

67450

СОВРЕМЕННОЕ  
СОСТОЯНИЕ  
РЫБНЫХ ЗАПАСОВ  
РЫБИНСКОГО  
ВОДОХРАНИЛИЩА

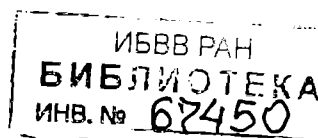
Ярославль 1997

ВЕРХНЕВОЛЖСКОЕ БАСЕЙНОВОЕ УПРАВЛЕНИЕ  
ПО ОХРАНЕ, ВОПРОИЗВОДСТВУ РЫБНЫХ ЗАПАСОВ  
И РЕГУЛИРОВАНИЮ РЫБОЛОВСТВА

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД  
им. И.Д.ПАПАНИНА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

## **СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РЫБНЫХ ЗАПАСОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

*Под редакцией Н.П. Прокофьева*



**Ярославль**  
**1997**

**Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища.**  
Ярославль. 1997. 232 с.

Монография содержит информацию о многолетних изменениях видового состава ихтиофауны, динамике урожайности поколений основных видов рыб, характеризует генетическую структуру и современное состояние популяций рыб в водоеме. Значительное место отведено описанию условий размножения рыб, в том числе и в малых реках, а также температурных требований рыб. Освещено влияние уровня и термического режимов на процессы воспроизводства рыб. Дана оценка возможных последствий аномально низкого уровня воды в 1996 г. для популяций рыб. Большое внимание уделено проблеме загрязнения водоема.

Отдельные главы посвящены состоянию популяции судака, наиболее ценного промыслового вида, а также плотвы - самого массового вида в Рыбинском водохранилище. Разработана стратегия охраны запасов рыб в условиях изменений среды обитания с учетом новых коммерческих отношений, возникших в промысле. На основании анализа многолетней информации дан не только прогноз вылова рыбы в 1997-1998 гг., но и проведена экспертная оценка возможного состояния популяций и уловов рыбы в Рыбинском водохранилище до 2005 года.

Книга адресована специалистам в области ихтиологии, рыбного хозяйства, экологии, охраны окружающей среды, а также преподавателям и студентам высшей школы. Библиогр. 266 назв. Ил. 59. Табл. 56.

**The present state of fish resources in the Rybinsk reservoir.** Yaroslavl. 1997. 232p.

The monograph contains data on the long-term changes in fish community structure, dynamics of generation abundance of the main fish species, genetic structure and the present state of fish populations in the reservoir. A great attention is paid to analysis of reproductive conditions in the reservoir and its tributaries including the small rivers and temperature requirements of fishes. The influence of water level and thermal regime on reproductive processes is considered. Estimation of possible consequences of an extremely low water level in 1996 for fish populations is given. A great attention is paid to the problem of water pollution. Separate chapters are devoted to the state of population of the pike-perch (the most valuable commercial species) and roach (the most abundant species) in the Rybinsk reservoir. Principles of protecting fish resources under conditions of rapid environmental changes and modern commercial relations in fishery are elaborated. On the base of long-term information a forecast of catches for 1997-1998 is given as well as an expert estimation of probable state of fish populations and catches in the reservoir up to 2005.

The book is intended for scientists and specialists in ichthyology, fishery, ecology, environmental protection, for teachers and students of universities and high schools.

**Ответственные редакторы:** Н.П.Прокофьев, А.С.Стрельников

**Редакторы:** В.К.Голованов, Е.И.Извеков, В.Г.Тереценко

**Рецензент** д.б.н., профессор В.Р.Микряков

Предлагаемая читателям коллективная монография - результат многолетнего межведомственного сотрудничества Управления "Верхневолжрыбвод" и Института биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина Российской Академии наук. Возникшее более 30 лет назад, это сотрудничество сложилось на базе созданного и постоянно действующего Промыслового совета по Рыбинскому водохранилищу. Участниками ежегодных заседаний Промыслового совета являются организации и лица, заинтересованные в оптимальном режиме эксплуатации рыбных ресурсов верхневолжских водохранилищ. Среди них - представители Министерства рыбного хозяйства РСФСР (в настоящее время Росрыбхоз), Главрыбвода; сотрудники Верхневолжрыбвода, ИБВВ РАН; директора рыбодобывающих предприятий Ярославской, Тверской и Вологодской областей; представители отделов экологии при областных и районных Администрациях; рыбинспектора различного ранга; ихтиологи, работающие при рыбинспекциях; представители Управления по эксплуатации Рыбинского и Шекснинского водохранилищ, а также многие другие заинтересованные лица, включая общественные экологические организации и прессу.

Заседания Промыслового совета неоднократно становились ареной борьбы различных взглядов как на формы защиты окружающей среды, так и на выбор оптимальных режимов эксплуатации рыбных запасов водохранилища. Однако практически всегда удавалось найти совместное взвешенное решение, в равной степени приемлемое для науки и практики. Огромный вклад в деятельность Промыслового совета внесли научные сотрудники-ихтиологи Института биологии внутренних вод. Благодаря их участию на базе Института неоднократно проводились школы-семинары для ихтиологов ВЕРХНЕВОЛЖРЫБВОДА, ЦЕНТРРЫБВОДА и СРЕДНЕВОЛЖРЫБВОДА. Необходимо отметить большой личный вклад не только в деятельность Промыслового совета, но и в изучение структуры и функционирования ихтиоценозов верхневолжских водохранилищ доктора биологических наук А.Г. Поддубного, кандидатов биологических наук Л.К.Малинина и А.И.Гончарова, научных сотрудников Н.А.Гордеева и А.Г.Конобеева. К сожалению, этих исследователей уже нет с нами.

За длительный период тесного сотрудничества ИБВВ РАН и управления "Верхневолжрыбвод" удалось многое сделать в области охраны окружающей среды, совершенствования правил рыболовства, предотвращения сбросов загрязняющих веществ в водоем. К

большому сожалению, иногда даже эти упорные совместные усилия не приносили плодов. Достаточно вспомнить, что, предвидя возможные последствия угрожающей ситуации, которая сложилась на очистных сооружениях Череповецкого промышленного комплекса к 1980-1982 гг., директор ИБВВ АН СССР д.г.н. Н.В.Буторин и начальник управления ВЕРХНЕВОЛЖРЫБВОДа А.Н.Подлесников направили в Совет Министров СССР письмо с фактами, свидетельствами о приближении экологической катастрофы. Никаких энергичных мер Правительством СССР принято не было, и в декабре 1986 года катастрофа разразилась. Последствия мощного аварийного сброса с коксохимического производства Череповецкого металлургического комбината до сих пор сказываются на популяциях рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище, а также на здоровье людей, употребляющих рыбу из акватории Шекснинского плеса. Отдаленные последствия подобных залповых сбросов до сих пор остаются малоизученными.

В настоящее время ситуация в рыбном хозяйстве Рыбинского водохранилища еще более усугубилась вследствие нестабильности уровня режима, появления в промысле новых коммерческих отношений, массового браконьерства и недостаточности существующей законодательной базы.

Предлагаемая читателям монография дает возможность не только ознакомиться с объективной информацией о современном состоянии рыбных ресурсов Рыбинского водохранилища, но и оценить основные направления, рекомендуемые исследователями для стабилизации и улучшения сложившейся ситуации.

Эта книга будет интересна и полезна специалистам различного профиля - биологам, экологам, ихтиологам, практикам рыбного хозяйства, работникам природоохранных комитетов и отделов экологии при областных Администрациях, преподавателям и студентам высшей школы.

***Н.П. Прокофьев***

**Стрельников**  
**Александр Сергеевич**  
к.б.н., с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Терещенко**  
**Владимир Григорьевич**  
к.б.н., с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Стрельникова**  
**Александра Павловна**  
к.б.н., с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Голованов**  
**Владимир Константинович**  
к.б.н., с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Свирский**  
**Александр Михайлович**  
н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Извеков**  
**Евгений Иванович**  
к.б.н., с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Касьянов**  
**Алексей Николаевич**  
к.б.н., с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Изюмов**  
**Юрий Глебович**  
к.б.н., в.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Слынько**  
**Юрий Владиславович**  
с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

**Орлова**  
**Светлана Сергеевна**  
Начальник отдела  
ихтиологии,  
рыбоводства и  
рыбохозяйственной  
экспертизы  
Управление  
"Верхневолжрыбвод"

**Ляшенко**  
**Геннадий Федорович**  
к.б.н., с.н.с.  
Институт биологии  
внутренних вод РАН

Исследования последних лет показывают, что в экосистеме Рыбинского водохранилища происходят процессы, в результате которых ожидаются значительные изменения как в структуре рыбного населения, так и в численности отдельных видов. В первую очередь, стал заметным процесс перехода экосистемы Рыбинского водохранилища из ранга мезотрофного водоема с чертами эвтрофии к мезотрофному с чертами олиготрофии. Главным образом это обусловлено резким спадом сельскохозяйственного производства и снижением поступления в водоем органических веществ. Так, летом и осенью 1995-1996 гг. уже не наблюдалось интенсивного «цветения» водоема.

С одной стороны, некоторое улучшение качества воды в Моложском, Волжском и Шекснинском плесах Рыбинского водохранилища и его притоках является положительным фактом. Однако уменьшение органического стока через несколько лет, очевидно, приведет к снижению общей продуктивности водоема, к изменениям в кормовой базе, уменьшению общей биомассы зоопланктона и бентоса, перестройке пищевых цепей и, в конечном счете, к общему снижению запасов рыб. В 1994-1995 годах намечалось увеличение численности молоди реофильных рыб (ельца, голавля) в эстуариях рек, значительно улучшились условия воспроизводства рыб в притоках, в пелагиали возросла численность ряпушки и корюшки. Однако в 1996 г. в результате аномально низкого весеннего уровня воды условия воспроизводства рыб резко ухудшились.

Продолжается загрязнение водоема промышленными стоками химических и металлургических предприятий г. Череповца. Рыбное население водохранилища до сих пор не оправилось после залпового сброса загрязняющих веществ с Череповецкого металлургического комбината в декабре 1986 г. Исследования показывают, что физиологическое состояние многих рыб оставляет желать лучшего, часто встречаются особи с заболеваниями внутренних органов, пониженным содержанием полостного жира, низкой упитанностью. Немаловажным обстоятельством, усугубляющим влияние этого фактора на ихтиофауну водохранилища, является то, что загрязнение водоема происходит на фоне уменьшения его трофии, т.е. на фоне уменьшения потоков энергии и вещества, способствующих его очищению и седиментации загрязняющих соединений.

Еще одним немаловажным фактором, активно влияющим в последние годы на запасы ценных видов рыб, является возникновение новых коммерческих отношений в промысле. Рыночные отношения

уже сказались на рыбном хозяйстве водохранилища самым негативным образом. Произошло разделение видов рыб на коммерческие и некоммерческие. Вполне очевидно, что в разряд коммерческих видов, прежде всего, попали крупные хищники, имеющие высокие вкусовые качества и пищевую ценность - судак, щука, сом.

Экологические и экономические причины, определяющие снижение рыбных запасов и нарастание хаоса в рыбной промышленности, безусловно, требуют тщательного изучения для принятия соответствующих мер и внесения в Правила рыболовства изменений, адекватных современному состоянию промысла, что позволит сохранить рыбные богатства Рыбинского водохранилища.

Необходимо подчеркнуть, что такие проблемы, как загрязнение, нестабильность уровня режима, значительные изменения в видовом составе ихтиофауны и уровне доминирования тех или иных видов в процессе формирования водохранилищ, характерны не только для Рыбинского, но и многих других искусственных водоемов, созданных на реках России. Изменения в политическом и экономическом развитии нашей страны внесли свои коррективы во все области экономики, в том числе и рыбную промышленность. Несвершенство правовой базы в области рыболовства оказывает сегодня самое негативное влияние на состояние рыбных запасов практически всех водоемов России, включая и моря.

В настоящей коллективной монографии содержится не только многолетний материал, характеризующий состояние рыбного населения в целом и отдельных популяций рыб, но и затронуты некоторые экономические аспекты проблемы. Тем не менее, основное внимание уделено состоянию сообщества рыб в водоеме и тем преобразованиям, которые в нем произошли, начиная с момента создания Рыбинского водохранилища.

Прежде всего, это изменения в видовом составе рыб, в динамике фаунистических комплексов, составляющих сообщество рыб, в этапности формирования ихтиофауны. Анализ этих процессов выполнен с помощью современного метода фазовых портретов.

Вопросы воспроизводства рыбных запасов относятся к числу самых «больных» практически в каждом водохранилище, в связи с чем этой проблеме посвящена довольно значительная по объему глава. Здесь авторы затронули такие аспекты, как нестабильность уровня режима, устойчивость нерестовых биотопов, динамика кормовой базы и питания молоди рыб на ранних этапах развития, численность молоди и ее распределение на нерестилищах. Кроме того, в этой главе освещены основные проблемы, возникающие в связи с воспроизводством основных видов рыб в малых реках.



Изучение адаптации рыб к температурному фактору также имеет важное теоретическое и практическое значение. Знание оптимальных и пессимальных термических условий существования рыб в различные периоды жизненного цикла - во время воспроизводства, нагула и зимовки - позволяет определять, к каким температурным градиентам наиболее приспособлены виды, обитающие в водохранилище и его притоках. Полученные полевые и экспериментальные данные свидетельствуют о степени реализации рыбами своих потенциальных биологических возможностей при существующем термическом режиме. Особый интерес представляет оценка термоадаптационных способностей молоди, уровень выживания которой определяет судьбу будущих поколений.

Наиболее ценным объектом промысла в Рыбинском водохранилище является судак, а наиболее массовым видом - плотва. На примере этих двух видов дана подробная характеристика процессов, происходящих в популяциях рыб на современном этапе.

Проблемы, связанные с возникающими в результате деятельности человека изменениями популяционно-генетической структуры рыб, приобрели в последнее время особую актуальность. Поэтому в монографию включен специальный раздел о генетических механизмах поддержания устойчивости и регулирования численности в популяциях пресноводных рыб.

Промысел рыбы, проблема перелова, прогнозирование уловов, охрана запасов рыб - наиболее животрепещущие вопросы, интересующие не только научных работников, рыбинспекторов, любителей-рыболовов, но и многих людей, живущих вблизи крупных водоемов. В монографии данному вопросу посвящена отдельная глава. Однако это настолько обширная тема, что в данной книге получили освещение лишь отдельные ее аспекты.

Одной из причин такого положения стали финансовые трудности, в связи с которыми после 1993 г. на Рыбинском водохранилище практически не проводилось комплексных экспедиционных исследований. В связи с отсутствием объективной информации по гидроакустической оценке распределения и биомассы основных видов рыб в некоторых случаях нам пришлось опираться на данные, полученные совместно с другими исследователями в период до 1991 г.

Необходимо подчеркнуть, что в данной монографии наряду с материалами, прошедшими научную и практическую апробацию на различных конференциях, отчетных сессиях ИБВВ РАН, заседаниях Промыслового совета и опубликованными в рецензируемых журналах, достаточно много информации приводится впервые. Возможно, именно эти разделы монографии, с одной стороны,

вызовут наибольший интерес читателей, а с другой - станут объектом оживленной дискуссии. Мы будем весьма признательны за отзывы на эту книгу, в том числе и с весьма полезными для будущей работы критическими замечаниями.

Мы надеемся, что книга, посвященная современному состоянию рыбных запасов Рыбинского водохранилища, удалась благодаря энтузиазму коллектива авторов, которые, не надеясь на высокие гонорары и повышение заработной платы, все же продолжают сохранять исследовательский азарт. Хотелось бы выразить глубокую благодарность ВЕРХНЕВОЛЖРЫБВОДУ за финансовую поддержку и предоставление необходимой информации, а также всем тем, кто принял участие в этом начинании, прежде всего авторскому коллективу. Особую признательность необходимо высказать специалистам, оказавшим помощь в сборе, обработке обширного материала, подготовке монографии к печати. В их числе: к.б.н. Л.К. Ильина, Е.И. Извеков, В.И. Кияшко, научные сотрудники Н.А. Жгарев, Л.И. Терешенко, А.С. Маврин, А.М. Свирский, Н.В.Касьянова, сотрудница ГосНИОРХ Г.М.Маненкова, начальник Рыбинской рыбинспекции А.Ш. Кипсберг, ихтиологи рыбинспекций (Череповецкой - З.А. Распопова, Рыбинской - Л.П.Грачева и Е.В.Чирков, Вессегонской - А.Н.Тимофеева), старший инженер Н.В.Чаморовский, техник первой категории Н.А. Носова, старший лаборант Т.А. Крицына и другие.

*А.С.Стрельников, В.К.Голованов*

## МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АНАЛИЗА И ПРОГНОЗИРОВАНИЯ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Оценка состояния рыбных запасов любого водоема, тем более такого крупного как Рыбинское водохранилище, требует комплексного подхода к изучению рыбного населения. Это определило широкий арсенал методических подходов, использованных в настоящем исследовании.

### 1. Анализ многолетних изменений структуры рыбного населения

Важное значение при анализе динамики структуры ихтиофауны (гл. 2) имеет общность происхождения и коадаптированность, т.е. принадлежность отдельных видов к тем или иным *фаунистическим комплексам*. Группы рыб, относящиеся к различным фаунистическим комплексам, выделялись по Г.В. Никольскому (1980).

Динамика структуры уловов многогранна и может затрагивать как изменение числа видов, так и перераспределение их долей. В качестве показателя, наиболее интегрально описывающего все структурные перестройки, использован *индекс биологического разнообразия* (H), основанный на функции Шеннона и называемый «энтропией» (Сметанин и др., 1983; Терещенко и др. 1994; Pielou, 1977):

$$H = - \sum (n_i/N) \cdot \text{Log} (n_i/N) ,$$

где  $n_i$  - масса i-го вида;  
N - суммарная масса всех видов в улове.

Использован также относительный показатель (R), зависящий в основном от вклада различных видов и называемый «*относительной организацией*» (Антомонов, 1977). В смысловом отношении он является индексом доминирования:

$$R = 1 - H/(\text{Log } K),$$

где K - число видов.

Для детерминированных систем, состоящих из супердоминанта и видов, представленных единичными особями, данный показатель

приближается к единице, а для полностью дезорганизованных (при равном вкладе всех видов) - он равен нулю.

Сообщества водных организмов относятся к сложным динамическим системам. Один из рациональных методов исследования таких систем состоит в получении «фазового портрета» (Волькенштейн, 1978). Фазовым портретом структуры сообщества является кривая, отражающая поведение системы в координатах  $N$  и  $dN/dt$ , где  $N$  - разнообразие, измеряемое в битах (Терещенко, Стрельников, 1995). Чтобы исключить влияние случайных изменений, проводили сглаживание динамики индекса разнообразия. Весь интервал времени наблюдения разбивали на 500 отрезков и с помощью параболического окна проводили аппроксимацию и интерполяцию. Анализ структуры сообщества основан на поиске стационарных или равновесных точек (зон), в которых скорость изменения разнообразия равна нулю. Индикатором внешнего возмущения может служить переход сообщества в другое устойчивое состояние и нарушение плавности кривой фазового портрета. При сильном воздействии на водоем происходит элиминация части особей, и отклик на фазовом портрете по времени соответствует действию антропогенного фактора. При менее значительных возмущениях ответная реакция проявляется через смертность молоди. В этом случае на фазовом портрете отклонения обнаруживаются с временным сдвигом, равным времени вступления молоди в промысел.

Динамику численности поколений различных видов рыб восстанавливали на основании многолетних данных по процентному соотношению возрастных групп в уловах до фактического предельного возраста по методике убыли от лова (Дементьева, 1976; Монастырский, 1952). Численность поколений, еще участвующих в промысле или только вступающих в него, рассчитывали по стандартной методике Бокса и Дженкинса (Box, Jenkins, 1976), реализованной в программном пакете Statgraf 3.0 и называемой «Авторегрессионным интегрированием скользящей средней» (ARIMA - AutoRegressive Integrated Moving Average). Этот метод позволяет моделировать дискретные по времени данные как функции постоянной составляющей, авторегрессионного члена и скользящей средней (рис. 1).

В модель может быть введено по одному циклическому (в частности, сезонному) и одному нециклическому фактору каждого типа (MA, SMA, AR, SAR). Все факторы суммируются в модели мультипликативным способом. Имеется возможность моделировать натурные и разностные серии, используя обе циклические и обе нециклические составляющие.

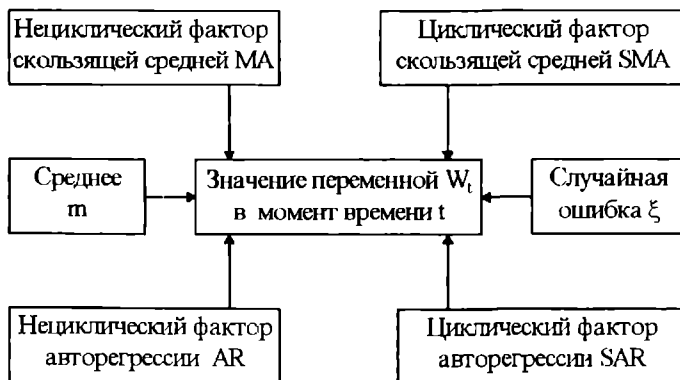


Рис. 1. Схема моделирования динамики дискретной по времени величины методом авторегрессионного интегрирования скользящей средней (ARIMA)

Метод предполагает идентификацию модели, ее определение, диагностику и предсказание. Моделирование методом ARIMA базируется на списке нелинейных полиномиальных алгоритмов с функцией ретроспективного прогнозирования для определения параметров модели. Основная формула для моделирования следующая:

$$W_t = m + \frac{MA(B) \cdot SMA_t(B)}{AR(B) \cdot SAR_t(B)} + \xi,$$

- где
- $t$  - время;
  - $B$  - оператор обратного движения;
  - $W_t$  - натурные данные или их разность;
  - $m$  - среднее значение переменной;
  - $MA(B)$  - оператор нециклической скользящей средней  
 $MA(B) = 1 - q_1 \cdot B - q_2 \cdot B^2 - \dots$ ;
  - $AR(B)$  - оператор нециклической автокорреляции  
 $AR(B) = 1 - p_1 \cdot B - p_2 \cdot B^2 - \dots$ ;
  - $SMA_t(B)$  - оператор циклической скользящей средней  
 $SMA_t(B) = 1 - Q_1 \cdot B - Q_2 \cdot B^2 - \dots$ ;
  - $SAR_t(B)$  - оператор циклической автокорреляции  
 $SAR_t(B) = 1 - P_1 \cdot B - P_2 \cdot B^2 - \dots$ ;
  - $\xi$  - случайная ошибка.

Это типичная модель вида  $(p,d,q) \cdot (P,D,Q)_s$ ,

де	p	-	нециклический автокорреляционный член;
	d	-	нециклическая разность;
	q	-	нециклический член скользящей средней
	P	-	циклический автокорреляционный член;
	D	-	циклическая разность;
	Q	-	циклический член скользящей средней
	s	-	длина периодичности.

Критерием оценки качества модели может служить сумма отклонений расчетных значений от натурных, а также близость периодограмм исходных и модельных данных.

При анализе *возрастной структуры популяций* различных видов рыб определение возраста проводили по чешуе согласно общепринятым методикам (Чугунова, 1952; Правдин, 1966). В течение всего периода исследований определение возраста выполнялось двумя высококвалифицированными операторами. Многолетние исследования по оценке точности определения возраста рыб, проводившиеся в лаборатории ихтиологии ИБВВ РАН, показали, что случайная погрешность при установлении возраста по чешуе разными операторами составляет 1 год (Сметанин, 1982). Опыт оператора и достаточно большой объем выборки повышают надежность правильного определения возраста.

Для анализа видовой и возрастной структуры популяций основных видов рыб (гл. 2, 5, 8), а также темпов линейного роста судака (гл. 5) использованы собственные сборы за период с 1976 по 1995 гг., а также обобщены архивные материалы лаборатории ихтиологии ИБВВ РАН с 1953 по 1975 гг. Материал для определения рыбных запасов собирали по стандартной методике в ежегодных летне-осенних и зимних экспедиционных рейсах. Всего было проведено 10 зимних экспедиций на рыболовецкие присмные пункты, во время которых был собран материал по размерно-весовой и возрастной структуре основных видов рыб из промысловых уловов. Одновременно анализировалась структура промысла. Всего за этот период было исследовано 27600 особей леща и 18300 особей синца из траловых экспериментальных уловов, 5450 особей судака и 8200 особей плотвы из промысловых сетных уловов.

## 2. Методы изучения процессов воспроизводства рыб

Важное место в оценке состояния рыбных запасов водохранилищ занимает изучение величины пополнения популяций, условий нереста рыб, особенностей распределения и питания молоди на различных биотопах.

Для анализа условий воспроизводства рыбных запасов Рыбинского водохранилища и проблем малых рек (гл. 3) использованы материалы многолетних исследований, проводившихся авторами, а также имеющиеся литературные данные. Информация о *видовом и размерно-весовом составе рыбного населения притоков водохранилища* была собрана в ходе работ, проводившихся в устьях рек Сутки, Ильди и Шумаровки в период 1979-1986 гг. на базе контрольно-наблюдательного пункта лаборатории ихтиологии ИБВВ РАН в пос.Борок. Кроме того, во время стандартных рейсов по Рыбинскому водохранилищу в 1980-1993 гг. регулярно проводились исследования состава ихтиофауны в устьях рек Ухра, Согожа, Кондоша, Сить, Тереха, Себла, Молога. В 1987 г. была организована экспедиция на автомашине по изучению ихтиофауны верхнего и среднего течения рек Сить, Чеснава, Ильдь и Сутка. Ихтиологический материал собирали с помощью сетей и закидных неводов. Обработка материала проводилась по общепринятой методике (Правдин, 1966). Эти данные позволили получить достаточно полное представление о составе ихтиофауны малых рек и пространственном распределении рыб в различное время года.

Исследования *численности молоди* (см. гл. 3, 5) проводились в стандартных рейсах в 1977-1995 гг. на 25-30 станциях, как правило, во второй декаде июля и в сентябре. В летний период 1995 г. были проведены две 7-дневные мальковые съемки, охватившие открытые плесы водохранилища и эстуарии рек. Для уточнения видового состава молоди рыб и площади зарастания речных мелководий использованы данные июльской мальковой съемки 1995 года в эстуариях рек Сить, Ухра, Согожа, Сутка, Себла и др. Кроме того, привлечены материалы повторных выездов на катере по р.Сутка от нижнего до среднего течения.

В *открытой части водоема и эстуариях рек* молодь отлавливали сетью Кори и специально сконструированными ловушками. Ловушки ставились на 12 часов (в ночное время). В первой декаде сентября проводили повторную съемку мальковым тралом на 17 станциях с целью отлова сеголеток. Для сбора материала использовали мальковый трал длиной 16 м (раскрытые по горизонтали 12 м, по вертикали 1.5 м). На каждой станции проводили два траления - в поверх-

ностном горизонте и в толще воды, продолжительностью 5 минут. Вся пойманная рыба просчитывалась по видам. На этих же станциях проводился отлов рыбы донным тралом длиной 26 м (раскрытие по горизонтали - 18 м, по вертикали - 2 м), продолжительностью 30 минут. В *прибрежье водохранилища и в реках* материал по учету численности и видового состава личинок и молоди рыб собирали сачком и мальковой волокушей с ячеей 5 мм. Волокушей облавливали площадь, равную 25 м<sup>2</sup>.

Материалом по изучению сроков нереста, времени появления личинок рыб на различных этапах развития и особенностей их питания послужили данные многолетних исследований (1977-1995 гг.) А.П.Стрельниковой. Кроме того, использованы данные 1991-1995 гг. по видовому составу, росту и численности молоди рыб в рр. Сить и Сутка.

Молодь фиксировали сразу же после вылова 4%-ным формалином. При камеральной обработке в лаборатории устанавливали видовую принадлежность личинок и мальков на основе определителя молоди рыб (Коблицкая, 1971) и по морфологическим признакам - этапы их развития (Васнецов, 1953; Володин, Стрельникова, 1985; Дмитриева, 1960; Еремеева, 1960; Крыжановский и др., 1953; Ланге, 1960; Стрельникова и др., 1982).

Параллельно с работами по отлову молоди рыб проводились *геоботанические исследования*. Ботанические съемки (1992-1995 гг.) выполнены при различном уровне режиме водохранилища, что представляет особую ценность. Исследования эстуариев основных притоков водохранилища, а также среднего и нижнего течения рек позволили определить видовой состав водной и полуводной растительности, площади зарастающих мелководий, выявить растительные ассоциации, в наибольшей степени привлекающие нерестящихся рыб.

Растительность мелководий водохранилища изучали маршрутным методом. Составлено 140 описаний фитоценозов, выполнено 15 экологических профилей. Путем глазомерного картирования на крупномасштабной топографической основе 1 : 100000 (изд. 1981, 1982 гг.) и 1 : 25000 (изд. 1962 г.) составлены картосхемы распределения растительности на отдельных участках мелководий по методу А.П.Белавской (1979). Выбор площадок и описание растительности проводили по общепринятой отечественной методике геоботанических исследований (Корчагин, 1976; Понятовская, 1964). Применительно к гидрофильной растительности использовались методы, изложенные в монографии В.М. Катанской (1981). Названия растений приведены в соответствии со сводкой «Сосудистые растения СССР»



(Черепанов, 1981) с некоторыми изменениями, зафиксированными в работе А.П.Белавской (1994). Определение растений осуществляли по серии определителей (Определитель растений Ярославской области, 1961; Определитель высших растений Ярославской области, 1986; Определитель растений Мещеры, 1986, 1987), а также по систематическим сводкам флоры (Лисицына и др., 1993; Маевский, 1964; Флора Европейской части СССР, 1974, 1976, 1978, 1979, 1981, 1987, 1989).

Описание фитоценозов высших растений проводилось по следующему плану: распределение в водохранилище, экологические особенности среды обитания (глубина, грунт и т.д.), общее состояние фитоценоза, его физиономичность, флористический состав, обилие видов, ярусность, высота растений в ярусах, фенологическое состояние. При описании фитоценозов учитывалась глубина их распространения относительно нормального подпороного уровня (НПУ). В ходе исследований определяли видовой состав водной и полуводной растительности, а также площади зарастающего побережья. Особое внимание было уделено выявлению растительных ассоциаций, в наибольшей степени используемых личинками и мальками рыб как убежище от хищников и волнового наката. В процессе работы выявляли сроки нереста рыб и измеряли температуру воды. В некоторых случаях определялось содержание кислорода в воде в зарослях различных ассоциаций высшей водной растительности.

### 3. Методы исследования термоадаптационных характеристик рыб

При изучении температурных требований гидробионтов - границ жизнедеятельности, термопреферендума, оптимальных температур воспроизводства, питания и роста - используются самые разнообразные подходы и приемы. В наших исследованиях (гл. 4) применялись специально разработанные экспериментальные установки для изучения терморегуляционного поведения и температурных границ жизнедеятельности рыб.

*Конечные избираемые температуры (КИТ)* определяли в длительных опытах продолжительностью не менее 10-15 суток в установках с горизонтальным линейным температурным градиентом. Термоградиент создавался путем поддержания контрастных значений температуры на противоположных концах лотков с помощью устройств автоматического подогрева и охлаждения воды. Это позволяло в установках размерами 300×20×15, 400×35×15 и 1000×50×50 см при разности температур на концах лотков порядка 35-40°С создавать достаточно плавный горизонтальный градиент температур, состав-

ляющий соответственно 0.13, 0.10 и 0.04 °C/см. Отношение размеров рыб к ширине и высоте столба воды составляло 1:2-1:4. В каждом эксперименте, как правило, участвовало от 5 до 15 особей.

За конечную избираемую принимали среднюю температуру, вычисленную из суммарного распределения животных за тот отрезок времени, когда среднесуточные значения переставали статистически отличаться друг от друга, т.е. на стационарном участке выбора, после завершения переходного процесса (Лапкин и др., 1979, 1981, 1990; Поддубный и др., 1978; Свирский, 1996).

Для определения границ толерантности рыб (верхних летальных температур) применяли метод *критического термического максимума* (КТМ). Рыб помещали в аквариум и затем начинали повышать температуру воды со скоростью 0.042 °C/ч (или 1°C/сут), исключавшей отставание температуры тела от температуры окружающей среды. Эквивалентом летального исхода служил переворот животных на бок или на спину. Число рыб в каждой серии опытов составляло от 1 до 10 экз.

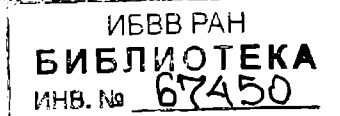
Общая погрешность оценки конечных избираемых и летальных температур составляла приблизительно  $\pm 1.2^\circ\text{C}$ . Исследования проводились на рыбах различного возраста (от сеголетков до половозрелых особей) в разные периоды годового жизненного цикла.

Наряду с собственными материалами по избираемым и летальным температурам в главе 4 использованы также литературные данные, характеризующие пороговые и оптимальные температуры нереста, эмбриогенеза и роста рыб, а также некоторые параметры термического режима Рыбинского водохранилища.

#### 4. Методы изучения морфо-биологических особенностей рыб

Морфологическая изменчивость, популяционная структура, рост и питание рыб изучались на примере плотвы Волжского плеса Рыбинского водохранилища (гл. 6) в период с 1976 по 1997 гг. на пяти постоянных станциях. Рыб для анализа ловили сетями, неводом, гралом и поплавочной удочкой, преимущественно в нерестовый и нагульный периоды.

Всего обследовано 47 выборки общей численностью 3397 экз. У всех рыб после стандартного биологического анализа подсчитывали общее число позвонков ( $V_0$ ), число позвонков в отделах позвоночника - туловищном ( $V_a$ ), переходном ( $V_i$ ) и хвостовом, ( $V_c$ ) а также число отверстий каналов сейсмочувствительной системы на покровных костях черепа (Яковлев и др., 1981). Использовались также сочетания чисел позвонков в отделах  $V_a$ - $V_i$ - $V_c$  как качественные признаки



(далее в тексте - позвоночные фенотипы) для определения внутривидового разнообразия. У отдельных популяций были исследованы пластические показатели строения глоточных зубов (отношения высоты зуба к толщине -  $h/b$ ), проявляющие достаточно высокую корреляцию с типом питания (Касьянов и др., 1981). Возраст плотвы определяли по *cleithrum*. Линейный рост анализировали по наблюденным данным. Приведены материалы по взрослым, половозрелым особям и сеголеткам плотвы. Питание рыб характеризовали по содержанию пищевого комка.

Уровень разнообразия популяций оценивали по показателю внутривидового разнообразия  $\mu$ , вычисляя также его ошибки (Животовский, 1982). Выделение групп популяций осуществлялось методом канонических переменных (Андреев, 1980). Кроме того, в качестве меры различия использовали показатель сходства популяций  $\gamma$ , учитывающий спектр фенотипов (Животовский, 1979). Достоверность разности средних значений оценивали по критерию Стьюдента (Плохинский, 1970), а распределения частот - по критерию  $\chi^2$  (Животовский, 1982).

## 5. Методика исследований генетической структуры популяций

При исследовании генетической структуры и состояния рыб Рыбинского водохранилища (гл. 7) использовали собственные многолетние полевые и экспериментальные материалы за период 1983-1996 гг. Генетическую характеристику популяций проводили на основании анализа генетических локусов, кодирующих изоферменты и изоформы белков. С этой целью применяли стандартные методы электрофореза белков в изопористом вертикальном блоке полиакриламидного геля 5-7.5%-ной концентрации в Трис-боратной буферной системе с pH 8.3-8.6 (Маурер, 1971) и гистохимического выявления белков на электрофореграммах (Берстон, 1965; Гааль и др., 1982). Для электрофореза проводили предварительную подготовку проб. От каждого анализируемого экземпляра брали по 1 г навески белых скелетных и сердечной мышц и замораживали в жидком азоте. В лаборатории навески проб размораживали, помещали в 20%-ный раствор сахарозы в соотношении 1:1 и подвергали криогенному лизированию. Затем пробы центрифугировали при 16 тыс. об/мин в течение 20 мин при 0°C и полученную надосадочную жидкость, содержащую концентрированный раствор нативных белков, вносили в полиакриламидный гель. После проведения электрофореза блоки извлекали из электрофоретической камеры и подвергали гистохимическому окрашиванию с целью выявления маркерных белков. Время

электрофореза, концентрация геля, pH и специфичность окрашивания определялись в зависимости от исследуемого белка и анализируемого вида рыб. Особенности методики исследования различных видов рыб рассматриваемого ихтиоценоза изложены нами ранее (Слынько, 1987; 1991; 1992 а; 1992 б). В целом, у всех рассматриваемых видов были проанализированы следующие белки и ферменты: лактатдегидрогеназа (LDH),  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназа ( $\alpha$ -GPD), малакцин (ME), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (G-6-PD), аспартатаминотрансфераза (AAT),  $\beta$ -нафтилацетат-зависимая эстераза ( $\beta$ -EST), эстераза-D (EST-D), ахроматическая эстераза (a-EST), супероксиддисмутаза (SOD), неспецифическая тетразолий оксидаза (NTO), пероксидаза (PX), общий белок (GP). Эти ферменты и белки кодируются 17-32 локусами в зависимости от видовой принадлежности рыб.

Генетическую интерпретацию исследованных белков и ферментов осуществляли на основании характера проявления различных генотипов на электрофореграммах. Проверку справедливости гипотез генетической кодировки проводили, исходя из оценки соответствия наблюдаемых распределений частот аллелей и ожидаемых из распределения Харди-Вайнберга. Кроме того, для ряда видов (лещ, плотва, линь, густера, уклейка) были выполнены дополнительные эксперименты по скрещиванию в прудовых условиях. При оценке генетического разнообразия и состояния популяций каждый вид в среднем характеризовали не менее чем по 10-14 генетическим локусам. Генетическое разнообразие видов оценивали по уровням полиморфизма (P) и гетерозиготности (H). Генетическое состояние видов характеризовали с помощью показателей сбалансированности, дефицита гетерозигот и коэффициентов Райта, применяя стандартные методы обработки популяционно-генетических данных (Ли, 1978). Анализ популяционно-генетической структуры ряда наиболее массовых видов ихтиоценоза Рыбинского водохранилища (лещ, синца, плотвы, гося) вели преимущественно с использованием полиморфных локусов. Оценку действия механизма естественного отбора и селективной значимости аллелей осуществляли на примере леща с использованием маркерного полиморфного локуса пероксидазы (PX) в ходе наблюдений за естественными популяциями на Копринском полигоне (Волжский плес) и многолетних экспериментов со специально созданными в 1986 г. "чистыми" линиями леща, содержащимися в прудовых условиях.

Таким образом, наряду с традиционными ихтиологическими методами изучения видового состава, численности и возрастной структуры популяций рыб, особенностей их размножения и питания, в настоящей работе применялись методы популяционной генетики и фенетики, современные количественные показатели биологического разнообразия, а также методы экспериментальной оценки температурного оптимума и термоустойчивости гидробионтов.

## Глава 2

**МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА***В.Г. Терещенко, А.С. Стрельников*

В настоящее время в связи с усилившимся воздействием антропогенных факторов в составе рыбного населения водохранилищ наблюдаются значительные изменения, требующие тщательного анализа. Следует отметить, что экосистема Рыбинского водохранилища, как и многих других водоемов, уже вступила в фазу, названную В.Б.Сальниковым и Ю.С.Решетниковым (1991) «периодом ухудшения условий», а В.А.Кузнецовым (1991) - «дестабилизацией».

Появление с 1991 г. новых коммерческих отношений в реализации рыбной продукции оказало наиболее сильное влияние на популяции ценных хищных видов рыб - судака и щуки, что привело к резкому сокращению их запасов и уловов. Давление этого и других антропогенных факторов вызвало существенные структурные перестройки в рыбном населении водоема. Необходимо подчеркнуть, что изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища, произошедшие за 54 года его существования, связаны не только с загрязнением и эвтрофированием, но и с естественными процессами формирования экосистемы водоема.

Поэтому для понимания изменений, происходящих в рыбной части сообщества, остановимся прежде всего на анализе естественной и антропогенной сукцессии в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища, начиная с момента его заполнения.

**1. Ихтиофауна водохранилища**

Если ранее в зоне залиitia Рыбинского водохранилища обитало 38 видов рыб, то после начала его заполнения в 1941-1942 гг. количество видов снизилось до 27, что обусловлено исчезновением всех проходных видов (Васильев, 1950 а). В 1944-1946 гг. в связи с проникновением в водохранилище ряпушки и корюшки из оз.Белое количество видов увеличилось до 29 (Васильев, 1950 а). С 1960 по 1972 гг. Л.К.Ильиной (1972) в водоеме зарегистрировано 35 видов рыб, из них пять - акклиматизированные сиговые виды, а также угорь. Однако большинство акклиматизантов не прижилось, за исключением пе-

ляди, вселенной в конце 70-х годов, и утря, сведения о поимках которого изредка поступают от рыбаков. В последние годы (1994-1996 гг.) в водосме зарегистрированы два новых вида (бычок-головач и тюлька), проникших из расположенных южнее водохранилищ Волги. Таким образом, в настоящее время в Рыбинском водохранилище и его притоках обитает 38 видов рыб (табл. 1). Если на первом этапе формирования ихтиофауны количество видов резко снизилось, то на последующих видовое богатство рыбного населения водохранилища стало постепенно возрастать в связи с саморасселением и акклиматизацией новых видов рыб.

Таблица 1

## Состав ихтиофауны Рыбинского водохранилища

Вид рыбы		Место обитания	
		Водо- хранилище	Прито- ки
Стерлядь	Сем. Осетровые - <i>Acipenseridae</i> <i>Acipenser ruthenus</i> (L.)	+	+
Тюлька	Сем. Сельдевые - <i>Clupeidae</i> <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nord.)	+	—
Ряпушка	Сем. Сиговые - <i>Coregonidae</i> <i>Coregonus albula</i> (L.)	+	+
Песядь	<i>Coregonus peled</i> (Gmelin)	+	+
Корюшка	Сем. Корюшковые - <i>Osmeridae</i> <i>Osmerus eperlanus</i> (L.)	+	+
Щука	Сем. Щуковые - <i>Esocidae</i> <i>Esox lucius</i> L.	+	+
Угорь	Сем. Угревые - <i>Anguillidae</i> <i>Anguilla anguilla</i> (L.)	+	+
Синец	Сем. Карповые - <i>Cyprinidae</i> <i>Abramis ballerus</i> (L.)	+	+
Лещ	<i>Abramis brama</i> (L.)	+	+
Белоглазка	<i>Abramis sapa</i> (Pallas)	+	+
Быстрянка	<i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch)	—	+
Уклейка	<i>Alburnus alburnus</i> (L.)	+	+
Жерех	<i>Aspius aspius</i> (L.)	+	+

Продолжение таблицы 1

Густера	<i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	+	+
Карась золотой	<i>Carassius carassius</i> (L.)	—	+
Карась серебряный	<i>Carassius auratus</i> (L.)	—	+
Подуст	<i>Chondrostoma nasus</i> (L.)	—	+
Сазан	<i>Cyprinus carpio</i> (L.)	—	+
Пескарь	<i>Gobio gobio</i> (L.)	—	+
Голавль	<i>Leuciscus cephalus</i> (L.)	—	+
Язь	<i>Leuciscus idus</i> (L.)	+	+
Елец	<i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)	—	+
Чехонь	<i>Pelecus cultratus</i> (L.)	+	+
Гольян озерный	<i>Phoxinus phoxinus</i> (Pallas)	—	+
Гольян обыкновенный	<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)	—	+
Плотва	<i>Rutilus rutilus</i> (L.)	+	+
Линь	<i>Tinca tinca</i> (L.)	—	+
<b>Сем. Вьюновые - Cobitidae</b>			
Щиповка обыкновенная	<i>Cobitis taenia</i> L.	—	+
Вьюн	<i>Misgurnus fossilis</i> (L.)	—	+
Голец	<i>Noemacheilus barbatulus</i> (L.)	—	+
<b>Сем. Сомовые - Siluridae</b>			
Сом обыкновенный	<i>Silurus glanis</i> L.	+	—
<b>Сем. Тресковые - Gadidae</b>			
Налим	<i>Lota lota</i> (L.)	+	+
<b>Сем. Окуневые - Percidae</b>			
Ерш	<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)	+	+
Окунь	<i>Perca fluviatilis</i> L.	+	+
Судак	<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.)	+	+
Берш	<i>Stizostedion volgensis</i> (Gmelin)	+	+
<b>Сем. Бычковые - Gobiidae</b>			
Бычок-головач	<i>Neogobius kessleri</i> (Günther)	+	—
<b>Сем. Рогатковые - Cottidae</b>			
Подкаменщик	<i>Cottus gobio</i> L.	—	+

Примечание. + вид встречается, — вид отсутствует.



## 2. Динамика структуры рыбного населения

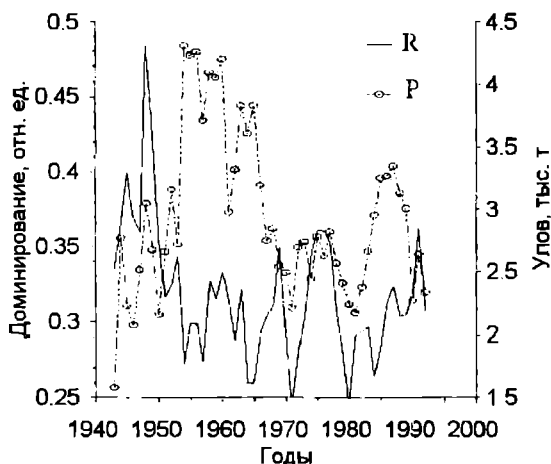
В настоящее время накоплен и обобщен обширный материал как по общим закономерностям формирования ихтиофауны водохранилищ, так и о перестройках в рыбном населении Рыбинского водохранилища (Антипова, 1961; Васильев, 1955; Гордеев, 1971, 1974; Дрягин, 1961; Кузнецов, 1991; Михеев, Прохорова, 1952; Поддубный, 1963). Однако в определении сроков начала и окончания этапов формирования его ихтиофауны отмечаются некоторые разночтения, связанные с использованием различных критериев выделения (как особенностей формирования экосистемы, так и динамики развития промысла). На наш взгляд, в основу периодизации развития рыбного населения должны быть положены процессы формирования экосистемы водосма. Именно они служат причиной структурных перестроек в рыбной части сообщества, определяемых прежде всего условиями воспроизводства. Эти изменения находят отражение и в структуре уловов рыб, но они запаздывают по отношению к изменениям в экосистеме на промежуток времени, необходимый для вступления в промысел соответствующих поколений основных видов рыб.

*Первый этап* формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища большинство авторов связывает с периодом заполнения водоема (1941-1947 гг.). Его характерной чертой было наличие затопленной растительности, разложение которой обусловило обилие органических веществ и детрита, необходимых для развития беспозвоночных. Наличие нерестового субстрата и изобилие корма определили высокую численность поколений этих лет, а также повышение темпа роста и других биологических показателей у многих видов рыб. Отличительной особенностью первого этапа в Рыбинском водохранилище по сравнению с другими водоемами является его относительно большая продолжительность (7 лет). Наибольшее количество свежих земель было затоплено на первом, втором и шестом году существования водоема. Поколения многих видов рыб, родившиеся в эти годы, были высокими по численности (Гордеев, 1971; Остроумов, 1955).

На первом этапе (1941-1947 гг.) в водохранилище еще присутствовали реофильные виды рыб (стерлядь, голавль, елец и др.), и одновременно увеличивалась численность литоральных видов (линь, карась, щука). Длительное заполнение, а также наличие затопленных болот способствовали ухудшению гидрохимического режима. В результате, в зимний период 1941-1942, 1945-1946 и 1946-1947 гг. в водоеме наблюдались заморные явления. С этими процессами Л.И.Васильев (1950 а) связывал исчезновение подуста в первую зиму, хотя по

данным О.П. Антиповой (1961) подуст исчез из промысловых уловов только в 1948, а голавль - в 1949 г.

В 1940-х годах на Рыбинском водохранилище в промысле доминировал неводной лов. Исходя из возрастной структуры промысловых ловов (Васильев, 1950 а), можно заключить, что происходящие в водоеме изменения рыбного населения отражались в промысле со сдвигом в 2-3 года. Следовательно, первый этап формирования ихтиофауны водохранилища соответствовал промысловым уловам 1943-1949 гг. и характеризовался резким их повышением, увеличением показателей разнообразия и доминирования (рис. 2, 4 а). Данный этап характеризовался преимущественным развитием бореально-равнинного фаунистического комплекса, причем доля входящих в него видов дважды (в 1944 и 1948 гг.) резко возрастала в уловах (рис. 3). За эти годы существенно повысился уровень доминирования и снизилось разнообразие, что соответствует локальному увеличению уловов рыб за счет вступления в промысел относительно скороспелых видов после особо благоприятных для нереста 1942 и 1946 гг.



ис. 2. Многолетние изменения индекса доминирования (R) и уловов рыб (P) Рыбинском водохранилище

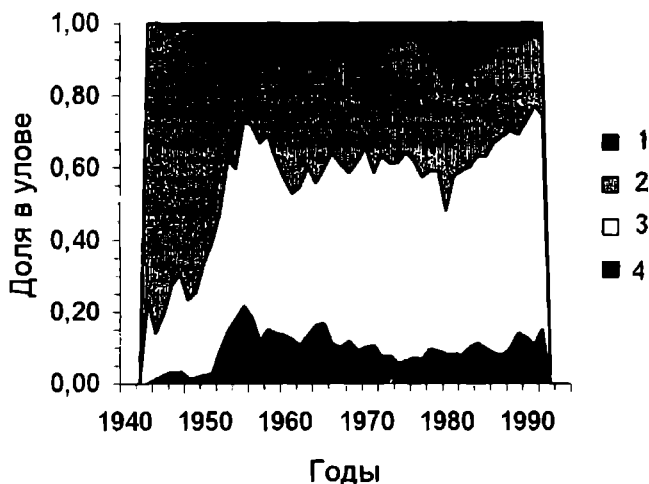


Рис. 3. Доля рыб различных фаунистических комплексов в промысловых уловах на Рыбинском водохранилище. 1 - арктический пресноводный, 2 - бореальный равнинный, 3 - понтический пресноводный, 4 - пресноводный амфибореальный

После заполнения водохранилища, начиная с 1948 г., в развитии экосистемы наступил *второй этап*, характеризующийся депрессией ихтиофауны. Затопленная наземная растительность разлагалась, а водная еще не сформировалась. В связи с этим снизилась эффективность размножения фитофильных рыб, хотя и несколько улучшились условия размножения псаммофилов (Гордеев, 1971). В 1948-1952 гг. ухудшился рост многих видов рыб (Барсуков, 1959; Беккер, 1958; Поддубный, 1958).

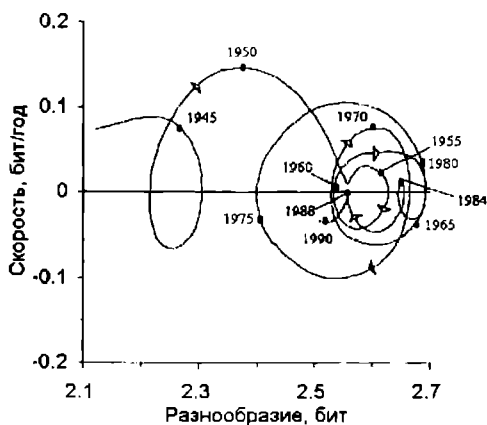
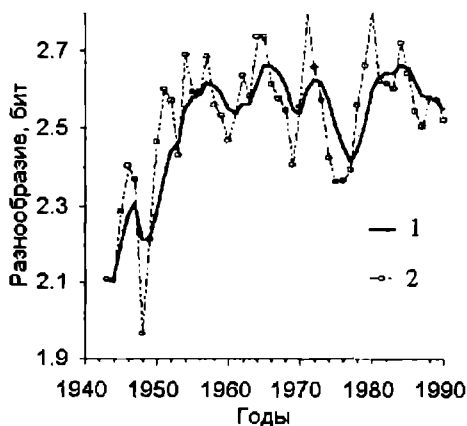


Рис. 4. Динамика разнообразия (а) и фазовый портрет структуры уловов рыб (б) Рыбинского водохранилища. 1 - сглаженные, 2 - исходные данные. Цифры на фазовом портрете - год нахождения системы в состоянии, обозначенном на кривой точкой

Относительно окончания второго этапа формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища в литературе существуют разногласия. По мнению О.П.Антиповой (1961), он закончился в 1950 г. В то же время, А.Г.Поддубный (1963) полагал, что естественное формирование ихтиофауны водохранилища полностью завершилось в 1951-1952 гг., а Н.А.Гордеев (1971) - в 1959 г. Обобщив наблюдения в ряду водохранилищ, П.В.Михеев и К.П.Прохорова (1952) отметили, что после окончания заполнения водохранилища, по крайней мере в течение 4-5 лет, условия размножения рыб резко ухудшались. Это связано с исчезновением части нерестилищ, образовавшихся в период заполнения, и отсутствием вполне сформировавшихся новых нерестовых участков.

С нашей точки зрения, окончание второго этапа формирования ихтиофауны по времени совпадает с началом стабилизации структуры рыбного населения водоема. Так, по данным промысловых уловов, стабилизация соотношения видов, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам, произошла в 1958-1959 гг. (рис. 3). В эти же годы стабилизировался и индекс разнообразия уловов рыб (рис. 4 а), а, судя по структурному фазовому портрету, система пришла в зону стационарного равновесного состояния (рис. 4 б).

В 1950-е годы в промысле, главным образом, применялись крупноячейные сети, облавливающие старшевозрастных рыб, и он в эти годы стал отражать идущие в водоеме процессы с большим временным сдвигом, чем ранее. За время сдвига нами принят возраст, в котором поколение составляет до 30% промыслового запаса вида. Для леща и плотвы время вступления в промысел равно 7 годам, для синца - 6, а для судака - 4. В целом же, для рыбного населения водоема временной сдвиг можно принять равным 6-7 годам. С другой стороны, начиная с 1953 г., улучшились условия для нереста многих видов рыб, что отразилось на численности поколений этого года и последующих лет (Гордеев, 1971; Остроумов, 1955). Следовательно, второй этап формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища закончился в 1952 г., а в промысловой статистике его окончанию соответствует 1959 г. Характерно, что к 1952 г. в связи с созреванием мощных поколений (1946 года рождения) формирование популяций наиболее длиннопериодических видов рыб практически завершилось (Остроумов, 1959).

Для второго этапа формирования ихтиофауны характерно вытеснение реофильных видов в притоки водохранилища. Общие уловы рыб продолжали расти до 1954 г. за счет вступления в промысел длиннопериодических видов (рис. 2). Понижился индекс доминирования, хотя урожайный 1946 г. отразился в некотором повышении этого по-

азателя в 1953 году, т.е. через 7 лет. Второй небольшой пик доминирования в уловах 1955-1956 гг., очевидно, связан со вступлением в промысел урожайных поколений синца 1949 г. рождения, а также полостей плотвы и налима 1953 г. В связи с процессом разрушения заоплещенных лесов заметно снизилась доля рыб, обитающих в литоральной зоне. Значение видов бореального равнинного комплекса постепенно уменьшилось, и доминирующими стали представители понического пресноводного (лещ, синец, густера и др.), а также амфиореального (судак, сом) фаунистических комплексов.

