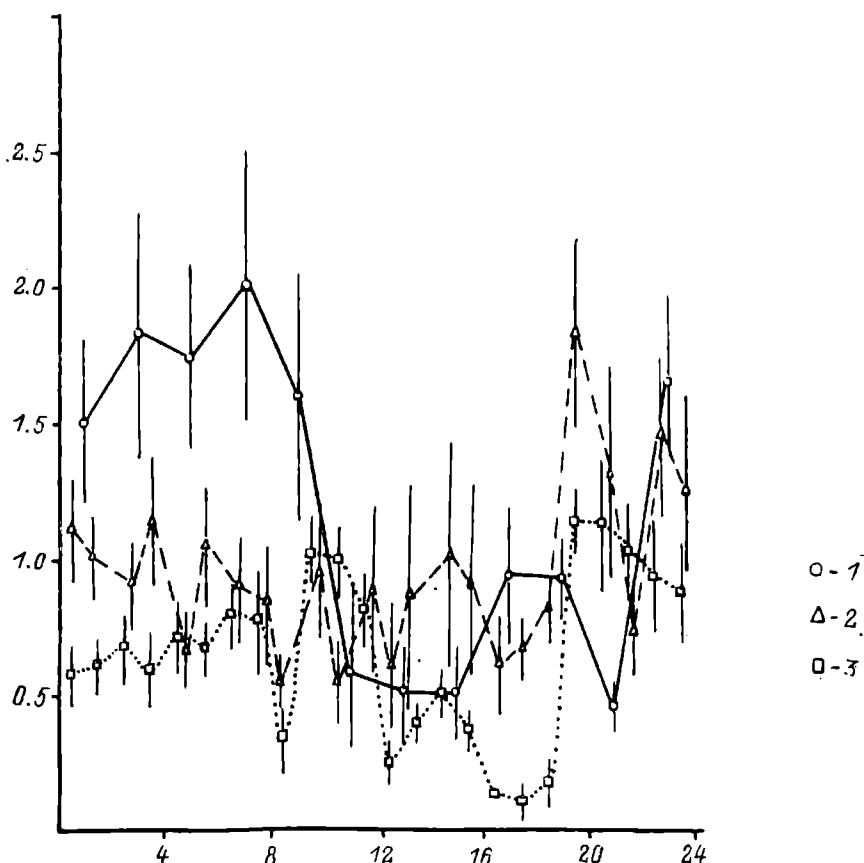


Рис. 68. Суточная ритмика двигательной активности лещей, меченных ультразвуковыми передатчиками в обвалованном водоеме (1) и прудах в 1983 г. (2) и 1984 г. (3).

По оси ординат — скорость плавания, м/мин; по оси абсцисс — время суток, ч.

Скорости плавания различались статистически достоверно ($F=1,50$, $P<0,0005$; $\chi^2=19,700$ при числе степеней свободы 7, $P<0,0001$). Общий ряд распределения скоростей плавания имел существенную асимметричность (коэффициент асимметрии $A_s=1,51\pm 0,19$, $P<0,01$ и эксцесс (коэффициент эксцесса $E_x=1,59\pm 0,38$, $P<0,01$ (рис. 69) и на высшем уровне вероятности отличался от нормального распределения (критерий Колмогорова—Смирнова $\lambda=3,70$, $P<0,00001$).

Изменение поведения при увеличении степени зарастания высшей водной растительностью нагульных участков в обвалованном водоеме характерно практически для всех видов рыб, посещающих заросшую литораль. Сходная зависимость наблюдалась в заросшей литорали оз. Виштынецкого на массовых видах — плотве и окуне.

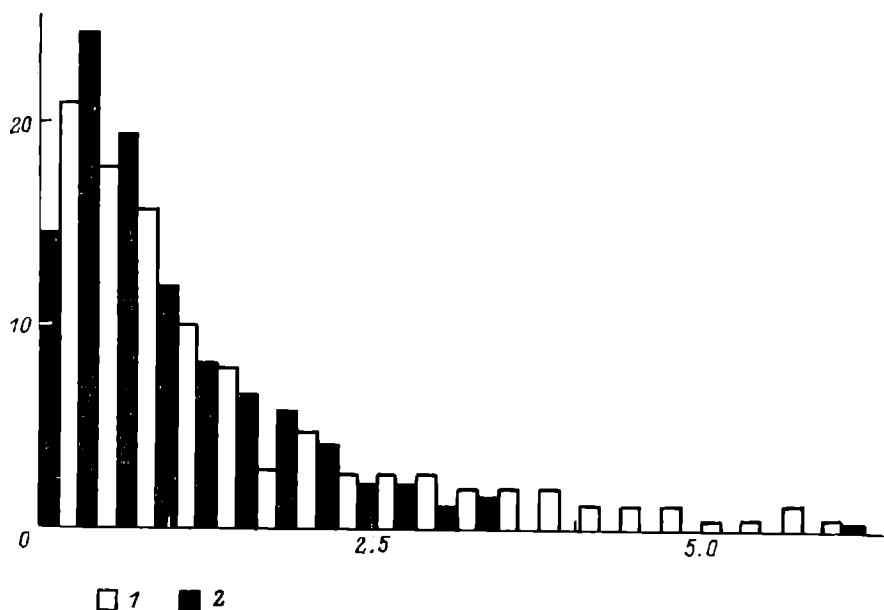


Рис. 69. Вариационные ряды скоростей плавания лещей в обвалованном водоеме (1) и в пруду в 1983 г. (2).

По оси ординат — частота, %; по оси абсцисс — скорость плавания, м/мин.

После нереста плотвы в оз. Виштынецком в конце апреля — начале мая в последней декаде мая и первой декаде июня начинается возвращение рыбы на места нагула. В заливе, где прохо-

Таблица 54

Статистические характеристики скоростей плавания лещей в разное время суток

Время суток	Количество точек	Средняя скорость плавания, м/мин	Коэффициент вариации	Коэффициент асимметрии	Коэффициент эксцесса
Ночь	48	$1,70 \pm 0,18$	0,74	$1,06 \pm 0,34 *$	$0,66 \pm 0,68$
День	66	$1,38 \pm 0,16$	0,97	$1,82 \pm 0,29 *$	$2,74 \pm 0,58 *$

Примечание. Звездочкой (*) обозначены статистически достоверные ($P < 0,01$) значения.

дили исследования, уже в начале июля ее численность в зарослях достигала в среднем до 250 экз/га (рис. 70). До середины июля происходит постоянное увеличение численности, максимум отмечен в середине июля (до 1300 экз/га). В конце июля начинается снижение ее до первоначальной численности, которая сохраняется до конца нагульного периода.

Нерест окуня происходит в конце мая непосредственно в заливе. Наибольшая численность особей вида в зарослях отмечена в первой декаде июня (до 500 экз/га), минимальная (до

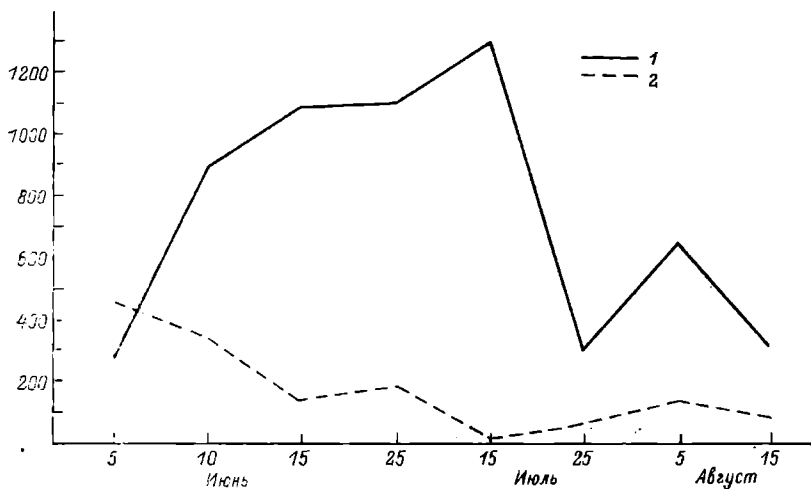


Рис. 70. Динамика численности плотвы и окуня в зоне зарослей оз. Виштынецкого в течение сезона.

1 — динамика численности плотвы, 2 — то же окуня, по оси ординат — численность, экз/га, по оси абсцисс — дата.

50 экз/га) — в середине июля (рис. 70). Некоторое увеличение (до 150 экз/га) отмечалось в августе, но при этом резко изменилась размерная структура заходящих в заросли рыб.

Изменение численности плотвы и окуня в разных растительных ассоциациях в точности повторяло динамику общей численности для всех зарослей литорали и имело сходную для обоих видов картину. Различия наблюдались только в размерной структуре рыб.

У плотвы наиболее показателен этот процесс в ассоциации из *Elodea canadensis* (рис. 71). В середине июня численность не превышала 180 экз/га, доминировали особи размером 18—23 см (до 80 % от общей численности). Максимум отмечался в конце июня (450 экз/га), особи 18—23 см составляли 59 %. Возросло значение размерной группы 13—18 см (24 % от общей численности) и 23—28 см (15 %). С понижением общей численности нагульной группировки уменьшалось число мелких и средних — 13—18 см и 18—23 см. В августе численность рыб несколько воз-

росла, но при этом доминировали особи, размером 23—28 см (36 %) и 28—34 см (30 %).

У окуня, нагуливавшего в ассоциации из *Chara rudis* (рис. 72), численность достигала максимума в конце июня — 160 экз/га и в течение всего сезона была выше, чем в зарослях рдеста и элодея. Это объясняется близостью сублиторали, где окунь встречается в большом количестве. В середине июля окунь исчез из зарослей хары и вновь появился здесь в начале августа,

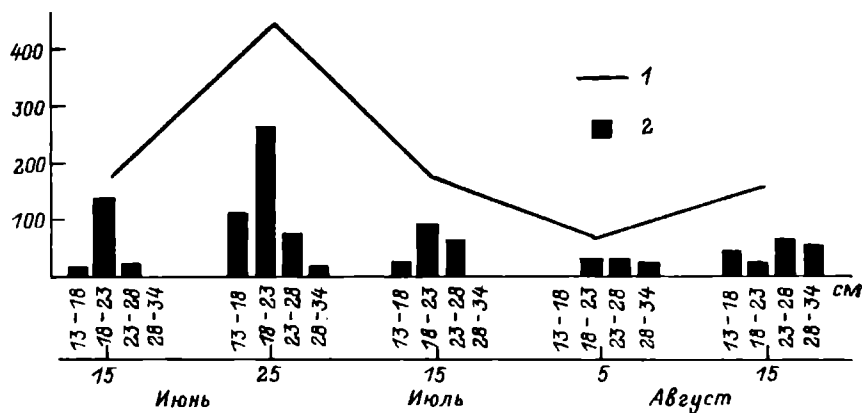


Рис. 71. Динамика численности и размерного состава плотвы в ассоциации *Elodea canadensis* в течение сезона.

1 — общая численность плотвы, 2 — численность каждой размерной группы; по оси ординат — численность, экз/га; по оси абсцисс — длина тела и дата.

но при ином соотношении размерных групп. В течение сезона хорошо заметно возрастание значения размерной группы 13—18 см. В середине июня доминировала группа 18—23 см — 80 % от общей численности, а группы 13—18 см и 23—28 см составили каждая по 10 %. В конце июня преобладали особи длиной 23—28 см — 56 % и 28—34 см — 33 %, а в августе размерная группа 13—18 см составляла уже 75—77 % от общей численности окуня. Крупная рыба нагульный биотоп в зарослях хары покинула.

Наряду с изменением в течение сезона численности и размерного состава наблюдались изменения в суточной динамике посещения рыбой зарослей и продолжительности нахождения в них. Окунь и плотва не образовывали в зарослях постоянных в течение суток скоплений. У плотвы на протяжении всего сезона регулярно прослеживались ночные перемещения в заросли и утренние обратные (в сублитораль) (рис. 73 а, б, в). В начале июня, когда стадо плотвы еще было малочисленно, ее заход в зону зарослей начинался в 23 ч, в 24 ч она образовывала плотные скопления в центре их, а к 3 ч это скопление рассредоточивалось по всей зоне. В 6 ч отмечался уход рыбы из зарослей. Плотва заходит и выходит из зарослей, плавая в толще воды. С 24 до 3 ч

вся рыба опускается ко дну. В середине июня — начале июля, когда число плотвы в зоне зарослей максимально, ее заход в зону зарослей начинается также в 23 ч. В 24 ч она образует три-четыре плотных скопления в различных растительных ассоциациях, при этом вся рыба находится в толще воды и у поверхности. В 3 ч скоплений в элодее и харе уже нет, а в ассоциации рдеста она сохранилась, но имели меньшую площадь и 60 %

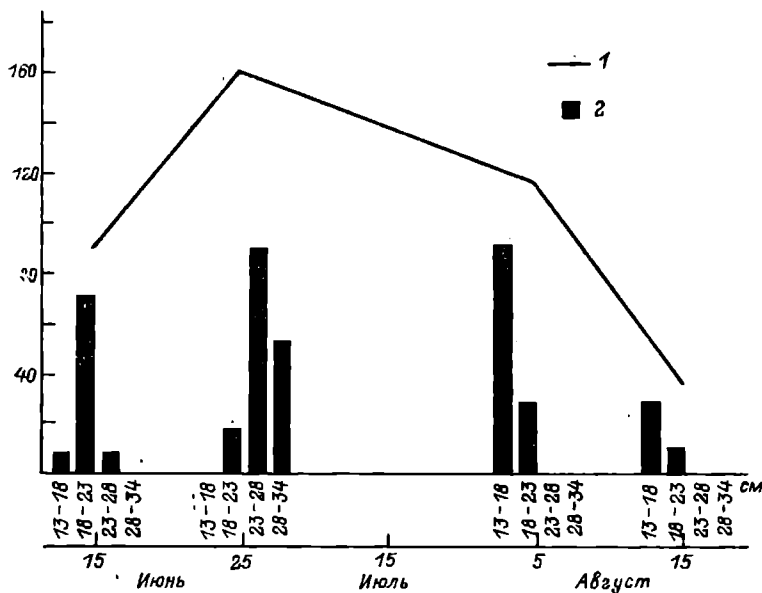


Рис. 72. Динамика численности и размерного состава окуня в ассоциации *Chara rudis* в течение сезона.

Обозначения те же, что и на рис. 71.

особей держались у дна. В 6 ч скопления исчезли полностью, начался уход рыбы из зарослей, и в 9 ч их покинули последние особи. В конце июля — начале августа после снижения общей численности рыб в зоне зарослей выявились 2 пика активности плотвы. Заход ее наблюдался в 23 ч, рассредоточения скоплений не было, все особи держались у дна. В 3 ч плотва в зарослях уже практически отсутствовала. В 6 ч наблюдался вторичный заход сюда плотвы, но в несколько меньшем количестве и уход скоплений в 9 ч утра. В ходе наблюдений было замечено, что плотва заходит в зону зарослей стаями в несколько десятков особей, которые некоторое время держатся вместе, а затем рассредоточиваются по всей зоне зарослей. Покидая заросли, она не образует стай до выхода в открытую воду. Очевидно, растительность создает достаточную степень защищенности для отдельных особей, и стая как способ защиты теряет смысл. За пределами зарослей плотва держится стаями и в случае опасности ведет себя, как ти-

личная стайная рыба. Это установлено нами при подводных наблюдениях за поведением рыбы. Сходные результаты по поведению плотвы получил Д. С. Павлов с соавторами (1981) при подводных наблюдениях на Волге.

В конце сезона нагула плотва не задерживается в зарослях длительное время, но все время находится в стаях. В июне — начале июля в суточных перемещениях к берегу и обратно участвуют все размерные группы плотвы, а осенью — только крупные особи.

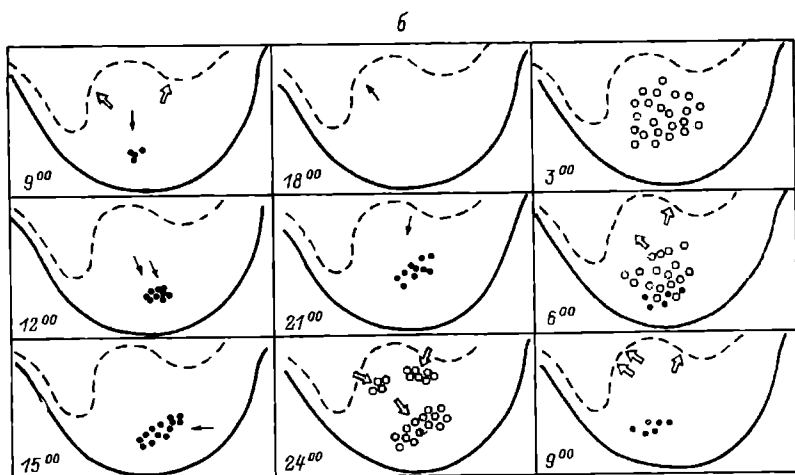
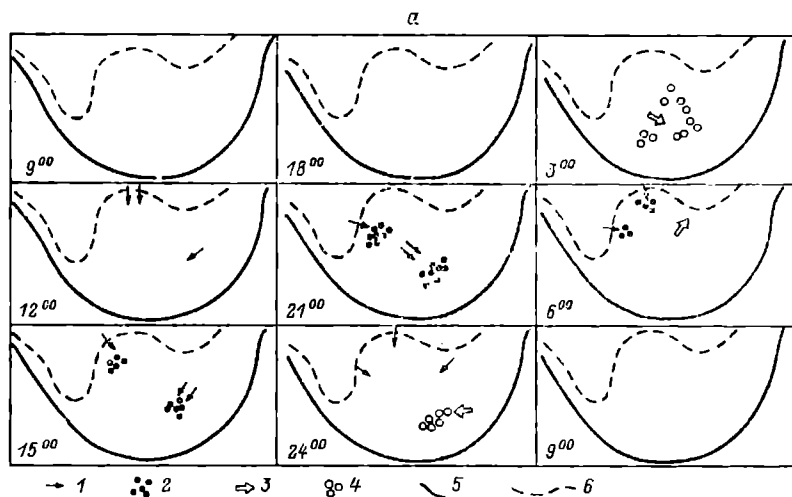
Окунь в начале июня заходил в литораль в 12 ч (рис. 73 а, б, в) к 15 ч образовывал небольшие скопления у дна и до 18 ч покидал заросли. Второй массовый заход отмечался в 21 ч более крупными скоплениями, но уже в 3 ч в зарослях окунь не встречался. С середины июня до середины июля при снижении общей численности окуня суточная динамика заходов в зону зарослей изменяется. Заход наблюдается с 6 до 12 ч, в 15 ч образуются крупные скопления, особенно в ассоциации рдеста, в 18 ч попадаются одиночные особи. Второй кратковременный заход отмечен в 21 ч. В отличие от плотвы окунь в зоне зарослей имеет 2 суточных максимума численности: дневной — с 12 до 15 ч — и вечерний — в 21 ч.

В начале сезона нагула у него, как и у плотвы, наблюдается стайный заход в литораль с последующим рассредоточением, в июле и августе это отмечено только у мелких особей (до 18 см). Осенью крупный окунь (23—28—34 см) предпочитает нагуливаться в сублиторали, не заходя в заросли.

В прямоугольном пруду за первые сутки лещ осваивает не менее половины его площади (рис. 74), в основном придерживаясь нескольких соседних квадратов. Затем принцип выбора участков изменялся (рис. 75).

Распределение частот нахождения меченых рыб на отдельных участках пруда приобретало четко выраженный мозаичный характер (рис. 74). Коэффициент агрегированности частот нахождения рыб (по Ллойду) во время разных суточных станций колебался от 1,48 до 7,00. Распределение меченых особей по площади пруда хорошо аппроксимировалось уравнением отрицательного биномиального распределения (ОБР), о чем свидетельствуют результаты сравнения эмпирических частот посещения рыбами участков пруда с теоретически ожидаемыми для отрицательного биномиального распределения (табл. 55). В четырех случаях отмечены статистически достоверные отличия эмпирических рядов от теоретических значений ОБР, однако в двух из указанных случаев более 70—90 % значения критерия χ^2 были обусловлены несоответствиями одного (последнего) класса частот.

Места, наиболее часто посещаемые лещами, совпадали с участками наивысших концентраций кормовых беспозвоночных (рис. 75). Обычно в питании рыб доминировали именно те группы беспозвоночных (личинки хирономид и ручейников), на участках скоплений которых наиболее часто находились меченые ры-



бы (табл. 56). Это нашло отражение в корреляции посещаемости участков рыбой с обилием там хирономид (рис. 75; табл. 58). С общими биомассами бентоса и обилием других групп организмов корреляции не отмечено.

Скорости плавания рыб в экспериментальных водоемах, как правило, были незначительны, в среднем 0,8—1,3 м/мин, или 0,03—0,05 длин тела/с и лишь в редких случаях 8—16 м/мин, или 0,2—0,4 длины тела/с. Распределения частот скоростей плавания меченых лещей в обвалованном водоеме и пруду, а также в разные годы в пруду статистически достоверно отличались (табл. 57) и носили ярко выраженный асимметричный характер (табл. 58, 61).

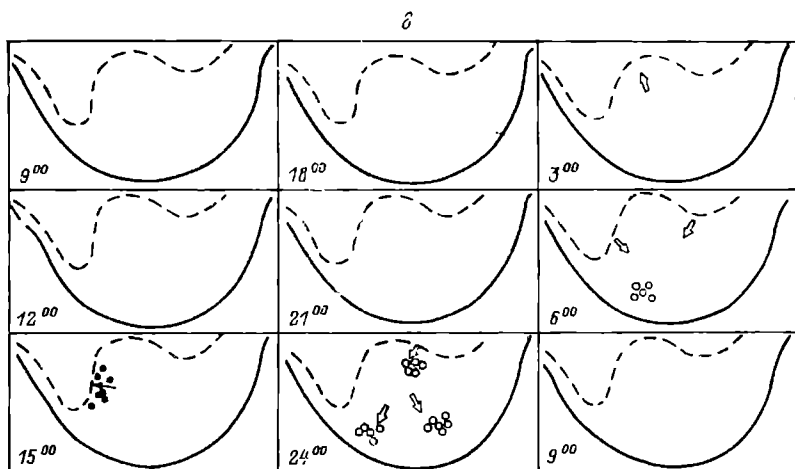


Рис. 73. Суточные перемещения плотвы и окуня в зоне зарослей в первых декадах июня (а) и июля (б), в третьей декаде июля (в).

1 — направление перемещения окуня, 2 — скопление окуня, 3 — направление перемещения плотвы, 4 — скопление плотвы, 5 — береговая линия, 6 — нижняя граница зоны зарослей.

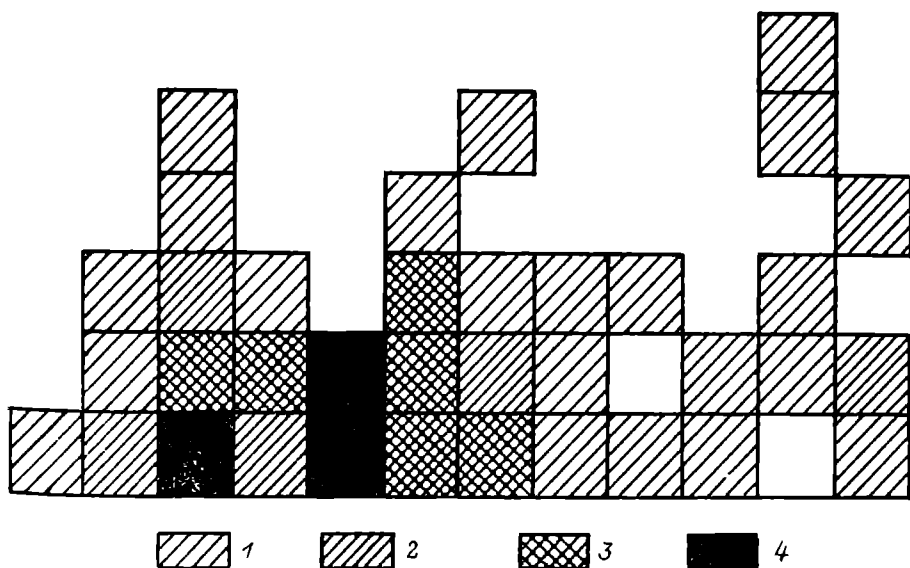


Рис. 74. Посещаемость зон пруда мечеными лещами в течение суток.

1 — от 1 до 7 посещений; 2 — от 8 до 16; 3 — от 17 до 25; 4 — более 25 посещений.

При рассмотрении суточной динамики скоростей плавания в 1983 г. отмечен только 1 пик двигательной активности (скорость плавания 1,85 м/мин), приходившийся на вечерние часы

Результаты сравнения эмпирических распределений частот нахождения рыб на участках прудов с теоретическими частотами ОБР, агрегированность распределения этих участков

Год исследования	Время	Формула ОБР	χ^2	Число степеней свободы	P	Показатель агрегированности Ллойда
1983	Май	(0,489—0,522) — 0,700	0,040	1	0,8	(2,44 ± 0,73)
	Июнь (I декада)	(0,673—0,327) — 0,335	0,667	1	0,4	(4,06 ± 1,52)
	Июнь (III декада)	(0,769—0,231) — 0,225	0,796	1	0,3	(5,41 ± 1,63) *
1984	Июль	(0,769—0,231) — 0,520	5,555	4	0,2	(1,65 ± 0,22) *
	Август	(0,822—0,178) — 0,452	5,317	4	0,2	(1,52 ± 0,18) *
1985	Май	(0,312—0,688) — 0,910	1,662	4	0,7	(1,83 ± 0,25) *
		(0,165—0,835) — 0,364	14,958	3	0,005	(2,72 ± 0,52) *
	Июнь	(0,385—0,615) — 0,304	9,973	4	0,05**	(1,48 ± 0,16) *
		(0,178—0,822) — 0,348	6,348	3	0,1**	(4,12 ± 1,05) *
		(0,172—0,828) — 0,417	1,579	4	0,8	(3,13 ± 0,64) *
		(0,048—0,952) — 0,103	2,377	3	0,4	(2,62 ± 0,47) *
	Июль	(0,063—0,937) — 0,128	7,972	2	0,025	(7,00 ± 2,39) *
		(0,206—0,794) — 0,427	3,754	3	0,3	(2,68 ± 0,52) *
		(0,183—0,817) — 0,193	3,576	3	0,2	(4,55 ± 1,39) *

* Статистически достоверные значения коэффициента Ллойда.

** 70—90 % значения χ^2 за счет последнего класса.

(19—20 ч). В остальное время суток средние скорости плавания колебались в незначительных пределах (0,55—1,45 м/мин). Максимальная частота периодов покоя наблюдалась с 12 до 16 ч. Отдельные всплески двигательной активности (скорость плавания до 3,3—3,6 м/мин) были отмечены в 14—16 и 19—20 ч. В ночное

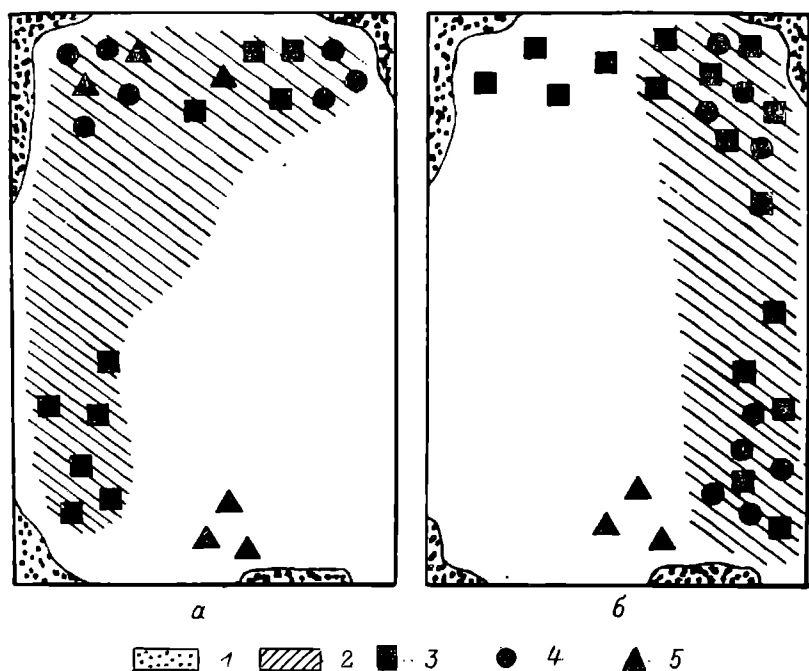


Рис. 75. Предпочитаемые лещами зоны пруда (1983 г.) в первую (б) и вторую (а) декады июня и участки с высокими биомассами кормовых организмов.

1 — заросли жесткой водной растительности, 2 — предпочитаемые зоны пруда, 3 — высокая биомасса хирономид, 4 — личинок ручейников, 5 — моллюсков.

время отсутствовали как периоды покоя, так и всплески двигательной активности (рис. 76). В дневное время средние скорости плавания составляли 1,08 м/мин (коэффициент вариации 0,98), в ночное — 1,41 м/мин (коэффициент вариации 0,64) (табл. 59). Распределения частот скоростей плавания достоверно отличались (критерий Пирсона $\chi^2=15,880$ при числе степеней свободы 7, $P < 0,025$). Эти различия связаны с большей вариабельностью скоростей плавания рыб в дневное время.

В 1984 г. в пруду суточная ритмика двигательной активности лещей несколько различалась. Выделялись 2 пика скоростей плавания — с 9 до 11 ч (средняя скорость плавания около 1,0 м/мин) и с 19 до 23 ч (средняя скорость плавания 1,0—1,2 м/мин). Минимальная двигательная активность приходилась

Таблица 56

Питание леща в пруду, 1983 г.

Организм	Май				Июнь (I декада)			
	N	C	P	B	N	C	P	B
Личинки хирономид	83	1,98	49	100	74	1,86	62	80
Моллюски	16	1,03	13	100	21	2,56	0	0
Личинки ручейников	0	0	37	100	4	4,29	38	100

Организм	Июнь (II декада)				Июль			
	N	C	P	B	N	C	P	B
Личинки хирономид	78	1,23	67	100	95	1,71	89	100
Моллюски	2	1,16	0	0	4	1,30	6	50
Личинки ручейников	20	4,82	32	100	1	4,77	5	75

Примечание. Здесь N — % группы организмов в составе бентоса; C — коэффициент агрегированности Ллойда; P — содержание в пищевом комке, %; B — встречаемость в питании, %.

на 8—9 ч, 12—13 и 16—19 ч (средние скорости 0,1—0,4 м/мин). Скорости плавания рыб в 1983 и 1984 гг. статистически различались. Распределения частот скоростей плавания по критерию Пирсона χ^2 различались на высшем уровне вероятности ($\chi^2 = 49,438$, $P < 0,00005$ при числе степеней свободы 10) (табл. 61).

В период наблюдений средние скорости плавания и ритмика двигательной активности существенно варьировали как в 1984 г., так и в 1985 г. (рис. 76, 77).

В конце июля — начале августа 1984 г. средние скорости плавания и продолжительность периодов повышения двигательной активности были выше, чем в последующий период наблюдения (рис. 76). Сходным образом изменялись средние скорости плава-

Таблица 57

Коэффициент ранговой корреляции Спирмена посещаемости рыбами участков пруда с биомассами различных групп бентоса

Год	Общий бентос	Личинки хирономид	Личинки ручейников	Моллюски	Олигохеты
1983	0,15	0,42 *	—	—0,27	—0,20
1984	—0,17	0,63 **	0,37	—0,36 *	—0,30 *

* $P < 0,2$.

** $P < 0,005$.

ния и суточная ритмика двигательной активности и в 1985 г. (рис. 77).

В конце мая — начале июня максимумы двигательной активности приходились на 1—2, 3—4, 7—8, 11—12, 16—18 ч, наибо-

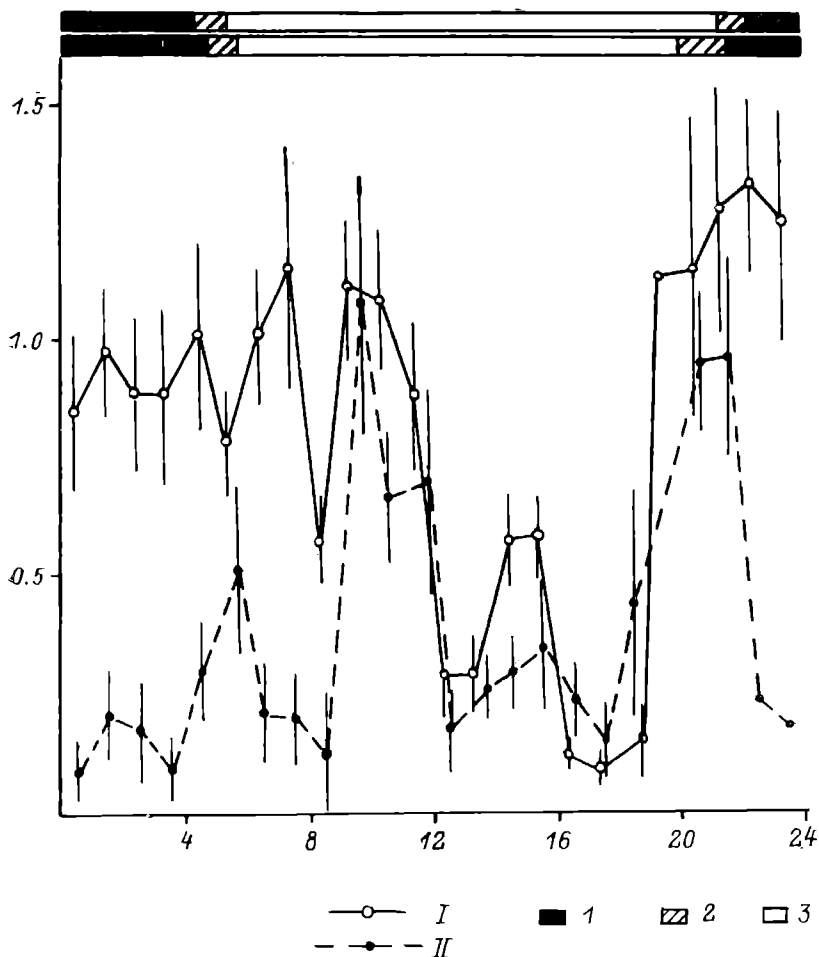


Рис. 76. Суточная ритмика скоростей плавания лещей в пруду во вторых декадах июля (I) и августа (II) 1984 г.

1 — ночь, 2 — сумерки, 3 — день.

лее низкие скорости отмечены в 5—7, 9—11, 14—15 и 21—22 ч. К концу первой декады июня на графике суточной ритмики двигательной активности (рис. 77) становятся заметными 2 четко выделяющихся пика — в 5—8 и 13—16 ч, во второй — начале третьей декады июня эти максимумы сдвигаются на 3—6 и 10—13 ч, а в конце июня наблюдались 3 пика — в 0—8, 11—12 и 16—

Таблица 58

Значения коэффициентов асимметрии, эксцесса и критерия Колмогорова—Смирнова вариационных рядов скоростей плавания меченых лещей

Водоем и год	Коэффициент асимметрии *	Коэффициент эксцесса *	Критерий Колмогорова—Смирнова **
Пруд, 1983	$2,00 \pm 0,17$	$7,78 \pm 0,33$	2,44
Пруд, 1984	$1,52 \pm 0,09$	$2,64 \pm 0,19$	7,34

Примечание. По критерию Колмогорова—Смирнова произведено сравнение эмпирических вариационных рядов с нормальным распределением.

* $P < 0,01$.

** $P < 0,00001$.

18 ч. Указанные изменения суточной ритмики двигательной активности лещей сопровождались снижением общего уровня скоростей плавания (рис. 78) и изменением характеристик вариационных рядов. Уменьшение средних скоростей плавания характеризуется большим постоянством: коэффициент их ранговой корреляции с номерами суточных станций — 0,93 ($P < 0,002$).

На русловом участке Рыбинского водохранилища после выпуска группы из 4 рыб 1 особь покинула район выпуска в первые сутки, остальные перемещались на этом участке в течение длительного времени. Три леща на протяжении первых 4 сут проследживания перемещались на отрезке русла длиной около 3 км. В последующий период диапазон перемещений меченых особей несколько сократился (табл. 60), и они в основном находились на участке длиной менее 1 км.

Один лещ находился на ограниченном участке в течение 20 сут, а затем ушел вверх по течению и через 4 сут был обна-

Таблица 59

Значения критерия Пирсона χ^2 для вариационных рядов скоростей плавания лещей

Сравниваемые распределения	χ^2	Число степеней свободы	P
Обвалованный водоем — пруд в 1983 г.	24,653	12	0,025
Обвалованный водоем — пруд в 1984 г.	89,777	10	0,0005
Пруд в 1983 г.— пруд в 1984 г.	49,434	10	0,0005
Обвалованный водоем — пруд в 1985 г.	15,523	11	0,2
Пруд в 1983 г.— пруд в 1985 г.	51,065	11	0,0005
Пруд в 1984 г.— пруд в 1985 г.	99,000	10	0,0005

ружен в 7 км выше ранее занимаемого им участка. Остальные 2 особи пребывали на ограниченном участке русла до конца срока наблюдений, т. е. в течение 24 сут.