С 1953 г. наступил *третий этап* в формировании ихтиофауны, который для равнинных водохранилищ выделяют многие исследователи (Дрягин, 1961; Гордеев, 1971, 1974; Кузнецов, 1991; Михеев, Ирохорова, 1952; Стрельников и др., 1984). В промысловых уловах начало третьего этапа соответствует 1960 году. В ихтиофауне водоема стабилизировались видовой состав и соотношение численности отдельных видов. Снизились, а к 1970 г. стабилизировались общие ловы. Уменьшение уловов, очевидно, связано с выпадением из промысла урожайных поколений, родившихся в 1946-1947 гг. Процессы воспроизводства рыб пришли в состояние динамического равновесия. По сравнению со вторым этапом улучшился рост рыб, сократилось время полового созревания, приблизившись к таковому в речных условиях, повысилась индивидуальная плодовитость (Стрельников и др., 1983, 1984). Однако амплитуда колебаний основных биологических показателей популяций рыб оставалась достаточно высокой. На третьем этапе стабилизировались как соотношение доли видов, относящихся к различным фаунистическим комплексам, так и индекс биологического разнообразия (рис. 3, 4 а). На первом и втором этапах формирования ихтиофауны траектория системы на фазовом портрете представлена куполообразной кривой, характерной для формирующихся систем (Айламазян, Стась, 1989), причем скорость изменения показателей разнообразия возрастает на первом этапе и падает на втором (рис. 4 б). Петля на фазовом портрете в 1945-1950 гг. отражает вступление в промысел высокоурожайных поколений 1946 года. На третьем этапе фазовый портрет принял вид циклической траектории вокруг зоны устойчивого состояния, соответствующего величине разнообразия промысловых уловов рыб 1.6 бит.

С середины 70-х годов начали снижаться общий улов и уровень доминирования. Кроме того, произошли резкие изменения в соотношении численности отдельных видов и разнообразии уловов (рис. 1, 3, 4 а). Необходимо отметить, что резкие изменения в индексах разнообразия и доминирования уловов рыб наблюдались и в анома-

льно теплом 1971 году (рис. 2, 3 а). Как, известно, основная масса рыб в водохранилище вылавливается в зимний период. В связи с поздним ледоставом и ранним таянием льда уловы рыбы в этом году были существенно ниже, чем до и после 1971 г. (рис. 2), что отразилось и на их видовой структуре. Поэтому устойчивые изменения в структуре рыбного населения начали проявляться в уловах именно с середины 1970-х годов. В это время траектория системы на фазовом портрете приобрела форму раскручивающейся спирали (рис. 4 б), что свидетельствует об интенсификации процессов перестройки рыбного населения и выходе рассматриваемой системы из зоны устойчивого состояния. По времени данный процесс соответствует начавшимся с 1970 г. глубоким изменениям в экосистеме водоема. Показательно, что именно с 1971 г. произошли также резкие изменения в составе и распределении фитопланктона (Корнева, 1993). Таким образом, в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища наступил *четвертый этап*.

Нарушение баланса в рыбной части сообщества, очевидно, обусловлено действием как климатических факторов, так и усилением антропогенной нагрузки на водоем. В начале 70-х годов в результате аномально жаркого лета пострадали холодолюбивые виды - представители арктического пресноводного комплекса: наблюдались гибель сетка и уменьшение вылова налима. К концу 1970-х гг. доля видов арктического пресноводного комплекса снова возросла, а понтического пресноводного - упала (рис. 3). Кроме того, в 70-е годы возросло количество промышленных и сельскохозяйственных стоков в связи с увеличением мощности Череповецкого промышленного узла, а также более интенсивным использованием удобрений на сельскохозяйственных угодьях. Результат совместного воздействия эвтрофирования и загрязнения на рыбное население водохранилища неоспорим. С одной стороны, увеличение кормности водоема (Ривьер-Баканов, 1984) способствовало росту численности рыб, в первую очередь планктофагов. С другой стороны, усилившееся загрязнение водоема привело к нарушению оптимальных условий жизнедеятельности донных рыб.

Существенные перестройки в рыбной части сообщества стали заметными с 1980 г., когда эвтрофирование и загрязнение Рыбинского водохранилища достигли высокой степени (Разгулин, 1991; Романенко, 1984), и в водоеме были неоднократно зарегистрированы случаи локальной гибели рыб (Малинин, Стрельников, 1990). Наиболее сильной была авария на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. (Флеров, 1990), последствия которой сказываются на рыбном населении до настоящего времени. Большинство исследователей, приня

авших участие в оценке последствий залпового сброса загрязняющих веществ с Череповецкого металлургического комбината (Воднин, 1990; Козловская и др., 1990; Малинин, Стрельников, 1990; Ликряков и др., 1990), пришли к общему заключению о том, что в наибольшей степени пострадали виды рыб, ведущие придонный образ жизни (лещ, плотва, налим и др.), и в меньшей - виды, обитающие в пелагиали водоема (снеток, ряпушка, окунь, судак, чехонь и р.). У рыб, обитающих в толще воды, не было отмечено столь массовой гибели, снижения темпа линейного и весового роста, значительного накопления токсических веществ в мышцах. Более того, численность отдельных видов, таких как корюшка, ряпушка и окунь быстро восстановилась.

Начиная с 1980 г. в водоеме возросли как общие уловы рыб, так и индекс доминирования (рис. 2). Это произошло преимущественно за счет пелагических видов (корюшка, чехонь, судак, синец, ряпушка), в то время как численность придонных рыб оставалась достаточно стабильной. При этом в уловах увеличивалась доля видов понтического пресноводного фаунистического комплекса, и уменьшалась доля видов арктического пресноводного комплекса (рис. 3). В 1984 и 1988 гг. на фазовом портрете хорошо видны нарушения хода кривой, отражающие резкие возмущающие воздействия на водоем соответственно в 1983 г. и в 1987 г. Именно в эти годы в водохранилище была отмечена массовая гибель рыб.

В 1986-1995 гг. практически исчезли из промысловых уловов некоторые литоральные виды (лещ, карась), и снизились уловы щуки. С начала 90-х годов резко упали уловы придонных рыб (налима, лещ, густеры и др.), в то время как доля пелагических видов увеличилась. Продолжался рост индекса доминирования (рис. 2). В последние годы одной из причин дестабилизации рыбного населения стали новые коммерческие отношения в реализации рыбной продукции, приведшие к увеличению селективности вылова рыб. С их появлением уменьшились уловы наиболее ценных видов - судака и щуки. Давление на эти популяции оказалось настолько сильным, что возникла угроза подрыва их воспроизводительной способности. Анализ изменений в возрастной структуре промысловых уловов судака и щуки показал наличие тенденции к снижению доли молодых особей в возрасте 2-4 лет. Основная промысловая нагрузка переносится с особей в возрасте 4-7 лет на рыб более старших возрастных групп (рис. 5, 6), что свидетельствует об уменьшении пополнения в последние 3-4 года. Опасность такой тенденции очевидна.

В настоящее время в ихтиофауне водохранилища продолжают доминировать виды понтического пресноводного фаунистического



комплекса (рис. 3). Доля представителей арктического пресноводного комплекса невелика. Вместе с тем, в последние годы отмечается рост численности ряпушки и корюшки, что можно объяснить увеличением кормности водоема и изменением его температурного режима. Достаточно неожиданным было появление в Рыбинском водохранилище тюльки - представителя понтического морского фаунистического комплекса.

Таким образом, совместное воздействие антропогенных и климатических факторов существенно образом изменило облик водохранилища и в значительной мере оказало влияние на структурные перестройки рыбного населения водоема.

Среди основных причин, вызвавших процесс дестабилизации рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища можно указать такие факторы, как загрязнение, эвтрофирование, а в последние годы - и хищническое разграбление рыбных ресурсов водоема.

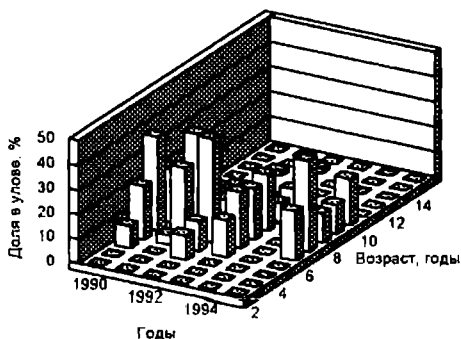
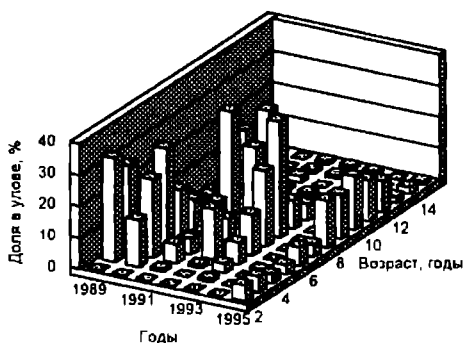


Рис. 5. Возрастная структура судака в промысловых уловах Рыбинского водохранилища

Рис. 6. Возрастная структура щуки в промысловых уловах Рыбинского водохранилища

### 3. Динамика урожайности поколений основных видов рыб

Анализ состояния популяций основных промысловых видов рыб в Рыбинском водохранилище показывает, что наблюдаемые изменения носят преимущественно количественный характер (численность, биомасса) и в меньшей степени качественный (биологические нарушения). Динамичность условий воспроизводства рыб на протяжении

сех этапов формирования ихтиофауны приводила к колебаниям рожайности поколений многих видов рыб, прежде всего фитофильных. Поскольку в промысловых уловах Рыбинского водохранилища едущее место занимают лещ, судак, щука, синец и плотва, остановимся подробнее на анализе изменений урожайности и численности поколений именно этих видов.

На первом этапе формирования ихтиофауны отмечено два высокоурожайных поколения леща (1942 и 1946 гг.) при отсутствии низоурожайных (Остроумов, 1955). Эти же годы оказались урожайными для щуки, плотвы и густеры (Васильев, 1950 а). Особенно благоприятные условия для нереста сложились в 1946 г., когда высокочисленное поколение было отмечено также у судака и чехони (Гордеев, 1971; Поддубный, 1963).

На втором этапе (1948-1952 гг.) ухудшились условия размножения многих видов рыб. Поколения этих лет были в основном малочисленными. У леща и судака только поколение 1951 г. было среднеурожайным, а все остальные - низкоурожайными (Остроумов, 1955). /плотвы в рассматриваемый период поколения также были менее бильными, что видно (со сдвигом в 3 года) по динамике ее вылова в 1951-1955 гг. Косвенным подтверждением меньшей урожайности поколений у многих видов в эти годы может служить доминирование в ловах одних и тех же поколений на протяжении многих лет, приводящее к преобладанию старшевозрастных групп рыб (Остроумов, 1955). В целом, на втором этапе формирования ихтиофауны водохранилища доминировали фитофилы. Их высокая численность поддерживалась за счет мощных поколений, появившихся на первом этапе.

Проведенный нами по данным А.А.Остроумова (1955) и Н.А.Гордеева (1971) расчет средней урожайности поколений 1948-1952 гг. показал, что у леща и судака урожайность снизилась в 2-3 раза по сравнению с первым этапом. Вместе с тем, у налима средняя урожайность поколений этих лет была в 2 раза выше, чем на первом этапе.

В начале третьего этапа (с 1953 г.) создались благоприятные условия для воспроизводства большинства видов рыб. В 50-е годы высокий и низкий уровни наполнения водохранилища регулярно чередовались. В результате, поколения нечетных лет у многих рыб были высокоурожайными. Согласно нашим данным, наиболее высокоурожайными в период с 1953 по 1970 гг. оказались поколения леща 1955 г., судака - 1965 г., синца и плотвы - 1966 г. (рис. 7, 8). У синца и плотвы эти поколения были самыми многочисленными за весь исследованный промежуток времени. Наименее урожайными были поко-

ления леща 1966 и 1969 гг., судака - 1954 г., синца - 1961-1964 гг.,  
плотвы - 1961 и 1962 гг.

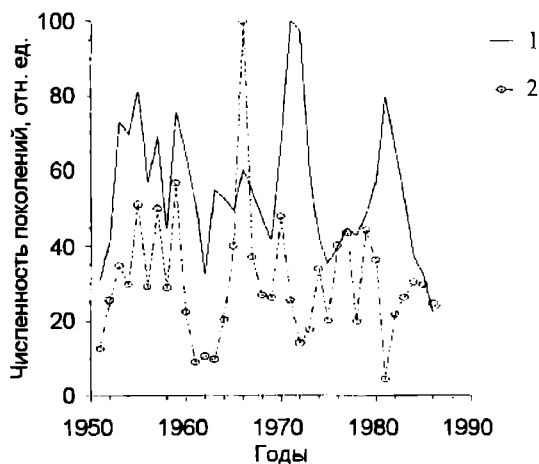


Рис.7. Динамика численности поколений леща (1) и синца (2) Рыбинского водохранилища

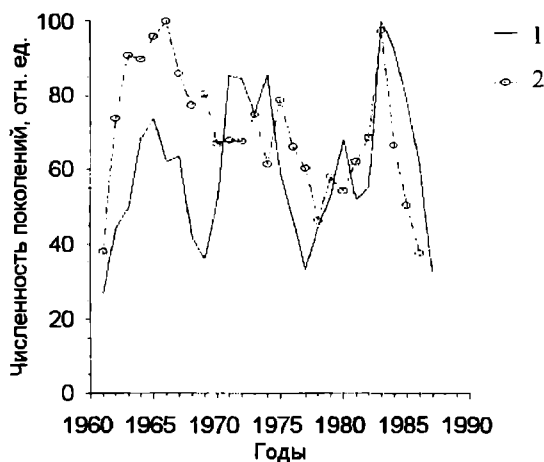


Рис.8. Динамика численности поколений судака (1) и плотвы (2) Рыбинского водохранилища

Численность поколений леща, судака, синца и налима в период с 1953 по 1960 гг. оказалась максимальной, достигая и даже несколько превышая уровень урожайности на первом этапе. В 1961-1970 гг. средняя численность поколений леща, судака и синца снизилась по сравнению с 50-ми годами на 20-30%.

На четвертом этапе формирования ихтиофауны средняя численность поколений леща в 70-е годы была такой же, как и в 1960-е, а в 80-е годы - несколько снизилась. У синца и плотвы отмечено уменьшение средней численности поколений в 70-е и 80-е годы, а у судака, напротив, ее увеличение.

Анализ вариабельности численности поколений рыб показал, что максимальные значения коэффициента вариации наблюдались на первом и втором этапах формирования ихтиофауны водохранилища. На третьем этапе данный показатель уменьшился, а на четвертом - возрос для большинства видов рыб, кроме синца и судака.

#### 4. Состояние популяций рыб

Для популяции леща в Рыбинском водохранилище характерно преобладание сравнительно высоких по численности поколений, в то время как малочисленные довольно редки. Самым многочисленным за весь исследованный период было поколение 1971 года. Появление мощных поколений леща в 1971, 1972 и 1981 гг. совпадало с необычайно высокими температурами весной и летом, что, вероятно, и обеспечило особенно благоприятные условия нереста и повышенную степень выживания молоди. Относительно стабильный и высокий уровень воспроизводства популяции леща и высокая частота появления многочисленных поколений благоприятствовали постоянному пополнению его промыслового запаса, определив ведущую роль этого вида в промысле. Однако с 1982 по 1987 гг. преобладали средние и малочисленные поколения, что привело к снижению уловов с 1992 г. по сравнению с периодом 1987-1991 гг. Повлияло на численность поколений леща в 1987-1988 гг. и загрязнение водоема сбросами Череповецкого промышленного комплекса. Тем не менее, судя по экспериментальным уловам, уже в 1989 и 1991 гг. вновь появились высокие по численности поколения леща.

Популяция синца в Рыбинском водохранилище также находится в относительно стабильном состоянии. Вместе с тем, некоторое снижение доли старшевозрастных рыб, наблюдаемое в последние годы, а также перемещение промысловой нагрузки на более молодых особей

свидетельствуют об интенсификации промысла. Вполне вероятно, угнетающее влияние загрязнения на популяцию синца, хотя по сравнению с придонными рыбами, например лещом и налимом, синец как обитатель толщи вод, подвержен воздействию токсикантов в меньшей степени.

У *судака* высокочисленные поколения появлялись в среднем раз три года. Учитывая тот факт, что в Рыбинском водохранилище уловах встречаются особи судака в возрасте до 19 лет, можно охарактеризовать состояние популяции судака в период до 1990 г. как устойчивое по численности и способное в течение длительного периода времени обеспечивать стабильные уловы.

Самые низкие коэффициенты вариации численности поколений (от 10 до 28%) отмечены у *плотвы*. Столь незначительные колебания ее численности по сравнению с лещом и синцом (Стрельников и др. 1983, 1984), очевидно, объясняются экологической пластичностью данного вида, его неприхотливостью к условиям размножения, широким спектром питания и сравнительно устойчивой кормовой базой. В особенности это касается моллюскоядной плотвы, не имеющей конкурентов в питании.

К наиболее заметным изменениям, произошедшим в популяциях основных видов рыб, можно отнести изменения возрастной структуры и темпа линейного роста. Современный этап развития ихтиофауны, начиная с 1987 г., отличается значительным уменьшением доли старших возрастных групп леща и синца, что, видимо, связано с их повышенной смертностью. Снижение темпов линейного роста леща, синца и плотвы также стало характерной особенностью современного периода существования водохранилища.

\* \* \*

Анализ процессов формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища показал наличие этапности и определенных закономерностей в изменении видового состава рыб в разные периоды существования водоема.

*Первый этап* становления рыбного населения водохранилища связан со временем его заполнения (1941-1947 годы) и соответствует промысловым уловам 1943-1949 гг. Он характеризовался сменой реофильных видов лимнофильными, высокой эффективностью размножения и выживания фигофильных рыб, улучшением их роста и других биологических показателей, увеличением уловов, в которых доминировали виды борсально-равнинного пресноводного комплекса.

После заполнения водохранилища наступил *второй этап* формирования ихтиофауны, продолжавшийся с 1948 по 1952 гг. и нашед-

ший свое отражение в промысловых уловах 1950-1959 гг. Продолжалось разложение затопленной растительности, снизилась эффективность размножения фитофильных рыб, однако улучшились условия нереста псаммофилов. Ухудшился рост многих видов рыб. Наблюдалось уменьшение индекса доминирования и повышение разнообразия уловов. Постепенно снижалось значение видов бореального равнинного комплекса, и возрастала роль видов понтического пресноводного комплекса.

**Третий этап** формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища продолжался с 1953 по 1970 гг. и соответствовал промысловым уловам 1960-1975 гг. Стабилизировались видовой состав рыбного населения и соотношение численности отдельных видов. Уровень воспроизводства рыб находился в относительном динамическом равновесии. По сравнению с предыдущим этапом улучшился рост рыб, сократилось время их полового созревания, которое приблизилось к репродуктивному возрасту особей в речных условиях. Соотношение доли видов, относящихся к различным фаунистическим комплексам, а также индексы биологического разнообразия и доминирования уловов на третьем этапе стабилизировались.

С 1971 г. в связи с процессами эвтрофирования и загрязнения водоема в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища наступил **четвертый этап** - «дестабилизация». Возросла амплитуда колебаний уловов рыб и относительной численности отдельных видов. Увеличились вариабельность разнообразия уловов рыб и уровень доминирования, что свидетельствует об интенсификации процессов структурной перестройки в рыбном населении и его выходе из зоны устойчивого состояния.

Таким образом, существование рыбного населения в водохранилище, подверженном сильному антропогенному влиянию, находится в постоянной зависимости от интенсивности данного воздействия. В связи с этим, очевидно, нельзя утверждать, что процессы формирования ихтиофауны какого-либо водохранилища закончены, а можно говорить только об их относительной стабилизации.

## Глава 3

**УСЛОВИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ  
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ЕГО ПРИТОКАХ**

*А.П. Стрельникова, А.С. Стрельников, Г.Ф. Ляшенко*

Среди обитающих в Рыбинском водохранилище 38 видов рыб по типу нереста преобладают фитофилы, т.е. виды, откладывающие икру на растительности. Обычно их нерестилища приурочены к мелко-водьям как литоральной зоны водохранилища, так и впадающих в него рек. За прошедшие 55 лет по мере формирования берегов водоема под влиянием колебаний уровня воды и волновой эрозии происходили значительные изменения. В первые 10-15 лет после создания водохранилища еще сохранялись затопленные леса, которые служили естественным волноломом и препятствовали размыву литорали. В этот период литоральная зона интенсивно зарастала водной растительностью и представляла собой идеальный субстрат для икрометания производителей фитофильных рыб. Кроме того, защищенное побережье способствовало бурному развитию зоопланктона и бентоса и, соответственно, нагулу молоди рыб. Однако к концу 50-х годов затопленные леса постепенно разрушились, в силу чего резко уменьшились площади нерестилищ в озерной части водоема (табл. 2). В связи с этим уже к 1970 г. увеличивается значение притоков Рыбинского водохранилища в воспроизводстве фитофильных рыб (Ильина, Гордеев, 1970). Необходимо подчеркнуть, что роль притоков в воспроизводстве рыб особенно велика в маловодные годы, когда площади озерных нерестилищ могут сокращаться в 5-6 раз.

Период воспроизводства является одним из основных в жизненном цикле каждого вида животных. Воспроизводство рыб, обитающих в искусственных водоемах, в том числе и водохранилищах, в значительной степени зависит от деятельности человека. Для создания нормальных условий размножения необходима синхронность сроков созревания половых продуктов у рыб, времени весеннего подъема уровня воды и залития мелководий, а также развития на них высшей водной растительности. Иными словами, подъем уровня воды в водохранилище при его регулировании должен сочетаться с естественными условиями среды, и, прежде всего, с температурой воды как фактором, определяющим степень готовности рыб к нересту. Только в этом случае рыбы находят благоприятные условия для раз-

множения, в достаточной мере обеспечены нерестовым субстратом, а молодь - нагульными площадями. Это в равной степени относится и к нерестилищам, которые расположены на реках, питающих водохранилище, поскольку уровень залития речных нерестовых площадей зависит от уровня подпора водохранилища. Данная глава целиком посвящена именно вопросам воспроизводства рыб и нагула молодежи.

Таблица 2

**Изменение площадей нерестилищ фитофильных рыб в озерной части Рыбинского водохранилища, км<sup>2</sup>**

Плесы водохранилища	1950-1957		1963-1967		1977-1983	
	Уровень, м					
	102	101	102	101	102	101
Волжский	50.6	5.6	7.2	2.4	7.1	2.1
Моложский	22.2	1.6	0.8	0.3	0.7	0.2
Шекснинский	71.5	6.6	5.5	1.2	5.3	1.1
Главный	87.9	6.3	4.9	1.5	4.2	1.4
Всего	232.2	10.1	18.4	5.4	17.3	4.8

*Примечание.* Данные 1950-1957 и 1963-1967 гг. - по Ильиной и Гордееву (1970).

### 1. Основные притоки Рыбинского водохранилища

В Рыбинское водохранилище впадает более 30 рек и ручьев (Фортунатов, 1959). Кроме основных рек (Волга, Молога и Шексна) наибольшее значение в водном питании водохранилища имеют реки Суда, Сить и Согожа. Бассейны отдельных рек сильно отличаются по степени заболоченности, почвенному покрову и гидрологическим условиям (табл. 3). Наиболее заболочены бассейны рек Чагодоши, Кобожи, Колпи, Япы, Искры и Кондоши. Болота являются источниками гуминовых веществ, вносимых реками в водохранилище. Они же в отдельные годы способствуют возникновению дефицита кислорода в зимний период. Во время половодья воды повышенной окрашенности несут также реки Волжского плеса Юхоть, Сутка, Ильдъ, Шумаровка и Латка, хотя их водосбор и менее заболочен.



Таблица 3

**Сведения о реках, впадающих в Рыбинское водохранилище,  
и их основных притоках (по В.Д.Савиной, 1973)**

Река	Пост	Площадь водо- сбора, км <sup>2</sup>	Длина реки, км	Озер- ность, %	Лесис- тость, %	Заболо- ченность %
Молога	Устюжна	19666*	456	2	60-70	—
Чагодоша	Мегрино	9680	242	3	72	26
Суда	Куракино	5255**	184	3	70-80	25-30
Колпь	Верхний двор	3730	254	0.4	70-80	20-25
Сить	Игнатово	1900	159	0.03	35	5
Корожечня	Сумы	1690	147	0.03	28	2
Согожа	Родионка	2900	129	—	68	0.4
Сутка	Ручково	609	81	—	41	0.1
Щалочь	Щутово	356	56	8.3	40	53
Реня	Любер	589***	80	0.1	49	1.5
Ягорба	Мостовая	458	53	0.03	61	1.2
Улейма	Савино	738	83	—	70	2
Кесьма	Самша	618	83	—	48	—
Ухра	Панино	1590	135	—	56	1.2
Ворон	Ямыпево	441	51	4-5	24	72
Лама	Николо- Высокое	215	—	—	—	—
Юхоть	Глоднево	962	75	0.2	61	5
Андога	—	3760	142	3-4	61	29
Угла	—	512	62	—	68	0.2
Звана	—	811	92	0.1	40-50	5
Большой Юг	—	665	79	—	—	—
Ильдь	Спас-Ильдь	240	46	—	33	2
Конома	—	283	57	0.2	20-30	5
Кештома	—	201	48	—	50-70	20
Себла	—	312	60	0.01	30-40	5
Сога	—	579	64	—	50-60	10
Конгора	—	238	39	—	40-50	1.0
Маткома	—	324	48	—	40-50	10
Петух	—	314	59	1.9	37	6
Колодинка	—	202	36	8.4	70-80	50-60
Южок	—	210	—	—	20-30	5

*Примечание.* \* - без р.Чагодоша; \*\* - без рр. Андога, Колпь, Ворон, Петух;  
\*\*\* - без р.Звана.

Реки Шекснинского плеса Суда, Ягорба, Мякса и ряд небольших речек в период половодья весьма многоводны. Бассейн реки Суды крайне неоднороден по почвенному покрову и гидрогеологическим условиям. Это обуславливает большую изменчивость качества ее воды. Речные долины чрезвычайно разнообразны. В пределах Молого-Шекснинской и Верхневолжской низменностей они расплываются и становятся неясно выраженными. Средняя ширина долины составляет 1-2 км. Русла рек извилистые, относительно устойчивые, в летний период зарастают водной растительностью. Характерная ширина русла малых рек - 10-15 м, средних и больших - 40-60 м. Дно песчаное или песчано-илистое. Русловые берега обычно низкие, высотой 1-2 м, умеренно крутые, местами обрывистые, большей частью заросшие кустарником.

Летом в зоне подпора долины притоков залиты, причем степень их затопления уменьшается по мере продвижения вверх по течению и зависит от подъема воды в водохранилище. Зимой и в маловодные годы вода остается, главным образом, в руслах рек, а пойма их временно заливается только водами весеннего половодья, что создает необходимые условия для размножения фитофильных видов рыб.

Все притоки Рыбинского водохранилища в той или иной степени используются рыбами для икрометания (Ильина и др., 1978). В некоторых крупных и средних реках (Суда, Согожа, Ухра, Сить, Сутка и др.) производители судака, щуки, плотвы, леща и других видов рыб поднимаются против течения довольно высоко. Синец, как правило, использует разливы и предустьевые пространства рек, однако иногда поднимается и выше по течению. К сожалению, роль малых рек в воспроизводстве рыбных запасов изучена довольно слабо, так как ранее проведенные исследования носили отрывочный характер или проводились долговременно, но только на каком-то определенном участке реки. Например, в устье р.Сутки изучение подходов рыб на нерестилища осуществлялось на протяжении 20 лет, благодаря чему мы располагаем многолетним материалом. На р.Сить в 1987-1988 гг. также были проведены комплексные исследования, направленные на изучение воспроизводства стада леща, сроков подхода производителей на нерестовые участки, а также численности и распределения молоди рыб (Маврин, 1990; Стрельникова, Володин, 1990).

В целом же, задачи изучения роли малых рек в воспроизводстве рыбных запасов водохранилища, безусловно, более широки. В последние 10-15 лет остро встал проблема загрязнения как самого Рыбинского водохранилища, так и впадающих в него рек. Схема основ-

ных источников загрязнения водоема составленная по данным С<sub>0</sub> ЮЗГИПРОВОДХОЗа (Схема ..., 1984), представлена на рис. 9.

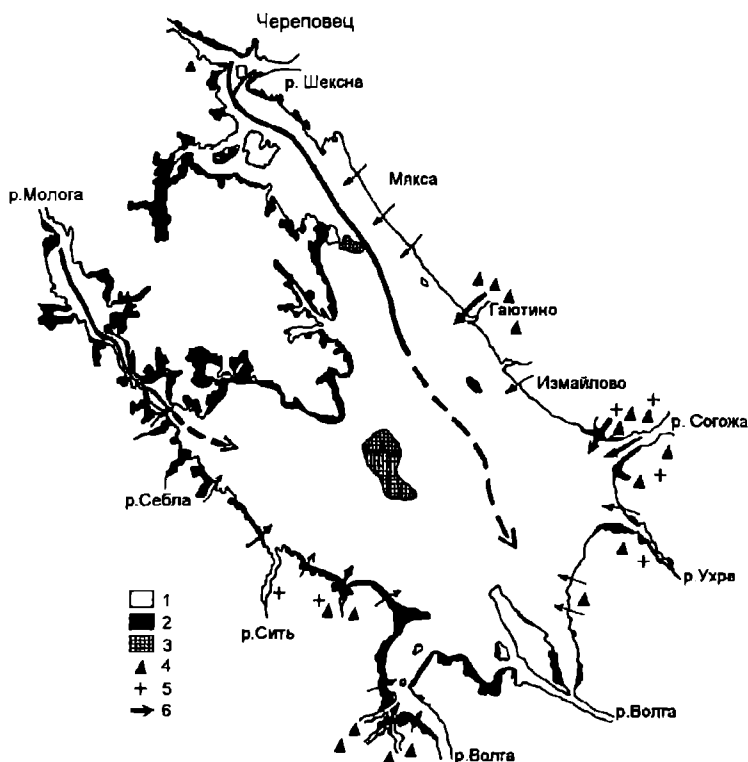


Рис. 9. Источники загрязнения Рыбинского водохранилища. 1 - участки биорастительности, 2 - растительность, 3 - торфяники, 4 - фермы, 5 - склад удобрений, 6 - потоки загрязнения

Несмотря на промышленную очистку больших объемов загрязненной воды, используемой для технических целей на Череповецких предприятиях, в воду Рыбинского водохранилища в 70-80-х гг. попало значительное количество взвесей, фенолов, нефтепродуктов, сульфатов, азота, растворенного железа, фосфора и других веществ. Кроме того, на водосборе использовалось 6300 т пестицидов в год. Прибрежной водоохранной зоне содержалось приблизительно 1

гис. голов скота. Общий вынос органики в водоем (т/год) с ферм составлял: азот - 1100, фосфор - 290, калий - 160, а с сельскохозяйственных угодий - азот - 1100, фосфор - 770, калий - 290, ядохимикаты - 0.16 т/сутки. Как свидетельствуют представленные материалы, общий объем загрязняющих веществ, поступающих в водохранилище и его притоки с промышленных и сельскохозяйственных предприятий, весьма велик. Поэтому полномасштабное представление о процессах, происходящих на акватории малых рек, возможно только при комплексном их изучении, включающем гидрохимические и токсикологические исследования. К сожалению, такие работы, требующие значительной финансовой поддержки, в настоящее время не проводятся в должном объеме.

Наличие информации по проблеме загрязнения некоторых малых рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, позволяет нам коснуться этой важной темы. Так, реки Сутка, Ильдь, Чеснава и Сить используются промысловыми рыбами для нереста только в нижнем и среднем течении. Верховья всех этих рек, кроме р.Сить, сильно заболочены и интенсивно загрязняются стоками с полей, ферм и масло-сырзаводов. В несколько лучшем состоянии находится р.Сить. Хотя и ее воды почти столь же сильно загрязнены, состав ихтиофауны здесь более разнообразен. Некоторые малые реки находятся в весьма плачевном положении. Река Серовка, протекающая в районе г.Череповца, настолько насыщена токсическими стоками с заводов, что ее воды практически безжизненны. В сельхозкооперативе «Луч» на р.Латка расположены ферма на 200 голов крупного рогатого скота, телятник на 200 и свиноводник на 300 голов, а также масло-сырзавод. Все стоки этих объектов сбрасываются в р.Латку и далее в Рыбинское водохранилище. В колхозе «Родина» возле деревни Никола на р.Чеснаве размещена ферма на 200 голов крупного рогатого скота и силосные ямы, стоки от которых поступают в реку. В совхозе «Новый прилив» возле деревни Коргинка на р.Ухре расположен телятник на 200 голов, а в 100 метрах от реки - склад минеральных удобрений. Аналогичная ситуация сложилась и на реках Сутка и Ильдь - на их берегах также расположен ряд ферм, не оборудованных очистными сооружениями.

Отметим, что в последние 4-5 лет в связи с возникшими экономическими проблемами поголовье скота, содержащегося на фермах, резко сократилось, пустуют склады минеральных удобрений. В результате, ситуация на малых реках и водохранилище несколько изменилась в лучшую сторону. Однако упадок сельскохозяйственного производства не может продолжаться бесконечно, и в расчете на благоприятную экономическую перспективу в сельском хозяйстве необ-

ходимо уже сейчас моделировать будущую ситуацию в притоках водохранилищ. Поэтому для охраны водных ресурсов малых рек требуется тщательно разработанный пакет новых нормативных документов.

## 2. Ихтиофауна малых рек

Ихтиофауна малых рек состоит из постоянно обитающих в них видов, не совершающих значительных миграций, и рыб, использующих акватории малых рек только в качестве нерестилищ. После нереста производители, как правило, довольно быстро покидают малые реки и выходят для нагула в открытые плесы водохранилища.

Жилая ихтиофауна малых рек довольно бедна. Она представлена такими видами как окунь, ерш, карась, плотва, щука, щиповка, язь, голец, а также некоторыми другими рыбами, существование которых связано с определенными биотопами. Участки с каменистым дном являются местом обитания бычка-подкаменника, песчаная россыпь и чистую воду предпочитает елец, быстрое течение и высокое содержание кислорода - необходимые условия для подуста и голавля. Далеко не каждая из малых рек обладает обширным набором биотопов, пригодных для существования всех речных видов рыбы умеренной зоны. Поэтому мы кратко остановимся на особенностях экологии основных видов рыб в порядке их значимости в промысловых уловах.

**Лещ.** Подходит на нерест практически во все относительно крупные притоки Рыбинского водохранилища. Обычно нерестится в эстуариях рек, но по некоторым из них поднимается до среднего течения (рр. Ухра, Согожа, Сутка, Юхоть, Сить). Спустя несколько дней после нереста значительная часть производителей уходит из рек в водохранилище. Небольшое их количество задерживается в реке до июля-августа для нагула. В некоторых реках, где глубины на руслах весьма значительны, часть появившегося пополнения не скатывается в водохранилище, а остается здесь до возраста 2-3 лет.

Многолетние исследования на нерестилищах в устье р.Сутки и на ее весенних разливах показывают, что возрастная и размерно-весовая структура производителей леща, подходящих на нерест, в последние годы претерпевает некоторые изменения (рис. 10 а, 11 а).

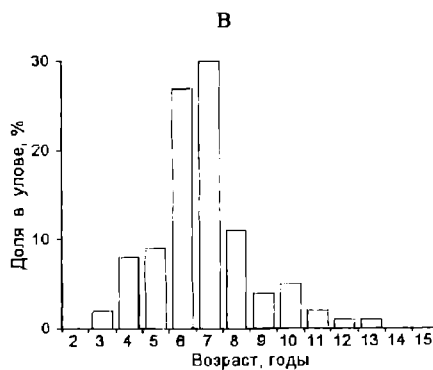
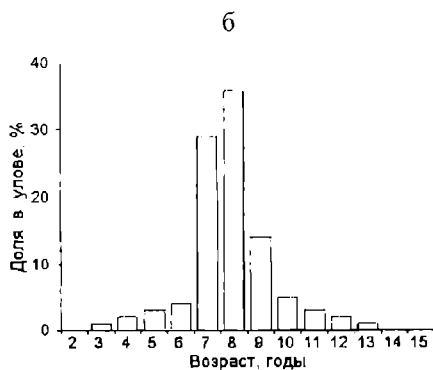
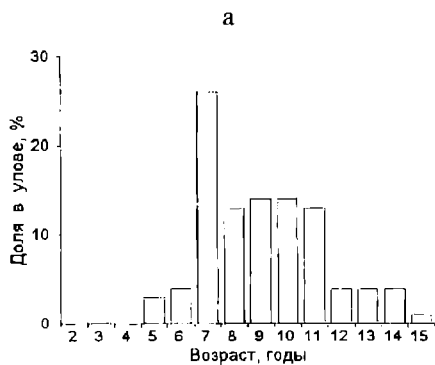


Рис. 10. Возрастная структура производителей леща (а), синца (б) и плотвы (в) на нерестилище (КНП "Борок") в 1980 г.

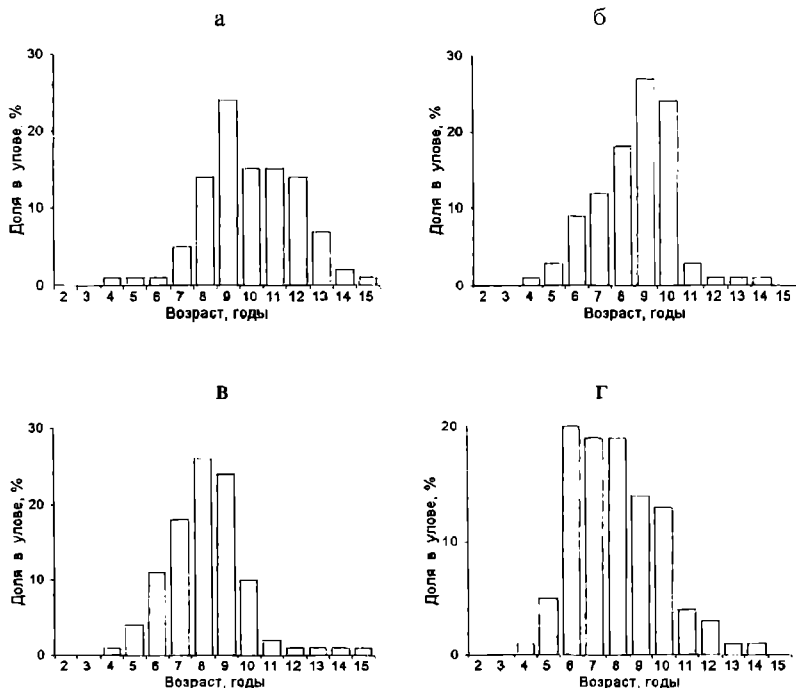


Рис. 11. Возрастная структура производителей леща (а), синца (б), густеры (в) и плотвы (г) на нерестилище (КНП "Борок") в 1986 г.

В частности, отмечено снижение предельного фактического возраста производителей с 22 до 15-16 лет. Если особи, имеющие возраст от 20 до 22 лет, были редки и в 1976-1979 гг., то теперь на нерестилищах они представлены единичными экземплярами. Кроме того, уменьшается доля старшевозрастных групп в целом, что связано с общим ухудшением состояния популяции леща в водохранилище. Сравнительный анализ возрастной структуры леща из промысловых уловов в зимний период (табл. 4) подтверждает вывод о том, что в популяции леща Рыбинского водохранилища происходит постепенное «вымывание» доли производителей в возрасте 12-15 лет.

Таблица 4

**Промысловые уловы леща в Рыбинском водохранилище и доля в них старших возрастных групп в период 1980-1993 гг.**

Годы	Общий улов, т	Доля возрастных групп, %			
		8-15 лет	10-11 лет	12-13 лет	14-15 лет
1980	552.7	91.1	26.1	23.0	19.5
1981	690.4	85.3	13.3	11.3	7.8
1982	862.9	97.6	35.6	7.3	4.9
1983	934.6	91.4	40.1	10.2	8.8
1984	919.0	95.1	45.2	13.2	11.8
1985	1058.0	87.9	28.0	24.5	14.2
1986	1174.9	89.6	20.3	29.4	16.9
1987	1286.5	85.2	20.9	25.3	17.1
1988	1062.9	79.2	25.7	19.3	8.1
1989	927.4	65.8	26.9	8.7	3.4
1990	742.0	72.0	20.0	10.0	0
1991	962.4	70.7	23.4	12.3	0.9
1992	700.8	84.8	26.3	10.5	5.2
1993	499.4	94.9	34.4	7.3	0.9

Исследования, проведенные в весенне-летний период 1987-1988 гг. на реке Сить, выявили наличие двух подходов леща на нерест (Маврин, 1990). На верхних нерестилищах (в среднем течении) концентрируются преимущественно средневозрастные производители. На устьевом участке реки размножаются более крупные и старшие по возрасту лещи. При этом особи, мечущие икру на устьевом нерестилище, по темпу линейного роста достоверно не отличаются от рыб, использующих для размножения верхние нерестовые участки.

Анализ развития молоди леща на различных нерестилищах р.Сить показал, что на речном участке зачастую складываются не менее благоприятные условия для нагула и роста молоди, чем в эстуарии (Стрельникова, Володин, 1990). Так, к концу лета 1988 г. молодь леща из реки не только сохранила превосходство в темпе роста, но и достигла гораздо более крупных размеров по сравнению с молодь из речного эстуария. Размерно-возрастной состав производителей леща в р.Сить (Маврин, 1990) был представлен в основном возрастными группами от 8 до 16 лет с преобладанием рыб в возрасте 13-14 лет, в то время как в р.Сутка в 1986 г. доминировали 8-12-лет-



ние особи. Количество же производителей в возрасте 13-14 лет составило всего 9% от общего числа выловленных рыб.

Таким образом, многие крупные притоки являются важными нерестовыми угодьями для воспроизводства леща Рыбинского водохранилища. Обеспеченность молоди пищей здесь весьма высока, имеется достаточно укрытий для развивающихся личинок и мальков. Некоторая часть молоди скатывается в водохранилище, а другая - остается на зимовку. Согласно опросным данным, в зимних промысловых уловах неводом на р.Сутка мелкий лещ (в возрасте 2-4 года) составляет весьма значительную долю. Это свидетельствует о том, что многие малые реки служат своеобразными питомниками не только для ранней молоди леща, но и для неполовозрелых рыб.

**Синец** наряду с лещом и плотвой является одним из самых массовых видов рыб Рыбинского водохранилища и имеет большое промысловое значение. Его уловы в целом по водоему колеблются от 4 до 7 тыс. центнеров в год.

Синец - типичный планктофаг. Нагуливается он преимущественно в открытой части водоема, однако его размножение, как и у других фитофильных рыб, связано с зарастающим побережьем и, прежде всего, с малыми реками. Синец при подходе на нерест не поднимается высоко по течению, предпочитая нереститься в эстуариях и низовьях рек. Подросшая молодь довольно быстро скатывается в водохранилище. Тем не менее, в течение летнего периода незначительная часть молоди, а также особи в возрасте 2-3 лет нагуливаются в реках. Обычно в конце августа и сентябре синец полностью покидает реки и уходит в водохранилище. Основу нерестового стада синца, как правило, составляют особи от 7 до 12 лет (рис. 10 б, 11 б). Численность старших возрастных групп (13-14 лет) не превышает 1.5-2%.

Значительное количество синца подходит на нерест в реки Моложского плеса - Яну, Себлу, Тереху и др. Нерестится он и в Кондошском заливе, в эстуариях рр. Юхоть, Сить, Согожа, Ухра. В нижнем течении этих рек синец также встречается вплоть до поздней осени.

**Плотва** - самый массовый вид Рыбинского водохранилища. Она образует прибрежную тугорослую форму и быстрорастущую, которая обитает в открытой части водоема. Эти две формы плотвы обычно дифференцируются по характеру питания. Тугорослая форма питается растительной пищей и бентосными организмами, а быстрорастущая - моллюсками, в основном дрейссеной, образующей значительные колонии на затопленных древесных остатках.

Плотва обитает не только в водохранилище, но и во всех впадающих в него реках, а также в небольших ручьях, расположенных в среднем и верхнем течении рек. Крупная моллюсковоядная плотва в массе заходит на нерест во все крупные притоки - Сутку, Юхоть, Согожу, Ухру, Суду, Себлу, Яну. Кроме того, она нерестится в эстуариях всех, даже небольших речек, поднимаясь для икроместания вплоть до среднего течения реки.

Анализ возрастной структуры нерестового стада плотвы, приходящей для размножения в устье р.Сутка, показывает, что основу популяции (до 80%) составляют особи от 6 до 11 лет (рис. 10 в, 11 г). За период с 1980 по 1986 гг. особых изменений, указывающих на значительное омоложение стада плотвы, не произошло. Однако необходимо отметить, что в последние годы в связи с уменьшением численности дрейссены, основного объекта питания быстрорастущей формы плотвы, все же наблюдается заметное снижение ее численности и ухудшение экстерьерных характеристик. Тем не менее, численность данного вида в Рыбинском водохранилище достаточно велика, что связано с его неприхотливостью к условиям питания и размножения. Плотва является важным объектом промысла - ее уловы колеблются от 3.5 до 5.5 тыс. центнеров в год.

Роль малых рек в воспроизводстве и пополнении стада плотвы чрезвычайно высока. До 60% особей нерестится в эстуариях, нижнем и среднем течении рек. В реках нагуливается молодь плотвы как прибрежной, так и моллюсковоядной ее форм. В притоках, имеющих большие глубины по фарватеру (Сутка, Сить, Ухра, Согожа, Суды), зимует значительное количество плотвы, в основном прибрежной формы. Например в р.Сутка, в зимнее время нередки уловы данного вида порядка 5-6 т за одно притонение промыслового невода. Крупная плотва после нереста уходит в открытую часть водоема для нагула. Однако незначительное ее количество остается для нагула и зимовки также и в реках. Судя по зимним неводным уловам (опросные данные), крупная плотва в общих уловах составляет не более 1-2%.

Таким образом, реки в воспроизводстве популяции плотвы Рыбинского водохранилища имеют огромное значение. Они являются местом не только размножения рыб, нагула молоди, но и зимовки значительной части особей плотвы.

*Густера* не имеет большого промыслового значения в Рыбинском водохранилище. Ее уловы обычно не превышают 9-17 тонн в год. Нерестится в эстуариях и среднем течении малых рек. На нерест обычно подходит позднее других фитофильных видов - в конце мая, иногда даже в начале июня. Основу нерестового стада составляют особи в возрасте от 6 до 10 лет (рис. 11 в). Доля старших возрастных

групп (12-14 лет) обычно не превышает 5%. После нереста значительная часть производителей покидает реку, но некоторая их часть остается для нагула в реке. В реках присутствует и жилая форма густеры, не совершающая протяженных нерестовых миграций.

**Судак** - наиболее ценный представитель ихтиофауны Рыбинского водохранилища. В настоящее время его ежегодные уловы колеблются от 1.8 до 3.5 тыс. ц. В последние годы, в связи с большим спросом на судака, отмечается некоторый его перелов и снижение численности молоди. Поэтому нерестилища судака нуждаются в усиленной охране. Следует подчеркнуть, что воспроизводство данного вида связано не только с малыми реками. Значительная часть производителей нерестится и на озерных нерестилищах в районе Каменниковских островов, в Моложском плесе, особенно в Дарвинском Борке. Основными нерестовыми реками, куда заходит судак, являются рр. Юхоть, Ухра, Согожа и Суда. Здесь в весеннее время отмечаются значительные его скопления. В меньшей мере используются для нереста реки Волжского плеса - Сутка, Ильдь, Шумаровка, Латка, Чеснава и Сить. Тем не менее, если учесть, что около 50% нерестового стада судака размножается в устьевом пространстве и среднем течении рек, то значение малых рек в воспроизводстве стада судака весьма велико.

Основная часть производителей (до 80%) представлена молодыми особями от 5 до 8 лет (рис. 5). Особи старших возрастных групп, от 9 до 16 лет, обычно составляют не более 14%, а впервые созревающие самцы в возрасте 3-4 лет - до 6%. После нереста до 90% производителей судака скатывается в водохранилище. Небольшое количество некрупных особей весом 1.5-2 кг остается в реке для нагула. Весьма незначительная часть популяции судака постоянно обитает в реках.

Молодь судака довольно быстро скатывается в открытую часть водоема, где, обитая в пелагиали, быстро переходит на хищное питание молодью снетка, окуня и ряпушки. Часть пополнения не уходит вглубь водоема, а остается в эстуарных участках. Большое количество мальков подходит в ночные часы к заросшим мелководным участкам, где питается развивающейся там молодью карповых видов рыб (Стрельникова, 1987). Некоторое количество судака остается на зимовку в реках. Зимой в неводных промысловых уловах на р.Сутка, согласно опросным данным, молодь судака составляет не более 1%. Это мелкие особи весом от 0.5 до 1 кг в возрасте от 2 до 3 лет.

В связи с превращением судака в важный коммерческий объект промысла вполне вероятно, что при отсутствии своевременных мер по охране его нерестилищ популяция судака может существенно со-

кратиться, о чем свидетельствует постоянное снижение его уловов в период с 1992 по 1994 гг. Поэтому нерестовые притоки Рыбинского водохранилища, в которых осуществляется воспроизводство молоди судака, нуждаются в особой охране.

**Щука**, так же как и судак, является ценным объектом промысла. Однако ее запасы в последние годы значительно сократились, что связано как с нарастающей интенсивностью браконьерского лова, так и с естественным сокращением жизненного пространства популяции этого вида. Дело в том, что за последние 10-15 лет в значительной степени были разрушены затопленные леса. Кроме того, в результате размыва береговой линии уменьшились площади зарастающего побережья, которые являлись основными районами обитания щуки, хищника-засадчика. Жизненный цикл щуки в основном связан с литоральной зоной. Однако в Рыбинском водохранилище в первые десятилетия его существования щука находила себе убежище среди затопленных деревьев и в более глубоких местах водоема. Так, раньше щука в довольно больших количествах выплавливалась тралом на затопленных руслах рек, где глубины колеблются от 10 до 14 метров.

В настоящее время основными местами обитания щуки стали заливы, устья рек и сами реки с мелководными пойменными участками. В открытой части водоема, судя по зимним уловам, ее с каждым годом становится все меньше. В связи с этим роль притоков Рыбинского водохранилища в воспроизводстве и сохранении популяции щуки с каждым годом возрастает.

Щука нерестится практически во всех малых реках и ручьях, впадающих в водохранилище. Весьма примечательной особенностью производителей щуки является их стремление проникнуть как можно выше по течению рек. Даже по небольшим ручьям и таким речкам, как Латка и Чеснава, щука иногда поднимается достаточно высоко. Этим обстоятельством пользуются браконьеры, которые бьют острогами, ловят сачками, а иногда и просто руками идущую на нерест рыбу.

Поскольку значительное количество особей щуки постоянно живет в реках, весьма трудно разделить ее популяцию в той или иной реке на жилую и проходную формы. Пожалуй, это можно сделать лишь исходя из размерного состава рыб. В реках, за исключением весеннего периода, редко встречаются особи весом свыше 3-3,5 кг, в то время как на нерест приходят производители, весящие более 10 кг. В зимних сетных уловах нередки случаи поимки очень крупных рыб, вес которых достигает 15-16 кг. Таким образом, можно предполо-

жить, что более крупные особи щуки предпочитают открытое прибрежье водоема.

Популяция щуки обычно состоит из 10-11 возрастных групп, в основном это особи в возрасте от 5 до 15 лет (рис. 6). Однако основную массу составляют относительно молодые производители 5-10 лет. Их доля в промысловых уловах не превышает 80%, а старших возрастных групп (14-15 лет) - 1-1.5%.

Молодь щуки надолго задерживается в реках. Только к осени ее голетки щуки начинают скатываться в водохранилище, причем значительная их часть остается в реках на зимовку.

Таким образом, популяция щуки Рыбинского водохранилища по характеру размножения и нагула молоди приурочена к рекам. Реки и их эстуарии являются основными местообитаниями этого вида. Поэтому процветание или деградация популяции щуки Рыбинского водохранилища всецело зависят от состояния впадающих в него малых рек.

**Язь** является в Рыбинском водохранилище немногочисленным видом, уловы которого колеблются от 5 до 25 тонн в год. Воспроизводство язя целиком приурочено к малым рекам. Он образует проходную и жилую форму, постоянно обитающую в реках. Являясь факультативным хищником, с возраста 3-4 лет частично переходит на хищное питание. На нерест язь подходит дружно, заходя даже в небольшие реки. Он встречается повсеместно в реках Волжского, Моложского и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища.

**Карась** раньше был весьма широко распространен в Рыбинском водохранилище. В настоящее время промысловая популяция карася существует только в Волжском плесе. Местом его обитания являются устье и среднее течение реки Сутки. Встречается он и в рр. Ильдь и Шумаровка, а также в Красном ручье. Дальних миграций не совершает.

**Прочие виды.** Малые реки для воспроизводства использует уклейка, нерестящаяся в нижнем и среднем их течении. *Снеток* нерестится в рр. Сить, Суда, Ухра и Согожа, в небольшом количестве заходит в реку Сутка. В р.Сутка обитает небольшая популяция *сазана*. Годовой вылов этого вида профессиональными рыбаками (опросные данные) не превышает 30-40 особей в год. Некоторые экземпляры сазана достигают веса 10 и более кг.

**Жерех** заходит на нерест в реки Моложского плеса. Его промысловое стадо обитает в Моложском расширении. Уловы жереха значительно колеблются - от 2 до 25 тонн в год. В весеннее время он обычен и в реках Волжского плеса.

Голавль живет только в реках. Он обычен для р.Суда, присутствует также в р.Молога выше Моложского расширения и изредка - в р.Сутка.

В реке Мологе выше Моложского расширения встречается *стерлядь*. Судя по опросным данным, здесь сохранился и *подуст*, но достоверных сведений о его обитании в других реках не имеется. В р.Суда, как показали исследования 1995 г., обитает *налим*. Постоянными обитателями рек являются *елец*, *бычок-подкаменщик*, *окунь*, *голец*.

*Окунь* водится практически во всех реках и ручьях. *Елец* предпочитает чистую воду и реки с песчаным или галечным дном. Он обычен в рр. Суда, Ухра, Согожа, Сить, а в Сутке - редок. *Голец* обитает в верхнем и нижнем течении рек и ручьев. Обычен для рр. Сутка, Ухра, Согожа, хотя встречается и в других реках. *Пескарь* - также постоянный обитатель рек. Как и елец, он предпочитает чистые реки с песчаным и каменистым дном. Сходные условия выбирает и *щиповка*, которая также является постоянным обитателем малых рек.

Иногда в устье р.Сутки встречается *угорь*. Однако, этот вид не имеет прямого отношения к ихтиофауне малых рек. Очевидно, при выращивании угря в рыбопитомнике на оз.Селигер часть молоди уходит через заградитель на реке Селижаровка и начинает свою миграцию вниз по Волге. Именно таким образом угорь и проник в Рыбинское и другие водохранилища. Известны также случаи поимки угря в Каспийском море.

Таким образом, малые реки играют огромную роль в жизни рыб Рыбинского водохранилища, являясь не только местом их размножения, но также нагула и зимовки многих промысловых видов и их молоди. В реках сохранились представители реофильной ихтиофауны, обитавшие здесь еще до появления водохранилища. Поэтому малые реки служат и резерватами генетического фонда реофильной ихтиофауны региона.

### 3. Распределение нерестилищ промысловых рыб в водохранилище

Многолетние исследования сотрудников ИБВВ позволили установить особенности распределения нерестовых участков основных промысловых видов рыб в различных плесах Рыбинского водохранилища (Захарова, 1958; Ильина, Гордеев, 1980).

**Волжский плес водохранилища.** В годы с высоким уровнем в верхней части Волжского плеса нерестовые участки начинаются от деревни Мельничное и тянутся по правому берегу ниже дер.Угольники.