У рыб этой группы, кроме некоторого статистически недостоверного снижения среднего расстояния, проплываемого за сутки,

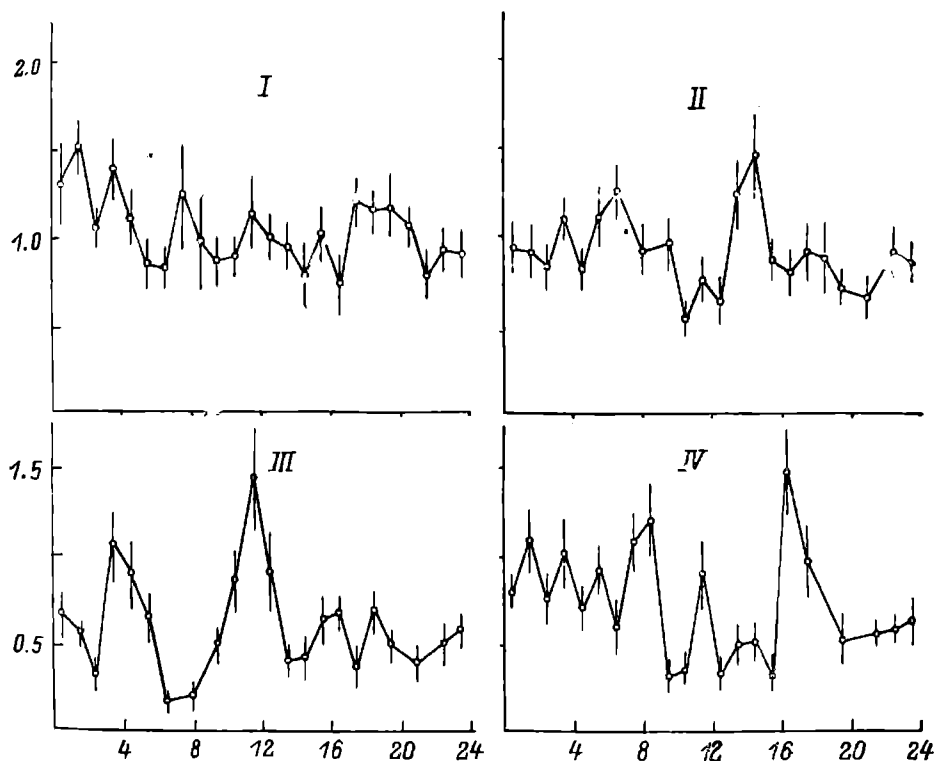


Рис. 77. Изменение суточной ритмики скоростей плавания лещей в пруду в 1985 г.

I — вторая декада мая, *II* — первая декада июня, *III* — первая декада июля; *IV* — третья декада июля; по оси ординат — скорость плавания, м/мин; по оси абсцисс — время суток, ч.

Таблица 60

Расстояния, проходимые мечеными лещами за сутки

Год	Время наблюдения, сут	Число точек	Расстояние, проходимое за сутки, м	Коэффициент вариации	Критерий Стьюдента
1983 г.	1—5	10	960 ± 200	0,66	0,95
	6—23	20	765 ± 63	0,37	12,03 *
1984 г.	1—4	6	3100—510	0,40	8,26 *

* $P < 0,0005$.

Таблица 61

Статистические характеристики скоростей плавания лещей в разное время суток в прудах

Год	Время суток	Число точек	Средняя скорость плавания, м/мин	Коэффициент вариации	Коэффициент асимметрии	Коэффициент эксцесса
1983	Ночь	67	$1,18 \pm 0,09$	0,63	$1,01 \pm 0,29^{**}$	$0,70 \pm 0,58$
	Утро	28	$0,96 \pm 0,12$	0,64	$0,53 \pm 0,44$	$-1,08 \pm 0,86^{**}$
	День	77	$0,91 \pm 0,88$	0,82	$1,61 \pm 0,27^{**}$	$1,95 \pm 0,54^{**}$
	Вечер	23	$1,24 \pm 0,17$	0,67	$1,14 \pm 0,48^{*}$	$0,04 \pm 0,96$
1984	Ночь	195	$0,61 \pm 0,05$	1,11	$2,11 \pm 0,17^{**}$	$5,60 \pm 0,34^{**}$
	Утро	102	$0,81 \pm 0,07$	0,83	$1,05 \pm 0,24^{**}$	$0,49 \pm 0,45$
	День	331	$0,57 \pm 0,03$	0,95	$1,37 \pm 0,13^{**}$	$1,21 \pm 0,26^{**}$
	Вечер	55	$1,31 \pm 0,11$	0,63	$1,13 \pm 0,32^{**}$	$1,38 \pm 0,58^{**}$
1985	Ночь	312	$0,91 \pm 0,04$	0,75	$1,03 \pm 0,14^{**}$	$0,73 \pm 0,28$
	Утро	204	$0,83 \pm 0,04$	0,78	$1,06 \pm 0,17^{**}$	$0,72 \pm 0,34$
	День	602	$0,84 \pm 0,03$	0,79	$1,37 \pm 0,10^{**}$	$2,36 \pm 0,20^{**}$
	Вечер	90	$0,77 \pm 0,05$	0,64	$1,10 \pm 0,25^{**}$	$1,64 \pm 0,50$

* $P < 0,05$.** $P < 0,01$.

заметно снижается вариабельность данного показателя. Коэффициент вариации в первые 5 сут наблюдений составил $0,66 \pm 0,20$, а за 6—24 сут наблюдений снизился до $0,37 \pm 0,06$.

Скорости плавания по спрямленному расстоянию у лещей первой группы в первые 5 сут после выпуска, когда рыбы были менее привязаны к ограниченным участкам, составили $(0,9 \pm 0,5)$ м/мин.

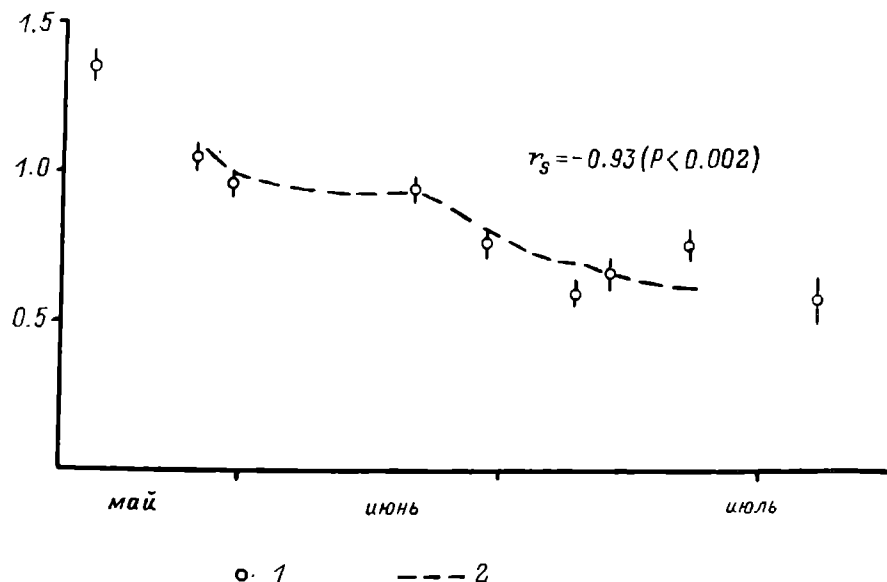


Рис. 78. Изменение во времени средних скоростей плавания лещей в пруду в 1985 г.

1 — средняя скорость плавания; 2 — линия скользящего осреднения. По оси ординат — скорость плавания, м/мин; по оси абсцисс — сезон.

Вторую группу из 8 рыб выпустили на 1,5 км ниже места выпуска первой. В отличие от рыб первой группы ни один лещ не остался вблизи места отлова и выпуска. На следующие сутки после выпуска сигналы от нескольких рыб второй группы были зарегистрированы в 2 км выше места выпуска. Уже на третьи сутки после начала слежения ни одной особи второй группы не было зарегистрировано в радиусе 1 км от места выпуска. На четвертые сутки после начала эксперимента 2 особи из второй группы «косели» в том же районе, что и рыбы первой, а 2 остальные, прошедшие вверх рыбы второй группы, на сутки задержались на этом участке. На седьмые сутки после выпуска 1 лещ второй группы был зарегистрирован в 9,5 км выше места выпуска, 2 рыбы продолжали перемещаться на ограниченной акватории полигона прослеживания, а сигналов от остальных 5 рыб второй группы не удалось обнаружить при детальном обследовании отрезка плеса

длиной 20 км (места выпуска рыб в центре отрезка). У рыб второй группы скорость плавания была равна $(2,8 \pm 1,4)$ м/мин, что статистически достоверно выше, чем у рыб первой группы ($t_{st} = 4,2, P < 0,001$).

Оседлые рыбы, т. е. те 5 рыб из 12, которые продемонстрировали длительную задержку на полигоне, находящемся в 1,5 км выше места выпуска первой группы рыб, основное время прово-

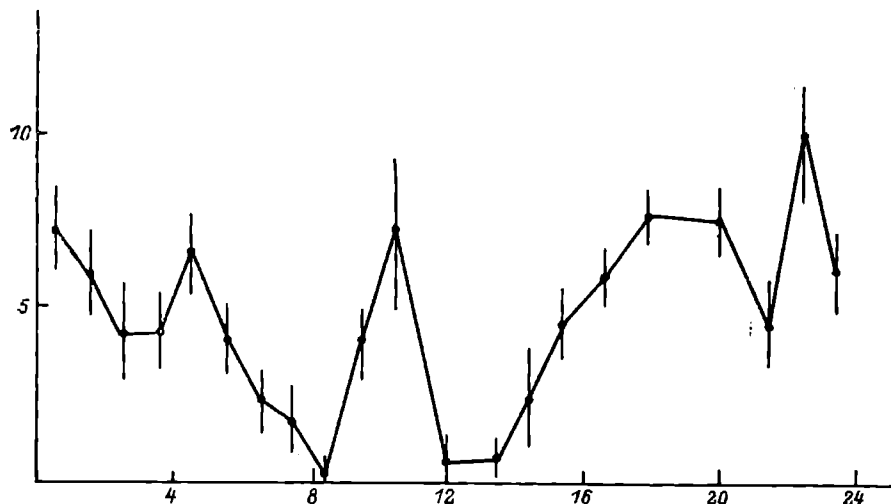


Рис. 79. Суточная ритмика двигательной активности леща в нагульный период в Рыбинском водохранилище.

Обозначения те же, что и на рис. 77.

дили на русле. В течение суток точки нахождения оседлых лещей обычно укладывались в эллипс, с длиной большой оси около 700 м. Остальные рыбы (их можно назвать номадными) в течение суток имели значительно больший диапазон перемещений. Одна из оседлых рыб после 20 сут нахождения на участке, предпочитаемом оседлыми лещами, покинула его и перешла на 7 км выше по руслу.

Установлена суточная ритмика двигательной активности меченых рыб. У оседлых лещей в течение суток отмечено четыре периода повышения скоростей плавания — от 0 до 5 ч, в 11 ч, от 17 до 21 ч и в 23 ч. Минимальная двигательная активность приходилась на 9 и с 12 до 14 ч (рис. 79).

Применение биотелеметрии позволило детально установить распределение меченых рыб на участках с различной глубиной. Общий вариационный ряд распределения глубин, предпочитаемых лещами несущими передатчики, имел резко выраженные скошенность (коэффициент асимметрии равен $1,08 \pm 0,11$ на уровне значимости $P < 0,001$) и возвышенность (коэффициент эксцесса ра-

вен $1,24 \pm 0,22$, $P < 0,001$) при средней глубине $13,21 \pm 0,11$ м (коэффициент вариации 0,17).

Предпочитаемые рыбами глубины в течение суток не оставались постоянными: с 0 до 14 ч избирались наибольшие глубины (13,5—15,0 м), в вечернее время особи поднимались по русловому склону до глубин 11,5 м (рис. 80).

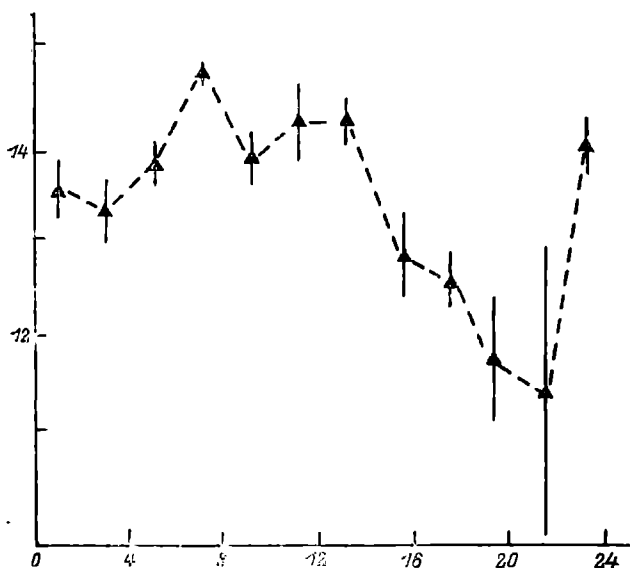


Рис. 80. Суточная динамика средних глубин участков нахождения меченых лещей.

По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — время суток, ч.

После установления характера предпочтения глубин мечеными рыбами и суточной динамики этого показателя возник вопрос о том, насколько равномерно они использовали нагульный биотоп русла. Для этого были подсчитаны частоты нахождения всех меченых особей и каждой из них в отдельности в квадратах со сторонами 100 м, на которые был разбит участок русла между изобатами 4 м, где обитали оседлые особи (табл. 62). Площадь этого участка 130 га.

Можно видеть, что распределение частот нахождения наблюдаемых лещей на квадратах площадью 1 га соответствует типу отрицательного биномального распределения.

В первые несколько суток освоения оседлыми рыбами новых участков неравномерность посещений разных зон была небольшой — $C_L = 1,61 \pm 0,21$. Одновременно наблюдалась высокая поисковая активность рыб. Затем с уменьшением поисковых перемещений, ведущим к снижению общей двигательной активности, возрастала неравномерность использования лещами отдельных

Таблица 62

Распределение лещей на исследуемом участке

Номер рыбы	Число точек	Средняя частота нахождения на 1 га	Дисперсия	Коэффициент агрегированности по Ллоиду	Сравнение с ОБР		
					χ^2	число степеней свободы	P
Общее	84	$3,31 \pm 0,37$	17,44	$2,92 \pm 0,30 *$	4,742	6	0,5
1	44	$0,76 \pm 0,13$	2,2	$2,70 \pm 0,88$	3,620	2	0,1
2	53	$1,51 \pm 0,23$	7,17	$4,52 \pm 0,73 *$	2,350	4	0,6
3	33	$0,81 \pm 0,18$	4,02	$6,10 \pm 1,81 *$	0,184	2	0,9
Прочие	15	$0,24 \pm 0,071$	0,65	$10,0 \pm 3,99$	1,809	1	0,1

Примечания. 1. Эмпирические распределения сравнивали с ОБР, описываемыми следующими формулами: $(0,864-0,136)^{-0,52}$ — для общего ряда, $(0,672-0,328)^{-0,37}$ — для рыбы № 1, $(0,842-0,158)^{-0,284}$ — для рыбы № 2, $(0,833-0,167)^{-0,164}$ — для рыбы № 3, $(0,705-0,295)^{-0,1}$ — для прочих рыб. 2. Звездочкой (*) отмечены $P < 0,05$.

зон индивидуальных участков. За весь период прослеживания каждая из оседлых рыб осваивала следующую площадь в пересчете на поверхность водного зеркала: лещ № 1 — 44 га, № 2 — 54 га, № 3 — 36 га, остальные рыбы — около 15 га.

На 11,5 % от общего количества квадратов полигона прослеживания были зарегистрированы сигналы от 3 разных рыб, на 19,2 % квадратов — от 2 разных рыб. Таким образом, пространственное перекрытие участков обитания у прослеженных рыб было достаточно большим.

Максимальная посещаемость (рис. 81) была характерна для руслового склона и ложа русла. Картина посещаемости мечеными рыбами различных участков полигона не отражала специфики распределения кормового бентоса, поскольку квадраты с максимальной посещаемостью были расположены как у левого склона русла, имеющего в 1,5 раза более высокую биомассу бентоса, чем на правом склоне русла, так и у правого склона, а также в центре русла. Это показывают и коэффициенты ранговой корреляции по Спирмену между посещаемостью отдельных участков русла оседлыми лещами и биомассами бентоса: с общей биомассой — 0,04, только олигохет — 0,35 ($P < 0,2$).

Подведение итогов работы в целом показало следующее. У леща в прудах четко выражена тактика интенсивного освоения пространства в период нагула.

В обвалованном водоеме отмечено изменение предпочтения различных участков в течение суток. Так, вечером наблюдался уход леща в места, заросшие мягкой водной растительностью, утром — переход в открытые, наиболее глубокие (до 2 м) участки. Предпочтение избранных участков было более постоянным, чем в пруду (рис. 74, 81). Изменилось оно только тогда, когда степень зарастания западного расширения водоема достигла максимума.

Объяснение этому мы нашли при анализе материала по питанию в заросшей литорали оз. Виштынецкого, где явно прослеживалась тенденция к уменьшению в течение сезона в питании исследуемых видов рыб излюбленной пищи и увеличения значения вынужденной, т. е. пища, которая в начале сезона являлась главной, в августе стала случайной или второстепенной, а отдельные ее компоненты

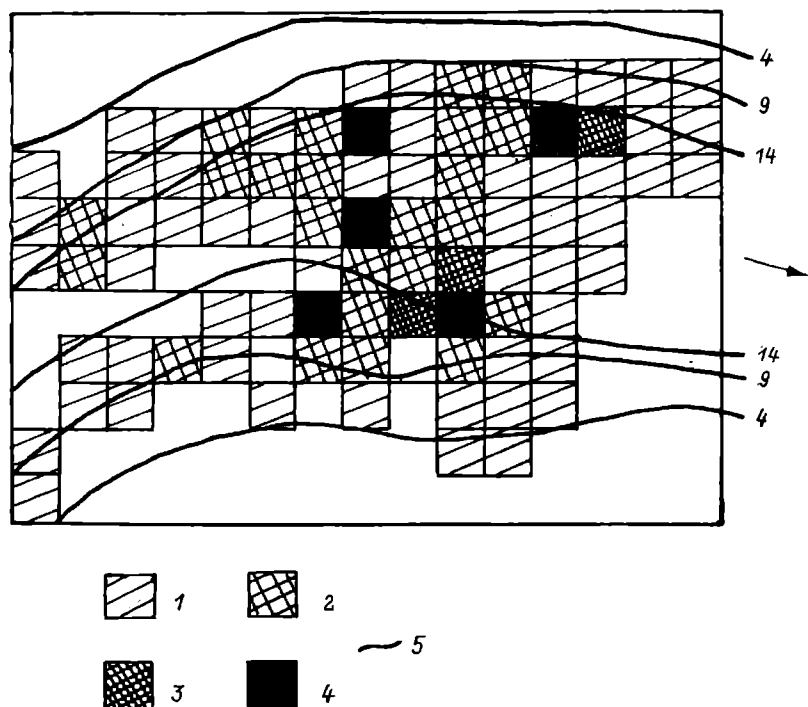


Рис. 81. Неравномерность посещаемости мечеными лещами разных зон русла Волжского плёса.

Количество посещений зон: 1 — 1—3, 2 — 3—7, 3 — 7—12, 4 — более 12, 5 — избыток, м.

вообще выпали из питания. Пища, имевшая второстепенное или случайное значение, стала основной.

У плотвы к излюбленной или в начале сезона главной пище относятся наиболее подвижные, обладающие сложным оборонительным поведением беспозвоночные. Вынужденная (или главная пища к концу сезона) состоит в основном из малоподвижных организмов, таких, как *Bithynia tentaculata* и *Valvata cristata*, или неподвижных *Dreissena polymorpha* и растительности (рис. 82).

У окуня при питании беспозвоночными к августу снижается значение в питании личинок насекомых. Одновременно возрастает роль менее подвижных беспозвоночных, таких, как *Asellus aquaticus*, *Herpobdella octoculata*. Избирательность и процентное содер-

жание в пищеварительном тракте *Gammarus lacustris* в течение всего сезона остаются примерно на одном уровне, т. е. процесс смены питания у окуня менее выражен, чем у плотвы. Это связано со специализацией окуня как хищника. Его тактика охоты позволяет ему более эффективно охотиться в зарослях на активно перемещающихся беспозвоночных.

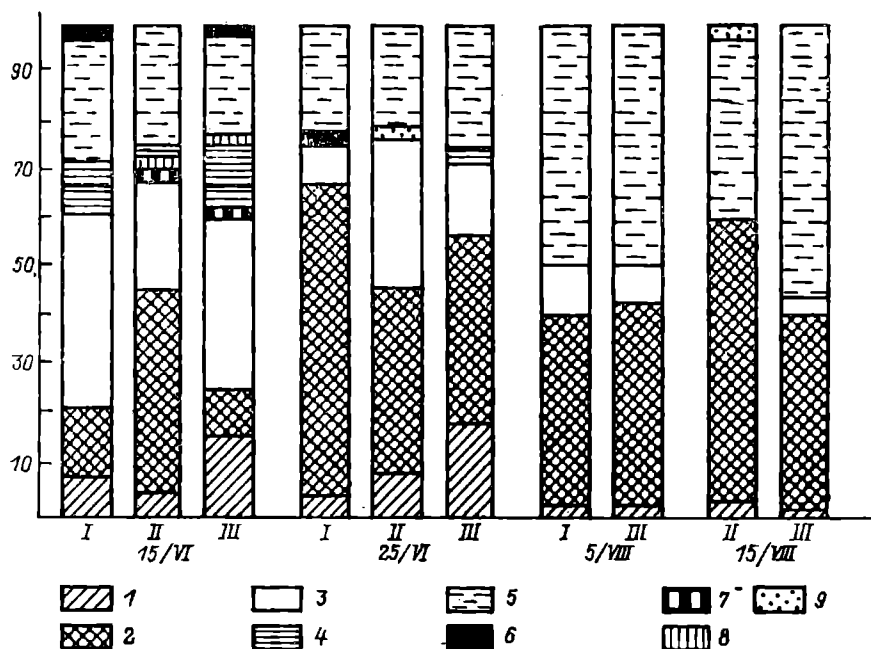


Рис. 82. Соотношение пищевых компонентов в питании плотвы размерной группы 18–23 см в трех растительных ассоциациях: хара (I), элодея (II), хара + рдест (III).

1 — ручейники, 2 — моллюски, 3 — ракообразные, 4 — поденки, 5 — растительность, 6 — вислокрылки, 7 — хирономиды, 8 — жуки, 9 — воздушные насекомые; по оси ординат — доля, % по массе; по оси абсцисс — дата.

Сравнение данных по динамике избирательности, встречаемости и массового соотношения отдельных компонентов в питании исследуемых видов рыб с сезонной динамикой численности беспозвоночных в каждой ассоциации показало отсутствие связи между ними. Так, показатели избирательности и встречаемости *G. lacustris*, *Caenis horaria*, *Mistaeides azurea* из ассоциации *Potamogeton lucens* + *Chara aspera* в питании плотвы к концу сезона идут на убыль (рис. 83), тогда как численность *Gammarus lacustris* в августе почти в 3 раза больше, чем в июне. Для *Caenis horaria* показателен период с середины июня до начала июля, когда происходит увеличение численности этих беспозвоночных, а избирательность и встречаемость резко снижаются.

Значение в питании плотвы *Dreissena polymorpha* и *Bithynia tentaculata* в течение сезона увеличивается, но также вне зависимости от колебания численности этих беспозвоночных (рис. 84).

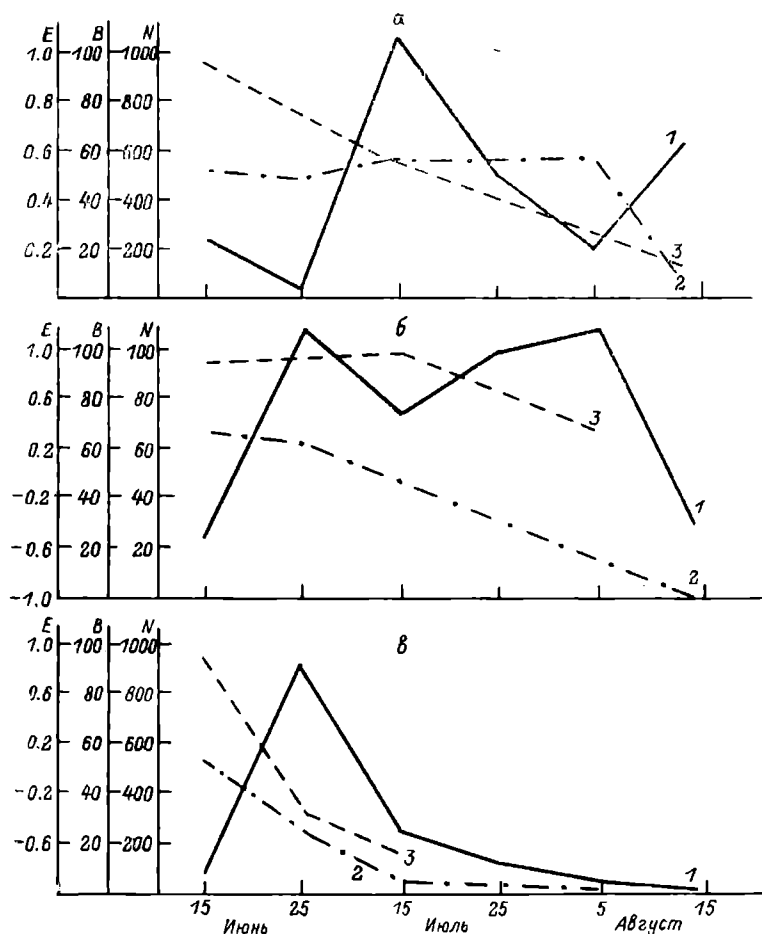


Рис. 83. Динамика численности беспозвоночных (N экз/м²), избирательность (E) и встречаемость (B %) их в питании плотвы в ассоциации *Potamogeton lucens* + *Chara aspera* в течение сезона.

а — *Gammarus lacustris*, б — *Mistacides azurea*, в — *Caenis horaria*; 1 — численность, 2 — встречаемость, 3 — избирательность.

Увеличение избирательности и встречаемости *Dreissena polymorpha* и снижение этих показателей для *Asellus aquaticus* в ассоциации *Elodea canadensis* также происходят вне связи с их численностью (рис. 85).

Снижение значения рыбы в питании окуня всех размерных групп в зоне зарослей не объясняется снижением численности мо-

леди, наоборот, если в июне основу питания окуня составляли годовики, то в июле—августе к ним присоединились сеголетки, на питание которыми окунь переходит в конце сезона. Логично было бы предположить, что сеголеток более уязвим для хищника, чем окунь в возрасте 1+, и значение рыбной пищи в питании взрос-

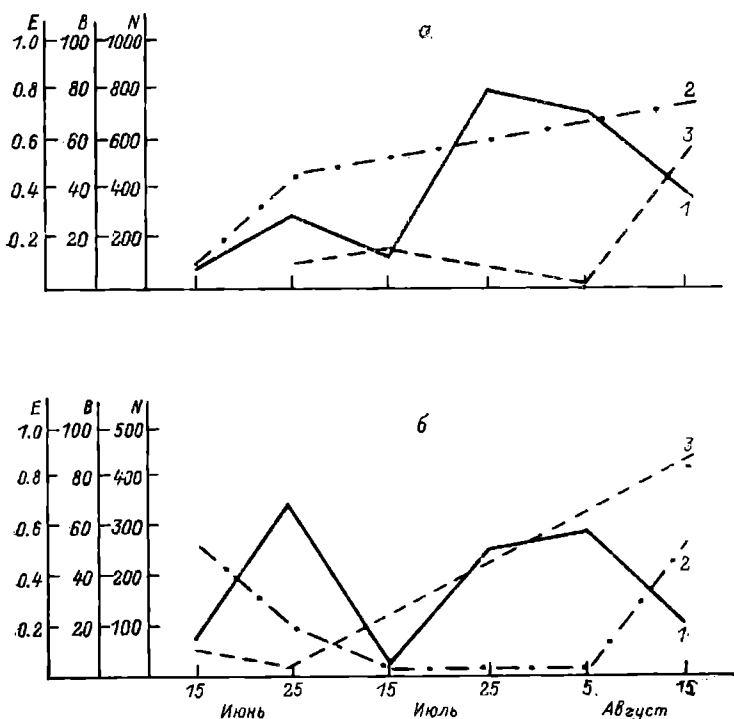


Рис. 84. Динамика численности беспозвоночных (N экз/м²), избирательность (E) и встречаемость (B %) их в питании плотвы в ассоциации *Polamogeton lucens* + *Chara aspera* в течение сезона.

a — *Dreissena polymorpha*, *б* — *Bithynia tentaculata*; остальные обозначения те же, что и на рис. 83.

лого окуня должно возрасти, однако этого не произошло (рис. 86).

Таким образом, изменение численности кормовых беспозвоночных в зоне зарослей не является определяющим фактором в ходе смены спектра питания рыб в нагульный период.

Роль кормовых беспозвоночных в питании плотвы и окуня на протяжении всего сезона зависит в основном от изменения их доступности, которая определяется степенью развития зарослей макрофитов. Чем выше проективное покрытие и высота зарослей над дном, тем труднее рыбе добывать подвижных, активно реагирующих на приближение хищника и использующих заросли в качестве укрытия беспозвоночных. Поэтому плотва переходит на

питание малоподвижными или неподвижными объектами. Корреляция между избирательностью и встречаемостью различных компонентов в питании плотвы и высотой зарослей ассоциации *Potamogeton lucens* + *Chara aspera* и *Elodea canadensis* достаточно высока (рис. 84; табл. 63), при этом у личинок насекомых и рако-

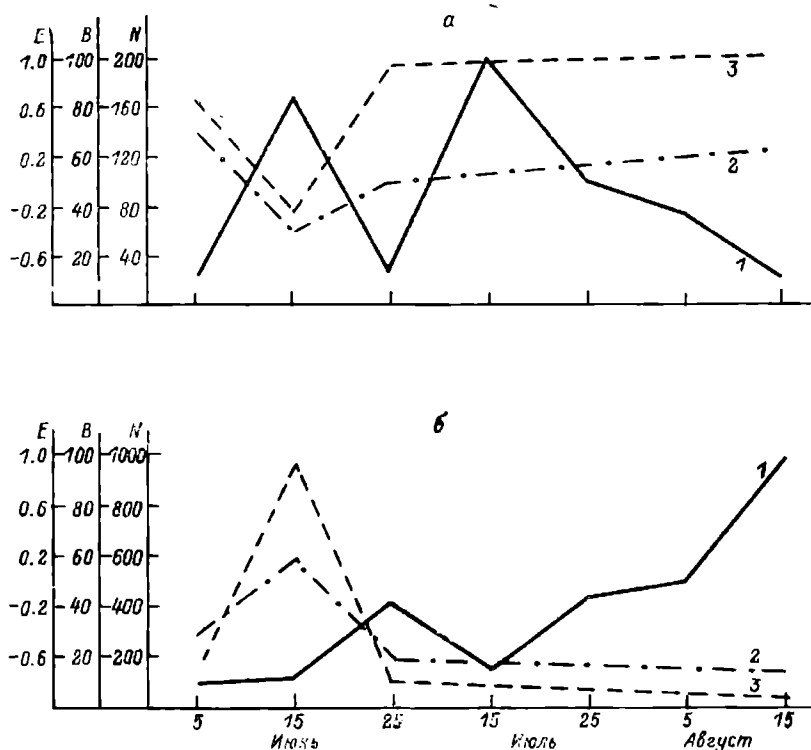


Рис. 85. Динамика численности беспозвоночных (N экз/м²), избирательность (E) и встречаемость (B %) их в питании плотвы в ассоциации *Elodea canadensis* в течение сезона.

а — *Bithynia tentaculata*, б — *Asselus aquaticus*; остальные обозначения те же, что и на рис. 83.

образных — отрицательная корреляция, у моллюсков — положительная. Отсутствие корреляции в некоторых случаях объясняется тем, что для анализа взят только один показатель — высота зарослей, — тогда как на доступность организмов оказывает влияние и их проективное покрытие, степень разветвленности макрофитов и жесткость их стеблей. Последнее особенно характерно для харовых, которые к концу сезона известкуются и становятся более упругими. Причем процессы увеличения проективного покрытия зарослей, жесткости и разветвленности стеблей макрофитов не всегда сопровождаются увеличением высоты зарослей, особенно во второй половине лета.

Процесс смены питания у окуня менее выражен, чем у плотвы, так как будучи потенциальным хищником, он более эффективно охотится в зарослях на активно передвигающихся беспозвоночных. Но у молодки рыб более совершенно защитное поведение, чем у беспозвоночных. В конце сезона она концентрируется вдоль границ густых зарослей, которые использует в случае нападения

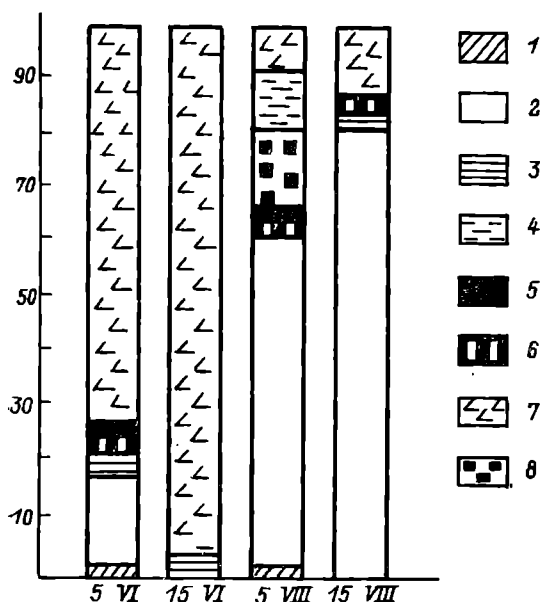


Рис. 86. Соотношение различных пищевых компонентов в питании окуня размерной группы 13—18 см в зарослях макрофитов оз. Виштынецкого.

1 — ручейники, 2 — ракообразные, 3 — поденки, 4 — растительность, 5 — выскокрылки, 6 — хирономиды, 7 — рыбы, 8 — пиявки; по оси ординат — доля, %; по оси абсцисс — дата.

хищника как убежище. Благодаря такому поведению, молодь становится малодоступной для крупного окуня и он переходит на питание беспозвоночными, в основном ракообразными.

Уменьшение доступности беспозвоночных сопровождается не только сменой спектра питания. Снижается и интенсивность питания: у плотвы в зоне зарослей в течение сезона средний индекс наполнения падает с 311 в начале сезона до 190 ‰ в конце (середине августа).

Для подтверждения наличия связи между плотностью зарослей и интенсивностью питания рыб нами были проведены эксперименты на двухлетках окуня и трехлетках леща. Результаты эксперимента показали достоверность (при $P > 0,95$) различий интенсивности питания окуней в аквариумах с различной плотностью зарослей и наличие тесной обратной связи между плотностью

зарослей и интенсивностью питания ($-0,78$ для окуня, $P > 0,95$ и $-0,73$ для леща, $P > 0,95$), которая описывается линейными уравнениями: $y = -1,01x + 8,25$ для окуня, $y = -15,3x + 130,0$ для леща, где y — интенсивность питания, x — плотность зарослей (рис. 87).

Приведенные выше результаты наблюдений и экспериментов доказывают существование у рыб зависимости между качественным составом пищи, интенсивностью питания и степенью развития

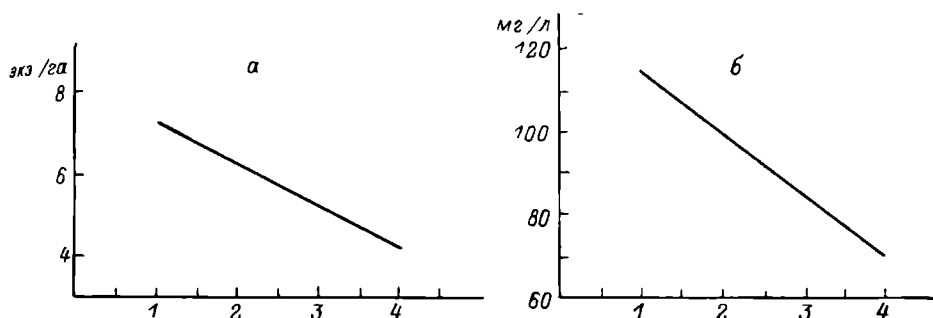


Рис. 87. Линия регрессии зависимости интенсивности питания окуня (а) и леща (б) от плотности посадки растительности в аквариуме.

По оси ординат — интенсивность питания; по оси абсцисс — условная плотность зарослей, баллы.