Здесь между островами и берегом глубины не превышают 1 м, дно песчаное, покрытое редкой растительностью, течение довольно быстрое. Небольшие участки затопленного кустарника, которые могут служить нерестилищами, имеются по обоим берегам Волги вблизи с.Ермейцево. Нерестовый участок имеется также выше моста у ст.Волга. Затем по левому берегу от дер.Сменцево до дер.Дубец тянется мелководье с кустарниками, пнями, травяным покровом. Местами оно отделено от русла Волги островами, которые ослабляют воздействие волн и течения. В годы с высоким уровнем воды в верхнюю часть Волжского плеса обычно поднимаются на нерест лещ и судак. В большом количестве судак заходит и в р.Юхоть, впадающую в Волжский плес. В нижней части Волжского плеса мечут икру практически все весенне-нерестующие виды рыб водохранилища - судак, лещ, синец, щука, снеток, ерш, плотва, окунь, густера и др. В годы с низким уровнем в верховьях Волжского плеса нерестилищ почти не остается. Сохраняется лишь узкая полоса затопленных вырубок и мертвого кустарника, лишенная травянистой растительности.

**Юго-западное (Брейтовское) побережье.** Нерестовый район расположен от дер.Дубец до узкой части Моложского плеса выше устья р.Лоши. При высоком уровне воды растительность заливается, а дно между пнями покрывается травой, тогда как при низком уровне этого не происходит. Грунт песчаный. Волной вымываются ямы, по краям которых сохраняются дерн и пучки мелких древесных корней. Они используются рыбами как субстрат для икрометания. Икра откладывается также на плавающие моховые кочки. Глубина на нерестовых участках обычно не превышает 1 м, и только на нерестилище судака в устье р.Чеснавы она составляет 1.5-2.0 м.

Вдоль побережья в водохранилище впадает много речек, однако значение их в нересте невелико. Для некоторых видов, например снетка, имеют нерестовое значение рр. Сить и Чеснава. В устье реки Удинки, особенно при высоком уровне воды, образуются небольшие разливы, где также нерестится рыба.

К брейтовскому берегу для икрометания в большом количестве подходят судак, лещ, синец, щука, а из малоценных видов - плотва и окунь. В районы Залужья-Первомайки подходят лещ и судак. Щука в основном тяготеет к с.Гридино. Там же много судака. Лещ и синец нерестятся ближе к дер.Дубец.

**Побережье полуострова между Шекснинским и Моложским плесами.** В этот район входят в основном берега Дарвинского заповедника от разлива в пойме р.Лоши, включая залив Бор-Тимонина, бывшие деревни Яна, Перекладное и Леушино, с.Средний двор, Захарьино, а также весь Коротовский залив до устья реки Суды.

Это самый важный для водохранилища нерестовый участок. Несмотря на самые различные изменения уровня режима, он сохраняет свое нерестовое значение, хотя при низком уровне условия на нерестилищах меняются, и площади их сильно сокращаются. Тип нерестилищ здесь совершенно иной, чем на юго-западном побережье. Благодаря сильной изрезанности береговой линии и широкой полосе затопленных лесов берега здесь не размываются. Наиболее значительные участки нерестилищ находятся в заливе Бор-Тимонина, бывших деревнях Яна и Перекладное, а также в Коротовском заливе - в районе затопленных деревень Глухое Раменье и Среднее, куда подходит на нерест большое количество леща. Побережье Дарвинского заповедника при любом уровне водохранилища является нерестилищем для всех видов рыб с весенним икрометанием: щуки, судака, леща, синца, язя, плотвы, окуни и др.

**Северо-восточное побережье.** На этом участке водохранилища береговая линия изрезана слабо. Рек здесь немного: две небольшие, Мякса и Маткома, и две более крупные - Согожа и Ухра. Наиболее благоприятные для нереста участки данного района расположены в устье р.Ухры. При низком уровне полоса нерестилищ вдоль северо-восточного побережья, так же как и по всему водохранилищу, заметно сужается. В качестве нерестового субстрата остается только хвост. На нерестилища, расположенные у северо-восточного берега, подходят все виды весенне-нерестующих рыб водохранилища.

Кроме выделенных четырех районов, имеются еще небольшие нерестовые участки в Югском заливе и в Восьегонском расширении - у деревень Глинское, Бор-Тимонин против с.Харламовское и в пойме р.Речи. У Рожновского мыса нерестилища образуются только при высоком уровне воды.

Таким образом, нерестовые участки в Рыбинском водохранилище в многоводные годы занимают весьма значительные площади. При низком уровне основные районы нереста остаются теми же, только положение нерестилищ смещается от берега вглубь водохранилища, а размеры их сокращаются.

#### 4. Сроки и характер нереста основных промысловых видов рыб

Анализ материалов по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища показывает большое разнообразие в сроках подхода производителей, использовании нерестовых субстратов, температурных условиях и продолжительности развития икры (Захарова, 1955, 1958; Стрельникова, Володин, 1990 и др.).



**Щука.** В разные годы сроки нереста сильно варьируют. Самый ранний нерест был отмечен в 1951 и 1953 гг. (17 апреля), но в случае холодной и затяжной весны нерест иногда начинается и 27 апреля. Продолжительность икрометания составляет 10-12 дней. Пороговая температура нереста щуки составляет приблизительно 4°C.

В настоящее время в популяции щуки выделилась форма с более высоким нерестовым порогом (выше 10°C), икрометание у которой происходит в более поздние сроки, когда в Рыбинском водохранилище уровень стабилизируется на отметке, близкой к НПУ. Благодаря этой адаптации заметно увеличилось выживание молоди щуки, и в период с 1977 по 1984 гг. появилось несколько средних по численности поколений.

Кратковременное пребывание икры (на стадии вылупления) и личинок щуки при низких температурах и даже промерзание воды не приводят к гибели. Наиболее важным фактором смертности икры и личинок является обсыхание нерестилищ. При температуре от 4.5 до 16.5°C развитие икры продолжается 10 дней.

**Язь.** Подходит на нерест 18-20 апреля. Дружный, кратковременный нерест длится в течение 2-х дней. При ранней весне нерест заканчивается уже к 26 апреля. В случае поздней и холодной весны ход язя к местам нереста отмечен в период с 27 апреля по 3 мая, а нерест продолжается с 1 по 13 мая. Температура воды на нерестилищах составляет 4.8-5°C, ее следует считать пороговой для нереста язя. При температуре воды 10-14°C продолжительность развития икры равна 9-10 дням.

**Окунь.** В теплую весну и при раннем затоплении нерестовых участков нерест окуни проходит в конце (27-29) апреля. При позднем наступлении весны и медленном подъеме уровня воды он продолжается с 3 по 13 мая, а в некоторые годы даже по 18 мая. Четкой зависимости начала нереста от температуры воды на нерестилищах не отмечено. Температура, при которой начинается нерест окуни, сильно варьирует - от 4 до 17°C. Даже при наличии подходящих условий нерест может начаться поздно - 27 апреля (при температуре 14-17°C). Однако известны случаи, когда нерест начинался и при температуре 4°C. Развитие икры при температуре воды 12-18°C происходит в течение 10-12 дней.

**Синец.** Продолжительность нереста - около недели, но в отдельные годы икрометание может растягиваться на срок до одного месяца. При ранней теплой весне начало нерестового хода синца отмечено 18 апреля. В массе синец подходит к берегам 29 апреля, основная часть производителей выметывает половые продукты в течение трех дней.

В затяжную весну единичные особи с текучими половыми продуктами встречаются только начиная с 11 мая. Массовый нерест синца в этом случае наблюдается с 12 по 16 мая. Однако в отдельные годы нерест продолжался с 26 апреля по 17 мая. Синец нерестится, хотя и ранней весной, но при довольно высокой температуре (10-11°C). Оптимальной же считается температура 15-17°C. Развитие икры при 7-10°C продолжается две недели.

**Плотва.** В Рыбинском водохранилище плотва обычно нерестится в мае. Производители подходят на нерестилища приблизительно за неделю до нереста, который при теплой весне начинается 2-3 мая. В холодную весну массовый нерест наблюдается с 14 по 19 мая, а икрометание продолжается 5 дней. Нерест плотвы в разные годы протекает при температурах воды 12-14, 8-12, 16-17° с возможными отклонениями от средних значений до 5-10°C. Для данного вида характерно совпадение нереста с похолоданием, что отмечается во все годы наблюдений. Сильное похолодание в посленерестовый период отражается на продолжительности развития икры. При колебаниях температуры от 6 до 12°C икра развивается 15 дней, такой же срок развития наблюдался и при температуре 5-8°C.

**Лещ.** В Рыбинском водохранилище основной массе производителей леща свойственно единовременное икрометание. Среди весенне-нерестующих видов рыб он мечет икру одним из последних. Сроки нереста леща в отдельные годы не совпадают. В условиях теплой весны нерестовый подход начинается 4-5 мая и продолжается до 12 мая. В холодную затяжную весну эти сроки сдвигаются, и нерест наблюдается с 19 мая по 1 июня. Массовый дружный нерест длится 2-3 дня. Растянутый нерест отмечается в годы с низким уровнем, когда площадь нерестилищ недостаточна. Оптимальной для нереста леща является температура воды 15-17°C, а пороговой 11-12°C. При похолодании до 5-13°C развитие икры продолжается 9-10 дней, а при температуре воды 17-18°C - всего 6.

**Густера.** По времени нереста густера является одной из самых последних среди весенне-нерестующих рыб и может быть отнесена уже к летне-нерестующим. Ее нерест начинается в конце мая - начале июня. В Рыбинском водохранилище наблюдается только один подход густеры на места нереста. Температура воды на мелководьях перед нерестом в течение недели колеблется от 14 до 18°C. Нерест проходит при температуре воды около 20°C. В последующие периоды температура также бывает достаточно высокой, и резкого ее снижения обычно не наблюдается, хотя иногда случается похолодание, которое увеличивает продолжительность нереста. Так, при благоприятных погодных условиях нерест густеры может проходить в течение

двух дней - 12-13 июня (температура 14-18°C). При температуре воды 16-19 и 21-22°C густера также нерестится 2 дня, обычно 16-17 июня, в то время как при 20°C нерест может начаться уже 23 мая. В случае снижения температуры воды до 12,5°C в нересте густеры происходит перерыв. Данные о продолжительности развития икры отсутствуют.

**Судак.** Сроки и характер нереста судака зависят от температурных условий года. При ранней теплой весне начало нереста отмечено в первой декаде мая при температуре 9,5-12°C. Однако разгар икрометания наблюдается при более высокой температуре воды 18-19, иногда 14-15°C. Продолжительность икрометания составляет 13-16 суток. Икра охраняется производителями до момента выклева эмбрионов из оболочки. Развитие икры при температуре воды 16-18°C длится 7-10 дней.

В таблице 5 приведены среднееголетние сроки и температурные условия нереста ряда видов рыб.

*Таблица 5*

**Среднееголетние сроки и температурные условия нереста основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища**

Показатели нереста	Лещ	Синец	Плотва	Густера	Судак	Щука
Начало	15-18.V	11.V	15.V	29.V	6.V	26.IV-6.V
Окончание	25-29.V	19.V	18-19.V	12.VI	23.V	10.V-15.V
T <sub>1</sub> , °C	15.8	10.5	13.4	16.3	9.5	7.5
T <sub>2</sub> , °C	16.9	14.7	16.4	18.2	14.9	13-14

*Примечание.* T<sub>1</sub> - температура воды в начале нереста, T<sub>2</sub> - температура воды в конце нереста.

## **5. Площади нерестилищ и характер зарастания их высшей водной растительностью**

Определяющим экологическим фактором существования высшей водной растительности является гидрологический режим водоема, характеризующийся резкими сезонными колебаниями уровня. С начала года и до конца марта - начала апреля уровень водохранилища понижается. Затем, с началом таяния снегового покрова, уровень воды быстро повышается и достигает максимума в конце мая - начале июня, после чего опять начинает снижаться. Амплитуда сезонных колебаний уровня в отдельные годы может достигать 5 м. Отличается уровенный режим и в разные годы, что также влияет на формирование водной растительности. В ряде случаев размах колебаний

уровня превышает 2 м. Это приводит к чрезвычайной пестроте растительности и высокой ее динамичности. Особенности уровня режима определяют современную ценоотическую структуру водной растительности, а также длительный, растянувшийся на десятилетия, период ее формирования. С падением уровня в июне начинают освобождаться участки мелководий вместе с растительностью. При этом ценозы погруженных и плавающих растений отмирают, а воздушно-водных - сохраняются. На освободившихся субстратах начинается вегетация однолетников - лисохвоста равного, ситников жабьего и сомнительного, лужницы водяной, сушеницы топяной, череды поныкшей и трехраздельной, из многолетников чаще развиваются полевика побегообразующая, ситняг игольчатый и ситник членистый.

Вследствие сезонных колебаний уровня типичное поясное распределение растительности не всегда четко выражено. Нередко наблюдается наложение ярусов - надводного, наводного и подводного. Обобщенный экологический ряд на водохранилище выглядит следующим образом. От верхней границы выклинивания вод при максимальной отметке уровня, которая обычно фиксируется нижней границей распространения древесной растительности (в основном березы), развит пояс двукисточника тростникового, сменяемый затем осочником с преобладанием осоки острой, по понижениям - осок пучковой и вздутой. При этом ценозы осочников по флористическому составу приближаются к ценозам травяных болот. Травостой их обогащен такими типичными гелофильными видами как чистец болотный, подмаренник болотный, звездчатка болотная, кипрей болотный, сабельник болотный и др. С понижением уровня водохранилища осочники сменяются сообществами с доминированием жерушника земноводного. Ценозы жерушника могут замещаться хвощом речным, реже - рогозом широколистным. Следующий пояс образуют ценозы манника большого. Далее в направлении акватории распространяются ценозы тростника обыкновенного, сменяемые на глубоких местах камышом озерным. С ними часто соседствуют сообщества горца земноводного, рдестов пронзеннолистного и гребенчатого. К более глубоким местам приурочены ценозы рдеста блестящего. В верховьях глухих заливов и эстуариях рек пояса растительности выражены более четко. Здесь пояс плавающих растений представлен сообществами рдеста плавающего, кубышки желтой, иногда кубышки чисто-белой.

В растительном покрове Рыбинского водохранилища сочетаются черты растительности водоемов с постоянным и переменным уровнями. В водоемах с постоянным уровнем доминируют заросли тростника обыкновенного, камыша озерного, манника большого, хвоща

речного; с переменным уровнем - амфибийные группировки, прежде всего сообщества с господством жерушника земноводного и горца земноводного. Формирование растительных экотопов и характер сукцессии фитоценозов практически полностью зависят от изменений уровня режима водоема.

Роль высшей водной растительности в жизни водохранилища довольно разнообразна - это и ослабление процессов эрозии берегов, и создание первичной продукции, и формирование благоприятных условий для развития фауны беспозвоночных. Заросли макрофитов используются фитофильными рыбами в качестве мест нереста и нагула молоди.

Для оптимального естественного воспроизводства запасов фитофильных рыб в крупных и средних водохранилищах мелководья, составляя 10-15% общей площади водоема, должны на 50% зарастать растительностью (Сухойван, 1971). Условия воспроизводства фитофилов в Рыбинском водохранилище, на первый взгляд, являются вполне удовлетворительными - имеется 20% мелководий, причем 16% их занято растительностью. Однако следует учесть, что различные участки мелководий, так же как и различные по густоте фитоценозы, играют неравноценную роль в воспроизводстве рыб. Так, в густых зарослях воздушно-водной растительности из-за неблагоприятного газового и светового режима рыбы используют для нереста только красные участки (Сухойван, 1975). В сплошных зарослях резко усиливается выедание икры беспозвоночными (Ильина, 1966).

При оценке обеспеченности того или иного вида фитофильных рыб нерестилищами необходимо также учитывать, что далеко не все заросли макрофитов используются ими для откладывания икры. Язь и синец откладывают икру на лисохвост и манник плавающий, плотва и лещ - на осоку, щука - на любой из этих видов растений. Лучший субстрат для икры фитофильных рыб - осока и манники (Поддубный, 1971). По данным Л.К.Захаровой (1958), прямостоящие стебли тростника обыкновенного, камыша озерного и рогоза узколистного в качестве субстрата непригодны. В.С.Ивлев (1950) указывает на ядовитость этих растений для икры рыб. Необходимо также учитывать, что на многих прибрежных акваториях, преимущественно таких, как верхняя зона затопления участков Центрального мыса, в процессе формирования растительных сообществ при определенных гидрологических режимах происходит заболачивание, и они теряют значение как места размножения.

На Рыбинском водохранилище доминирующие сообщества представлены воздушно-водными растениями (95% от общей площади зарослей). Среди них наиболее распространены сообщества крупно-

осочников (осо́к водной и острой), тростника обыкновенного, манника большого, двулисточника тростникового, хвоща речного, камыша озерного, жерушника земноводного и сусака зонтичного. Погруженная и плавающая растительность (5% от общей площади зарослей) в водоемах умеренной зоны для нерестового субстрата, как правило, почти не используется.

Анализ зарастания отдельных участков и районов водохранилища показал, что литоральная зона зарастает неравномерно. Наиболее подвержены зарастанию устьевые участки рек, заостровные мелководья и глухие заливы, наименее - открытые участки литорали. Это объясняется как морфологическими особенностями литорали, так и влиянием ряда других факторов. К ним относятся: уровенный режим водохранилища, характер грунтов, ветро-волновая активность и, в значительно меньшей степени, антропогенное загрязнение водоема (Ляшенко, 1995).

Наиболее заросшим является побережье Дарвинского заповедника в районе центрального мыса. Наименее подвержены зарастанию мелководья восточной части водохранилища. В заливе р.Согожа водная растительность сосредоточена в эстуарной зоне (рис. 12), а также выше г.Пошехонье-Володарска. Общая площадь зарослей в заливе составляет около 20 га. Доминирующие ценозы представлены камышом озерным, тростником обыкновенным, хвощом приречным, ежеголовником всплывшим, кубышкой желтой, кувшинкой чисто-белой, рдестами блестящим и пронзеннолистным. В районе города водная растительность состоит из одиночных пятен горца земноводного, рдестов блестящего и пронзеннолистного. В заливе реки Ухры (рис. 13) растительность более развита и образована преимущественно сообществами камыша озерного (куртинного и куртинно-поясового типов), тростника обыкновенного, сусака зонтичного, осок острой и водяной, горца земноводного, рдестов блестящего, пронзеннолистного и гребенчатого. Общая площадь водной растительности в этом заливе составляет 60 га, из которых 70% приходится на долю воздушно-водных растений.

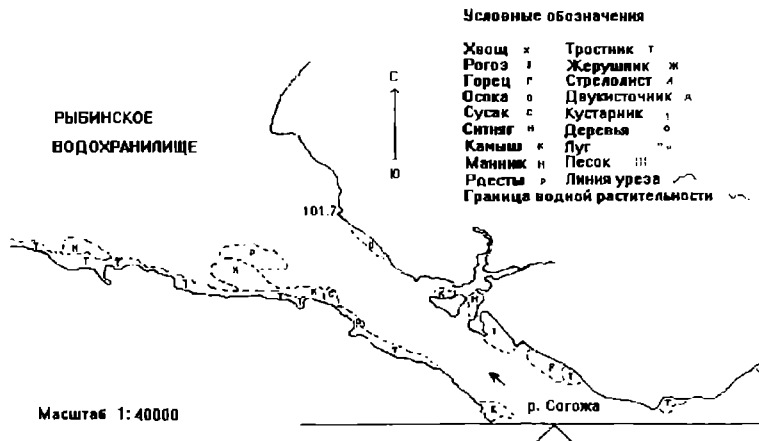


Рис. 12. Распределение высшей водной растительности в р.Согожа

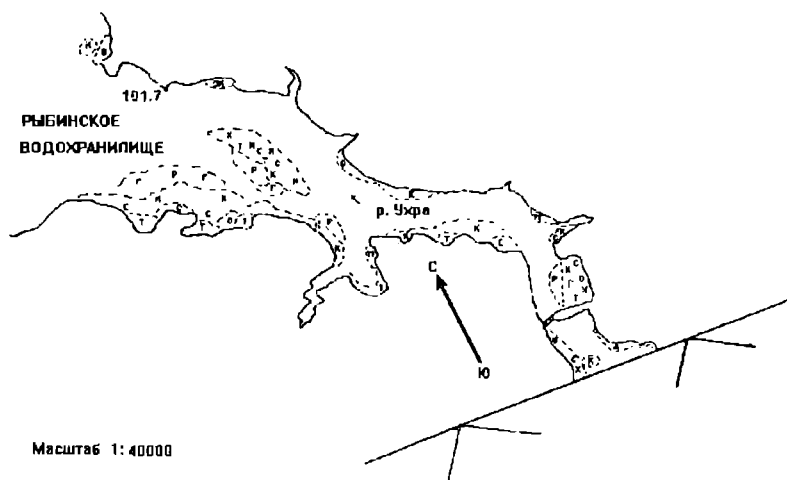


Рис. 13. Распределение высшей водной растительности в р.Ухра

Залив в районе п.Борок, включая эстуарии рек Сутки, Ильди, Шумаровки, по своим фитоценотическим особенностям довольно разнообразен. Мозаичность растительности, в основном воздушно-водной, прослеживается по всему заливу (рис. 14).

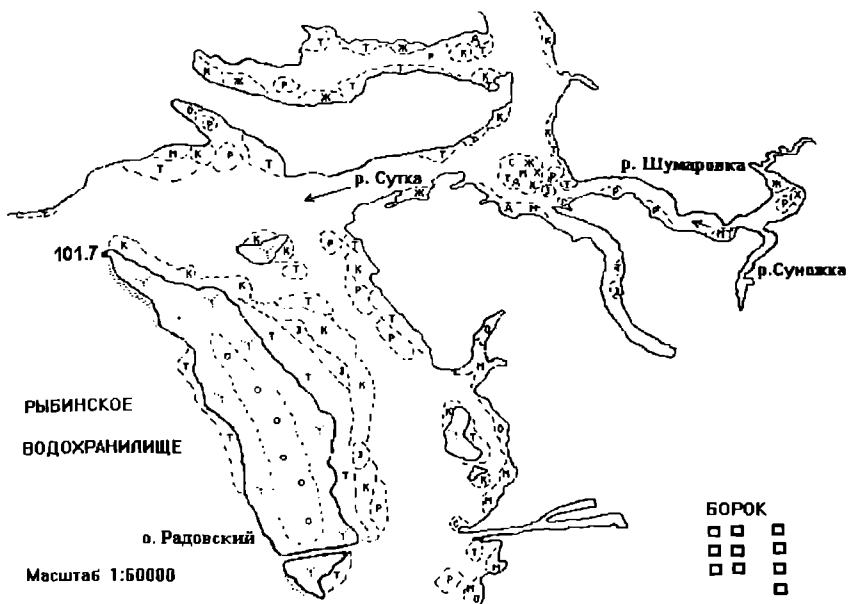


Рис. 14. Распределение высшей водной растительности в районе п.Борок и р.Сутка

Преобладают ценозы тростника обыкновенного, камыша озерного, манника большого. Значительные площади заняты комплексом фитоценозов жерушника земноводного, осоки острой, хвоща речного. Довольно обычны, хотя и занимают небольшую площадь, сообщества ежеголовника прямого и всплывшего. Обнажающиеся после спада воды песчаные, а также илесто-песчаные отмели заселяются пионерными группировками с участием череды трехраздельной, частухи подорожниковой, лютика распростертого, ситника жабьего и членистого, лужницы водяной, болотника обоеполого, повойничка согнутосемянного, реже осоки богемской. Плавающая и погруженная растительность концентрируется в небольших отшнурованных от общей акватории водоемах, образовавшихся за счет многочисленных понижений побережья. В таких разобитенных водоемах часто развиваются монодоминантные сообщества - элодеи канадской, роголистника темно-зеленого, урути колосистой, рдеста гребенчатого, шелковника завитого, многокоренника обыкновенного и ряски малой. В прибойной русловой зоне в сложении погруженной раститель-



ности преобладают те же сообщества, что и в речной части плеса. В растительности устьевых участков рек господствуют высокотравные гелофиты: тростник обыкновенный, камыш озерный, реже рогоз узколистный. Плавающая растительность эстуариев представлена ценозами кувшинки чисто-белой, кубышки желтой, горца земноводного, рдеста плавающего. В погруженной растительности преобладают ценозы рдеста пронзеннолистного. Общая площадь зарослей макрофитов в заливе составляет приблизительно 300 га, из них доля плавающей и погруженной растительности - 6%.

На западном побережье водохранилища были обследованы три залива по рекам Сить, Тереха и Себла. Залив по р.Сить исследован в эстуарной части (рис. 15). Береговая линия залива очень изрезана. Многочисленные мелководные заводи вдоль левого берега способствуют бурному развитию высшей водной растительности. Фитоценозы располагаются довольно мозаично. Доминируют заросли осоки острой, сусака зонтичного и хвоща речного, чаще они представлены в сочетании с ценозами манника большого, жерупника земноводного и ситняга болотного. Из высокотравных гелофитов отмечены тростник обыкновенный, камыш озерный и рогоз узколистный. Погруженная растительность представлена рдестами пронзеннолистным и блестящим. Общая площадь зарослей высшей водной растительности, состоящей на 95% из воздушно-водной, равна 44 га. Залив р.Тереха мелководный, с сильно изрезанной береговой линией (рис. 16). Высшая водная растительность представлена в основном зарослями жерупника земноводного, ситняга болотного, манника большого, двуисточника тростникового, осоки острой и рдеста пронзеннолистного. Реже встречаются ценозы хвоща речного, стрелолиста обыкновенного, рдеста блестящего. Плавающая растительность представлена небольшими пятнами горца земноводного. Общая площадь зарослей не превышает 7 га.

Залив р.Себла подвержен зарастанию главным образом в своей эстуарной части, по правому берегу. Растительность здесь представлена ценозами сусака зонтичного и хвоща речного. Вдоль левого берега тянется полоса рдестов гребенчатого и пронзеннолистного (рис. 17). Общая площадь зарослей высшей водной растительности в нижней части залива составляет около 10 га.

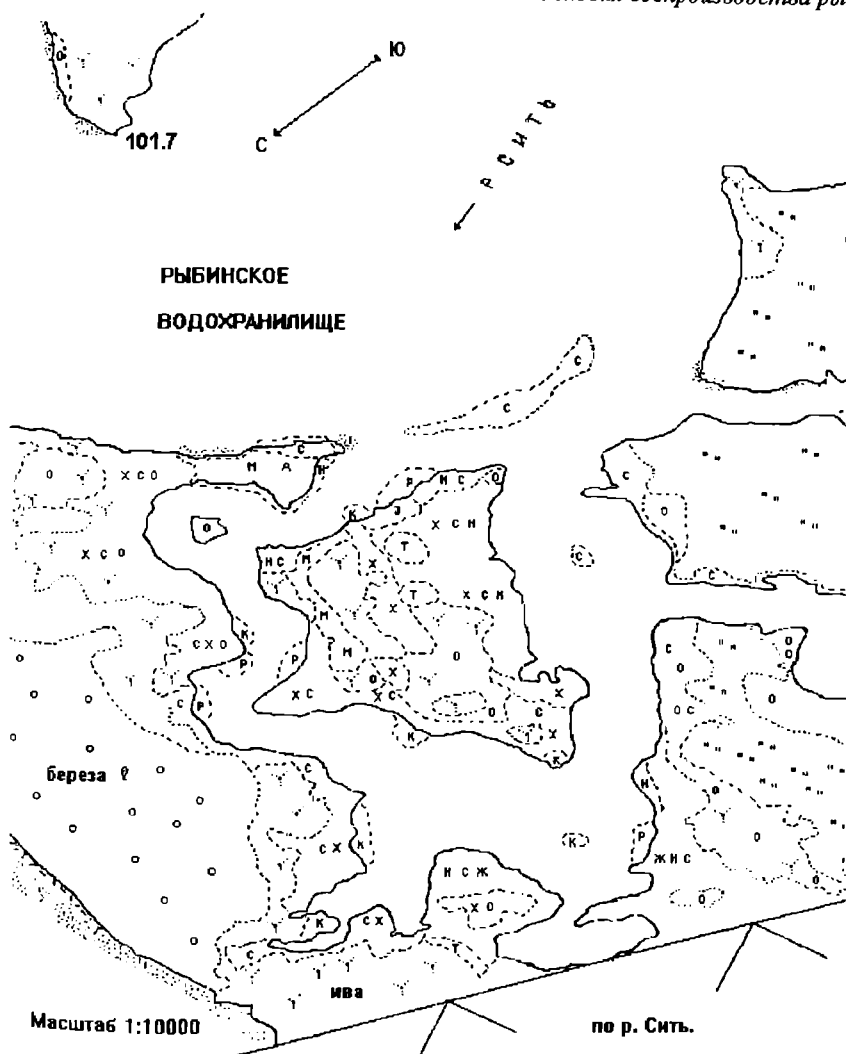


Рис 15. Распределение высшей водной растительности в р.Сить

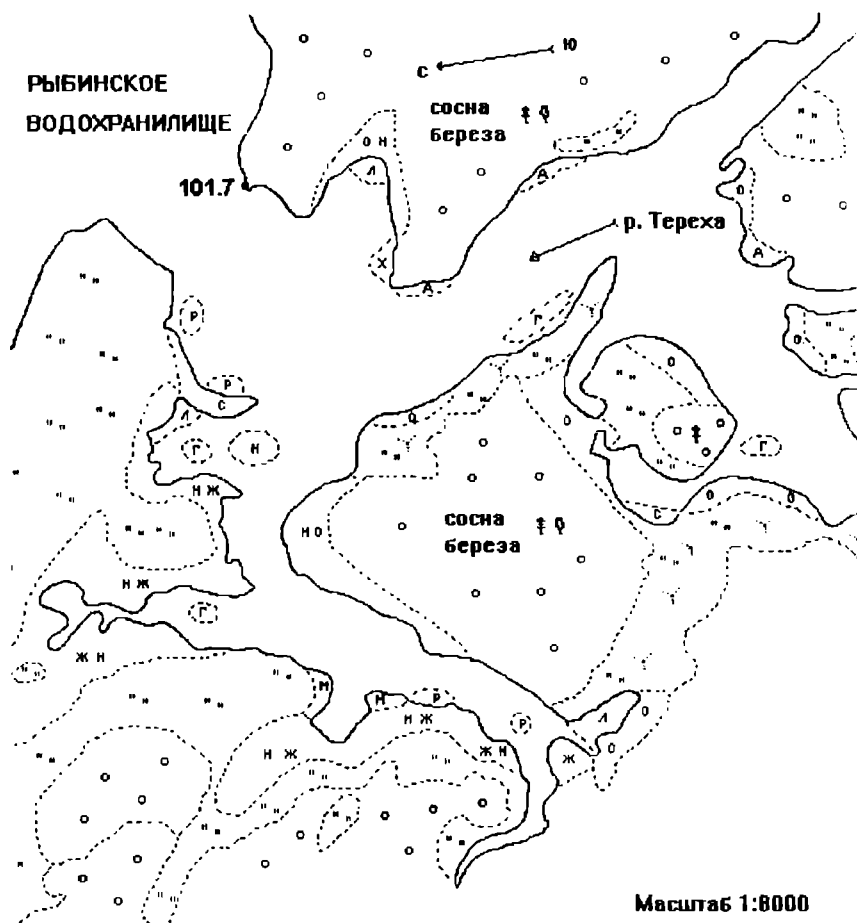


Рис. 16. Распределение высшей водной растительности в р.Тереха

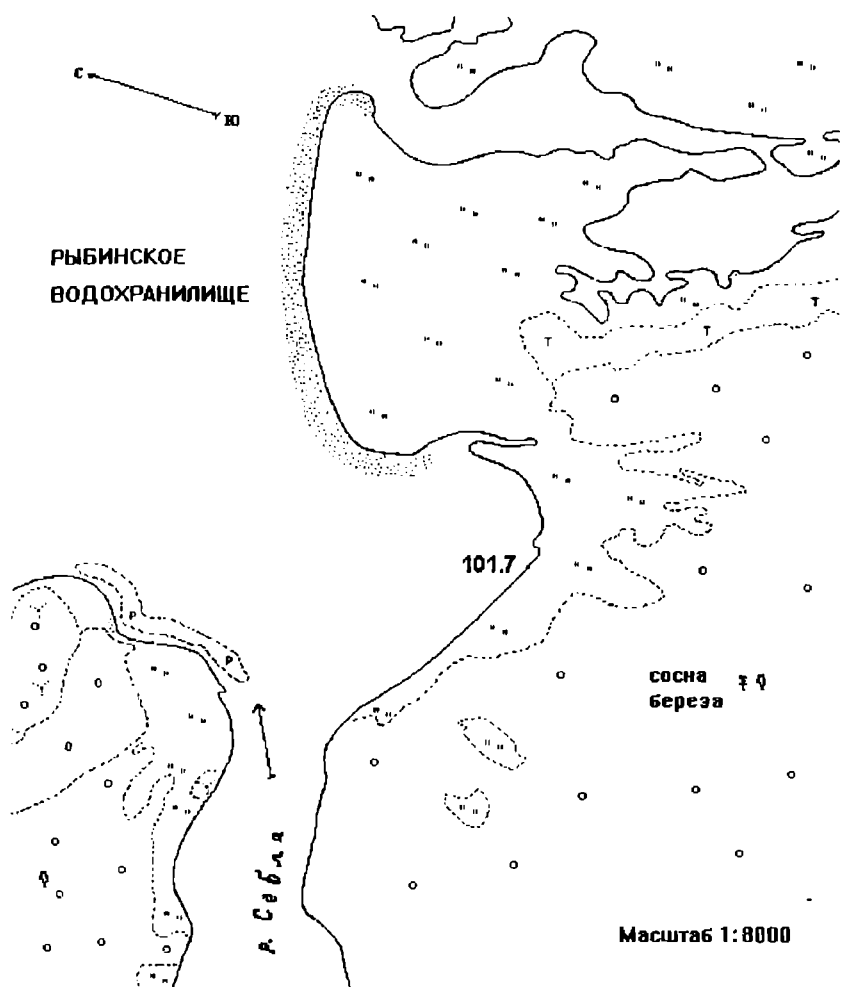


Рис. 17. Распределение высшей водной растительности в р.Сибла

## 6. Численность молоди рыб и ее распределение по биотопам

Определение величины пополнения популяций рыб новыми поколениями является одним из основных моментов при оценке промыслового запаса. Особый интерес представляет изучение структуры скопленной молоди, распределения ее на различных биотопах, относительной численности тех или иных видов в общем пополнении. Данные мальковых съемок, проведенных в пелагиали водохранилища, на нерестилищах в среднем течении и устьях рек, а также в эстуарных участках позволяют судить о численности и характере распределения молоди рыб на различных биотопах (табл. 6, 7, 8).

Таблица 6

**Среднее количество личинок (экз), отловленных за 5 минут траления сетью Кори (по данным мальковых съемок)**

Годы	Всего	В том числе по видам			
		судак	окунь	снеток	карповые
Шекснинский плес					
1991	22.2	19.6	1.3	1.3	—
1993	30.0	4.5	3.6	18.8	3.2
1995		нет данных			
Моложский плес					
1991	6.3	6.3	—	—	—
1993	4.5	3.0	—	—	1.5
1995	3.5	—	—	1.0	2.5
Волжский плес					
1991	23.6	23.3	+	0.15	0.15
1993	150.0	47.3	71.3	30.3	1.1
1995	3.0	—	—	1.5	1.5
Центральная часть Главного плеса					
1991	9.6	8.1	1.5	+	—
1993		нет данных			
1995	19.2	0.2	—	17.6	1.4
Восточная часть Главного плеса					
1991	0.3	0.08	0.18	0.06	—
1993	14.5	—	12.0	2.0	0.5
1995	0.5	—	0.5	—	—
Западная часть Главного плеса					
1991	8.9	8.1	0.8	—	—
1993	17.6	10.0	0.3	7.0	0.2
1995	1.2	—	—	1.2	—
Приплотинная зона					
1991	11.7	9.0	2.7	0.08	—
1993		нет данных			
1995	10.1	—	—	9.0	1.1

Примечание. Единичные экземпляры +, отсутствие в уловах —

**Пелагиаль.** Основу уловов молоди рыб в открытых частях водохранилища в летнее время (июль) составляют три вида рыб - судак, окунь и снеток (табл. 6, 7).

Таблица 7

**Соотношение личинок отдельных видов рыб в уловах сетью Кори (по данным мальковых съемок), %**

Годы	Виды рыб			
	судак	окунь	снеток	карповые
	Шекснинский плес			
1991	88.4	5.8	5.8	—
1993	15.0	12.0	62.5	10.5
1995	нет данных			
	Моложский плес			
1991	100.0	—	—	—
1993	66.6	—	—	33.4
1995	—	—	28.6	71.4
	Волжский плес			
1991	98.8	+	0.6	0.6
1992	31.5	47.5	20.3	0.7
1995	—	—	50.0	50.0
	Центральная часть Главного плеса			
1991	84.4	15.6	+	—
1993	нет данных			
1995	1.0	—	91.7	7.3
	Восточная часть Главного плеса			
1991	25.0	56.3	18.7	—
1993	—	82.7	13.8	3.5
1995	—	100.0	—	—
	Западная часть Главного плеса			
1991	91.0	9.0	—	—
1993	57.4	1.7	39.8	1.1
1995	—	—	100.0	—
	Приплотинная зона			
1991	76.4	23.0	0.6	—
1993	нет данных			
1995	—	—	89.1	10.9

*Примечание.* Единичные экземпляры +, отсутствие в уловах —

Объясняется это тем, что в силу биологических особенностей нереста, а также характера ветровых и стоковых течений личинки ука-

занных видов рыб первыми расселяются по всей акватории водохранилища. Например, судак использует нерестилища, расположенные перед устьями рек, где есть затопленные леса и вырубки, а дно размыто до песка. Здесь глубина нередко достигает 2 м. Кладки икры окуня расположены как в придонном, так и в поверхностном слоях воды. Их находят и в совершенно стоячей воде, и на быстром течении по руслам рек (Захарова, 1958). Личинки сметки рано скатываются с речных нерестилищ. Помимо молоди перечисленных видов рыб в открытых глубоководных участках попадают также личинки карповых рыб, однако плотность их, как правило, невелика и составляет от 0.001 до 0.02 экз/м<sup>3</sup> (табл. 8).

Таблица 8

**Средняя плотность молоди рыб в открытой части Рыбинского водохранилища (по данным уловов сетью Кори), экз/м<sup>3</sup>**

Годы	Всего	В том числе по видам			
		судак	окунь	снеток	карповые
Шекснинский плес					
1991	0.15	0.13	0.01	0.01	—
1993	0.2	0.03	0.024	0.125	0.021
1995		нет данных			
Моложский плес					
1991	0.04	0.04	—	—	—
1993	0.03	0.02	—	—	0.01
1995	0.02	—	—	0.006	0.016
Волжский плес					
1991	0.157	0.155	+	0.001	0.001
1993	1.0	0.32	0.45	0.22	0.01
1995	0.02	—	—	0.01	0.01
Центральная часть Главного плеса					
1991	0.064	0.054	0.01	+	—
1993		нет данных			
1995	0.128	0.001	—	0.118	0.009
Восточная часть Главного плеса					
1991	0.002	0.005	0.001	0.0004	—
1993	0.096	—	0.08	0.013	0.003
1995	0.003	—	0.003	—	—
Западная часть Главного плеса					
1991	0.059	0.054	0.005	—	—
1993	0.117	0.068	0.002	0.046	0.001
1995	0.008	—	—	0.008	—
Приплотинная зона					
1991	0.078	0.059	0.018	0.005	—
1993		нет данных			
1995	0.067	—	—	0.06	0.007

Примечание. Единичные экземпляры +, отсутствие в уловах —

Картина пространственного распределения молоди рыб в отдельных плесах Рыбинского водохранилища весьма динамична, так же как и соотношение молоди разных видов рыб в уловах разных лет (табл. 6, 7, рис. 18, 19).

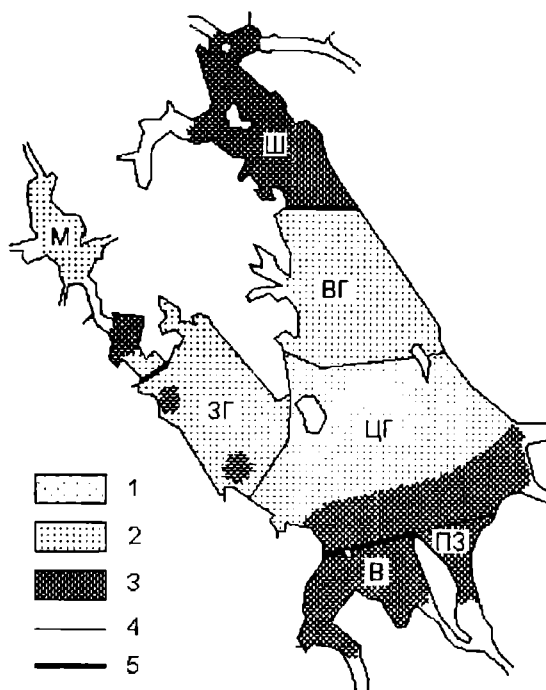


Рис. 18. Карта распределения полей плотности личинок рыб в пелагиали отдельных районов Рыбинского водохранилища в 1991 г. (по данным уловов сетью Кори). 1 - плотность до 0.01 экз/м<sup>3</sup>; 2 - от 0.01 до 0.1; 3 - от 0.1 до 1 экз/м<sup>3</sup>; 4 - границы частей Главного плеса; 5 - границы между плесами. Ш - Шекснинский, М - Моложский; В - Волжский плес; ВГ, ЗГ, ЦГ - Восточная, Западная и Центральная части Главного плеса; ПЗ - приплотинная зона.

В Шекснинском плесе средняя плотность личинок рыб в 1991-93 гг. была практически одинаковой. Тем не менее, произошло изменение видовой структуры в стаях молоди. Количество молоди судака



снизилось на порядок, одновременно в такой же степени увеличилась плотность снетка.

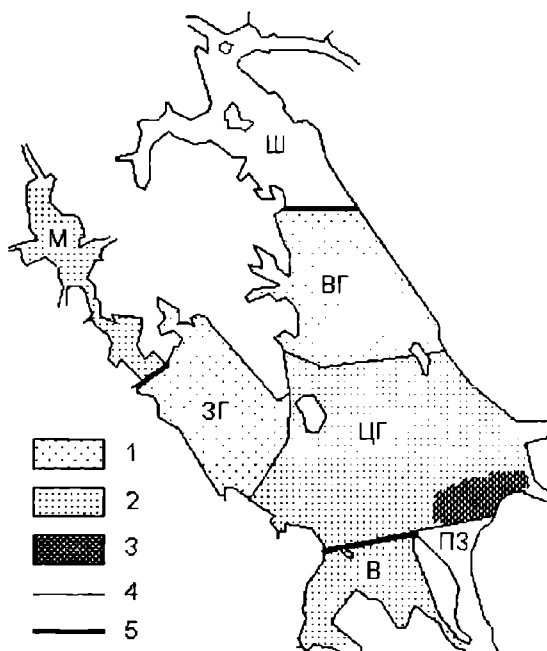


Рис. 19. Карта распределения полей плотности личинок рыб в пелагиали отдельных районов Рыбинского водохранилища в 1955 г. (по данным уловов сетью Кори). Обозначения те же, что и на рис. 18.

Плотность молоди рыб в Моложском плесе (на единицу объема поверхностного слоя воды) сохранялась относительно постоянной на протяжении всего рассматриваемого периода. При этом до 1993 г. уловы молоди рыб в пелагиали плеса состояли лишь из молоди судака и немногочисленных личинок карповых рыб. В 1995 г. личинки судака в уловах практически отсутствовали, зато в небольшом количестве появилась молодь снетка, в среднем до 1 экз в уловах сетью Кори за 5 мин траления.

Волжский плес водохранилища характеризуется крайней нестабильностью общей плотности личинок рыб и соотношения личинок отдельных видов рыб в уловах. По сравнению с 1991 г. в 1993 г. плотность молоди в 1 м<sup>3</sup> увеличилась на порядок, но затем снизилась на

2 порядка. Изменился и качественный состав уловов. Исследования последнего года выявили отсутствие в уловах в данном плесе молоди судака и окуня. В то же время, произошло увеличение численности молоди карповых рыб за счет личинок плотвы, леща, уклейки и ельца.

Восточная часть Главного плеса (районы Ягорбы и Гаютино) характеризуется крайне низкими значениями плотности молоди рыб в поверхностном слое воды. По данным мальковой съемки 1995 г., этот показатель составил  $0.003 \text{ экз/м}^3$ . Кроме того, в указанном районе резко изменилась структура скоплений молоди. В уловах исчезли личинки судака, хотя еще 5 лет назад они составляли 25% от общего количества выловленной молоди, правда при крайне низкой плотности -  $0.0005 \text{ экз/м}^3$ . Перестали попадаться личинки снетка и карповых видов рыб. Уловы целиком состояли из молоди окуня при довольно низком ее количестве -  $0.5 \text{ экз/м}^3$  за 5 минут траления (табл. 6). Сведения о распределении и численности личинок в данном районе водохранилища представляют интерес в том плане, что он может рассматриваться как низовье Шекснинского плеса, по которому в 1995 г. не удалось собрать материал из-за штормовой погоды. В известной степени ситуация, сложившаяся в восточной части Главного плеса, отражает и состояние в Шекснинском плесе, особенно если принять во внимание предложенную схему расположения и границы перемещения фактических скоплений молоди рыб в данном участке водохранилища (Конобеева, 1982). Однако при этом не стоит забывать, что источником пополнения в последнем случае являются нерестилища, расположенные именно в верхней части плеса.

Таким образом, в течение последних пяти лет в водохранилище происходили существенные изменения пространственного распределения молоди рыб. По сравнению с другими годами наиболее высокими были показатели плотности рыб в 1993 г. В настоящее время самая высокая плотность молоди рыб в пелагиали водохранилища отмечается в районе центральной части Главного плеса (район буя У-2), причем 91.7% всех личинок приходится на долю снетка.

Анализ состава уловов личинок рыб показал значительное снижение, а в ряде случаев и полное исчезновение в уловах личинок судака в Моложском и Волжском плесах, в восточной и западной частях Главного плеса, а также приплотинной зоне. В последний раз высокие концентрации молоди (экз за одно траление) судака были отмечены в 1991 г. у Шумаровского острова (528), в районе Бабух гор (593), у Любца (476), Торова (1155), в районе Перёмойки (378), Морозихи (286) и Горькой соли (374).

В 1993 г. в уловах сетью Кори, площадь устья которой в 24 раза меньше площади устья малькового трала, за одно притонение было поймано меньшее количество молоди судака, однако в пересчете на плотность стай эти данные вполне сопоставимы. Высокие концентрации молоди судака сохранялись в районе Мяксы (14), у Шумаровского острова (93), в устье реки Сить (47 экз). Единичные экземпляры были пойманы в районе Первомайки (5), а также между Захарьино и Брейтово (2). В 1995 г. наличие судака в пелагиали было отмечено лишь на одной станции, в районе буя У-2. Одновременно с процессом снижения доли молоди судака в уловах, наблюдается тенденция к увеличению роли снетка. В последнее время это особенно ярко проявляется в центральной и западной частях Главного плеса, его приплотинной зоне и в Волжском плесе в районе Бабьих гор. При этом плотность молоди окуня колеблется нерегулярным образом.

**Литораль.** Общая численность и пространственное распределение молоди рыб в прибрежных участках водохранилища и его притоков имеет свои особенности.

Относительная численность молоди рыб в средних и устьевых участках рек Сутки и Сити примерно одинакова (табл. 9).

Таблица 9

**Численность и видовой состав молоди рыб  
в различных участках рек (июнь 1995 г.)**

Место лова	Устье	Вверх по течению	Устье		Вверх по течению	
	Относительная численность молоди экз/50 м <sup>2</sup>		Соотношение видов, %			
р.Сутка	2150	2570	Плотва-	37.8	Плотва-	36.3
			Лещ-	44.1	Лещ-	20.2
			Густера-	16.0	Густера-	14.7
			Язь-	5.6	Язь-	14.9
			Уклейка -	1.3	Уклейка -	2.5
			Окунь-	3.1	Окунь-	8.4
			Щука-	2.1	Щука-	0.8
					Жерех-	0.2
р.Сить	1140	938			Елец-	1.7
					Голавль-	0.5
			Плотва-	62.6	Плотва-	46.8
			Лещ-	17.5	Лещ-	30.0
			Густера-	11.7	Густера-	15.4
			Язь-	2.1	Язь-	2.7
			Окунь-	5.4	Окунь-	3.9
			Щука-	0.7	Щука-	1.1
		Шиповка-	0.7	Вьюн-	0.1	

Однако видовой состав молоди значительно отличается как по количеству видов, так и по соотношению их в уловах мальковой волокушей на одной и той же площади облова (50 м<sup>2</sup>). На нерестилище, расположенном в среднем течении р.Сутки, доля реофильных рыб, размножающихся на каменистом и песчаном грунтах (жерех, язь, елец и др.), существенно больше по сравнению с устьевым участком этой реки. Например, доля язя на нерестилищах, расположенных выше по течению, составляет 14.9%, в то время как в скоплениях молоди на устьевых нерестилищах она равна 5.6%. В небольших количествах присутствуют в уловах голавль - 0.5%, жерех - 0.2% и елец - 1.7%, не встречающиеся в нижнем течении реки. В общем пополнении популяций рыб в водохранилище молодь этих видов, тем не менее, участвует.

Вр.Сить значение нерестилищ, расположенных в устье реки и выше по течению, для видов рыб, размножение которых тесно связано с рекой, например язя, примерно одинаково. В то же время, количество молоди такого промыслового вида, как лещ, на нерестилищах, расположенных в верховьях, почти в 2 раза больше, чем в устьевом участке.

Анализ архивных материалов и результатов мальковой съемки, показал, что в последние годы в Рыбинском водохранилище произошло некоторое изменение видовой структуры стай молоди (табл. 10). Наметилось увеличение доли реофильных видов не только в отдельных реках, таких как Суда, но и по водоему в целом. Повышение доли молоди рыб, нерестящихся на каменистом и песчаном грунтах, свидетельствует об увеличении роли речных нерестилищ в общем воспроизводстве рыб в последние годы.

Таблица 10

**Сравнительная характеристика состава уловов сеголеток рыб в Рыбинском водохранилище в 1975-1995 гг.**

Относительная численность сеголеток, экз/50м <sup>2</sup>	Структура урожая молоди					
	1975		1991		1995	
	экз	%	экз	%	экз	%
Всех видов рыб	157.0	100	132.2	100	137.2	100
В том числе:						
<i>фитофилы</i> (нерест на растениях)	123.1	78.3	100.0	75.7	101.9	74.0
<i>литофилы</i> (нерест на каменистом грунте)	3.3	2.1	4.1	3.1	6.5	4.7
<i>псаммофилы</i> (нерест на песке)	3.5	2.2	6.4	4.9	3.3	2.4
<i>пелагофилы</i> (нерест в толще воды)	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2
<i>индифферентная группа</i>	27.0	17.3	21.4	16.2	25.2	18.4

Необходимо отметить, что в уловах мальковой волокушей помимо сеголеток присутствовали и особи более старших возрастных групп. Так, в устье р.Терехи были пойманы годовики плотвы. Плотва и язь того же возраста, а также двухлетние особи плотвы отловлены выше устьевого участка рр. Согожи и Ухры. Это свидетельствует о том, что часть молоди остается для нагула на речных нерестилищах на продолжительный срок.

В предыдущем разделе данной главы был рассмотрен характер зарастания мелководий устьевых участков некоторых рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, а также оценена их роль в размножении фитофильных видов рыб. Представленные ниже данные существенно дополняют эти материалы. Совершенно очевидно, что помимо степени зарастания мелководий макрофитами, большое значение для использования их молодью рыб играет и видовой состав растительных ассоциаций. Отлов молоди рыб ловушками на участках с глубинами 30-40 см показал, что не все заросшие высшей водной растительностью мелководья в равной мере используются молодью рыб для нагула. На рр. Согожа, Ухра, Тереха, Сутка, Сить и Себла проанализирована степень встречаемости молоди различных рыб на участках речных нерестилищ, заросших тростником обыкновенным, горцем земноводным, стрелолистом обыкновенным, хвощом речным, камышом озерным, ситнягом болотным, рдестом пронзеннолистным и гребенчатым. Оказалось, что наиболее заселены молодью рыб заросли рдеста пронзеннолистного и гребенчатого, стрелолиста обыкновенного и камыша озерного. За один и тот же период (12 час в ночное время) в этих зарослях было поймано ловушкой соответственно 34, 14 и 12 экз. Эти же растительные формации характеризуются и наибольшим количеством населяющих их видов рыб. Так, в зарослях стрелолиста обыкновенного обитают сеголетки щуки, окуня, плотвы, леща и судака. Присутствие в улове последнего объясняется тем, что молодь данного вида, появившаяся на нерестилищах, расположенных на глубоководных участках недалеко от побережья, в массе подходит в ночные часы на откорм в заросшую растительностью литоральную (мелководную) зону.

В зарослях камыша озерного были пойманы мальки пяти видов рыб (окуня, леща, язя, плотвы и густеры), четырех видов - в зарослях рдеста пронзеннолистного (окунь, судак, язь, уклейка), горца земноводного (окунь, судак, язь, плотва) и хвоща речного (окунь, плотва, щука и щиповка). В зарослях других растений молодь присутствовала лишь в единичных экземплярах и была представлена 1-3-мя видами.

Различная плотность заселения тех или иных растительных формаций сеголетками рыб объясняется как степенью зарастания участков мелководий и высотой макрофитов, так и составом населяющих их беспозвоночных, которые являются основным кормом для личинок и мальков рыб (Буторина, 1969; Герасимов, 1983; Монаков, 1968). По данным этих авторов, в густых зарослях кормовые беспозвоночные раньше становятся малодоступными для рыб, чем в разреженных. Осочно-манниково-полевицкие заросли населены гидробионтами более обильно, чем другие. Здесь отмечены 20 видов ветвистоусых рачков, 21- веслоногих, 21 вид коловраток и значительное число видов личинок хирономид, которые на I-II возрастных стадиях ведут планктонный образ жизни и могут служить пищей для молоди рыб.

И, наконец, определенную роль в плотности заселения молодь рыб растительных формаций, вероятно, играет различная степень насыщения воды кислородом. Согласно результатам наших экспериментов, которые носят предварительный характер, в зарослях рдеста пронзеннолистного насыщение воды кислородом составило 15.2 мг/л при температуре 24°C. В тростнике даже при более низкой температуре (21°C) насыщение воды кислородом не превышало 11 мг/л.

Данные о степени заселения молодь рыб некоторых участков мелководий, заросших макрофитами, приводятся впервые. Они дают возможность определять места скопления личинок и мальков рыб в водоеме, а также оценивать площади их нагульных участков.

Представляет интерес и сезонная динамика распределения и численности молоди рыб в эстуарных участках водохранилища (табл. 11). В июле в эстуариях исследованных рек встречались немногочисленные сеголетки окуня, снетка и некоторых карповых видов рыб (единичные экземпляры). Осенью же отмечалось значительное видовое богатство сеголетков и годовиков рыб, а у некоторых видов - и достаточно высокая численность. Сеголетки пелагических видов, обитающих в открытых участках водохранилища (синец, ряпушка, чехонь, снеток), очевидно, подходят в эстуарии рек на зимовку. Карповые же виды, большинство из которых составляют фитофилы, к этому времени, возможно, скатываются с речных нагульных площадей по мере снижения уровня воды и осушения пойменных участков.