зарослей макрофитов в районе нагула. Снижение доступности кормовых беспозвоночных в зарослях в течение сезона происходит во всех ассоциациях, независимо от их структуры и качественного состава макрофитов. Однако структура зарослей влияет на интенсивность этого процесса. Так, в более густых и высокостенных

Таблица 63

Зависимость встречаемости и избирательности отдельных пищевых компонентов в питании плотвы в двух растительных ассоциациях от высоты макрофитов

Растительная ассоциация	Компонент питания	Коэффициент корреляции	
		избирательность	встречаемость
<i>Potamogeton lucens</i> + <i>Chara aspera</i>	<i>Gammarus lacustris</i>	$-0,927 (P > 0,99)$	$-0,363$
	<i>Mistacites azurea</i>	$-0,236$	$-0,858 (P > 0,95)$
	<i>Caehis horaria</i>	$-0,832 (P > 0,95)$	$-0,407$
	<i>Dreissena polymorpha</i>	$+0,188$	$+0,839 (P > 0,95)$
	<i>Bithynia tentaculata</i>	$-0,698 (P > 0,95)$	$-0,259$
	Тот же	$+0,699 (P > 0,95)$	$+0,348$
<i>Elodea canadensis</i>	<i>Asellus aquaticus</i>	$-0,600 (P > 0,95)$	$-0,737 (P > 0,95)$

зарослях из *Chara rudis* доступность беспозвоночных снижается быстрее, чем в остальных ассоциациях. Вне зарослей данный процесс не выражен. Например, в сублиторали доступность в большинстве случаев тесно коррелирует с обилием беспозвоночных, особенно организмов эпибентоса.

Интенсивность процесса смены спектра питания зависит от размера питающихся рыб: рыбы меньших размеров более успешно питаются в густых зарослях, что объясняется соразмерностью длин тела жертвы и хищника, позволяющей рыбе нацелиться на поимку отдельной жертвы, а также лучшими условиями для маневра при меньшей длине тела. Это подтверждено экспериментально: линии регрессии, описывающие зависимость интенсивности питания карася 2 размерных групп (7 и 11 см) от плотности зарослей в аквариумах, достоверно отличаются по углу наклона (коэффициент линейного уравнения «а»; $P > 0,95$), что показывает более быстрое снижение интенсивности питания с возрастанием плотности зарослей у карася большего размера. Уравнения имели следующий вид:

$$y_1 = 1,47 + /- 0,21/x_1 - \text{карась, } l = 7 \text{ см,}$$

$$y_2 = 1,96 + /- 0,43/x_2 - \text{карась, } l = 11 \text{ см.}$$

При дальнейшем ухудшении условий питания, когда в зарослях для всех размерных групп рыб доступными остаются немногие кормовые организмы и спектр жертв сужается до минимума, зависимость приобретает другую форму и основным фактором, определяющим успешность кормодобывания, становится возможность особей данной размерной группы освоить оставшуюся доступной жертву (Желтенкова, 1973).

Суточные изменения предпочитаемости участков отмечны во многих естественных водоемах, характеризующихся высокой гетерогенностью среды (Hasler, Villemont, 1953; Scott, 1955; Munther, 1970; Поддубный, 1971; Emery, 1973; Engel, Magnuson, 1976). На более раннем этапе формирования водохранилища, когда кормность биотопов была значительно ниже, чем в настоящее время, лещи в открытых участках совершали регулярные суточные перемещения по линии русло—пойма. Эти миграции способствовали освоению популяцией бентофагов кормовых ресурсов как русловых, так и пойменных участков, где еще оставались обширные площади, заросшие макрофитами (Поддубный, 1971).

В настоящее время в водохранилище основные площади на глубинах 5—10 м занимает плотная дерновина, а выше расположена зона песчаных и глинисто-песчаных грунтов. На перечисленных типах грунтов добывание пищи лещом оказывается затрудненным. На русле находятся серые илы, ротовой аппарат леща хорошо приспособлен к добыванию пищи на них. К тому же биомасса бентоса на русле — $(24,3 \pm 3,0) \text{ г/м}^2$ вполне достаточна для обеспечения пищевых потребностей рыб-бентофагов. Поэтому распределение лещей скорее всего связано со спецификой механи-

ческих свойств грунтов. Подтверждением могут служить результаты экспериментов для изучения этой зависимости (табл. 64).

Таблица 64

Рацион карповых рыб при питании на различных грунтах в условиях эксперимента

Субстрат	Плотва	Лещ	Карась
Песок	38,7 \pm 6,3	51,3 \pm 9,4	45,5 \pm 7,4
Ил	66,8 \pm 10,1	70,5 \pm 11,5	62,7 \pm 8,3

С увеличением гетерогенности среды (в нашем случае неоднородность морфометрии дна, зарастание водной растительностью, характеристика кормовой базы) в значительной степени усложняются поведение рыб и форма освоения ими биотопа. Так, для леща в мелководных прудах и сравнительно высококормном русловом участке речной части Волжского плеса не были характерны масштабные регулярные суточные горизонтальные миграции, а в обвалованном водоеме и оз. Виштынецком, где рыбы имели два предпочитаемых биотопа, они носили массовый характер.

В известной нам литературе вопрос о влиянии гетерогенности среды на поведение пресноводных рыб освещен недостаточно, например, в работе А. Р. Эмери (Emery, 1978) на основании сравнительного анализа видового разнообразия и суточной динамики поведенческих реакций рыб в экосистемах озер высоких широт и тропических коралловых рифов показано, что гетерогенность биотопов наряду с другими факторами во многом определяет поведение и видовое разнообразие сообществ рыб.

Суточные стереотипы поведения рыб могут варьировать в определенных пределах. Г. С. Хелфманом (Helfman, 1979) отмечена внутрипопуляционная изменчивость суточных стереотипов поведения желтого окуня. Он считает, что эта изменчивость может происходить от генетических вариаций, фиксированных стереотипов ответа на условия внешней среды, которые различаются по районам, или обязана общей адаптации рыб к исторически варьирующим факторам внешней среды.

Нами выявлена внутрипопуляционная изменчивость тактики освоения пространства половозрелым лещом. В разных по кормности плеса водохранилища в пределах различных локальных стад леща выделены группировки, использующие жизненное пространство в период нагула интенсивным и экстенсивным способами (по терминологии И. А. Шилова, 1977). Первые (оседлые) рыбы в течение 10 сут — нескольких месяцев находятся на ограниченных участках акватории, вторые (номадные, или бродячие) обычно не задерживаются на одном месте дольше 2 сут. Оседлые лещи осваивают преимущественно биотоп русла, номадные — чаще перемещаются по смежной с руслом пойме, заходя как на прибрежные

мелководья, так и на русло. Спектр питания номадных рыб шире, чем у оседлых, как показано на примере лещей Главного плёса Рыбинского водохранилища (Малинин и др., 1990). Для указанных групп рыб характерны также значительные различия в избирательности основных групп кормового бентоса (табл. 65). Лещи

Таблица 65

Индексы элективности основных групп организмов для лещей

Группа организмов	Индекс элективности	
	для рыб с узким спектром питания	для рыб с широким спектром питания
Олигохеты	+0,10	-0,07
Моллюски	-0,23	-0,65
Личинки хирономид	-0,19	-0,08

с узким спектром питания предпочитали олигохет, избегали моллюсков и личинок хирономид. Рыбы с широким спектром питания оказывали сильное предпочтение моллюскам и почти не употребляли или относились индифферентно к олигохетам и личинкам хирономид.

В скоплениях на русловых участках двух исследованных районов Рыбинского водохранилища явно преобладают особи с интенсивным типом освоения территории. Так, на участке Главного плёса из 9 меченых рыб только 3 особи в первые дни наблюдений вышли из зоны их поимки и мечения и удалились на расстояние более 6—7 км, а из 57 рыб, у которых изучали питание, только 13, или 23 %, имели широкий спектр питания. Естественно ожидать, что соотношение рыб в выделенных группировках есть величина непостоянная и определяется состоянием окружающей среды. Вполне возможно, что разделение на оседлых и номадных особей у леща в нагульный период не является абсолютным, а в зависимости от динамического взаимодействия конкретной совокупности условий внешней среды с наследственно закрепленной нормой реакции каждая особь с большей вероятностью может избрать путь экстенсивного (номадные) или интенсивного (оседлые) освоения биотопа. При ином сочетании внутренних и внешних условий та же самая особь может избрать альтернативную тактику использования жизненного пространства.

Аргументом в пользу предположения о возможности изменения тактики освоения пространства у одних и тех же лещей может служить следующий факт: в Волжском плёсе из рыб первой группы ни одна особь постоянно не находилась на участке, где была отловлена и выпущена после мечения, а все оседлые рыбы предпочитали отрезок русла в 1,5 км выше места выпуска. У лещей второй группы 2 оседлые особи также предпочитали этот

участок. И если о первой группе еще можно сказать, что она состояла в основном из оседлых рыб, то во второй группе, даже те 2 особи, которые в дальнейшем следовали стереотипам оседлых рыб, вначале проявили себя как номадные или мигрирующие.

В известной нам литературе только в одной работе показано изменение статуса рыб от мобильных к оседлым и наоборот: в р. Гвиддон (Южный Уэльс, Англия) было документировано спонтанное изменение стереотипа освоения пространства: вселение в реку форели, полученной от заводского воспроизводства, вызвало увеличение доли номадных рыб в «дикой» популяции этого вида (Hargis et al., 1984). В водохранилище Пиквик (р. Теннесси, США) на переходном участке от речного к озерному плесам по результатам трассирования малоротых окуней установлено, что соотношение оседлых, «странствующих» и рыб с неустовленным типом освоения акватории варьировало в сезонном плане — весной 3 : 2 : 4, летом — 4 : 2 : 4, осенью — 0 : 5 : 4, зимой — 2 : 0 : 5. Средняя продолжительность пребывания рыб на домашних участках была минимальной весной и осенью — (10,6—11,2) сут, максимальной зимой — 22,8 сут — и имела промежуточное значение в летний период — 15,2 сут (Hubert, Lackey, 1980). Наличие стабильного и мобильного компонентов в популяциях описано многими исследователями для разных видов рыб.

По результатам мечения в 1971—1972 гг. более 3 тыс. экз. усачей *Barbus barbus* на участке в 50 км р. Северн выявлено соотношение оседлой (54 %) и номадной (46 %) группировок в популяции. Наибольшее количество вторичных поимок номадных особей отмечено в 2—4 км от места выпуска, отдельные особи заходили до 22 км вниз по течению и до 34 км вверх по течению от места выпуска. Относительное количество номадных рыб в каждом размерном классе и длина тела усачей положительно коррелировали (Hunt, Jones, 1964).

Прослеживание 15 большеротых черных окуней *Micropterus salmoides* в оз. Каррол (шт. Джоржия, США) показало, что 8 рыб занимали небольшие по площади индивидуальные участки, 6 — осваивали обширные участки акватории, стереотип освоения пространства 1 особью неизвестен (Mitchel, Quertermus, 1981).

По результатам массового мечения и последующих многократных обловов в р. Темзе и малой р. Моле (Англия) было установлено, что большая часть популяций плотвы *Rutilus rutilus* (61—70 %) и пескаря *Gobio gobio* (66—69 %) в период нагула осваивает ограниченные участки рек, в нерестовый сезон перемещения носят более активный характер (Williams, 1965; Stott, 1967). Оседлые рыбы смещаются с мест выпуска на 18—140 м, а мобильные особи уходят на 18—530 м. Несмотря на заметное перекрытие, вариабельность расстояний от мест выпуска до мест последующих поимок у мобильных рыб была в 7,7—16 раз выше, чем у оседлых (Stott, 1967).

По результатам прослеживания 80 рыб в популяции бледноперевого судака в оз. Чаутаука (шт. Нью-Йорк, США), меченого

радиометками, выявлено 3 группы особей. В летне-осенний сезон рыбы осваивали акваторию 37—3500 га. Большинство (55 %) использовало только один участок нагула, часть особей (18 %) — по несколько участков, переходя с одного на другой, остальные 27 % рыб не имели выраженных индивидуальных участков и были кочующими. Отмечена сегрегация судаков по глубине: оседлые особи осваивали участки с глубинами 2—4 м, в среднем 2,5 м, номадные особи чаще обитали на глубоководных местах. Кочующие рыбы и имеющие несколько участков были крупнее (более 2 кг) оседлых особей (Einhouse, Winter, 1981).

Таким образом, полученный нами материал показывает, что как на весьма высококормном участке речной части Волжского плеса, так и на средnekормном участке Главного плёса (Малинин и др., 1990) (средние биомассы бентоса указанных районов различаются более, чем в 7 раз) нагуливающиеся группировки леща включают в свой состав два компонента — стабильный или оседлый, и мобильный или номадный, которые различаются не только тактикой освоения жизненного пространства, но и другими признаками, например питанием. В оз. Плещеево (Малинин, Линник, 1983), где низкая плотность леща сочетается с исключительно благоприятными кормовыми условиями, меченые лещи медленно перемещались в узком диапазоне глубин с илистыми и илисто-песчанистыми грунтами, не образуя устойчивых скоплений. Аналогичная картина отмечена и в прудах с низкими биомассами бентоса, где подопытные рыбы не задерживались в одной части пруда. Однако номадность леща в данном случае не является следствием предпочтения другого биотопа, а носит характер исследовательских перемещений, не приводящих к образованию на посещаемых биотопах устойчивых скоплений.

Таким образом, в водоемах разного типа у леща можно наблюдать как сочетание интенсивной и экстенсивной тактик освоения жизненного пространства, так и преимущественно один тип освоения биотопов.

Сопоставление пространственного распределения меченых рыб и кормового бентоса явственной прямой связи не обнаруживает. Из этого следует важный вывод: при анализе связей пространственного распределения бентофагов необходимо учитывать не просто обилие кормовых организмов, а также особенности пространственного распределения наиболее важных кормовых объектов.

Сравним значение коэффициента агрегированности рыб с коэффициентом агрегированности биомассы общего бентоса и предпочитаемого лещом корма — хирономид. Коэффициент агрегированности частот нахождения рыб статистически достоверно на высоком уровне вероятности ($t_{\text{ст}} = 5,07$, $P < 0,001$), выше, чем коэффициент агрегированности биомассы общего бентоса. Агрегированность частоты нахождения лещей и агрегированность биомассы хирономид статистически достоверно не отличаются ($t_{\text{ст}} = 0,82$, $P > 0,1$), т. е. меченые лещи были распределены в пространстве с большей агрегированностью, чем биомасса общего

кормового бентоса, но с такой же агрегированностью, как и биомасса предпочитаемых кормовых организмов — хирономид. Вполне вероятно, что распределение частот нахождения рыб на отдельных квадратах непосредственно определяется мезоагрегированностью распределения кормового бентоса. Пространственное распределение леща отражает пространственную гетерогенность биотопа и специфику меж- и внутривидовых отношений рыб-бентофагов.

Аналогичным образом была связана частота посещений лещами участков прудов и обилия там наиболее предпочитаемых групп кормовых организмов. Обращает внимание довольно небольшое значение коэффициентов ранговой корреляции частоты нахождения меченых лещей на участках прудов и биомасс бентосных организмов. Так, установлены слабая отрицательная корреляция предпочтения рыбами мест обвалованного водоема и биомасс личинок хирономид на этих местах ($r_s = -0,40$, $P < 0,2$), недостоверная связь посещаемости и биомасс общего бентоса ($r_s = 0,23$, $P < 0,5$) и достоверная положительная с обилием преобладающих в пище моллюсков ($r_s = 0,57$, $P < 0,05$).

Фактором, определяющим меньшее использование личинок хирономид в обвалованном водоеме по сравнению с прудом, является толстый слой ила, достигающий на отдельных участках 60 см, что значительно снижает доступность пелофильных хирономид (Суетов, 1939), а в питании леща из обвалованного водоема отмечены личинки хирономид только этой экологической группы.

В прудах также не отмечено связи между наиболее предпочитаемыми зонами водоема и биомассой общего бентоса ($r_s = 0,15$, $P > 0,5$; $r_s = -0,17$, $P < 0,5$), рыбы явно избегали мест с максимальным обилием олигохет ($r_s = -0,20$ и $r_s = 0,30$, $P < 0,5$) и моллюсков ($r_s = -0,27$, $P < 0,5$; $r_s = -0,36$, $P < 0,2$), но статистически достоверно предпочитали участки, где были наибольшие биомассы личинок хирономид ($r_s = 0,42$, $P < 0,2$; $r_s = 0,63$, $P < 0,005$). Относительно небольшие значения коэффициентов корреляции даже в случаях с предпочитаемыми пищевыми объектами объясняются тем, что распределение рыб в течение суток наиболее тесно связано с пространственным распределением кормовых организмов только в периоды пиков пищевой активности, в остальное время указанная связь слабо проявляется или даже отсутствует.

Несоответствие относительного обилия массовых видов бентосных организмов, их роли в питании и в воздействии на пространственное распределение рыб обусловлено неодинаковой доступностью кормовых беспозвоночных в указанных водоемах. Об этом же свидетельствует и большой размах индексов пищевой элективности E , рассчитанных по В. С. Ивлеву (1977) (табл. 66). Положительные значения индексов элективности, как явствует из табл. 66, отмечены для тех групп пищевых организмов, с пространственным распределением которых положительно коррелировало распределение меченых рыб.

Таблица 66

Значения индексов пищевой элективности E для основных групп пищевых организмов

Год исследования, водоем	Группа организмов	Значения индексов элективности E			
		Май	Июнь (I декада)	Июнь (II декада)	Июль
1982 г., обвалованный водоем	Моллюски	-0,18	+0,44	+0,43	+0,20
	Личинки хирономид	+0,25	-1,00	-0,76	-0,04
1983 г., экспериментальный пруд	Личинки хирономид	-0,26	-0,12	-0,08	-0,03
	Моллюски	-0,09	-1,00	-1,00	+0,20
	Личинки ручейников	+1,00	+0,83	+0,26	+0,67

Нередко лещи предпочитали более агрегированных беспозвоночных, что сходно с экспериментально полученными данными (Ивлев, 1955).

Отмечена высокая степень перекрытия посещаемых участков у отдельных рыб (около 80 %), но, как правило, они посещались в разное время. Практически не отмечено случая, когда расстояние между рыбами было менее 2 м. Несинхронность посещения отдельных участков дна лещами говорит об отсутствии у них стаинности в период интенсивного нагула.

Имеющийся материал не позволяет сделать окончательное заключение о характере связи посещаемости мечеными рыбами участков затопленного русла в Волжском плесе Рыбинского водохранилища с распределением кормового бентоса. Можно лишь констатировать наличие небольшого предпочтения посещения мечеными особями участков с повышенными биомассами личинок хирономид.

В период нагула средние скорости плавания лещей в различных водоемах неодинаковы. С наименьшими скоростями перемещались рыбы в небольших малокормных прудах, наибольшие скорости были характерны для крупных водоемов с благоприятными условиями откорма — Рыбинского водохранилища и озера Плещеево. Промежуточный уровень скоростей плавания отмечен в обвалованном водоеме. При этом установлено, что у половозрелого леща в различных условиях существенно варьирует суточная ритмика двигательной активности. В обвалованном водоеме в период слабого и умеренного развития мягкой водной растительности и в литорали оз. Виштынецкого (у плотвы и окуня) наблюдались периоды повышенной (с 22 до 9 ч) и пониженной двигательной активности (с 9 до 21 ч).

На более однородном биотопе затопленного русла водохранилища ритмика двигательной активности характеризовалась четырьмя периодами повышенной и двумя-тремя периодами пони-

женной активности. В прудах она изменялась от слабовыраженной в условиях высокой кормности (1983 г.), до четко оформленных двух-трех периодов при недостатке пищи (1984—1985 гг.).

На фоне общего повышения скоростей плавания в ночные часы и в сумерки конкретные стереотипы их суточной ритмики в разных условиях сильно различаются по расположению, продолжительности и степени выраженности пиков. Скорости плавания варьировали во времени. У оседлых рыб обычно наибольшие скорости были отмечены в начальной стадии освоения нового индивидуального участка, затем они снижались. Аналогичная картина была характерна и для перемещений лещей в малых прудах. При существенных различиях средних скоростей плавания рыб в различных водоемах, варьирование их подчинялось общей закономерности: для всех вариационных рядов скоростей плавания леща были характерны сильно выраженные положительная скошенность и возвышенность.

Сильная асимметричность и эксцессивность вариационных рядов скоростей плавания рыб на высоком уровне значимости и большие значения критерия Колмогорова — Смирнова свидетельствуют о том, что ряды скоростей плавания лещей не подчиняются закону нормального распределения. По нашему мнению, доминирование в вариационных рядах частот с минимальными значениями скоростей свидетельствует о стремлении рыб к минимизации энергетических затрат на перемещение. Сильная положительная асимметрия гистограмм скоростей плавания во время нагула отмечена также для окуня и щуки в мезотрофном оз. Сейберт, эвтрофном оз. Минк (пров. Альберта, Канада) и оз. Бигланд Тарн в Англии (Mackay, Graig, 1983).

Скорости плавания, известные для рыб в натуральных условиях в период нагула, обычно значительно ниже оптимальных в энергетическом смысле крейсерских скоростей. Как правило, они находятся в области скоростей спонтанной двигательной активности. По мнению Тайтлера с соавторами (Tytler et al., 1978), скорости плавания в природе и в экспериментах по спонтанной двигательной активности (Kleerekoper et al., 1974), лежащие значительно ниже зоны энергетического оптимума, определяются неспособностью сенсорно-анализаторной системы рыб надежно обрабатывать информацию при скоростях поисковых перемещений более 0,5 длин тела/с. Очевидно, этим объясняется тот факт, что суточная ритмика двигательной активности практически не коррелирует с пищевой активностью.

В водоемах, где рыбы предпочитают один нагульный биотоп (например, в русле Волжского и Главного плёсов Рыбинского водохранилища и в оз. Плещеево), у них отсутствуют периодические направленные перемещения, сопровождающиеся концентрацией особей на сравнительно небольших площадях. При этом рыба использует кормовые ресурсы в тех соотношениях, в каких они фактически представлены, ориентируясь на флюктуирующую биомассу кормовых организмов и не отдавая устойчивого во времени

предпочтения какому-либо одному пятну. Посещение ими в нагульный период других биотопов не периодическое и в значительной степени зависящее от гидрологических и климатических факторов. У этих рыб слабее выражены и другие поведенческие ритмические процессы. Так, ритмика двигательной активности или отсутствует или характеризуется многопиковостью.

В водоемах, где рыбы избирают два и более биотопа, например в обвалованном водоеме и оз. Виштынецком, у них наблюдаются устойчивые во времени однонаправленные перемещения, связанные с концентрацией особей. При этом избирание того или иного биотопа определяется структурой образующего его субстрата, глубиной, освещенностью и т. д., т. е. факторами, устойчивыми во времени, или с легко прогнозируемой динамикой.

Исследования показали, что в поведенческой норме реакции вида заложен достаточно широкий диапазон стереотипов освоения местообитания. Это открывает перспективы более эффективного использования биотопов путем их реконструкции (искусственные рифы, посевы макрофитов, мелиорация мелководий и т. д.) в малопродуктивных водоемах.

ВОЗМОЖНОСТИ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Распределение рыб в масштабе крупных географических областей

В развитых Г. В. Никольским (1956) представлениях о фаунистическом комплексе указывается, что биологическая специфика видов, в особенности такие ее черты, как морфобиологическая стабильность, конкурентные и трофические отношения, уровень внутривидовой изменчивости, популяционная структура, взаимодействие с хищниками и репродуктивные особенности, во многом обусловлена их принадлежностью к определенной географической зоне, к абиотическим и биотическим условиям которой они и приспособлены. Более того, у видов составляющих фаунистический комплекс, независимо от их таксономической принадлежности, обнаруживается ряд общих закономерностей, позволяющих четко дифференцировать их по географическим регионам. Следовательно, зоогеографический подход, или в более широком понимании биогеографический, допустимо рассматривать как ключевой в анализе биологических особенностей конкретных видов в регионах. Сравнительный анализ особенностей и свойств видов различных фаунистических комплексов позволяет решать не только задачи чисто детерминационного плана, но и рассматривать ряд теоретических вопросов, затрагивающих проблему взаимосвязи и доминирующей роли трех основных комплексов факторов, определяющих облик и специфику видов крупных географических областей: экологического, филогенетического, истории и перспектив расселения.

Следует сразу заметить, что исходя из обозначенной проблемы, мы сознательно избегаем теоретических и методических несовершенств и недостатков концепции фаунистических комплексов (Сычевская, 1983). При такой постановке задачи существенное значение приобретает выбор адекватного методологического подхода и методов исследования.

В современной концепции макрогеографического распределения видов особо подчеркивается значение экологического метода, как имеющего наибольшие перспективы (Никольский, 1956). Аналогичны в этом отношении также взгляды Л. Круаза, предлагавшего решать биогеографические проблемы путем анализа закономерностей формирования ареалов и развившего представления о биоте как целостной совокупности морфологически и географически определенных таксонов (Grehan, 1988). Сущность экологического метода заключается в сравнительном анализе внутри- и межвидовой фенотипической изменчивости прежде всего

морфологических, а также ряда физиологических и этологических признаков (Pianka, 1981).

Формирование таких фундаментальных положений биологии, как концепции экологической ниши и адаптивной нормы, основной теоремы естественного отбора Р. Фишера и закона красной королевы Л. Ван-Валена, позволили вплотную приблизиться к пониманию механизмов формирования фенотипической униформности и своеобразия видов, населяющих конкретные биогеографические регионы. Основу всех этих построений составляет тезис о связи диапазона среды с уровнем фенотипической изменчивости (Шварц, 1980; Северцов, 1988) и представления о соотношении величин внутривидовой и индивидуальной изменчивости как механизма, обуславливающего специализированность вида (Roughgarden, 1973). В результате была выдвинута гипотеза о связи изменчивости с шириной ниши (Soule, Stewart, 1970), постулирующая большую фенотипическую и морфологическую изменчивость неспециализированных видов, имеющих широкие ниши, чем специализированных видов с узкой нишей. Данная гипотеза, а также математически обоснованные М. Смитом и Н. Стенсетом следствия из закона красной королевы — 1) протекание градуалистической эволюции в насыщенных видах экосистемах и возможность пунктуалистической — в обедненных; 2) доминирование биотических факторов в насыщенных экосистемах и абиотических в обедненных (Stenseth, 1987) — как раз и обусловили создание современной основы представлений о закономерностях распределения видов в масштабе крупных географических областей и формировании фаун с позиций признания адаптивного значения широкой фенотипической изменчивости.

В связи с особой значимостью для биогеографических проблем вопросов видообразования, филогении и истории расселения существенно возрастают требования к выбору адекватной системы используемых в анализе признаков. При этом на первый план выходят такие требования, как дискретность, повторяемость и относительная историческая стабильность. В наибольшей степени им соответствуют признаки с высокой степенью наследственной обусловленности. Установление факта широкого распространения внутривидового наследственного полиморфизма (Ford, 1975) особенно после начала активного использования электрофоретического метода разделения белков, позволившего непосредственно анализировать изменчивость отдельных генов (Levontin, 1978; Ayala, Kiger, 1988) позволило не только значительно расширить объем исследований, но и повысить их точность. К настоящему времени изучено более 3000 видов животных и растений (Nevo, 1978; Nevo et al., 1984), при этом только по структурным генетическим локусам доля полиморфных локусов составляет порядка 30 %, а уровень гетерозиготности — около 8 % (Selander, 1976; Levontin, 1978). В том числе изучено более 150 видов рыб (Кирпичников, 1987). В основном анализ генетической изменчивости нашел свое применение в области популяционной биологии (популяционная

генетика), систематики и филогении близкородственных видов, тогда как в области биогеографии он практически не использовался. Хотя существует раздел популяционной генетики, называемый геногеографией, он посвящен прежде всего анализу распределения аллельных вариантов гена в различных географических точках ареала, занимаемого видом (Генетика..., 1977), и по существу не затрагивает биогеографических проблем, в частности таких, как вскрытие особенностей генофонда, распределение генов и формирование генетической структуры фаунистических комплексов.

Основы представлений о географических особенностях распределения генов (или генетической биогеографии) были заложены и весьма детально проанализированы Н. И. Вавиловым (1987а, 1987б) в учении о центрах происхождения культурных растений. Из составленной им схемы географического изменения генов, отразившей процесс «убывания доминантов от центров к периферии распространения», привлекают внимание выводы, позволяющие выработать методологический подход к проблемам генетической биогеографии. Говоря о процессе снижения доминантности и соответствующего высвобождения рецессивных генов, Н. И. Вавилов не вкладывает в понятие рецессивных мутаций, рецессивных форм непременно утери генов, а наоборот характеризует их как результат соответствующих качественных изменений исходных генов (явление множественных аллеломорф). В современной терминологической интерпретации схема Н. И. Вавилова выглядит следующим образом: по мере удаления от центра происхождения идет процесс сокращения структурного генетического разнообразия с утратой части исходных структурных генов, увеличения уровня аллельной изменчивости оставшихся структурных генов и нарастания внутривидового полиморфизма. Вторым интересующим нас моментом является оценка Н. И. Вавиловым роли среды в географическом распределении генов. По его мнению, описанная схема реализуется вследствие действия двух основных механизмов: географической изоляции (средство защиты от интегрирующего действия генных потоков) и детерминирующего характера условий окружающей среды посредством естественного отбора элиминирующих доминантные формы и высвобождающих рецессивные. И, наконец, третий момент — установление «соответствия определенных географических областей и определенных признаков, соответствующих до некоторой степени системам генов».

Таким образом, проведение сравнительного изучения фаун биогеографических областей путем анализа генетической изменчивости (в частности на основе электрофоретических данных) составляющих их видов, исходя из принципов эволюционно-географической схемы Н. И. Вавилова, и выявление соответствующих механизмов ее формирования в рамках основных гипотез и принципов экологического подхода должно позволить не только охарактеризовать наличие или отсутствие генетической дифференциации фаунистических комплексов, направленность и выраженность

различий, но и определить основные тенденции экологии и эволюции как отдельных видов, так и в целом фаун. Вскрытие принципов, по которым формируются особенности распределения видов в масштабе крупных географических областей, создаст возможность существенно расширить наши представления о закономерностях адаптивных стратегий видов в колеблющихся условиях среды.

По существу, поднятые вопросы можно представить в следующем виде: насколько глубоко выявляемая экологическая обусловленность микро- и макрогеографического распределения видов затрагивает их биологическую сущность, в частности наследственную составляющую? Ведь от этого во многом зависит не только степень устойчивости механизмов распределения, но и в значительной мере их достоверность. С точки зрения теории адаптации вполне вероятно, что генетический полиморфизм связан с гетерогенностью, или мозаичностью среды (Levine, 1953; Levins, 1968). Анализ этой связи привел к созданию двух альтернативных точек зрения. 1) Виды, занимающие более широкий диапазон среды, обладающие большими процветающими популяциями (или иначе виды-генералисты), имеют более высокие значения уровня генетической изменчивости, выраженные в доле полиморфизма и средней гетерозиготности (Ohn, 1973; Nevo et al., 1984). 2) Существенных различий в уровнях генетической изменчивости у видов с широкими и узкими средовыми диапазонами нет и зачастую более высокая доля полиморфизма и гетерозиготность у специализированных видов, что в целом обусловлено нейтральным характером мутационных замен и порождаемого ими биохимического полиморфизма (Kituiga, 1985). Приведем несколько конкретных примеров.

В работах П. Смита и Й. Фуджо (Smith, Fujio, 1982) рассмотрены особенности генетической изменчивости ихтиофауны при распределении мирового океана. Им удалось установить, что виды каждой зоны мирового океана как широтно-климатической, так и батипелагальной характеризуются вполне определенными уровнями генетической изменчивости, с более высоким в условиях специализации, и низким — в условиях генерализации (вторая точка зрения). Исследования Э. Нево (Nevo, 1978), проведенные по 237 видам растений и животных (из них 138 позвоночных), свидетельствуют в пользу первой точки зрения и в целом в пользу общей теории Суле и Стюарта о связи изменчивости с шириной ниши. П. Смит и Й. Фуджо (Smith, Fujio, 1982) пытаются объяснить противоречие своего вывода с данными Э. Нево различиями в методиках по определению специализированности видов, приводя ряд конкретных примеров, когда одни и те же виды у Нево были представлены как генералисты, а у них, как специалисты, или наоборот. Тем не менее все последующие данные Нево с соавторами (Nevo et al., 1984) уже на материале 1111 видов аргументированно подтвердили справедливость именно его выводов, а последняя по времени работа, выполненная по 21 виду растений

и животных, обитающих в специфических в историческом, биогеографическом и геоклиматическом плане условиях пустыни Негев, позволила в деталях продемонстрировать высокую достоверность именно селективной природы аллельной изменчивости и универсальность ее выражения у различных в филогенетическом и таксономическом отношениях видов по уровням значений доли полиморфизма и средней гетерозиготности (Nevo, Beiles, 1988). Однако все эти подтверждения по-прежнему не могут снять остроту споров сторонников селективизма и нейтрализма. Предпринимаются отдельные попытки примирить эти две точки зрения, например путем анализа связи конкретных аллозимов, или уровней изменчивости с конкретными адаптивными способностями, и сходства или различия тенденции генетических и экологических изменений (Маршковский, 1978). Хотя, на наш взгляд, такого рода попытки отражают стремление избавиться от конкретных данных, резко повысив уровень интегративности при сравнениях. Д. Хеджкок и К. Нельсон (Hedgecock, Nelson, 1981), проанализировав совокупность работ по анализу связи генетической изменчивости с экологическими особенностями, выделили три их основных недостатка: 1) число локусов часто слишком мало, во многих случаях рассматривается только один локус; 2) в тех случаях, когда рассматривалось большое число локусов, приводятся лишь суммарные оценки уровня генетической изменчивости; 3) сравниваемые виды зачастую относятся к разным таксономическим группам. К этому можно добавить, что, исходя из базовых экологических концепций относительно изменчивости и представлений Н. И. Вавилова, необходимо особо выделить такой недостаток, как фактически исключительное оперирование авторами в качестве единственных показателей уровня генетической изменчивости — долями полиморфизма и гетерозиготностью при игнорировании структурного разнообразия изоферментов и анализа регуляторных эффектов.

Вместе с тем возрождение идеи сальтационного видообразования в рамках эволюционной концепции прерывистого равновесия (Brooks, 1983; Augros, Stanciu, 1987; Foutdevila, 1987) и глубокая разработка вопросов молекулярной эволюции (Ohno, 1973) позволили установить, что наиболее существенную эволюционную роль (если не основную) имеют геномные перестройки типа дупликаций как тандемных, возникающих на основе локального самокопирования генов, так и образуемых за счет полиплоидизации. Причем наибольшую значимость этот процесс имеет в отношении генов, не обладающих полиморфизмом и, следовательно, более нагруженных свойствами видовой специфичности (Алтухов, 1989). По крайней мере у диплоидных организмов, если придерживаться представлений Х. Карсона (Carson, 1982), можно выделить две системы генетической изменчивости: «открытую» и «закрытую». Первая представляет собой традиционно используемый в анализах полиморфизм различных типов (внутривидовая изменчивость), вторая — стабилизированные комплексы генов. При

этом, если изменения в первой системе не имеют существенного эволюционного и филогенетического значения, то во второй — ведут либо к ликвидации вида, либо к эволюционному качественному скачку. Во многом эти представления близки к взглядам Н. И. Вавилова, различавшего базовые (исходные) структурные гены, сохраняющиеся неизменными и аллеломорфную изменчивость.

Изменения, затрагивающие эту базовую, «закрытую», мономорфную часть генома, прежде всего путем дупликаций, по мнению ряда авторов, непосредственно связаны не только с процессом видообразования, но и приспособленностью, адаптогенезом в процессе эволюции, в частности в определении таких базовых параметров, как специализированность (Hinegardner, Rosen, 1972) и расселение, ареальная экспансия генов, в случае, когда внутривидовой потенциал исчерпан (Potts, Reid, 1988).

Не меньшее значение имеет и изменчивость, обусловленная действием генов-регуляторов. Хотя до сих пор в основном им отводилась роль поддержания внутривидового гомеостаза и формирования локальных адаптивных ответов, имеются сведения об их высокой роли в процессах видовой дифференциации и связи с масштабными средовыми колебаниями (Verheyen et al., 1985).

Поиск путей решения проблемы связи экологических и генетических параметров на макрогеографическом уровне в масштабе зоогеографических областей имеет ряд принципиальных достоинств: по анализируемому материалу и действующим факторам как экологической (климат, география, биотическое окружение), так и неэкологической (история происхождения и история расселения) природы.

С учетом недостатков и преимуществ макрогеографического подхода наше исследование исходило из следующих основных принципов: ведение параллельного анализа аллельной изменчивости, межвидового структурного разнообразия гомологических изоферментов и регуляторных эффектов на материале сравнения фаунистических комплексов конкретных зоогеографических регионов и желательно в рамках одной таксономической единицы, однако, с тем условием, чтобы составляющие ее виды были не только многочисленны, но и обладали существенной экологической и морфобиологической разнокачественностью. Такой группой в условиях пресных водоемов бывшего СССР является семейство карповых рыб.

В пользу выбора данного семейства свидетельствует не только соответствие изложенным выше условиям, но и исключительно пресноводный характер как по происхождению, так и по становлению и современному состоянию (Берг, 1948). Карповые, доминирующая группа пресноводных рыб Евразии, составляют на территории бывшего СССР почти половину всех видов (122 из 301) и самое представительное по числу видов семейство. Представления о зоогеографическом разделении пресноводных рыб, в том числе карповых, разработаны весьма основательно (Берг, 1909, 1949;

Никольский, 1956). Они показывают, что для решения поднятых нами вопросов наиболее целесообразен сравнительный анализ ихтиофауны Голарктической (I—IV) и Амурской Переходной областей (V). В Голарктике это виды, населяющие Невский округ Балтийской провинции (1), Черноморский и Каспийский округа Понто-Каспийско-Аральской провинции (2) Средиземноморской

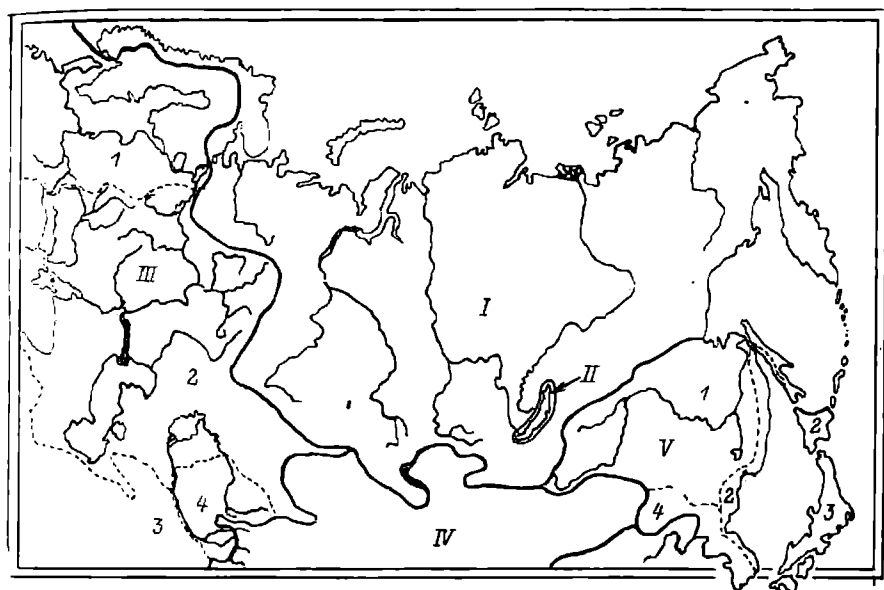


Рис. 88. Карта-схема зоогеографического деления СССР по ихтиофауне (по: Берг, 1949).

подобласти (III) (далее условно обозначаемые как европейские виды, европейская фауна), а в Амурской Переходной области — виды Амурского округа (I) (амурские виды, амурская фауна) (рис. 88). И в том и в другом регионе карповые составляют основу рыбного населения пресных водоемов различного типа (реки, ручьи, озера, водохранилища) как по числу видов, так и по численности, что подтверждается их несомненным доминированием в рыбопромысловых уловах. Фауны карповых обеих областей различаются как в историческом прошлом, так и в настоящее время по уровню видового разнообразия и систематической принадлежности. В европейской фауне насчитывается порядка 40 видов 20 родов, а в амурской — 51 вид 31 рода (Берг, 1949).

Карповые более или менее четко делятся на 2 большие группы (Никольский, 1950, 1955, 1956). К первой ветви (*Leuciscina*), характеризующейся однорядными или двурядными глоточными зубами, отсутствием усиков и колючки в *D* (даже если колючка

имеется, то она гладкая), относятся ельцы, плотва, голяны, леши, подусты и другие, ко второй (*Cyprinina*) — виды с обычно трехрядными зубами, часто зазубренной колючкой в *D*, с наличием

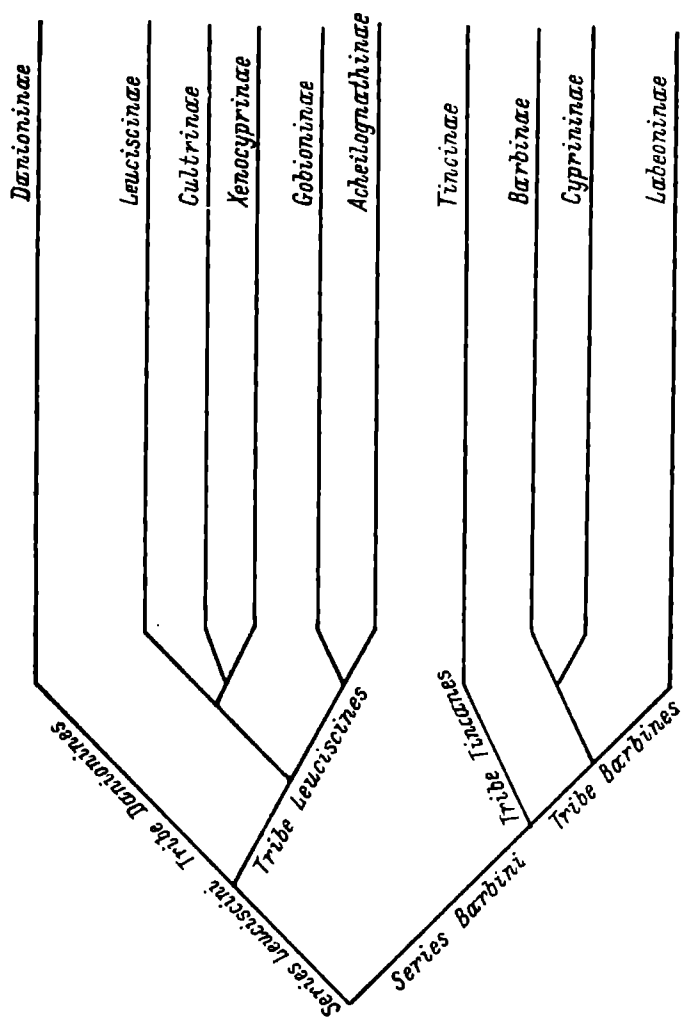


Рис. 89. Филогенетическая схема подсемейств семейства *Cyprinidae* (по: Chen Xiang-lin, 1984).

усиков — усачи, пескари, маринки, сазан и др. Долговременная полемика была развернута относительно справедливости включения в ту или другую группу подсемейств *Tincinae*, *Hypophthalmichthinae*, *Cultrinae*, *Acheilognathinae* (Богуцкая, 1988). Нами в качестве базовой избрана система (рис. 89), предложенная Чен Ксанг-лин с соавторами (Chen Xiang-lin et al., 1984).

Для Европы доминирующими являются виды группы (или серии по Чен Ксианг-лин) *Leuciscina*. Группа же *Cyprinina* представлена рядом видов рода *Barbus* и по одному виду *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*. Для Амурской области в целом также характерно преобладание группы *Leuciscina*, однако, в отличие от Европы, где по числу видов резко доминирует подсемейство *Leuciscinae*, в амурской фауне доминирующее подсемейство выделить затруднительно. Для нее характерно и гораздо большее число подсемейств, отсутствующих в Европе, например *Cultrinae*, *Hypophthalmichthinae*, *Xenocyprininae*.

Систематическая характеристика согласуется с имеющимися представлениями об истории расселения карповых и закономерностях формирования фаун Европы и Амурской области.

Прежде всего необходимо отметить более близкое территориальное положение Амурской области к предполагаемому центру происхождения карповых в междуречье великих рек Юго-Восточной Азии. В ихтиофауне бассейна Амура 49,3 % составляют виды китайского равнинного комплекса, 19 % приходится на долю видов бореального комплекса, 11 % — древнего верхнетретичного и 6 и 5 % соответственно на долю арктического пресноводного и индийского (Никольский, 1956). Л. С. Берг (1909) характеризует фауну Амурской провинции как в значительной мере реликтовую именно благодаря сравнительному обилию видов, сохранившихся с доледникового периода. К ним относятся горчаки, амурский сазан, плоскоголовый амурский жерех. Но основу ихтиофауны провинции составляют китайские виды. Современная фауна Амурской области объединяет элементы китайской и постледниковой европейской фаун (сибирские вселенцы) с остатками автохтонной (доледниковой) фауны, с количественным тяготением к фауне Юго-Восточной Азии за счет преобладания видов китайской фауны, так как в прошлом связь Амурской области с южными районами в отличие от северо-западных территорий не прерывалась по геоклиматическим причинам.

Европейская фауна также состоит из представителей различных фаунистических комплексов. Однако под действием мощных геоклиматических преобразований в четвертичном периоде (глобальные оледенения) разнообразие видов здесь в значительной мере утрачено. По существу из элементов древней верхнетретичной фауны сохранились только горчак и европейский сазан. В основном среди европейских карповых преобладают бореальные виды, расселявшиеся по территории Средиземноморской подобласти по мере отступления ледникового покрова с последующей экспансией на территорию Сибири (Берг, 1949; Яковлев, 1961, 1962).

Рассматривая взаимосвязь европейской и амурской фаун необходимо выделить два основных момента: исходное единство представителей древней верхнетретичной фауны и вторичную интеграцию, обусловленную обменом видами позднего бореального комплекса, в процессе повторного заселения территории Сибири (*Leuciscus waleckii*). В целом же основная составляющая амур-

ской фауны (виды китайского комплекса) ни сами, ни, по всей видимости, их близкие предки никогда не были представлены в водоемах Европы. Наличие сходных биологических типов относят за счет конвергенции (Никольский, 1956).

В третичном периоде с момента замыкания гималайской геосинклинали территорию Европы можно охарактеризовать как постоянно подвергающуюся мощным ледниковым воздействиям с соответствующими межледниковыми периодами, во время которых значительные территории оказывались покрытыми громадными приледниковыми озерами-морями одновременно с трансгрессиями Черного и Каспийского морей (Линдберг, 1972). Все это привело не только к существенному обеднению доледниковой фауны карповых, но и способствовало формированию нескольких вселенческих волн, в основном соответствующих периодам таяния ледников. Существование приледниковых озер-морей, занимавших значительные пространства в широтном отношении, а также далеко простиравшиеся на север трансгрессии южных морей во многом обусловили территориальное своеобразие ареалов карповых Европы: не столько их размеры, сколько широтная протяженность и разнообразие водоемов по гидрологическим характеристикам (равнинные и горные реки, озера, опресненные участки морей).

По общему мнению (Никольский, 1956; Линдберг, 1972), в указанный исторический период бассейн Амура практически не затрагивался оледенениями и на территории Амурской области не возникало водных систем, аналогичных приледниковым озерам-морям. Предположения Г. У. Линдберга (1955) о существенном влиянии в четвертичное время предпоследней трансгрессии моря на фауну рыб равнинной части Амура (вплоть до ее полной гибели) оспаривается Г. В. Никольским (1956), в том числе на основании палеонтологических данных (Lu Suan Tун, 1954) как маловероятное. Позднее Г. У. Линдберг (1972) частично соглашается с этим мнением, допуская, что часть фауны сохранялась, находя убежище в верховьях рек Амурского бассейна. В целом же геоклиматическое состояние Амурской области можно характеризовать как исторически достаточно гомогенное и устойчивое с меньшим влиянием макросредовых параметров на формирование фауны. Для представителей амурской фауны, в особенности китайских видов, характерны высокие уровни специализации в отношении таких параметров, как содержание кислорода, наличие и характер пищи (Берг, 1909; Таранец, 1938; Крыжановский, 1948, 1949; Никольский, 1956). Специализированность выражается также при выборе субстрата для икрометания, в миграционных особенностях. Обилие видов амурской фауны на сравнительно небольшой территории, далеко не тропическое разнообразие экологических условий и ресурсов, большой пресс хищников обуславливает также высокий уровень прежде всего межвидовой конкуренции. Придерживаясь современной экологической интерпретации (Рипанка, 1981) можно заключить, что для видов сравнительно

молодой и бедной европейской фауны характерна адаптивная стратегия *r*-типа, а для видов исторически устойчивой богатой и разнообразной амурской фауны — *K*-типа. Виды этих областей представляют собой два четко экологически и геоклиматически различающихся блока, что позволяет, проведя сравнение по наследственным параметрам, установить не только их основные генетические особенности, но и определить наличие или отсутствие связи экологических и генетических показателей, оценив ее характер и направленность.

Для того чтобы в максимально большей мере избавиться от такого недостатка сравнений, как принадлежность не только к различным таксономическим, но и систематическим группам, мы сочли целесообразным проводить процедуру генетического сопоставления данных блоков на материале видов карповых рыб в пределах одной таксономической группы подсемейств *Leuciscina*, обеспечив, однако, достаточно репрезентативные выборки основных подсемейств этой группы на территории обеих зоогеографических областей.

Сравнительный анализ осуществляли на материале 15 европейских и 17 амурских видов карповых группы *Leuciscina* по 8—9 структурным и 2 регуляторным генам, кодирующим мышечные изоферменты лактатдегидрогенезы (ЛДГ), малик-энзима (МЭ), β -нафтилацетат — зависимой эстеразы (β -ЭСТ) и пероксидазы (ПО) (табл. 67). В оценках традиционных интегративных показателей уровня генетической изменчивости (доля полиморфизма и средняя гетерозиготность) использовались только виды, проанализированные по полному набору локусов. При этом в полном соответствии с экологической гипотезой более высоким уровень изменчивости оказался у европейских видов по сравнению с амурскими:

	„Европа“	„Амур“
Число видов	11	16
Число локусов	10	10
на вид (размах)	(10—11)	(10—11)
<i>P</i> , %	13,6	8,7
<i>H</i>	0,08	0,05

Примечание. Здесь и в табл. 67, 68 *P* — доля полиморфизма, *H* — средняя гетерозиготность.

Учитывая, что европейская фауна в этом сравнении представлена исключительно видами своего основного доминирующего подсемейства *Leuciscinae*, тогда как амурская — 6 подсемействами, целесообразно провести также сопоставление подсемейств по уровню генетической изменчивости. Полученный результат (табл. 68) убеждает в отсутствии сколь-либо значимой дифференциации подсемейств по доле полиморфизма и средней гетерозиготности, тем самым повышая достоверность и закономерность фаунистических различий.

Таблица 67

Список видов и аллозимная изменчивость карповых рыб, использованных

Вид		Место сбора	Количество, экз.		
русское название	латинское название			ЛДГ-А	ЛДГ-В
Европейские					
Подсемейство					
Елец	<i>L. leuciscus</i> L.	Киевское вдхр., р. Днепр	40	М	М
Язь	<i>Leuciscus idus</i> L.	Рыбинское вдхр., р. Волга, озера Литвы	38	М	М
Плотва	<i>Rutilus rutilus</i> L.	То же	120	М	П (2)
Синец	<i>A. ballerus</i> L.	Рыбинское вдхр., р. Волга	80	М	М
Лещ	<i>Abramis brama</i> L.	То же	200	М	М
Густера	<i>Blicca bjoerkna</i> L.	"	48	М	М
Чехонь	<i>Pelecus cultratus</i> L.	"	30	М	М
Уклея	<i>Alburnus alburnus</i>	"	80	М	М
Вырезуб	<i>R. frisii</i> Nord.	Днестровское вдхр., р. Днестр	4	—	—
Белоглазка	<i>A. sapa</i> Pel.	То же	40	—	—
Рыбец	<i>Vimba vimba</i> L.	"	40	—	—
Красноперка	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L.	Озера Литвы, Кременчугское вдхр., р. Днепр	40	М	М
Русская быстрянка	<i>Alburnoides bipunctatus rossicus</i> Berg.	Р. Тиса (Виноградовский район)	40,	—	—
Жерех	<i>Aspius aspius</i> L.	Р. Неман (среднее течение), Каневское вдхр., р. Днепр, Днестровское вдхр., р. Днестр	80	М	М
Подсемейство					
Горчак	<i>Rhodeus sericeus amarus</i> Bloch	Р. Москва	5	—	—
Амурские					
Подсемейство					
Амурский чебак	<i>Leuciscus waleckii</i> Dyb.	Р. Амур (среднее течение)	62	М	М
Амурский плоскоголовый жерех	<i>Pseudaspius leptcephalus</i> Pal.	Р. Амур (среднее течение), оз. Хаванда	45	М	М
Амурский голянь	<i>Phoxinus lagowskii</i> Dyb.	Оз. Удиль	25	—	—

в сравнительном анализе Голарктической и Амурской переходной областей

Структурные гены							Регуляторные гены		Общее число ло- кусов	Р, %	Н
МЭ-1	МЭ-2	β-ЭСТ-1	β-ЭСТ-2	β-ЭСТ-3	ПО-А	ПО-А'	β-ЭСТ-2	ПО-А			

ВИДЫ

Leuciscinae

М	П (2)	М	М	М	М	—	П (2)	М	10	20,0	0,09
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,0	0,00
М	П (2)	П (5)	П (3)	П (4)	П (2)	—	М	М	10	60,0	0,34
М	М	М	П (2)	М	П (2)	—	М	М	10	20,0	0,12
М	М	М	П (2)	М	П (3)	—	М	М	10	20,0	0,11
М	П (2)	М	П (2)	М	М	—	М	М	10	20,0	0,12
М	М	М	М	М	П (2)	—	М	М	10	10,0	0,04
М	М	М	М	М	М	М	М	М	11	0,0	0,00
—	—	—	—	—	П (2)	—	—	М	2	—	—
—	—	—	—	—	П (2)	—	—	М	2	—	—
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,00	0,00
—	—	—	—	—	М	—	—	П (2)	2	—	—
М	М	М	М	М	М	М	М	М	11	0,0	0,00

Acheilognathinae

—	—	—	—	—	М	—	—	М	2	—	—
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

ВИДЫ

Leuciscinae

М	П (3)	М	П (2)	М	М	—	М	М	10	20,0	0,11
М	М	М	М	М	М	М	М	М	11	0,0	0,00
—	—	—	—	—	М	—	—	М	2	—	—

Вид		Место сбора	Количество, экз.		
русское название	латинское название			ЛДГ-А	ЛДГ-В

Подсемейство

Горбушка	<i>Erythroculter oxycephalus</i> Bleek.	Оз. Ханка	37	М	П (2)
Верхогляд	<i>E. erythropterus</i> Basil.	Р. Амур (среднее течение)	39	М	П (2)
Белый амур-ский лещ	<i>Parabramis peki-neusis</i> Basil.	То же	5	М	М
Монгольский краснопёр	<i>E. mongolicus</i> Basil.	Оз. Хаванда, р. Амур (среднее течение)	40	М	М
Востробрюшка	<i>Hemiculter leucisculus</i> Basil.	Р. Амур (среднее течение), оз. Ханка	56	М	М

Подсемейство

Конь-губарь	<i>Hemibarbus labeo</i> Pal.	Оз. Ханка	32	М	М
Конь пятни-стый	<i>H. maculatus</i> Bleek.	Оз. Удиль	60	М	М
Пескарь-лень	<i>Sarcochilichthys sinensis lacustris</i> Dyb.	Р. Амур (среднее течение), оз. Болонь	16	М	М
Пескарь-губач Черского	<i>Chilogobio czerskii</i> Berg.	Оз. Ханка	2	М	М
Китайский ящерный пескарь	<i>Saurogobio dabryi</i> Bleek.	То же	36	М	М

Подсемейство

Желтоперка	<i>Xenocypris makrolepis</i> Bleek.	Р. Амур (среднее течение)	28	М	М
------------	-------------------------------------	---------------------------	----	---	---

Подсемейство

Амурский горчак	<i>Rhodeus sericeus</i>	Оз. Удиль	35	М	М
Ханкайский горчак	<i>Acanthorhodeus chankaensis</i>	Оз. Ханка	40	М	М

Подсемейство

Толстолобик	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> Val.	Оз. Болонь	8	М	М
-------------	---	------------	---	---	---

Примечания. 1. М — мономорфный; П — полиморфный, в скобках ный локус у данного вида не анализировался.

Структурные гены							Регуляторные гены		Общее число ло- кусов	P, %	\bar{H}	
МЭ-1	МЭ-2	β-ЭСТ-1	β-ЭСТ-2	β-ЭСТ-3	ПО-А	ПО-А'	β-ЭСТ-2	ПО-А				
Cultrinae												
М	М	М	М	М	М	—	М	Π (2)	10	20,0	0,05	
М	Π (2)	М	Π (2)	М	М	—	М	М	10	30,0	0,14	
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,0	0,00	
М	Π (3)	М	М	М	М	—	М	М	10	10,0	0,06	
М	Π (2)	М	Π (2)	М	М	—	М	М	10	20,0	0,09	
Gobioninae												
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,0	0,00	
М	М	М	Π (2)	М	М	—	М	М	10	10,0	0,05	
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,0	0,00	
—	—	—	—	—	М	—	—	М	4	0,0	0,00	
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,0	0,00	
Xenocyprinae												
М	Π (2)	М	Π (2)	М	М	—	М	М	10	20,0	0,12	
Acheilognathinae												
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,0	0,00	
М	М	М	Π (2)	М	М	—	М	М	10	10,0	0,06	
Hypophthalmichthinae												
М	М	М	М	М	М	—	М	М	10	0,0	0,00	

указано количество аллелей по данному локусу; 2. Прочерк означает, что дан-

Таблица 68

Параметры аллозимной изменчивости в подсемействах группы *Leuciscina*

Подсемейство	Число видов	Число локусов на вид (размах)	P, %	\bar{H}
Leuciscinae	12	10 (0,0—60,0)	14,2	0,08
Cultrinae	5	10 (0,0—30,0)	14,0	0,07
Gobioninae	4	10 (0,0—10,0)	2,5	0,01
Acheilognathinae	2	10 (0,0—10,0)	5,0	0,03
Xenocyprinae*	1	10	20,0	0,12
Hypophthalmichthinae*	1	10	0,0	0,00

* Данные носят чисто информативный характер.

Однако данные по внутривидовой аллозимной изменчивости не могут служить достаточно надежным показателем при оценках закономерностей генетического процесса и особенностей экологически разнородных групп видов. Они должны быть дополнены анализом структурных и регуляторных особенностей анализируемых изоферментов с целью оценки межвидового разнообразия фаунистических комплексов по данным параметрам. Выделение структурных вариантов (типов) изоферментов выполнено по показателям относительной электрофоретической подвижности и по числу полос. Гетерозиготные фенотипы у полиморфных по структурным генам видов принимались во внимание, но в анализ вводились только гомозиготные. Варианты регистрировались, если различия между ними были сопоставимы или превышали соответствующие аллельные различия по данному изоферменту (рис. 90).

Межвидовое разнообразие регуляторной природы устанавливали по числу вариантов у аналогичных изоферментов, обладающих структурным сходством у разных видов, но различающихся по экспрессии отдельных электрофоретических зон, кодируемых определенным структурным геном (рис. 91). Как известно, различия в экспрессии обычно связываются с действием соответствующего гена-регулятора (Генетика. . ., 1977; Sengbush, 1982).

При сравнении структурных особенностей и оценке регуляторных вариантов сравнительный анализ осуществлялся отдельно по каждому из 4 использованных изоферментов, так как в отличие от аллельной изменчивости, посящей внутривидовой характер, в данном случае речь идет исключительно о межвидовой изменчивости и, следовательно, корректным является анализ, осуществляемый на гомологичных признаках.

По указанным параметрам для обеспечения чистоты анализа также было проведено не только зоогеографическое сравнение (табл. 69), но и сравнение подсемейств (табл. 70). Видно, что

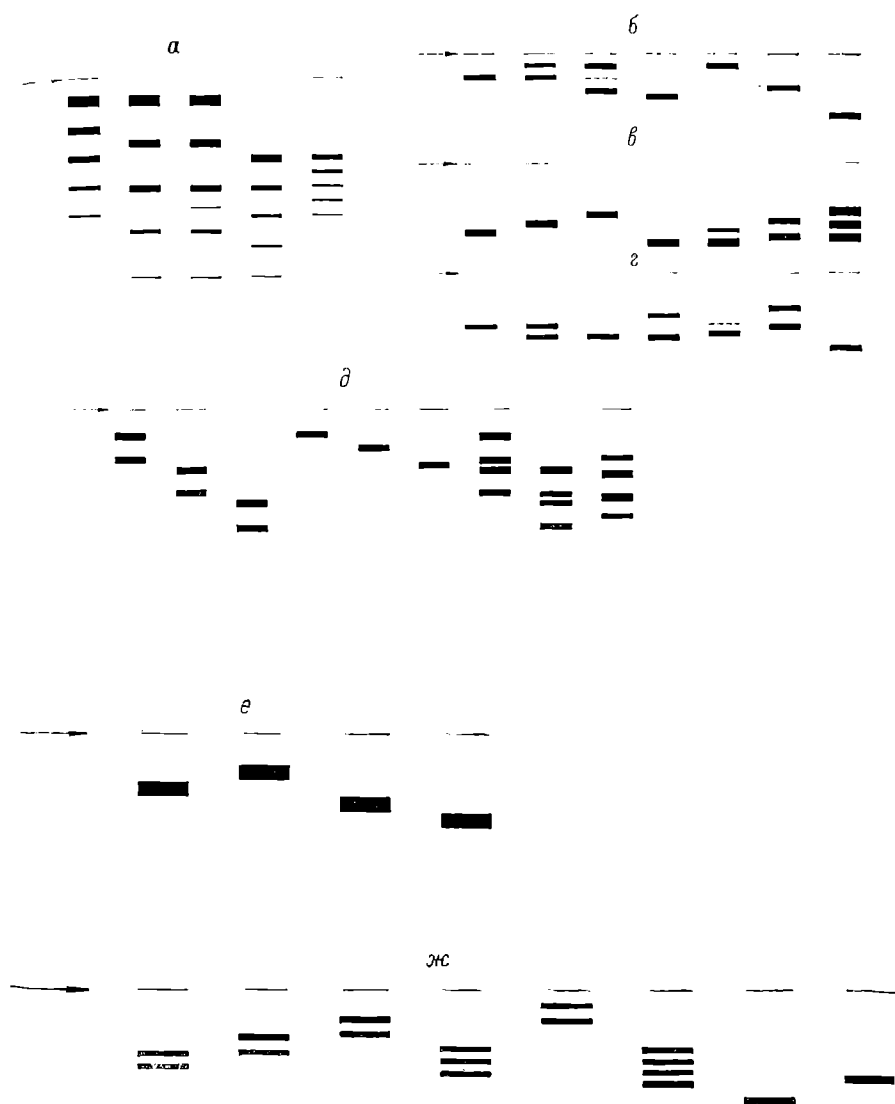


Рис. 90. Основные структурные типы изоферментов карповых рыб.
а — ЛДГ; *б* — β — ЭСТ-1, *в* — β — ЭСТ-2, *г* — β — ЭСТ-3; *д* — По; *е* — МЭ-1, *ж* — МЭ-2.

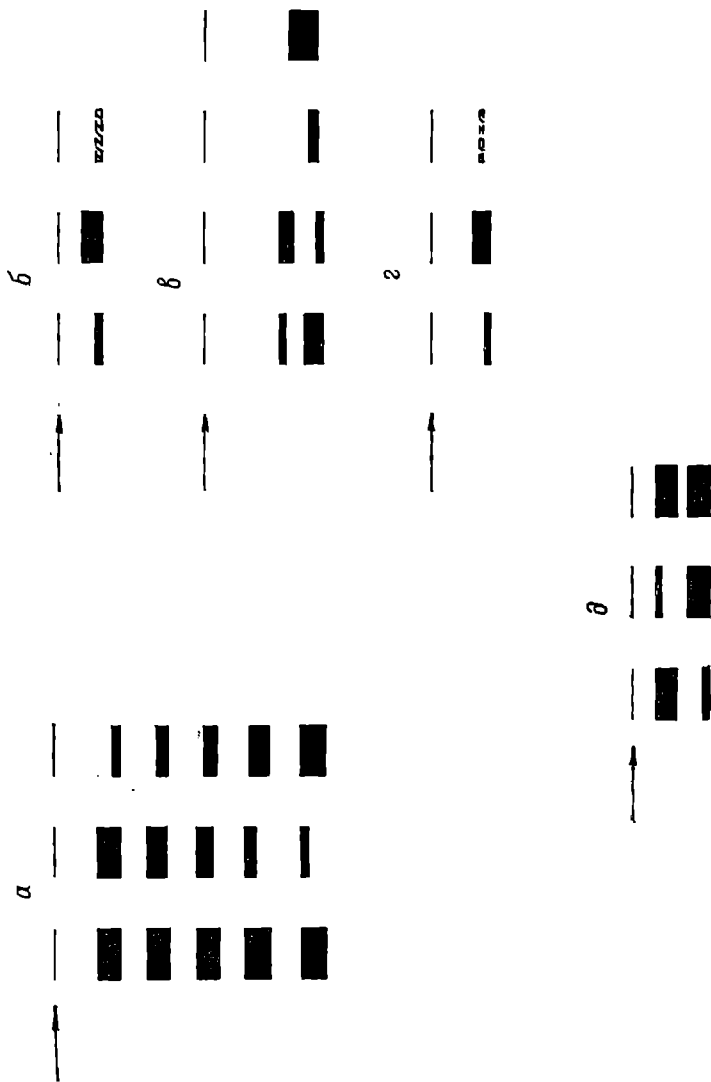


Рис. 91. Основные регуляторные типы изоферментов карповых рыб.
 а — ЛДГ; б — β — ЭСТ-1; в — β — ЭСТ-2; г — β — ЭСТ-3; д — По (по локусам
 МЭ регуляторные эффекты не обнаружены).

Таблица 69

Межвидовое разнообразие по структуре и экспрессии изоферментов карповых группы *Leuciscina* двух зоогеографических регионов

Зоогеографический регион	Изофермент	Число видов	Структурный вариант		Регуляторный вариант	
			п	μ	п	μ
„Европа“	ЛДГ	10	3	2,13	2	1,61
	МЭ-1	10	2	1,80	—	—
	МЭ-2	10	4	3,17	—	—
	β-ЭСТ-1	10	6	3,96	2	1,80
	β-ЭСТ-2	10	6	5,48	4	3,10
	β-ЭСТ-3	10	3	2,76	2	1,61
	ПО	15	8	5,81	3	2,22
\bar{X}		10,7	4,3	3,59	2,4	2,07
„Амур“	ЛДГ	16	4	2,92	3	2,25
	МЭ-1	15	3	2,62	—	—
	МЭ-2	15	6	5,62	—	—
	β-ЭСТ-1	15	5	4,71	3	2,92
	β-ЭСТ-2	15	7	6,25	4	3,06
	β-ЭСТ-3	15	7	6,45	3	2,43
	ПО	17	5	4,37	3	2,59
\bar{X}		15,4	5,6	4,71	2,8	2,65

Примечания. 1. Здесь μ — индекс разнообразия (Животовский, 1979).
2. В случае изоферментов МЭ и β-ЭСТ каждый локус рассмотрен в отдельности, поскольку данные локусы не образуют гибридных изоферментов.

структурное и регуляторное разнообразие увеличиваются, причем весьма существенно у амурской фауны. При сохранении, как и в случае с аллельной изменчивостью, независимости полученных величин от принадлежности сравниваемых видов к подсемействам ни одно из них не обладает исключительным разнообразием, вносящим определяющий вклад в формирование общефаунистической гетерогенности.

Подытоживая все имеющиеся сведения экологического, геоклиматического, таксономического характера и представленные генетические данные, можно сказать, что рассматриваемые фауны демонстрируют вполне определенные эколого-генетические закономерности. Богатая видами, обитающими в однородных геоклиматических условиях, амурская фауна карповых имеет более высокий уровень структурного и регуляторного разнообразия при более низком уровне внутривидовой аллельной изменчивости по сравнению с бедной обитающими в разнородных и нестабильных геоклиматических условиях видами европейской фауны карповых (рис. 92). Помимо этого можно утверждать, что независимо от таксономической принадлежности (во всяком случае в пределах семейства) виды одного зоогеографического региона обладают сходными генетическими чертами. Представленная схема демонстриру-

Таблица 70

Межвидовое разнообразие по структуре и экспрессии изоферментов
в подсемействах карповых группы Leuciscina

Подсемейство	Изофермент	Число видов	Структурный вариант		Регуляторный вариант	
			п	μ	п	μ
Leuciscinae	ЛДГ	12	3	2,19	2	1,54
	МЭ-1	12	2	1,75	—	—
	МЭ-2	12	7	5,83	—	—
	β-ЭСТ-1	12	4	2,99	1	0,00
	β-ЭСТ-2	12	6	5,72	4	3,44
	β-ЭСТ-3	12	4	3,28	2	1,31
	ПО	17	8	6,05	3	2,77
	\bar{X}	12,7	4,9	3,97	2,4	1,81
Cultrinae	ЛДГ	5	1	0,00	1	0,00
	МЭ-1	5	2	1,80	—	—
	МЭ-2	5	4	3,60	—	—
	β-ЭСТ-1	5	3	2,78	2	1,80
	β-ЭСТ-2	5	3	2,90	1	0,00
	β-ЭСТ-3	5	5	5,00	2	1,80
	ПО	5	2	1,80	1	0,00
	\bar{X}	5	2,9	2,55	1,4	0,72
Gobioninae	ЛДГ	5	1	0,00	2	1,80
	МЭ-1	4	2	1,87	—	—
	МЭ-2	4	3	2,91	—	—
	β-ЭСТ-1	4	2	1,87	1	0,00
	β-ЭСТ-2	4	4	4,00	2	1,87
	β-ЭСТ-3	4	3	2,91	1	0,00
	ПО	5	2	1,80	3	2,93
	\bar{X}	4,3	2,4	2,19	1,8	1,32
Acheilognathinae	ЛДГ	2	1	0,00	1	0,00
	МЭ-1	2	1	0,00	—	—
	МЭ-2	2	2	1,99	—	—
	β-ЭСТ-1	2	1	0,00	2	1,99
	β-ЭСТ-2	2	1	0,00	2	1,99
	β-ЭСТ-3	2	1	0,00	1	0,00
	ПО	2	2	1,99	1	0,00
	\bar{X}	2	1,3	0,56	1,4	0,80

ет возможность преодоления односторонности и зачастую неубедительности подхода к анализу связи экологии и изменчивости только с позиций анализа внутривидовой изменчивости. Введение в анализ структурных и регуляторных элементов существенно повышает его качество: позволяет судить не только о влиянии среды на формирование пространственного распределения видов в макрогеографическом масштабе, но и об эволюции крупных систем.

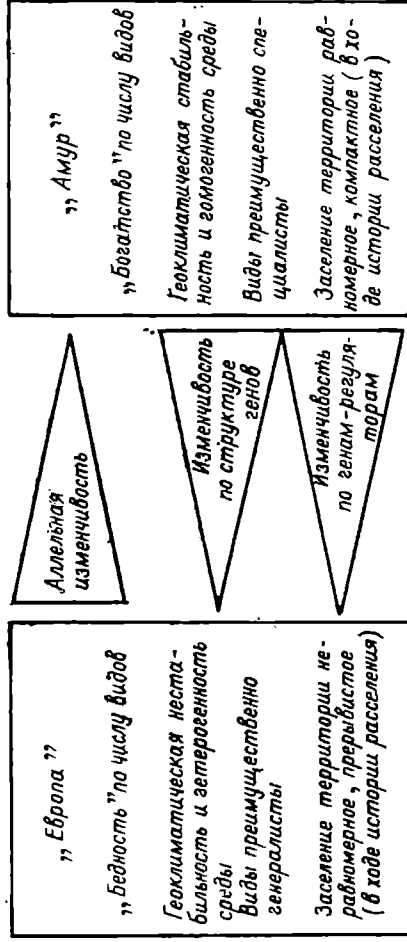


Рис. 92. Характеристики генетической изменчивости у карповых рыб двух зоо-географических областей в зависимости от экологической, исторической и видо-вой специфичности последних.

Условные обозначения: ▷ — указание направ-
ления уменьшения параметров изменчивости

Влияние акклиматизантов на пространственное распределение местных рыб

Саморасселение и акклиматизация рыб, изменение ареалов многих видов, что зачастую связано с направленной и случайной перестройкой ихтиоценозов, в последнее время приняли настолько широкие масштабы, что составляют, по мнению многих исследователей (Elton, 1960; Кудерский, 1972; Николаев, 1979), зоогеографическую проблему.

Процессы, происходящие в водоемах, в результате появления новых видов рыб и других гидробионтов тесно переплетаются с проблемой сукцессионной устойчивости отдельных популяций, изучение которой дает непосредственный выход в экологическое прогнозирование возможных путей изменений качественного и количественного состава населения гидросистем.

Обычно под экологической сукцессией имеется в виду развитие экосистемы, представляющее, по определению Ю. Одума (Odum, 1975), упорядоченный процесс развития сообщества, связанный с изменениями во времени видовой структуры и протекающих в сообществе процессов, кульминацией развития которого является стабилизированная экосистема, а непосредственно сукцессией — последовательность сообществ, сменяющих друг друга.

Но если в процессы, происходящие в сформировавшихся экосистемах, вмешивается человек, внедряя сюда новые виды организмов, изменяя среду водоемов путем зарегулирования стока рек и загрязнений, то в некоторых случаях наступает дестабилизация экосистемы и происходят совершенно новые экологические сукцессии, которые можно определить как антропогенные. Антропогенные сукцессии носят самый неожиданный характер, трудно предсказуемы и проявляются по-разному в различных типах экосистем. Скоростью и характером этих процессов обычно и определяют устойчивость отдельных популяций к действию новых неожиданных для них факторов. Например, широко известно (Дарвин, 1939; Elton, 1960; Odum, 1975), что изолированные в прошлом от проникновения новых видов растений и животных наземные экосистемы потеряли значительную часть своей уникальной аборигенной флоры и фауны в связи со случайной или преднамеренной акклиматизацией новых видов растений и животных, патогенных, паразитов и хищников.