Таблица 11

**Состав уловов молоди рыб в эстуарных участках рек, экз**

Место лова	Июль (сеть Кори)	Сентябрь (мальковый трал)	
	сеголетки	сеголетки	годовики
р.Тереха	рыбы нет	окунь - 152 плотва - 170 синец - 3	ряпушка - 29 уклейка - 1 снеток - 22
р.Ягорба	окунь - 1	плотва - 231 ряпушка - 2 окунь - 66 синец - 264	ряпушка - 46 снеток - 1750 чехонь - 1 судак - 1 лещ - 1 уклейка - 1
р.Чеснава	снеток - 3 плотва - 1 лещ - 1	язь - 1 окунь - 61 судак - 4 плотва - 32 лещ - 2 синец - 13	ряпушка - 2 плотва - 3 ерш - 1 снеток - 882 тюлька - 9

Таблица 12

**Видовой состав сеголетков рыб в Рыбинском водохранилище и его притоках (июль 1995 г.)**

Вид рыб	Водо-храни-лище	Сить	Сут-ка	Суда	Себ-ла	Тере-ха	Сого-жа	Кесь-ма	Ухра	Сого-жа
Снеток	+++									+
Щука		+	++		+	++		+	+	
Плотва	+	+++	+++	+++	+++	++		+++	+++	+
Голавль			++	+						
Лещ	+	+++	+++	+++	+++	++	+++		++	+
Густера		+++	+++		+++	++		+	++	
Быстрянka				+					+	
Уклейка	+		++		+++	+	++	+	+	
Жерех	+		+	++	++	++		+		
Язь	+	++	+++	+++	++	++	++	+	++	+
Чехонь								+	+	
Елец				++		++				
Синец			++	+++		++				
Окунь	+	++	+++	+++	++	++		+++	++	+
Судак	+					+		+		+
Щиповка		+			+				+	
Вьюн		+							+	
Налим									+	

Примечание. + до 10, ++ до 100, +++ до 1000 экземпляров

Видовой состав сеголетков рыб, пойманных летом в Рыбинском водохранилище и его притоках сетью Кори и мальковой волокушей, приведен в табл. 12. Весьма примечателен тот факт, что из указанных 18-ти видов рыб в самом водохранилище в летний период нагуливается лишь 8. Этим наглядно иллюстрируется роль притоков Рыбинского водохранилища в воспроизводстве рыбных запасов. Впервые для реки Ухра отмечен факт поимки сеголетка налима.

## 7. Условия нагула молоди рыб

Рост и выживание молоди рыб зависят от многих факторов, среди которых особое место занимают уровень защищенности от хищников и условия откорма на ранних этапах развития. Укрытием для сеголетков рыб служат заросли макрофитов на нерестилищах и участках защищенного от волнобоя мелководья. С развитием растительного субстрата снижается степень доступности молоди, активно реагирующей на приближение хищников - рыб или хищных беспозвоночных. По нашим наблюдениям, большое значение в этом плане имеют заросли рдеста гребенчатого. Сотни личинок и мальков рыб укрываются среди листьев данного вида растений на площади менее 1 м<sup>2</sup>.

На основании информации о местах обитания личинок рыб, времени появления их в водоеме и начале питания внешним кормом, качественном составе пищи и характере трофических связей, в Рыбинском водохранилище можно выделить три трофических комплекса личинок рыб. Это *прибрежно-фитофильный* комплекс, представители которого обитают на участках защищенного от волнобоя мелководья, заросшего растительностью; *прибрежно-пелагический* - на открытых песчаных мелководьях - и *пелагический* - на открытых участках водохранилища.

*Прибрежно-фитофильный* комплекс имеет наибольшее значение для воспроизводства рыб и характеризуется наибольшим числом видов, встречающихся как на мелководьях самого водохранилища, так и вдоль берегов рек. Личинки рыб - представителей данного комплекса образуют общие скопления и не совершают значительных перемещений, поскольку перепады глубин, островки и затопленный кустарник создают условия экологической изоляции отдельных участков мелководья. Сюда же из открытого побережья заходят личинки окуня и судака, которые уже с середины личиночного периода развития переходят на питание обитающими здесь личинками фитофильных карповых видов. Таким образом, защищенное побережье водо-



хранилища, а также мелководные пойменные участки рек следует считать не только местами размножения фитофильных рыб, но и зонами нагула личинок основных промысловых видов. В связи с этим целесообразно дать оценку обеспеченности личинок рыб пищей на данных биотопах с точки зрения доступности кормовых организмов и сравнить их с другими местами обитания - незащищенным прибрежьем и открытыми участками водоема.

Как известно, одной из форм доступности корма является экологическая доступность пищи, которая определяется поведением и распределением кормовых организмов. Наши исследования показали, что в большинстве случаев в защищенном прибрежье имеет место совпадение во времени и пространстве появления кормовых объектов и их потребителей - личинок и мальков рыб. Здесь ниже и вероятность возникновения качественного несоответствия состава планктонных организмов пищевым потребностям личинок. Это обусловлено тем, что в защищенном прибрежье видовой состав зоопланктона значительно богаче по сравнению с открытыми участками водоемов. Кроме того, на данном биотопе зоопланктон включает в себя несколько круглогодичных форм, которые благодаря особенностям своего биологического цикла сохраняют значительную численность даже в годы с неблагоприятным уровнем и температурным режимом.

Открытые участки водоемов, где максимальная численность и биомасса зоопланктона обеспечиваются всего лишь одним-двумя видами беспозвоночных, молодь рыб в наибольшей степени подвергается резким ухудшениям трофических условий. В этой связи следует указать, что неравномерное распределение зоопланктонных организмов в пространстве также повышает их доступность для личинок рыб. В защищенных от волнения участках литорали, в зоне разреженных водорослей, отдельные виды ветвистоусых рачков образуют скопления в виде кормовых пятен, которые привлекают к себе личинок рыб и с большой эффективностью используются ими. В открытых участках литорали, сублиторали и в поверхностных слоях пелагиали подобная мозаичность в распределении гидробионтов отмечена лишь в штилевую погоду.

Еще одна форма доступности корма для рыб связана с их морфологическими особенностями и характеризуется зависимостью питания от размерной структуры кормовых организмов на ранних этапах развития молоди. Выход личинок из подобной зависимости в защищенном прибрежье осуществляется быстрее, чем на других биотопах. Это обусловлено более высокой общей численностью и значительным видовым разнообразием зоопланктона, в результате чего повышается концентрация доступных по размеру кормовых организмов.

Замечено также, что в защищенных участках побережья переход личинок рыб с одного этапа развития на другой осуществляется в более сжатые сроки по сравнению с открытыми участками водоема, где задержка личинок рыб на отдельных этапах развития снижает доступность корма для некоторой части пополнения. Этому способствует большая прогреваемость мелководий в ранневесенний период, которая повышает скорость прохождения этапов развития и интенсивность питания личинок рыб. Кроме того, согласно литературным данным, зарослевые обитатели намного калорийнее представителей пелагических форм беспозвоночных (Халько, 1983).

Таким образом, высокая численность, видовое разнообразие, агрегированность и калорийность зоопланктона в защищенных участках мелководья водохранилища и речных пойм создают более благоприятные условия питания молоди по сравнению с другими местами обитания.

#### **8. Экологические последствия аномально низкого уровня воды в Рыбинском водохранилище в 1996 г.**

Регулирование уровня Рыбинского водохранилища для нужд воспроизводства рыб является одним из необходимых элементов рационального ведения рыбного хозяйства на водоеме. Благодаря этому появляется возможность исключить отрицательные влияния неблагоприятного уровня режима на воспроизводство рыбных запасов, а также обеспечить оптимальные условия нагула и зимовки основных промысловых рыб.

Неоднократные рекомендации ИБВВ РАН по этому поводу содержатся в целом ряде работ сотрудников института. Оптимальным режимом наполнения и сработки уровня Рыбинского водохранилища, который может обеспечить нужды рыбного хозяйства, является следующий. Ежегодно необходимо наполнять водоем весной до проектной отметки 101.81 м в максимально сжатые сроки (40-50 дней), поддерживать уровень неизменным до конца июля, а затем понижать его на 1 м, осуществляя летование нерестилищ, вместе с тем сохраняя часть прибрежной зоны для нагула молоди. Осенью (сентябрь-октябрь) необходимо проводить повторную сработку на 1 м, стимулируя выход молоди и взрослых рыб из прибрежной зоны. Предельно зимней сработки следует считать абсолютную отметку 98 м, поскольку дальнейшее снижение уровня ведет к резкому ухудшению гидрохимического режима. В маловодные годы следует осуществлять лишь кратковременную осеннюю сработку.

Необходимо подчеркнуть, что на протяжении многих лет эти рекомендации по оптимизации уровня режима водохранилища, хотя и с небольшими отклонениями, но соблюдались. В некоторые аномальные по водности годы (1972-1973) уже осенью наблюдалось падение уровня до 98 м.

В 1996 г. с мая по сентябрь вследствие практически полного отсутствия паводка наблюдались чрезвычайно низкие уровни (табл. 13): максимальная отметка в июне составляла всего 99.75 м, что на 2.25 м ниже НПУ.

Таблица 13

**Средний уровень Рыбинского водохранилища в 1996 г., м**

Декада	Месяц				
	май	июнь	июль	август	сентябрь
I	99.20	99.75	99.70	99.70	99.20
II	99.50	99.70	99.65	99.50	99.10
III	99.70	99.65	99.70	99.35	98.90

Анализ колебаний уровня воды за последние 4 года (табл. 14) показывает, что в сентябре 1993 и 1994 гг. уровень был близок к 101-й отметке, в 1995 г. он составил 99.7, а в 1996 г. - 99.1 м. Поэтому в зиму 1996-1997 гг. водохранилище могло уйти с уровнем 97 м абс.отметки, что грозило повлечь за собой резкое снижения уровня воды в местах зимовки (притоки водохранилища), привести к заморным явлениям и массовой гибели рыб. Так, низкий уровень воды в весенний период 1996 г. уже привел к негативным последствиям, включая массовую резорбцию половых продуктов практически у всех фигофильных видов рыб. Однако обстоятельства сложились таким образом, что в 1997 г. в период массового размножения рыб уровень воды был близок к оптимальной отметке.

Таблица 14

**Средний уровень Рыбинского водохранилища в 1993-1996 гг., м**

Месяц	Год			
	1993	1994	1995	1996
май	101.25	101.20	101.50	99.50
июнь	101.25	101.35	101.45	99.70
июль	101.10	101.40	101.60	99.70
август	101.10	100.95	100.20	99.50
сентябрь	101.00	100.50	99.70	99.10

Для многих видов рыб (в частности, леща, плотвы, синца и судака) характерна зависимость появления многочисленных и малочисленных поколений от величины весеннего уровня воды (рис. 20-23).

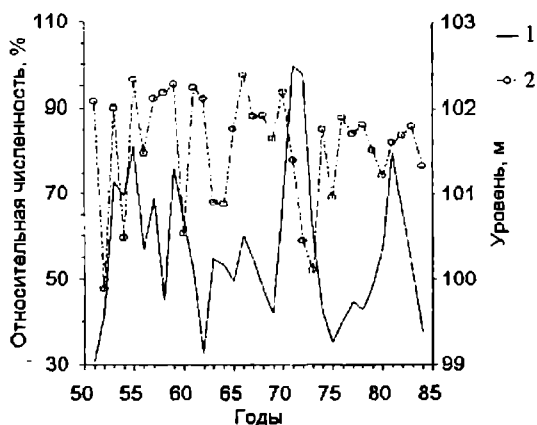


Рис. 20. Колебания численности поколений леща (1) и уровня воды (2) в Рыбинском водохранилище

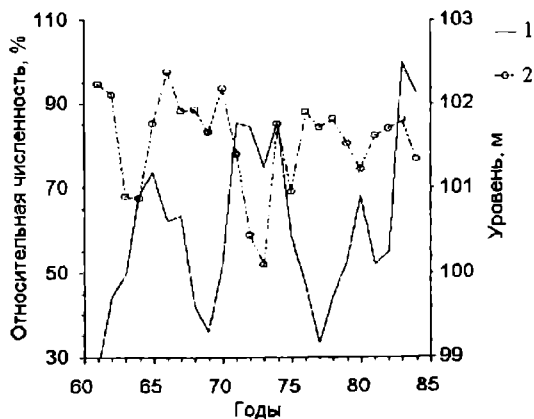


Рис. 21. Колебания численности поколений судака (1) и уровня воды (2) в Рыбинском водохранилище

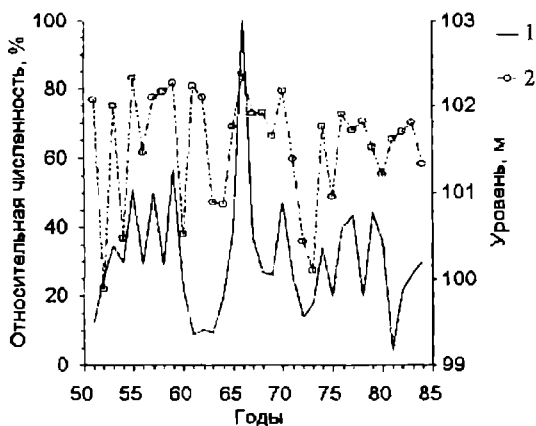


Рис. 22. Колебания численности поколений синца (1) и уровня воды (2) в Рыбинском водохранилище

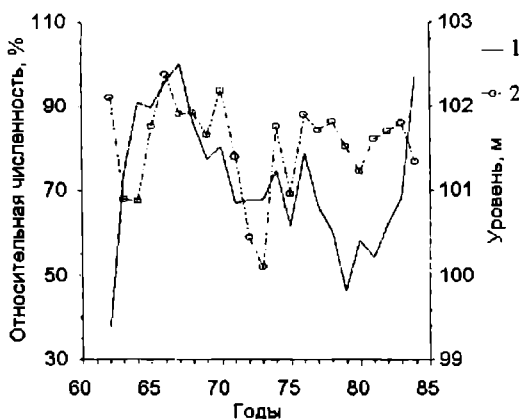


Рис. 23. Колебания численности поколений плотвы (1) и уровня воды (2) в Рыбинском водохранилище

Обращает на себя внимание тот факт, что за рассматриваемый период весенние уровни не опускались ниже 100-й отметки. Тем не менее, очевидно, что у леща, синца и плотвы достаточно высокий уровень воды является определяющим фактором появления высоких по численности поколений.

Формирование мощных поколений леща в 1971-1972 гг. при относительно невысоком уровне (немного выше 100-й отметки) и значительной степени резорбции половых продуктов (23-27%) связано с необычно теплым летом и повышенной выживаемостью молоди (Поддубный и др., 1984).

Несколько иная ситуация наблюдается в случае воспроизводства судака, у которого не проявляется столь четкой зависимости появления многочисленных поколений от величины весеннего уровня воды. Тем не менее, для судака оптимальным является такой уровень, который надежно обеспечивает залитие речных нерестилищ (не менее 100-й отметки).

Анализ изменения площадей водохранилища (табл. 15-17) показывает, что мелководья, пригодные для нереста рыб, при уровне 99.89 м практически исчезают. Для размножения рыбам остаются только малые реки, но и в них оказывается незатопленной береговая зона, заросшая высшей водной растительностью. При такой ситуации относительно приемлемые для воспроизводства участки сохраняются лишь в верховьях рек на мелководных разливах. Однако доля таких участков ничтожна. Вследствие низкого уровня в 1996 г. оказались незалитыми по водохранилищу: в мае 854 км<sup>2</sup> мелководий, в июне - 790, и в июле - 615 км<sup>2</sup>. Учитывая дефицит нерестилищ, имеющий место даже при более высоком уровне воды, незалитие таких огромных площадей явилось настоящей катастрофой для воспроизводства рыб.

Таблица 15

**Средний уровень и площади плесов Рыбинского водохранилища в мае-сентябре 1996 г.**

Уровень, м	НПУ	май	июнь	июль	август	сентябрь
	101.81	99.5	99.7	99.7	99.5	99.1
Плес	Площадь плесов, км <sup>2</sup>					
Волжский	550.0	350.4	366.5	366.5	350.4	319.2
Моложский	220.3	113.4	116.3	116.3	113.4	104.2
Шекснинский	696.5	388.2	408.8	408.8	388.2	348.5
Главный	3077.2	2583.0	2632.4	2632.4	2583.0	2485.1
Водохранилище	4544.0	3435.0	3524.0	3524.0	3435.0	3257.0

Таблица 16

**Среднегодовое уровни и площади плесов Рыбинского водохранилища в период с мая по сентябрь в 1993-95 гг.**

Уровень, м	май	июнь	июль	август	сентябрь
	101.3	101.35	101.0	100.75	100.4
Плес	Площадь плесов, км <sup>2</sup>				
Волжский	501.8	504.7	476.0	454.1	420.2
Моложский	184.4	185.5	169.7	156.7	142.6
Шекснинский	613.3	621.2	575.3	542.6	493.4
Главный	2989.5	3002.6	2918.0	2865.6	2798.8
Водохранилище	4289.0	4314.0	4139.0	4019.0	3855.0

Таблица 17

**Незалитые площади в различных плесах Рыбинского водохранилища в 1996 г. (км<sup>2</sup>) по сравнению со среднегодовыми данными за последние три года (1993-95 гг.)**

Плес	май	июнь	июль	август	сентябрь
Волжский	151.4	132.2	109.5	103.7	101.0
Моложский	71.0	69.2	53.4	43.3	38.4
Шекснинский	255.1	212.4	166.5	154.4	144.9
Главный	406.5	370.2	285.6	282.6	313.7
Водохранилище	854.0	790.0	615.0	584.0	598.0

Предварительные итоги анализа результатов воспроизводства рыб в Рыбинском водохранилище в 1996 г. весьма неутешительны. Судя по уловам малькового трала, более или менее удовлетворительным оказалось воспроизводство корюшки и окуня, тогда как молодь других видов была представлена единичными экземплярами. Необходимо подчеркнуть, что 1996 г. стал неурожайным и для судака, численность молоди которого также низка.

Уловы мальковой волокушей в эстуариях рек и непосредственно в реках выявили присутствие незначительного количества молоди леща, плотвы, сига и щуки. Наиболее успешным в этом году было воспроизводство в реках рософидных непромысловых рыб - щиповки, ельца и др.

В 1996 г., несмотря на очень низкий уровень, к моменту массового нереста рыб на мелководьях, расположенных в заливах и устьях рек, была частично залита растительность, образовавшаяся в результате их осушения в предыдущем году, а также зеленая растительность, начавшая вегетировать весной. На ней и проходил нерест фитофильных видов рыб во второй и третьей декадах мая. Однако эффективность размножения была низкой, и молоди в контрольных уловах оказалось мало.

На разных биотопах р.Сутка нерестилища, обследованные в 1996 г., существенно различались между собой. Самый нижний по течению реки биотоп был расположен в Спицинском заливе. Дно здесь пологое, илистое; растительность представлена сообществом погруженных растений с преобладанием рдестов гребенчатого и погруженного. В уловах зарегистрирована молодь леща, густеры, уклейки, плотвы и синца. По численности преобладали густера и уклейка, составляющие более 80% от общего улова (табл. 18).

Таблица 18

**Видовой состав молоди рыб (мальковая волокуша, %) в многоводный 1995 (I) и маловодный 1996 (II) гг. в р.Сутка по мере продвижения вверх по течению**

Вид	Место взятия проб							
	з.Спицинский		д.Поздеевка		д.Золотково		д.Горохово	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Лещ	41.1	15.4	—	10.4	20.2	6.1	—	19.1
Густера	16.0	60.0	—	59.3	14.6	11.7	—	—
Уклейка	1.3	21.6	—	29.3	2.5	72.4	—	3.8
Плотва	37.8	1.5	—	6.5	36.3	5.7	—	75.4
Синец	—	1.5	—	0.5	—	—	—	—
Линь	—	—	—	—	—	0.4	—	—
Окунь	3.1	—	—	—	8.4	—	—	—
Щука	2.1	—	—	—	0.8	0.4	—	—
Язь	5.6	—	—	—	14.9	—	—	—
Голавль	—	—	—	—	0.5	2.6	—	—
Жерех	—	—	—	—	0.2	—	—	1.7
Елец	—	—	—	—	1.7	1.9	—	—
Всего, экз	2148	65	—	184	2573	264	—	398



Правый берег р.Сутка у дер.Поздеевка пологий, дно вязкое, глинистое с неразмытым верхним дерновым слоем. В годы с высоким уровнем уже к середине лета этот участок обсыхает и быстро покрывается растительностью. Однако в 1996 г. растения начали вегетировать лишь к концу мая. Здесь отмечены те же виды и примерно в том же соотношении, что и на первой станции. Молодь уклейки и густеры сохранила высокую относительную численность. Данные уловов малькового трала непосредственно в русле и его эстуарной части свидетельствуют о том, что молодь окуня и снетка держалась на этом участке преимущественно над руслом.

Залив у д.Золотково мелкий, с хорошо прогреваемым грунтом, который почти сплошь покрыт мхом и урутью. Других растений практически нет. В отличие от первых двух участков в этом районе не обнаружен синец, поймано всего по одному сеголетку линя и щуки, 7 - голавля и 5 - ельца. Так же, как и на первых участках, доля уклейки и густеры в уловах здесь весьма значительна и превышает 80%.

Самый верхний из обследованных участков - залив у дер.Горохово. Здесь встречается молодь уклейки, леща, жереха и плотвы, причем относительная численность последней наиболее высока по сравнению с другими участками. Общее же число видов в улове в верховьях реки минимально.

Обследование двух заливов в р.Ильдь (у дер.Пропасть) и в р.Сунюга показало наличие в них, помимо перечисленных видов, и небольшого количества молоди язя (2% от общего улова). Кроме того, численность плотвы и уклейки в р.Ильдь была несколько ниже, а леща - выше, чем на нерестилищах р.Сутки.

Незначительное количество молоди и низкий показатель ее видового разнообразия на нерестилище у о.Хохотка свидетельствует о том, что в 1996 г. этот участок находился в крайне неудовлетворительном состоянии для нереста фитофильных видов рыб. Так, на участке мелководья у о-ва Зеленый мальковой волокушей было поймано всего 14 сеголеток плотвы, 1 - леща и 3 - уклейки. Между тем, это одна из лучших мелководных зон, используемых для нереста в годы с благоприятным гидрологическим режимом.

Анализ уловов молоди показал, что в 1996 г. среди фитофильных видов рыб наиболее успешно отнерестились рыбы с поздне-весенним нерестом и порционным характером икрометания - уклейка, густера и, в некоторых случаях, лещ. Виды реофильного комплекса также нашли удовлетворительные условия для нереста. В то же время, для ранненерестующих видов (щуки, синца, язя) исследуемый год был малопродуктивен. Общее количество отловленной молоди (в расчете

на рыболовное усилие), также свидетельствует о низком уровне пополнения в 1996 г.

Как уже отмечалось ранее, прямой зависимости между уровнем режимом водоема и численностью поколений судака не наблюдается. Однако в многоводный год молодь судака переходит на хищное питание в более ранние сроки и при меньших размерах тела, удлиняя тем самым период продуктивного нагула. В свою очередь, успешный нагул определяет степень выживания в зимний период и, в конечном счете, существенно влияет на численность пополнения.

В целом, результаты воспроизводства рыб в 1996 г., можно оценить как весьма низкие, что, безусловно, должно отразиться на численности поколений и уловах рыб в Рыбинском водохранилище спустя 4-5 лет.

## **9. Основы рационального использования и охраны ресурсов малых рек**

В современный период в связи с резким спадом сельскохозяйственного производства состояние малых рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, в целом можно охарактеризовать как удовлетворительное. На многих реках прекратились заморные явления в зимний и летний периоды, отмечавшиеся 7-8 лет назад. На площади водосбора сократилась распашка земель, уменьшилось применение ядохимикатов и минеральных удобрений. В несколько раз снизилось поголовье скота. Основными загрязнителями малых рек в настоящее время остаются постоянно действующие масло- и сырзаводы. Так, исследование р.Латки, на которой находится масло-сырзавод, показало, что за период с 1980 по 1988 гг. загрязнение этой реки значительно усилилось (Гребенюк, 1994).

Представленные выше материалы дают предварительную характеристику роли малых рек в воспроизводстве рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Для получения полной информации о состоянии малых рек, безусловно, требуются дополнительные исследования, в том числе гидрохимические и токсикологические, а также более подробная геоботаническая съемка.

Необходимо подчеркнуть, что спад промышленного и сельскохозяйственного производства не может продолжаться бесконечно. Со временем возобновится строительство предприятий на водосборных бассейнах малых рек. Если к этому времени не будет разработан пакет законов об охране малых рек, то может начаться новая волна их загрязнения и обмеления, в связи с чем нами подготовлены матери-

алы к разрабатываемому в настоящее время «Положению о малых реках».

Проблема охраны и рационального использования малых рек включает в себя обширный комплекс природных, технических, экономических, социальных и юридических аспектов.

Среди естественных факторов, оказывающих существенное влияние на состояние малых рек, выделяются такие как изменение климата в сторону потепления и постоянно идущий естественный сток воды (Будыко, 1977). Число антропогенных факторов, оказывающих влияние на экосистемы малых рек, гораздо больше по сравнению с естественными. В настоящее время антропогенную нагрузку испытывают практически все малые реки, впадающие в Рыбинское водохранилище. Защитить их от загрязнения и истощения можно путем создания водоохранных зон и полос по берегам водотоков. Эта мера практиковалась еще во времена Петра I. Согласно его указам, разрешалось распахивать земли лишь на удалении не менее 30 верст от берега реки. Запрещалось рубить лес на расстоянии ближе 50 верст от берегов крупных и 20 верст - малых рек (Воронцов, Харитонов, 1977). В современных инструкциях ширина водоохранных зон устанавливается в зависимости от среднемноголетнего уреза воды в летний период, с учетом длины реки (от 15 м для рек длиной менее 10 км до 300 м для рек свыше 100 км). Однако и эти водоохранные зоны нередко нарушаются. На них вырубается лес и кустарники, распахиваются береговые участки. Распашка пологих пойменных склонов и размыв земляных плотин в многоводные годы способствуют выносу в реки большого количества грунта дождевыми и паводковыми водами, что усиливает заиливание, повышает мутность воды.

Влияние водохранилищ на малые реки трудно оценить однозначно. Низкий уровень грунтовых вод способствует обмелению и пересыханию реки. Создание водохранилища способствует повышению уровня грунтовых вод, а значит и водности малых рек. В то же время, подпор водохранилища приводит к усилению береговой эрозии, разрушению устьевых участков рек, затоплению речных пойм, полной перестройке реофильных (речных) биоценозов. В зоне подпора река фактически перестает быть речкой и превращается по всем гидрологическим и гидробиологическим показателям в мелководный залив водохранилища. При разработке «Положения о малых реках» в первую очередь следует обратить внимание на сохранение стоков и русел малых рек, родников, ключей, озер, верховых и торфяных болот. Кроме того, необходимо выявить экологически опасные объекты, расположенные по берегам рек: склады ядохимикатов, удобре-

ний, бензозаправочные станции, фермы, масло-сырзаводы. В перспективе они должны быть вынесены за пределы водоохранных зон.

В водоохранных зонах необходимо запретить авиаопыление и распашку земель, строительные и взрывные работы, добычу полезных ископаемых и водных растений, прокладку нефте- и газопроводов, кабеля, а также рубку леса.

В прибрежной полосе должен быть запрещен выпас скота и размещение крупных стоянок автотранспорта. Вполне естественно, что это положение нельзя отнести ко всем малым рекам и ручьям. Оно, в первую очередь, должно касаться рек, имеющих наиболее важное экологическое значение. Это, прежде всего, относится к рекам значительной протяженности - от 150 до 200 км. Однако в целом, в каждом случае требуется индивидуальный подход к отдельному водотоку, в зависимости от его экологического состояния.

Вполне понятно, что предварять разработку «Положения о малых реках» должны тщательные научные разработки. Прежде всего, необходимо осуществить картирование и учет малых рек по каждому району области. Затем - провести гидрологические, гидрохимические, ботанические и гидробиологические исследования, выявить основные источники загрязнения, определить степень соблюдения водоохранных зон, установить их на тех реках, где они отсутствуют. Только обладая такой информацией, можно будет постепенно приступить к осуществлению региональной Программы по охране малых рек.

## Глава 4

**ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ТРЕБОВАНИЯ РЫБ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И  
ИХ РЕАЛИЗАЦИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ***В.К. Голованов, А.М. Свирский, Е.И. Извеков*

Температура является одним из наиболее важных абиотических факторов среды. Она определяет условия выживания, размножения, питания, роста и, в конечном счете, продуктивность популяций рыб, обитающих в водохранилищах Верхней Волги и их многочисленных притоках. Оценка биологического значения температуры, ее вклада в каждый из перечисленных процессов представляется достаточно сложной задачей, которую невозможно решить только посредством исследований в естественных водоемах. Существенно дополнить полученные в природе данные позволяет экспериментальное изучение температурных требований отдельных видов рыб. Как показывает сравнение полевых и экспериментальных материалов, реализация имеющегося у отдельной особи, популяции или вида «термоадаптационного потенциала» далеко не всегда происходит в оптимальном режиме. Гораздо чаще гидробионты вынуждены существовать в температурных условиях, заметно отличающихся от оптимальных, а иногда даже близких к пессимальным (Голованов, 1996 а). Экспериментальные исследования, в дополнение к полевым, позволяют выявить непосредственное участие температурного фактора в жизнедеятельности водных организмов или же «взвесить» его долю при синэргическом (совместном) воздействии ряда факторов, в том числе в зонах сброса подогретых вод тепловых и атомных электростанций.

**1. Температурные нормы жизнедеятельности рыб Верхней Волги**

Температурные требования пойкилотермных животных, у которых температура тела в значительной степени зависит от температуры окружающей среды, определяются комплексом адаптаций, используемых рыбами в различные периоды жизненного цикла. Выделяют несколько основных форм температурной адаптации:

1. *Акклимация*, связанная с компенсаторными изменениями обмена веществ на клеточном уровне, начинающимися через несколько

- часов и завершающимися спустя 1-2 недели после начала воздействия.
2. *Поведенческая терморегуляция* или *терморегуляционное поведение* - самопроизвольный выбор оптимальных температурных условий (конечных избираемых температур) в термоградиентной среде.
  3. *Адаптация к кратковременному пребыванию в сублетальных температурах* (у границ жизнедеятельности). При этом механизмы приспособления к воздействию тепла и холода существенно различаются.
  4. *Оцепенение* или «*спячка*», в процессе которой рыбы умеренных широт в зимний период переживают неблагоприятные условия с минимальным расходом накопленных во время нагула резервных веществ.

Все указанные формы адаптации, входящие по классификации Г.Л.Шкорбатова (1986) в класс *онтогенетических* адаптаций (латентация, конформация, регуляция, компенсация), находятся в тесной взаимосвязи друг с другом. Одной из основных форм приспособления к температурному фактору на физиолого-биохимическом уровне, по-видимому, следует считать акклимацию, на фоне которой протекают и остальные разновидности адаптационных процессов. При возможности выбора температурных условий рыбы чаще используют поведенческую терморегуляцию, позволяющую оптимизировать параметры роста и развития.

Для пресноводных рыб умеренных широт России, в том числе, обитающих в Рыбинском водохранилище, температурный диапазон жизнедеятельности ограничен температурами приблизительно от 0 до 25-38°C. Он простирается от нижних до верхних летальных значений, включая в себя зоны эффективного размножения, питания, роста и развития. Однако все указанные процессы протекают лишь в строго определенных, «отведенных» для них температурных интервалах (рис. 24). Наиболее узким местом в рассматриваемой цепочке процессов является та зона, в которой осуществляется воспроизводство данного вида рыб. При некоторых значениях температуры, как высоких, так и низких, становятся невозможными процессы размножения (наблюдается гибель эмбрионов или увеличение числа уродств), замедляется рост, прекращается питание (Бигон и др., 1989; Elliott, 1981).

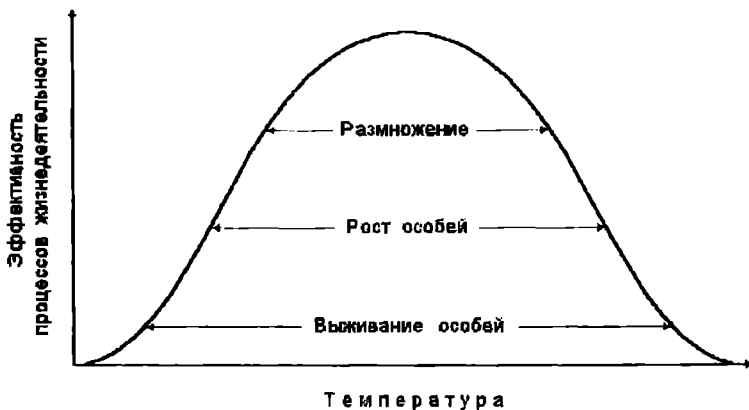


Рис. 24. Эффективность процессов жизнедеятельности организмов данного вида в зависимости от температурных условий среды, схема (по: Бигон и др., 1989)

В естественных условиях в ряде случаев удается выявить температурные области, в которых успешно протекают различные процессы жизнедеятельности, однако более четкие количественные характеристики обычно получают в эксперименте. С этой целью используется обширный арсенал методических приемов и установок, позволяющих исследовать верхние и нижние летальные, шоковые и избегаемые температуры; конечные избираемые температуры (конечный термопреферендум); оптимальные и пороговые температуры нереста, роста, питания и развития. Схема, иллюстрирующая расположение зон основных эколого-физиологических функций и их границ в пределах температурного диапазона жизнедеятельности рыб (так называемый полигон толерантности), представлена на рис. 25.

Исходя из методологических подходов Фрая (Fry, 1947, 1971), Бретта (Brett, 1952, 1970, 1971) и В.С.Ивлева (1958), все разнообразие эколого-физиологических и поведенческих параметров, отражающих температурные требования рыб, можно разделить на две основные группы. Одна из них характеризует границы жизнедеятельности (пессимум), другая — оптимальные зоны функционирования особей, популяций и видов (Лапкин и др., 1990). Ключевыми параметрами, на наш взгляд, являются, с одной стороны, летальные температуры (верхние и нижние), а с другой — оптимальные температуры роста и питания, как правило, совпадающие с конечными избираемыми температурами рыб (Голованов, 1995; Jobling, 1981).

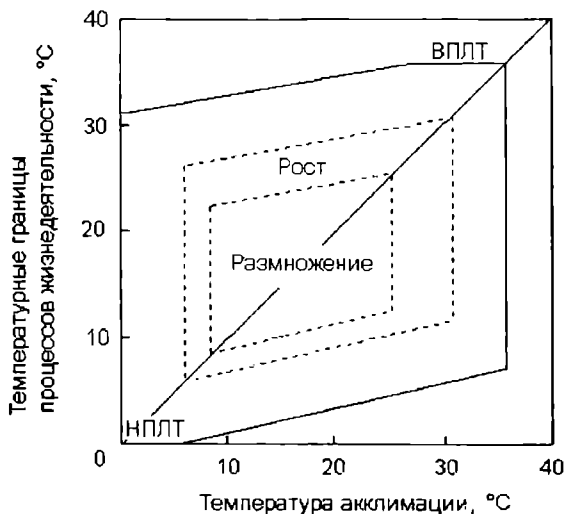


Рис. 25. Схематическое изображение температурных областей различных эколого-физиологических функций рыб (по: Fry, 1971; Elliott, 1981). ВПЛТ - верхняя, НПЛТ - нижняя пороговая летальная температура.

Сезонные жизненные циклы рыб представляют собой сложную цепочку чередующихся, взаимосвязанных периодов размножения, нагула и зимовки. Температурные требования и потенциальные термоадаптационные возможности каждой отдельной особи, популяции или вида в целом не остаются постоянными в разные сезоны года. Кроме того, они закономерно изменяются в течение сменяющих друг друга периодов онтогенеза - эмбрионального, малькового, неполовозрелого и половозрелого организма, старения. Нередко в освоении термального пространства весьма существенную роль играет суточная, а также популяционная изменчивость оптимальных и летальных температурных характеристик рыб.

Из 38-ми видов рыб, обитающих в Рыбинском и других водохранилищах Верхней Волги - Ивановском, Углическом и Горьковском (Волга и ее жизнь, 1978), более половины (20) представлено различными видами семейства карповых, большинство из которых являются теплолюбивыми и эвритермными. Если лещ, синец и плотва, как отмечалось выше, обладают высокой численностью и имеют важное промысловое значение, то встречаемость других карповых рыб - уклейки, густеры, золотого и серебряного карасей, язя и чехони - существенно ниже. Прочие виды указанного семейства достаточно редки в уловах. Вторым по обилию является семейство окуневых, в



котором наиболее важное промысловое значение имеет судак, а окунь и ерш широко распространены. Среди прочих ценных видов рыб, как отмечалось в гл. 2, заметную роль в промысле играет щука (семейство щуковых). Особо следует отметить те виды Рыбинского водохранилища, которые резко отличаются от эвритермных и более теплолюбивых карповых и окуневых по температурным требованиям. К ним относятся представители сиговых (ряпушка и редко встречающаяся пелядь), корюшковых (корюшка) и тресковых (налим). Значения верхних летальных и оптимальных температур у них существенно ниже в сравнении с другими видами рыб Верхней Волги.

Систематического исследования температурных требований рыб бассейна р. Волги, и в частности, Рыбинского водохранилища, не проводилось. Имеющиеся работы в этом направлении носят фрагментарный характер, касаясь лишь отдельных видов рыб и некоторых периодов их развития. Тем не менее, результаты наших многолетних экспериментальных исследований, характеризующие избираемые и летальные температуры ряда видов рыб (Голованов, 1984, 1996 б; Лапкин и др. 1981, 1990; Поддубный и др., 1978; Свицкий, Лапкин, 1987), а также анализ материалов, опубликованных в отечественной и зарубежной печати, позволяют дать предварительную оценку температурных требований рыб Рыбинского водохранилища. Основное внимание при этом будет уделено видам, которые имеют важное промысловое значение (лещ, синец, плотва, судак, щука), а также видам, термоадаптационные характеристики которых хорошо изучены (окунь) или крайне специфичны (корюшка, налим).

Главной точкой отсчета, началом формирования температурного «образа жизни» рыб можно считать временной интервал, включающий миграцию на нерестилище, непосредственно нерест и откладку икры, процесс эмбриогенеза и выклев, а также момент перехода на внешнее питание. Даже незначительное отклонение имеющихся условий внешней среды от оптимальных в этот критический период может привести к значительному снижению численности формирующегося поколения.

Как видно из табл. 19, для успешного нереста большинства видов необходим диапазон температур (4-25°C). Эти значения при прочих равных условиях доступны для рыб в весенне-летний период на мелководьях, в притоках и прибрежье Рыбинского водохранилища. Исключение составляет лишь такой холодолюбивый вид, как налим, размножающийся в зимнее время.

Таблица 19

Температурные характеристики нереста и эмбриогенеза рыб  
Рыбинского водохранилища

Вид рыбы	Нерест, °С			Эмбриогенез, °С			Источник
	Границы		Оптимум	Оптимум	Границы		
	Ниж- няя	Верх- няя			Ниж- няя	Верх- няя	
Ряпушка	2-5	—	5-7.5	1-7.5	—	7.5-12	1, 2
Пелядь	—	—	—	3-8	—	—	3
Корюшка*	1	12	5-12	3.5-13	—	13-15	2, 4
Щука*	4	16	7.5-14	7-15	3-7	15-24	2, 5-7
Синец*	10-11	—	10.5-17	—	5-10	—	5, 7
Лещ*	11	20	13-20	10-20	6-10	20-24	5, 7-11
Уклейка	14	28	17-23	21-26	13-21	26-30	2
Жерех	—	—	9-17	—	—	—	2
Густера*	14	22	16.5-22	> 14	6-11	—	2, 5-7
Карась золотой*	19-20	—	20-23	19-21	—	—	5
Карась серебряный	—	—	14-22.5	17-22	—	—	8
Подуст	—	—	8-16	—	—	—	2
Сазан	14-20	—	15.5-22	16-23	13-16	23-30	2, 8
Голавль	—	—	18-20	16-24	24-30	—	2
Язь*	4	13.5	5-14	10-17	4-10	17-22	2, 5, 7, 12
Елец	5-13	—	5.5-15	—	—	—	2, 8
Чехонь	17	22	19	—	—	—	13
Плотва*	8	17	10-20	11-22	5-11	22-26	2,5,7,8,14,15
Линь*	14	27.5	16-25.5	18-24	15-18	24-31	2, 5, 8
Сом	18	25	20-25	21-25	—	—	16
Налим*	0	2	0-2	0.3-1.0	—	1.5-5.5	2, 5, 17, 18
Ерш*	7	20	7-14	10-20	7-10	20-25	2, 19, 20
Окунь*	5	17	4-17	12-18	8-12	18-28	2, 5, 7, 14
Судак*	9.5	19	10-17	15-20	6-15	20-26	2,6,12,21,22

*Примечание.* \* - виды, для которых имеются данные, полученные непосредственно в Рыбинском водохранилище, остальные результаты получены в других водоемах, — отсутствие информации. Источники: 1 - Никольский, 1971; 2 - Alabaster, Lloyd, 1982; 3 - Игнатъева, 1979; 4 - Иванова, 1982; 5 - Захарова, 1955; 6 - Володин, 1960 в; 7 - Стрельникова и др. (гл. 3 настоящей монографии); 8 - Herzig, Winkler, 1985; 9 - Резниченко, Гулидов, 1978; 10 - Оруджев, 1975; 11 - Володин, 1960 б; 12 - Wieser, 1991; 13 - Резниченко, 1982; 14 - Kokurewicz, 1969; 15 - Гулидов, Попова, 1979; 16 - Белый, 1966; 17 - Володин, 1960 а; 18 - Европейцева, 1947; 19 - Кияшко, 1982; 20 - Володин, Кияшко, 1982; 21 - Мунтян, 1967; 22 - Мунтян, Резниченко, 1967.

Оптимальное развитие эмбрионов основных промысловых рыб (леща, плотвы, синца, судака, щуки) происходит при температурах, равных нерестовым, а чаще - несколько превышающих их (Лапкин и др., 1981; Alabaster, Lloyd, 1982; Wieser, 1991). В последнем случае этот отрезок температурной шкалы жизнедеятельности от 10 до 20°C. Любое похолодание, увеличение длительности нереста до 1-3-х недель, что случается довольно часто, приводит к ухудшению условий нереста и эмбриогенеза. В случае достижения определенных пороговых значений температуры наблюдается прекращение нереста (с последующей резорбцией икры у производителей) или гибель личинок, а также появление массовых уродств у развивающихся эмбрионов. Практически все основные виды промысловых рыб, за исключением щуки, более устойчивой в эмбриональном периоде к резкому охлаждению воды (Володин, 1960 в), «болезненно» реагируют на температуру ниже 10°C. В онтогенезе рыб эмбриональный период - единственный, в течение которого низкие сублетальные температуры способны привести к значительному сокращению численности нового поколения.

Существующих полевых и экспериментальных данных, необходимых для оценки пороговых (верхних и нижних) границ жизнедеятельности, а также оптимальных условий роста и питания рыб на последующих периодах онтогенеза, в настоящее время недостаточно. Некоторое представление о соотношении оптимума роста, конечных избираемых (КИТ) и верхних летальных (ВЛТ) температур молоди рыб дает материал, представленный в табл. 20.

Необходимо отметить практически полное совпадение зон - экстремумов, характеризующих оптимальные скорости роста и конечного термопресферендума. На высокую корреляцию (до 0.937) анализируемых показателей у 49 видов рыб указывает Джоблинг (Jobling, 1981), причем в их число входят и некоторые виды, обитающие в Рыбинском водохранилище. Подобная зависимость свойственна как теплолюбивым и эвритермным видам, так и холодолюбивым (Brett, 1971; Beitinger, Fitzpatrick, 1979). Следует отметить, что незначительные колебания температур в зоне оптимума, в отличие от постоянных условий, приводят к ускорению роста (Константинов и др., 1991). Однако наиболее эффективно процессы роста у водных организмов протекают в гетеротермальных условиях, при наличии возможности выбора оптимальной температуры (Константинов и др., 1991; Лапкин и др., 1986).

Таблица 20

**Оптимальные и верхние летальные температуры  
молоди некоторых видов рыб Рыбинского водохранилища**

Вид	Оптимум		Верхняя летальная температура	Источник
	Скорость роста	Конечная избираемая температура		
Щука	19-26	22-26*	29	1-5
Синец	< 28	27-29*	35-38*	3, 6, 7
Лещ	< 28	27*	36-37*	6-9
Сазан	26-34	29-32*	36-39*	3, 4, 6, 10
Плотва	< 28	23-26*	36*	3, 6-8
Окунь	26	25-26*	35*	5, 8, 11
Судак	22-24	22-26*	35*	3, 12

*Примечание.* \* - непосредственно в Рыбинском водохранилище, остальные данные получены в других водоемах. Источники: 1 - Hokanson et al., 1973; 2 - Casselman, 1978; 3 - Голованов (неопубликованные данные); 4 - Свирский (неопубликованные данные); 5 - Hokanson, 1977; 6 - Голованов, 1984; 7 - Бойцов, 1971; 8 - Лапкин и др., 1981; 9 - Свирский, Голованов, 1991; 10 - Капитонова, 1979; 11 - Свирский, Лапкин, 1987; 12 - Willemsen, 1977.

Таким образом, по конечным избираемым температурам с достаточно большой уверенностью можно судить об оптимальных температурах жизнедеятельности рыб (Голованов, 1995, 1996 б; Brett, 1971). При этом зоны конечного термопреферендума у рыб в разные сезоны года, как показали наши эксперименты, определяются температурой предварительной акклимации, наличием или отсутствием пищи в среде и физиологическим состоянием рыб, прежде всего, их упитанностью (Свирский, Голованов, 1991).

Значения верхних летальных границ температурного фактора, как правило, расположены на 6-10°C выше зоны оптимума. В мальковом периоде (у сеголетков и годовиков) область оптимальной жизнедеятельности и верхние летальные температуры занимают наиболее высокое положение на температурной шкале. Таким образом, возможный температурный диапазон обитания рыб достигает максимальной ширины в мальковом периоде, сужаясь на последующих этапах развития (Лапкин и др., 1981).

С возрастом, после достижения половой зрелости, практически у всех видов Рыбинского водохранилища, включая основные промы-

словые, происходит снижение значений температурного оптимума (Голованов, 1984, 1996 б; Лапкин и др., 1981, 1990; Свирский, Лапкин, 1987). Онтогенетические изменения температурного оптимума ряда видов Рыбинского водохранилища иллюстрируют наши экспериментальные данные по возрастной динамике КИТ леща и карася (рис. 26), плотвы и синца (рис. 27), а также окуня и корюшки (рис. 28) в летний сезон года.

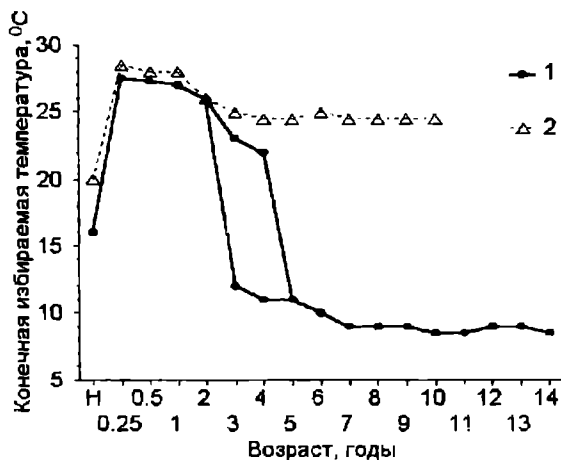


Рис. 26. Возрастная динамика конечных избираемых температур леща (1) и золотого карася (2)

Снижение уровня КИТ в процессе онтогенеза, наблюдаемое в экспериментальных условиях, чаще всего незначительно (золотой карась, синец). Однако некоторые виды рыб (лещ, плотва и окунь) во взрослом состоянии выбирают в термоградиенте весьма низкие значения температур от 7 до 12°C. По-видимому, на величину их термопреферендума накладывают свой отпечаток процессы созревания половых продуктов (Свирский, Лапкин, 1987) или смена типа питания, в силу чего может возникнуть определенная энергетическая «выгода» пребывания рыб в сравнительно низких температурах. В целом же, выявление зон оптимального роста, питания и воспроизводства у половозрелых рыб требует дальнейшего изучения как в природе, так и в эксперименте.

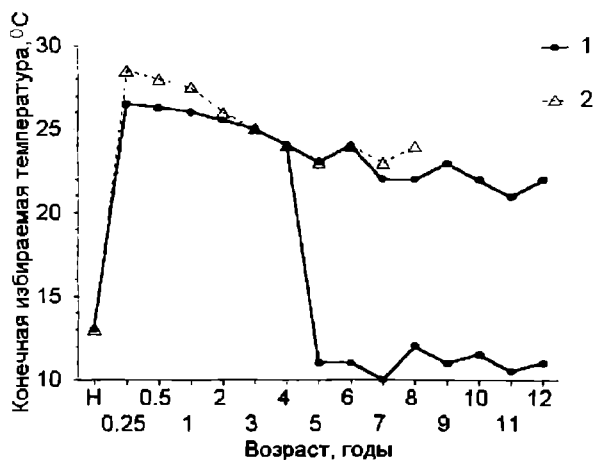


Рис. 27. Возрастная динамика конечных избираемых температур плотвы (1) и синца (2)

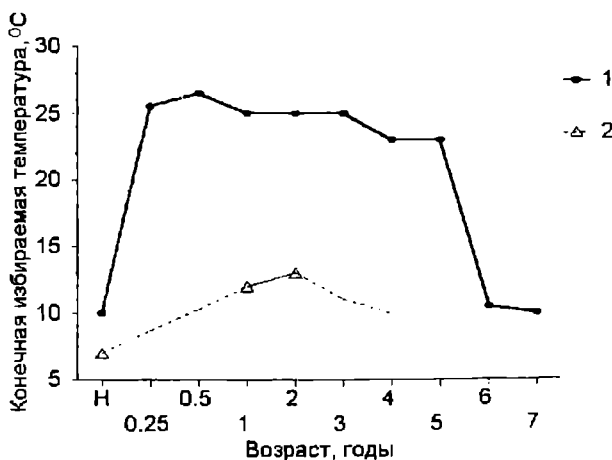


Рис. 28. Возрастная динамика конечных избираемых температур окуня (1) и корюшки (2). Пунктиром обозначен предполагаемый ход кривой.

Таблица 21

**Конечные избираемые температуры рыб  
Рыбинского водохранилища в разные сезоны года**

Вид рыбы	Воз- раст	Конечная избираемая температура				Источ. ник
		зима	весна	лето	осень	
Сем. <i>Сиговые</i> Пелядь	м	—	—	16-18	10-12; 18	1, 2
Сем. <i>Корюшковые</i> Корюшка	м в	2; 13 11-13	2; 14 10-14	— 12-13	— 11-14	3 3
Сем. <i>Щуковые</i> Щука	м	24-25	—	22-26	8-14; 16-24	1, 2
Сем. <i>Карповые</i> Синец	м в	4; 12; 25 6-12	— 9-12; 23	27-29 24	26-27 17	4 4
Лещ	м в	1; 6; 14 3-8	14; 27 9; 19-20	14; 27 8-10	1; 6; 14 7-8	4, 5 4
Уклейка	м	—	—	26-28	—	1
Густера	м	—	—	26-28	10; 21	1, 6
Карась золотой	м в	27 25-26	27 26-27	28-29 24-25	28-29 25	4 4
Карась серебряный	в*	24	25	27	24	7
Сазан	м в*	29 —	29-30 27	29-32 30	29-31 —	1, 2, 4 7
Язь	м	—	—	—	10; 19	1
Плотва	м в	2-6; 24 2-7	6; 25 19-24	23-26 8; 21	15-21 6-7	4 4
Сем. <i>Вьюновые</i> Вьюн	в	—	—	—	18; 25	1
Сем. <i>Тресковые</i> Налим	м	—	—	—	14-18	1
Сем. <i>Окуновые</i> Ерш	в	11	—	16	5-15; 23-25	1, 8
Окунь	м в	3-4; 25-26 7	26 9	25-26 10; 23	3-4; 26-27 —	9 9
Судак	м	—	—	22-26	—	1

**Примечание.** \* - исследования проведены в других водоемах. — отсутствие информации; м - молодь (рыбы размерами менее 100 мм, щука - менее 160 мм), в - взрослые особи. Источники: 1 - Голованов (неопубликованные данные); 2 - Свирский (неопубликованные данные); 3 - Иванова, Лапкин, 1982; 4 - Голованов, 1984; 5 - Свирский, Голованов, 1991; 6 - Поддубный и др., 1976; 7 - Reutter, Herdendorf, 1974; 8 - Keskinen et al., 1995; 9 - Свирский, Лапкин, 1987.

Наряду с возрастной изменчивостью термоадаптационных характеристик у ряда видов рыб наблюдается и сезонная. При этом среди рыб, обитающих в водохранилище и его притоках, встречаются как виды, не проявляющие сезонных изменений температурного оптимума (корюшка, золотой карась и сазан), так и виды с отчетливо выраженной сезонной динамикой избираемых температур (синец, лещ, плотва, окунь). К числу первых относятся преимущественно холодолюбивые стенотермные формы и наиболее теплолюбивые эвритермные рыбы, а ко вторым - эвритермные карповые и окуневые (табл. 21).

Особую ценность для анализа условий воспроизводства и прогнозирования уловов рыб представляет информация о популяционных особенностях температурных требований гидробионтов. Однако на сегодняшний день таких данных явно недостаточно. Как показали наши опыты с молодь леща, полученной от отдельных пар производителей, взятых из популяций Волжского и Главного плесов водохранилища (Голованов, 1996 б; Лапкин и др., 1990), статистически достоверной разницы между конечными избираемыми, также как и между верхними летальными температурами, у молоди разных стад не обнаружено (табл. 22). Это позволяет при оценке влияния температурного режима на воспроизводство и рост конкретного вида использовать результаты исследований отдельной популяции в качестве общей видовой характеристики рыб для водоема в целом.

Таблица 22

**Оптимальные и верхние летальные температуры сеголеток леща из разных популяций Рыбинского водохранилища**

Сезон года	Волжский плес		Главный плес	
	КИТ	ВЛТ	КИТ	ВЛТ
Лето	27.4-27.6 (247)	33.0-34.2 (65)	27.7 (80)	35.7-35.8 (26)
Осень	5.5 (30)	29.7-30.3 (292)	5.3-6.5 (58)	29.7-30.3 (59)

*Примечание.* В скобках - количество исследованных особей.

Безусловно, представленных данных пока недостаточно для исчерпывающего описания термической стратегии и тактики основных промысловых и прочих видов рыб Рыбинского водохранилища. Более полная характеристика термоадаптации может быть получена



только в ходе полномасштабных исследований оптимальных и пессимальных температур в разные сезоны года и периоды онтогенеза у представителей различных семейств рыб Верхней Волги.

## **2. Рыбинское водохранилище и его притоки как термальная среда обитания рыб**

Температурный режим Рыбинского водохранилища на различных этапах его формирования, начиная с момента заполнения, в течение многих лет является объектом пристального внимания гидрологов, гидротехников, гидробиологов и ихтиологов (Буторин, 1969; Буторин и др. 1975, 1980, 1982; Волга и ее жизнь, 1978; Вологдин, 1994; Ильина, Гордеев, 1980; Литвинов, 1985; Литвинов, Рошупко, 1993; Поддубный, 1971; Рыбинское водохранилище, 1972). Вместе с тем, при обсуждении рыбохозяйственной значимости рассматриваемого водохранилища в отдельности и в качестве составной части Волжско-Камского каскада оценка его термических условий как потенциальной среды обитания рыб и реализации их температурных требований даже в достаточно крупных обобщениях сведена к минимуму или практически отсутствует (Авакян, Поддубный, 1994; Авакян и др., 1987; Гордеев, Ильина, 1978; Вологдин, 1994; Поддубный, 1971; Pavlov, Vilenkin, 1989; Poddubny, Galat, 1995). По нашему мнению, это связано с дефицитом конкретных данных, характеризующих термоадаптационные возможности отдельных видов рыб. Кроме того, недостаточно изучены общие закономерности реализации термальных требований особей, популяций и видов в целом в условиях таких специфических водоемов как водохранилища.

Рыбинское водохранилище - одно из крупнейших в Волжско-Камском каскаде. Его суммарная площадь при НПУ 101.81 м составляет 4550 км<sup>2</sup>, площади мелководий - 915 км<sup>2</sup>, общий объем - 25,4 км<sup>3</sup>, длина - 250, ширина - 70 км, средняя глубина - 5.6 м (Рыбинское водохранилище, 1972). Этот искусственный водоем предоставляет широкий набор разнообразных температурных условий для 38-ми видов рыб - представителей 13-ти различных семейств.