Ч. Дарвин (1939) одним из первых обратил внимание на то, что устойчивость экосистемы во многом зависит от разнообразия сообществ и числа связей между видами в трофической цепи. Впоследствии это положение было развито в трудах Ч. Элтона (Elton, 1960), М. М. Камшилова (1979) и целого ряда других авторов. В частности, Ч. Элтон (Elton, 1960) на весьма убедительных примерах показал значительную устойчивость тропических лесов и биоценозов лесов умеренных областей как к вселенцам извне, так и в постоянстве местных популяций и, напротив, значи-

тельную неустойчивость к вселенцам сравнительно обедненного мира океанических островов и упрощенных биоценозов, созданных человеком (фруктовых садов и огородов). М. М. Камшилов (1979) считает, что существует прямая зависимость между сложностью биоценоза и его способностью противостоять внешним воздействиям, связывая этот факт с наличием разнообразных множественных связей между организмами в биоценозе.

Эти общие положения характерны и для сообществ водных экосистем, и неоднозначны они также для открытых, замкнутых и изолированных водоемов. Разделение водных экосистем на открытые (океан), замкнутые (бассейны внутренних водоемов и озер) и изолированные (древние географические изоляты), естественно, является условным, но все-таки оно в какой-то степени позволяет охарактеризовать сукцессионную устойчивость этих типов экосистем к действию антропогенных факторов. Однако при этом необходимо учитывать, что внутри каждой такой сложной экосистемы находится целый ряд мелких имеющих свои индивидуальные черты. Кроме того, вмешательство человека может изменить и тип экосистемы.

Например, в настоящее время замкнутая экосистема Каспийского моря искусственно превращена в частично открытую благодаря системе каналов, соединивших этот бассейн с бассейнами Черного, Белого и Балтийского морей, что вызвало широкое пропикновение новых форм гидробионтов, в том числе и рыб (Цыплаков, 1974; Карпевич, 1975), в бассейн Волги. Имеющиеся публикации (Holling, 1973; Карпевич, 1975; Odum, 1975; Ricklefs, 1979) свидетельствуют о том, что открытые и даже замкнутые водные экосистемы менее подвержены стрессу, создаваемому человеком, нежели экосистемы — древние географические изоляты.

Все биологические системы являются самовосстанавливающимися, однако, как отмечают Ю. Одум (Odum, 1975) и Ц. С. Холлинг (Holling, 1973), полное восстановление при удалении вызвавшего нарушение фактора в большинстве случаев происходит в открытых системах.

Известно много примеров, когда антропогенная эвтрофикация вызывает замещение одних видов в фитопланктоне, зоопланктоне и бентосе на другие. В частности, Холлинг (Holling, 1973) отмечает значительные изменения в видовом составе зоопланктона и бентоса Великих озер, произошедших под влиянием антропогенного загрязнения этих водоемов. Так, в оз. Мичиган произошло замещение кладоцер: *Bosmina coregoni* на *B. longirostris* и *Daptnomus oregonensis*. В оз. Эри поденки, доминировавшие ранее в бентосных популяциях, почти полностью были заменены олигохетами. Преобладание последних отмечается в последние годы и в волжских водохранилищах (Бородич, Ляхов, 1979). Под влиянием эвтрофирования во многих северных экосистемах идет процесс замены ценных сиговых и лососевых рыб карповыми и окуневыми (Решетников, 1979). Интересным является и тот факт, что, как оказалось в некоторых случаях, даже при снятии антропоген-

ного влияния первоначального восстановления популяций не происходит. Так, по сведениям Холлинга (Holling, 1973), было с сельдью в оз. Эри, где ее популяция с высоким равновесием была значительно изменена давлением промысла и поступлением химических загрязнителей к положению с низким равновесием. В этом случае, видимо, не сработали какие-то механизмы обратной связи даже при снятии факторов, вызвавших нарушения в ее популяции, что и определило ее низкую численность. Такие примеры приводят к мысли о том, что порой даже ценой больших затрат и усилий невозможно восстановление некоторых ранее угнетенных популяций рыб. Такой отрицательный эффект можно ожидать в замкнутой экосистеме Аральского моря при условии его обводнения, или в популяции сазана и маринки в оз. Балхаш, численность которых пытаются восстановить путем создания искусственных нерестилищ и нерестово-выростовых хозяйств.

Открытая система Океан, обладающая наибольшим количеством видов и трофических связей, является и наиболее жесткой по отношению к пришельцам, которые, если иногда и достигают высокой численности при случайной или преднамеренной акклиматизации из одной части мирового океана в другую, как правило, только в определенных районах, как например (Elton, 1960) китайский мохноногий краб в эстуариях Балтийского моря, американский полосатый окунь в Калифорнийском заливе и т. д.

Изолированные водные экосистемы обладают незначительным числом видов и менее подвержены проникновению новых форм, поэтому вмешательство человека оказывается для них слишком внезапным и аритмичным, что приводит зачастую к дестабилизации этих экосистем и быстрой необратимой смене жизненных форм.

Одной из таких экологических систем и являются водоемы, образующие Балхашскую зоогеографическую провинцию нагорно-азиатской подобласти Голарктики. Своеобразное историческое прошлое бассейнов Балхаша и Алаколя, отсутствие связи этих водоемов с Понтокаспием (Никольский, 1947; Берг, 1962) в послеледниковый период определило отсутствие здесь видов понтокаспийского комплекса и наличие целого ряда эндемических форм: балхашского окуня, балхашской маринки, одноцветного губача и гольца Северцова.

По сведениям Л. С. Берга (1962), к Балхашской зоогеографической провинции относятся оз. Балхаш и Алакольская система озер со всеми впадающими в них реками. Однако, если о видовом составе и распространении отдельных видов аборигенных рыб в бассейне Балхаша есть довольно много сведений (Никольский, Евтюхов, 1940; Бурмакин, Домбровский, 1956; Савина, 1956; Берг, 1962; Серов, 1970; Митрофанов, 1973 и мн. др.), то о составе аборигенной ихтиофауны Алакольского бассейна до сих пор имеются противоречивые сведения.

По данным Л. С. Берга (1933), в бассейне Алакольских озер обитает 5 видов рыб, общих для бассейна Балхаша и Алаколя, по

данным А. С. Малиновской (1959), — 6 видов, причем 2 из них — гольян Полякова (*Phoxinus poljakowi* Kessl.) и голец Северцова (*Neomacheilus sewerzowi* Nik) — впервые указаны для бассейна Алаколя. Н. Г. Некрашевич (1965) указывает для бассейна Алакольских озер 6 видов аборигенных рыб, в том числе новый — маринка речная (*Schizothorax fluviatilis* Nekr.).

Однако за период наших исследований (1968—1975 гг.) *Phoxinus poljakowi* в бассейне Алакольских озер не был встречен (возможно, ввиду крайней малочисленности этого вида). Новый вид маринки, описанный Некрашевичем (1965), при анализе его морфологических признаков оказался маринкой илийской (*Schizothorax pseudaksaiensis* Herz), т. е. видом, широко распространенным в бассейне Балхаша (Стрельников, 1974). Аборигенная ихтиофауна Балхашского бассейна состоит из 13 видов, Алакольского — из 8 (табл. 71). По каким-то причинам в этом бассейне отсутствуют гольяны (*Phoxinus*), серый голец (*Neomacheilus dorsalis* Kessl.), чешуйчатый осман (*Diphychus maculatus* Steind).

Наиболее древним обитателем провинции, по мнению А. М. Никольского (1947), является окунь балхашский (*Perca schrenki* Kessl.), представляющий собой по происхождению вид *P. fluviatilis* L., который каким-то образом сохранился после ряда трансгрессий и ледникового периода и эволюционировал в современную форму.

Являясь первым обитателем обширного Балхаш-Алакольского бассейна, окунь к современному периоду приобрел ряд адаптаций, позволивших этому виду достичь максимальной численности в озерах. В первую очередь это разделение вида на тугорослую и быстрорастущую формы, а также образование множества мелких локальных стад. Различные спектры питания тугорослой и быстрорастущих форм (Логиновских, Стрельников, 1973) способствовали освоению этим видом почти всех кормовых ресурсов водоема — от зоопланктона до макрозообентоса и частично растительной пищи. Сравнительно высокая плодовитость до 172 тыс. икринок, ранний нерест на глубинах от 1 до 1,5 м, отсутствие других хищных видов рыб обеспечивало постоянно высокую численность окуня в этом бассейне.

Илийская и балхашская маринка, а также пятнистый губач являются типичными обитателями рек (Никольский, 1938; Турдаков, 1952; Баимбетов, 1970), и появление этих видов в озерах связано прежде всего с необычайно благоприятными условиями, сложившимися в них (обилие растительно-детритной пищи, отсутствие крупных хищников). Однако размножаются эти виды в реках.

Одним из наиболее распространенных видов в озерах оказался и пятнистый губач, в прошлом, как и маринки, обитатель рек. Одноцветный губач обитал в основном в дельтах рек, не спускаясь в озера. Гонец Северцова также предпочитал нижнее и среднее течения рек. Голяны встречались в старицах, в среднем течении рек. Османы, тибетский и тяньшанский голяцы занимали преиму-

Современный состав ихтиофауны Балхашской зоогеографической провинции

Вид	Балхашский бассейн		Алакольский бассейн	
	озеро	река	озеро	река
<i>Acipenser nudiventris</i> Lov.	++	++	—	—
<i>Salmo trutta morphafario</i> L.	—	+	—	—
<i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dyb)	+	+++	—	—
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)*	—	++++	—	—
	—	+	—	—
<i>Ph. brachyurus</i> Kessl.*	—	+++	—	—
	—	+	—	—
<i>Ph. poljakowi</i> Kessl.*	—	+++	—	—
	—	+	—	—
<i>Pseudorasbora parva</i> (Schleg.)	+++	+++	—	++
<i>Pseudogorbio rivularis</i> (Basil.)	++	++	—	—
<i>Rutilus rutilus caspicus</i> (Jak.)	+++	+++	—	—
<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Val.)	++	++	—	++
<i>Aspius aspius</i> (L.)	+++	+++	—	—
<i>Abramis brama</i> (L.)	+++	+++	—	—
<i>Tinca tinca</i> (L.)	+	++	—	—
<i>Barbus brachycephalus</i> Kessl.	+	++	—	—
<i>Schizothorax pseudazkaiensis</i> Herz.*	+++	+++	+	—
	—	—	+	+
<i>Sch. argentatus</i> Kessl.*	+++	+++	+++	+++
	+	+	+	+
<i>Diphychus dybowskii</i> Kessl.*	—	+++	—	+++
	—	+++	—	+++
<i>D. maculatus</i> Steind.*	—	+	—	—
	—	+	—	—
<i>Heniculus leucisculus</i> (Bas.)	—	++	—	—
<i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch.)	+	++	+	+
<i>Cyprinus carpio</i> L.	+++	+++	+++	+++
<i>Neomacheilus labiatus</i> (Kessl.)*	—	+++	—	+++
	—	+	—	++
<i>N. strauci</i> (Kessl.)*	+++	+++	+++	+++
	—	+	++	++
<i>N. dorsalis</i> (Kessl.)*	—	++	—	—
	—	+	—	—
<i>N. sewerzowi</i> G. Nik.*	—	+++	—	+++
	—	+	—	++
<i>N. stoliczkai</i> (Steind)*	—	++	—	++
	—	++	—	++

Вид	Балхашский бассейн		Алакольский бассейн	
	озеро	река	озеро	река
<i>Silurus glanis</i> L.	+++	+++	—	—
<i>Cambusia affinis</i> Kolbrooki (Gir.)	+++	+++	+++	+++
<i>Stizostedion lucioperka</i> (L.)	+++	++	—	—
<i>S. volgensis</i> (Gmel)	+++	+++	+++	+++
<i>Perka schrenki</i> Kessl.*	+	+	++	++
<i>Perccottus glehni</i> Dyb.	+++	+++	—	—
<i>Rhinogobius similis</i> Gill.	+++	+++	—	—
<i>Aplocheilus</i> sp.	—	+	—	—

Примечания. 1. Прочерк означает, что вид не встречается; „+“ — вид встречается редко; „++/—“ вид встречается часто; „+++“ — вид встречается очень часто. 2. Звездочкой (*) обозначены аборигенные виды: *над чертой* — распределение до начала акклиматизационных работ, *под чертой* — современное распределение.

шественно высокогорные речные районы. В грубой схеме таково было распределение основных аборигенных видов рыб по участкам Балхашской зоогеографической провинции до начала акклиматизационных работ.

Число трофических связей и пищевая конкуренция были минимальными и эффект стабильности в этой системе поддерживался взаимоотношениями единственного хищника — балхашского окуня, имевшего высокую численность, с его жертвами, которыми были практически все виды (в основном их молодь), обитающие до среднего течения рек.

Значительный объем акклиматизационных работ, выполненных за последние 75 лет, коренным образом изменил гидрофауну Балхашской провинции в целом. В результате плановой и случайной акклиматизации в водоемы провинции попало значительное количество видов рыб, принадлежащих в основном к понто-каспийскому и амурскому комплексам (Серов, 1968; Пивнев, 1970; Карпевич, 1975), в том числе в оз. Балхаш 21 вид и в Алакольские озера 5 видов. Всеми исследователями наиболее удачной единодушно признается случайная акклиматизация сазана в 1905 г., в результате которой он стал основной промысловой рыбой оз. Балхаш, а позднее и Алакольских озер. Следует отметить, что натурализация сазана имела большой успех и в то же самое время не внесла существенных изменений в распределение аборигенных видов рыб и в исторически сложившиеся биоценозы. Все аборигенные виды сохранили свой ареал и высокую численность.

Характерно и то, что аналогичная ситуация сложилась при акклиматизации сазана в других изолированных экосистемах на-

горно-азиатской подобласти (озера бассейна р. Талас) и при проникновении его из бассейна р. Чу в оз. Иссык-Куль (Турдаков, 1952).

Дальнейшие попытки акклиматизировать в оз. Балхаш аральского усача, леща и другие виды рыб в первое время не увенчались успехом. Поэтому наиболее существенным фактором в формировании нового ихтиоценоза Балхашской провинции в целом явилось вселение судака в 1957—1958 гг. в оз. Балхаш (Серов,



Рис. 93. Динамика численности поколений судака оз. Балхаш.

По оси ординат — количество особей, млн экз.; по оси абсцисс — годы рождения поколений.

1968; Карпевич, 1975) и в 1963 г. в Алакольские озера (Некрашевич, 1965). Появление в Балхаше судака, а позднее сом и жереха привело к разрушению ранее сложившихся биоценологических взаимоотношений рыб, а впоследствии и перераспределением экологических ниш в экосистеме. Наибольший интерес представляют взаимоотношения, сложившиеся между новым хищником — судаком, давшим чрезвычайно быструю вспышку численности, и аборигенными видами рыб в оз. Балхаш.

Длительное существование аборигенных видов в условиях отсутствия крупных пелагических хищников (Митрофанов, 1970) определило и отсутствие соответствующих защитных реакций у балхашской маринки, балхашского окуня и пятнистого губача, обитателей открытых плесов водоема, заливов и рек, на нового хищника. Известно, что наследственные элементы поведения эволюционируют очень медленно и являются приспособлениями к медленно меняющимся факторам и ситуациям внешнего мира. В данном же случае появление нового хищника и быстрое увеличение его промысловой численности с 3080 экз. с момента вселения в 1957 г. до 7,8 млн экз. (рис. 93) к началу промыслового освоения в 1961 г. (Диканский, Стрельников, 1975) привело к катастрофически быстрому разрушению судаком всего комплекса аборигенных видов, обитающих в озерной части водоема, и, естественно, не успевших за короткий период времени приобрести оборонительный рефлекс на нового хищника.

Экспериментальные работы Т. С. Лешевой (1974) однозначно свидетельствуют о громадном значении специфичности хищника при выработке защитных поведенческих реакций и полном их отсутствии при процессе обучения личинок амфибий на нового хищника-ротана.

Быстрое уничтожение судаком балхашских рыб-аборигенов привело к его массовой гибели в результате голодания (Серов, 1968). Этот необычайный факт возникшего несоответствия численности хищника и его жертв, обычно не наблюдавшийся в естественных условиях, был вызван нарушением репродукционной способности балхашского окуня, маринки и губача в результате элиминации судаком основной части их нерестовых стад.

Определенный интерес представляет и то, что атакам судака в период его массовой гибели в 1965 и 1966 гг. подверглась не только молодь, но и крупные особи балхашской маринки массой более 1000 г, которые не могли служить жертвой для особей этого хищника модальных классов — 3—4 лет. В этот период в экспериментальных и промысловых уловах отмечалось массовое попадание особей маринки с рваными ранами и явными следами зубов судака на различных участках тела, но главным образом в области хвостового отдела. Видимо, подобное поведение судака можно объяснить стрессовым состоянием гибнущих от голода особей, упитанность которых, по сведениям Н. П. Серова (1968), в этот период снизилась с 2,06 до 0,6—1,2 (По Фультону), а разница в средних навесках 3—4-летних особей по сравнению с предыдущим периодом колебалась от 176 до 846 г. В то же самое время сама возможность подобных нападений судака на крупных особей маринки, вида, обладающего высокой скоростью плавания, является дополнительным свидетельством отсутствия у балхашской маринки защитных реакций на крупного пелагического хищника.

Анализ состава пищи судака (Диканский, 1974) достаточно четко отражает изменение спектра питания нового хищника в процессе его натурализации в оз. Балхаш. В первые годы после акклиматизации (рис. 94, 95) судак питался исключительно аборигенными видами рыб, причем главным объектом, как и ожидалось, был окунь, являющийся наиболее многочисленным видом водоема, однако довольно значительную часть его пищи составляли губач и маринка. В последующие годы в связи с резким уменьшением численности этих видов спектр его питания резко изменился, в составе пищи судака появилась в большом количестве собственная молодь, а также молодь леща, воблы и других акклиматизированных видов рыб, давших вспышку численности к 1968 г., которая произошла в результате уничтожения судаком окуня, являющегося естественным буфером экосистемы, препятствовавшим ранее массовому размножению этих видов.

По мере выедания судаком окуня, губача и маринки отмечались значительные изменения в половой и возрастной структуре популяций этих видов, в частности отсутствие пополнения, увеличение в уловах количества старшевозрастных особей, изменение

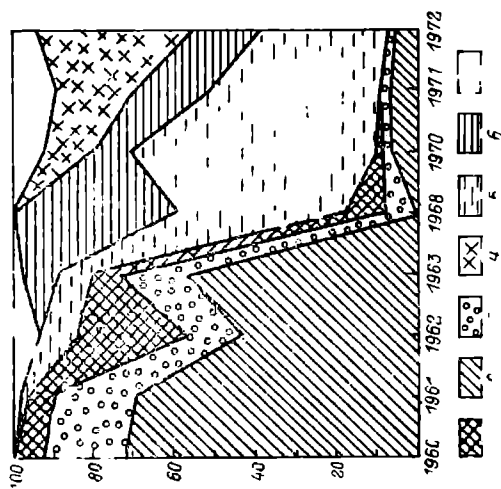


Рис. 94. Состав пищи судака в оз. Балхаш.
1 — маринка, 2 — окунь, 3 — губач, 4 — вобла, 5 —
лещ, 6 — сом, 7 — прочая пища; по оси орди-
нат — состав пищи, %; по оси абсцисс — годы
наблюдений.

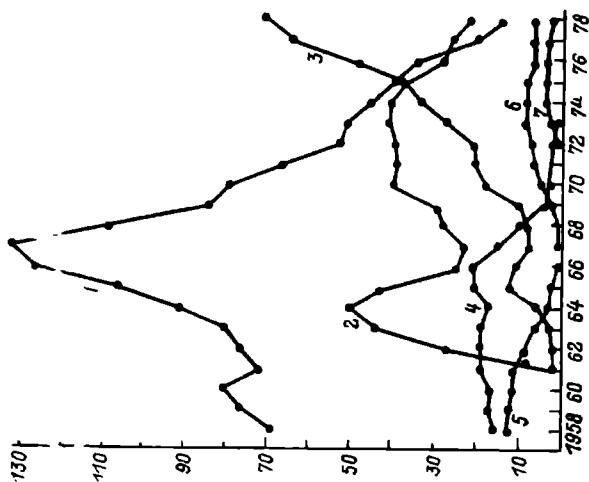


Рис. 95. Уловы основных промысловых рыб
в оз. Балхаш.
1 — сазан, 2 — судак, 3 — лещ, 4 — маринка, 5 —
окунь, 6 — сом, 7 — жерех; по оси ординат —
уловы, тыс. ч, по оси абсцисс — годы промысла.

соотношения полов. Так, например у балхашской маринки, основу уловов (до 80 %) в 1970 г. составляли особи 11, 12, 13 лет, в то время, как до появления судака в водоеме, уловы этого вида были представлены в основном особями от 5 до 11 лет, доля более старших возрастных групп составляла обычно не более 10—15 %. К 1970 г. в промысловом стаде маринки отсутствовали особи от 4 до 7 лет (рис. 96). Претерпело катастрофическое изменение и соотношение полов, которое в популяции маринки р. Или менялось следующим образом: в 1956 г. — 1 : 1; в 1964 — 1 : 3; в 1966 — 1 : 5; в 1967 — 1 : 8; 1968 — 1 : 18; в 1969 — 1 : 35; в 1970 — в уловах были только самки (Анциферова, 1972). Исчезновение самцов в популяции маринки можно объяснить более высокой степенью выедания судаком в связи с их меньшими размерами по сравнению с самками.

Появление в Балхаше сома и жереха (Башунова, 1975; Лысенко, 1975), достигших промысловой численности лишь к 1970 г., сыграло негативную роль в усилении выедания уже крайне малочисленных к этому времени популяций аборигенных рыб.

К 1968—1979 гг. в связи с уменьшением плотности популяций балхашского окуня, маринки и губача (рис. 97, 98) произошли существенные изменения в распределении этих видов, определился разрыв ареала и изоляция отдельных локальных группировок в недоступных для вселенных хищных рыб районах оз. Балхаш. В современный период такие группировки продолжают существовать, образуя как бы островки среди популяций вселенцев. К настоящему времени пятнистый губач вовсе исчез из открытых плесов водоема и лишь единично встречается в устьях рек. Балхашский окунь, имевший наиболее высокую численность и повсеместное распространение, до вселения в водоем судака сумел сохранить только небольшие локальные группировки, целиком приуроченные к определенным местам обитания (тростниковые озера в дельтах рек), куда еще не проникли сом и судак (рис. 99). Бесследно исчезла из аборигенной фауны Балхаша илийская маринка, сведений о поимке которой нет в течение последних 4—5 лет. В реках идет интенсивное замещение ранее массовых аборигенных форм — гольца Северцова, одноцветного губача и гольянов — случайно акклиматизированными видами амурского комплекса. С ростом численности вселенной ручьевой форели окажутся вытесненными за пределы своего ареала османы и гольцы, обитатели верхнего течения рек. От многочисленного стада балхашской маринки, по сведениям С. А. Поповой (1974), осталось лишь небольшое локальное стадо с ограниченным местообитанием в устье р. Аягуз.

Таким образом, в процессе разрушения судаком популяций аборигенов в изолированной экосистеме оз. Балхаш, можно выделить три наиболее важных этапа: первый — резкое снижение плотности их популяций, второй — нарушение нормальной воспроизводительной способности, третий — разрыв ареала и изоляция отдельных локальных стад.

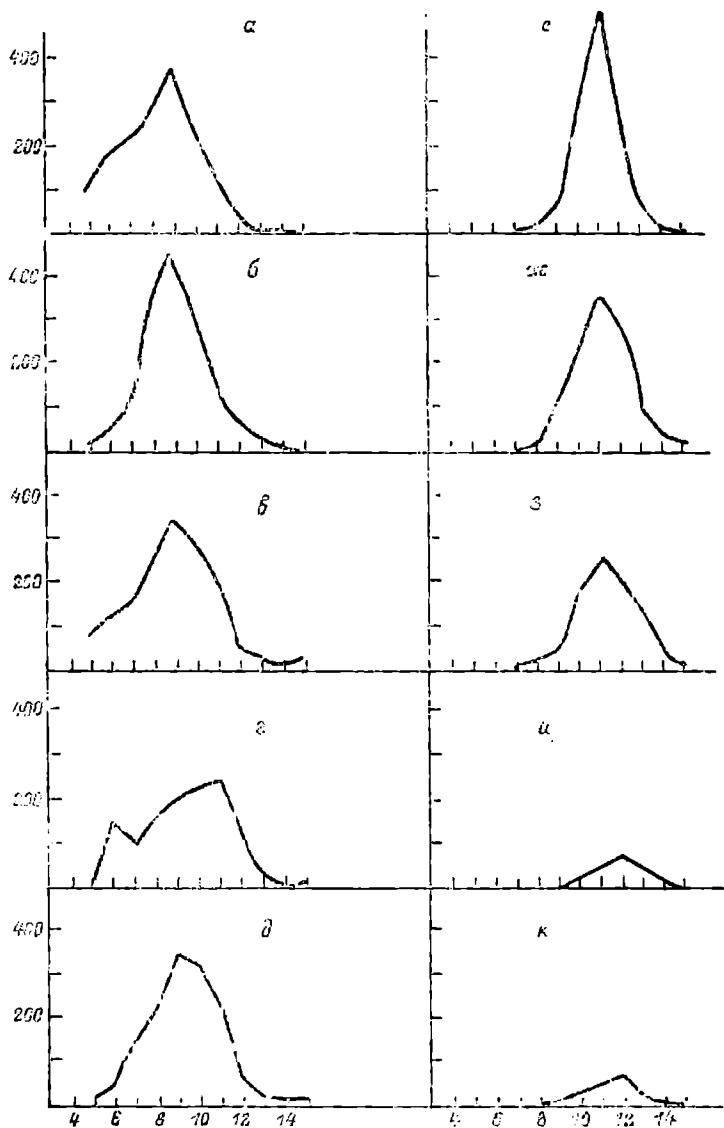


Рис. 96. Динамика уловов балхашской маринки (тыс. экз)

а — 1961 г., б — 1962 г., в — 1963 г., г — 1964 г., д — 1965 г., е — 1966 г., ж — 1967 г., з — 1968 г., и — 1969 г., к — 1970 г.; по оси абсцисс — возраст рыб.

Если до вселения судака регуляция численности обитающих в оз. Балхаш рыб осуществлялась путем пищевых взаимоотношений аборигенного хищника окуня с его жертвами, представителями нагорно-азиатской фауны, то с введением в экосистему нового

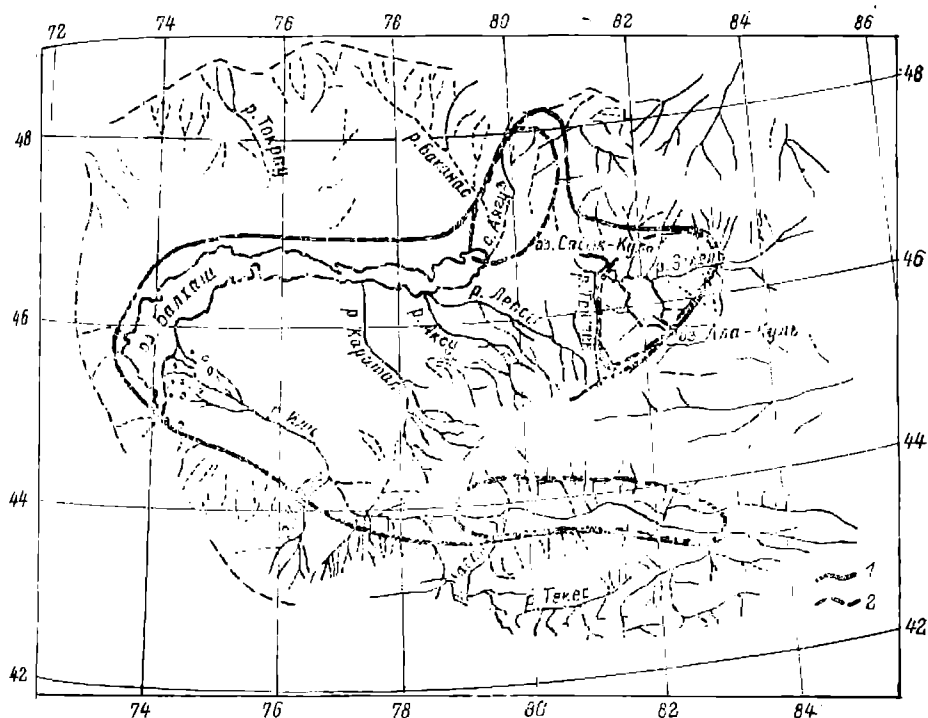
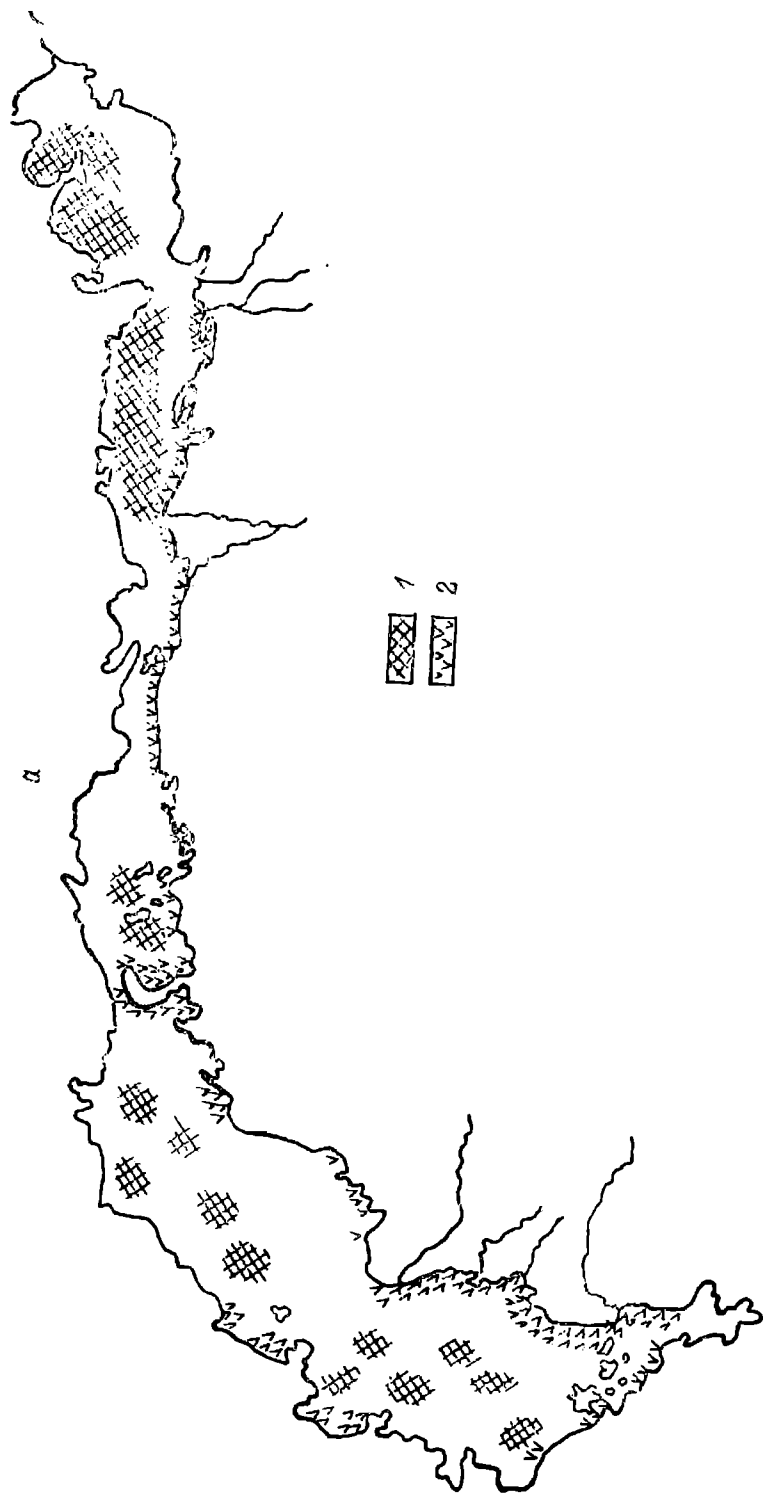


Рис. 97. Ареал балхашской маринки.

1 — до акклиматизационных работ; 2 — современный этап.

хищника — судака — и разрушением последним многочисленных прежде стад окуня и других видов произошло нарушение экологического равновесия в старом ихтиоценозе, приведшее к смене сукцессии и переходу экосистемы на качественно новый уровень, определяемый взаимоотношениями акклиматизированных рыб, в том числе судака, являющегося в современный период регулирующим звеном нового ихтиоценоза. Важную стабилизирующую роль хищных рыб в формировании структуры рыбного населения отмечает О. А. Попова (1979).

На рис. 94б, отображающем динамику уловов основных промысловых видов рыб оз. Балхаш (Пивнев, 1970), отчетливо прослеживается процесс замены старых доминирующих форм на новые. В водоеме идет интенсивная смена бентофагов, ранее доминировавший в уловах сазан уступает место лещу. Удивительным является то, что процесс снижения численности сазана шел ана-



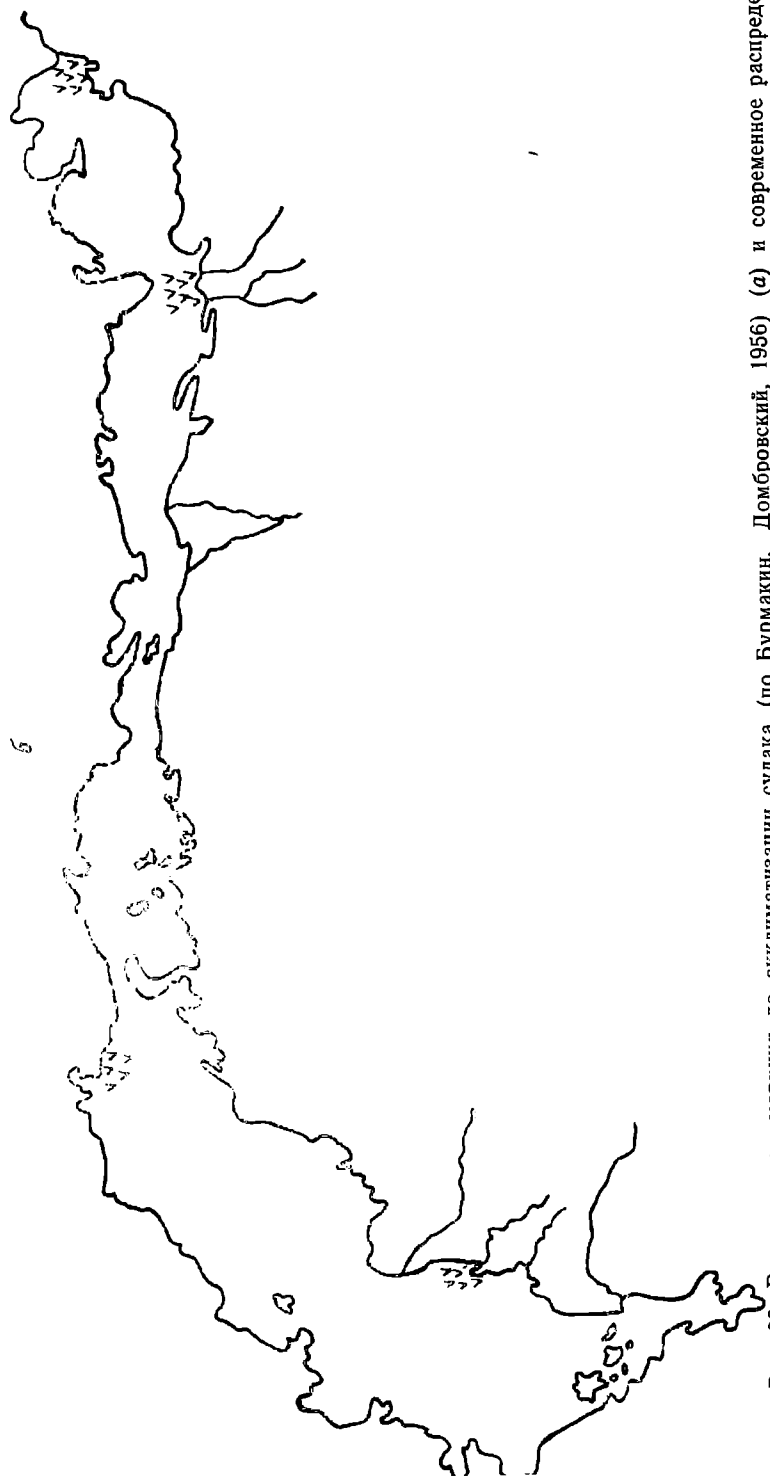
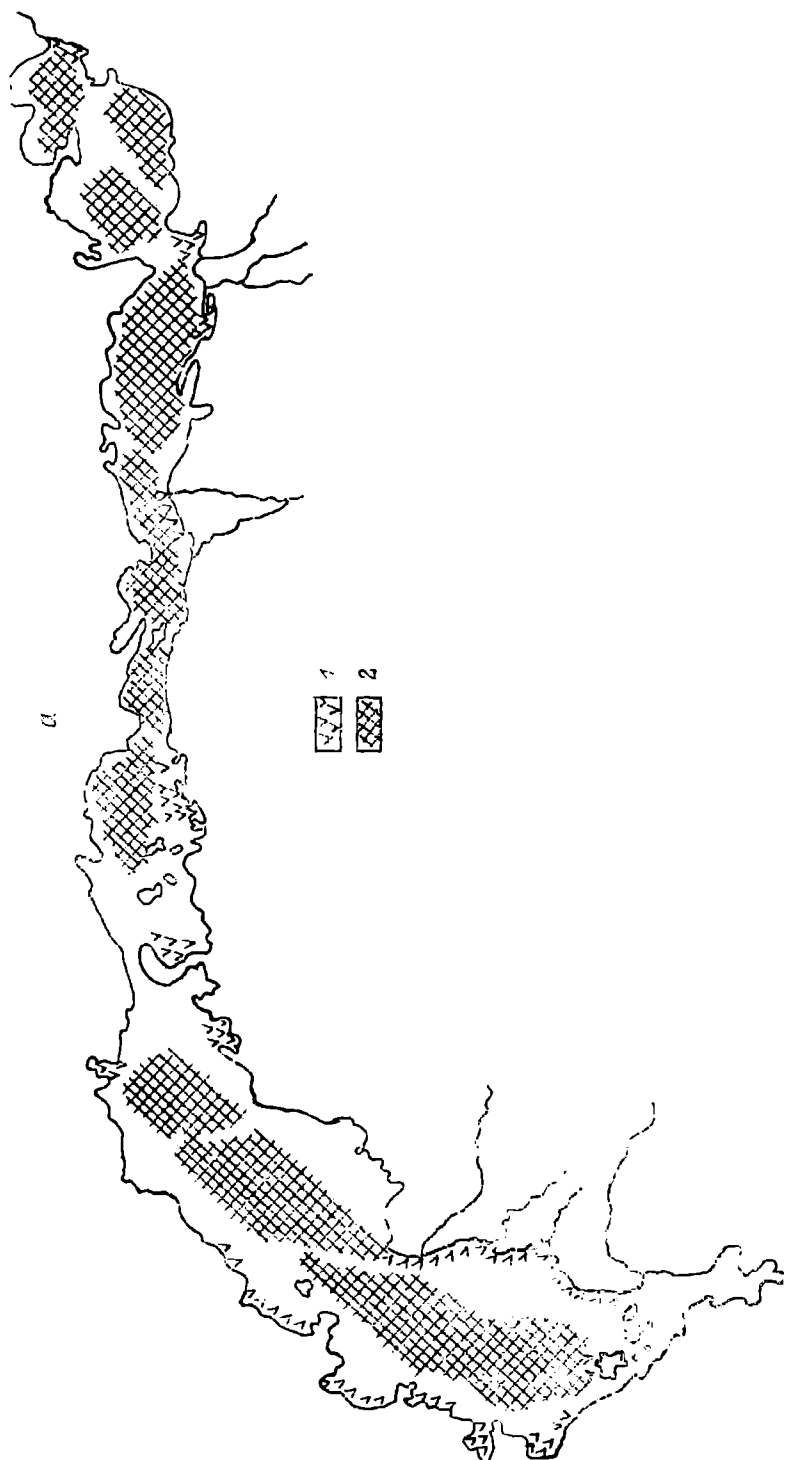


Рис. 98. Распределение маринки до акклиматизации судака (по Бурмакин, Домбровский, 1956) (а) и современное распределение (б).



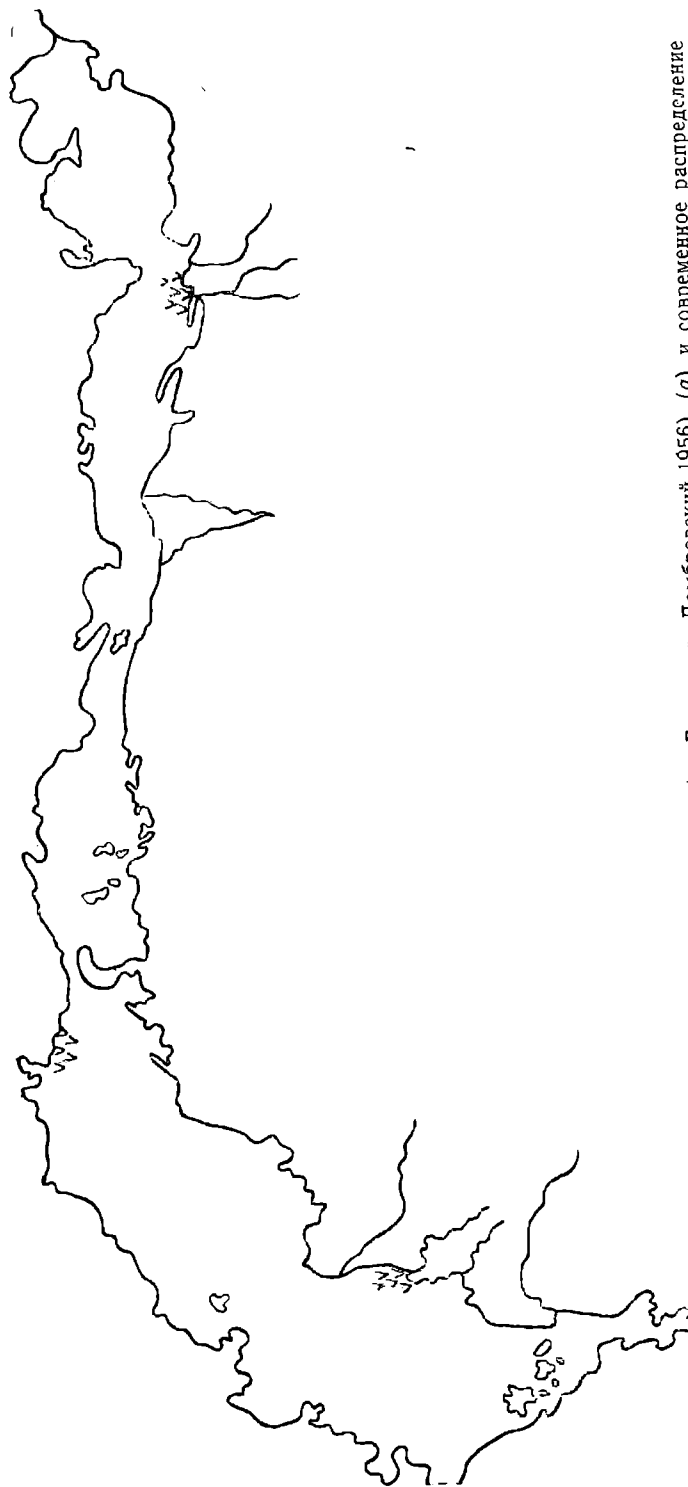


Рис. 99. Распределение окуня до акклиматизации судака (по Бурмакин, Домбровский, 1956) (а) и современное распределение (б).

логичным путем, под влиянием пресса хищных рыб, в основном сома (Лысенко, 1975), и новых пищевых конкурентов, усилившихся в 70-е годы влиянием зарегулирования стока р. Или, т. е. сазан в данной ситуации повел себя как аборигенный вид, что, вероятно, можно объяснить длительным существованием сазана в изоляции и частичной утратой этим видом защитных реакций на вселенных хищников.

Итак, адаптационная консервативность обитающих в оз. Балхаш аборигенных рыб, длительное время существовавших в изолированных условиях, видимо, и явилось одной из главных причин их быстрого угнетения новыми, более вариабельными видами из экосистем Понто-Каспия.

В настоящее время ожидаются аналогичные процессы и в Алакольской системе озер, где численность стада судака приближается к максимуму. Судак широко расселился в озерах Сасыкколь, Кошкарколь и Алаколь, повсеместно оказывая сильное воздействие на аборигенную фауну.

В 1973—1974 гг. уже определились первые симптомы структурных нарушений в популяции маринки в оз. Алаколь, изменилось соотношение полов в ее стаде с 1 : 1 до 1 : 4, произошло увеличение средних размеров вылавливаемых промыслом особей с 33,2 см в 1972 г. до 44,8 см в 1974 г. Основу уловов в 1974 г. составляли особи 9, 10, 11 и 12 лет.

В озерах Сасыкколь и Кошкарколь уже практически не встречается маринка, в оз. Алаколь продолжает существовать небольшое локальное ее стадо, приуроченное к дельтам рек Урджар и Эмель. Необходимо отметить, что в Алакольские озера не были вселены, как в оз. Балхаш — лещ, плотва, сом и жерех, поэтому вполне возможно, что в этих водоемах сложится несколько иная ситуация, но тем не менее, так же как и в оз. Балхаш следует ожидать угнетения всех аборигенных форм. Это подтверждается Н. Н. Башуновой (1981), по данным которой в Алакольских озерах наблюдается резкое уменьшение уловов сазана, маринки и окуня, причем в оз. Сасыкколь доля сазана в общих уловах снизилась с 80 до 20 %.

В результате плановой и случайной акклиматизации рыб количество обитающих ныне видов в Балхашской зоогеографической провинции увеличилось с 13 до 34 (табл. 75). Широко представлены виды амурского и понто-каспийского комплексов, изменились места обитания и численность аборигенных рыб — представителей нагорно-азиатской фауны.

Таким образом, приведенный материал свидетельствует о том, что наиболее неустойчивыми при мощном воздействии акклиматизантов оказываются не только наземные, но и водные изолированные экосистемы. Виды, обитающие в открытых и замкнутых водных экосистемах, являются более вариабельными, нежели виды из изолированных экосистем. Плотность популяций и половая структура являются чрезвычайно важным показателем устойчивости вида во времени и пространстве.

Акклиматизация и саморасселение рыб влекут за собой в основном два процесса — расширение ареалов видов из открытых экосистем и сокращение ареалов или даже исчезновение видов изолированных экосистем, что в итоге приводит к обеднению видового состава аборигенного рыбного населения крупных регионов. Можно добавить, что ихтиофауна не стала конечным звеном тех изменений, которые произошли в оз. Балхаш. Изменился облик водоема в целом. С исчезновением легко доступного и чрезвычайно многочисленного окуня, особенно его тугорослой формы, резко снизилась численность рыбацких птиц — бакланов, пеликанов, чаек. Под влиянием сома в дельте р. Или значительно уменьшилось количество водоплавающих птиц, строящих плавучие гнезда. В желудках сома находили яйца этих птиц, их птенцов и самих птиц (Лысенко, 1975). Часто добычей сома становится и ондатра. Однако, эти вопросы либо вовсе не изучаются, либо изучаются чрезвычайно недостаточно. Таким образом, события, произошедшие в Балхашской зоогеографической провинции в результате акклиматизации рыб и других гидробионтов, очень интересны, хотя и плачевны для последних лет. К сожалению, этот грандиозный эксперимент, включающий небывалую по своим масштабам интродукцию новых видов, а впоследствии и зарегулирование рек, еще недостаточно хорошо освещены в экологическом плане. Однако со временем то, что произошло в Балхаше, видимо, станет еще одним печальным примером непродуманного вмешательства человека в природу.

Необходимо подчеркнуть, что изолированных водных экосистем в нашей стране довольно много — это горные озера, некоторые водоемы Казахстана, Узбекистана и Туркмении. Многие из них обладают уникальной фауной, еще не затронутой деятельностью человека. Однако в таких водоемах, как Ассинские озера бассейна р. Талас (Дукравец, 1964), ихтиофауна уже реконструирована, что также, как и в оз. Балхаш, привело к резкому сокращению численности аборигенной фауны и первичного акклиматизанта — сазана. Вселены в оз. Иссык-Куль судак, лещ, жерех, сом (Иксанов, Бирчук, 1972), а это ставит под угрозу существование аборигенной ихтиофауны этого водоема. Вероятно, необходим поиск новых решений, которые можно видеть в согласованности экологических и экономических расчетов, а также охраны природы уникальных озерных экологических комплексов.

Внутристадное поведение и прогнозирование миграционных путей рыб

Локальное стадо рыб — разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка особей вида, связанных общностью происхождения в одном репродуктивном биотопе и имеющих определенные места нагула и зимовки. Факт существования вида в форме локальных стад к настоящему времени можно считать полностью

установленным, так как особенно в последние десятилетия в масштабах мировой фауны получен массовый документальный материал, подтверждающий локализацию у разных по экологии, систематическому положению и численности популяций рыб. Описаны пять основных типов локальных стад, различающихся миграционными циклами, структурой популяций и приуроченностью к разным наборам биотопов (Поддубный, Малинин, 1988; Поддубный, Халько, 1990).

Относительно просто организована локальная популяция пелагических рыб пелагофилов или псаммо-литофилов (первый тип), не связанных при прохождении жизненного цикла с литоралью водоема. Ареал этих популяций, как правило, совпадает с участком циклонального или антициклонального круговорота водной массы открытой части озера, водохранилища или моря, а генеральным элементом поведения является дрейф скоплений особей в поле круговорота, на определенных участках которого осуществляется размножение, нагул и зимовка. Популяционный стереотип поведения представляет собой систему поисковых репродукционных, пищевых и оборонительных реакций со сменой глубины нахождения в разные часы суток и времена года.

Дрейфующие скопления очень динамичны по составу. Они могут состоять из стай близкородственных особей типа элементарных популяций (Лебедев, 1967) или иметь структуру «слоеного пирога» с преобладанием в верхних слоях воды стай молодых рыб, в нижних — взрослых.

Степень территориальной обособленности пелагических локальных стад наиболее высока у видов, совершающих в нагульный период регулярные суточные вертикальные миграции, благодаря которым они примерно одинаковое время дрейфуют в противоположно направленных потоках воды и поэтому остаются в пределах освоенного участка акватории. В период зимнего переживания при общем резком снижении двигательной активности скопления оседают в придонные слои воды преимущественно над незаилёнными участками дна и распадаются на более мелкие группы. Их поведение зимой напоминает роение.

Оседание, совпадающее по времени с периодом разрушения циркуляционных потоков воды, происходит после выноса или выхода рыбы на более мелководные периферийные участки, где в начале следующего вегетационного периода при прохождении паводковых вод и возобновлении ветровой активности возникает повышенная проточность, необходимая для нормального развития пелагической и отложенной на песчано-галечный грунт икры. Нерест происходит на бывших местах зимовки без преднерестовой миграции особей.

Описанный стереотип характерен, однако, только для части локальных пелагических популяций сельдевых, сиговых, карповых рыб и может быть назван типом мономорфных жилых популяций. У большинства остальных из них структура усложняется присутствием в стаде групп особей, использующих нерестилища в речных

притоках основного водоема и совершающих в эти притоки зимовально-нерестовую (осенью) или преднерестовую (весной) миграции по типу классических миграций озимых и яровых проходных рыб, а после икрометания вновь скатывающихся в пелагиаль озерных плёсов.

Второй наиболее распространенный тип представляют локальные стада, обязательным условием нормальной жизнедеятельности которых является освоение прибрежной мелководной зоны водоема и притоков для размножения. Этот тип включает в себя всех фитофильных и многих псаммо-литофильных и реофильных рыб. Среди них наиболее изучены популяции мирных фитофилов — бентофагов, что позволяет описать стереотипы их поведения более подробно.

Фитофилы используют для размножения два типа прибрежных нерестилищ: участки, защищенные от прямого волнения островами или барами литорали основного водоема, и плёсовые расширения притоков.

Установлено многократное посещение одними и теми же производителями «своих» нерестилищ. Подход рыб к нерестилищам всегда осуществляется в 2 этапа — осенью (озимые) и весной (яровые). Группировки озимых особей переживают подледный период на склонах местных углублений дна сублиторали и весной первыми устремляются в зону нерестовых субстратов. Подход яровых происходит позднее. Документированы две трассы подхода производителей на нерестилища: прямой вдоль склонов подводных углублений с ориентацией по градиентам потоков паводковых вод и температуры и вдоль береговой кромки с тактильно-зрительной ориентацией и хеморецепцией своего нерестового поля. Поведение производителей на нерестилище состоит из двух фаз — ознакомительной, представляющей собой многократные выходы в зоны зарослей из приглубинных мест отстоя, и собственно икрометания парным, гнездовым или групповым способом.

Скат отнерестившихся особей к местам летнего нагула у проходных рыб, размножавшихся на верхних речных нерестилищах, происходит в более сжатые сроки. Жилые рыбы, освоившие дельтовые и прибрежные озерные нерестилища, задерживаются здесь дольше. Молодь обитает в районе нерестилищ еще более длительное время. Например у леща, расселение молоди по ареалу локального стада занимает около 2—3 лет.

Поведение складывающихся и начавших активно питаться особей и групп во многом определяется продолжительностью их пребывания в толще воды вне контакта с дном. Биотелеметрические наблюдения позволили выявить два типа нагульного поведения бентофагов, условно называемых нами стойловым и пастбищным.

Стойловое поведение проявляется уже у молоди сразу после перехода ее на питание донными организмами, сохраняется долго и представляет собой ритмичное чередование пищедобывательных актов и длительного затаивания на ограниченном по площади участке нагульного биотопа индивидуального или мелкогруппового

пользования. Освоенный участок может располагаться на разных глубинах от литорали до профуидали водоема, но всегда вблизи от перестилищ. Подводные обследования стойловых участков с помощью аквалангов показали, что они выглядят как многократно перепаханное поле с буграми и воронками — следами пищедобывательной деятельности рыб.

По мере роста молоди у части ее группировок начинает проявляться иной пастбищный тип нагульного поведения, заключающийся в частой смене индивидуальных кормовых участков, резком увеличении двигательной активности, подъемах в толщу воды, чередованиях дрейфа в потоках с опусканиями на дно для питания. У рыб, перешедших на пастбищный образ жизни, значительно (примерно на порядок) увеличивается нагульный ареал, расширяется пищевой спектр и, видимо, ускоряется рост. Однако у популяций полной смены стойлового типа поведения на пастбищный не происходит — оба типа сохраняются и у взрослых рыб на протяжении всей их жизни. Как показали биотелеметрические наблюдения, большая часть внутристадных нагульных группировок бентофагов, попав в зону аккумуляции биомассы, сохраняет стойловый тип поведения, обитает на освоенном нагульном участке весь вегетационный период и, зимую вблизи от него вдоль склонов подводных возвышений дна, где лучше кислородный режим, весной компактными группами совершает преднерестовую миграцию в прибрежье.

Соотношение в локальном стаде взрослых особей со стойловым и пастбищным типом питания (1 : 3) очень близко к соотношению в нем проходных и жилых рыб (Поддубный, 1971), отличающихся общим стереотипом поведения. Это дает основание предположить, что к формированию пастбищного типа нагульного поведения больше предрасположено потомство проходных особей, размножающихся в притоках озера или водохранилища.

Наиболее сложной формой поведения в период нагула обладают группировки бентофагов, обитающие на компактных триадах биотопов, когда высококормные зоны аккумуляции биомассы профуидали и литорали находятся территориально близко друг от друга. В этой ситуации часть внутристадных нагульных группировок вырабатывает способность дневного стойлового освоения глубоководных участков и ночного пастбищного освоения прибрежных фитоценозов, совершая между ними регулярные суточные миграции.

Локальные стада фитофилов — планктофагов и хищников — по структуре и характеру поведения группировок особей в нерестовый период не отличаются от описанного для бентофагов, за исключением, пожалуй, только охраны гнезд самцами (судак).

Поведение молоди и взрослых фитофилов, в основном планктофагов, соответствует показанным стереотипам локальных стад пелагофилов, а у хищников формируются две новых стратегии охоты: группового нападения снизу на стаю кормовой молоди (судак, окунь) и блокирования молоди вдоль уреза воды на мел-

ководьях (окунь, щука). К способам индивидуального пищедобывательного поведения следует добавить также распространенный в водохранилищах с ограниченной по площади зарослей защищенной литоралью переход прибрежного хищника-засадчика щуки на пагул в пелагиаль со стереотипом поведения судака.

Третий тип локального стада объединяет классических проходных реофильных лососевых и осетровых рыб, не имеющих нерестилищ в литорали нагульного водоема. Поведение их группировок во время миграций, нереста, нагула и зимовки подробно изложено в литературе и не требует повторения. Принципиально оно не отличается от описанного для особей проходных группировок локального стада второго типа.

Четвертый более частный вариант локальных стад встречается только в озерных экосистемах. Его главным отличием от предыдущих является катадромная нерестовая и анадромная нагульно-зимовальная миграции производителей, поэтапный подъем молоди в нагульный водоем и расселение ее по зонам аккумуляции биомассы. Основой стереотипа служит стайно-групповое поведение со свойственным ему спектром типичных пищедобывательно-оборонительных реакций (Радаков, 1972).

Пятый тип локальных стад характерен для угревых рыб, репродукционные биотопы которых находятся в море, а нагульные и зимовальные — в пресных речных и проточных озерных водах. Сведений о поведении этих рыб в речной период жизни в наших водоемах для описания их стереотипов недостаточно. Можно отметить только, что после выпуска в озера и водохранилища Верхней Волги для товарного выращивания, по нашим наблюдениям, часть угрей начинает катадромную миграцию. Зарегистрированы одиночные случаи их поимки во всех волжских, донских водохранилищах и Каспийском море. Скатывающиеся особи подолгу задерживаются в прибрежных зонах аккумуляции биомассы. Максимумы поимки рыб приходится на 5—7 год после выпуска их молоди.

Наиболее распространены во внутренних водоемах локальные стада для первого и второго типов, за счет которых воспроизводится основная рыбопродукция и на них приходится основные издержки неумелой охраны и эксплуатации ресурсов.

В связи с загрязнением водоемов все большее распространение получают вынужденные миграции из районов с неблагоприятными условиями, носящие характер бегства и прямо или косвенно влияющие на устойчивость ареала локального стада, структуру локальной популяции и ход воспроизводственного процесса. В относительно простом и менее болезненном для популяции варианте это проявляется в уходе зимующих рыб из зоны дефицита кислорода на смежные участки. Подобные миграции имели место и до усиления антропогенного воздействия на водоемы на участках, принимавших болотный сток из притоков (Ильина, Поддубный, 1963). Весной после распада льда и появления градиентных температурных полей сместившиеся скопления имели возможность восста-

новить ориентацию на свой район и выйти на собственные нерестилища. В последние годы воздействие приобрело более широкие масштабы.

Так, по итогам тотальной съемки фактической численности и распределения рыб в водохранилищах Волги от Твери до Астрахани в 1989 г. зарегистрировано резкое снижение плотности нагульных скоплений рыб на высококормных биотопах профундали с интенсивным илонакоплением, складывающимся здесь антропогенные токсиканты, и переход рыб на нагул в менее кормную сублитораль, где благодаря большей гидродинамической активности водных масс пока сохраняется лучший гидрохимический режим. Дестабилизация условий нагула приводит к нарушению энергобаланса ихтиоценозов, увеличению в стадах числа «бродяг» с утратой ими хоминга и повышению смертности особей от заболеваний. Резко увеличилось в уловах количество рыб с поражением покровов тела (судак, окунь), циррозом печени (налим), искривлениями позвоночника, недоразвитыми плавниками и жаберными крышками (молодь карповых и окуневых). Несмотря на сохраняющиеся обилие и рост биомасс зоопланктона и зообентоса повысилась встречаемость голодающих малоупитанных особей, что, видимо, вызвано нарушением у них под действием токсикантов пищедобывательной способности и стереотипов нагульного поведения.

Существенный «вклад» в дестабилизацию функционирования локальных стад вносит и хозяйственная деятельность человека на репродукционных биотопах. Резко сокращаются площади биотопов литорали, пригодных для откладки икры и развития ранней молодки. Участились случаи абортивных выбросов икры самками на неподходящие субстраты, снизилась ее оплодотворяемость и в целом повысилась смертность в период инкубации. Отмечены случаи массового подхода производителей на нерестовые поля без нереста, с резким нарушением стереотипа репродукционного поведения, и также их массовая гибель во время посленерестового ската.

Негативное воздействие человека на структурные группировки локального стада неравноценно, но так или иначе затрагивает каждую из них. От ухудшений условий нереста наиболее сильно страдают группировки проходных рыб, но в результате повышенной реактивности они первыми уходят из нагульных и зимовальных зон с аккумуляцией токсикантов и тем самым сохраняют численность. Лучше условия зимовки для озимых рыб, переживающих подледный период вдали от антропогенного стока, массовая гибель от загрязнения водоема залповыми выбросами больше у жилых группировок, но они менее страдают в период размножения, так как используют нерестовые поля, покрытые менее загрязненными водами.

Разработка необходимых технических средств различного типа в настоящее время позволяет с достаточной точностью регистрировать элементы двигательного поведения мигрирующих рыб.

Телеметрические работы, проведенные лабораторией ихтиологии ИБВВ РАН (Поддубный, 1971; Поддубный, Малинин, 1988), позволили выяснить общие закономерности миграций отдельных видов рыб. Так, для нерестовой миграции осетра основные из них заключаются в следующем: рыбы мигрируют по сложным траекториям, проходя путь, иногда значительно превышающий спрямленное расстояние между точками от начала и до конца движения. Анализ результатов мечения показал (Поддубный и др., 1971, 1978), что степень сложности трасс движения мигрантов зависит от морфометрии проходимого участка и направления потоков воды в нем. Существенных различий в трассах движений рыб на простых по условиям ориентации отрезках пути ночью и днем не обнаружено. Однако днем отдельные сложные участки осетры проходили по более спрямленному пути, чем в темное время суток.

Выяснено, что ориентационная способность в некоторой степени зависит от пола рыб. Например, самцы осетров быстрее и легче ориентируются в сложной обстановке, чем самки (Поддубный, 1971). Кроме того, на спрямленных участках реки, где простой рельеф дна, ламинарный поток и отсутствуют резкие температурные перепады, траектории движения как проходных, так и туводных рыб удивительно однообразны. Так, для некоторых участков р. Волги среднее значение коэффициента корреляции между трассами движения осетров было равно 0,9. Траектории движения кубанской севрюги не столь однотипны, как у осетров и семги (средний коэффициент корреляции 0,75). Наибольшее число расхождений в траекториях движения рыб отмечается в приплотинных участках гидротехнических сооружений, где имеются резкие перепады глубин, сложные и нестабильные гидрологические условия, а также обнаруживается большое количество неестественных для рыб помех.

При наличии связей между количественными показателями поведения рыб (направление, скорость движения) и характеристиками внешней среды возникает необходимость описания этой связи. При этом большее значение имеет фаза жизненного цикла рыб. У осетра, например, выделяются четыре фазы: 1) речной период жизни молоди и скат ее в море; 2) период интенсивного роста и созревание в морских условиях с высокой обеспеченностью пищей; 3) возвращение созревших или близких к созреванию особей из моря в реку для размножения; 4) обратный посленерестовый скат в море для восстановления энергетического потенциала и повторного созревания.

На первой фазе после выхода из икры и в процессе ската в море молодь осетра обладает в основном пассивным типом движения по течению, т. е. преобладающее значение из всех факторов внешней среды на направление миграции в данном случае оказывает течение.

На второй фазе жизненного цикла по мере роста и проявления потребности в активных перемещениях происходят развитие способ-

ности ориентации, дальнейший учет в выборе направления движения факторов внешней среды (течение, рельеф дна, электромагнитное поле, звуки и пр.), прежде всего способности к определению азимута по солнцу-компасу (Поддубный, 1971).

К третьей фазе жизненного цикла способность к ориентации можно считать достаточно сформированной. Для осетра, впрочем как и для большинства видов рыб, наиболее общим и непротиворечивым является предположение о наличии у него ряда способов ориентации. Наличие в гидросфере различных информационных полей позволяет сделать вывод, что при ориентации рыба может одновременно использовать комплекс ориентиров. Изменением значимости факторов можно объяснить и противоречия в литературных данных, возникающих при попытках установить основные ориентиры.

В целом же анализ результатов телеметрических работ, выполненных лабораторией ихтиологии ИБВВ РАН, и литературных данных позволяет сделать вывод о наличии стохастичности в ориентации и движении мигрантов на фоне общих закономерностей. Эта точка зрения является обобщающей, так как она учитывает как общие тенденции в поведении мигрантов, так и отклонения от них. Используемая нами статистическая трактовка ориентации рыб при миграциях не противопоставляется «детерминистскому» подходу, а является его дополнением, позволяющим анализировать поведение рыб с учетом присущих ему элементов случайности. Местоположение рыб в момент t определяется вектором, проведенным к ней в этот момент из начала координат.

$$\mathbf{R}(t) = iX(t) + jY(t) + kZ(t),$$

где i, j, k — единичные вектора этой системы координат, а $X(t), Y(t), Z(t)$ — проекции вектора $\mathbf{R}(t)$ на OX, OY и OZ (рис. 100).

При наличии статистической устойчивости $\mathbf{R}(t)$ удобно рассматривать как случайную вектор-функцию, которая выражается через одномерные случайные функции. Описание элементов двигательного поведения мигрирующих рыб сводится к описанию этих случайных функций и их производных — проекций скорости и ускорения.

Количественный анализ регистрируемых элементов поведения рыб имеет большое значение в связи с потребностью рыбного хозяйства в получении более объективной информации о миграциях рыб, а также способствует дальнейшему выяснению общих принципов ориентации и навигации животных. Разработка математических моделей, описывающих движение рыб, для экологии рыб имеет не только теоретическое, но и громадное практическое значение, так как при наличии достаточно точных математических моделей может быть разработана и более рациональная и экономически эффективная система промысла. Для вероятностного описания движения рыб на определенной фазе их жизненного цикла использовался аппарат марковских процессов (Сметанин, Поддубный, 1973).

При этом предполагалось, что комплекс биотических и абиотических факторов на данной фазе жизненного цикла вероятностно определяет положение рыбы следующим образом: величина вероятности перемещения из зоны точки $A(x_1, y_1, z_1, t_1)$ в зону точки

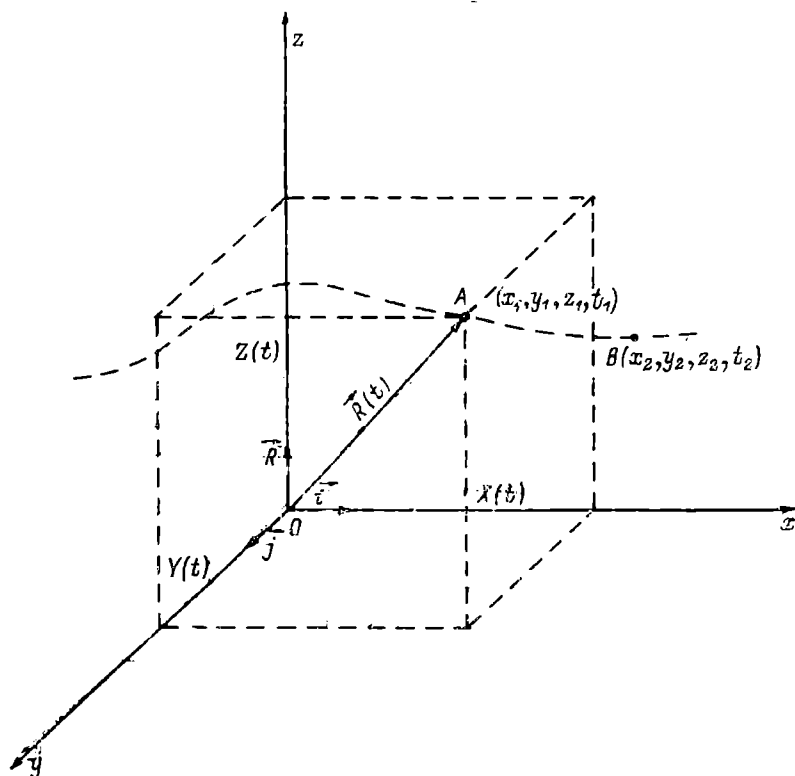


Рис. 100. Определение местоположения рыбы в прямоугольной системе координат.

Объяснение в тексте.

$B(x_2, y_2, z_2, t_2)$ определяется комплексом факторов зоны точки A (рис. 100). Этими факторами могут быть, например, наличие или отсутствие пищи, хищников, особей рыб того или иного вида, а также астро- и звукоориентиры, обонятельные стимулы, ориентиры электромагнитного характера, гравитационные поверхностные волны, характер течений, температура воды, рельеф дна и т. д.

Данное предположение ввиду вероятностного подхода к учету действия комплекса всевозможных факторов наиболее приемлемо при нерестовой миграции, когда способность рыб к ориентации можно считать достаточно сформированной (Поддубный, 1971).

Еще более глубокий подход к анализу миграций возможен при учете нескольких предшествующих точек, когда используется аппарат сложных марковских процессов. Для простых марковских

процессов при рассмотрении проекции движения на ось ОХ плотность вероятности $f(x, t)$ удовлетворяет интегральному уравнению

$$f(x_0, x, t + t^1) = \int f(x_0, x^1, t) f(x^1, x, t) dx^1, \quad (1)$$

где интегрирование производится во всей доступной для рыбы области значений x^1 . Смысл уравнения (1) следующий: переход из положения x_0 в положение x за время t может быть осуществлен путем перехода сначала к любому доступному x^1 за время t и затем к x за время t^1 . Из уравнения (1) можно получить параболическое дифференциальное уравнение Эйнштейна Фоккера-Планка (Колмогоров, 1938):

$$\frac{\partial f}{\partial t} = - \frac{\partial (K_1 f)}{\partial x} + K_2 \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}, \quad (2)$$

где K_1 имеет смысл проекции скорости упорядоченного движения по оси ОХ, K_2 — так называемый коэффициент диффузии характеризует подвижность неупорядоченного движения вдоль оси ОХ. Можно показать справедливость соотношений:

$$(x - x_0)^2 = K_1 t^2 + 2K_2 t, \quad (3)$$

откуда при вычисленном K_1 легко находится K_2 .

Заметим, что коэффициенты K_1 и K_2 зависят как от особенности биологии вида, так и от экологической ситуации. Для рыб с близкими биологическими показателями они могут служить объективными числовыми критериями сложности экологической ситуации.

С помощью уравнения (2) описывается марковский процесс преимущественного движения с переменной в общем случае скоростью K_1 в направлении ОХ, на которое накладывается некоторое неупорядоченное движение, характеризуемое коэффициентом K_2 (рис. 101 а).

Анализ результатов экспериментов с одновременным выпуском группы из 30 меченых осетров за пределы приплотинного участка Волгоградского водохранилища (Поддубный, 1971) выявил соответствие решения (2) с результатами эксперимента. Ввиду трудностей решения аналогичных уравнений со сложными граничными условиями по ОУ и ОZ для распределений по этим осям сделана статистическая оценка. Далее для 40 осетров, выпущенных из рыбхода в разное время суток, построены экспериментальные кривые распределения (под t здесь понимается время движения рыбы после ее выпуска из рыбхода). При вычисленных K_1 и K_2 для этого случая уравнение качественно верно и количественно достаточно точно описывает движение рыб вдоль реки (рис. 101 б).

Рассмотрим более общий случай движения рыб в трехмерном пространстве. Пусть рыба при миграции совершает последовательные перемещения $g_1, g_2 \dots, g_i \dots$, причем абсолютная величина и направление каждого перемещения независимы от предыдущих, но

вероятность того, что перемещение лежит между r_i и $r_i + dr_i$, подчинена функции распределения $f(r_i)$

$$f(x_i, y_i, z_i) dx_i dy_i dz_i = f_i dr_i. \quad (4)$$

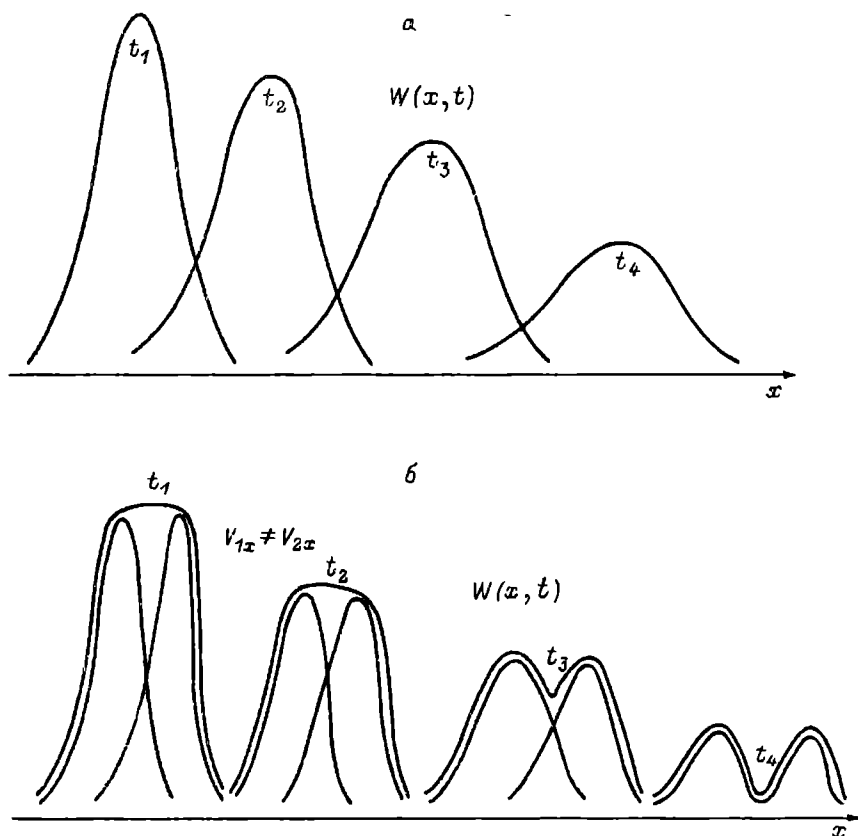


Рис. 101. Решения уравнения Эйнштейна — Фоккера — Планка для первого (а) и второго (б) случаев.