Основные элементы гидрологического режима, под влиянием которых формируется сезонная динамика термических характеристик воды, известны достаточно хорошо (Буторин, 1969; Буторин и др., 1975, 1982; Литвинов, Рошупко, 1993). Для водоема характерен замедленный водообмен (коэффициент условного обмена вод равен 1.93). Воды, поступающие из 3-х основных рек - Волги, Мологи и Шексны, а также из остальных притоков, некоторое время сохраняют свои свойства, представляя собой обособленные водные

массы. В результате последующего смешивания и под воздействием биологических процессов образуется новая водная масса, отличающаяся от исходных.

Весной в результате поступления в водоем талых вод повышение температур начинается еще подо льдом. Прогрев разных участков неравномерен, а различия между ними сохраняются в течение длительного промежутка времени. Например, самые низкие температуры дольше всего регистрируются в Главном плесе. Важно отметить, что весной, когда теплые воды половодья смешиваются с холодными зимними, образуются зоны высоких градиентов температур, достигающие по вертикали -  $1^{\circ}\text{C}$  на 1 м, а по горизонтали -  $1^{\circ}\text{C}$  на 1 км (Буторин и др., 1982). Как отмечают А.С.Литвинов и В.Ф.Рощупко (1993), на отдельных участках горизонтальный градиент может достигать даже величин, равных  $5-7^{\circ}\text{C}/\text{км}$ . В то же время, скорость прогрева достаточно велика - до  $1^{\circ}\text{C}$  в сутки. Разница температур воды у дна и на поверхности (в Главном плесе) составляет 8-10, а иногда 10-15 $^{\circ}\text{C}$  (Буторин и др., 1982; Литвинов, 1985). Только к июню, в результате ветровых перемешиваний, водная масса в целом прогревается до 15-20 $^{\circ}\text{C}$ , при этом вертикальная стратификация нарушается.

В ходе летнего прогрева воды средняя температура верхнего 2-х метрового слоя достигает 20-23 $^{\circ}\text{C}$  (у дна - 18-22 $^{\circ}\text{C}$ , у поверхности - 21-27 $^{\circ}\text{C}$ ). Как показало изучение вертикальных суточных миграций леща, летом на отдельных участках водохранилища разность придонных и поверхностных температур может составлять до 9 $^{\circ}\text{C}$  (Малыгин и др., 1996). Естественно, что наиболее высокие температуры наблюдаются в период с конца июня по первую половину августа, в особенности на мелководьях речных участков и междуречий.

Достаточно резкое осеннее понижение температуры, как правило, начинается уже во второй половине августа и происходит со скоростью 5.5-6 $^{\circ}\text{C}$  в месяц (0.2-0.5 $^{\circ}\text{C}/\text{сут}$ ) - несколько медленнее в Главном плесе и быстрее на мелководьях плесов (Литвинов, Рощупко, 1993; Рутковский, 1963).

Зимой самые низкие температуры отмечаются в речных потоках Волги, Мологи и Шексны (ниже 1 $^{\circ}\text{C}$ ). В то же время, на отдельных участках Главного плеса температура воды у дна иногда превышает 4 $^{\circ}\text{C}$  (Буторин и др., 1982).

В качестве примера, характеризующего сезонную динамику хода температур в открытой части водохранилища, приведена табл. 23.

**Сезонная динамика температур воды в Рыбинском водохранилище  
(по: Литвинов, Рощупко, 1993)**

Месяц	Температура, °С			
	Поверхностного слоя (1978-1986 гг.)		Водной массы (1978-1985 гг.)	
	Средняя	Размах	Средняя	Размах
Май	7.9	4.6-11.8	6.3	1.2-11.1
Июнь	15.4	12.7-19.4	13.8	11.6-16.2
Июль	19.3	18.1-22.3	17.7	15.0-20.7
Август	18.7	17.4-20.5	18.6	17.4-19.7
Сентябрь	12.7	10.5-13.8	13.5	12.2-17.6
Октябрь	6.1	3.8-8.1	7.4	4.5-8.8
Ноябрь	—	—	1.9	0.5-3.6

Очевидно, что в прибрежье (данные по Брейтовскому водомерному посту) температура воды может быть несколько выше по сравнению с открытой частью водохранилища (рис. 29).

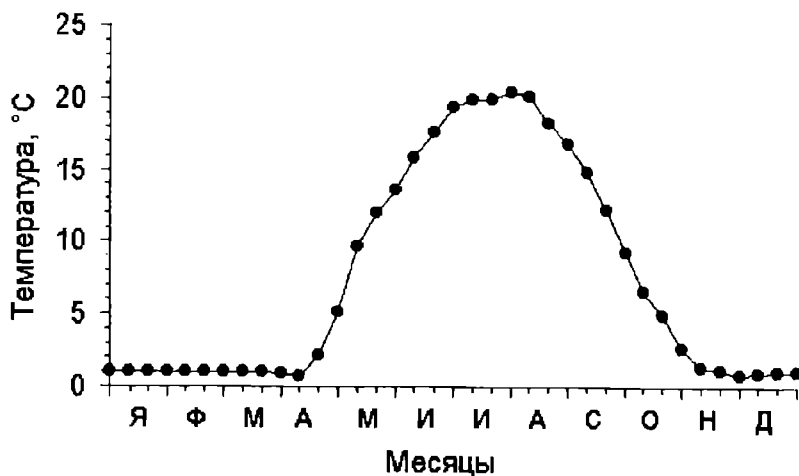


Рис. 29. Сезонная динамика среднедекадных температур воды в прибрежье Рыбинского водохранилища (Брейтовский водомерный пост, 1967-1981 гг.)

Такова общая схематическая картина сезонного хода температур воды в Рыбинском водохранилище. Более подробно термический режим водоема в сравнении с другими водохранилищами Волжско-Камского каскада рассмотрен в статье А.С.Литвинова и В.Ф.Рошупко (1993). В указанной работе также отмечается, что в зависимости от гидрометеорологических условий отдельных лет как температурное расслоение вод в водохранилище, так и температурные градиенты могут существенно различаться. Тем не менее, приведенные данные достаточно полно характеризуют как амплитуду, так и динамику температур, с которыми «имеют дело» различные виды рыб в течение весны, лета, осени и в начале зимы.

Наряду с сезонными колебаниями температуры в водохранилищах Волжско-Камского каскада наблюдаются отчетливо выраженные многолетние изменения климата. Так, по данным И.С.Зайцевой (1996), в бассейне Волги с середины 1950-х гг. по настоящее время наблюдается достаточно длительный период потепления, который нарушается лишь кратковременными похолоданиями. Так, за последние 35 лет в сравнении с более ранним периодом среднегодовые температуры воды в зоне формирования стока Волги увеличились в среднем на 0.5-0.7°C, при этом в 1988-1991 гг. - на 2°C. Отмечается также наибольшая интенсивность повышения температуры в холодный период года, с ноября по март, за последние 20 лет - в среднем на 1°C выше нормы (Зайцева, 1996). Одним из примеров, иллюстрирующих тенденции климатических изменений, может служить ход среднегодовых температур воды, который приведен на рис. 30.

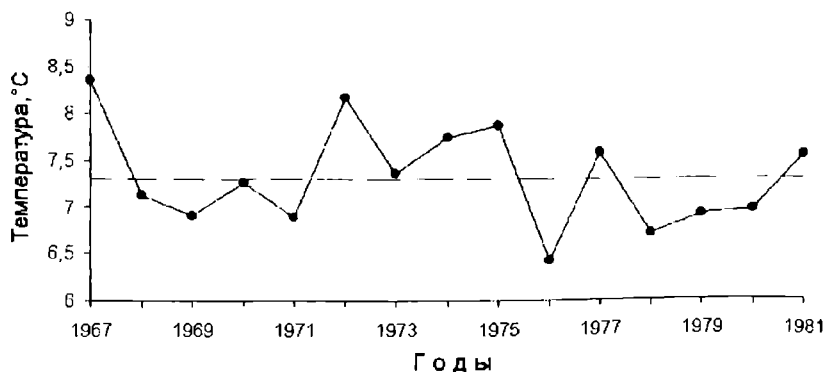


Рис. 30. Среднегодовые температуры воды в прибрежье Рыбинского водохранилища (Брейтовский водомерный пост, 1967-1981 гг.)

Такие долговременные тренды несомненно следует учитывать при составлении рыбохозяйственных прогнозов на длительную перспективу.

В наиболее общем виде градиенты температурных полей, с которыми гидробионты сталкиваются в естественных условиях, можно представить как изменения температуры водных масс различных объемов во времени и пространстве (табл. 24).

Таблица 24

**Градиенты пространственных и временных температурных полей в естественных условиях водохранилища**

Пространственная структура температурных полей	Временная динамика температурных условий
<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Мозаичность распределения температур по горизонтали</li> <li>2. Вертикальная стратификация температур</li> <li>3. Неоднородность температур различных водных масс</li> <li>4. Различия температур в открытых плесах и притоках</li> <li>5. Температурные аномалии в нижних бьефах плотин</li> <li>6. Макро- и мезомасштабные циркуляционные неоднородности температурных полей</li> <li>7. Локальные зоны влияния тепловых сбросов ГРЭС и АЭС</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Глобальные многолетние изменения климата</li> <li>2. Межгодовые различия температурного режима</li> <li>3. Сезонные изменения температуры поверхностных и придонных вод</li> <li>4. Суточные колебания температуры</li> <li>5. Аварийные сбросы горячих вод или резкие охлаждения в зонах «термального загрязнения»</li> </ol>

Каким же образом все разнообразие пространственных и временных вариаций температурных полей естественной среды «позволяет» отдельным видам Рыбинского водохранилища существовать длительное время при относительно высокой численности (лещ, синец,

плотва, судак и др.), другим - с резкими колебаниями численности (корюшка), а третьим - просто «присутствовать» в водохранилище и его притоках?

На рис. 31 представлена общая схема влияния температурного фактора на рыбное население водохранилища. В первую очередь следует отметить непосредственное воздействие температурного фактора на отдельных особей, популяции и конкретные виды. Необходимо учитывать также и опосредованное влияние температуры - через кормовую базу и уровенный режим - основные естественные факторы, формирующие динамику численности рыб и структуру ихтиоценоза в водоеме.

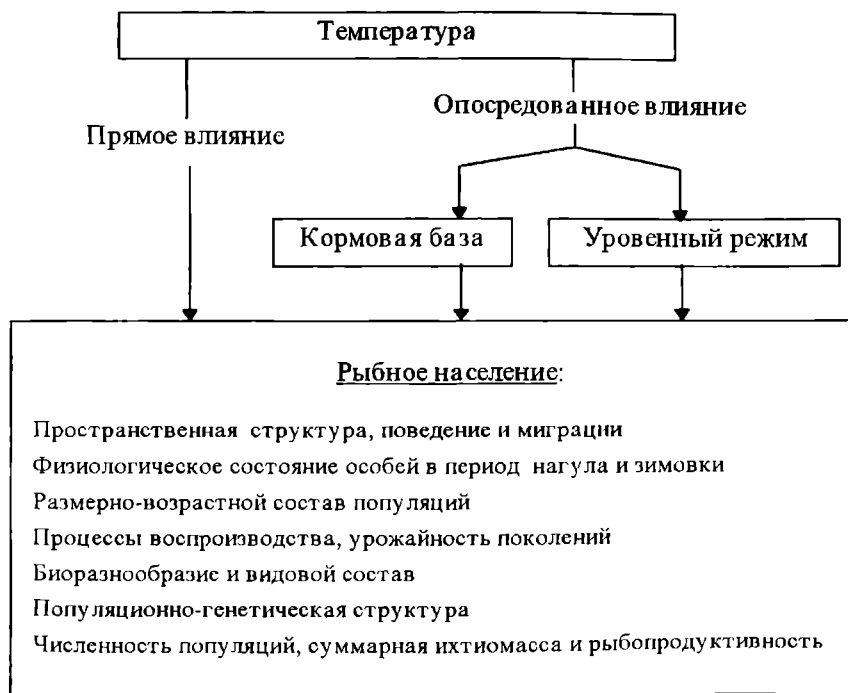


Рис. 31. Влияние температурного фактора на рыбное население водоема (схема)

Воздействие температурного фактора на рыбное население водоема многогранно и охватывает различные уровни организации биоты. Изменения температуры затрагивают пространственную структуру рыбного населения, приводя к перераспределению молоди и

взрослых рыб - смене мест их нагула, зимовки и нереста, формированию зон промысловых концентраций, определению сроков и путей миграций. Значительно влияние температуры на процессы обмена веществ у рыб в нагульный и зимовальный периоды. Как следствие, изменяется физиологическое состояние особей, а вместе с ним - их устойчивость к воздействию абиотических факторов, токсикантов, возбудителей инфекций и паразитарных инвазий, ускоряется или замедляется темп роста рыб, меняются их размерно-весовые характеристики.

Условия размножения, возраст полового созревания, ход процессов гаметогенеза, плодовитость рыб, выживаемость икры, эмбрионов и личинок непосредственно во время оплодотворения и на начальных этапах развития - все это также во многом определяется температурой среды. В итоге образуются высоко- или низкоурожайные поколения тех или иных видов рыб.

Температурный фактор играет важную роль в формировании видовой и популяционно-генетической структуры рыбного населения, регулируя соотношение представителей различных фаунистических комплексов, общий уровень биоразнообразия и конкретный видовой состав ихтиофауны (за счет исчезновения одних видов и их замены другими или перераспределения относительного обилия различных видов). Температура имеет прямое отношение к внутривидовым изменениям, связанным с дифференциальной выживаемостью и репродукцией отдельных морф или генотипов, что в свою очередь ведет к изменению генетического состава популяций.

В конечном итоге, температура в комплексе с другими абиотическими и биотическими факторами вносит свой вклад в общую численность популяций рыб, суммарную ихтиомассу, рыбопродуктивность водосма и, наконец, товарное качество рыбной продукции.

В задачу настоящей работы не входит детальное описание взаимоотношений исследуемого фактора - температуры - и элементов жизненных циклов у основных видов рыб Рыбинского водохранилища. Гораздо важнее, на наш взгляд, в первую очередь обозначить те «узкие места» - зоны возможной реализации температурных требований рыб, которые, с одной стороны, определяют численность популяций и рыбопродуктивность, а с другой - позволяют получить исходный материал для нужд рыбохозяйственного прогноза, как кратковременного, так и долгосрочного.

### 3. Использование термоадаптационных характеристик в целях рыбопромыслового прогнозирования

Как известно, основные промысловые виды Рыбинского водохранилища принадлежат к различным фаунистическим комплексам. Так, ряпушка, корюшка и налим входят в состав арктического пресноводного комплекса. Щука, плотва и окунь являются представителями бореально-равнинного, лещ и синец - понтического пресноводного, а судак - амфибореального фаунистического комплексов (Никольский, 1980). В силу различных требований этих фаунистических группировок к температурным условиям среды, рассматриваемые виды рыб занимают неодинаковое местоположение в пределах их ареалов (Bărganescu, 1989; Lelek, 1987). Например, границы распространения щуки, плотвы и окуня расположены значительно севернее широты Рыбинского водохранилища. Местная популяция леща располагается ближе к северной границе ареала, чем к южной. Синец и судак, напротив, обитают в северных «приграничных» областях их географического распространения на европейской территории.

Приведенные данные следует учитывать при оценке запасов и прогнозе, поскольку, как подчеркивала А.Ф.Карпевич (1992), биопотенция рыб тесно связана с местом популяции в ареале данного вида. Потенциальные возможности роста рыб определяются суммой тепла, получаемой за год (в особенности за период нагула). Кроме того, они зависят от числа и длительности периодов теплового стресса в течение годового жизненного цикла. Так, лещ в возрасте 7 лет на севере ареала (в том числе в Рыбинском водохранилище) получает за год 2.5-3.0 тыс. градусо-дней, дает прирост до 60 г, требуя на прирост одного кг веса около 50 тыс. градусо-дней. При этом данный вид реализует не более 15% потенциальной возможности массонакопления. В то же время южнее (в центральной части ареала) степень реализации достигает 70-80% (Карпевич, 1992).

Имеется множество конкретных примеров, столь же красноречиво свидетельствующих об определяющей роли температурного фактора в процессах нагула, роста и воспроизводства рыб, т.е. при формировании очередных поколений. В эксперименте неоднократно подтверждалась тесная корреляция между температурой и ростовыми показателями (Капитонова, 1979; Brett, 1971; Beittinger, Fitzpatrick, 1979; Elliott, 1981; Jobling, 1981). Аналогичная взаимосвязь прослеживается и в условиях естественных пресноводных водоемов. Так, А.И.Баканов с соавторами (1987), анализируя уровни развития кормовой базы и рост 4-10-леток леща в 35-ти водохранилищах бывшего Советского Союза (в том числе Рыбинском), приходят к выводу, что



рост водных организмов на 70-80% определяется температурным и трофическим факторами, при этом корреляция с температурой особенно высока. Рост плотвы в водохранилищах на 78% определяется совокупностью этих двух факторов. При этом, судя по частным коэффициентами уравнения множественной регрессии, в популяциях плотвы из водохранилищ наибольший вклад в темп роста рыб вносит именно температура (Касьянов и др., 1995). По данным В.Н.Коваля и А.Б.Казанского (1984), корреляция между термическим режимом водоема и рыбопродуктивностью в ряде случаев может достигать величины 0.808-0.853. О наличии зоны температурного оптимума или предельных значений температуры, выше которых рост рыб существенно ограничен, свидетельствуют данные М.Л. Бойцова (1971) и Ю.Б.Вирбицкаса (1988), полученные для популяций леща и плотвы из естественных условий и зон «термального загрязнения».

Рассматривая температурные критерии качества воды для пресноводных рыб, Алабастер и Ллойд (Alabaster, Lloyd, 1982) подчеркивают: необходимо не только выявлять оптимальные температурные условия для рыб в различное время года, но и оценивать максимальные, а также минимальные допустимые температуры, в особенности в период размножения - перед нерестом, во время нереста и последующего эмбрионального развития.

Имеется немало примеров, иллюстрирующих существование корреляции между численностью отдельных поколений и температурными условиями среды. Характерно, что подобная корреляция у различных видов рыб наблюдается лишь при температурах выше определенного уровня, составляющего 14°C для сеголетков плотвы (Broughton, Jones, 1978), разновозрастных особей судака (Willemssen, 1977) и окуня (Le Cren, 1958). Особое значение летние уровни температур имеют на первом, определяющем, году жизни, как это показано на примере молоди судака (Karjalainen et al., 1996).

Оценивая уровенный режим как один из основополагающих факторов для рыбного хозяйства водохранилищ, Л.К.Ильина и Н.А.Гордеев (1980) проанализировали среднемесячные температуры воды в годы с разной урожайностью поколений леща за период с 1950 по 1973 гг. По их данным, в годы с самыми урожайными поколениями наблюдаются и наиболее высокие температуры воды за период с мая по август. Для среднеурожайных лет характерны более низкие температуры в вегетационный период, а низкоурожайные отмечены в годы с холодным летом. В случае очень низкого уровня воды не «спасают» даже высокие летние температуры водных масс - урожайность поколений резко падает. Необходимо подчеркнуть, что

высокоурожайные поколения приходится на годы с самыми высокими весенними температурами (порядка 12°C в мае). Такая ситуация, очевидно, наиболее благоприятна для воспроизводства леща и других фигофильных видов рыб.

Значительный интерес представляют данные о выживании молоди на первом году жизни в зимний период после более или менее успешного нагула в течение предыдущего лета. К сожалению, такой информацией в настоящее время мы не располагаем.

Наиболее продуктивным анализ температурных условий существования вида становится тогда, когда используется комплекс показателей, включающий данные о температурном режиме водоема, границах жизнедеятельности, возможном диапазоне температур нереста и эмбриогенеза рыб (Hokanson, 1977). Даже простое сопоставление оптимальных температур роста (или КИТ) с тем набором температур, с которым «встречаются» личинки, молодь и взрослые особи изучаемого вида в течение сезонного жизненного цикла, может привести к соответствующим выводам и некоторой корректировке рыбохозяйственного прогноза. Например, в условиях Рыбинского водохранилища период активного нагула леща при относительно низких температурах (~15-20°C) весьма непродолжителен - всего 80-100 дней. Поэтому даже незначительные колебания температуры в летнее время могут вызвать заметные изменения ростовых и продукционных показателей данного вида.

Таким образом, представленные экспериментальные и полевые материалы убедительно свидетельствуют о необходимости использования термоадаптационных характеристик рыб и параметров термического режима водоема для целей рыбохозяйственного прогнозирования. Как известно, методы прогноза относительной численности стада рыб Г.В.Никольский (1974) подразделял на 3 группы: 1) прогноз на основании анализа статистики уловов; 2) на основании гидрологических условий водоема; 3) на основании мощности отдельных поколений и соотношения пополнения и остатка. По-видимому, учет *температурного фактора* в прогнозе численности и уловов рыб может быть осуществлен двумя основными путями: 1) *корреляционным* - на базе существующих зависимостей между биологическими характеристиками водоема и его температурным режимом; 2) *синтетическим* - на основании сравнительного анализа температурных оптимумов или границ выживаемости рыб в различные периоды их развития и предполагаемых изменений термики водоема.

При этом ключевыми звеньями сезонного жизненного цикла, на которых должен базироваться рыбохозяйственный прогноз, использующий температурные критерии, по нашему мнению, являются:

1. Репродуктивный период, включающий нерест, эмбриогенез и переход на внешнее питание.
2. Нагульный период, обеспечивающий эффективный рост, питание и подготовку к зимовке.
3. Зимовальный период, в процессе которого рыбы переживают неблагоприятные условия среды.

Какие же температурные показатели могут быть востребованы в качестве исходной информации для рыбохозяйственного прогнозирования?

В качестве исходных для прогноза обычно используются материалы, полученные в ходе *полевых* ихтиологических наблюдений и последующего анализа. Эти данные характеризуют: пространственную структуру, поведение и перемещения рыб; физиологическое состояние особей в периоды нереста, нагула и зимовки; размерно-возрастной, весовой и половой состав популяций; репродуктивные особенности; урожайность поколений; биоразнообразие и видовой состав; принадлежность к разным фаунистическим комплексам; популяционно-генетическую структуру; численность популяций рыб; плотность скоплений (по данным гидроакустических съемок); расчетные величины суммарной ихтиомассы и рыбопродуктивности. Каждая из этих характеристик может содержать температурную компоненту - информацию о термальных условиях во время сбора данных.

Из *экспериментальных* критериев термозкологии, дающих наиболее строгую количественную оценку, в первую очередь, применимы: верхние и нижние летальные температуры; оптимальные и пороговые температуры развития, роста и питания; конечные избираемые температуры рыб. Особое внимание при этом следует уделять сезонно-возрастным и популяционным особенностям применяемых показателей, используя как статические (число и абсолютные значения уровней КИТ), так и динамические (время выбора КИТ, форма переходного процесса) характеристики (Лапкин и др., 1990; Свирский, 1996).

Наряду с биологическими показателями в рыбопромысловом прогнозировании широко применяется ряд *гидрологических* характеристик, дающих интегральное описание термического режима водохранилища. В их числе: начало ледостава; его продолжительность; время очищения ото льда; продолжительность периода, свободного ото льда; средние температуры воды за сезон; среднегодовые температуры воды; температуры поверхностных слоев воды на акватории водохранилища, в прибрежье, а также температуры водной массы; суммарный запас тепла по водохранилищу за период открытой во-

ды; теплозапас за весь год и за каждый отдельный месяц; тепловой сток за период открытой воды и др. Эти гидрологические показатели в совокупности дают полную картину пространственной и временной структуры температурных условий обитания гидробионтов.

Эффективный прогноз невозможен без использования некоторой *дополнительной* информации, касающейся уровня режима, кормовой базы рыб, влияния других биотических и абиотических факторов, а также различных видов антропогенного воздействия на водоем. С нашей точки зрения, наиболее объективным рыбопромысловый прогноз станет только при условии *комплексного* использования полевых и экспериментальных характеристик, гидрологических и дополнительных критериев.

Таким образом, существует широкий круг критериев разного уровня и направленности, которые по отдельности или в сочетании могут быть привлечены для анализа и последующего прогноза. Включение термальных норм жизнедеятельности, в особенности, установленных экспериментально, позволяет внести существенный вклад в теорию и практику гидробиологического прогноза. Приведенные выше данные по сезонно-возрастным и популяционным особенностям термоадаптации пресноводных рыб на сегодняшний день востребованы явно в недостаточной степени. Между тем, помимо оценки промысловых запасов и прогнозирования уловов рыбы, знание закономерностей их ответа на температурные условия среды может быть полезно для решения целого ряда других рыбохозяйственных задач. В их число входят: выращивание рыб в контролируемых температурных условиях, в том числе с использованием градиента температур в зонах теплых сбросных вод; прогнозирование пространственного распределения рыб в природных водоемах для облова рыбных скоплений. Кроме того, возможно установление оптимальных сроков промысловых запретов с учетом реальных температурных условий данного года. Иными словами, вместо жестких календарных дат, основанных только на времени распаления льда, могут быть разработаны гибкие критерии, отражающие реальный заход производителей рыб на нерестилища в зависимости от температуры воды.

Знание закономерностей приспособления водных организмов к температурному фактору среды, выявленных в ходе полевых и экспериментальных исследований, позволяет определять как термоадаптационный потенциал рыб, так и особенности использования гидробионтами термального ресурса водохранилищ. *Термоадаптационный потенциал* рассматривается нами как наследственно обусловленная степень сопротивления особи, популяции или вида вариациям тем-

пературного фактора среды и успешное выживание в пространственно-временном градиенте температур. В то же время, вполне правомочно расценивать взаимодействие рыб и других гидробионтов с температурными условиями обитания по аналогии с их отношением к традиционным экологическим ресурсам, например, трофическим (Magnuson et al., 1979). В частности, некоторый объем водных масс с определенной температурой и термическим режимом (в пределах всего водохранилища или его отдельной части) может быть рассмотрен в качестве *термального ресурса*, определяющего реализацию биопродукционных возможностей рыбного населения данного водоема.

\* \* \*

В целом, температурные условия Рыбинского водохранилища можно считать вполне удовлетворительными для большинства основных промысловых видов рыб (леща, синца, плотвы, судака, щуки). В ряде случаев (холодный нерестовый период, низкие средние температуры воды в летний сезон, продолжительная зимовка) рыбы сталкиваются с весьма неблагоприятными температурными условиями, затрудняющими полную реализацию их термоадаптационных возможностей. Тем не менее, за счет высокого адаптивного потенциала по отношению к температурному фактору, они поддерживают достаточно высокую среднюю численность, а в годы с благоприятными климатическими условиями периодически появляются высокоурожайные поколения указанных видов рыб.

Ввиду отсутствия экономических и технических возможностей для проведения широкомасштабных мероприятий по увеличению численности и улучшению условий воспроизводства рыб в водоеме, в настоящее время возрастает роль оценки рыбных запасов и рыбохозяйственного прогноза. К сожалению, термоадаптационные характеристики (в особенности, экспериментальные) при составлении прогноза используются в недостаточной степени. В связи с этим предлагается:

1. При оценке запасов рыб и рыбохозяйственном прогнозе в Рыбинском и других водохранилищах Верхней Волги шире применять данные, характеризующие температурные требования основных промысловых видов рыб.
2. Ввиду определяющей роли температурного фактора для существования гидробионтов необходима разработка системы температурных критериев жизнедеятельности пресноводных гидробионтов. Использование этих критериев целесообразно не только в гидробиологическом прогнозировании, но и в комплексных исследованиях закономерностей функционирования водных экосистем.

## СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СУДАКА *Stizostedion lucioperca* (L.) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

А.С. Стрельников

С приходом в рыбное хозяйство новых коммерческих отношений резко усилилось давление промысла на ценные виды рыб, в том числе и на популяцию судака Рыбинского водохранилища. Необходимо подчеркнуть, что данная популяция судака является одной из самых многочисленных в пресноводных водоемах Северо-Запада европейской части России, уступая по численности и уловам только популяции судака Ладожского озера. В 1988 г. его уловы составили: в Ладожском озере 730 т, в Онежском - 35, в оз.Ильмень - 208, в Псковско-Чудском водоеме - 169, в оз.Белом - 181, в Кубенском озере - 26 т (Шимановская, Танасийчук, 1989). В Рыбинском водохранилище улов судака в 1988 г. был равен 280 т. В целом, за период с 1989 по 1994 гг. уловы судака в этом водоеме колебались от 189.5 до 396.9 т. Таким образом, становится очевидным, что поддержание численности популяции судака Рыбинского водохранилища на высоком уровне является весьма актуальной задачей.

Проведенные нами исследования процессов формирования популяций судака в различных водохранилищах показали, что в предыдущее десятилетие возрастная структура его популяций в водохранилищах Волги и Дона отличалась относительной стабильностью (Стрельников и др., 1984). Это, по-видимому, связано с меньшей зависимостью условий размножения судака от уровня режима по сравнению с другими видами рыб. Пополнение его стад в большинстве водохранилищ происходило без резких колебаний численности. Более того, по мере резкого увеличения численности тюльки в южных водохранилищах и корюшки в северных, численность судака стала повсеместно повышаться.

При создании водохранилищ, обычно уже в первое десятилетие, численность судака значительно возрастает. Например, в Рыбинском водохранилище, по данным В.В.Барсукова (1959) и А.А.Остроумова (1959), наиболее многочисленное поколение судака было отмечено в 1946 г., т.е. через пять лет после образования водоема.

Изучению экологии судака Рыбинского водохранилища посвящено сравнительно небольшое число публикаций. После уже упомянутых статей В.В.Барсукова и А.А.Остроумова, обобщающих работ по

не появилось. Накопленная к настоящему времени многолетняя информация по основным характеристикам стада судака Рыбинского водохранилища позволяет более подробно рассмотреть рост и динамику численности поколений судака, связать изменчивость этих показателей с некоторыми экологическими факторами.

Роль хищных рыб во всех водных экосистемах, в том числе и водохранилищах, весьма велика. Хищные рыбы являются важным стабилизирующим звеном ихтиоценозов. Они контролируют не только численность других видов рыб, но и свою собственную (Попова, 1979). Вместе с тем, водохранилища являются далеко не идеальной средой для обитания некоторых хищных рыб. Неустойчивое состояние литоральной зоны водохранилищ, являющееся результатом как естественных гидрологических процессов, так и регулирования уровня воды, обычно приводит к снижению численности хищных рыб, обитающих в этой зоне. Например, после кратковременной вспышки численности щуки во многих водохранилищах, ее уловы через 10-15 лет, а иногда и раньше, резко снижаются. Пелагические массовые хищники, такие как судак и окунь, напротив, напши благоприятные условия для своего существования, и роль этих видов в экосистемах водохранилищ постоянно возрастает. Однако, если окунь фактически представляет интерес только для любительского рыболовства, то судак является одним из ценнейших объектов промысла в волжских водохранилищах и находится под пристальным вниманием как исследователей - ихтиологов, так и промысловиков, ведущих его отлов. В Рыбинском водохранилище роль судака как промыслового вида весьма велика - его уловы составляют от 11 до 20% общего вылова рыбы в водоеме. Поэтому изучение изменений, происходящих в популяции судака, представляет как научный, так и практический интерес, в связи с чем и был проведен анализ изменений, произошедших в росте и динамике численности поколений судака, а также в объемах его промыслового изъятия за последние 25 лет.

### 1. Многолетняя динамика линейно-весового роста

В первые годы существования Рыбинского водохранилища (1941-1945) линейный рост судака был довольно интенсивным и практически не отличался от роста судака средней Волги (Барсуков, 1959). Однако начиная с 1954 г. (табл. 25) темп его роста несколько снизился.

Таблица 25

Темп линейного роста судака в различных водохранилищах, мм  
(данные наблюдений)

Водо- хранилище, год	Возраст, годы										Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Рыбинское											Барсуков,
1945	117	225	310	384	448	503	538	563	577	—	1959
1954	110	202	272	321	363	405	437	461	481	—	»
1968	—	221	262	343	392	438	510	550	574	644	Наши данные
1979-1981	160	230	263	338	369	432	474	538	569	616	Стрельни- ков и др., 1984
1981-1988	—	—	300	355	399	464	507	547	584	623	Наши данные
Горьковс- кое	—	—	375	414	473	504	564	612	657	728	Кожевни- ков и др., 1979
Волго- градское	—	—	375	414	473	504	564	612	657	728	Небольси- на, 1976
1976	137	223	342	382	439	491	552	614	663	675	Тюняков, 1967
Цимлянское	162	273	364	436	482	512	562	647	700	730	Ерещенко, Исмуха- нов, 1975
1965	162	273	364	436	482	512	562	647	700	730	
Бухтар- минское	149	226	316	440	544	576	—	—	—	—	
1974	149	226	316	440	544	576	—	—	—	—	

По мнению В.В. Барсукова (1959), это произошло в результате появления в Рыбинском водохранилище в 1946 г., исключительно мощного поколения судака. А.А.Остроумов (1959) полагал, что снижение темпа роста судака в эти годы связано также с некоторым уменьшением обилия пищи, что, в свою очередь, было вызвано одновременным появлением многочисленных поколений других видов рыб, в том числе хищных, например щуки и налима. Некоторое снижение темпа роста судака в этот период носило временный характер, так как не повлекло за собой распространения каннибализма и изменений в сроках созревания молодых особей (Остроумов, 1959). Этот прогноз полностью подтвердился - через несколько лет темп линейного роста судака значительно увеличился. Однако, достигнув в пе-



риод 1954-1956 гг. максимальных значений (около 800 г), годовые уловы судака уже никогда не были столь велики. Поэтому полностью отрицать возможность влияния мощного судака 1946 г. на рост и численность последующих поколений, вероятно, не следует. Кроме того, в начале 60-х годов произошли значительные изменения в кормовой базе судака: корюшка, проникшая в водоем из Белого озера, стала массовым видом и одним из основных объектов питания судака.

Данный промежуток времени многими исследователями оценивается как период относительной стабилизации ихтиофауны Рыбинского водохранилища - именно тогда перестали регистрироваться резкие колебания численности основных видов рыб (Гордеев, Ильина, 1977; Поддубный, 1971). В этот период темп линейного роста судака в Рыбинском водохранилище несколько увеличился (табл. 25), однако высоких первоначальных показателей 1945 г. так и не достиг. В последние годы, несмотря на некоторое ускорение, темп роста судака все же остался более низким, чем в период заполнения водохранилища. При сравнении данного показателя у судака из Рыбинского и других водохранилищ (табл. 25) оказалось, что в Рыбинском он растет несколько медленнее, чем в Горьковском, Волгоградском, Цимлянском и Бухтарминском. Однако здесь, вероятно, сказывается также влияние климатических факторов.

Необходимо отметить, что быстрый рост первых поколений судака обусловлен прежде всего обильной кормовой базой и отсутствием сильной конкуренции с другими хищниками. Такие явления известны не только для водохранилищ, но и для озерных экосистем, где был акклиматизирован судак, например оз.Балхаш и Алакольской системы озер в Казахстане (Стрельников, Диканский, 1975), а также озер Белоруссии (Кириленко, 1992). Эти работы показывают, что максимальный темп роста первых поколений судака после наступившей стабилизации не был достигнут последующими поколениями даже несмотря на улучшение кормовой базы. Вероятно, это связано с процессами саморегуляции численности и роста не только популяции судака, но и других видов рыб, входящих в состав нового ихтиоценоза.

Если линейный рост судака в Рыбинском водохранилище в последние годы не претерпевает значительных изменений, то в весовом росте такие колебания имеют место. Анализ динамики весового роста одновозрастных особей судака в период с 1967 по 1981 гг. показал, что возрастные группы от 5 до 7 лет (рис. 32 б) в наименьшей степени подвержены колебаниям весового роста. В то же время, весо-

вой рост младших (2-4 года) и старших (8-11 лет) возрастных групп испытывает значительные колебания (рис. 32 а, в, г).

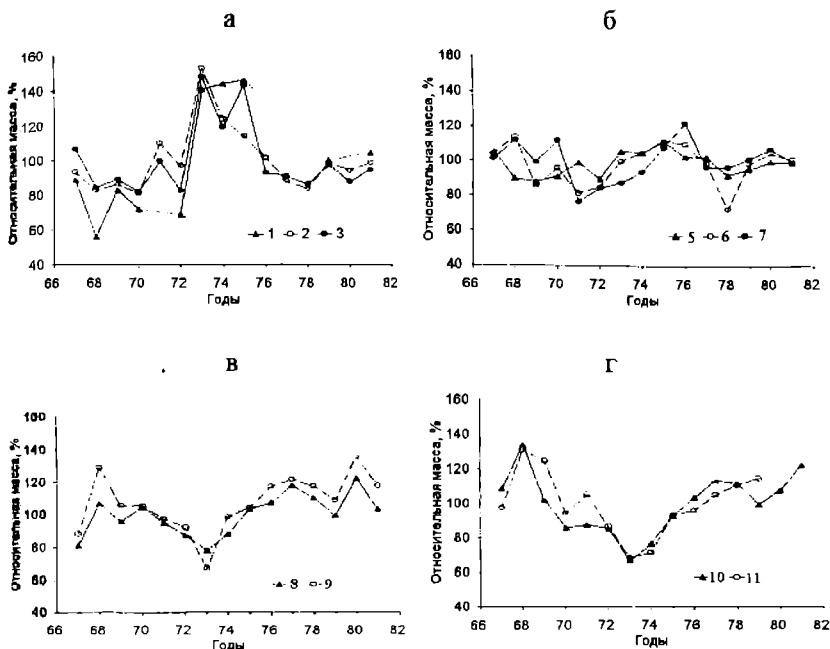


Рис. 32. Весовой рост судака Рыбинского водохранилища в различные годы (в % от многолетних средних значений массы тела одновозрастных особей). Возрастные группы: а - 1-3 года, б - 5-7 лет, в - 8-9 лет, г - 10-11 лет. Цифры на графиках (2-11) - возраст группы, лет

Прежде всего, это обусловлено изменениями кормовой базы. Например, резкое снижение навесок особей судака в 1972-1973 гг. можно объяснить массовой гибелью одного из основных его кормовых объектов - корюшки, и особенно ее старших возрастных групп в связи с резким повышением температуры воды летом 1972 г. Следует подчеркнуть, что гибель корюшки в эти годы была отмечена во многих водоемах Северо-Запада европейской части СССР, что привело к снижению ее запасов в период 1973-1975 гг. (Кудерский, Федорова, 1977).

Исследованиями М.Н.Ивановой и В.В.Лапкина (1982) было показано, что для годовиков корюшки верхняя летальная температура составляет 28-29 °С, а для 2-х и 3-х-летних особей - 26-27 °С. Этими же авторами отмечено, что уже при 24°С корюшка прекращает питание, и быстро теряет полостной жир. Между тем, в некоторые годы корюшка составляет в пище судака до 30%, что свидетельствует о существенной значимости этого вида в его питании (Иванова, 1968).

## 2. Динамика численности популяции

Основными объектами питания судака являются окунь, ерш, корюшка и плотва (Иванова, 1968). По нашим наблюдениям, в последние годы в питании старших возрастных групп судака немаловажное значение приобретает также синец, численность которого в 1984-1994 гг. увеличилась более чем в два раза. Высокая численность судака в Рыбинском водохранилище поддерживается за счет благоприятных условий воспроизводства как данного вида, так и основных объектов его питания.

В период с 1982 по 1994 гг. наиболее высокая численность молоди судака наблюдалась в 1984, 1987 и 1989 гг., в последующие же годы она заметно снизилась (рис. 33). Численность молоди окуня также колеблется, однако в среднем один раз в два года она бывает весьма высокой (рис. 34). Условия воспроизводства корюшки в этот период были оптимальными, благодаря чему численность ее постоянно растет, что особенно заметно в последние годы (рис. 35).

Таким образом, для увеличения численности популяции судака в Рыбинском водохранилище, казалось бы, имеются все предпосылки, однако существуют и отрицательно влияющие на численность судака объективные факторы, которые будут рассмотрены ниже.

Анализ динамики численности поколений судака в период с 1962 по 1986 гг. показал, что за это время 8 поколений имели высокую численность, 9 - среднюю и 8 - были малочисленными (рис. 36). Следовательно, в среднем один раз в три года появляется высокочисленное поколение. Учитывая, что стадо судака в водохранилище состоит из большого числа возрастных групп (встречаются особи в возрасте до 19 лет), а в уловах, как правило, широко представлены особи смежных поколений, можно охарактеризовать состояние популяции судака в рассматриваемый период как устойчивое по численности и способное в течение длительного времени обеспечивать стабильные и высокие уловы.

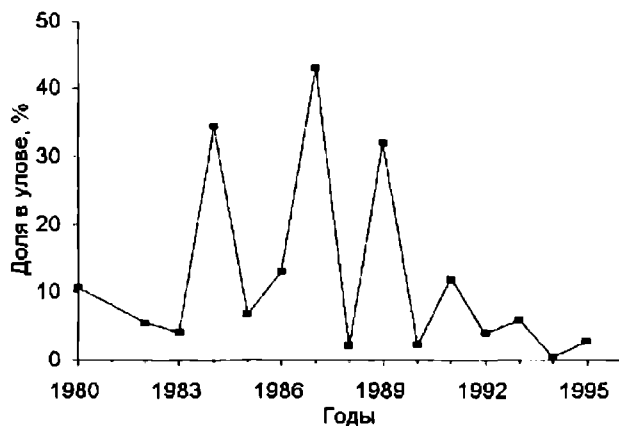


Рис. 33. Динамика численности молоди судака (%) по отношению к общему количеству молоди, пойманной мальковым тралом

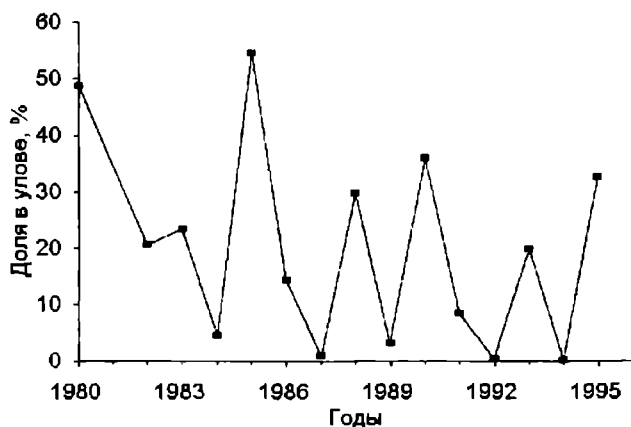


Рис. 34. Динамика численности молоди окуня (%) по отношению к общему количеству молоди, пойманной мальковым тралом

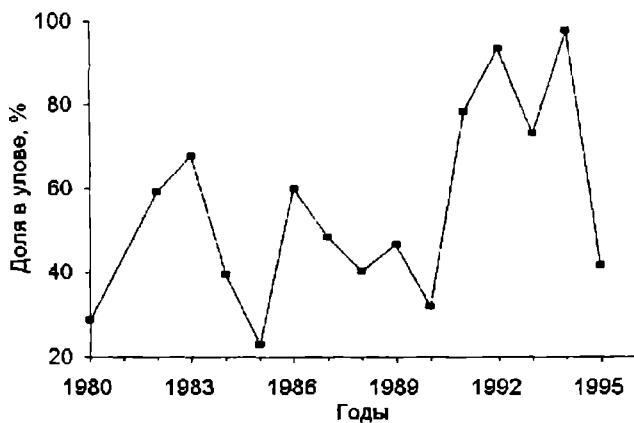


Рис. 35. Динамика численности молоди корюшки (%) по отношению к общему количеству молоди, пойманной мальковым тралом

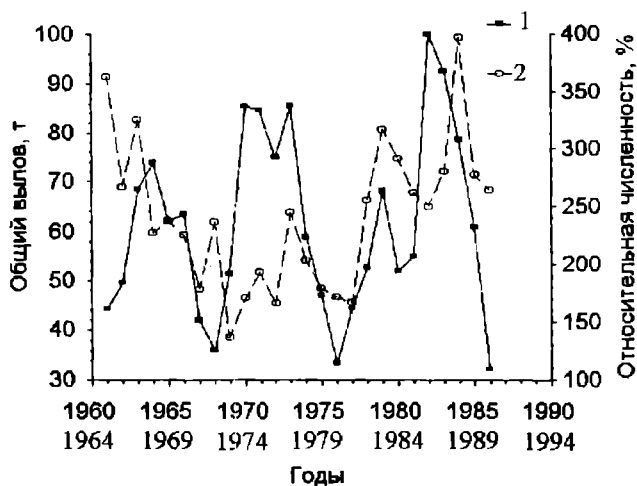


Рис. 36. Численность поколений (1) судака и его промысловые уловы (2) в % от максимальных показателей. Годы: первая строка - годы рождения поколений, вторая - годы промыслового изъятия

### 3. Динамика уловов

Колебания уловов судака смещены по отношению к соответствующим изменениям численности поколений на 4 года (рис. 36) - к этому возрасту в промысел вступает от 30 до 40% популяции. Отметим, что далеко не во все годы кривая уловов точно отражает колебания численности поколений судака, хотя в основном она и соответствует им. Возможны две причины подобного расхождения. Во-первых, это специфика добычи судака и, во-вторых, некоторое несоответствие фактического улова и статистики вылова. Однако, если для аргументации первого утверждения имеется значительный фактический материал, то второе, при всей его очевидности, вряд ли может быть аргументировано столь же убедительно.

Остановимся на некоторых аспектах добычи судака в Рыбинском водохранилище. Уловы этого вида после достижения максимума в 853 т (1955 г.) стали медленно уменьшаться, затем после падения до 137 т в 1974 г. началось их постепенное увеличение. Средний улов в период с 1955 по 1965 гг. составил 542 т, с 1966 по 1976 гг. - 232, с 1977 по 1987 гг. - 227 и в период с 1988 по 1992 гг. - 311 т.

Колебания численности судака и его уловов связаны со многими причинами и, прежде всего, с широкомасштабными экологическими процессами, происходящими в ихтиоценозе. Естественно, что на первом этапе формирования ихтиофауны в водохранилище популяции судака и других видов рыб попали в уникальные условия существования, что и привело к всплеске численности этого вида. Затем наступил период стабилизации, во время которого иногда происходили существенные изменения в кормовой базе судака, например, связанные с гибелью корюшки в 1972-1973 гг. В то же время значительно увеличилась численность и других хищных рыб - окуня, налима, щуки, что не могло не отразиться на численности судака.

Начиная с 1980 г. значительно усилились процессы эвтрофирования и загрязнения Рыбинского водохранилища (Романенко, 1984; Фисров, 1990). В этот период начались весьма значительные структурные изменения в ихтиоценозе. С одной стороны, увеличение кормности водоема (Ривьер, Баканов, 1984) способствовало увеличению численности рыб, в первую очередь, планктофагов. С другой стороны, возрастающее загрязнение водохранилища, в том числе и участвовавшие сбросы промышленных и сточных вод г. Череповца, ухудшали условия существования донных рыб, в первую очередь, леща и налима, численность которых в последние годы снизилась (Володин, Распопова, 1994; Малинин, Стрельников, 1990). По данным гидроакустических съемок, начиная с 1984 г. на фоне снижения биомассы донных рыб в водоеме значительно выросла суммарная био-

масса представителей пелагического комплекса (Экологические факторы ..., 1993). В некоторой степени эти процессы отражаются и в динамике уловов рыбы в Рыбинском водохранилище. Например, уловы сига с 1980 г. по 1991 г. возросли с 286 до 716 т, чехони с 1981 по 1992 гг. - с 10 до 60 т. В этот же период значительно увеличилась численность ряпушки, корюшки и окуня - видов, практически не охваченных промыслом.

Таким образом, изменение условий существования рыбного населения Рыбинского водохранилища, вызванное в основном антропогенными факторами, определило более благоприятные условия для рыб пелагического комплекса, в том числе и судака, чем и объясняется некоторый рост его численности и уловов в период 1989-1992 гг.

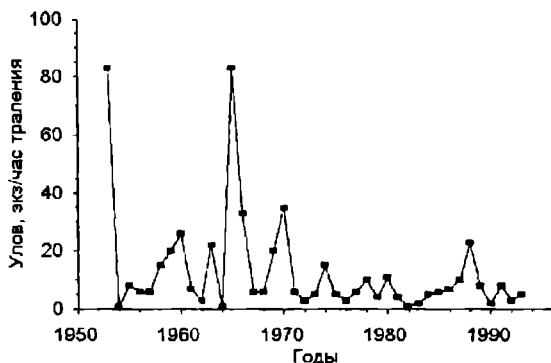


Рис. 37. Многолетняя динамика уловов судака экспериментальным донным тралом

В некоторой степени изменения в динамике численности судака, произошедшие с 1953 по 1993 г. (рис. 37), подтверждаются и 40-летними данными по его уловам экспериментальным тралом в стандартных научно-исследовательских рейсах, которые обычно проводятся в первой половине сентября по определенной сетке станций. Наиболее высокими эти уловы были в 1954 г., когда за 1 час траления вылавливалось более 80 особей. В последующие 10 лет уловы заметно снизились, не превышая 20-25 экз. Затем в 1965 и 1970 гг. уловы судака снова возросли, составив соответственно 80 и 30 особей за 1 час траления. В последующий период они уменьшились до 15-25, а в отдельные годы - до 3-5 экз. В 1988 и 1989 гг., численность

судака вновь увеличилась, и уловы за 1 час траления несколько возросли (рис. 37).

Специфика промысла судака в Рыбинском водохранилище заключается в том, что основная часть годового улова (около 60%) вылавливается в зимний период и ранней весной (табл. 26). Максимальный вылов приходится на декабрь и январь, однако уловы остаются достаточно высокими в феврале, марте и апреле. В летние месяцы доля судака не превышает 5-10% от общего улова. Поскольку максимум вылова приходится на начало зимы, многое зависит от погодных условий, прочности ледового покрова и колебаний температуры. Недолов судака в конце ноября и декабре обычно отражается на общем объеме его годового вылова. Именно поэтому промысловое изъятие из некоторых мощных поколений судака оказывается относительно малым и, напротив, при благоприятных погодных условиях давление промысла на средние по численности поколения может быть весьма значительным.

Таблица 26

Уловы судака в % от общего вылова рыбы  
(Брейтовский рыбзавод)

Год	Январь	Февраль	Март	Апрель	Декабрь
1989	38.3	26.0	41.8	8.8	65.1
1991	47.0	18.3	34.6	10.3	75.7
1992	47.8	13.9	17.3	9.4	65.3
1993	26.1	7.6	14.8	6.4	58.5
1994	36.6	10.1	11.2	3.1	—

Приведенная информация, казалось бы, должна свидетельствовать о том, что экологических причин для снижения численности и, соответственно, уловов судака в Рыбинском водохранилище в настоящее время не существует. Однако, начиная с 1993 г., одновременно с резким ростом цен на судака его уловы стали снижаться. Так, в 1992 г. улов составил 340 т, в 1993 г. - 208, в 1994 г. - 190 т, а в 1995 г. выловлено всего 147 т. Данные по уловам в зимний период (табл. 26) свидетельствуют об уменьшении количества судака, сдаваемого на заготовительные пункты. Становится очевидным, что значительная часть вылавливаемого судака (по нашим расчетам от 15 до 20%) не учитывается статистикой уловов. Кроме того, усиление неофициального лова судака, особенно в последней декаде апреля и



начале мая, во время нерестовых миграций, может серьезно подорвать численность этого ценного объекта промысла.

Необходимо отметить, что в последние годы в уловах резко снижается и численность молоди судака (рис. 33). Так, в 1991 г. в уловах малькового трала за 5 мин она составляла 12% от общего количества молоди, в 1992 г. - 4, в 1993 - 6, а в 1994 г. - только 0.5%. Между тем, в урожайные годы (1984, 1987, 1989) доля молоди колебалась от 32 до 40%. Вполне вероятно, что снижение численности молоди судака в 1992-1995 гг. является первым важным симптомом возможного снижения численности данного вида. Это действительно может произойти в том случае, если не будут приняты соответствующие меры по регламентации объема вылова судака, строгому соблюдению сроков нерестового запрета и охране его нерестилищ.

Еще одной причиной уменьшения численности пополнения судака может быть сокращение его нерестовых площадей. Как отмечает ихтиолог Череповецкой инспекции рыбоохраны З.А.Распопова, судак уже более десяти лет не появляется в Новинском заливе, хотя в 1970-е годы он заходил сюда на нерест в больших количествах. Существенно ограничен подход судака на нерестилища в устье р.Суда. В настоящее время участки нереста данного вида сокращаются и отодвигаются вглубь водохранилища.

Начиная с 1990 г. в структуре промысловых уловов судака прослеживается тенденция к снижению численности старших возрастных групп 10-12 лет. Если в прежние годы доля этих групп в уловах составляла до 9-10%, то в 1992-1993 гг. она снизилась до 6.3%. В этот же период доля особей в возрасте 5-9 лет возросла до 90%, тогда как в 1984-1985 гг. она не превышала 59-62%. Крупные особи судака в возрасте 18-19 лет в последние годы встречаются единично, что также является свидетельством высокой интенсивности добычи этого вида.

Следует отметить, что в зимних уловах на Волжском плесе Рыбинского водохранилища 1996 г. в значительной степени преобладали особи судака в возрасте 4-5 лет (табл. 27).

Представленные данные свидетельствуют о вступлении в промысел поколений судака 1990 и 1991 гг. рождения. При этом особи судака весьма урожайного поколения 1991 г. составили в улове около 40%. Примечательно снижение численности более старших возрастных групп. Однако в связи с незначительным объемом собранного материала (86 экз) делать окончательные выводы об изменениях возрастной структуры судака в 1996 г. преждевременно.

Таблица 27

**Возрастная структура промысловых уловов судака  
в Волжском плесе, 1996 г.**

Возраст, годы	Показатель		
	Длина, мм	Вес, г	Доля возрастной группы, %
3+	290	461	3.4
4+	365	642	40.9
5+	395	837	22.8
6+	418	1006	3.5
7+	441	1258	6.9
8+	502	1856	5.6
9+	—	—	—
10+	613	3800	5.6
11+	663	4516	3.4
12+	680	5150	3.4
13+	710	6700	1.1
14+	750	7000	1.1
15+	752	7075	2.3

**4. Состояние и стратегия охраны популяции судака  
Рыбинского водохранилища**

Как показывают исследования последних лет, популяция судака в Рыбинском водохранилище, казалось бы, находится в относительно благополучном состоянии. Об этом свидетельствуют удовлетворительное физиологическое состояние и высокая упитанность большинства взрослых особей, достаточная обеспеченность кормом и наличие сложной возрастной структуры. Тем не менее, в популяции появились первые симптомы перелома. Изменение селективности и интенсивности промысла судака привело к сдвигам в возрастной структуре промзапаса, к неравномерному облову популяции, ориентированному на многочисленных особей средних возрастных групп.

Необходимо подчеркнуть, что каждой крупной популяции рыб для поддержания высокой численности требуются наличие резерва производителей, достаточные площади нерестилищ и высокая обеспеченность пищей личинок и взрослых особей. Падение численности производителей ниже определенного порога может привести к недостаточному воспроизводству стада. Помимо этого, молодь судака при переходе на хищное питание в ряде случаев сталкивается с несо-

ответствием биологических потребностей появляющихся личинок и условий среды, в том числе с отсутствием оптимальных температур и недостаточным обилием корма (окуня и корюшки). Существенная разнокачественность молоди судака в Рыбинском водохранилище, обусловленная неравномерностью перехода на хищное питание, неоднократно подчеркивалась ранее (Иванова, 1968; Стрельникова, 1987).