По оси ординат — $W(x, t)$ — плотность вероятности распределения рыб в последовательные моменты времени (t_1, t_2, t_3, t_4); по оси абсцисс — расстояние, отн. ед.

При этом положение рыб после определенного числа перемещений (N) определяется выражением

$$R = \sum_{i=1}^N r_i.$$

Найдем вероятность того, что после нескольких перемещений рыба находится в интервале между R и $R + dR$, т. е. ищем

$$W_N(R) dR.$$

Для решения этой задачи, следуя С. Чандрасекару (Chandrasekar, 1974), воспользуемся методом А. А. Маркова. Можно показать (Chandrasekar, 1974), что в этом случае

$$W_N(\mathbf{R}) = \frac{1}{2\pi^2 |\bar{\mathbf{R}}|} \int_0^\infty \sin(|\bar{\mathbf{p}}| |\bar{\mathbf{R}}|) \left\{ \frac{\sin|\bar{\mathbf{p}}|l}{\bar{\mathbf{p}}l} \right\} |\bar{\mathbf{p}}| d|\bar{\mathbf{p}}|. \quad (5)$$

При $N = 3$, например, имеем:

$$W_3 = \begin{cases} \frac{1}{8\pi l^3} & (0 < |\bar{\mathbf{R}}| < l); \\ \frac{1}{16\pi l^3 |\bar{\mathbf{R}}|} (3l - |\bar{\mathbf{R}}|), & (l < |\bar{\mathbf{R}}| < 3l); \\ 0 & (3l < |\bar{\mathbf{R}}| < \infty). \end{cases} \quad (6)$$

Если же $N \gg 1$, то для трехмерного пространства

$$W(\bar{\mathbf{R}}) = \frac{1}{(2\pi l^2)^{3/2}} \exp(-3|\bar{\mathbf{R}}|^2/2Nl^2). \quad (7)$$

Рассматривая миграцию рыб в двумерном пространстве, получим

$$W(\bar{\mathbf{R}}) = \frac{3}{2\pi N l^2} \exp(-3|\bar{\mathbf{R}}|^2/2Nl^2). \quad (8)$$

Проанализируем полученные результаты для случая $N \gg 1$, пользуясь сведениями о миграции лососей в море (Saila, Sharpu, 1963). При этом предполагается, что обоняние у мигрирующего лосося является надежным ориентиром, когда он находится вблизи родной реки. Считается, что лосось узнает направление движения к родной реке, если он попадает в результате миграции в море в полуокружность радиуса около 200 км с центром в устье реки.

Данные Международной Северо-Тихоокеанской рыбной комиссии (1959) (Saila, Sharpu, 1963) показывают, что миграция половозрелого лосося (горбуши) по направлению к о-ву Кадьяк из мест нагула заняла 175 сут. Такого же порядка время морских миграций и других видов лососей.

Зарегистрирована скорость движения лососей от 22 до 87 км/сут, в среднем — около 40 км/сут (Johnson, 1957; Neave, 1964). Таким образом при миграции в море лосось проходит путь порядка 6500 км при расстоянии 2200 км от зоны кормления до устья реки.

Анализ результатов показывает, что для функций (5) и (8) вероятность возврата лососей к устью родной реки при $R = 2000$ км ничтожна, т. е. вряд ли $W(\bar{\mathbf{R}})$ можно описывать такими функциями на всем пути миграции или на некотором большом участке ее. Она может достигать наблюдающихся в опытах по мечению величин при меньшем $|\bar{\mathbf{R}}|$ (порядка 200 км) и учете влияния берега на возврат рыб (увеличение $W(\bar{\mathbf{R}})$ за счет прибрежной зоны).

По-видимому, лишь на некотором участке миграции возможно описание павигации рыб, используя в качестве функции распределения перемещений несмещенную (по ОХ, ОУ) гауссовую кривую.

При расстояниях около 1000 км большую вероятность возврата можно получить, взяв более общий вид гауссовой кривой,

$$W(\bar{R}) = \frac{a^2}{\pi N l_{\text{ср}}^2} \exp \left(-\frac{a^2}{N l_{\text{ср}}^2} ((x - x_0)^2 + (y - y_0)^2) \right). \quad (9)$$

Вероятность попадания рыбы в этом случае в прямоугольник (равновеликой полуокружности) при $|\bar{R}| = 1200$ км, $N = 3600$ км, $l = 1$, $y_0 = 1250$ км, $x_0 = 0$ при $a^2 = 1/2$ равна 0,46, при $a^2 = 3/2$ — уже 0,8. Таким образом, при некотором $a^2 (\approx 0,5)$ результаты расчетов для этих условий сравнимы с известными данными по возрасту лососей к устью родной реки, т. е. можно допустить, что некоторая форма случайного поиска, имеющая тенденцию генерального движения к зоне нереста, подобную этой, может достаточно хорошо описать ориентацию рыб при миграциях.

Итогом миграции является приход особей и их групп на определенное биотопное поле, биотоп и его участок с образованием скоплений особей, распределение которых поддается моделированию. Опыт подобного моделирования для нагульного периода в мелководном слабопроточном водохранилище показал, что предмоделью здесь может служить взаимосвязь плотности рыбного населения с рельефом дна водоема.

Перед началом построения карты различной плотности рыбного населения весь водоем разбивается на квадраты, размер которых должен соответствовать масштабу процессов преобразования водных масс. Судя по нашим данным (Терещенко, 1987), величина зоны влияния углубления дна на плотность рыбного населения пелагиали поймы, например для Рыбинского водохранилища, равна 2—3 км, для Иваньковского — на порядок меньше.

Отправным пунктом построения карты различной плотности рыбного населения является наличие в квадрате относительно проточных углублений дна (бывшие русла крупных рек) и слабопроточных углублений (затопленные пойменные озера) (рис. 102).

По эмпирическим данным считается, что плотность рыб максимальна в случае прохождения через квадрат русла бывшей крупной реки. Если в квадрате кроме русла реки находится и изобата 4 м или русло проходит через соседний квадрат, то плотность рыб средняя. Такой же она будет и при наличии затопленного пойменного озера. В квадратах с изобатой 4 м на границе мелководий плотность рыб понижена.

На основе этого алгоритма строится карта распределения рыб (рис. 103). Сравнение ее с данными натурных съемок по распределению пелагических и донных рыб показывает высокую связь. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для пелагического и донного комплекса равны соответственно 0,998 и 0,999.

Для подхода к пониманию механизмов возникновения существующего в водохранилищах распределения рыб в модель заложено

жены некоторые представления о его возможных причинах через анализ двух процессов — дрейфа части рыб в сторону углубления дна и выравнивания плотности рыб за счет диффузии. Основания для первого предположения дают данные наблюдений за перемещением рыб, полученные с помощью кольцевых сетей и гидролокатора (Поддубный и др., 1968; Поддубный и др., 1985). Второе

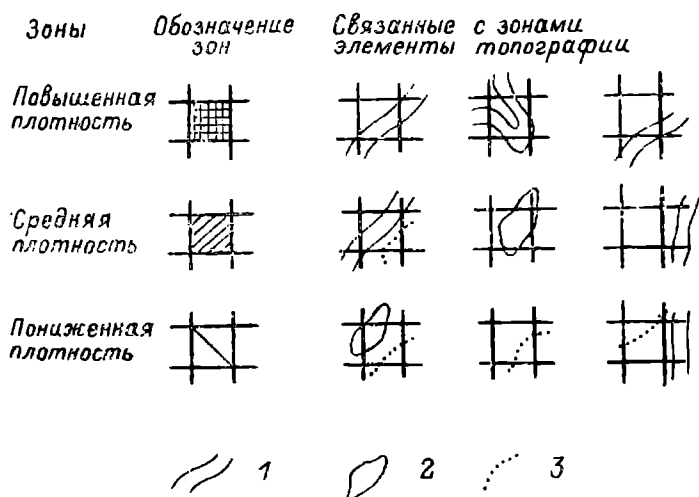


Рис. 102. Алгоритм моделирования распределения рыб на основе рельефа дна водоема.

1 — контуры бывших русел; 2 — затопленные пойменные озера; 3 — изобаты 4 м.

предположение можно сформулировать следующим образом: если в каком-то месте рыб станет слишком много, то часть их перейдет в соседние районы.

Алгоритм расчета предусматривал перебор всех квадратов на каждом шаге (Тихонов, 1985; Morrison et al., 1985) с учетом для каждого из них и в 8 соседних квадратах соотношения глубин и плотностей рыб. Дрейф задавался пропорциональным разности глубин, а диффузия — разности плотностей:

$$P_{i,j,t+1} = P_{i,j,t} + \alpha \sum_{k=1}^8 (H_{i,j} - H_{k,l}) \times$$

$$\times \begin{pmatrix} P_{k,l,t}, & \text{если } H_{i,j} > H_{k,l} \\ P_{i,j,t}, & \text{если } H_{i,j} < H_{k,l} \end{pmatrix} + \beta \sum_{k=1}^8 (P_{k,l,t} - P_{i,j,t}),$$

где $P_{i,j,t+1}$ — плотность рыбного населения в центральном квадрате в момент времени $t+1$; $P_{i,j,t}$ — плотность рыбного населения в центральном квадрате в момент времени t ; $P_{k,l,t}$ — плотность рыбного населения в соседнем квадрате; $H_{i,j}$ — глубина

в центральном квадрате; $H_{k,l}$ — глубина в соседнем квадрате; α — коэффициент миграции; β — коэффициент диффузии.

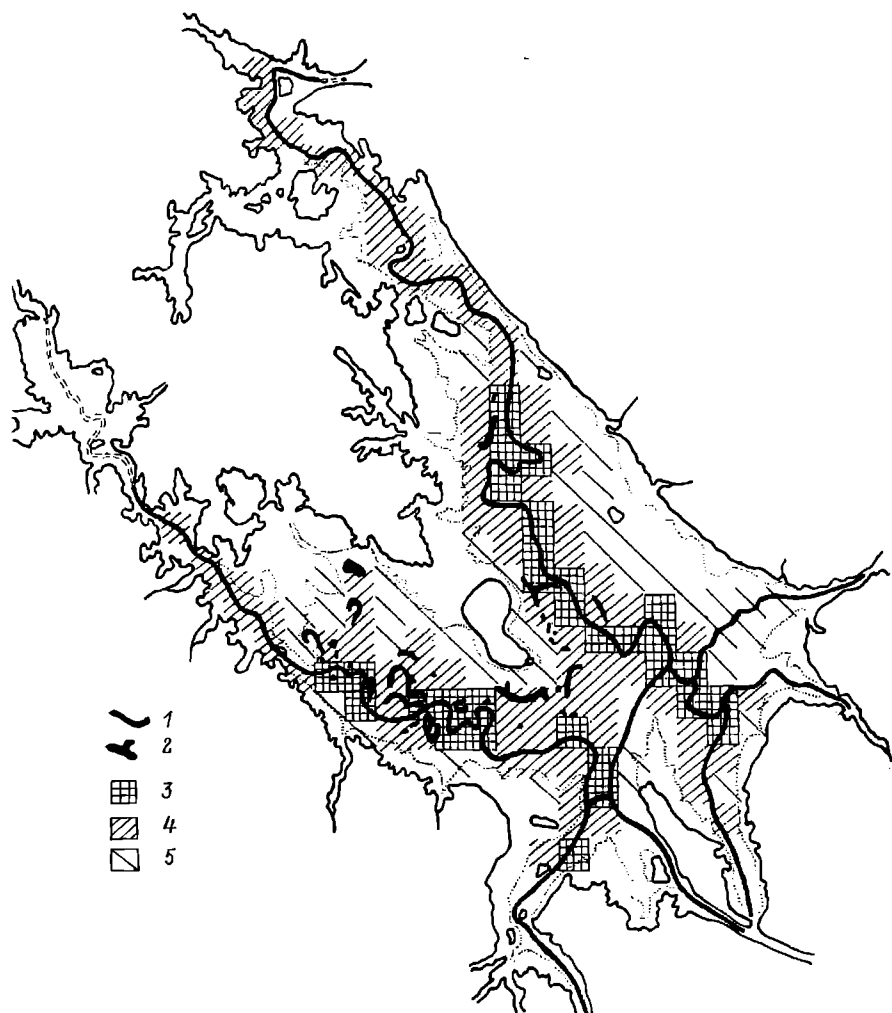


Рис. 103. Результаты топографического моделирования распределения рыбного населения Рыбинского водохранилища.

1 — бывшие русла рек; 2 — затопленные пойменные озера; 3 — плотность рыбного населения повышенная, 4 — то же средняя, 5 — то же пониженная.

При начальной однородности распределения рыб модель через 150—200 шагов дает стабильную картину распределения (рис. 104). Максимальные плотности отмечены в зонах углублений, а по мере удаления от них идет уменьшение плотности рыб. Зависимость плотности рыбного населения на пойме от расстояния до углубле-

ния соответствует реальной картине, приведенной на рис. 105. Погрешность расчетов плотности рыб не превышает 30 %.

Проведенная работа показала, что для моделирования распределения рыб в водохранилище в зависимости от рельефа дна (интегральной характеристики биотопных структур водоема) достаточно учесть два процесса — дрейф рыб в сторону углубления дна и диффузию в сторону пониженных плотностей.

Раскрывая эти процессы можно подойти к объяснению механизмов функционирования зон аккумуляции биомассы. Кроме того, приведенный алгоритм расчета позволяет дать количественную оценку разнокачественности различных зон аккумуляции через определение площади, с которой рыбы скапливаются в каждую из них.

Хорошее соответствие расчетных и экспериментальных данных позволяет использовать этот метод для прогнозирования распределения рыб в любом водохранилище, имеющем размеры углублений на порядок меньше, по сравнению с размерами водоема. Это моделирование можно проводить не только для существующего, но и для проектируемого водохранилища, что весьма актуально для решения многих вопросов комплексного водопользования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Очередной этап комплексных исследований пространственно-временного распределения и перемещений гидробионтов по системе экологических полигонов, выполненных сотрудниками разных лабораторий Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, позволил получить и ввести в анализ новую информацию о состоянии и функционировании экосистем различных по типу водоемов.

Все работы выполнены с применением методик, позволяющих дать количественную оценку численности гидробионтов, с учтенной ошибкой определений, охарактеризовать процесс перераспределения групп особей и популяций во время вегетационного периода.

Основное по значимости место в исследованиях заняло, как представляется авторам, более детальное, чем ранее, изучение связей распределения живого населения с гидродинамическими процессами в водоемах и качеством их биотопов.

В результате многолетних исследований структуры и динамики водных масс были установлены закономерности образования в открытых плесах озер и водохранилищ разномасштабных по занимаемой акватории циклональной и антициклональной циркуляций воды с расположенными между ними зонами схождения и растекания потоков. Определены их топография, вертикальная структура, устойчивость во времени и пространстве, особенности взаимодействия с рельефом дна при разных ветровых воздействиях и наличии или отсутствии контакта с прибрежными мелководьями. Для каждого структурного элемента водных масс водоема определены динамика основных гидрофизических и гидрохимических параметров, условия трансформации взвешенных веществ и осадконакопления.

Эти исследования, которые по целевой функции могут быть названы биоэкологическими, позволили под новым углом зрения рассмотреть положения о биотопных полях водоема и дать новую классификацию биотопов с более объективной оценкой их соответствия по условиям оптимальному жизнеобеспечению гидробионтов. Одновременно биоэкологические исследования обеспечили получение необходимых фоновых характеристик состояния абиотической среды, без которых данные о распределении и перемещениях гидробионтов были бы значительно менее информативны.

Достигнутые при работе на полигонах синхронность и синтопность сбора разносторонних материалов позволили с большей

глубиной и достоверностью оценить известные системы связей организмов и популяций со средой, межпопуляционные отношения в биоценозах и выделить новые, ранее ускользавшие от исследователей факториальные зависимости.

Стала очевидной недооценка при изучении перемещений пелагических гидробионтов роли местных циркуляционных течений, создающих обширные и устойчивые зоны круговоротов, в пределах которых возникают повышенные концентрации растений и животных, совершающих в течение вегетационного периода в круговороте кольцо дрейфа и пополняющих свою численность за счет более мелких скоплений и стай, транзитно вносимых из других районов водоема, где условия для замедления дрейфа отсутствуют. Намечались основные трассы транзитного переноса гидробионтов из центров размножения: относительно простые по участкам схождения потоков между соседними круговоротами и более сложные, следуя по которым растения и животные сначала попадают в циклональный круговорот, работающий по принципу центрифуги, а затем по мере выброса из него в аккумулярующий антициклональный, где и задерживаются на длительное время. Более детальное изучение структуры круговоротных зон позволило установить наличие в них кроме уже известной ранее разнонаправленности поверхностных и придонных течений горизонтальной неустойчивости, вызывающей местные подъемы и опускания вод. Рассмотрение на этом фоне вертикальных суточных миграций гидробионтов показало, что они часто далеки от классической схемы ночного подъема и дневного опускания животных, так как это не определяется жизненной необходимостью, а регистрация скоплений в разных по глубине слоях является следствием продолжения их дрейфа в данном потоке воды, но не активных ориентированных перемещений особей по вертикали.

Условия для совершения собственных вертикальных миграций возникают только на наименее проточных участках центральных зон круговоротов. Здесь наблюдается попеременный дрейф скоплений гидробионтов днем в придонных потоках воды, а ночью — в противоположных по направлению поверхностных, в результате чего достигается их локализация на ограниченной акватории (Поддубный, 1971).

При встрече придонных потоков воды с неравномерностями рельефа дна возникают местные вертикальные водовороты, служащие ячейками сверхвысоких концентраций дрейфующих кормовых для рыб гидробионтов и самих рыб, имеющих здесь кроме обилия пищи хорошие убежища от хищников на склонах углублений в виде затонувшей древесины, остатков торфяных сплавин, валунов и других внутриботопных конкреций.

Только в этих условиях за счет переуплотнения потребителей возможны возникновения между ними пищевых конкурентных отношений и влияние выедания на структуру, воспроизводительную способность и численность популяций кормовых организмов. Площадь таких зон в открытых плесах относительно невелика, а

на других нагульных биотопах высокоплотные скопления гидробионтов практически отсутствуют и в целом, особенно в водоемах мезотрофного и эвтрофного типов, конкуренция за пищу не является постоянно действующим фактором и исключается из межвидовых популяционных взаимоотношений через избирательность питания и пространственно-временные расхождения в ритмике приема пищи.

Совместный дрейф популяций кормовых организмов и их потребителей во внутриводоемных потоках воды способствует сокращению непроизводительных трат энергии всеми членами биоценоза и позволяет им для обеспечения жизненных потребностей обходиться меньшим количеством пищи, чем при активном движении.

Экономичным способом нагульных перемещений с потоками воды широко пользуются и донные рыбы. Он является основным для кочующих групп особей локальных популяций бентофагов, поднимающихся в толщу воды и осуществляющих таким образом дрейфопереход с одного кормового пятна профундали на другое. Исключительно велика роль дрейфа для популяций проходных реофильных рыб в крупных речных системах. На примере ряда видов крапчатых и сомовых рыб р. Параны удалось проследить весь процесс дрейфа молоди, родившейся на русловых перекатах, — от начала ската личинок, до их превращения во взрослых рыб со сменой во время жизни слабо- и сильнопоточных нагульных биотопов на фоне прерывистого движения вниз по течению реки и подъема созревших производителей на свои нерестилища путем классической анадромной преднерестовой миграции вдоль склонов русла в граничных зонах основного потока с ослабленным встречным течением и наличием мелких круговоротов, используемых для отдыха.

Анализ обширного фактического материала по освоению гидробионтами нагульных биотопов в литорали, сублиторали и профундали водоемов дополнил имевшиеся сведения о попеременном использовании планктофагами, бентофагами и хищниками зон аккумуляции биомассы прибрежных зарослей и более глубоководных участков. Удалось раскрыть механизм поэтапного ознакомления потребителя с новым кормовым полем, выбор на нем оптимального по условиям индивидуально-группового участка и документировать сезонную динамику процесса кормления и отдыха на фоне смены популяций кормовых организмов, степени накормленности питающихся особей и изменений состояния биотопов.

Работа на экологических полигонах с локальными популяциями (стадами) рыб позволила детализировать представления об их структуре, величине ареала, степени подвижности особей и через анализ взаиморасположения и качества освоенных каждым стадом репродуктивных, нагульных и зимовальных биотопов подойти к прогностическому описанию топографии скоплений, механизма их образования и основных трасс перемещений. Разработанная для этой цели интегральная модель «плотность популяции —

рельеф дна» позволяет на любом существующем или сооружаемом водоеме без предварительных многолетних исследований выделить зоны повышенной концентрации гидробионтов и оценить их территориально-временную устойчивость.

Детальному изучению взаиморасположения структуры, связей и функционирования локальных популяций, необходимому для разработки способов управления продуктивностью, должен предшествовать анализ их гинееологии. Представленные в книге зоо-географический материал и новая схема получения более объективной эколого-генетической информации об истории расселения и качестве видовых популяций можно рассматривать как важный шаг в решении этого сложного вопроса.

Стихийное или направленное вселение в водоем новых видов беспозвоночных и рыб далеко не всегда сопровождалось оценкой их возможного влияния на местную фауну, а также природоохранной и хозяйственной целесообразности этих мероприятий. Совершенно не исследовано влияние акклиматизантов на распределение локальных популяций аборигенов, равно как и сам процесс освоения вселенцами новых для них биотопных структур. Разработка этих вопросов на примере ряда водоемов позволила вскрыть целый ряд негативных последствий непродуманной нитродукции и дать им прогностическую оценку для неповторения ошибок в экологических ситуациях других водоемов.

Изучение распределения и перемещений гидробионтов проводилось на водоемах и их участках, в разной степени подвергнутых антропогенному воздействию. В результате удалось документировать ряд новых поведенческих реакций рыб и беспозвоночных на распространение загрязняющих веществ. Даже в центрах залповых сбросов неочищенных токсичных вод часть особей местных популяций оказывается способной распознать опасность и попытаться уйти из зоны в более чистую литораль и притоки или сменить слой обитания, оторвавшись ото дна, где, как правило, отмечаются наибольшие концентрации вредных веществ. Наиболее быстро уходом в сторону убывания градиента концентрации загрязнителя реагируют мигрирующие (номадные) особи локальных стад рыб, уже через несколько часов или суток оказывающиеся вне опасности. Наименее страдают от загрязнения обитатели пелагиали, а наибольшая гибель особей происходит у оседлых немигрирующих группировок бентофагов.

В условиях достаточного илонакопления загрязняющие вещества захораниваются под слоем новых седиментов и в случае неповторения сбросов ранее покинутые участки заселяются вновь, часто даже более обильно. Последствия хронического отравления малыми дозами токсикантов, не вызывающих эффект бегства, более негативны. В зараженных ими районах отмечены резкое увеличение уродств, патологические изменения печени, снижения числа питающихся особей вследствие нарушения у них координации пищедобывательских актов, отказ от размножения, частичная утрата ориентационной способности при миграциях. Очаги опас-

ных загрязнений по аномалиям в поведении, распределении и физиологическом состоянии гидробионтов выявляются имеющимся опытом достаточно легко, и документация состояния популяций по этим признакам может служить объективной основой для правовых природоохранных решений.

Ярким примером эффективности этих решений служит рассмотренный в монографии процесс реинтродукции в защищенную от токсических стоков финскую р. Ванта особо требовательных к качеству воды лососевых рыб.

Дальнейшее комплексное изучение пространственно-временного распределения и перемещений гидробионтов в экосистемах разного типа представляется обязательным элементом биомониторинга, так как позволяет вводить в исследовательский процесс систему интегральных характеристик состояния и взаимодействия сообществ и кратчайшим путем подойти к пониманию возможностей и способов сохранения и рационального использования биопродукционных ресурсов водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авинская Е. В. Распределение фитопланктона в озере Ильмень//Сб. науч. тр. ГосНИОРХа. Л., 1987. № 264.
- Автоматизация лимнологических исследований и световой режим водоемов. Новосибирск, 1984.
- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1989.
- Аниферова Т. И. О состоянии запасов балхашской маринки в р. Или// Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1972. Вып. 7.
- Баимбетов А. А. Возрастная и размерная изменчивость балхашской маринки р. Или//Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1970.
- Баканов А. И. О количественной оценке агрегированности бентоса//Количественные методы в экологии животных. Л., 1980.
- Баканов А. И. Распределение макрозообентоса и количественный учет кормовой базы рыб-бентофагов//Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984.
- Баканов А. И., Сметанин М. М. Об использовании информационных показателей для оценки агрегированности организмов//Биологические основы рыбного хозяйства Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1981.
- Баканов А. И., Стрижникова Л. Н. О связи между изменениями кормовой базы и питания леща *Abraamis brama* L. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища//Вопр. ихтиологии, 1979. Т. 19, вып. 1(114).
- Бакастов С. С., Литвинов А. С. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона//Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971.
- Бакулин К. А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища//Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб. Л., 1968.
- Балонов И. М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плёсов Рыбинского водохранилища в 1968—1972 гг.//Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975.
- Баранов Ф. И. Избранные труды. М., 1971. Т. 3.
- Башунова Н. Н. К экологии размножения жереха в оз. Балхаш//Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1975. Вып. 9.
- Башунова Н. Н. Состояние и перспективы развития рыбного хозяйства Алакольских озер//Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1981.
- Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища//Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
- Берг Л. С. Рыбы бассейна Амура//Зап. АН (8) по физ.-мат. отд-нию. 1909. Т. 24, № 9.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М., 1933. Т. 2.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1948. Т. 1.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949. Т. 2.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949. Т. 3.
- Берг Л. С. Избранные труды. М., 1962. Т. 5.

Бибик В. А., Коркош В. В. Выявление пяти повышенной био- и рыбопродуктивности путем дистанционных измерений//Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов: Тез. докл. Л., 1984.

Биологическая кибернетика. М., 1977.

Биологическая продуктивность океана. М., 1977. Т. 2.

Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968.

Богущая Н. Г. Объем и морфологические особенности подсемейства Leuciscinae карповых рыб (Cyprinidae)//Систематика, морфология и экология рыб. Л., 1988.

Бородич Н. Д., Ляхов С. М. Зообентос Куйбышевского и Саратовского водохранилищ//Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1979, № 44.

Бочаров Л. Н., Пак С. Б. Энтропийная модель распределения скоплений животных//Математические методы исследования процессов формирования промысловой обстановки. Владивосток, 1982.

Брагинский Л. П., Береза В. Д., Величко И. М., Гринь В. Г., Гусынская С. Л., Денисова А. И., Литвинова М. А., Сысуева-Антипчук А. Ф. Пятна цветения, пагоные массы, выбросы синезеленых водорослей и происходящие в них процессы//Цветение воды. Киев, 1968.

Браценюк Т. Н. Распределение рыб Саратовского водохранилища//Саратовское водохранилище. Саратов, 1973.

Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяций экологии паразитов. Л., 1972.

Бурков В. А. Общая циркуляция Мирового океана. Л., 1980.

Бурмакин Е. В., Домбровский Г. В. Состояние рыбных запасов оз. Балхаш и перспективы увеличения уловов//Тр. ВНИОРХ. 1956. Т. 3.

Буторин Н. В. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания//Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1963. Вып. 5(8).

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

Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982.

Буторин Н. В., Литвинов А. С., Фомичев И. Ф., Поддубный С. А. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока//Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.

Буторина Л. Г. Распределение *Polyphemus pediculus* (L.) в зависимости от освещенности//Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. 1969. Вып. 19(22).

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений//Происхождение и география культурных растений. Л., 1987а.

Вавилов Н. И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений//Происхождение и география культурных растений. Л., 1987б.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953.

Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф., Ланге Н. О. О роли молоди сорных рыб в развитии молоди промысловых полупроходных рыб//Тр. ИЭМЭЖ. 1953. Вып. 10.

Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф., Ланге Н. О., Дмитриева Е. Н., Брагинская Р. Я. Этапы развития промысловых полупроходных рыб Волги и Дона — леща, воблы, тарани, сазана и судака//Тр. ИЭМЭЖ. 1957. Вып. 16.

Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М., 1964.

Волков А. Ф. Горизонтальная структура планктонного сообщества и водные массы Рыбинского водохранилища/Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1981 (Рукопись деп. в ВИНТИ 11 января 1982 г. № 152—82 деп.).

Володин В. М., Стрельникова А. П. Этапы постэмбрионального развития синца в прудовых условиях//Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 1.

- Выскребенцев Б. В., Орлов А. В.** Подводные исследования поведения и распределения рыб на подводных возвышенностях Тихого и Индийского океанов//Подводные рыбохозяйственные исследования. Мурманск, 1986.
- Генетика изоферментов.** М., 1977.
- Гиляров А. И.** Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М., 1987.
- Гирса И. И.** Освещенность и поведение рыб. М., 1981.
- Грачев А. А., Саранцов С. И.** Использование ультразвуковой биотелеметрии на промысле осетровых на реке Урал//Рыб. хоз-во. 1983. № 2.
- Григораш В. А., Спановская В. Д., Лебедева Т. Ф.** Обеспеченность пищей сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Можайского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3(74).
- Гульдин А. Н.** Обобщенная модель стайного поведения мигрирующей популяции//Экология. 1978. № 2.
- Гульдин А. Н., Флейшман Б. С.** Модели поведения пелагических рыб//Ленингр. гидрометеорол. ин-т. 1979. Деп. в ВИНТИ, № 35331—79.
- Гусар А. Г., Пьянов А. И.** Особенности распределения леща Вяткинского водохранилища в период нагула//Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 2.
- Гусева К. А.** Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп)//Тр. биол. станции «Борок». Л., 1955. № 2.
- Дарвин Ч.** Происхождение видов. М.; Л., 1939. Т. 3.
- Денисов Л. И.** Рыболовство на водохранилищах. М., 1978.
- Диканский В. Я.** Роль питания в процессе акклиматизации судака в оз. Балхаш//Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата; 1974. Вып. 8.
- Диканский В. Я., Стрельников А. С.** Об относительной численности судака в оз. Балхаш//Тр. ГосНИОР. 1975. Т. 103.
- Домбровский Ю. А.** Пространственно-неоднородные модели водных экосистем. Построение, исследование, приложения: Автореф. дис. докт. физ.-мат. наук. М., 1985.
- Дружинин Г. В., Короткевич О. Е., Румянцев В. Б.** Экспресс-метод полевых наблюдений за распространением сточных вод в озерах//Вод. ресурсы. 1984. № 2.
- Дружинин Г. В., Короткевич О. Е., Смирнова Т. С.** О связи развития зоопланктона с распределением водных масс в оз. Ильмень//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 57.
- Дука Л. А.** Трофические комплексы личинок и мальков рыб в прибрежной зарослевой зоне Черного моря//Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 1(108).
- Дукравец Г. М.** Результаты акклиматизации рыб в озерах бассейна р. Талас//Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1964.
- Еремеева Е. Ф.** Этапы развития леща Рыбинского водохранилища//Тр. ИЭМЭЖ. 1960а. Вып. 25.
- Еремеева Е. Ф.** Сравнение этапов развития леща *Abramis brama* (L.) Кубанских лиманов, Волги и Дона//Тр. ИЭМЭЖ. 1960б. Вып. 25.
- Жаков Л. А., Меншуткин В. В.** Пространственная имитационная модель малой реки//Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 4.
- Желтенкова М. В.** Особенности нагула рыб и некоторые проблемы рационального использования природных ресурсов водоемов//Трофология водных животных, итоги и задачи. М., 1973.
- Животовский Л. А.** Показатель сходства популяций по полиморфным признакам//Журн. общ. биологии. 1979. Т. 39, № 5.
- Житенева Т. С.** Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 46.
- Зайдель А. И.** Ошибки измерений физических величин. Л., 1974.
- Законнов В. В.** Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 51.
- Законнов В. В., Зиминова Н. А.** Осадконакопление и аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Рыбинского водохранилища//Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
- Заферман М. Л.** О поведении тупорылого макрураса по данным подводных наблюдений//Подводные рыбохозяйственные исследования. Мурманск, 1986.

Захарова Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища//Тр. Биол. станции «Борок». 1955. Вып. 2.

Захарова Л. К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище//Тр. Биол. станции «Борок». 1958. Вып. 3.

Зиминова Н. А., Законнов В. В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Верхней Волги//Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.

Зиминова Н. А., Курдин В. П. Баланс взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище//Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972.

Иванова М. Н., Половкова С. Н., Кияшко В. И., Баканов А. И. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в водохранилищах Волжского каскада//Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. М.; Л., 1978. Вып. 32(35).

Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Некоторые черты биологии молодых снетка (*Clupeiformes*, *Osmeridae*) Рыбинского водохранилища//Зоол. журн. 1970. Т. 69, вып. 6.

Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб//М., 1955.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб//Киев, 1977.

Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема//М., 1982.

Иксанов К. И., Бирчук П. С. Акклиматизация и болезни рыб в оз. Иссык-Куль/Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972.

Ильина Л. К., Поддубный А. Г. Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства//Рыбное хозяйство внутренних водоемов. Л., 1963.

Инструкция по применению биотелеметрического метода в экологии рыб. М., 1990.

Калихман И. Л. Оценка точности определения плотности скоплений рыб гидроакустическим методом//Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982.

Каменкович В. М., Кошляков М. Н., Монин А. С. Синоптческие вихри в океане. Л.; 1982.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.; 1979.

Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов//М.; 1975.

Кашкин Н. И. Экологические предпосылки имитационного моделирования миграций морских пелагических рыб//Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 2.

Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л., 1987.

Кияшко В. И., Малинин Л. К., Поддубный А. Г., Стрельников А. С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плёсах водохранилищ Волги и Дона//Вод. ресурсы. 1985. № 3.

Коблицкая А. Ф. Определитель молоди рыб дельты Волги//М., 1966.

Колмогоров А. Н. Об аналитических методах в теории вероятностей//Усп. математ. наук. 1938. Т. 5.

Кондрашихин В. Т. Теория ошибок и ее применение к задачам судовождения. М., 1969.

Кондрашов А. П., Шестопалов Е. В. Основы физического эксперимента и математическая обработка результатов измерений. М., 1977.

Конобеева В. К. Влияние течений на распределение молоди рыб в водохранилищах//Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 23, вып. 1.

Конобеева В. К., Конобеев А. Г., Поддубный А. Г. О механизме образования скоплений молоди окуня в открытой части водохранилища озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища)//Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 2(121).

Конобеева В. К., Поддубный А. Г. К прогнозированию распределения ранней молоди рыб в водоеме//Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, № 4.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1979.

Контарь В. А. Плотность популяции в математических терминах//Журн. общ. биологии. 1968. Вып. 29, № 3.

Корнева Л. Г. Горизонтальная структура фитопланктона Рыбинского водохранилища в летний период//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 80.

Корников В. В. Применение бета-пуассоновского распределения при учете численности организмов на территории//Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига, 1980.

Корников В. В., Калинин О. М., Барт А. Г. Математические модели распределения организмов на территории//Математические модели популяций. Владивосток, 1979.

Криксунов Е. А., Меншуткин В. В. Вероятностные модели популяций рыб//Современные проблемы ихтиологии. М., 1981.

Крыжановский С. Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития//Изв. ТИРХ. 1948. Т. 27.

Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сорных рыб (Cyprinidae и Siluridae)//Тр. ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. 1949. Вып. 1.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei)//Тр. ИЭМЭЖ. 1955. Вып. 10.

Кудерский Л. А. Саморасселение рыб во внутренних водоемах под влиянием антропогенных факторов как зоогеографическая проблема//Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972.

Кузьмин Г. В. Фитопланктон//Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.

Курдин В. П. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища//Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 1 (4).

Курейшевич А. В., Новиков Б. И. Учет гидрометеорологических факторов при составлении схем распределения фитопланктона и хлорофилла в днепровских водохранилищах//Гидробиол. журн., 1985. Т. 21, № 4.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1968.

Ланге Н. О. Этапы развития кубанской и донской тарани и воблы//Тр. ИЭМЭЖ. 1960а. Вып. 25.

Ланге Н. О. Этапы развития плотвы в различных экологических условиях//Тр. ИЭМЭЖ. 1960б. Вып. 28.

Лапкин В. В., Свирицкий А. М., Сопов Ю. Н. Избираемая температура и температура акклимации рыб//Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 11.

Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М.; 1967.

Лебедева Т. В., Григораш В. А. Ритмика и интенсивность питания личинок леща и плотвы в Можайском водохранилище//Комплексные исследования водохранилищ. 1978. № 4.

Лещева Т. С. Особенности образования оборонительных реакций на хищника у молоди стайных рыб//Экологические эволюционные аспекты поведения животных. М., 1974.

Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Л.; 1955.

Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период: Биогеографические обоснования гипотезы. Л.; 1972.

Литвинов А. С. Некоторые данные о ветровых течениях в Рыбинском водохранилище//Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерватории. Л., 1966. Вып. 3.

Литвинов А. С. Структура течений верхневолжских водохранилищ//Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Рыбинск, 1977.

Литвинов А. С. Временная и пространственная изменчивость поля температуры в водохранилищах//Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М.; 1985.

Литвинов А. С., Буторин Н. В. О течениях и турбулентном обмене вод в водохранилищах//Acta Hydrophys., 1980. Bd. 25, N. 1—2.

Логиновских Э. В., Стрельников А. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Алакольских озер//Круговорот веществ и энергии в озерах и водохранилищах. Иркутск, 1973.

Лукин А. В. Куйбышевское водохранилище//Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50.