В некоторые годы наблюдалось резкое снижение (до 20%) доли молоди судака, переходящей к сентябрю на активное хищное питание. Вполне очевидно, что смертности молоди судака, не перешедшей на хищное питание до ледостава, должна быть весьма высокой. Численность того или иного годового класса судака зависит от многих причин, в частности, от количества отложенной икры, качества нерестилищ, скорости сноса молоди в открытую часть водохранилища, совпадения сроков появления молоди окуня и корюшки и массового перехода молоди судака на хищное питание.

Симптомы перелова, которые были обнаружены при изучении состояния популяции судака, свидетельствуют о начале процесса снижения численности его популяции. Сокращение доли молоди судака в уловах малькового трала служит доказательством уменьшения воспроизводительной способности стада и может привести к общему падению численности популяции в ближайшие 3-4 года. В то же время, поскольку переход популяции судака с высокого уровня численности на более низкий является достаточно медленным процессом, то своевременное принятие мер по стабилизации численности популяции позволит улучшить ситуацию.

\* \* \*

Таким образом, на фоне довольно благоприятной общей экологической обстановки (в период 1990-1995 гг.) в Рыбинском водохранилище имеет место падение численности и промысловых уловов судака. Характерно, что это происходит несмотря на высокую обеспеченность нерестилищами, а также расширение кормовой базы судака, включающей корюшку, сига и другие пелагические виды рыб. Большую обеспокоенность вызывает и заметное снижение доли молоди судака в уловах малькового трала в последние годы.

Основными причинами наблюдаемых процессов могут являться чрезмерно интенсивный промысел, связанный с ажиотажным спросом на судака, а также резко усилившийся браконьерский вылов производителей на нерестилищах и подходах к ним.

Уменьшение численности судака и его воспроизводительной способности уже в ближайшие годы может привести к катастрофическо-

му снижению его запасов. Поэтому для сохранения популяции судака и других ценных видов рыб Рыбинского водохранилища необходима срочная разработка новых «Правил рыболовства», направленных на охрану нерестовых угодий и регулицию промысла в условиях его коммерциализации. С нашей точки зрения, наиболее действенными могут быть следующие меры:

1. Жесткое лимитирование вылова судака не по водоему в целом, а по каждому крупному рыбопромысловому участку в отдельности.
2. Установление особого режима контроля и охраны нерестилищ судака, расположенных в прибрежных районах водохранилища, а также в реках (Юхоть, Ухра, Согожа, Суда) и их устьевых пространствах, являющихся основными нерестовыми угодьями судака, на период с 10 апреля по 1 июня.
3. Прекращение отлова малоценных видов рыб в запретный период в связи с тем, что в это время идет также массовый вылов судака и щуки.
4. Увеличение штрафов за выловленных в весеннее время производителей судака и других ценных рыб.

Выполнение данных рекомендаций и одновременное проведение дополнительных научных исследований по изучению состояния популяций ценных хищных видов рыб, и в особенности судака, позволит не только приостановить уже начавшийся варварский разгром их стад во внутренних водоемах, но и восстановить численность.

## Глава 6

# **ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (L.) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

*А.Н. Касьянов, Ю.Г. Изюмов*

Плотва составляет ядро ихтиоценозов в большинстве волжских водохранилищ. Поэтому данный вид служит удобным объектом для изучения природных изменений, происходящих в экосистемах водоемов, а также для выявления неблагоприятных антропогенных воздействий. Настоящая глава подводит итоги многолетних (с 1976 по 1997 гг.) исследований морфологической изменчивости, популяционной структуры, роста и питания плотвы Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

Постоянные наблюдения за плотвой проводились вблизи п.Борок (рис. 38) на пяти прибрежных (залив Плесо, Красный ручей, ручей Норский, р.Шумаровка, устье р.Сутка) и двух глубоководных (Шумаровский полигон и Мишкино болото) станциях. Пятнадцатилетний промежуток времени представлен тремя периодами: 1976-1981 (I), 1985-1989 (II) и 1993-1997 гг. (III).



Рис. 38. Схема расположения станций лова плотвы. 1-5 - прибрежные станции (1 - р. Шумаровка, 2 - устье р.Сутка, 3 - залив Плесо, 4 - Красный ручей, 5 - ручей Норский), 6 и 7 - глубоководные станции (6 - Мишкино болото, 7 - Шумаровский полигон)

# 1. Морфологическая изменчивость

Анализ обобщенных выборок взрослой плотвы, собранных в разные периоды, показывает, что в последние годы наблюдается достоверное увеличение общего числа позвонков ( $V_t$ ), количества позвонков в туловищном отделе позвоночника ( $V_a$ ), повышение частоты встречаемости позвонковых фенотипов 17-3-15, 17-2-16, 16-3-16, а также уменьшение частоты фенотипа 16-3-15 (табл. 28).

Таблица 28

## Частоты фенотипов и средние значения числа позвонков в отделах позвоночника

Период	1976 - 1981	1985 - 1989		1994 - 1995	
Фенотипы	взрослые	сеголетки	взрослые	сеголетки	взрослые
17-3-15	0.066	0.125	0.086	0.119	0.107
17-2-15	0.090	0.107	0.077	0.198	0.113
17-2-16	0.060	0.063	0.048	0.035	0.097
16-3-16	0.108	0.107	0.093	0.031	0.133
16-3-15	0.406	0.321	0.430	0.238	0.357
17-3-14	0.023	0.018	0.035	0.132	0.038
16-3-14	0.055	0.027	0.042	0.093	0.043
Сумма частот 7-ми фенотипов	0.808	0.768	0.811	0.846	0.888
Прочие фенотипы	0.192	0.232	0.189	0.154	0.112
$\Gamma$	I - II <u>0.897</u>		I - III <u>0.986</u>		II - III <u>0.985</u>
Средние значения					
$V_a$	16.18 ± 0.013	16.28 ± 0.056	16.22 ± 0.017	16.65 ± 0.036	16.33 ± 0.021
$t_{st}$	I - II 1.90		I - III 6.00		II - III 4.07
$V_i$	2.84 ± 0.013	2.74 ± 0.050	2.84 ± 0.014	2.70 ± 0.035	2.79 ± 0.019
$V_c$	15.13 ± 0.014	15.20 ± 0.054	15.11 ± 0.016	14.81 ± 0.042	15.20 ± 0.022
$V_t$	41.15 ± 0.016	41.23 ± 0.059	41.13 ± 0.019	41.05 ± 0.044	41.32 ± 0.024
$t_{st}$	I - II 0.97		I - III 2.41		II - III 2.90
$n$	1717	112	1189	227	693

Примечание. Здесь и в следующих таблицах данной главы:  $\Gamma$  - показатель сходства Животовского;  $t_{st}$  - критерий Стьюдента;  $n$  - число рыб;  $\pm$  - ошибка средней; подчеркнуты значения показателя сходства Животовского, отличные от 1 по критерию  $\Gamma$  и значения  $t_{st}$ , превышающие стандартные.

Выборки плотвы последних лет отличаются и по величине показателя сходства популяций г. Кроме того, в настоящее время на долю 7 основных позвоночных фенотипов приходится 89% изменчивости всех встречающихся фенотипов в отличие от предыдущих периодов (I - 80%, II - 81%). Характерно, что в ходе 19-летних исследований плотвы Кременгучтского водохранилища также было обнаружено увеличение числа позвонков (Подобайло, 1993).

Таблица 29

**Частоты фенотипов и средние значения числа позвонков в отделах позвоночника у плотвы из прибрежных и глубоководных станций в разные годы**

Фено-тип	П р и б р е ж н ы е с т а н ц и и						Глубоководная станция	
	Шумаровка		Норское		Плесо		Шумаровский полигон	
	1979	1995	1979	1995	1979	1995	1979	1994
17-3-15	0.080	0.064	0.025	0.100	0.131	0.113	0.063	0.082
17-2-15	0.060	0.064	0.150	0.067	0.095	0.154	0.094	0.082
17-2-16	0.080	0.147	0.000	0.067	0.036	0.098	0.031	0.164
16-3-16	0.106	0.100	0.100	0.183	0.095	0.127	0.063	0.148
16-3-15	0.400	0.489	0.325	0.367	0.369	0.282	0.469	0.361
Средние значения								
V <sub>a</sub>	16.20 ± 0.071	16.31 ± 0.069	16.08 ± 0.088	16.17 ± 0.068	16.23 ± 0.059	16.41 ± 0.059	16.13 ± 0.098	16.34 ± 0.081
t <sub>st</sub>	не значим		не значим		не значим		2.14	
V <sub>i</sub>	2.89 ± 0.084	2.74 ± 0.067	2.79 ± 0.101	2.88 ± 0.059	2.88 ± 0.060	2.76 ± 0.062	3.00 ± 0.101	2.71 ± 0.061
t <sub>st</sub>	не значим		не значим		не значим		2.48	
V <sub>c</sub>	15.18 ± 0.086	15.24 ± 0.069	15.00 ± 0.099	15.29 ± 0.077	15.19 ± 0.060	15.14 ± 0.076	15.03 ± 0.084	15.35 ± 0.070
t <sub>st</sub>	не значим		2.32		не значим		2.94	
V <sub>t</sub>	41.28 ± 0.092	41.30 ± 0.077	40.88 ± 0.103	41.33 ± 0.084	41.30 ± 0.070	41.32 ± 0.084	41.16 ± 0.091	41.40 ± 0.067
t <sub>st</sub>	не значим		3.46		не значим		2.12	
n	50	47	40	60	84	71	32	62

Однако подобные изменения признаков свойственны далеко не всем популяциям плотвы. Так, при попарном сравнении 4-х выборок,

собранных в 1979 и 1995 гг. во время нагула в одних и тех же местах, изменения рассмотренных признаков наблюдались только в двух выборках (табл. 29). В остальных выборках - из р.Шумаровки и за-  
лива Плесо - значения  $V_1$  остались неизменными.

Причины изменчивости или стабильности значений признаков рыб могут быть весьма различными. Например, по мнению И. Доброволова (1980), частоты генов у черноморской и атлантической хамсы в обычных условиях могут оставаться стабильными на протяжении тысячелетий. Однако они способны довольно быстро изменяться при неблагоприятных, преимущественно антропогенных, воздействиях (загрязнение, перелов и др.).

В ходе анализа изменений общего числа позвонков у плотвы в зависимости от возраста рыб оказалось, что в разные периоды наблюдений полученные кривые принципиально различаются (рис. 39).

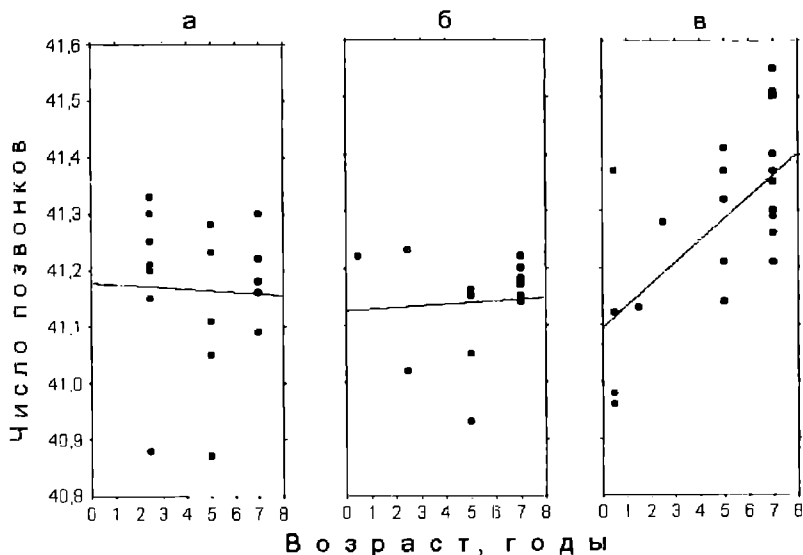


Рис. 39. Изменчивость среднего числа позвонков у плотвы в зависимости от возраста в 1976-1981 (а), 1985-1989 (б) и 1993-1997 (в) годах

Так, в первый период исследований отчетливо проявилась тенденция к уменьшению, а во второй и третий, напротив, - к увеличению числа позвонков с возрастом, причем в последнем случае регрессия была высоко достоверной. Как известно, число позвонков в процессе онтогенеза особи окончательно определяется в течение первого



го года жизни и в дальнейшем остается постоянным (Ванюшина, 1990). Именно поэтому изменение числа позвонков с возрастом в третьем периоде наблюдений мы вправе связать с действием отбора. В последние годы было выявлено достоверное снижение показателя внутрипопуляционного разнообразия  $\mu$ , оцениваемого по спектрам фенотипов осевого скелета. При этом в поддержании морфологического разнообразия на протяжении всех трех рассматриваемых периодов заметно возрастает роль молодежи (табл. 30).

Таблица 30

**Внутрипопуляционное разнообразие по фенотипам позвоночника у плотвы Рыбинского водохранилища**

Возрастные группы	Показатель			
	$\mu$	m	h	n
1979 - 1981 (I)				
Взрослые	15.76 $\pm$ 0.42	34	0.537	1624
1+	10.45 $\pm$ 0.63	14	0.254	93
Все возраста	16.15 $\pm$ 0.59	34	0.525	1717
1985 - 1989 (II)				
Взрослые	14.70 $\pm$ 0.46	29	0.493	1001
0+	13.45 $\pm$ 0.74	18	0.253	112
1+ - 2+	12.44 $\pm$ 0.76	16	0.220	76
Все возраста	15.25 $\pm$ 0.42	29	0.474	1189
1994 - 1995 (III)				
Взрослые	12.44 $\pm$ 0.47	25	0.503	693
0+ (1994)	11.61 $\pm$ 0.72	16	0.274	99
0+ (1995)	10.89 $\pm$ 0.59	15	0.274	128
Все возраста	14.04 $\pm$ 0.44	27	0.480	920
Сравнения по Стьюденту:				
Взрослые	I - II 1.65;	I - III 5.26;	II - III 3.48	
Все возраста	I - II 1.25;	I - III 2.20;	II - III 1.92	

*Примечание.*  $\mu$  - показатель разнообразия, m - число фенотипов, h - доля редких фенотипов (Животовский, 1982).

Не исключено, что причиной сужения рамок фенетического разнообразия явилось слияние отдельных субпопуляций, прибрежной плотвы, ранее существовавших в этом районе и отличавшихся друг от друга по числу позвонков и по частотам фенотипов костей черепа (Касьянов и др., 1982). В настоящее же время различий по числу позвонков между выборками прибрежной плотвы не наблюдается (см. табл. 29).

Таблица 31

**Число позвонков у самок и самцов плотвы  
в начале и конце нереста в разные годы наблюдений**

Год	Пол	Число позвонков			
		Начало	Конец	$\Delta$	$t_{st}$
1979	Самки n	41.19±0.043 124	41.07±0.064 85	+0.12	не значимо
	Самцы n	41.02±0.088 66	41.04±0.084 70	-0.02	не значимо
	$\Delta$ $t_{st}$	+0.17 не значимо	+0.03 не значимо		
1986	Самки n	41.25±0.105 48	41.02±0.101 50	+0.23	не значимо
	Самцы n	41.20±0.114 35	41.44±0.145 18	-0.22	не значимо
	$\Delta$ $t_{st}$	+0.05 не значимо	-0.42 2.33		
1988	Самки n	41.23±0.042 219	41.14±0.090 44	+0.09	не значимо
	Самцы n	40.95±0.093 19	41.33±0.210 6	-0.38	не значимо
	$\Delta$ $t_{st}$	+0.28 2.74	-0.19 не значимо		
1994	Самки n	41.49±0.100 96	41.10±0.171 28	+0.39	1.97
	Самцы n	41.40±0.124 52	41.61±0.141 26	-0.21	не значимо
	$\Delta$ $t_{st}$	+0.09 не значимо	-0.51 2.32		
1995*	Самки n	41.44±0.128 16			
	Самцы n	41.38±0.118 24			
	$\Delta$ $t_{st}$	+0.06 не значимо			

Примечание.  $\Delta$  - разность, \* - дружный нерест.

Механизмом, поддерживающим высокое морфологическое разнообразие молоди, может служить происходящий в период размножения подбор производителей с разным числом позвонков. Как следует из представленных данных, различие по числу позвонков между самками и самцами в конце нереста в последние годы существенно увеличилось (табл. 31).

Ранее, в экспериментах по изучению характера наследования числа позвонков у плотвы, было показано, что изменчивость этого признака в основном обусловлена материнским эффектом (Изюмов, Касьянов, 1995). Поэтому наблюдаемый в последние годы подбор самок с неодинаковым числом позвонков в разные периоды нереста, по-видимому, не случаен и способствует увеличению фенетического разнообразия.

Снижение уровня генетической изменчивости при уменьшении численности популяций характерно для многих видов рыб, в частности, русского осетра *Acipenser gueldenstaedti Brandt* (Vasil'ev et al., 1997), что, по мнению авторов, связано с мощным антропогенным стрессом (переловом) осетровых в Волго-Каспийском районе. Это явление свойственно и непромысловым рыбам, например мечносцам *Xiphophorus variatus* (Meek) (Borawsky, Kallman, 1991).

Для описания отношений сходства изученных выборок плотвы был проведен многомерный анализ методом канонических переменных с использованием признаков осевого скелета и числа отверстий каналов сейсмосенсорной системы на *praeoperculum*, *frontale*, *parietale* и *dentale* (рис. 40).

Все исследованные выборки в пространстве первых двух переменных образуют обширное облако точек, в большей степени вытянутое по 1-ой переменной. При этом точки, соответствующие выборкам третьего периода наблюдений, сосредоточены отдельно от остальных в правой части поля. Судя по величине вкладов в дисперсию (табл. 32), основой обособления этих выборок является изменчивость признаков осевого скелета. Расхождение выборок первого и второго периодов в используемой системе признаков не столь отчетливо, как обособление выборок третьего периода от всех остальных. Тем не менее, статистика канонических переменных свидетельствует о том, что это две различные совокупности. Разделяет их вторая каноническая переменная, связывающая преимущественно изменчивость признаков костей черепа (табл. 32).

Расположение точек на рисунке 40 говорит о смене направления микроэволюционного процесса в популяциях плотвы за время наблюдений. В период с 1976 по 1989 гг. происходили преобразования изменчивости признаков сейсмосенсорной системы. При этом изме-

нения в большинстве популяций протекали медленно, и к значительной перестройке системы признаков они не привели. Об этом свидетельствует перекрытие полей точек, соответствующих выборкам первого и второго периодов. На рубеже 80-х и 90-х г. произошла смена направления микроэволюции. Началось быстрое преобразование характера изменчивости признаков осевого скелета, и движение по микроэволюционному пути, характерному для первых двух периодов, сильно замедлилось.

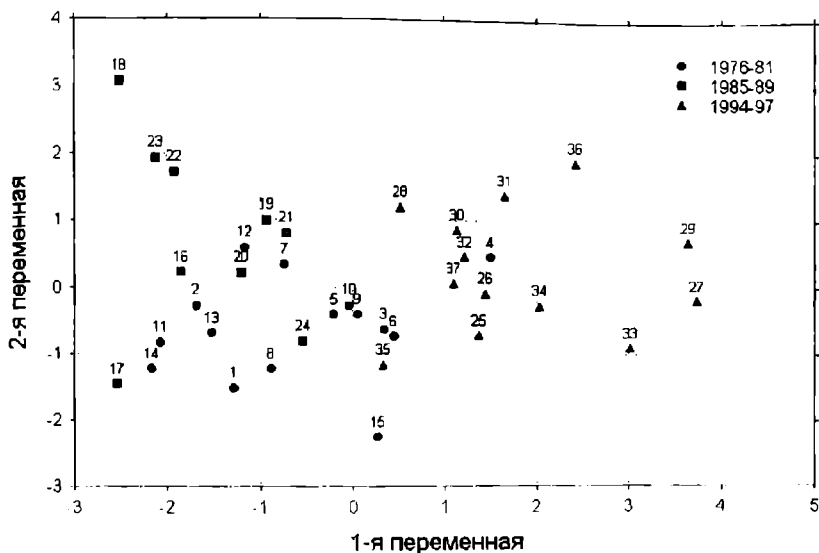


Рис. 40. Анализ дифференциации популяций плотвы Рыбинского водохранилища методом канонических переменных.

**Красный ручей:** 1 - май 1979 г., 2 - май 1980 г., 3 - апрель 1980 г., 4 - апрель 1981 г., 16 - май 1987 г., 17-20 - май 1985 г., 21 - май 1986 г., 22 - май 1988 г., 24 - апрель 1984 г., 32 - июль 1995 г., 37 - март 1997 г.; **р.Сутка:** 5 - май 1977 г., 6 - май 1980 г., 23 - май 1989 г., 27 - апрель 1994 г., 28 - апрель 1995 г., 29 - май 1995 г. (низовья), 30 - май 1995 г. (верховья); **Плесо:** 7 - май 1977 г., 8 - апрель 1978 г., 9 - июль 1980 г., 15 - июль 1979 г., 31 - июнь 1995 г.; **Шумаровский полигон:** 10 - май 1977 г., 11 - май 1978 г., 12 - август 1979 г., 34 - июль 1994 г.; **р.Шумаровка:** 13 - июль 1979 г., 25 - январь 1995 г., 26 - июль 1995 г., 36 - май 1996 г.; **Ручей Норский:** 14 - июнь 1979 г., 35 - июль 1995 г.; **Мишкино болото:** 33 - июнь 1995 г.

Таблица 32

**Вклады изменчивости признаков в 1-ю и 2-ю канонические переменные**

Признак	Переменная 1	Переменная 2
$V_t$	0.53	0.14
$V_a$	0.73	0.30
$V_i$	0.30	0.01
$V_c$	0.31	0.05
praeoperculum	0.14	0.13
frontale	0.25	0.02
dentale	0.10	0.27
parietale so	0.14	0.38
parietale co	0.19	0.45

## 2. Экологические морфы

Помимо изучения изменчивости морфологических признаков нами осуществлялись непрерывные наблюдения за дивергенцией экологических рас плотвы. Интерес к этому процессу поддерживался еще и тем, что затопленные леса, являющиеся основным субстратом для прикрепления дрейссены, со временем постепенно разрушались. Это, очевидно, должно было отразиться и на численности дрейссены - излюбленного кормового объекта быстрорастущей плотвы.

Образование моллюсковидной морфы плотвы после залития Рыбинского водохранилища в 1947 г. произошло не сразу. Несмотря на то, что численность плотвы резко возросла в первые 5-6 лет существования водохранилища, О.Л.Ключарева (1951) на основании низких темпов роста и показателей упитанности рыб в 1950 г. приходит к заключению о неблагоприятных кормовых условиях в водоеме. Плотва в это время питалась преимущественно растительностью и частично фитобентосом.

Начиная с 1952 г. в водоеме происходило бурное расселение дрейссены: в 1954 г. она проникла в центральную часть водохранилища и уже к 1961 г. освоила ее. В дальнейшем моллюск продолжал продвигаться в северном направлении (Митропольский, 1963). В 1962 г. плотва перешла на питание этим ценным в пищевом отношении моллюском и стала важнейшим объектом промысла. Появление дрейссены в рационе плотвы способствовало ее дивергенции на две экологические расы (Поддубный, 1966).

В 1961 г. тем же автором было обнаружено, что моллюсковидная морфа отличается от растительноядной темпом роста и упитанностью. Проведенные в 1976-1978 гг. исследования (Изюмов, 1981) показали, что в последующие годы темп роста ходовой плотвы еще

более ускорился по сравнению с прибрежной. Если в 1961 г. различие между рассматриваемыми группировками по данному показателю составляло 38%, то в 1976-78 гг. оно достигло 57%.

Таким образом, за 15 лет, прошедших после начала дивергенции плотвы на две морфы (с 1961 по 1976 гг.), обособление моллюсковядной (глубоководной) формы от растительноядной (прибрежной) усилилось и по темпам роста. Кроме того, между ними были найдены различия по числу чешуй в боковой линии, частотам формулы глоточных зубов, по длине головы и наибольшей высоте тела (Изымов, 1981).

Дальнейшие исследования плотвы, проведенные нами в 1976-1981 гг., позволили также установить, что моллюсковядная морфа в этот период отличалась от растительноядной более массивными глоточными зубами. Наглядной характеристикой степени развития последних может служить отношение высоты 2-го глоточного зуба к его толщине ( $h/b$ ): чем меньше эта величина, тем лучше зуб приспособлен к дроблению раковин моллюсков (Касьянов и др., 1981). В табл. 33 приведены средние значения данного показателя не только для плотвы из Рыбинского водохранилища, но также в качестве реперных (эталонных) величин - для плотвы из Куйбышевского водохранилища и Курпского залива, а кроме того - для типичных моллюсков воблы и кутума *Rutilus frisii* (Nordmann).

Таблица 33

**Индексы глоточных зубов ( $h/b$ ) кутума, воблы и плотвы**

Вид		$h/b$	Число рыб
Кутум		$2.54 \pm 0.049$	41
Вобла		$2.87 \pm 0.055$	25
Плотва			
Рыбинское водохранилище			
1978		$3.39 \pm 0.049$	55
1986		$2.91 \pm 0.043$	124
1993-1994		$3.15 \pm 0.048$	109
Курпский залив			
		$3.13 \pm 0.067$	25
Куйбышевское водохранилище			
Моллюсковядная		$3.09 \pm 0.064$	20
Растительноядная		$3.83 \pm 0.060$	60

Из представленных данных видно, что "индексы моллюсковядности" у плотвы Рыбинского водохранилища, собранной в 1986 г.,

достоверно отличаются от соответствующих показателей за другие годы и сходны с зубными индексами воблы.

В работе А.Е.Жохова и А.Н.Касьянова (1994) было показано, что с увеличением линейных размеров у самок и самцов плотвы значения зубных индексов уменьшаются, причем одновременно повышается их зараженность аспидогастером. Последнее свидетельствует об усиленном потреблении плотвой дрейссены, являющейся основным источником заражения рыб данным паразитом, и поэтому правильное сопоставлять индексы глоточных зубов в разные годы с учетом размера особей. Материалы табл. 34 демонстрируют, что в 1986 г. зубные индексы во всех размерных классах были минимальными, тогда как в 1979 и 1993-1994 гг. они характеризовались более высокими и приблизительно равными значениями. Вместе с тем, средние по водоему величины малопригодны для оценки изменчивости. По результатам сборов в прибрежных и глубоководных районах Волжского плеса в 1976-1979 гг., значения зубного индекса ( $h/b$ ), вычисленные отдельно для растительноядной и моллюскоядной плотвы, составили соответственно 3.71 и 3.35 (Касьянов и др., 1981).

Таблица 34

**Изменчивость зубных индексов плотвы ( $h/b$ ) в зависимости от размера и пола в разные годы наблюдения**

Длина тела, мм	1979		1986		1994	
	( $h/b$ )	n	( $h/b$ )	n	( $h/b$ )	n
Самки						
180 - 220	$2.96 \pm 0.072$	32	$2.96 \pm 0.062$	38	$3.30 \pm 0.059$	61
221 - 260	$3.18 \pm 0.061$	39	$2.86 \pm 0.045$	49	$3.11 \pm 0.049$	49
261 - 300	$3.03 \pm 0.058$	38	$2.77 \pm 0.039$	52	$2.97 \pm 0.052$	33
Самцы						
180 - 220	$3.45 \pm 0.075$	39	$3.02 \pm 0.059$	46	$3.20 \pm 0.091$	11
221 - 260	$3.27 \pm 0.043$	38	$3.04 \pm 0.068$	64	—	—

Сравнение зубных индексов каждой особи в исследуемых выборках плотвы Рыбинского водохранилища с реперными значениями позволило условно выделить 3 группы рыб с различным типом питания: 1 - растительноядные ( $h/b > 3.71$ ), 2 - моллюскоядные ( $h/b < 3.39$ ) и 3 - всеядные ( $3.39 \leq h/b \leq 3.71$ ). На рис. 41 представлены распределения групп особей по изменчивости индексов глоточных зубов в трех размерных классах плотвы, пойманной в нерестовой период в разные годы.

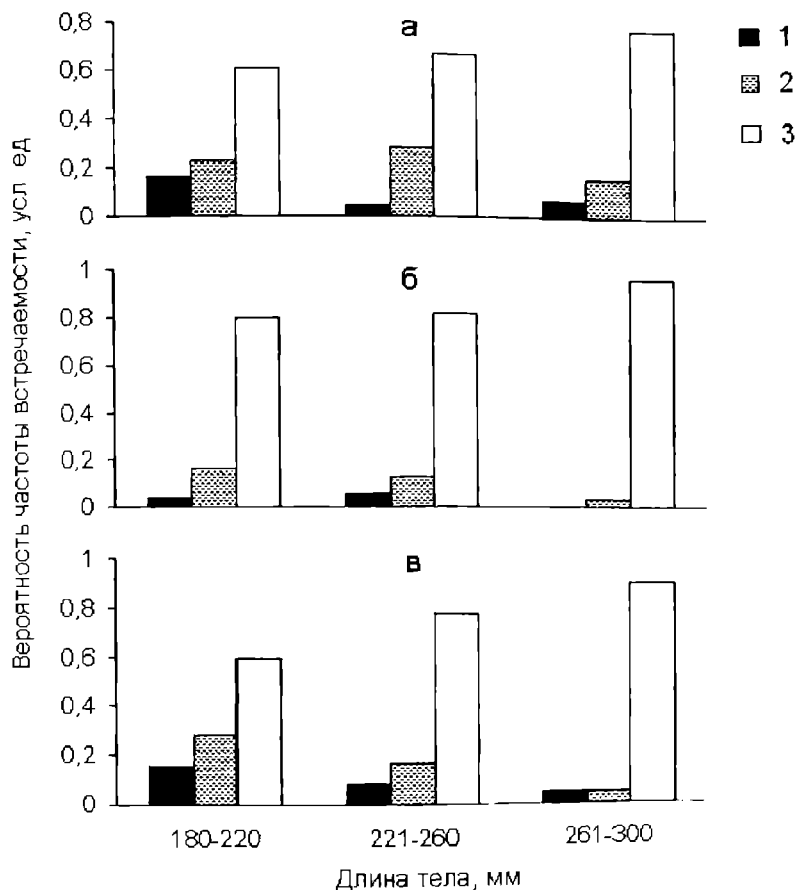


Рис. 41. Частота встречаемости (в долях единицы) особей плотвы с разным типом питания (1 - растительноядные, 2 - всеядные, 3 - моллюскоядные) в зависимости от длины тела в 1979 (а), 1986 (б) и 1993-1995 (в) годах

Самая высокая доля типичных моллюскоядов во всех размерных группах была отмечена в 1986 г. Сходный характер распределения данных групп обнаружен в сборах 1979 и 1993-94 гг. Вместе с тем, в начале 90-х гг. возросла доля всеядных особей в наиболее многочисленной размерной группе (180-220 мм). Следует также отметить, что



по сравнению с серединой 80-х гг. в последние годы несколько увеличился процент всеядных особей среди рыб среднего и крупного размера, а доля типичных моллюскоядов уменьшилась (рис. 41). Наряду с модификацией строения глоточных зубов изменился и темп линейного роста плотвы. Так, в 1986 г. темп роста по нашей классификации (Касьянов и др., 1995) можно характеризовать как высокий, а в 1979 и 1993-94 гг. - как средний (рис. 42). Замедление роста в последнее время наблюдалось не только в старших возрастных группах, но и у рыб среднего возраста (6-7 лет). Приведенные факты свидетельствуют о том, что в последнее десятилетие плотва приобрела черты, свойственный одновременно и моллюскоядной, и растительноядной морфам. Снижение темпа роста у 6-7-летних особей плотвы, обитающих на глубоководных и прибрежных биотопах, по-видимому, связано с ухудшением кормовых условий. Хотя в настоящее время мы и не располагаем данными о состоянии кормовой базы плотвы, имеющиеся косвенные доказательства делают это предположение вполне правомерным.

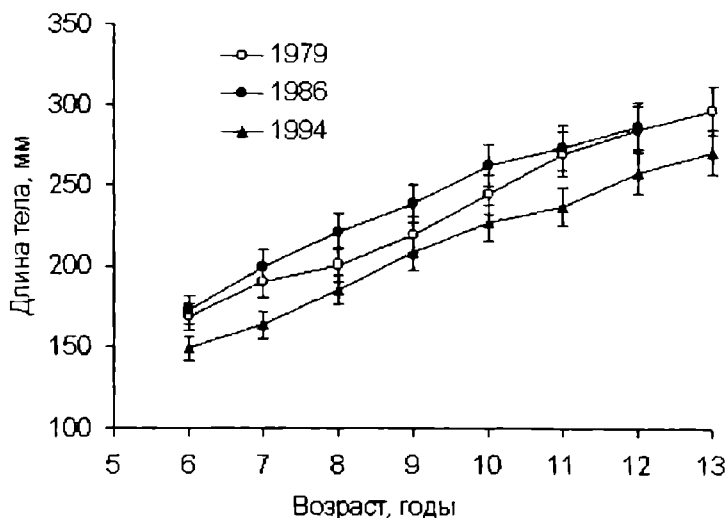


Рис. 42. Линейный рост плотвы в разные годы наблюдений

В частности, известно, что у леща вспышка заболевания лигулезом указывает на ухудшение кормовых условий, поскольку вместо основных кормовых объектов (хируномиды и олигохеты) он вынуж-

ден потреблять копепод - промежуточных хозяев паразита (Исюмова, 1977). Анализ зараженности плотвы лигулезом в 1979-1980 и 1995-1997 гг. на одних и тех же биотопах в одинаковые сезоны года показал, что в настоящее время зараженность этим паразитом повысилась, особенно среди крупных особей размером 150-210 мм (табл. 35). Между тем, в 1944-1946 гг. в Рыбинском водохранилище зараженная плотва крупнее 14 см не встречалась (Васильев, 1950 б). По аналогии с лещом можно предположить, что в последние годы плотва испытывает недостаток корма, особенно в прибрежной зоне водохранилища.

Таблица 35

## Зараженность плотвы лигулидами в разные годы

Место лова	р.Шумаровка			Норское		Плесо		Красный ручей		Все станции	
Время лова	VII 1979	I 1995	VII 1995	VI 1979	VI 1995	VII 1979	VIII 1995	IV 1980	IV 1997	1979- 1980	1995, 1997
n	50	75	59	40	60	84	71	76	59	250	324
Число зараженных рыб	1	5	0	2	3	1	3	0	6	4	17
Процент зараженных рыб	2	7	0	5	5	1	4	0	10	2	5
Средняя длина зараженных рыб	131	161	—	111	182	113	164	—	138	117	157
Соотношение средне-размерных к мелким	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0 : 4	13 : 4

Большой интерес для понимания процесса освоения плотвой двух различных экологических ниш представляет изучение изменчивости глоточных зубов у особей с длиной тела от 160 до 180 мм, поскольку именно при таких размерах плотва способна активно потреблять моллюсков (Ланге, 1967). С этой целью был проведен анализ динамики зубных индексов у плотвы данной размерной группы на одних и тех же станциях в 1979 и 1995 гг. в период нагула. Площади затопления прибрежных участков летом в эти годы были приблизительно одинаковы.

Сравнение зубных индексов плотвы из двух прибрежных и двух глубинных станций в июле и августе позволяет констатировать про-

изошедшие изменения в структуре популяций плотвы данной размерной группы. Согласно данным А.Г.Поддубного (1966) и результатам наших наблюдений, в летний период прибрежная (растительная) плотва нагуливается в затопляемой зоне или в реках, питаясь растительностью и зарослевыми организмами. Моллюсковая плотва в этот сезон года обитает на биотопах с глубинами 4-8 м, населенных дрейссеной, где интенсивно потребляет моллюсков (Поддубный, 1966). Наши данные 1994-1995 гг. о питании плотвы в прибрежной и глубоководной частях водоема показали, что в прибрежье, так же как и в 70-е годы, она, в основном, питается растительностью (72-88%), а моллюски составляют незначительную долю содержимого кишечников рыб - 10-12%.

В период размножения характер распределения групп, различающихся строением глоточных зубов и типом питания, среди особей с длиной тела 160-180 мм был примерно одинаковым на протяжении 3-х лет наблюдений (табл. 36).

Таблица 36

**Частота встречаемости рыб с разным типом питания  
среди плотвы длиной 160-180 мм**

Место и время лова	Доля рыб с разным типом питания		
	Растительно- ядный	Смешанный	Моллюско- ядный
Плесо			
июль 1979 г.	0.286	0.310	0.408
июнь 1995 г.	0.327	0.180	0.490
Шумаровка			
июль 1979 г.	0.778	0.220	0.000
август 1995 г.	0.167	0.200	0.633
Устье р.Сутка			
май 1977 г.	0.500	0.220	0.278
май 1994 г.	0.317	0.240	0.440
Мишкино болото			
июнь 1995 г.	0.050	0.100	0.850
Шумаровский полигон			
август 1994 г.	0.150	0.200	0.650
р.Шумаровка			
январь-март 1993 г.	0.105	0.160	0.736
январь-март 1995 г.	0.370	0.170	0.463
Красный ручей			
май 1979 г.	0.225	0.300	0.475
май 1986 г.	0.447	0.170	0.383

Однако в последние годы в нагульный период доля моллюсковедов в прибрежной зоне возросла до 0.440 (устье р.Сутка) и даже 0.633 (р.Шумаровка). Сравнение показывает, что в конце 70-х годов на этих же биотопах преобладали особи преимущественно питающиеся растительностью - 0.500 и 0.778 соответственно (табл. 36). Кроме того, у прибрежной плотвы в 90-х годах средняя длина тела увеличилась до 167-170 мм, тогда как в 70-е гг. она составляла 138-144 мм. Следует также отметить, что кривые распределения размеров тела в разные годы имеют неодинаковые профили: в 70-е годы двух-, а в настоящее время - одновершинный (рис. 43). Этот факт объясняется тем, что ранее в прибрежье наряду с растительной формой плотвы в нагульный период присутствовала в небольшом количестве и моллюсковедная. В настоящее время (рис. 44) средняя длина особей из глубоководной зоны, напротив, уменьшилась (в 1979 г. - 223 мм, в 1992 г. - 209 мм). В 90-х годах на глубоководных участках Мишкина болота и Шумаровского полигона доля моллюсковедов составляла 0.85 и 0.65 соответственно (табл. 36), в то время как летом 1979 г. особи рассматриваемой размерной группы были представлены всего лишь двумя экземплярами.

Несмотря на то, что в настоящее время на биотопах, населенных дрейссеной, количество моллюсковедов, судя по величине индекса глоточных зубов, достаточно велико, только у половины изученных особей в кишечниках присутствовала дрейссена, а у остальных - растительность. В 60-е же годы на глубоководных биотопах в кишечниках плотвы находили в основном дрейссену (Поддубный, 1966).

Полученные данные свидетельствуют о том, что плотва, обитающая в прибрежье, в последние годы стала крупнее и по строению глоточных зубов приобрела признаки моллюсковедной морфы. В глубоководной части она, напротив, стала мельче, а в двух наиболее многочисленных размерных группах (160-180 и 180-220 мм) встречаются как моллюсковедные, так и растительные особи, а также рыбы со смешанным типом питания. Если в 1978-1979 гг. разность между морфами по средней длине тела составляла 100 мм, то в настоящее время - только 45. Низкая численность крупноразмерной плотвы в последние годы наблюдается не только в экспериментальных, но и в промысловых уловах. Кроме того, с начала 90-х годов зафиксировано снижение промысловых уловов плотвы в Рыбинском водохранилище (см. гл. 8). По мере снижения численности плотва стала созревать в более раннем возрасте и при меньших размерах: отношение числа половозрелых особей к числу неполовозрелых при одинаковых размерах тела, которое в 1980 г. составляло 1.64, в настоящее время достигло 4.32 (рис. 45).

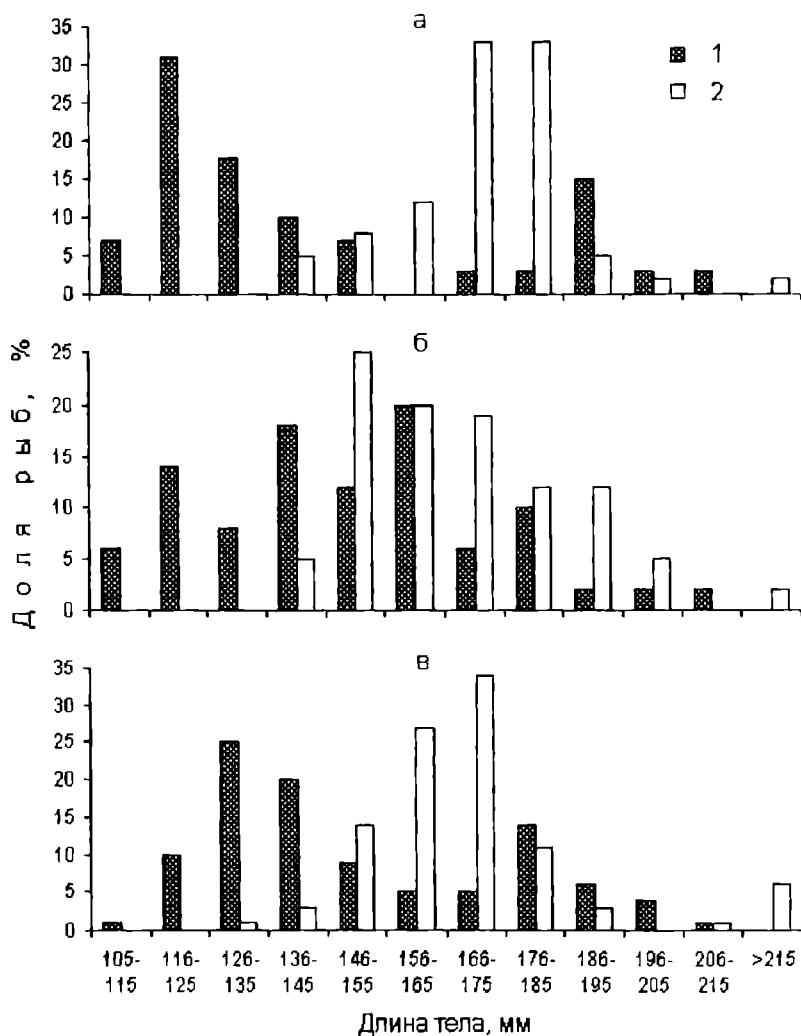


Рис. 43. Размерный состав рыб в трех прибрежных популяциях плотвы в 1979 (1) и 1995 (2) гг. а - ручей Норский, б - Шумаровка, в - Плесо

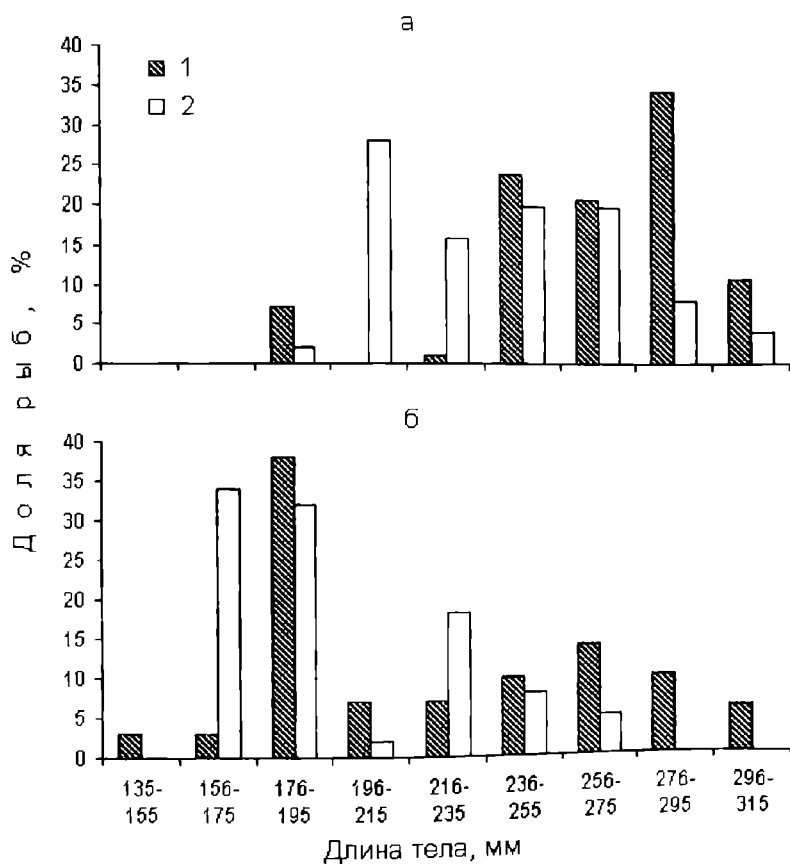


Рис. 44. Размерный состав плотности из глубоководных участков Шумаровского полигона весной (а) и летом (б) в разные годы. 1 - 1977-1978 (а) и 1978-1979 (б), 2 - 1994

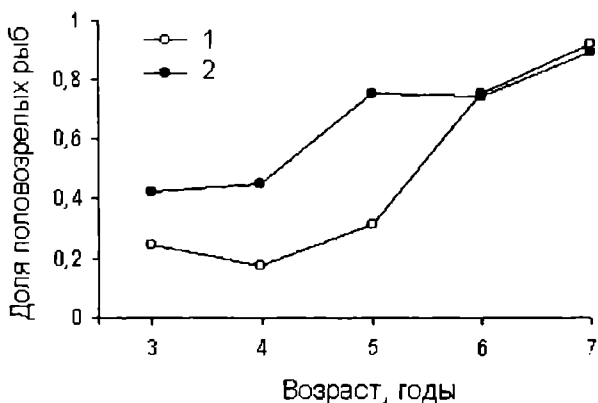


Рис. 45. Встречаемость (в долях единицы) половозрелых самок плотвы в зависимости от возраста в разные годы наблюдений (1- 1980, 2 - 1993-1997)

### 3. Современное состояние популяции плотвы в водохранилище

Анализ полученных данных показывает, что в настоящее время специфичность моллюскоядной плотвы как специализированной морфы практически утрачена, поскольку ее приуроченность к определенной экологической нише носит менее выраженный характер, чем прежде. С начала 90-х годов плотва, по-видимому, составляет единую популяцию. Она широко мигрирует в период нагула и примерно в равной степени заселяет как прибрежную, так и глубоководную части водохранилища, питаясь одновременно животным и растительным кормом. В пользу этого предположения свидетельствуют паразитологические данные (Жарикова, Касьянов, в печати; Zharikova, Kasyanov, 1997). В частности, установлено, что плотва из прибрежья характеризуется наличием специфических видов паразитов рода *Dactylogyrus* (*D. micracanthus*, *D. nasus*, *D. sphyrna*), которые отсутствуют у глубоководной плотвы. Тем не менее, у обеих групп особей имеются также и общие виды паразитов (*D. crucifer* и *D. siacicus*).

В последнее время в Волжском плесе Рыбинского водохранилища происходит освоение глубинных биотопов среднеразмерными особями (160-180 мм) плотвы вместо исчезнувших крупных экземпляров (260-300 мм). Это стало возможным благодаря тому, что через 9-10

поколений, сменившихся после перехода на питание дрейссеной, у среднеразмерных рыб сформировались более мощные глоточные зубы, при помощи которых они смогли активно дробить раковины моллюсков. Следует отметить, что, судя по зубным индексам и темпу роста, окончательное обособление части популяции плотвы в специализированную моллюскоядную морфу, очевидно, произошло в середине 80-х гг., т.е. через 7 поколений после освоения плотвой нового кормового объекта. Аналогичный, но более сжатый во времени процесс наблюдался и у плотвы из оз.Плещеево, когда в течение жизни всего одного поколения при переходе на питание акклиматизированной там дрейссеной у рыб значительно увеличился темп роста и изменились глоточные зубы (Касьянов, Изюмов, 1995).

Отсутствие в настоящее время локальных группировок (субпопуляций) у растительноядной морфы плотвы, вероятно, связано с уменьшением ее численности и нарушением хоминга вследствие неблагоприятных условий размножения и нагула. Снижение темпа роста 6-7-летних особей, потребляющих смешанный корм (растительные и животные организмы), объясняется, по-видимому, ухудшением кормовых условий. В целом, плотва стала мельче, у нее уменьшился темп линейного роста, а половая зрелость наступает в более раннем возрасте. Перечисленные факты, по нашему мнению, явились причиной повышенной миграционной активности плотвы и перехода значительной части популяции на смешанное питание, что отразилось не только на строении глоточных зубов, но и на ряде других признаков.

Так, у половозрелых особей плотвы увеличились общее количество позвонков, их число в туловищном и хвостовом отделах, а также повысилась частота встречаемости 3-х специфических позвоночных фенотипов (17-2-16, 16-3-16 и 17-3-15). Следует подчеркнуть, что увеличение селективной ценности вышеперечисленных и элиминация прочих позвоночных фенотипов в процессе онтогенеза данного вида зафиксированы только в 90-х годах. Существенные изменения признаков строения осевого скелета, обнаруженные у плотвы Рыбинского водохранилища в последние годы, сходны с направлением изменения тех же признаков при акклиматизационном стрессе у уральской воблы, последовательно вселенной в озера Бийликкуль и Балхаш (Касьянов, 1990).

В настоящее время у плотвы обнаружена редукция фенетического разнообразия, оцениваемого по спектрам позвоночных фенотипов. Возможной причиной обеднения генофонда явилось распадение локальных группировок прибрежной и снижение численности моллюскоядной морфы, которые, несомненно, вносили большой вклад в



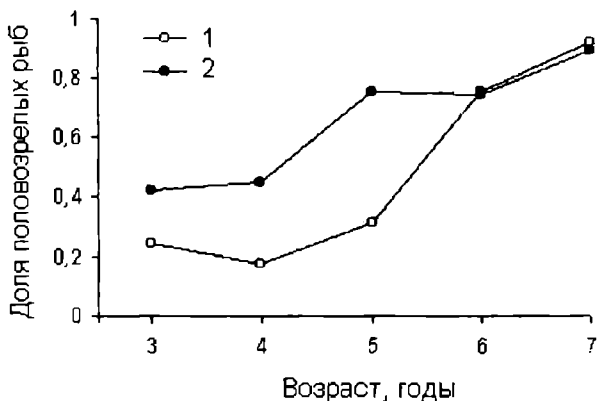


Рис. 45. Встречаемость (в долях единицы) половозрелых самок плотвы в зависимости от возраста в разные годы наблюдений (1- 1980, 2 - 1993-1997)

### 3. Современное состояние популяции плотвы в водохранилище

Анализ полученных данных показывает, что в настоящее время специфичность моллюсковоядной плотвы как специализированной морфы практически утрачена, поскольку ее приуроченность к определенной экологической нише носит менее выраженный характер, чем прежде. С начала 90-х годов плотва, по-видимому, составляет единую популяцию. Она широко мигрирует в период нагула и примерно в равной степени заселяет как прибрежную, так и глубоководную части водохранилища, питаясь одновременно животным и растительным кормом. В пользу этого предположения свидетельствуют паразитологические данные (Жарикова, Касьянов, в печати; Zharikova, Kasyanov, 1997). В частности, установлено, что плотва из прибрежья характеризуется наличием специфических видов паразитов рода *Dactylogyrus* (*D. micracanthus*, *D. nasus*, *D. sphyrna*), которые отсутствуют у глубоководной плотвы. Тем не менее, у обеих групп особей имеются также и общие виды паразитов (*D. crucifer* и *D. suecicus*).

В последнее время в Волжском плесе Рыбинского водохранилища происходит освоение глубинных биотопов среднеразмерными особями (160-180 мм) плотвы вместо исчезнувших крупных экземпляров (260-300 мм). Это стало возможным благодаря тому, что через 9-10

поколений, сменившихся после перехода на питание дрейссеной, у среднеразмерных рыб сформировались более мощные глоточные зубы, при помощи которых они смогли активно дробить раковины моллюсков. Следует отметить, что, судя по зубным индексам и темпу роста, окончательное обособление части популяции плотвы в специализированную моллюскоядную морфу, очевидно, произошло в середине 80-х гг., т.е. через 7 поколений после освоения плотвой нового кормового объекта. Аналогичный, но более сжатый во времени процесс наблюдался и у плотвы из оз.Плещеево, когда в течение жизни всего одного поколения при переходе на питание акклиматизированной там дрейссеной у рыб значительно увеличился темп роста и изменились глоточные зубы (Касьянов, Изюмов, 1995).

Отсутствие в настоящее время локальных группировок (субпопуляций) у растительноядной морфы плотвы, вероятно, связано с уменьшением ее численности и нарушением хоминга вследствие неблагоприятных условий размножения и нагула. Снижение темпа роста 6-7-летних особей, потребляющих смешанный корм (растительные и животные организмы), объясняется, по-видимому, ухудшением кормовых условий. В целом, плотва стала мельче, у нее уменьшился темп линейного роста, а половая зрелость наступает в более раннем возрасте. Перечисленные факты, по нашему мнению, явились причиной повышенной миграционной активности плотвы и перехода значительной части популяции на смешанное питание, что отразилось не только на строении глоточных зубов, но и на ряде других признаков.

Так, у половозрелых особей плотвы увеличились общее количество позвонков, их число в туловищном и хвостовом отделах, а также повысилась частота встречаемости 3-х специфических позвонковых фенотипов (17-2-16, 16-3-16 и 17-3-15). Следует подчеркнуть, что увеличение селективной ценности вышеперечисленных и элиминация прочих позвонковых фенотипов в процессе онтогенеза данного вида зафиксированы только в 90-х годах. Существенные изменения признаков строения осевого скелета, обнаруженные у плотвы Рыбинского водохранилища в последние годы, сходны с направлением изменения тех же признаков при акклиматизационном стрессе у уральской воблы, последовательно вселенной в озера Бийликуль и Балхаш (Касьянов, 1990).

В настоящее время у плотвы обнаружена редукция фенетического разнообразия, оцениваемого по спектрам позвонковых фенотипов. Возможной причиной обеднения генофонда явилось распадение локальных группировок прибрежной и снижение численности моллюскоядной морфы, которые, несомненно, вносили большой вклад в

суммарное популяционное разнообразие плотвы Рыбинского водохранилища. Наблюдаемая в последнее время тенденция к восстановлению прежнего уровня разнообразия, свойственного плотве в конце 70-х гг., осуществляется за счет морфологически разнокачественной молодежи. По всей видимости, она обусловлена подбором производителей с неодинаковым числом позвонков, происходящим в конце нереста.

Перечисленные факты свидетельствуют о нарушении популяционного гомеостаза, сложившегося в конце 70-х годов и характеризовавшегося наличием двух экологических морф, которые ранее дополняли друг друга в освоении двух различных ниш. Опасность нарушения популяционного гомеостаза у рыб неоднократно подчеркивали С.М.Коновалов (1974, 1975), а также Ю.П.Алтухов (1974), по мнению которого сильное воздействие промысла может разрушить субпопуляционную структуру вида. Подобные изменения по своим генетическим последствиям сходны с действием отбора на естественные популяции. Разница состоит лишь в том, что в природе устойчиво поддерживается некий оптимум гетерозиготности, а при промышленном лове, ведущемся без учета генетических особенностей популяций, происходит уменьшение их наследственного разнообразия, а также снижение приспособленности (Алтухов, 1974). Вопрос об изменении популяционной структуры видов в связи с уменьшением численности рыб и регулированием их промысла подробно рассматривался и другими авторами (Кузнецов, Мина, 1985; Мина, 1986).

Наблюдаемые в настоящее время значительные изменения в морфологии и биологии плотвы Рыбинского водохранилища являются следствием нескольких причин: разрушения древесного субстрата, на котором обитает дрейссена, а также нерационального промысла и загрязнения водоема.

Полученные результаты позволяют рекомендовать:

1. Ограничение промыслового лова крупной моллюсковядной плотвы.
2. Применение по отношению к плотве таких же мер охраны, как и к другим ценным промысловым рыбам (судаку, щуке и лещу).