Луферова Л. А., Монаков А. В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг.//Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966. Вып. 12(15).
Лысенко Н. Ф. Питание сома в оз. Балхаш//Рыб. хоз-во, 1975. № 11.

Лялунов А. А., Багриновская Г. П. О методологических вопросах математической биологии//Математическое моделирование в биологии. М., 1975.

Мажейкайте С. И., Смирнова Т. С., Савина О. И., Крючков А. М., Тержевик А. Ю. Распределение планктонных простейших в Ладожском озере как один из показателей неоднородности его вод//Проблемы исследования крупных озер СССР. Л., 1985.

Малинин Л. К. Участки обитания и инстинкт возвращения рыб//Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 3.

Малинин Л. К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плёсе Рыбинского водохранилища//Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971.

Малинин Л. К., Базаров М. И. О вертикальном распределении леща в период нагула//Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.

Малинин Л. К., Кияшко В. И. Гидроакустические исследования ЗРС во внутренних водоемах//Вопросы промысловой гидроакустики. М., 1989.

Малинин Л. К., Кияшко В. И., Линник В. Д. Экологическая дифференциация нагульных скоплений леща//Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990.

Малинин Л. К., Линник В. Д. О возможности эхометрического определения коэффициента уловистости орудия лова//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50.

Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плесесво//Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.

Малинин Л. К., Поддубный А. Г., Сметанин М. М., Терещенко В. Г., Юданов К. И. Основные закономерности распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона//Физиология и биология пресноводных организмов. Л., 1987. Вып. 54(57).

Малиновская А. С. Кормовая база Алакологических озер и ее использование рыбами//Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата, 1959. Вып. 2.

Мантуров О. В., Солнцев Ю. К., Соркин Ю. И., Федин Н. Г. Толковый словарь математических терминов. М., 1965.

Мануйлова Е. Ф. Некоторые данные о динамике численности ветвистоусых рачков в озерах в связи с термическим и пищевым факторами//Проблемы гидробиологии внутренних вод. М.; Л., 1954. Вып. 2.

Маринкович Д. Популяционно-генетическая изменчивость и способность к экологическим адаптациям//XIV Междунар. генетич. конгр.: Тез. докл. М.; 1978.

Марти Ю. Ю. Миграции морских рыб. М., 1980.

Мельников В. П. Основы управления объектом лова//М., 1975.

Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л., 1971.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.

Методика расчета установившихся течений в мелководных морях. М., 1970.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.; 1974.

Минеева Н. М., Пырина И. Л. Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища//Биология и экология водных организмов. Л., 1986.

Митропольская И. В. Фитопланктон Рыбинского водохранилища в 1982 г.//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 74.

Митрофанов В. П. Взаимоотношения хищных рыб и их влияние на виды мирных рыб//Биологические основы рыбного хоз-ва республик Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1970.

Митрофанов В. П. Аборигенные карповые рыбы Казахстана//Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Фрунзе, 1973.

Монаков А. В. Зоопланктон волжского устьевое участка Рыбинского водохранилища за период с 1947—1954 гг.//Тр. Биол. ст. «Борок». 1958. Вып. 3.

Монаков А. В. Некоторые данные по питанию *Heterocope salicus* Lill. (Copepoda, Calanoida)//Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968а. Вып. 17(20).

Монаков А. В. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища//Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968б. Вып. 17(20).

Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976.

Монаков А. В., Семенова Л. М. Горизонтальное распределение зоопланктона по данным синхронных съемок//Планктон и бентос внутренних водоемов//Тр. Ин-та биологии внутр. вод. М., Л., 1966. Вып. 12 (15).

Монин А. С., Красицкий В. П. Явления на поверхности океана. Л., 1985.

Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища//Тр. Биол. ст. «Борок». 1955. Вып. 2.

Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по распределению и сезонной динамике *Asplanchna priodonta* Gosse и *A. herricki* de Cuenne (Asplanchnidae, Rotatoria) Рыбинского водохранилища//Экология и биология пресноводных беспозвоночных. Л., 1965. Вып. 8(11).

Мордухай-Болтовской Ф. Д. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища//Тр. Биол. ст. «Борок». 1958. Вып. 3.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища: Общий обзор//Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1974. Вып. 12.

Мочек А. Д. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М., 1987.

Муравьев В. Б. Количественный учет объектов промысла из ПА «Север-2» телевизионным методом//Подводные рыбохозяйственные исследования. Мурманск, 1986.

Мясников В. С. Оценка численности и характера распределения охотоморской сельди в 1982 г.//Проблемы научных исследований в области изучения и освоения Мирового океана. Владивосток, 1983.

Некрашевич Н. Г. Материалы по ихтиологии Алакольских озер//Алакольская впадина и ее озера. Алма-Ата, 1965.

Николаев И. И. Последствия непредвиденного расселения водной фауны и флоры//Экологическое прогнозирование. М., 1979.

Никольский А. М. Роль ледникового периода в истории фауны палеарктической области//Бюл. Московского общ-ва испытателей природы. 1947. Вып. 5.

Никольский Г. В. Рыбы Таджикистана. М., Л., 1938.

Никольский Г. В. Амурская ихтиологическая экспедиция 1945—1949 гг.//Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг. 1950. Т. 1.

Никольский Г. В. О происхождении китайского автохтонного комплекса в ихтиофауне//Памяти акад. Л. С. Берга. Л., 1955.

Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. М., 1956.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1974.

Никольский Г. В., Евтюхов Н. А. Рыбы равнинного течения р. Или//Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы. М., 1940. Т. 49, вып. 3—4.

Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М., 1979.

Павлов Д. С., Мочек А. Д., Капустин С. И. Дневное распределение рыб в реке по данным подводных наблюдений//Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 1.

Павлов Д. С., Нездолый В. К., Ходоревская Р. П., Островский М. П., Попова И. К. Покатная миграция молоди рыб в реках Волги и Или. М., 1981.

Панов Д. А. Питание личинок плотвы, густеры, язя и окуня в Рыбинском водохранилище//Биология рыб волжских водохранилищ. М., Л., 1966.

Пермитин И. Е., Половков В. В. Особенности образования и динамики структуры скоплений пелагических рыб//Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. М., Л., 1978.

Пивнев И. А. Изменчивость качественного и количественного состава рыб в промысловых уловах в оз. Балхаш//Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1970.

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//Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Л., 1968.

Поддубная Т. Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища//Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988. Вып. 55(58).

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

Поддубный А. Г. Ихтиофауна//Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.

Поддубный А. Г., Гордеев Н. А., Пермитин И. Е. Направление движения нагульных скоплений и его связь с элементами среды//Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Гайдук В. В., Сметанин М. М. Закономерности прохождения мигрирующими производителями типичных участков реки, нижнего бьефа плотин и водохранилищ//Биологические основы применения рыбозащитных и пропускных сооружений. М., 1978.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Спектор Ю. И. Биотелеметрия в рыбохозяйственной науке и практике. М., 1979.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Терещенко В. Г. Связь между распределением рыб в пелагалии и рельефом дна открытых плесов Рыбинского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 6.

Поддубный А. Г., Халько В. В. Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования//Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990.

Поддубный С. А. О структуре горизонтальной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 77.

Поддубный С. А., Базаров М. И., Фурса Н. Н. Роль течений в распределении пелагических рыб оз. Плещеево//Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.

Поддубный С. А., Балонов И. И., Краснопер Е. В. О влиянии горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в оз. Плещеево//Вод. ресурсы. 1987. № 2.

Поддубный С. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Влияние горизонтальной циркуляции на распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище//Вод. ресурсы. 1990. № 2.

Поддубный С. А., Литвинов А. С. О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево//Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.

Половкова С. Н. Поведение нагульных скоплений пелагических рыб в условиях антропогенного воздействия//Тез. Всесоюз. совещ. Поведение рыб. М., 1989.

Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов//Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981. Вып. 47(50).

Попова О. А. Роль хищных рыб в экосистемах//Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979.

Попова С. А. Динамика линейного и весового состава балхашской маринки//Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1974. Вып. 8.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)//М., 1966.

Протасов В. Р. Поведение рыб//М., 1978.

Пушкин С. В. Гидроакустический метод оценки ихтиомассы во внутренних водоемах//Сб. науч. трудов НИИ озер и реч. рыб. хоз-ва. 1984. № 215.

Пырина И. Л. Условия светового режима и развитие фитопланктона в подледный период в крупных озерных водоемах Северо-Запада//Проблемы исследования крупных озер СССР. Л., 1985.

- Пырина И. Л., Минеева Н. М. Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища//Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
- Пырина И. Л., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972—1976)//Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
- Рабинович С. Г. Погрешности измерений. Л., 1978.
- Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972.
- Решетников Ю. С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование//Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979.
- Ривьер И. К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водосмов различных типов//Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
- Ривьер И. К., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища//Экология водных организмов верховольских водохранилищ. Л., 1982.
- Романовский Ю. Э., Смуров А. В. Методика исследования пространственного распределения организмов//Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 2.
- Рудаковский Л. Г., Солодилов Л. Н., Протасов В. Р., Круминь В. М., Поддубный А. Г., Гордеев Н. А. Отпугивание рыб взрывом//Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 4.
- Рудометкина Г. П. Ихтиопланктон системы Перуанского течения//4-я Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. Мурманск, 28—30 сентября. М., 1988. Ч. 2.
- Руководство по проведению гидроакустических съемок. М., 1984.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: 1972.
- Рыболов-промысловый атлас Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1963.
- Савина Н. О. Биология балхашской маринки//Изв. ВНИОРХ. 1956. Т. 37.
- Саранчов С. И. Разработка и результаты использования ультразвуковых передатчиков для мечения рыб//Вопросы промысловой гидроакустики. М., 1983.
- Саркисян А. С., Демин Ю. Л., Бреховских А. Л., Шаханова Т. В. Методы и результаты расчета циркуляции вод Мирового океана. Л., 1986.
- (Свирижев Ю. М., Воинов А. А., Тонких А. П., Ловас Л.) Svirezhev Y. M., Voinov A. A., Tonkikh A. P., Lovas L. Simulation modelling of Lake Balaton IPubl/Dep. Math. K. Marx- Univ. Econ. Budapest [Pubis]. 1986. N 2.
- Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности//Проблемы микроэволюции. М., 1988.
- Серебров Л. И. Исследование дифференцированной уловистости донных тралов подводными методами//Подводные рыбохозяйственные исследования. Мурманск, 1986.
- Серов Н. П. Итоги акклиматизации рыб в оз. Балхаш//Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Алма-Ата, 1968.
- Серов Н. П. О составе ихтиофауны р. Лепсы//Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1970.
- Симонов А. И. Двуслойная модель динамики и качества вод сильно стратифицированного водоема. М., 1982.
- Сиренко Л. А., Сидько Ф. Я., Франк Н. А., Курейшевич А. В., Апонасенко А. Д., Сидько А. Ф., Медведь В. А., Васильев В. А., Балакчина Л. А. Информационное значение особенностей горизонтального и вертикального распределения концентраций хлорофилла фитопланктона в практике гидробиологических исследований//Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 2.
- Сметанин М. М., Баканов А. И. Об использовании среднего арифметического и среднего геометрического в гидробиологии и ихтиологии//Биология внутренних вод: Информ. бюл., Л., 1980. № 48.
- Сметанин М. М., Поддубный А. Г. К вероятностному описанию поведения мигрирующих рыб//Биология внутренних вод: Информ. бюл., 1973. № 18.
- Смирнова Т. С. Современное состояние зоопланктона Волховской губы и прилегающего района Ладожского озера//Сб. науч. трудов НИИ озер и реч. рыб. хоз-ва. 1982, № 179.
- Смуров А. В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях//Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 2.

Смуров А. В., Романовский Ю. Э. Новое трехпараметрическое статистическое распределение и более общее выражение индекса агрегированности *K_a*, имеющего экологический смысл//Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37. № 1.

Сорокина А. А. Питание молоди рыб Селенгинского района Байкала. Новосибирск, 1977.

Стрельников А. С. Илийская маринка в Алакольских озерах//Сб. работ Казахстана. фил. ВГБО. 1974. Вып. 2. Деп. в ВИНТИ—2922—74.

Стрельникова А. П., Иванова М. Н. Питание корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) (Osmeridae) Рыбинского водохранилища в раннем онтогенезе//Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 2.

Суетов С. В. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение VIII: Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами//Тр. лимнол. станции в Косине. М., 1939. № 22.

Сычевская Е. К. История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов//Рыбы Монгольской Народной Республики. М., 1983.

Таранец А. Я. К зоогеографии Амурской переходной области на основании изучения пресноводной ихтиофауны//Вестн. ДВФ АН СССР. 1938 (1939). № 32.

Терещенко В. Г. Сравнительная оценка плотности рыбного населения пелагиали верхневолжских водохранилищ в нагульный период: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1987 (М., ИЭМЭЖ).

Терещенко В. Г., Сметанин М. М., Баканов А. И. Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях//Оценка погрешностей гидробиол. и ихтиол. исслед. Рыбинск, 1982.

Тонких А. П., Комилов Ф. С. Гидродинамические модели озера Балатон и Кайракумского водохранилища/Деп. в ВИНТИ, № 6990—84. М., 1984.

Тихонов С. В. Пространственная модель озерного ихтиоценоза//Математическое моделирование ихтиоценозов. Петрозаводск, 1985.

Тугарина П. Я., Купчинская Е. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. Новосибирск, 1977.

Турдаков Ф. А. Рыбы Киргизии. Фрунзе, 1952.

Тушинский С. Г. Качество природных вод: наблюдение и прогнозирование//Итоги науки и техники ВИНТИ. Охрана природы и воспроизводство природных ресурсов. 1987. Т. 18.

Туряков Б. И., Кузнецова Л. Н., Колесников В. Г. Влияние вихревой структуры течений на биопродуктивность вод//Исследование течений океана. М., 1985.

Федоров В. Д. Новый показатель неоднородности структуры сообщества//Вестн. МГУ. 1973. № 2.

Фельзенбаум А. И. Теоретические основы и методы расчета установившихся морских течений. М., 1960.

Филимонова З. И., Куликова Т. П. О зоопланктоне Петрозаводского Онего//Петрозаводское Онего и его лимнологические особенности. Петрозаводск, 1984.

Флейшман Б. С. Стохастические модели биоценозов//Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. 1980. Т. 5.

Фомичев И. Ф., Литвинов А. С. Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень//Вод. ресурсы. 1980. № 4.

Фортунатов М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима//Информ. бюл. водохранилищ АН СССР. 1959. Вып. 2(5).

Франк Н. А., Сидько Ф. Я., Луканев А. В., Анонасенко А. Д. Погружные одно- и двухлучевые флуориметры ПФЛ-1 и ПФЛ-2//Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. Новосибирск, 1979.

Халько В. В. К вопросу о калорийности планктона Рыбинского водохранилища//Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.

Цыпलाков Э. П. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с гидростроительством на Волге и акклиматизационными работами//Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 3(86).

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.

Шенюк В. А. О влиянии ветрового перемешивания на фитопланктон озера Белого (район КАТЭКа)//Комплексные исследования экосистемы бассейна реки Енисей. Красноярск, 1985.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных//М., 1977.

Экосистема озера Плещеево. Л., 1989.

Юданов К. И. Расшифровка эхограмм гидроакустических рыбопоисковых приборов. М., 1967.

Юданов К. И., Калихман И. Л., Теслер В. Д. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М., 1984.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., 1966.

Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб Неогена Голарктики и зоогеографическое районирование//Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 2(19).

Яковлев В. Н. История пресноводной ихтиофауны СССР и некоторые вопросы зоогеографии//Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1962.

Яковлева А. Н. Рыбопродуктивность Волгоградского водохранилища и определяющие ее факторы//Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 31.

Addicott J. F. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns//Oikos. 1987. Vol. 49, N 3.

Augros R., Stanciu G. Systematic differentiation. A new evolutionary synthesis//Biol. Forum. 1987. Vol. 80, N 4.

(Ayala F., Kiger J.) Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. М., 1988. Т. 3.

Bailey-Watts A. L., Loch C., Scotland S. E. Phytoplankton succession and ecology in the year prior to mixer installation//Freshwater Biol. 1987. Vol. 17, N 3.

Baird R. C., Hopkins J. L. Trophodynamics of the fish *Valencienellus tripunctulatus*. II: Selectivity, grazing rates and resource utilization//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. Vol. 5, N 1.

Barton M. C. Intertidal vertical distribution and diets of five species of Central California stichacid fishes//Calif. Fish and Game. 1982. Vol. 68, N 3.

Blaber S. J. The diet food selectivity and niche of *Rhabdosargus sarba* (Teleostei; Sparidae) in Natal estuaries//S. Afr. J. Zool. 1984. Vol. 19, N 3.

Boltovskoy D., Pedrozo F. L., Battistoni P. A. The effects of wind and diel vertical migrations on the distribution of freshwater zooplankton//Stud. Neotrop. Fauna and Environ. 1984. Vol. 19, N 3.

Bonetto A. Hydrologic Regime of the Parana River and its influence on Ecosystems: Landscapes of River Basins (South America). New York, 1975.

Bonetto A., Cordoviola de Yuane, Pignalberi C. Nuevos datos sobre poblaciones de peces en ambientes leníticos y permanentes del Parana Medio Physis. Buenos Aires, 1970. Vol. 30(80).

Bonetto A., Dioni W., Pignalberi C. Limnological investigations on Biotic communities in the Middle Parana River valley//Comunicaciones JNALI. 1969. N 55.

Bonetto A. Y. Pignalberi C. Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de los peces en los rios mesopotamicos de la Republica Argentina//Comunic. Tact. Nac. Limnol. 1964. Vol. 1.

Bonetto A., Pignalberi C., Cordoviola de Yuane E., Oliveros O. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la Guenca del Plata. Buenos Aires, 1971. Vol. 30(81).

Brandt S. B., Magnuson J. J., Crowder L. B. Thermal habitat partitioning by fishes in lake Michigan//Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 10.

Brooks D. R. Whats going on in evolution? A brief guide to some new ideas in evolutionary theory//Canad. J. Zool. 1983. Vol. 61, N 12.

Burczynski J. Introduction to the use of sonar systems for estimating fish biomass//FAO Fish. Techn. Pap. 1982. N 191.

Carson H. L. Speciation as a major reorganization of polygenic balances//Mechanisms of speciation. 1982. N 4.

(Chandrasekar S.) Чандрасекар С. Стохастические проблемы в физике и астрономии. М., 1974.

Chen Xiang-lin, Yue Pei-qi, Lin Ren-duan. Major groups within the family Cyprinidae and their phylogenetic relationships//Acta zootaxon. sin. 1984. Vol. 9, N 4.

Cole L. C. Some features of random population cycles//J. Wildlife Manag. 1946. Vol. 18.

Cowan James H., Shaw I., Richard F. The distribution abundance and transport of larval scienids collected during winter and early spring from the continental shelf waters of West Louisiana//Fish. Bull. U. S. 1988. Vol. 86, N 1.

Crowder L. B., Magnuson I. I., Brandt S. B. Complementarity in the use of food and thermal habitat by lake Michigan fishes//Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, N 6.

(Dago R.) Дажо Р. Основы экологии. М., 1975.

David F. H., Moore P. C. Netes of contagions destrubutions in plant populations//Ann. Bot. 1954. Vol. 18.

Dill L. M., Dunbrack R. L., Major P. F. A new stereophotographic technique for analyzing the threedimensional structure of fish schools//Environ. Biol. Fishes. 1981. Vol. 6, N 1.

Einhouse D., Winter J. Movement patterns and habitat utilization of radio-tagged walleye in Chautauqua Lake, New York//UNISIST. 1981. Vol. 11(12), N 20.

(Elton C.) Элтон Ч. Экология нашествяя животных и растений. М., 1960.

Emery A. R. Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes//J. Fish. Res. Board. Canada. 1973. Vol. 30, N 6.

Emery A. R. The basis of fish community structure: marine and freshwater comparisons//Environ. Biol. Fishes. 1978. Vol. 3, N 1.

Engel S., Magnuson J. J. Vertical and horizontal distribution of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), yellow perch (*Perca flavescens*) and cisco (*Coregonus artedii*) in Pallette Lake, Wisconsin//J. Fish. Res. Board. Canada. 1976. Vol. 33, N 11.

Espinach Ros A., Mestre J. P., Amutio V. G. Resultados preliminares de las marcaciones de pati en el Rio de La Plata y Uruguay inferior//VII Reunion Argentina de Ecologia. Mendoza, 1979.

Ford E. B. Ecological Genetics. London, 1975.

Foutdevila A. The unstable genome: an evolutionary approach//Genét. ibér. 1987. Vol. 39, N 3—4.

Gallerano F., Misiti A., Ricci R. Threedimensional analysis of eutrophication in lakes//Hydraul. and Environ: 23rd Congr., Ottawa. Aug. 21—25. Ottawa, 1989. Vol. 1.

Goedheer J. C. Visible absorbtion and fluorescence of chlorophyll and its agregates in solution//The Chlorophylls. New York, London, 1966.

Goodall D. W. Quantitative aspects of plant destrubution//Biol. rev. 1952. Vol. 27, N 2.

Gray R. H., Haynes J. M. Spawning migration of adult chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) carrying external and internal radio transmitters//J. Fish. Res. Board. Canada. 1979. Vol. 36, N 9.

Grehan G. R. Panbiogeography: evolution in space and time//Biol. Forum. 1988. Vol. 81, N 4.

Haffner G. D., Jallop M. L., Hebert P. D., Griffiths M. Ecological significance of upwelling events in Lake Ontario//J. Great Lakes Res. 1984. Vol. 10, N 1.

Hallegraeff G. M. Pigment deversity in freshwater phytoplankton. II: Summer succession in three Dutch lakes with different trophic characteristics//Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1977. Vol. 62, N 1.

Harcup M. F., Williams R., Ellis D. M. Movements of trout, *Salmo trutta* L., in the River Gwyddon, South Wales//J. Fish. Biol. 1984. Vol. 24, N 4.

Hardy S. J. and oth. Application of a physical habitat usability model to the fish community in a spring-fed desert stream//Anal. Ecol. Syst: State Art Ecol. Modell. Amsterdam, 1983.

Hasler A. D., Villemont J. R. Observations on the movements of fishes//Science. 1953. Vol. 118, N 3064.

Hawkins A. D., Mac Lennan D. N., Urquhart G. G., Robb C. Tracking cod (*Godus morhua* L.) in a Scottish sea loch//J. Fish. Biol. 1974. Vol. 6, N 3.

- (Hedgcock D., Nelcon K.) Хеджкок Д., Нельсон К. Генетическая изменчивость ферментов и адаптивные стратегии у ракообразных//Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981. Вып. 2.
- Helfman G. S. Twilight activities of yellow perch, *Perca flavescens*//J. Fish. Res. Board Canad. 1979. Vol. 36, N 2.
- Higo M., Watanabe T. Biological classification of the water mass in the Southern basin of Lake Biwa, using similarity index on pelagic epilithic diatom communities//J. Limnol. 1978. Vol. 39, N 3.
- Hinegardner R., Rosen D. E. Cellular DNA content and the evolution of teleostean fishes//Amer. Natur. 1972. Vol. 106, N 951.
- Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems//Annu. Rev. Ecol. Systemat. 1973. Vol. 4, N 1—2.
- Hubert A. W., Lackey R. T. Habitat of adult smallmouth bass in a Tennessee River reservoir//Trans. Amer. Fish. Soc. 1980. Vol. 109, N 4.
- Hugnes R. D. The study of aggregated populations//Progress in Soil Zoology. London, 1962.
- Hunt P. C., Jones J. W. A population study of *Barbus barbus* (L.) in the River Severn, England. II. Movements//J. Fish. Biol. 1964. Vol. 6, N 3.
- Ikonen E., Ahlfors P., Mikkola I., Saura A. Meritaimenen ja lohien elvyttäminen vantaanjoen vesistössä//Riista- ja kalatolouden tutkimuslaitoksen monistetuja julkaisuja N 62. Helsinki, 1983.
- Iokinen O. Vesistön esittely kirjassa: vantaanjoki. Vantaanjoen ja Helsingin seudun vesiensuojeluyh-distyksen 20-vuotisjuhlajulkaisu. Helsinki, 1983.
- Jonson J. H. M. Sonic tracing of adult Salmon at Bonneville Dam// Fish. bull. U. S. 1957. N 60.
- Junge E. O., Libosvasky S. Effects of size selectivity on population estimates based on successive removal with electrical fishing gear//Zool. listy. 1965. Vol. 14.
- Kennedy G. S., Strange C. D. Population changes after two years of Salmon (*Salmo salar*) stocking in upland trout (*S. trutta*) streams//J. Fish. Biol. 1980. Vol. 17, N 4.
- (Kimura M.) Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М., 1985.
- Kleerecooper H., Matis J., Gensler P., Maynard P. Exploratory behaviour of goldfish *Carassius auratus*//Anim. Behav. 1974. Vol. 22, N 1.
- Kuo J.-T., Thomann R. V. Phytoplankton modeling in the Embayments of Lakes//J. Environ. Eng. 1983. Vol. 109, N 6.
- Kuroki T., Kawaguchi K., Sakamoto W., Watanabe H. A new telemetric apparatus to detect fish location and its surrounding water temperature//Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1971. Vol. 37.
- (Laevastu T., Hela I.) Левасту Т., Хела И. Промысловая океанография. Л., 1974.
- Leggett W. C. The ecology of fish migrations//Annu. Rev. Ecol., Systemat. 1977. Vol. 8.
- Levin S. A. Scale and predictability in ecological modeling//Lect. Notes Biomath. 1987. Vol. 72.
- Levine H. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available//Amer. Natur. 1953. Vol. 87, N 2.
- Levins R. Evolution in Changing Environments. Princeton, New Jersey, 1968.
- (Leluoontin R.) Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.
- Lick W. Numerical models of lake currents//Environ. Prot. Agency. (U. S.) Ecol. Res. Ser. EPA—600/3—76—020. — Duluth. 1976.
- Lloyd M. Mean crowding//J. Anim. Ecol. 1967. Vol. 36, N 1.
- Lorenzen C. J., Jeffrey S. M. Determination of chlorophyll in sea water// UNESCO Technical Paper in Marine Science. 35. Paris, 1980.
- (Lu Syan Tyn) Лю Сянь Тин. Ископаемые рыбы из местонахождения № 14 Чжоу Коу дянь//Чжунго гугуан учжи. 1954. Нов. сер. 3, № 14.
- Mackay W. C., Craig J. F. A comparison of four systems for studying the activity of pike and perch//Proc. 4 Intern. Wildlife Biotelemetry Conf. Halifax, Canada. 1983.

- Martini E. E., Roberts D.** An empirical test of biases in the rapid visual technique for speciestime censuses of reef fish assemblages//*Mar. Biol.* 1982. N 2.
- Maulood B. K., Hinton G. C. F., Boney A. D.** Diurnal variation of phytoplankton in Loch Lomond//*Hydrobiologia*. 1978. Vol. 52, N 2.
- McFarland W. N., Klonts S. W.** Anesthesia in fishes//*Federation Proc. Fed. Amer. Soc. Exp. Biol.* 1969. Vol. 23, N 4.
- Miller M., Hartman B., Dunford D.** Fish and wildlife values of the Apalachicola river and floodplain//*Fla Mar. Res. Publs.* 1977. N 26.
- Mitchel C. C., Quertemus C.** Space utilisation and movement of adult largemouth bass in a small southeastern reservoir//*Development in environmental biology of fishes. I. Ecology and Ethology of Fishes*. Hague; Boston, 1981.
- Morisita M.** Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns//*Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. E.* 1959. Vol. 2, N 4.
- Morris D.** Ecological scale and habitat use//*Ecology*. 1987. Vol. 68, N 2.
- Morrison K. A., Therien N., Conpal B.** Simulating fish redistribution in the LG-2 reservoir after flooding//*Ecol. Modell.* 1985. Vol. 1—2.
- Munther G. L.** Movement and distribution of smallmouth bass in the Middle Snake River//*Trans. Amer. Fish. Soc.* 1970. Vol. 99, N 1.
- Neave F.** Ocean migration of pacific salmon//*J. Fish. Res. Board. Canada*. 1964. Vol. 21, N 5.
- Nevo E.** Genetic variation in natural populations: patterns and theory//*Theor. Pop. Biol.* 1978. Vol. 13, N 1.
- Nevo E., Beiles A.** Genetic parallelism of protein polymorphism in nature: Ecological test of the neutral theory of molecular evolution//*Biol. J. Linn. Soc.* 1988. Vol. 35, N 3.
- Nevo E., Beiles A., Ben-Shlomo R.** The evolutionary significance of genetic diversity; ecological, ecological, demographic and the life history correlates//*Evolutionary dynamics of genetic diversity*. Haifa, 1984.
- (Odum J.) **Одум Ю.** Основы экологии. М., 1975.
- (Ohno S.) **Оно С.** Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973.
- Ort R. J., Heck J., Kenaeth L.** Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower chesapeake bayfishes//*Estuaries*. 1980. Vol. 3, N 4.
- (Parsons T. R., Takahashi M., Hargrave V.) **Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрива В.** Биологическая океанография. М., 1982.
- Partridge B. L., Pitcher T. J.** Evidence against a hydrodynamic function for fish schools//*Nature*. 1979. Vol. 279, N 5712.
- Patterson R. L.** Reviser estimates of power plant entrainment of ichthyoplankton in western Lake Erie in 1975—77//*J. Great. Lakes Res.* 1987. Vol. 13, N 1.
- Petrere M. J.** Relationships among catches, fishing effort and river morphology for eight rivers in Amazonas State, during 1976—1978//*Amazonia*. 1983. Vol. 8, N 2.
- (Pianka E. R.) **Пянкан Э.** Эволюционная экология. М., 1981.
- Pinhorn A. T., Halliday R. G.** A framework for identifying fisheries management problems associated with the influence of marine species//*NAFO Sci. Coun. Stad.* 1985. N 8.
- Pinto L.** Environmental factors influencing the occurrence for juvenile fish in the mangroves of Pagbilao, Philippines// *Hydrobiologia*. 1987. Vol. 159, N 3.
- Potts B. M., Reid G. B.** Hybridization as a dispersal mechanism//*Evolution (USA)*. 1988. Vol. 42, N 6.
- Pycha R. L., Dryer W. R., King G. R.** Movements of hatchery-reared lake trout in Lake Superior//*J. Fish. Res. Board. Canada*. 1985. Vol. 22, N 4.
- Rajasielt N., Vuorion J.** A field study of prey selection in planktivorous fish larvae//*Ecologia*. 1983. Vol. 59, N 1.
- Reynolds C. S.** The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge, 1984.
- Richardson S. L., Lareche J. L., Richardson M. D.** Larval fish assemblages and associations in the northeast Pacific Ocean along the Oregon Coast, winter-spring 1972—1975//*Estuarine and Coast Mar. Sci.* 1980. Vol. 11, N 6.
- (Ricker W. E.) **Риккер У. Е.** Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М., 1979.
- (Ricklefs R.) **Риклефс Р.** Основы общей экологии. М., 1979.

- Rignald V., Ndome Ch.** Foraging site selection in a tropical larvivorous cyprinodont *Epiplatys senegalensis* (Steindachner)//Arch. Hydrobiol. 1988. Vol. 113, N 1.
- Ringalet R. A., Aramburu R., Aramburu A. A.** Loc peces argentinos de agua dulce. La Plata, 1967.
- Robertson R. D., Gaines S. D.** Interference competition structures habitat use in a local assemblage of coral reef surgeonfishes//Ecology. 1986. Vol. 67, N 5.
- Roughgarden G.** Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An introduction. New York, 1979.
- Salla S. B., Shappy R. A.** Random movement and orientation in salmon migration//J. Conseil. intern. explor. mer. 1963. Vol. 23.
- Sato T., Tarao K.** An interpretation of the telegraph equation for animal movement near boundary wall//Jap. J. Appl. Phys. 1986. Vol. 25, N 4.
- Saura A., Mikkola J., Jkonen E.** Reintroduction of salmon and sea trout into the vantaanjok//EIHNC Symposium on Management Schemes for Inland Fisheries. Göteborg, Sweden, 31 May — 3 June 1988. Göteborg, 1988.
- Schwab D. G., Clites A. H., Murthy C. R., Sandall G. E., Meadows L. A., Meadows G. A.** The effect of wind on transport and circulation in Lake St. Clair//J. Geophys. Res. C. 1989. Vol. 54, N 4.
- Scott D. C.** Activity patterns of perch, *Perca flavescens*, in Rondeau Bay of Lake Erie//Ecology. 1955. Vol. 36, N 2.
- Selander R. K.** Genetic variation in natural populations//Molecular evolution. Sunderland, 1976.
- (Sengbush P.) Зенгбуш П.** Молекулярная и клеточная биология. М., 1982. Т. 1.
- Smith P. G., Fujio Y.** Genetic variation in Marine Teleosts: High variability in habitat specialists and low variability in habitat generalists//Mar. Biol. 1982. Vol. 69.
- Soto D., Vila I., Villalobos B.** Temporal and spatial distribution of rotifera in a Chilean reservoir: A possible effect of impoundment hydrodynamics//Hydrobiologia. 1984. Vol. 114, N 1.
- Soule M., Stewart B. R.** The "niche-variation" hypothesis: a test and alternatives//Amer. Natur. 1970. Vol. 104, N 4.
- Spigel R. H., Imberger J.** Mixing processes relevant to phytoplankton dynamics in lakes//N. Z. J. Mar., Freshwater Res. 1987. Vol. 21, N 3.
- Stasko A. B., Pincock D. G.** Review of underwater biotelemetry, with emphasis on ultrasonic techniques//J. Fish. Res. Board. Canada. 1977. Vol. 34, N 9.
- Stenseth N. Ch.** Den Røde Dronning hypotesen-darwinisme og økologi//Fauna (Norge). 1987. Vol. 40, N 2.
- Slott B.** The movements and population densities of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) in the River Mole//J. Anim. Ecol. 1967. Vol. 36, N 3.
- Svedberg T.** Ett bidrag till de statistiska metodernas användning inom växtbiologien//Sven. bot. tidskr. 1922. N 1.
- Taggart Ch. T., Leggett W. C.** Wind-forced hydrodynamics and their interaction with larval fish and plankton abundance: a time-series analysis of physical-biological data//Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, N 2.
- Talling J. F.** The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa)//Intern. Rev. gesamt Hydrobiol. 1966. Vol. 51, N 4.
- Tallman R. F., Lee J.** Intraspecific resource partitioning in a headwaters stream fish, the pearl dace *Semotilus margarita* (Cyprinidae)//Environ. Biol. Fishes. 1982. Vol. 7, N 3.
- Taylor L. R.** Aggregation, variance and the mean//Nature. 1961. Vol. 189, N 4766.
- Thormann S.** Patterus and structuring mechanism in shallow water fish communities in Sweden//Acta Univ. Upsal. Abstrs Uppsala. Diss. Fac. 1983. N 688.
- Troades J. P.** Semi-quantitative methods of assessment//FAO Fish Circ. 1978. N 701.
- Tytler P., Machin D., Holliday F. G. T., Priede I. G.** A comparison of the patterns of movement between indigenous and displaced brown trout (*Salmo trutta* L.) in a small shallow Loch//Proc. Roy. Soc. Edinburgh B. 1978. Vol. 76, N 19.

Verheyen E., Rompaey J., Selens M. Enzyme variation in haplochromine cichlid fishes from Lake Victoria//Neth. J. Zool. 1985. Vol. 35, N 3.

Waters E. A quantitative measure of aggregation in insects//J. Econ. Entomol. 1959. Vol. 52, N 6.

Watson R. A., Osborne P. L. An algal pigment ratio as an indicator of the nitrogen supply to phytoplankton in three Norfolk broads//Freshwater Biol. 1979. Vol. 9, N 6.

Weihs D. Tidal stream transport as an efficient method for migration//J. Cons. intern. explor. mer. 1978. Vol. 38, N 1.

Williams W. P. The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bleak (*Alburnus alburnus* (L.)), dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the River Thames at Reading//J. Anim. Ecol. 1965. Vol. 34, N 1.

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА I. Методологические особенности изучения пространственной структуры популяций гидробионтов	5
Фоновые характеристики состояния среды	—
Пространственная структура сообществ гидробионтов	11
Распределение и перемещение рыб	16
Возможность моделирования распределения гидробионтов	33
ГЛАВА II. Исследования пространственного распределения гидробионтов на экологических полигонах	39
Типы полигонов и состояние среды	—
Пространственное распределение фитопланктона	54
Макро- и мезомасштабное распределение кормовых организмов и рыб в Рыбинском водохранилище	81
Распределение кормовых организмов и рыб в Волго-Камском плёсе Куйбышевского водохранилища	114
Распределение и поведение рыб в р. Парана (Аргентина)	125
Распределение и поведение лосося и кумжи в р. Ванга (Финляндия)	147
ГЛАВА III. Экологические факторы перемещения гидробионтов	156
Влияние циркуляции вод на распределение и перемещение фитопланктона, беспозвоночных и рыб	—
Связь между распределением молоди рыб и кормового зоопланктона	176
Влияние на распределение рыб состояния биотопа	196
Кормовая база и распределение взрослых рыб	199
Условия освоения рыбами индивидуальных нагульных участков	211
ГЛАВА IV. Возможности прогнозирования пространственного распределения и перемещения гидробионтов	259
Распределение рыб в масштабе крупных географических областей	—
Влияние акклиматизантов на пространственное распределение местных рыб	280
Внутристадное поведение и прогнозирование миграционных путей рыб	297
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	314
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	319