В противном случае численность моллюсковядной морфы плотвы может снизиться настолько, что она потеряет свое хозяйственное и промысловое значение.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

*Ю.В. Слынько*

Эксплуатация природных популяций рыб, включающая вопросы промыслового и любительского рыболовства, контроля и охраны рыбных запасов, ставит ряд специфических проблем генетического характера. Численность и другие экологические параметры популяций, гарантирующие стабильные уловы на долговременной основе, не могут быть обеспечены только путем поддержания определенного баланса между выловом и воспроизводством, поскольку дифференциальная выживаемость и плодовитость рыб разных генотипов могут изменить генетическую структуру той или иной промысловой популяции на многие поколения вперед. Поэтому одним из важных элементов современной стратегии управления рыбным хозяйством является широкое использование *генетического подхода*. Генетический подход заключается в определении собственно структуры и состояния генетических ресурсов, а также в учете действующих генетических факторов (Аллендорф и др., 1991; Ланде, Берроуклаф, 1989; Berst, Simon, 1981; FAO/UNEP, 1981; Ryman, 1981).

Понятие «генетические ресурсы» (генфонд) включает в себя, прежде всего, достигнутые видом в его эволюционном развитии уровни «генетической изменчивости» (генетического разнообразия). Генетическое разнообразие и динамика популяционно-генетических процессов лежат в основе всего многообразия биологических особенностей видов, в том числе таких, как численность, воспроизводство, размерно-возрастной состав и т.д., непосредственно определяя адаптивный потенциал и стратегию существования видов. Таким образом, сохранение генетической изменчивости, предотвращение нежелательного искусственного отбора и поддержание субпопуляционной структуры относятся к числу насущных задач управления рыбным хозяйством (Нелсон, Суле, 1991).

На внутрипопуляционном уровне следует различать *ненаправленную* потерю генетической изменчивости (мутации, инбридинг, генетический дрейф и т.п.) и *направленные* изменения (различные формы отбора). В последнем случае, помимо собственно отбора под действием разнообразных факторов среды, в том числе антропогенных, существенное значение приобретает влияние подрайонности популяций. Существует также устойчивое мнение, что к генетиче-

скому обеднению может приводить естественная межвидовая гибридизация (Камптон, 1991). Ряд общебиологических особенностей пресноводных промысловых видов рыб умеренных широт, в частности - высокая численность стад, репродуктивное перекрывание поколений, многолетняя репродуктивная активность - позволяют пренебречь такими механизмами генетической дестабилизации, как нарастание доли точковых мутаций, дрейф генов и инбридинг. Наиболее значимыми причинами снижения генетического разнообразия в данном случае являются факторы отбора, приводящие к разбалансировке пространственно-генетической структуры популяций.

В общем виде уровень генетического разнообразия стада складывается из двух компонентов изменчивости - *внутри- и межпопуляционной* - и определяется в виде величин *полиморфности генетических локусов* ( $P, \%$ ) и *гетерозиготности* ( $H$ ). Особенность данных параметров состоит в том, что они непосредственно связаны с таким важнейшим показателем жизнеспособности и адаптивного потенциала популяций и видов, как эффективная численность (т.е. доля особей в популяции, непосредственно участвующих в репродуктивном процессе и обеспечивающих воспроизводственный потенциал). Для оценки генетического состояния используется ряд критериев, позволяющих установить характер и направленность колебаний уровня генетического разнообразия (Ли, 1978). Наиболее широко применяются показатели *степени сбалансированности генетического полиморфизма* (критерий  $\chi^2$  отклонения от распределения генных частот по Харди-Вайнбергу и дефицит гетерозигот  $D_n$ ), а также *степени пространственной гетерогенности стад* (критерий Фишера по отклонению от распределений Валунда).

Необходимо отметить, что снижение уровня генетического разнообразия в большинстве исследованных случаев, а также согласно базовым популяционно-генетическим моделям, ведет к падению репродуктивного потенциала стада и снижению его численности. Если утрата генетического разнообразия становится необратимой, то популяция утрачивает минимальную жизнеспособность и гибнет полностью. Опасность сокращения генетического разнообразия, даже незначительного, состоит еще и в том, что ее последствия, как правило, ощущаются на протяжении многих последующих поколений, и восстановление прежнего состояния требует существенных затрат. Следует отчетливо осознавать, что оптимальная численность стада во многом определяется соответствующим уровнем генетического разнообразия данного вида в рассматриваемый период его исторического существования (Жизнеспособность популяций, 1989). Поэтому стратегия промысла, сохранения запасов и мероприятий по

воспроизводству рыб, должна базироваться на знании количественных и качественных характеристик генетического разнообразия стад интересующего нас вида в анализируемом водоеме.

Существенной особенностью ихтиоценоза Рыбинского водохранилища является то обстоятельство, что, представляя собой в настоящее время достаточно типичный лимнофильный комплекс, он в процессе создания водоема формировался путем интеграции преимущественно реофильных комплексов соответствующих участков трех крупных рек - Волги, Мологи и Шексны. Данный процесс сопровождался также естественным вселением ряда северных и южных видов рыб, ранее не представленных или встречавшихся спорадически в водоемах данного региона (ряпушка, корюшка, каспийская тюлька). На сегодняшний день эти виды сформировали устойчивые самоподдерживающиеся популяции на границах своих ареалов. Такого рода преобразования - переход от реофильного к лимнофильному образу жизни, интеграция ранее изолированных популяций и освоение краев ареала - вызывают, как правило, соответствующие генетические перестройки, определяющие, в свою очередь, новый адаптивный потенциал, стратегию и, соответственно, формирование новых количественных и качественных индивидуальных и популяционных свойств (Майр, 1974).

## 1. Уровни генетической изменчивости

Для получения интегральных характеристик генетической изменчивости видов, составляющих ихтиоценоз, принято использовать данные по совокупности моно- и полиморфных генетических локусов (в среднем не менее 14-ти на геном вида). К настоящему времени собрана соответствующая информация по 8-ми видам карповых, 3-м видам окуневых и по одному виду сиговых и корюшковых рыб, составляющих ядро ихтиоценоза Рыбинского водохранилища (табл. 37). Из числа основных видов пока отсутствует достаточно полная информация только для налима и сома вследствие сложности сбора представительного материала (как по количеству экземпляров, так и по отдельным стадам).

Таблица 37

**Общевидовые значения генетического разнообразия рыб  
Рыбинского водохранилища**

Семейство, вид	Число исследо- ванных локусов	Доля поли- морфных локусов, Р, %	Кол-во аллелей на поли- морфный локус	Средняя гетеро- зигот- ность, Н	Дефи- цит гетеро- зигот D <sub>н</sub>
<b>Карповые</b>					
Лещ	21	19.0	2.25	0.11	-0.09
Синец	22	18.2	2.00	0.12	0.00
Густера	18	16.7	2.00	0.08	+0.11
Плотва	23	47.8	2.55	0.34	-0.08
Язь	21	0.0	—	—	—
Жерех	21	4.8	2.00	0.07	+0.25
Чехонь	25	16.0	2.25	0.06	-0.02
Уклейка	19	0.0	—	—	—
<b>Окуновые</b>					
Судак	14	21.4	2.00	0.15	-0.27
Окунь	19	5.3	2.00	0.001	0.00
Ерш	26	15.0	2.25	0.04	-0.15
<b>Сиговые</b>					
Ряпушка	26	11.5	2.00	0.04	+0.25
<b>Корюшковые</b>					
Снеток	15	13.3	2.00	0.04	-0.07

Учитывая, что для рыб и рыбообразных доля полиморфных локусов в среднем составляет порядка 19.6%, а средняя гетерозиготность - 5-7% (Кирпичников, 1987; Nevo et al., 1984), можно на основании полученных данных разделить исследованные виды рыб Рыбинского водохранилища на три группы:

1. Виды с высоким уровнем генетического разнообразия ( $P=10-50\%$ ,  $H>7\%$ ), как правило, представленные многочисленными стадами - лещ, синец, плотва, густера, судак.
2. Виды со средним уровнем генетического разнообразия ( $0<P<16\%$ ,  $H<7\%$ ), как правило, сравнительно немногочисленные и имеющие нестабильную внутривидовую структуру или в значительной степени подверженные действию отбора. К их числу относятся жерех, чехонь, ерш, ряпушка, снеток.

3. Виды, которые в генетическом отношении могут быть признаны мономорфными (значения показателей изменчивости практически равны нулю) - язь, уклея и окунь.

Анализ состояния генетического разнообразия, проведенный по значениям  $D_n$ , дает более четкое понимание роли и значения установившихся величин разнообразия в плане оценки жизнеспособности и адаптивного потенциала рассматриваемых видов.

Установлено, что в наиболее благополучном устойчивом состоянии в Рыбинском водохранилище в настоящее время находятся плотва, лещ, синец, густера и снеток. Следует прежде всего отметить крайне высокий уровень как полиморфизма, так и гетерозиготности у плотвы. Фактически каждый второй локус у нее полиморфен. Эти показатели, по-видимому, имеют общевидовой характер, поскольку результаты собственных сборов из других частей ареала плотвы (бассейны рр. Неман, Москва, Днестр) и материалы других исследователей (Чихачев, 1987; Nevo et al., 1984) свидетельствуют о столь же высоких уровнях полиморфизма. Высокими относительно всех рыб и рыбообразных следует признать и уровни генетической изменчивости леща, густеры и сища. Это в значительной степени объясняет высокие адаптивные потенциалы данных видов. Вместе с тем, причины столь значительной генетической изменчивости, в особенности у плотвы, остаются неизвестными. Одна из рабочих версий, которую отстаивает автор настоящей главы, заключается в принятии гипотезы о формировании высокого уровня генетической изменчивости у рассматриваемых видов, прежде всего у плотвы, вследствие их значительной способности к образованию межвидовых гибридов на всем протяжении своих ареалов. При этом плотва выступает в роли основного партнера при гибридизации и рассматривается в качестве вида-реципиента генов других видов, получаемых через рекомбинационное окно в процессе неравного кроссинговера при размножении гибридов первого поколения. Данное предположение мотивировано также тем, что отдаленная гибридизация в случае интрогрессии рассматривается как весьма эффективный способ быстрого накопления генетической изменчивости у видов (Камптон, 1991; Майр, 1974; Moav et al., 1978).

Несколько нестандартные ситуации были обнаружены при изучении таких видов, как жерех, судак, окунь, сри и ряпушка. У жереха и окуня, несмотря на низкие уровни генетической изменчивости, тем не менее наблюдается избыток гетерозигот в популяциях, что свидетельствует об их высоком адаптивном потенциале, устойчивости и жизнеспособности. У судака же, напротив, при весьма высоких значениях генетического разнообразия одновременно имеет место суще-



ственный дефицит гетерозигот. Это свидетельствует, с одной стороны, о генетическом процветании судака, выражающемся в усложнении внутривидовой структуры и нарастании численности, а с другой - о неустойчивости этого состояния, в силу чего экстремальное воздействие внешних факторов может вызвать резкое падение численности. В аналогичной ситуации оказывается и ерш, однако его особенность состоит в том, что генетическое разнообразие имеет высокие значения только по доле полиморфных локусов при низких уровнях гетерозиготности. Такого рода состояние определяется внутривидовой структурой ерша и его репродуктивными особенностями. В целом по водохранилищу данный вид достаточно устойчив. Эта устойчивость и, соответственно, генетическое разнообразие формируются в основном за счет различий между субпопуляциями, но в пределах последних, очевидно, имеет место генетическая гомогенность, что ведет к снижению жизнеспособности на субпопуляционном уровне.

Ряпушка - вид, сравнительно недавно (около 50 лет тому назад) вселившийся в Рыбинское водохранилище. Как и следовало ожидать, процессы вселения ряпушки сопровождались значительными потерями в ее генетическом разнообразии. Например, в озерах Финляндии уровни Р и Н составляют 52 и 8% (Vuorinen et al., 1981), а на Северо-Западе России - 28 и 12% (Локшина, 1983). Тем не менее, для популяций ряпушки характерен значительный избыток гетерозигот, свидетельствующий о высоком адаптивном потенциале и возможном нарастании численности. Однако вполне вероятно, что поддержание такого статуса ряпушки в Рыбинском водохранилище происходит вследствие постоянного и достаточно интенсивного миграционного потока из материнских популяций Шекснинско-Белозерской системы. Если данное предположение получит подтверждение, то судьба ряпушки в водоеме будет зависеть от поддержания этого потока мигрантов до тех пор, пока не сформируется полностью самоподдерживающаяся популяция.

Наконец, особого внимания требуют мономорфные виды. Например, хотя в водохранилище стада уклейки многочисленны, усиление антропогенного давления на ее популяции может вызвать резкое падение численности.

Следовательно, в категорию наиболее охраняемых видов должны быть включены язь, уклейка, а также виды со значительным дефицитом гетерозигот (судак) или непропорциональными значениями доли полиморфных локусов и средней гетерозиготности (ряпушка, ерш). Следует также принять во внимание и некоторое своеобразие окуни. Несмотря на достаточно сбалансированное общее состояние и сред-

ние значения доли полиморфных локусов, уровень гетерозиготности у данного вида практически равен нулю, что свидетельствует о возможной неустойчивости его генетического полиморфизма.

Для видов с высокой численностью популяций и удовлетворительными параметрами генетического разнообразия на общевидовом уровне необходима более углубленная оценка их жизнеспособности и адаптивных возможностей. Поскольку в большинстве случаев они обладают иерархической пространственно-генетической структурой, то для них фактор пространственной подразделенности оказывается основным, и зачастую решающим, регулятором генетического разнообразия и численности.

## **2. Пространственно-генетическая структура и состояние стада ряда основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища.**

Уровень генетического разнообразия видов, имеющих значительную численность, обусловлен степенью неоднородности среды обитания и находится под действием двух основных факторов - миграции и естественного отбора. При этом такие параметры, как численность и степень сбалансированности популяций вида, непосредственно определяются типом пространственной организации (характером подразделенности).

Виды рыб, обитающие в Рыбинском водохранилище, можно разделить по их экологическим особенностям на две группы: *бентопелагические*, формирующие промысловые нагульные скопления в открытой части водоема (лещ, синец, чехонь, судак, окунь и др.), и *прибрежно-эстуарные*, образующие скопления в литоральной зоне, мелководных заливах и устьях рек (плотва, елец, густера, ерш и др.).

Для анализа особенностей структуры и состояния были исследованы популяции леща, синца и чехони из первой группы, а также популяции плотвы - из второй, как наиболее типичных представителей этих групп. Нагульные стада леща, синца и чехони концентрируются преимущественно в открытой русловой и прирусловой частях водохранилища, а плотва образует нагульные стада в мелководных заливах, в прибрежье водохранилища и устьях рек. Анализ пространственного распределения частот аллелей позволил установить, что выборки как леща, так и синца со всей акватории водоема разделяются на два кластера, существенно различающихся между собой (рис. 46 а, б).

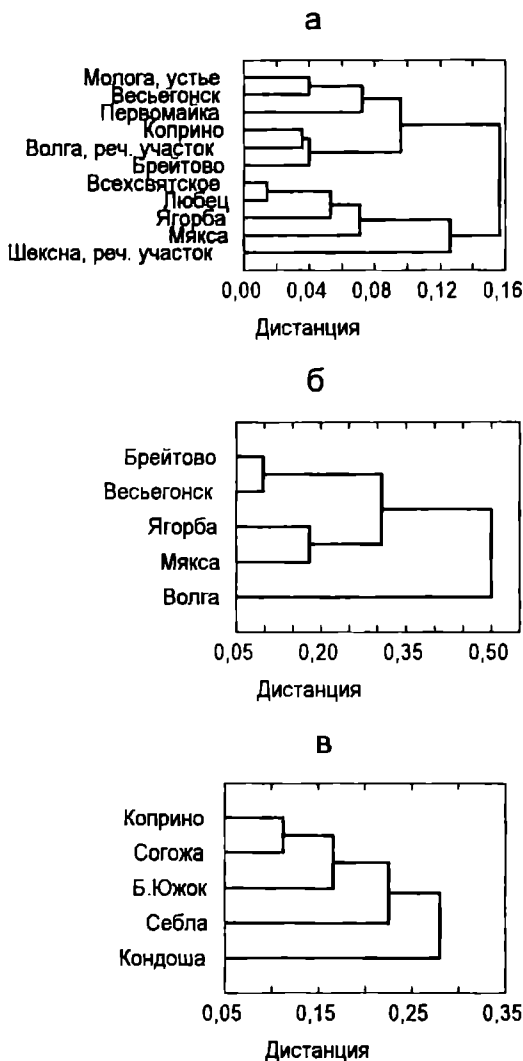


Рис. 46. Дендрограммы сходства выборок из популяций леща (а), сига (б) и плотвы (в) бассейна Рыбинского водохранилища, построенные по индексам Нея (Nei, 1972) по частотам аллелей 15 полиморфных и мономорфных генетических локусов (Pх, Me-1,2, AAT-1, 2,  $\beta$ -Est-1,2,3, GP-3,6, LDH-A,B,  $\alpha$ -GPD-1,2, G-6-PD)

Первый кластер включает выборки из Шекснинского, Главного плесов и приплотинной зоны, а второй - из Волжского и Моложского плесов. В пределах же выделенных кластеров генетическая дифференциация выборок незначительна. Вероятно, сходный тип популяционно-генетической структуры присущ и чехони.

Плотва, напротив, не проявляет закономерной векторизованности пространственной структуры. Дифференциация выборок плотвы из разных участков водохранилища не коррелирует с топографическим местоположением (рис. 46 в).

Исходя из особенностей пространственной организации, генетическую характеристику стад леща, синца и чехони проводили по объединенным выборкам Шекснинского и Главного плесов, с одной стороны, и Моложского и Волжского плесов, с другой.

Популяции плотвы требуют индивидуального подхода, поскольку они, вероятно, генетически независимы друг от друга, и в особенностях генетической изменчивости отдельных субпопуляций отражены специфические условия каждого конкретного местообитания.

**Лещ, синец, чехонь.** Как видно из распределения частот аллелей полиморфных локусов (табл. 38 а, б, в), в стадах Шекснинского и Главного плесов у всех трех видов выявлена закономерность по фиксации одного из аллелей в полиморфных локусах: GPP-8 у чехони, GPP-8 у леща и AAT-1 у синца, что не характерно для Моложско-Волжских стад.

Таблица 38

**Распределение частот аллелей полиморфных локусов в популяционных группах чехони, леща и синца из различных плесов водохранилища**

**а) чехонь**

Шекснинский и Главный плесы					Моложский и Волжский плесы			
Локус	PXD-1	EST-2	GPP-8	MDH-1	PXD-1	EST-2	GPP-8	MDH-1
n, экз	40	45	40	45	75	97	75	69
Частоты аллелей								
A	0.762	0.289	0.962	0.589	0.920	0.170	0.613	0.623
B	0.237	0.500	0.038	0.411	0.080	0.510	0.387	0.377
C	0.000	0.211	0.000	0.000	0.000	0.320	0.000	0.000
Гетерозиготность								
H <sub>o</sub>	0.362	0.622	0.072	0.484	0.147	0.609	0.474	0.470
H <sub>n</sub>	0.225	0.689	0.075	0.556	0.160	0.515	0.640	0.348

## б) лещ

Шекснинский и Главный плесы				Моложский и Волжский плесы		
Локус	PXD-1	EST-2	GPP-8	PXD-1	EST-2	GPP-8
п, экз	236	180	241	289	226	221
Частоты аллелей						
A	0.508	0.469	0.049	0.400	0.558	0.476
B	0.403	0.531	0.951	0.491	0.442	0.524
C	0.089	0.000	0.000	0.109	0.000	0.000
Гетерозиготность						
H <sub>о</sub>	0.571	0.498	0.093	0.587	0.493	0.499
H <sub>н</sub>	0.534	0.863	0.098	0.599	0.654	0.381

## в) синец

Шекснинский и Главный плесы				Моложский и Волжский плесы		
Локус	PXD-1	EST-2	AAT-1	PXD-1	EST-2	AAT-1
п, экз	179	169	184	179	181	176
Частоты аллелей						
A	0.418	0.609	0.048	0.424	0.525	0.250
B	0.582	0.391	0.952	0.576	0.475	0.750
Гетерозиготность						
H <sub>о</sub>	0.486	0.476	0.091	0.488	0.499	0.375
H <sub>н</sub>	0.405	0.522	0.071	0.367	0.506	0.263

*Примечание.* H<sub>о</sub> - гетерозиготность ожидаемая, H<sub>н</sub> - гетерозиготность наблюдаемая, п - число рыб.

Соответственно, уровни генетической изменчивости как по доле полиморфных локусов (P,%), так и по средней гетерозиготности (H) в стадах Шекснинского и Главного плесов демонстрируют тенденцию к снижению по сравнению с Моложско-Волжскими (табл. 39).

Полиморфизм во всех выборках сбалансирован и, следовательно, генетическая структура стад находится в равновесном состоянии. Индексы фиксации свидетельствуют о том, что каждая из рассматриваемых группировок генетически гомогенна. При этом Моложско-Волжская группировка синца несколько более гетерогенна по сравнению с популяционной группой Шекснинского и Главного плесов, а у леща и чехони наблюдается обратная картина, хотя невысокий порядок величин не позволяет говорить о значимости этой внутригрупповой дифференциации. Показатель дефицита гетерозигот достигает значимых величин только в группировках леща и чехони из

Шекснинского и Главного плесов. При этом у первого вида наблюдается избыток гетерозигот, а у второго - недостаток.

Таблица 39

**Параметры генетического состояния Шекснинского и Моложского стад синца, леща и чехони по совокупности полиморфных локусов**

Стадо	P, %	$H_n$	$H_o$	$\chi^2$	F	D
<b>а) синец</b>						
Шекснинское	66.7	0.498	0.389	2.4	+0.095	-0.101
Моложское	100	0.544	0.534	4.0	+0.177	-0.182
<b>б) лещ</b>						
Шекснинское	66.7	0.333	0.354	14.9	-0.239	+0.230
Моложское	100	0.379	0.457	2.4	-0.194	+0.021
<b>в) чехонь</b>						
Шекснинское	75	0.386	0.390	2.8	+0.021	-0.327
Моложское	100	0.416	0.428	7.0	-0.006	-0.002

*Примечание.* P - доля полиморфных локусов, % (локус считается полиморфным, если частота обычного аллеля не превышает 0.95),  $H_n$  - средняя гетерозиготность наблюдаемая и  $H_o$  - ожидаемая,  $\chi^2$  - тест на сбалансированность полиморфизма, F - индекс фиксации, D - показатель дефицита гетерозигот.

Исходя из более низкого уровня генетической изменчивости при сбалансированности полиморфизма и тенденции к гетерозиготному дисбалансу у леща и чехони, стада Шекснинского и Главного плесов в отличие от Волжско-Моложских у всех трех рассматриваемых видов могут быть охарактеризованы как находящиеся в состоянии неустойчивого равновесия. Иначе говоря, они обладают достаточным потенциалом самоподдержания, однако уровень адаптивного потенциала несколько снижен. Поэтому любое сильное или резкое давление может привести к выходу их из этого неустойчивого равновесия, падению численности, а в дальнейшем - к утрате ряда ценных биологических качеств. Стада синца в этом отношении более устойчивы и, следовательно, обладают несколько большим адаптивным потенциалом.

Таким образом, выборки синца, леща и, по-видимому, чехони характеризуются отчетливой кластерной структурой, соответствующей географической подразделенности, и в пределах кластеров относительно однородны. Это позволяет рассматривать каждый кластер как единую популяционную группу (стадо). Следовательно, при формировании промысловой стратегии и разработке мер по охране и воспроизводству рыбных запасов мы обязаны исходить из того

факта, что каждый из рассматриваемых видов в пределах Рыбинского водохранилища подразделяется на два стада - Западное (Волжско-Моложское) и Восточное (Шекснинского и Главного плесов). Разделительная граница, очевидно, проходит по линии Центральный мыс - Рожновский мыс, т.е. фактически по историческому водоразделу нижних участков рр. Молога и Шексна (до их впадения в Волгу). Отсюда, вполне закономерно предположение о том, что нынешняя пространственно-структурная организация леща и синца является результатом освоения водоема популяциями, существовавшим в рр. Молога и Шексна до создания водохранилища.

Значимая межпопуляционная гетерогенность у данных видов проявляется только при сравнении популяционных групп из разных плесов. Дифференциация стад в различных плесах поддерживается за счет отбора. При этом, учитывая высокие уровни значений подразделенности, можно говорить об отсутствии или же крайне незначительном обмене мигрантами между данными группировками. В пределах же последних весьма высокая степень однородности, по всей видимости, обусловлена либо активными и постоянными генетическими обменами между отдельными субпопуляциями, либо полным отсутствием субпопуляционной подразделенности.

Роль естественного отбора в формировании устойчивых распределений аллелей можно продемонстрировать на примере одного из наиболее изученных нами в многолетних полевых и экспериментальных исследованиях полиморфных локусов леща - пероксидазы сердечной мышцы ( $P_x$ ). Данный локус у леща содержит три аллеля, из которых два  $P_x^{80}$  и  $P_x^{100}$ , как видно из представленных выше частотных характеристик, могут рассматриваться в качестве основных и своего рода альтернативных. При анализе частотных распределений генотипов и аллелей локуса  $P_x$  (табл. 40), а также показателей приспособленности ( $W$ ) и отбора ( $S$ ) (табл. 41) в трех возрастных группах леща из стада Волжского плеса Рыбинского водохранилища удастся выявить ряд отчетливых закономерностей. Сбалансированность полиморфизма по данному локусу и гетерозиготность последовательно возрастают в ряду сеголетки  $\rightarrow$  неполовозрелые  $\rightarrow$  половозрелые особи. Отбор может быть охарактеризован: для сеголеток - как балансирующий, для неполовозрелых - как дизруптивный, для половозрелых - как балансирующий при очень низкой величине  $S$ . Рассчитав значения относительной приспособленности и коэффициента отбора при последовательном переходе от младших возрастных групп к старшим, мы получили своеобразную динамическую модель действия отбора на генотипы локуса  $P_x$  в стаде леща Волжского плеса в критические периоды жизни особей (табл. 42).

Таблица 40

**Распределение генотипов и аллелей локуса  $Px$  в различных возрастных группах леща**

Возраст и число рыб	Генотипы					
	80/80	100/100	120/120	80/100	80/120	100/120
0+ (160 экз)						
Птеор	41.6	28.2	0.8	68.5	11.4	9.5
Пэмп	35	21	0	81	11	12
5+- 6+ (77 экз)						
Птеор	14.2	17.7	0.6	31.8	6.0	6.7
Пэмп	15	20	0	28	8	6
8+-10+ (81 экз)						
Птеор	13.0	17.1	1.6	29.8	9.1	10.4
Пэмп	13	17	1	30	9	11
Возраст	Частоты аллелей				h	$\chi^2$
	80	100	120			
0+	0.51	0.42	0.07	0.56	6.6	
5+- 6+	0.43	0.48	0.09	0.58	2.1	
8+-10+	0.40	0.46	0.14	0.61	0.3	
$\chi^2_{st} = 7.8 (5\%), 11.3 (1\%), 16.3 (0.1\%); \nu = 3$						

*Примечание.* Птеор - теоретически ожидаемое, Пэмп - эмпирически наблюдаемое число особей с данным генотипом в исследуемой выборке (в скобках - общий объем выборки); h - гетерозиготность в одном локусе,  $\chi^2_{st}$  - стандартные значения критерия сбалансированности полиморфизма, соответствующие различным уровням значимости (5, 1 и 0.1%), v - число степеней свободы.

Первый из этих периодов (сеголетки → неполовозрелые), очевидно, отражает переход рыб к основному типу питания (бентосом), который сопровождается соответствующей метаболической перестройкой организма. Второй период (неполовозрелые → половозрелые) отражает процесс полового созревания и связанную с ним физиологическую перестройку организма, а также практически полный выход из-под пресса хищников. Установлено, что в обоих случаях коэффициенты отбора достигают значительных величин, однако их максимальные значения наблюдаются на втором этапе. Отбор на первом этапе может быть охарактеризован как дизруптивный, а на втором - как направленный (преимущественно против гомозигот  $Px^{80/80}$ ). Следует также отметить, что в обоих случаях максимальная приспособленность среди генотипов присуща гомозиготе  $Px^{100/100}$ .



Таблица 41

**Значения приспособленности и коэффициента отбора по локусу  $R_x$  в трех различных возрастных группах леща**

Возрастная группа	Значения W			Значения S
	79/79	79/100	100/100	
0+	0.731	1.000	0.747	0.131
5+ - 6+	1.000	0.901	0.985	0.053
8+ -10+	0.995	1.000	0.988	0.005

Таблица 42

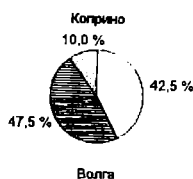
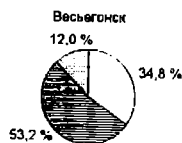
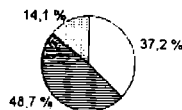
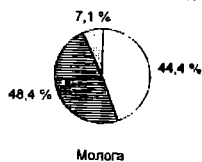
**Значения приспособленности и коэффициентов отбора по локусу  $R_x$  в критические переходные этапы развития леща из стада Волжского плеса Рыбинского водохранилища**

Переходные этапы	Значения W			Значения S
	79/79	79/100	100/100	
C → H	0.624	0.496	1.000	0.317
H → П	0.278	0.348	1.000	0.428

*Примечание.* С - сеголетки, H - неполовозрелые, П - половозрелые особи.

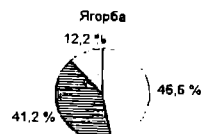
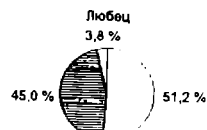
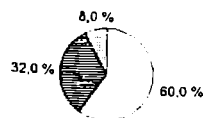
Таким образом, селективная значимость аллелей данного локуса тесно связана с биологическими перестройками и функциональными показателями, определяющими жизненный цикл и адаптационные возможности особей леща и его популяций. Следовательно, мы вправе ожидать, что при сравнении любых двух стад данного вида, стабильно различающихся во времени по частотам встречаемости рассматриваемых аллелей и генотипов, эти стада должны также различаться по размерным характеристикам. Многолетний (начиная с 1983 г.) анализ распределения частот аллелей локуса  $R_x$  у леща Рыбинского водохранилища позволил установить постоянство на протяжении исследования различий между Моложско-Волжским стадом и стадом Шекснинского и Главного плесов. Для первого из них характерна более высокая частота встречаемости аллеля  $R_x^{100}$ , а для второго -  $R_x^{80}$  (рис. 47).

# Моложский и Волжский плесы



Волга

# Шекснинский и Главный плесы



Всехсвятское

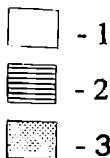


Рис. 47. Диаграммы концентрации частот аллелей локуса  $Rx$  в выборках леща из стад различных плесов. 1 -  $Rx^{80}$ , 2 -  $Rx^{100}$ , 3 -  $Rx^{120}$ . Стрелкой указано направление географического расположения выборок вниз по течению.

Нами были проанализированы данные по размерно-возрастным характеристикам леща из траловых уловов в западной и восточной частях Рыбинского водохранилища, любезно предоставленные

А.С.Стрельниковым. При этом использовались суммарные выборки за 1990-1992 гг. по возрастным группам от 7+ до 10+. Начиная с возраста 8+ (средний возраст наступления массовой половой зрелости леща в водоеме) и далее сохраняется устойчивая тенденция к превышению средних размеров рыб из восточной части по сравнению с западной (табл. 43).

Таблица 43

**Размерно-возрастные показатели в стадах леща  
Рыбинского водохранилища (по данным А.С.Стрельникова)**

Год наблюдений, возраст рыб							
Стадо	Параметр	1990	1991	1992	1990	1991	1992
		7+			8+		
в	$\bar{x}$	264	267	275	291	294	291
	$m_x$	3.3	1.7	2.5	1.9	1.5	1.7
	n	14	27	20	33	42	8
з	$\bar{x}$	262	267	264	289	291	282
	$m_x$	1.9	1.7	2.9	2.1	1.4	2.6
	n	24	34	20	30	36	16
		9+			10+		
в	$\bar{x}$	315	320	317	340	349	339
	$m_x$	2.8	2.4	1.5	2.6	3.7	1.9
	n	27	26	51	24	6	26
з	$\bar{x}$	310	313	312	336	342	333
	$m_x$	2.0	1.3	2.2	2.6	1.7	3.5
	n	20	63	15	13	25	13

*Примечание.* в - стадо Шекснинского и Главного плесов (восточное), з - Моложско-Волжское (западное) стадо. Статистические параметры:  $\bar{x}$  - средняя длина тела (мм),  $m_x$  - ошибка средней, n - число рыб.

Выявленная тенденция полностью соответствует ожидаемой на основе распределения частот аллелей  $P_x$ . Низкий же уровень статистической достоверности установленных различий объясняется тем, что рассматриваемые выборки не подвергались электрофоретической идентификации. Соответственно, мы были не в состоянии сосредоточить внимание только на основных гомозиготных и гетерозиготных вариантах. В тоже время, поскольку в природных популя-

циях, как правило, присутствует полный набор генотипов по данному локусу, то в изучаемом материале (с общей частотой до 30%) помимо основных несомненно представлены также генотипы  $Rx^{80/120}$  и  $Rx^{100/120}$ , точные размерные характеристики которых нами пока не анализировались. Вероятнее всего, вклад этих генотипов и приводит к снижению уровня значимости различий. Снижение достоверности также может быть обусловлено погрешностями, неизбежными при идентификации возраста и анализе роста рыб (Сметанин, 1982 а, б).

Как было установлено в многолетних прудовых экспериментах с особями леща из разных стад, селектированными по аллелям рассматриваемого локуса, дифференциация генотипов по темпу роста начинается с возраста 1+. Однако существует обстоятельство, позволяющее предположить, что действие наследственной компоненты роста начинает проявляться на более ранних стадиях развития. В частности, имеются данные (Сингх, 1984) о преимущественной смертности наиболее быстрорастущих особей на ранних этапах развития (как у животных, так и у растений). Между тем, в нашем случае как раз и была зарегистрирована повышенная на порядок смертность в возрасте 0+ у особей с генотипами  $Rx^{80/80}$  и  $Rx^{80/100}$  (в дальнейшем проявляющих максимальную скорость роста) по сравнению с генотипами  $Rx^{100/100}$ . Вероятно, эта же причина обуславливает и трансформацию приспособленности генотипов при смене стадий развития (смена направленности действия отбора). Подобная связь уже описана у растений (Clegg et al., 1978) и животных (Williams, 1975), имеющих сходную с рыбами репродуктивную стратегию (производство большого количества гамет и, соответственно, личинок, а также наличие периода их свободного переноса ветром и течением до момента фиксации или приобретения устойчивости к действию данных факторов).

Само по себе лидерство гетерозигот в темпах роста среди половозрелых особей может быть интерпретировано как проявление моногенного гетерозиса (Кирпичников, 1987), однако с отчетливо выраженной возрастной, физиологически обусловленной, экспрессией. Поэтому вывод о возможности тесной связи гетерозиготности с показателями роста или, по крайней мере, с размерными характеристиками, не представляется в достаточной степени обоснованным. Также нет вполне определенных подтверждений и тезиса о большей относительной приспособленности гетерозиготных генотипов. Следовательно, использование понятия "моногенный гетерозис" применительно к данному случаю возможно только как ус-

ловное дефиниционное описание, а не как реальный биологический факт.

Сопряженность генотипов и, вероятно, аллелей локуса  $Px$  с размерными показателями леща и, в общем смысле, с ростом, позволяет выдвинуть предположение, что данный локус выступает в качестве "сигнала" ассоциации генов, ответственной в организме рассматриваемого вида за совокупность признаков, формирующих основную адаптивный потенциал. Косвенными свидетельствами в пользу справедливости данного предположения служат ранее установленные факты сопряженности аллельных вариантов  $Px$  с рядом признаков, непосредственно обеспечивающих адаптацию к тому или иному фактору, а также само биологическое значение показателей роста (Герасимов, Слынько, 1990, 1991; Слынько, 1990; Слынько и др., 1991, 1992; Chuiko, Slynko, 1995). Наличие подобных ассоциаций генов, ответственных за количественные признаки, и выявление сопряженности с ними аллельных вариантов белков убедительно продемонстрировано на примере сельскохозяйственных растений (Созинов, 1985). Такого рода устойчивые ассоциации складываются в процессе эволюции, обеспечивая вид необходимым запасом экологогенетической пластичности. Учитывая, что основные успехи в селекции сельскохозяйственных животных и растений связаны именно с манипулированием устойчивыми ассоциациями генов, становится ясной значимость выявления эффективных маркеров не только в целях селекции, но и мониторинга природных популяций, контроля качества стад, уточнения промысловых прогнозов.

**Плотва.** В большинстве исследованных популяций плотвы (табл. 44, 45) не наблюдается значимого снижения генетического разнообразия вследствие фиксации аллелей, за исключением популяции р. Кондоши (фиксация по локусу LDH). Тенденция приближения аллелей к фиксации наблюдается практически во всех популяциях по локусам LDH и PxD. Однако, поскольку происходящие процессы сходны в достаточно удаленных географически популяциях, то данную тенденцию нельзя считать прерогативой Шекснинского плеса. Вероятнее всего, это общая характеристика популяций плотвы бассейна Рыбинского водохранилища.

Все популяции плотвы (табл. 45) демонстрируют достаточно высокую сбалансированность, сравнительно высокую внутривидовую однородность и практически полное отсутствие гетерозиготного дисбаланса (порядок величины  $D$  от  $-0.136$  до  $+0.091$ ).

Это свидетельствует о том, что популяции плотвы находятся в состоянии устойчивого равновесия, с незначительной тенденцией к нарушению устойчивости вследствие снижения полиморфности по

ряду локусов. Пространственная генетическая гомогенность данного вида может объясняться наличием интенсивного обмена мигрантами между популяциями. Вместе с тем, согласно результатам кластерного анализа, популяции плотвы не образуют кластеров, а сходство отдельных популяций не коррелирует с географическим расположением выборок, что позволяет исключить миграции, как интегрирующий фактор.

Таблица 44

**Распределение частот аллелей полиморфных локусов в выборках плотвы из Рыбинского, Ивановского и Угличского водохранилищ**

Объем выборки (n), аллели	Популяции, локусы						
	1	2	3	4	5	6	7
LDH-1							
n	40	36	40	40	30	38	38
A	0.887	0.958	0.913	0.800	0.917	0.908	0.789
B	0.112	0.042	0.087	0.200	0.083	0.092	0.211
PXD-1							
n	40	39	39	38	40	38	37
A	0.887	0.949	0.936	0.934	0.913	0.763	0.878
B	0.112	0.051	0.064	0.066	0.087	0.237	0.122
EST-3							
n	40	36	40	40	30	38	38
A	0.150	0.278	0.237	0.225	0.167	0.263	0.171
B	0.500	0.556	0.512	0.563	0.500	0.487	0.461
C	0.350	0.167	0.250	0.213	0.333	0.250	0.368
EST-2							
n	40	36	40	40	30	38	38
A	0.400	0.597	0.500	0.512	0.467	0.447	0.395
B	0.600	0.403	0.500	0.488	0.533	0.553	0.605

*Примечание.* 1 - Коприно, 2 - устье р.Кондоша, 3 - залив Южок, 4 - устье р.Себла, 5 - устье р.Согожа, 6 - Городня, 7 - залив Бабня (1-5 - Рыбинское, 6,7 - Ивановское водохранилища).

Таблица 45

**Параметры генетического состояния в популяциях плотвы  
верхневолжских водохранилищ**

Популяция	P, %	$H_n$	$H_o$	$\chi^2$	F	D
р. Кондоша	75	0.317	0.316	0.791	-0.035	+0.022
зал. Южок	100	0.320	0.354	5.586	+0.003	-0.015
р. Согожа	100	0.352	0.361	1.404	-0.156	+0.091
р. Себла	100	0.383	0.387	4.341	-0.006	-0.007
р. Нерль	100	0.319	0.376	3.760	+0.126	-0.136
Городня	100	0.355	0.419	3.020	+0.115	-0.127
зал. Бабня	100	0.383	0.417	2.360	+0.100	-0.108

*Примечание.* Обозначения те же, что и в табл. 39.

Следовательно, установленная однородность в данном случае достигается за счет выравнивающего действия естественного отбора. Однако это не означает, что популяции плотвы дивергируют по качественному генетическому составу, поскольку в пределах отдельных популяций отбор ведется по альтернативным аллелям. Таким образом, дивергенция имеет место только в отношении типа структурной организации, а отдельные популяции сохраняют свою генетическую уникальность. Вследствие этого утрата любой популяции плотвы, а значит и присущей ей генетической изменчивости, может повлечь за собой существенное снижение генетического разнообразия, а соответственно и численности вида в пределах всего водоема. При этом вероятность восстановления утраченной популяции за счет притока мигрантов незначительна - скорее, в освободившейся популяционной нише со временем сформируется новая популяция с иным генетическим статусом.

Таким образом, мы приходим к выводу, что лещ, синец, чехонь и, вероятно, другие виды со сходной эколого-генетической структурой в целом более устойчивы к падению генетического разнообразия и численности, а также обладают высоким потенциалом самоподдержания. Существенный ущерб им может быть нанесен только в случае значительного подрыва численности (вплоть до полной ликвидации) всей популяционной группы, населяющей тот или иной плес, что, впрочем, маловероятно при нынешней антропогенной нагрузке на водоем. В то же время, у видов, аналогичных плотве в эколого-генетическом отношении, поддержание генетического разнообразия в водоеме осуществляется в основном за счет сложной

внутрипопуляционной структуры, многообразия и разнородности субпопуляций.

Соответственно, в зависимости от принадлежности вида к одному из описанных эколого-генетических типов должны разрабатываться стратегии пользования, управления и охраны. Для видов, сходных с плотвой, это лимитирование вылова и иных форм антропогенной нагрузки на отдельные локальные популяции заливов, островов и эстуариев рек; проведение регенерационных мероприятий с учетом уникальности генетической структуры каждой субпопуляции во избежание ее потери. Для видов, близких к сищу и лещу, режимы эксплуатации и регулирования должны целиком распространяться на тот или иной плес и, прежде всего, обеспечивать сохранение полноценной структуры биотопов плеса. Мероприятия же, направленные на поддержание стад у видов, относящихся к указанному типу, могут быть сконцентрированы в одной-двух точках плеса, поскольку вследствие генетических обменов эффект будет распространяться на все стадо данного плеса.

### 3. Уровень межвидовой естественной гибридизации в популяциях карповых рыб из различных плесов водохранилища

Естественные межвидовые гибриды регистрируются в Рыбинском водохранилище достаточно регулярно, однако частота их встречаемости сравнительно невысока. В основном это гибриды карповых видов рыб, традиционно обнаруживаемые практически во всех водо-

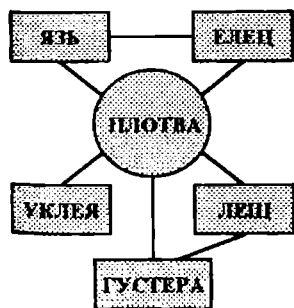


Рис. 48. Сингамеон процесса естественной гибридизации карповых рыб бассейна Рыбинского водохранилища

емах Европы (Берг, 1949; Николюкин, 1952). Как правило, при оценке уровня отдаленной гибридизации в том или ином ихтиоценозе используются три основных показателя: количество и таксономический статус гибридизирующих видов, общая доля гибридов, наличие гибридных поколений. В Рыбинском водохранилище в процесс гибридизации вовлечены преимущественно карповые виды рыб - лещ, плотва, густера, язь и елец (рис. 48). Электрофоретическая и морфологическая диагностика позволяет предположить, что все обнаруженные межвидовые гибриды являются гибридами первого поколения ( $F_1$ ). Об этом сви-



детельствует как их гетерозиготность по фиксированным аллелям, так и промежуточные значения основных счетных признаков (числа чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, жаберных тычинок, числа и формулы позвонков и глоточных зубов). Наиболее часто практически на всей акватории водохранилища обнаруживаются гибриды *лещ* × *плотва* и *лещ* × *густера* в возрасте от 0+ до 12+. Взрослые особи данных гибридов представлены как самками, так и самцами с нормально развитыми гонадами. Более того, половозрелые гибриды *лещ* × *плотва* (2 самки, 1 самец) и *лещ* × *густера* (2 самки), выловленные в период нереста, характеризовались наличием текучих половых продуктов. Данное обстоятельство вполне определенно указывает на возможность существования в популяциях гибридов второго поколения ( $F_2$ ) и бэккроссов (т.е. потомков от возвратного скрещивания между гибридами и родительскими видами), а следовательно, и на протекание процессов интрогрессии. Гибриды *плотва* × *язь* встречаются гораздо реже: за период с 1989 г. выловлено всего 6 экземпляров. Наиболее редки гибриды *плотва* × *елец* (1 экз пойман в начале марта 1997 г. на урезе русла Волги у островов Трясье) и *язь* × *елец* (1 экз пойман в июле 1997 г. в р.Ильдь, в зоне подпора).

Наибольшее количество вариантов гибридов между всеми видами рыб, участвующими в процессе гибридизации, выявлено в Волюжском плесе. В Шекснинском плесе не обнаружены гибриды *густера* × *плотва*, *плотва* × *елец* и *язь* × *елец*, а в Моложском плесе выявлены только гибриды *лещ* × *плотва* и *язь* × *плотва*. Средняя встречаемость гибридов в Рыбинском водохранилище находится в пределах 1.5-3%, что соответствует фоновым значениям для европейских водоемов. Однако в Шекснинском плесе доля гибридов может достигать 7% от общего числа пойманных рыб (при стандартном тридцатиминутном тралении или суточной постановке сети). Плотва, как и следовало ожидать, оказалась наиболее интенсивно гибридизирующим видом, являясь своего рода ядром гибридного сингамеона в Рыбинском водохранилище. Следовательно, вполне допустима версия о том, что популяции плотвы получают некоторую долю генетической изменчивости за счет возрастания уровня рекомбинационной изменчивости при межвидовых скрещиваниях. Тем не менее, эти данные еще не являются свидетельством серьезных экологических нарушений структуры ихтиоценоза и местообитаний рыб. Если подобные нарушения имеют место и оказываются достаточно значимыми, то частота гибридов в стандартных промысловых уловах может достигать 30-40%, а в отдельных случаях даже 80% (Нелсон, Суле, 1991; Fahy et

al., 1988). Тем не менее, некоторая интенсификация процессов гибридизации в Шекснинском плесе вполне симптоматична как свидетельство усиления тенденции к ухудшению экологической обстановки в плесе.

Помимо гибридов карповых рыб, в бассейне водохранилища выявлен также гибридогенный диплоидно-полиплоидный комплекс щиповок (р. *Cobitis*, сем. *Cobitidae*. Доля полиплоидных особей *C. sp.* в контрольных выборках из рр. Сутка, Шумаровка, Ильдъ, а также из Копринского полигона составляет величину порядка 7-20%.

#### 4. Роль антропогенных факторов в формировании и поддержании генетической изменчивости

Одним из наиболее значимых факторов антропогенного воздействия на рыбное население в бассейне Рыбинского водохранилища является загрязнение вод сбросами Череповецкого промышленного узла (в частности, комплекса по производству химических удобрений), сопровождавшееся до конца 80-х гг. интенсивным поступлением стоков с сельскохозяйственных предприятий по всей береговой линии. С целью оценки влияния загрязняющих веществ на генетическую структуру популяций рыб в лабораторных условиях были проведены эксперименты, позволившие выявить селективное действие фосфорорганического пестицида DDVP (2,2-дихлорвинил диметил фосфат) на генотипы и аллели локуса  $Rx$  у леща (Chuiko, Slynko, 1995). Установлено, что особи с генотипом, гомозиготным по аллелю  $Rx^{80}$ , более устойчивы к действию пестицида по сравнению с альтернативным аллелем  $Rx^{100}$ .

Как уже отмечалось выше, стадо леща Шекснинского и Главного плесов характеризуется превышением концентрации аллеля  $Rx^{80}$ , частота которого последовательно убывает по направлению от р.Шексна к Главному плесу (рис. 47). Не исключено, что подобное распределение аллелей локуса  $Rx$ , если принять во внимание их различную селективную значимость, отражает влияние химического загрязнения в Шекснинском плесе. Однако наибольшая концентрация аллеля  $Rx^{80}$  в Шекснинском водохранилище (54%) и далее по всей Волго-Балтийской системе вплоть до Вытегрского водохранилища (61%), подтверждает вывод о том, что структура распределения частот аллелей локуса  $Rx$  в указанном бассейне является исторически сложившейся системой. Поскольку стадо леща Шекснинского плеса исторически происходит из стада р.Шексны, повышение частоты аллеля  $Rx^{80}$  в Шекснинском плесе не может быть отнесено исключительно на счет загрязнения водоема. Вероятнее всего, в дан-

ном районе Рыбинского водохранилища совпадает направленность действия на генетическую структуру леща двух факторов - исторического и антропогенного, который в определенном отношении поддерживает исторически сложившуюся естественную структуру стада.

\*\*\*

В целом, генетическое состояние видов рыб, составляющих ихтиоценоз Рыбинского водохранилища, может быть охарактеризовано как удовлетворительное и в большинстве случаев - устойчивое. В ходе проведенного анализа впервые выполнено описание генетического разнообразия таких видов, как синец, чехонь, судак, ерш, густера, корюшка. Уточнены дефиниции популяционно-генетической структуры пресноводных видов рыб. Бытующее представление о том, что все рыбы пресных вод могут быть отнесены по особенностям своей структуры к одному типу "сазана" (Кирпичников, 1987), вероятно, следует расширить и дополнить. Представленные данные позволяют утверждать, что пресноводные виды рыб по характеру пространственной дифференциации в пределах одного и того же водоема подразделяются, по меньшей мере, на две группы: 1) виды с отчетливо выраженной субпопуляционной структурой и более сложной иерархией популяционной организации (плотва); 2) виды, характеризующиеся слабым развитием субпопуляционной подразделенности или даже с полным отсутствием последней, формирующие обширные в пространстве и обильные по численности генетически гомогенные стада (лещ, синец, чехонь). Вполне допустимо, что последний тип популяционной организации является специфической особенностью видов, обладающих сходными экологическими чертами, и может формироваться только в условиях крупных пресных водоемов, обладающих высокой степенью гетерогенности среды. Предположения о путях формирования популяционно-генетической структуры видов рыб в условиях экосистем водохранилищ, особенно в плане исторической устойчивости генетических характеристик при переходе от реофильного к лимнофильному образу жизни требуют дальнейшего развития. Успехи в этом направлении могут оказать существенное влияние на формирование прогнозов развития и эксплуатации рыбных ресурсов при проектировании и создании новых водохранилищ.

Генетические характеристики структуры и состояния популяций и стад леща, синца, чехони и плотвы, а также общая характеристика большинства видов рыб Рыбинского водохранилища позволяют вплотную подойти и к постановке вопросов о разработке мер по охране и регулированию генофондов этих видов, а также ихтиоцено-

за в целом с использованием генетических походов и селекционно-генетических методов. По-видимому, как в отношении указанных четырех, так и прочих видов, необходимо разработать комплекс мониторинга и рыбохозяйственных мероприятий по контролю и предотвращению потерь генетического разнообразия. В частности, поддержание и регулирование уровней генетического разнообразия можно осуществлять, используя маркерные локусы (по которым установлена фиксация аллелей), путем направленного зарыбления водоемов особями с генотипами, содержащими утрачиваемый аллель. Наиболее «мягким» способом является повышение в популяциях доли особей с гетерозиготными генотипами по этим локусам, что позволит предотвратить дальнейшую потерю генетической изменчивости и тем самым поддержать равновесие в стадах, а также их адаптивный потенциал. Помимо этого, в отношении популяций плотвы следует обратить особое внимание на меры по сохранению биотопов конкретных заливов, мелководий и устьевых участков с последующим проведением мероприятий по увеличению их структурированности в ходе мелиоративных мероприятий. В пользу необходимости повышения гетерогенности биотопов свидетельствуют и данные по межвидовым гибридам. Особое внимание при этом должно быть уделено нерестовым площадям, а также усилению контроля за температурным и общим гидрохимическим балансом.

В целом же, дальнейшие перспективы охраны и регулирования рыбных ресурсов на акватории водохранилища во многом будут определяться степенью привлечения генетических методов к изучению различных аспектов жизнедеятельности видов рыб, населяющих водоем. Следует признать, что на сегодняшний день генетические исследования рыб Рыбинского водохранилища носят преимущественно рекогносцировочный характер и требуют дальнейшего расширения и углубления.

## Глава 8

**СТРАТЕГИЯ ОХРАНЫ ЗАПАСОВ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ  
УЛОВОВ РЫБЫ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ  
В УСЛОВИЯХ НОВЫХ КОММЕРЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ**

*А.С. Стрельников, С.С. Орлова, В.Г. Терещенко*

В предыдущих главах была детально рассмотрена ситуация, складывающаяся в ихтиоценозе Рыбинского водохранилища в связи с изменениями в его экосистеме, произошедшими за последние годы. Один из основных и наиболее аргументированных выводов заключается в том, что экосистема Рыбинского водохранилища вступила в новую фазу - *дестабилизации*. Это не могло не отразиться на состоянии рыбных запасов водоема.

Анализ ситуации, складывающейся в настоящее время в рыбном хозяйстве Рыбинского водохранилища, позволил выявить главные причины, которые привели к спаду рыболовства:

1. Загрязнение водоема, вызывающее снижение численности рыб.
2. Неадекватность существующих «Правил рыболовства» современной ситуации, предполагающей новые коммерческие отношения.
3. Усиление селективности промысла и его жесткая направленность на вылов коммерческих объектов.
4. Увеличение доли неучтенного вылова, затрудняющее точную оценку общего объема вылова рыбы в водоеме.
5. Нестабильность уровня режима водохранилища, снижающая эффективность воспроизводства рыбных запасов.

Рассмотрим эти положения более подробно.

### **1. Проблемы загрязнения водоема**

Со времени аварии, приведшей к сбросу загрязняющих веществ в районе г.Череповца в 1987 г., прошло уже более 10 лет. Однако последствия этого события, а также продолжающееся хроническое загрязнение водоема стоками Череповецкого промышленного комплекса до сих пор продолжают оказывать влияние на популяцию рыб. Предположение о возможном, спустя 8-10 лет, негативном влиянии аварийного сброса на воспроизводство и иммунную систему рыб, было высказано еще в начале 90-х гг. (Малинин, Стрельников,

1990; Микряков и др., 1990). Эти выводы были основаны на том, что поколения многих видов рыб, родившиеся в неблагоприятные годы (1987-1988 гг.), могут быть ослабленными и малочисленными. В эти годы пострадали и производители рыб. Кроме того, если вода в Шекснинском плесе стала заметно чище уже к осени 1988 г., то грунты остались сильно загрязненными в связи с осаждением и аккумуляцией в них токсикантов (Козловская и др., 1990).

Среди методов оценки состояния популяций рыб важное место занимает определение упитанности. Коэффициент упитанности по Фультону является информативным показателем и применяется не только для сопоставления экстерьерных признаков локальных стад одного и того же вида из разных частей ареала, но и для сравнения рыб из чистых и загрязненных участков водосема. Использование данного показателя позволяет определять долю особей, пораженных различными заболеваниями и токсикозами.

Анализ динамики упитанности основных видов рыб Рыбинского водохранилища показал, что в 1988 г., т.е. сразу после аварийного сброса, наблюдалось резкое снижение этого показателя. Так, у судака коэффициент упитанности по Фультону составлял 1.2-1.3 (при норме 1.5-1.7), у леща - 1.8-2.1 (при норме 2.2-2.6), у синца - 1.3-1.5 (при норме 1.6-1.8). В 1989 г. данный показатель у судака повысился до величины 1.3-1.4, у синца - до 1.4-1.6. Упитанность леща осенью 1992 г. оставалась низкой - в центральной части водоема она составляла в среднем 1.9, а в Шекснинском плесе - 1.7. В 1995 г. средняя упитанность леща в центральной части возросла до 2.2. Упитанность синца испытывает значительные индивидуальные колебания. В 1993 г. она варьировала от 1.1 до 2.1 (в среднем 1.4), а в 1995 г. существенно повысилась (в среднем 1.8), причем размах ее колебаний несколько уменьшился (от 1.6 до 2.4).

У судака в 1995 г. средний коэффициент упитанности по Фультону заметно возрос, достигнув уровня 1.6 (от 1.4 до 1.9), что является очень хорошим показателем. Для сравнения, судак из Алакольских озер, где он был успешно акклиматизирован, при хороших экстерьерных качествах характеризовался упитанностью, равной 1.5-1.7 (Стрельников, Диканский, 1975). Показатели упитанности плотвы в этот период также были достаточно высоки (в среднем 2.5) и колебались от 2.0 до 2.8.

Имеющиеся данные показывают, что в центральной части водоема в 1995 г. из 100 исследованных особей судака низкую упитанность (1.1-1.2) имели только 2 экз, а из 100 особей леща - 6 (упитанность - 1.6-1.7). Таким образом, предполагаемое количество особей, подверженных болезням и токсикозам, в популяции судака

составляет около 2%, а в популяции леща - 6%. В Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища наблюдается более высокая относительная численность лещей, имеющих упитанность ниже средних показателей. Следует отметить, что снижение упитанности рыб после загрязнения водоема, а также токсикозы, по всей вероятности, приводили к гибели значительного числа особей во время зимовки в период 1988-1992 гг.

Необходимо подчеркнуть, что в 1990-1991 гг. имеет место особенно резкое снижение упитанности старших возрастных групп не только леща, но и синца. Анализ возрастной структуры этих видов, представленный в таблицах 4 (см. гл. 3) и 46, показывает, что начиная с 1988-1989 гг. происходит заметное снижение численности особей старших возрастных групп. Это дает основание предполагать, что смертность данных групп леща и синца от токсикозов была максимальной в 1989-1991 гг.

Таблица 46

**Промысловые уловы синца в Рыбинском водохранилище и доля в них старших возрастных групп**

Годы	Общий улов, т	Доля возрастных групп, %		
		8-14 лет	10-11 лет	12-14 лет
1979	372.9	91.0	26.7	9.0
1980	286.7	73.0	28.9	11.3
1981	339.8	92.4	37.3	10.0
1982	251.7	88.2	41.9	10.6
1983	353.5	82.7	46.6	8.6
1984	557.5	68.5	28.9	5.6
1985	621.1	74.6	28.6	2.4
1986	639.8	80.9	22.4	3.7
1987	617.9	73.8	23.1	17.2
1988	737.9	80.6	20.9	3.6
1989	657.8	42.0	10.9	0
1990	534.8	30.0	1.0	0
1991	716.4	28.3	5.3	0
1992	601.6	34.5	7.4	0
1993	396.1	26.3	3.7	1.2

Наиболее сильное влияние на популяции рыб загрязнение оказывает в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища. В частности, ихтиолог Череповецкой рыбинспекции З.А.Распопова отмечает, что

в стаде леща Шекснинского плеса происходит снижение доли производителей с 57% в 1985 г. до 10-20% в последние годы. Кроме того, по ее мнению, на ухудшение состояния популяции леща указывает увеличившееся до 70% количество самцов и, соответственно, уменьшившаяся доля самок в период 1994-1996 гг. Одновременно наблюдается массовое заболевание леща лигулезом, особенно в младших и средних возрастных группах. В целом, отмечается снижение доли леща в промысловых уловах.

Аналогичная ситуация в этом районе водохранилища складывается и с популяцией такого важного промыслового объекта, как щука, численность которой резко снизилась. Так, З.А.Распопова отмечает, что, несмотря на достаточное число нерестилищ в р.Суда, многие производители щуки в последние два года пропускают нерест. Кроме того, значительное количество особей, выловленных рыбаками, имеет плохой товарный вид, мышцы серо-желтого оттенка и низкие вкусовые качества. Все это говорит о том, что степень загрязнения воды в Шекснинском плесе остается достаточно высокой и отрицательным образом воздействует на состояние популяций рыб, обитающих в этом районе.

Загрязнение Рыбинского водохранилища еще долго будет оказывать существенное влияние на рыб, увеличивая их смертность и снижая воспроизводительную способность. Предотвращение загрязнения водоема, по сути дела, представляет собой задачу инженерно-технического и финансового характера. В частности, для строительства новых очистных сооружений на предприятиях г.Череповца требуются значительные средства, сроки выделения которых, к сожалению, пока неизвестны.

Необходимо отметить, что в некоторых районах Рыбинского водохранилища, особенно в местах впадения рек, качество воды несколько улучшилось. Прежде всего, это связано со спадом сельскохозяйственного производства. В притоках водохранилища практически прекратились заморные явления и летне-осеннее цветение воды. Об улучшении качества воды в реках и их эстуариях свидетельствует и наметившееся в 1995 г. увеличение относительной численности молоди реофильных рыб, в особенности ельца (см. гл. 3). В настоящее время малые реки и их эстуарии являются основными местами воспроизводства и нагула молоди практически всех видов рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище. В целом же, 1995 год был более благоприятным для воспроизводства леща, плотвы, щуки, окуня по сравнению с судаком и синцом.



## 2. Новые коммерческие отношения и их роль в снижении уловов

Новые коммерческие отношения, сложившиеся в рыболовстве, безусловно, оказали существенное влияние на популяции особо ценных, или так называемых «коммерческих», видов рыб и сыграли немаловажную роль в снижении официального вылова. Согласно данным, которые были любезно предоставлены сотрудницей ГосНИОРХа Г.М.Маненковой, в целом на водоемах Северо-Запада Европейской части России складывается достаточно сложная ситуация.

**Ладожское озеро.** С 1991 по 1994 г. уловы сиговых рыб в озере снизились с 1412 до 507, судака - с 660 до 182 и щуки - с 78 до 10 т. В целом, объем вылова рыбы уменьшился с 4378 до 1920 т.

**Онежское озеро.** Уловы сиговых в водоеме с 1991 по 1994 г. упали с 94 до 32, судака - с 6 до 1, налима - с 73 до 32, а леща - с 21 до 6 т. В целом, промысловые уловы сократились с 662 до 252 т.

**Оз. Белое.** С 1984 по 1994 г. уловы судака снизились с 208 до 112, а щуки - с 48 до 18 т. В общей сложности, за этот период уловы упали с 1183 до 625 т.

В **Псковско-Чудском** водоеме за период с 1989 по 1994 г. общий объем вылова уменьшился с 10518 до 1656 т, в том числе: сиговых - с 2073 до 11, леща - с 477 до 237 т, а судака в - 2 раза.

В **Рыбинском** водохранилище за этот же промежуток времени уловы судака понизились в 2 раза, щуки - в 4 раза, а общий вылов рыбы, еще в 1989 г. составлявший около 3000 т, сократился до 1800 тонн в 1994 г. и 1300 тонн в 1995 г. (рис. 49, табл. 47-49).

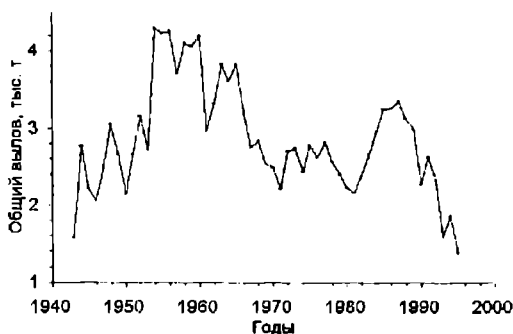


Рис. 49. Динамика общего промыслового вылова рыбы в Рыбинском водохранилище

Таблица 47

**Фактический вылов рыбы (т) в Рыбинском водохранилище в 1993 г.**

Виды рыб	Всего по водохранилищу	В том числе по областям		
		Ярославская	Вологодская	Тверская
Лещ	499.6	362.1	9.5	29.0
Судак	206.5	185.4	14.7	6.4
Щука	36.6	19.7	13.5	3.4
Налим	96.1	48.1	44.2	3.8
Сом	6.2	5.9	0.3	—
Чехонь	50.9	49.0	1.7	0.2
Синец	395.0	313.9	70.7	10.4
Густера	4.3	1.5	1.9	0.9
Окунь	7.5	5.2	1.8	0.5
Плотва	261.8	126.2	125.0	10.6
Карась	0.01	0.01	—	—
Язь	1.6	0.8	0.4	0.4
Жерех	0.8	0.05	0.1	0.65
Мелочь III гр.	15.5	14.9	0.6	—
Снеток	2.0	0.8	1.2	—
<b>Общий вылов</b>	<b>1589.2</b>	<b>1133.5</b>	<b>371.4</b>	<b>66.2</b>

Таким образом, во всех перечисленных водоемах проявляется тенденция к падению промысловых уловов, несмотря на то, что существенного загрязнения воды в них, за исключением Рыбинского водохранилища, в настоящее время не отмечено. Правомерен вопрос о причинах исчезновения рыбы.

По-видимому, одной из главных причин данной ситуации следует считать начавшийся с 1991 г. развал структуры государственного лова рыбы, а также резкое ослабление контроля над промыслом. Основными коллективами, ведущими промысел рыбы, стали кооперативы, колхозы и отдельные бригады. По устному сообщению начальника рыбинспекции г.Рыбинска А.Ш.Киперберга, в настоящее время на водохранилище лов рыбы осуществляют около 120 таких подразделений. При существующем состоянии дел контролировать их деятельность фактически некому, что и порождает благоприятную среду для возникновения так называемых новых коммерческих отношений.

Таблица 48

**Фактический вылов рыбы (т) в Рыбинском водохранилище в 1994 г.**

Виды рыб	Всего по водохранилищу	В том числе по областям		
		Ярославская	Вологодская	Тверская
Лещ	631.8	428.5	119.4	83.9
Судак	189.6	164.7	20.0	3.9
Щука	51.4	27.9	20.2	3.3
Налим	121.0	51.3	66.3	3.4
Сом	11.9	11.8	0.1	—
Чехонь	36.4	36.0	0.4	—
Синец	448.7	364.5	74.1	10.1
Густера	4.9	1.8	1.5	1.6
Окунь	5.6	3.1	1.8	0.7
Плотва	303.8	127.3	135.4	41.1
Язь	1.9	0.5	0.8	0.6
Жерех	8.9	8.5	—	0.4
Мелочь III гр.	4.5	3.9	0.6	—
Снеток	39.5	5.0	34.5	—
Ряпушка	0.1	0.1	—	—
Общий вылов	1860.0	1234.8	476.2	149.0

Таблица 49

**Фактический вылов рыбы (т) в Рыбинском водохранилище в 1995 г.**

Виды рыб	Всего по водохранилищу	В том числе по областям		
		Ярославская	Вологодская	Тверская
Лещ	449.63	309.03	113.90	26.7
Судак	147.11	113.92	30.60	2.59
Щука	38.09	19.61	16.80	1.68
Налим	168.01	61.21	102.00	4.80
Сом	13.72	13.12	0.60	—
Чехонь	25.26	24.25	1.00	0.01
Синец	297.41	239.40	48.00	9.97
Густера	1.06	0.28	0.30	0.48
Окунь	4.82	2.68	2.00	0.14
Плотва	193.94	77.33	109.80	6.81
Карась	0.09	0.09	—	—
Язь	1.84	0.60	1.00	0.21
Жерех	1.91	1.6	0.30	0.01
Снежок	33.42	0.02	33.40	—
Общий вылов	1380.86	866.65	460.80	53.40

### 3. Основные направления охраны рыбных ресурсов

В настоящее время по данным, представленным сотрудниками рыбинспекций, до заготовительных пунктов не доходит от 30 до 50% пойманной рыбы. Опросы рыбаков подтверждают эту цифру. Сходные величины получены нами и расчетным путем.

Для предотвращения «утечки» рыбной продукции следует привести «Правила рыболовства», в особенности их экономические пункты, в соответствие со сложившейся ситуацией. Существует ли для этого достаточная законодательная база? Нами разработан ряд положений по данному вопросу - «Основные стратегические направления охраны рыбных ресурсов Рыбинского водохранилища на ближайшие годы», в соответствии с которыми необходимо:

1. Ввести, по согласованию с Ярославской областной администрацией, общее лицензирование лова рыбы всеми зарегистрированными организациями, добывающими ее на Рыбинском водохранилище и в других водоемах области. При этом должна быть предусмотрена строгая отчетность за объем выловленной рыбной продукции. В качестве критериев стоимости лицензии могут быть приняты: а) 10-15% от стоимости среднегодового улова за последние 4-5 лет (в коммерческих ценах текущего года); б) 10-15% от стоимости среднегодового улова за последний год.
2. Оформить в административном порядке аренду каждого рыболовного участка на длительный срок (до 10-15 лет) - с четким определением границ (приложением карты). В оформленном документе необходимо указать степень ответственности арендатора за сохранение рыбных ресурсов на арендованном им участке. Должна быть установлена годовая оплата, составляющая не менее 5% от стоимости среднегодового улова рыбы.
3. Увеличить штрафы за браконьерский лов особо ценных видов рыб (судака, щуки и сома) до 3-5-кратного размера от коммерческой цены за каждый килограмм пойманной рыбы.
4. Запретить в течение всего года полностью перегораживать устья нерестовых рек любыми орудиями лова - сетями, ловушками, ставными неводами. Расстояние между орудиями лова должно составлять не менее 200 м.
5. Прекратить практику отлова малоценных рыб в запретный период, поскольку в это время происходит массовый вылов судака и щуки.
6. Удлинить срок весеннего запрета на лов рыбы с 40 до 50-60 дней.
7. В связи с резким снижением численности судака, обусловленным нарушением его воспроизводства, полностью запретить на 2 года лов рыбы в рр. Юхоть, Ухра, Согожа, Суда и их устьевых пространствах в период с 10 апреля по 1 июня.

В случае угрозы перелова, которая может возникнуть в ближайшие 4-5 лет, необходимо введение еще более жестких правил рыболовства. Их основой может стать объявление некоторых притоков и частей акватории Рыбинского водохранилища воспроизводственными участками, где должно быть запрещено всякое рыболовство, кроме любительского. К таким участкам прежде всего относятся главные нерестовые притоки - реки Суда, Ухра, Сить, Сутка. В Моложском плесе Рыбинского водохранилища воспроизводственным может быть объявлен участок водохранилища от г. Весегонска до р. Терсха. Однако введение этих крайних мер, безусловно, потребует соответствующего биологического и экономического обоснования.

#### 4. Селективность промысла

Новые коммерческие отношения привлекли в промысел на Рыбинском водохранилище дополнительное число рыбаков по сравнению с началом 90-х годов. Значительное количество бригад и мелких организаций (до 120) не позволяет назвать точные цифры общего количества рыбаков и применяемых ими орудий лова. Однако известно, что в системе самой крупной организации, ЯРРБПРОМа, в начале 90-х годов в промысле участвовало 260 рыбаков, использовавших на лову 11-12 тыс. сетей. В настоящее же время число рыбаков увеличилось до 360, а количество выставляемых сетей - до 24.370 тыс. Таким образом, имеет место значительное увеличение промыслового усилия и одновременное снижение официального вылова. По сообщениям ихтиологов, работающих совместно с рыбинспекцией, в последние годы в промысловых уловах наблюдается снижение вылова на одну сеть. Так, в зимний период 1994 г. улов на сеть в среднем составлял 1.4 кг, а в 1995-1996 гг. - всего 0.4 кг. Увеличение промыслового усилия и одновременное снижение вылова на одно орудие лова (с учетом возросшей селективности лова) подтверждает наши выводы о наличии перелова наиболее ценных видов рыб. Еще 7-8 лет назад практически все виды рыб принимались у рыбаков по одной и той же цене. В последнее время ситуация резко изменилась, и стоимость коммерческих видов существенно возросла. Поэтому вполне естественной реакцией рыбаков стало стремление ловить больше крупной рыбы, в первую очередь, судака и щуки.

Данные опросов свидетельствуют о том, что на водоеме сократился объем использования мелкоячейных сетей. Например, рыбаки Брейтовского района для лова чехони, плотвы и синца выставляют сети с размерами ячеи 45, 65, 70, 75 и 80 мм, а сети с ячейей 30, 50, 55 и 60 мм практически не применяются. На Волжском плесе рыбаки ставят сети с размером ячеи 50, 65, 70, 75 и 80 мм, фактически не используя мелкоячейные орудия лова. В результате, значительное количество средней и мелкой рыбы - окуня, плотвы, синца - не облавливается. В то же время, вследствие увеличения количества крупноячейных сетей усилилась нагрузка на популяции судака, щуки, а также на старшие возрастные группы леща, налима, синца, плотвы и других видов.

К настоящему времени наметились изменения в возрастной структуре популяций некоторых видов, в особенности судака и щуки. Так, давление промысла в случае судака переместилось с 4-8-летних особей на рыб 8-12 лет, а в случае щуки - с 4-6-летних особей на рыб в возрасте 7-10 лет (гл. 2, рис. 5, 6). Подобная неравномерность облова

популяций рыб приводит к подрыву запасов наиболее ценных видов. Очевидно, необходимы конкретные экономические стимулы для регулирования селективности сетного лова.

Исследования динамики численности леща показали, что весьма низкие по численности поколения появляются сравнительно редко, в среднем раз в 4 года. В целом для популяции леща характерно наличие средних и высоких по численности поколений. В уловах 1994 г. лещ был представлен возрастными группами от 2 до 16 лет, причем доля младших возрастных групп, представляющих пополнение (особи от 2 до 6 лет), составила 45.4%, а старших возрастных групп (12-14 лет) - 8.4%. Остальная часть (46.2%) была представлена особями среднего возраста. Таким образом, в популяции леща распределение различных возрастных групп, представляющих пополнение, основу промзапаса и остаток в виде старшевозрастных групп, близко к норме (рис. 50, 51).

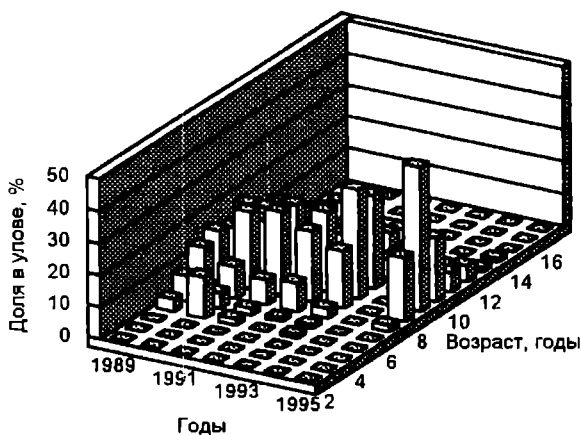


Рис. 50. Возрастная структура леща Рыбинского водохранилища из промысловых сетных уловов

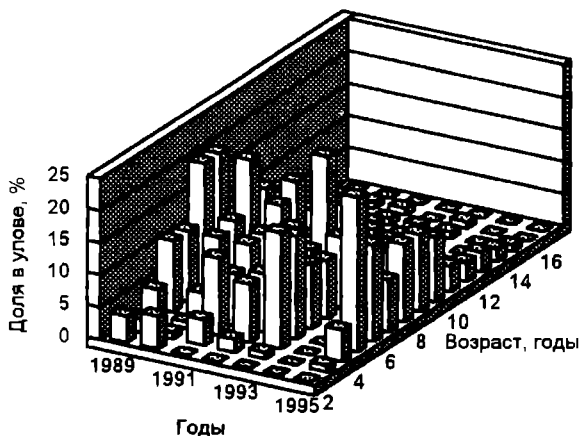


Рис. 51. Возрастная структура леща Рыбинского водохранилища из экспериментальных траловых уловов

В промысловых уловах 1995 г. основную часть вылова (85%) составили особи в возрасте 8-10 лет, а старшие и младшие возрастные группы - всего 15%, что является дополнительным свидетельством возросшей селективности лова. В предыдущие же годы доля 8-10-летних особей в промысловых уловах не превышала 60-70%, т.е. распределение по возрастам было более равномерным.

Анализ возрастной структуры популяции леща подтвердил наше предположение о достаточно высокой численности поколений урожая 1989 и 1990 гг., что позволяет надеяться на увеличение уловов этого вида в 1996-1997 гг. В то же время, чрезмерное применение крупноячейных сетей снижает общий объем вылова, приводя к неравномерному облову популяции.

Аналогичная картина наблюдается при анализе возрастной структуры синца из экспериментальных траловых и промысловых сетных уловов (рис. 52, 53). В экспериментальных уловах особи синца в возрасте от 3 до 6 лет составляют 21%, от 7 до 10 лет - 68% и от 11 до 13 лет - 11%. В промысловых же уловах доля 5-6-летних рыб равна 16%, 7-9-летних - 80%, а особей старшего возраста (10-11 лет) - всего 4%. Таким образом, промыслом осваиваются преимущественно средневозрастные группы данного вида. Подобная тенденция прослеживается с 1991 г., тогда как в предыдущие годы в уловах были представлены особи в возрасте от 5 до 14 лет.



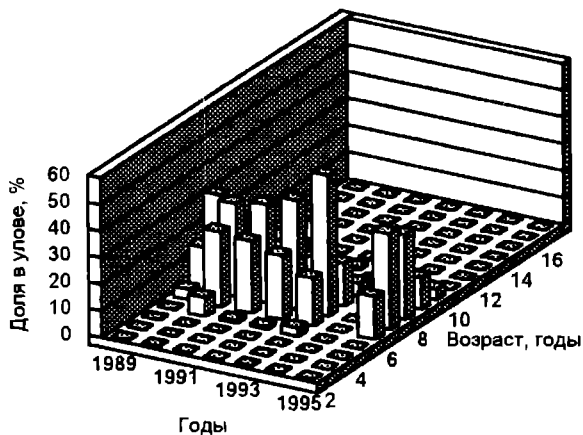


Рис. 52. Возрастная структура синца Рыбинского водохранилища из промысловых сетных уловов

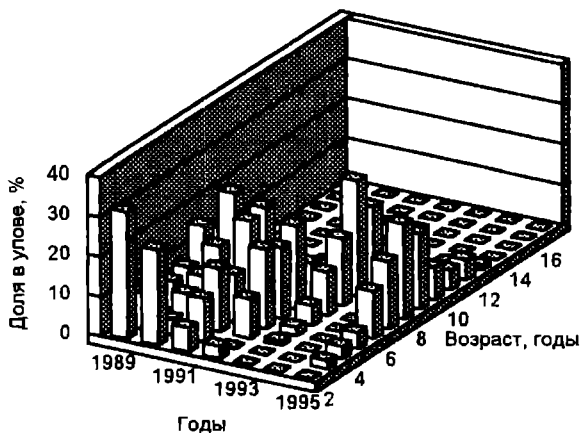


Рис. 53. Возрастная структура синца Рыбинского водохранилища из экспериментальных траловых уловов

В промысловых уловах плотвы (рис. 54) в последнее время стали преобладать особи в возрасте от 7 до 13 лет, причем 75% из них составляют 8-12-летние рыбы. Младшие возрастные группы (5-6 лет) практически отсутствуют, а количество старших возрастных (14-

16 лет) заметно снизилось. Более или менее полно запасы плотвы осваиваются только в тех районах, где ведется неводной лов.

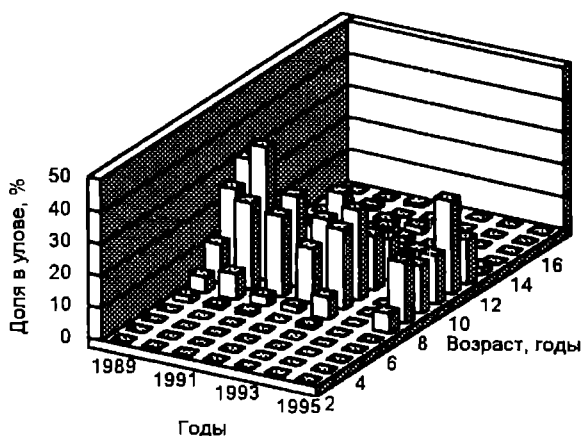


Рис. 54. Возрастная структура плотвы Рыбинского водохранилища из промысловых сетных уловов

Таким образом, при усилении селективности промысел как бы «вырезает» самые многочисленные средневозрастные группы леща, синца и плотвы. Такая неравномерность облова популяций, с одной стороны, ведет к общему снижению вылова, а с другой - увеличивает промысловую смертность производителей.

Судя по возрастной структуре популяции синца, поколения 1989-1990 гг. были довольно урожайными, в связи с чем следует ожидать повышения его уловов в 1996-1997 гг. Многолетний анализ динамики численности популяции данного вида продемонстрировал наличие благоприятных условий воспроизводства. Многочисленное поколение синца появляется в среднем один раз в 2-3 года.

У плотвы, воспроизводство которой весьма стабильно, низкие по численности поколения появляются крайне редко. В среднем раз в 3 года появляется мощное поколение, а остальные, как правило, являются средними по численности.

Наиболее острые проблемы связаны с ценными хищными рыбами - судаком и щукой. Причины снижения уловов щуки весьма разнообразны. Среди них имеются экологические, такие как разрушение некоторых участков защищенной литорали водохранилища и затопленных лесов вдоль бывших русел рек, что привело к сужению жизненного пространства популяции. Однако вполне вероятно, что вы-

сокий спрос на щуку и переход ее в разряд коммерческих видов также сыграли немалую роль в снижении ее численности и уловов. Кроме того, нельзя сбрасывать со счетов и то обстоятельство, что щука является важным объектом любительского рыболовства, и значительное ее количество вылавливается рыбаками-любителями.

Наиболее вероятной причиной снижения численности судака - наиболее ценного в промысловом отношении вида, по нашему мнению, является коммерциализация промысла, высокий спрос, увеличение неучтенного вылова, включая и браконьерский. Подчеркнем, что снижение уловов судака происходит на фоне высокой обеспеченности нерестилищами и пищей. Резкое снижение доли молоди в уловах малькового трала (начиная с 1992 г.) свидетельствует о снижении воспроизводительной способности популяции. В 1991 г. доля особей судака в уловах малькового трала составила 12.4%, что соответствует среднему по численности поколению. В 1992 г. эта доля упала до 3.9, а в 1993 г. - 5.9%, что соответствует поколениям, низким по численности. В 1994 и 1995 гг. доля молоди судака в уловах малькового трала еще более понизилась, составив 0.5 и 2.9% соответственно. Следовательно, поколения данных лет были весьма низкими по численности. Необходимо отметить, что в 1995 г. в центральной части водохранилища относительная численность молоди судака не превышала 0.4%, и только в Моложском расширении, а также в Волжском плесе она была несколько выше. В 1996 г. доля молоди судака в уловах малькового трала составила 1.7%, что свидетельствует о появлении очередного низкоурожайного поколения. Поэтому в ближайшие годы следует ожидать дальнейшего снижения уловов этого объекта промысла.

Популяция налима в настоящее время обнаруживает тенденцию к увеличению численности после депрессии, связанной с загрязнением водоема в конце 80-х годов. Поэтому в ближайшее время следует ожидать некоторого повышения и последующей стабилизации его уловов.

В целом, рыбные запасы водохранилища, к сожалению, до сих пор находятся под влиянием последствий экологической катастрофы 1987-1988 гг., а также продолжающегося хронического загрязнения Шекснинского плеса. Поэтому в настоящее время представляется целесообразным введение в течение ближайших 2-х лет щадящего режима рыболовства с внедрением, хотя бы частичным, новых экономических и запретительных мер, что могло бы, в известной степени, стабилизировать ситуацию.

## 5. Прогнозирование уловов

В период перехода от общественной к частной и другим формам собственности складывается весьма сложная социально-экономическая ситуация, неизбежно затрагивающая все сферы хозяйственной деятельности, включая и рыбное хозяйство. Учитывая это, прогнозирование возможных уловов рыбы, так же как и прогнозирование ресурсов в других отраслях производства, в том числе и сельскохозяйственной, становится непростой задачей ввиду отсутствия законодательной базы. Соответственно, при разработке прогноза уловов приходится учитывать как негативные, так и позитивные факторы - экологические, экономические и социальные.

Располагая информацией по численности поколений основных видов рыб и используя метод авторегрессионного интегрирования скользящей средней (ARIMA), мы попытались построить прогноз динамики численности основных промысловых видов рыб, основанный на изучении цикличности появления высоко- и низкоурожайных поколений (рис. 55-58). Результаты проведенного анализа показывают достаточно высокую степень совпадения прогноза с фактическими данными, в частности по численности молоди рыб.

Например, согласно модели, для леща в 1989 и 1990 гг. ожидалась высокочисленные, а в последующие годы - менее урожайные поколения, что и подтвердила мальковая съемка (рис. 55). У сища при хороших условиях воспроизводства в 1989 и 1990 гг. предполагались и действительно были зарегистрированы поколения, высокие по численности (рис. 56). Тем не менее, в последующие годы численность поколений синца может снизиться. У плотвы высокие по численности поколения наблюдались в 1990 и 1991 гг. (рис. 57). По данным модели (прогноз при неизменных условиях), после некоторого снижения численности поколений в последующие годы (1995-1996 гг.) снова ожидается увеличение численности этого вида. В отношении судака моделирование подтвердило информацию о сравнительно высокой численности поколения 1991 г. рождения (рис. 58). Вместе с тем, к сожалению, подтверждается и наше предположение о сравнительно низкой численности последующих поколений судака (вплоть до 1996 г.).

Ряд совпадений между прогнозируемой и реальной численностью поколений указанных видов рыб свидетельствует о том, что существует определенная закономерность в цикличности появления высоко- и низкоурожайных поколений. Это позволяет с достаточной степенью уверенности опираться на результаты модели при составлении рыбохозяйственных прогнозов.

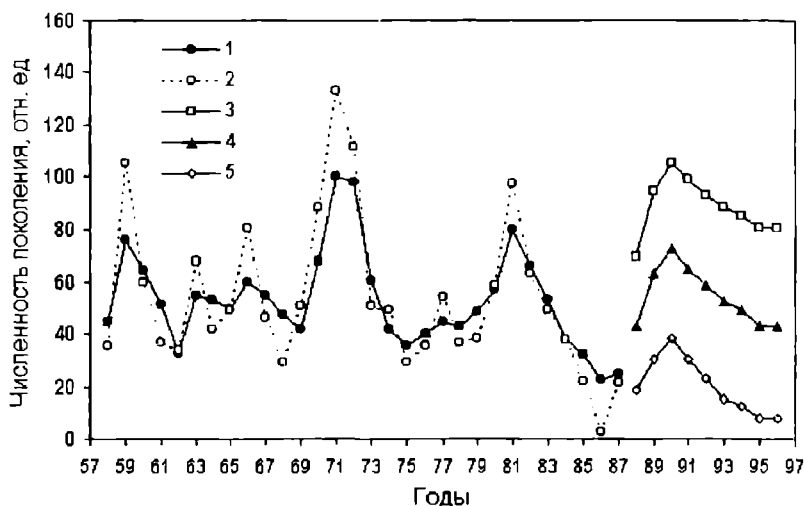


Рис. 55. Прогноз численности поколений леща Рыбинского водохранилища при наилучших (3), неизменных (4) и наихудших (5) условиях. 1 - исходные данные, 2 - данные модели

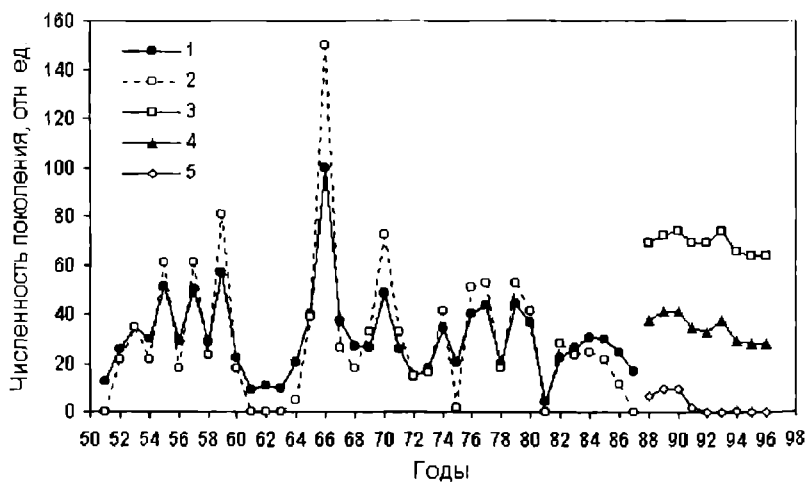


Рис. 56. Прогноз численности поколений синца Рыбинского водохранилища при наилучших (3), неизменных (4) и наихудших (5) условиях. 1 - исходные данные, 2 - данные модели

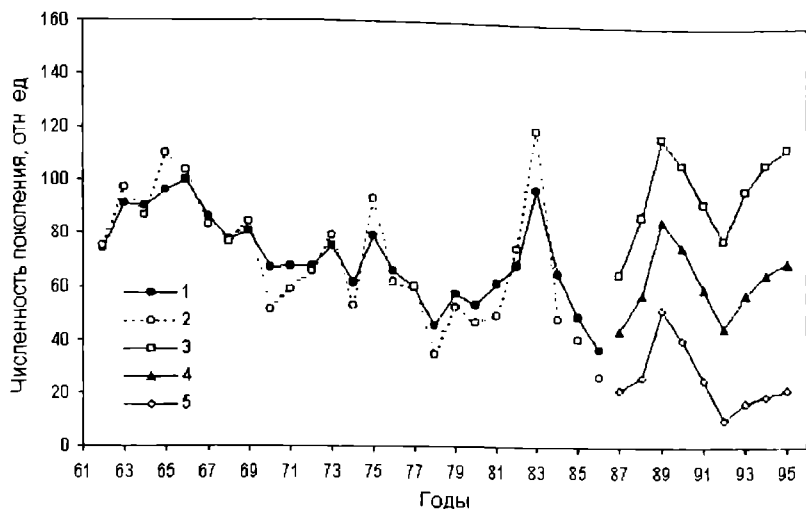


Рис. 57. Прогноз численности поколений плотвы Рыбинского водохранилища при наилучших (3), неизменных (4) и наихудших (5) условиях. 1 - исходные данные, 2 - данные модели

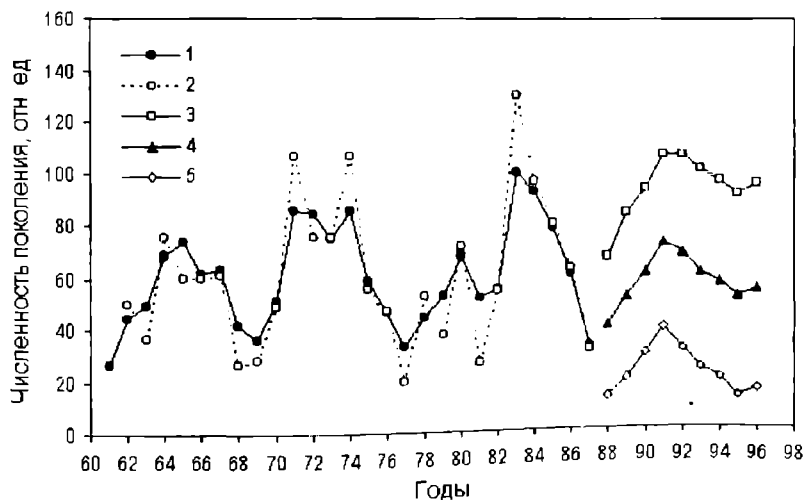


Рис. 58. Прогноз численности поколений судака Рыбинского водохранилища при наилучших (3), неизменных (4) и наихудших (5) условиях. 1 - исходные данные, 2 - данные модели

Имеющиеся многолетние ряды наблюдений дают возможность оценивать состояние сырьевой базы водоема и находить рациональные формы ее эксплуатации. К сожалению, в течение последних 5-ти лет в связи с резким сокращением финансирования исследований научные экспедиции проводились по сокращенной программе, что затрудняет всесторонний анализ состояния промысловых запасов. Поэтому в данную монографию включена не только информация, полученная в экспедиционных рейсах 1993-95 гг., но и представлены средние многолетние величины, полученные на основании анализа данных предыдущих исследований. Основу для оценки этих величин составила следующая информация:

1. Опубликованные материалы гидроакустических съемок (Малинин, Стрельников, 1990; Малинин и др., 1987, 1990; Поддубный и др., 1981, 1985 а, б, в; Терещенко, 1987).
2. Сведения о промысловой рыбопродуктивности Рыбинского водохранилища за длительный период времени.
3. Многолетние данные по уловам экспериментального трала в стандартных рейсах по учету численности рыб в Рыбинском водохранилище.

Пользуясь случаем, авторы приносят глубокую благодарность Л.К.Малинину за любезно предоставленные неопубликованные материалы гидроакустических исследований.

В период 1984-1985 гг. на основе имевшейся к тому времени информации были сделаны расчеты общего запаса рыбы в Рыбинском водохранилище и некоторых других водоемах Волги. Кроме того, для Рыбинского водохранилища была определена интенсивность промыслового изъятия, которая составила 12-13% (Стрельников, Стрельникова, 1991).

Анализ данных показал, что промысловая рыбопродуктивность Рыбинского водохранилища в период 1945-1955 гг. колебалась от 2.1 до 9.4 кг/га, составляя в среднем 4.6 кг/га. В 1956-1966 гг. она повысилась и изменялась от 7.3 до 10.3 кг/га (в среднем 8.5 кг/га), а в 1966-1975 гг. несколько снизилась, варьируя от 4.8 до 6.9 кг/га при среднем значении 5.9 кг/га. В дальнейшем существенных изменений не наблюдалось. Так, в период 1976-1984 гг. рыбопродуктивность изменялась от 4.6 до 6.5 кг/га (в среднем 5.5 кг/га), а в 1985-1991 гг. - от 4.7 до 7.0 кг/га при среднем уровне 6.4 кг/га.

Зная интенсивность промыслового изъятия и среднюю промысловую рыбопродуктивность, можно рассчитать среднюю биомассу всех рыб. При средней промысловой рыбопродуктивности в 7 кг/га и 13%-ной интенсивности промысла мы получаем величины промысло-

вого и общего запаса, равные 54 и 108 кг/га соответственно. Следовательно, при интенсивности промысла в 12% промысловый запас достигает 58, а общий - 117 кг/га. При данной величине общего запаса средний промысловый улов в период 1985-1991 гг. составил около 3000 т.

Допуская, что в современный период средняя промысловая рыбопродуктивность снизилась до 5.5 кг/га, при 12%-ной интенсивности промысла мы получаем промысловый запас 46 и общий - 92 кг/га. При таких условиях средний улов в 1976-1984 гг. составил около 2500 т.

По гидроакустическим данным, общая ихтиомасса всех рыб в период 1978-1991 гг. колебалась от 100 до 170 кг/га при среднем уровне около 140 кг/га (табл. 50).

Таблица 50

**Биомасса рыб (кг/га) в открытых плесах Рыбинского водохранилища (по: «Экологические факторы ...», 1993)**

Год наблюдения	По гидроакустической оценке		С учетом вертикального распределения рыб		
	пелагиаль	дно	пелагиаль	дно	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	64	45	109
1987	86	27	103	40	143
1988	78	25	94	37	131
1989	92	24	110	36	146
1990*	71	20	85	30	115
1991*	88	26	106	39	145

Примечание. \* - данные предоставлены Л.К.Малининым

Поскольку гидроакустические съемки фиксируют также молодь непромысловых объектов, вполне понятна несколько более высокая оценка общей ихтиомассы при использовании данного метода. Таким образом, в результате применения совершенно различных методов были получены вполне сопоставимые величины (92, 108, 117 и 140 кг/га), что свидетельствует о высокой степени их достоверности.

Анализ экспериментальных траловых уловов на протяжении ряда лет продемонстрировал, что в целом они отражают динамику численности и распределения рыбы в водоеме. Судя по отклонениям



уловов трала в отдельные годы от среднемноголетних величин (рис. 59), в 1993 и 1994 гг. обнаруживается тенденция к увеличению общей численности рыб по сравнению с 1990-1992 гг. Поскольку в 1990 и 1992 гг. уловы рыб составляли около 2300 т, то в современный период они могли бы достичь 2400-2600 т. Однако в 1994 г. официальный вылов не превысил 1800 т. Отсюда нетрудно рассчитать, что «утечка» рыбы равна по меньшей мере 25-30%. В то же время, общие уловы в водохранилище приближались к средним многолетним показателям.

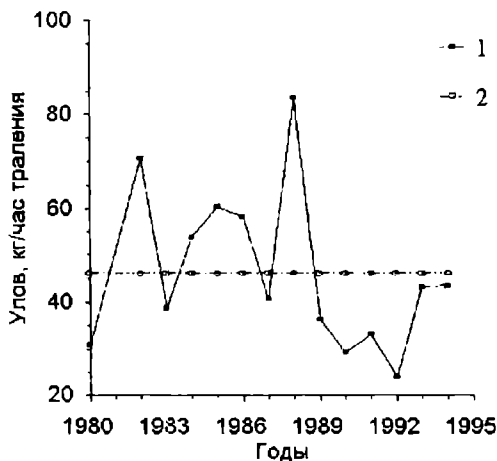


Рис. 59. Динамика уловов исследователского трала в 1980-1994 гг. (кг/час траления). 1 - улов в отдельные годы, 2 - средний улов за указанный период

В 1995 г. итоги вылова за год, представленные в официальной статистике (табл. 49), были весьма удручающими. Уловы наиболее массовых видов оказались весьма низкими. Леща было поймано всего 449 т вместо обычных 600-700, синца - 297, тогда как ранее ловили от 500 до 600 т. Плотвы поймано 193 т, в то время как в недалеком прошлом ее уловы составляли не менее 400-500. Если улов судака в 1992 г. был равен 339, а в 1993 г. - 207 т, то в 1994 году официально выловлено лишь 189, а в 1995 г. еще меньше - 147 т. Вылов щуки в 1992 г. составил 84, в 1993 г. - 36, в 1994 г. - 51, а в 1995 г. - всего 38 т. Выросли только уловы налима - с 121 т в 1994 г. до 168 т в 1995 году. В 1996 г., по официальным данным, общий улов снизился по сравне-

нию с 1995 г. еще на 300 т и составил за год только 1096 т. Такого низкого улова не было за всю историю Рыбинского водохранилища.

Существует ряд объективных причин снижения запасов основных промысловых рыб. Так, в настоящее время основная часть промыслового запаса леща, синца и плотвы (особи в возрасте 8-9 лет) представлена немногочисленными поколениями, родившимися в 1987-1988 гг., т.е. в период наиболее сильного загрязнения водоема. Однако в целом запасы основных видов не настолько низки, чтобы оправдать столь значительное снижение официального вылова, тем более что кормовая база водоема пока не претерпела особых изменений (табл. 51, 52).

Таблица 51

**Средняя численность и биомасса зоопланктона  
Рыбинского водохранилища (по: Ривьер, 1990)**

Годы	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
Численность, тыс. экз/м <sup>3</sup>	133.5	116.9	85.3	92.4	110.5	93.6	93.8
Биомасса, г/м <sup>3</sup>	2.12	1.31	1.07	1.33	1.79	1.70	1.20

Таблица 52

**Распределение биомассы бентоса и его компонентов  
по плесам Рыбинского водохранилища (по: Бисеров и др., 1990)**

Группы животных	Плеса							
	Главный		Моложский		Волжский		Шекснинский	
	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%
Хирономиды	0.38	11.3	9.95	73.5	10.47	50.9	6.22	49.8
Олигохеты	2.97	88.37	3.06	22.6	5.19	41.6	15.19	41.6
Моллюски	0.01	0.3	0.38	2.8	0	0	0.9	7.2
Прочие	0.001	0.03	0.15	1.1	0.03	0.1	0.17	1.4
Общий бентос	3.36	100	13.54	100	20.57	100	12.48	100

Литературные данные последних лет (Костицын, 1995; Малкин, 1995) подтверждают наши представления о возможном уровне эксплуатации рыбных запасов пресноводных водоемов. Более того, на примере изучения численности и темпов смертности леща Камского водохранилища было показано (Костицын, 1995), как в условиях новых коммерческих отношений неизбежно возникают проблемы, свя-

занные с повышением интенсивности вылова некоторых видов рыб, что, в свою очередь, может приводить к перелову.

В Рыбинском водохранилище лещ полностью становится половозрелым (на 100%) в возрасте 11-ти лет. Вследствие этого интенсивность вылова данного вида, исходя из представлений Е.М.Малкина (1995), не должна превышать 12.6% (табл. 53). По нашим данным, интенсивность вылова леща соответствует указанной цифре. Синец достигает 100%-го созревания в возрасте 8-9 лет. Следовательно, допустимая степень изъятия синца из водоема может достигать более высокого уровня, чем у леща - до 15-16% промзапаса.

Ориентируясь на эти и другие аргументы, мы попытались дать несколько вариантов прогноза оптимально-допустимого вылова рыбы в Рыбинском водохранилище на ближайшие годы. Схема расчета промыслового запаса в упрощенном виде выглядит следующим образом.

Таблица 53

**Расчет теоретически возможных значений  
биологически допустимых объемов изъятия (%) из запаса  
в зависимости от возраста созревания самок (по: Малкин, 1995)**

Возраст созревания, лет	Годовой прирост численности, %	Допустимый годовой процент изъятия из запаса
1	59.2	49.6
2	44.9	37.6
3	37.1	31.1
4	31.8	26.6
5	27.9	23.4
6	24.7	20.7
7	22.2	18.6
8	19.9	16.7
9	18.0	15.1
10	16.4	13.7
11	15.0	12.6
12	13.5	11.3
13	12.5	10.5

Учитывая наблюдаемую тенденцию к некоторому снижению общего запаса, можно считать, что в настоящее время он не превышает 100 кг/га. Из этой величины около 60% приходится на молодь, неполовозрелых особей и непромысловые объекты, т.е. промысловый запас составляет приблизительно 40 кг/га (табл. 47-49, 54). Далее при-

нимаем, что в целом уловы отражают процентное соотношение основных видов рыб в водоеме. Отсюда находим среднюю величину этого соотношения за последние 10 лет и распределяем промзапас, равный 40 кг/га, по видам рыб в соответствии с их процентным соотношением в уловах. Получаем промысловый запас: леща - 13, судака - 3.9, щуки - 2.1, налима - 3.7, синца - 7.8, плотвы - 6.3 и прочих видов - 2.2 кг/га.

Аналогичная процедура для контроля была проведена и по процентному соотношению видов в улове 1995 г. Полученные результаты оказались довольно близкими: лещ - 12.8, судак - 4.2, щука - 1.08, налим - 4.8, синец - 8.6, плотва - 5.6, прочие виды - 2.9 кг/га. По этим двум вариантам был рассчитан промзапас, исходя из предположения о равномерном характере распределения рыб (т.е. полученные величины умножали на площадь водоема). В соответствии с первым вариантом промысловый запас составляет: леща - 5915, судака - 1774, щуки - 955, налима - 1683, синца - 3549, плотвы - 2866, прочих видов - 1001 т. Согласно второму варианту промзапас леща равен 5824, судака - 1911, щуки - 491, налима - 2184, синца - 3913, плотвы - 2548, прочих видов - 1365 т.

Таблица 54

**Вылов рыбы в Рыбинском водохранилище (т)**  
**в 1-м полугодии 1996 г.**

Виды рыб	Всего по водохранилищу	В том числе по областям		
		Ярославская	Вологодская	Тверская
Лещ	295.7	181.4	71.6	42.7
Судак	83.3	68.9	12.5	1.9
Щука	26.5	15.7	9.2	1.6
Налим	103.5	40.6	60.6	2.3
Сом	3.8	3.7	0.1	
Чехонь	13.6	12.1	1.5	0.01
Синец	164.6	136.5	16.1	11.5
Густера	6.4	5.7	—	0.66
Окунь	4.5	1.9	1.2	1.4
Плотва	69.3	17.5	35.2	16.6
Язь	0.65	0.16	0.2	0.28
Жерех	1.8	1.7	—	0.08
Мелочь III гр.	3.8	0.3	1.1	2.4
Снеток	82.0	—	82.0	—
<b>Общий вылов</b>	<b>858.9</b>	<b>486.2</b>	<b>291.3</b>	<b>81.4</b>

Таким образом, при двух различных способах расчета полученные значения промыслового запаса оказались достаточно близкими для всех видов, за исключением щуки. Это и не удивительно, так как в водохранилище происходит снижение запасов щуки, связанное с рядом причин, которые были рассмотрены в предыдущих главах. Учитывая приведенные аргументы, для окончательной оценки величины оптимально-допустимого вылова использован второй вариант. Будем исходить из представления о том, что оптимальным для Рыбинском водохранилище является режим рыболовства, при котором изъятие не превышает 13% промыслового запаса. В таком случае возможный вылов в ближайшие 2-3 года составит: леща - 757, судака - 248, щуки - 63, налима - 283, синца - 508, плотвы - 331, прочих видов - 177 т, *всего* - 2367 т.

Зная экологические проблемы конкретных видов и учитывая неравномерность распределения рыбы в водосме, мы вправе внести некоторые изменения в полученные цифры возможного вылова. Если считать, что неучтенный вылов судака и щуки составляет примерно 50-70%, то при рассчитанном нами промысловом запасе коэффициент его использования для судака и щуки приближается к 15-18%, что значительно превышает установленную нами среднюю величину использования промзапаса (13%). Принимая во внимание проблемы, связанные с воспроизводством этих двух видов рыб, мы полагаем, что такая интенсивность вылова может в еще большей степени понизить уровень их воспроизводительной способности. Это послужило основанием для наших рекомендаций по снижению интенсивности промысла и установлению более низких квот вылова судака и щуки.

Наличие расчетных данных, характеризующих промысловый запас основных видов рыб в 1985-1986 гг. (до загрязнения водоема), позволяет определить, насколько он снизился в современный период. В эти два года промзапас, определенный на основании подробных гидроакустических и траловых съемок, составил для леща - 9000, судака - 2400, синца - 5600, плотвы - 3500 т. Таким образом, по сравнению с современным периодом промысловый запас леща снизился на 35, судака - на 20, синца - на 30, плотвы - на 27%, т.е. в среднем на 28% по основным видам рыб. В 1985-1986 гг. общий улов составлял около 3000 т при интенсивности промыслового изъятия в 13%. Нетрудно определить, что 28% от 3000 т составляют 840 т. Если из улова 1985-1986 гг. вычесть эту величину, то получается цифра, весьма близкая к расчетной величине оптимально-допустимого улова - 2160 т.

Итак, разные варианты расчета приводят нас практически к одинаковым результатам. Хотя определенная погрешность при подобных вычислениях всегда присутствует, такое совпадение свидетельствует о том, что произведенные расчеты в целом отражают реальное состояние рыбных запасов в водоеме.

В заключение, на основе проанализированной информации с учетом вероятности некоторых отклонений при расчетах мы представляем уточненные величины возможного оптимального объема допустимых уловов в Рыбинском водохранилище на ближайшие годы (табл. 55, 56).

Таблица 55

Уточненные величины оптимально-допустимого улова рыбы (т) в Рыбинском водохранилище на 1997 г.

Виды рыб и промысловые категории	Всего по водохранилищу	В том числе по областям		
		Ярославская	Вологодская	Тверская
<b>Крупный частик</b>	1120	700	350	70
Лещ	600	400	150	50
Судак	150	120	25	5
Щука	60	30	25	5
<b>Итого лимитированных видов</b>	810	550	200	60
Налим	210	90	115	5
Прочий крупный частик	100	60	35	5
<b>Мелкий частик</b>	950	595	265	90
Синец	550	450	80	20
Плотва	300	125	125	50
Снеток и прочий мелкий частик	100	20	60	20
<b>Общий вылов</b>	2070	1295	615	160

Таблица 56

Прогноз вылова рыбы в Рыбинском водохранилище на 1998 г.  
(оптимально-допустимый улов, т)

Виды рыб и промысловые категории	Всего по водохранилищу	В том числе по областям		
		Ярославская	Вологодская	Тверская
<b>Крупный частик</b>	1260	810	380	70
Лещ	700	500	150	50
Судак	150	120	25	5
Щука	60	30	25	5
<b>Итого лимитированных видов</b>	910	650	200	60
Налим	250	100	145	5
Прочий крупный частик	100	60	35	5
<b>Мелкий частик</b>	1050	620	330	100
Синец	600	450	120	30
Плотва	350	150	150	50
Снеток и прочий мелкий частик	100	20	60	20
<b>Общий вылов</b>	2310	1430	710	170

Комплексный анализ факторов, влияющих на воспроизводство рыбных запасов Рыбинского водохранилища, в том числе и такого мощного экономического фактора, как новые коммерческие отношения, позволил нам придти к целому ряду важных выводов. Суть их заключается в том, что под влиянием деятельности человека уже к середине 70-х годов нашего столетия экосистема Рыбинского водохранилища вступила в новый период - период *антропогенной дестабилизации*.

Процесс дестабилизации экосистемы был ускорен тотальным загрязнением водоема и массовой гибелью рыб в 1987-1988 гг. Последствия аварии на Череповецком металлургическом комбинате (ЧМК) до сих пор оказывают негативное влияние на популяции рыб. Вместе с тем, к 1993 г. намечилось некоторое улучшение экологической ситуации в связи с резким спадом сельскохозяйственного производства. Улучшились условия воспроизводства рыб в реках; появились новые, более урожайные поколения основных видов; увеличилась и достигла характерных для водоема средних величин биомасса рыб.

Однако возникшие в последние годы новые коммерческие отношения, не подкрепленные соответствующей правовой базой, стали наносить значительный ущерб популяциям особо ценных видов рыб - судака, щуки и сома. Для того, чтобы смягчить давление промысла на эти виды, нами была предпринята попытка разработать пакет новых правил рыболовства

Необходимо подчеркнуть, что в 1996 г. из-за отсутствия весеннего паводка в Рыбинском и других водохранилищах Волжского каскада наблюдался крайне низкий уровень воды на протяжении всего нерестового периода. Случившееся, безусловно, самым негативным образом отразится на воспроизводстве популяций рыб в ближайшем будущем. В частности, вследствие выпадения из промысла поколений 1996 г. рождения ожидается снижение уловов рыбы в 2001-2002 гг.

При прогнозировании состояния популяций рыб на более отдаленную перспективу, необходимо учитывать, что каждая популяция подвержена воздействию целого ряда факторов, многим из которых присущ элемент неопределенности (Shaffer, 1981). Эту неопределенность можно разделить на следующие компоненты:



1. *Неопределенность демографическая.* Порождается случайными событиями, связанными с выживанием и воспроизводством. Для Рыбинского водохранилища этот тип неопределенности, по-видимому, преимущественно связан с колебаниями уровня воды.
2. *Неопределенность средовая.* Возникает в результате действия различных случайных переменных: погоды, температуры воды, обилия пищи и т.д.
3. *Неопределенность катастрофическая.* Связана с природными и антропогенными катастрофами. Например, для Рыбинского водохранилища - аварийный сброс загрязняющих веществ с Череповецкого промышленного комплекса.
4. *Неопределенность генетическая.* Вызвана случайными ненаправленными изменениями генетического состава популяций.
5. *Неопределенность экономическая.* Обусловлена экономической нестабильностью и приводит к хаотичности промысла рыбы, его выходу из-под контроля научных, природоохранных и ведомственных органов, а в конечном итоге - к перелову той или иной популяции.

Для Рыбинского водохранилища характерен высокий уровень всех указанных типов неопределенности. Демографическая неопределенность уже возникла в связи с катастрофически низким уровнем воды в 1996 г. Неопределенность средовая трудно предсказуема. Напротив, неопределенность катастрофическая может быть предсказана по техническому состоянию очистных сооружений Череповецкого промышленного комплекса и экологической обстановке на прилегающей к нему территории. Учитывая хроническую нехватку средств на улучшение экологической ситуации в Шекснинском плесе, в том числе на реконструкцию очистных сооружений ЧМК, вероятность различного рода аварий с тяжелыми последствиями для экосистемы Рыбинского водохранилища остается весьма высокой. В связи с этим можно предположить, что в период 1997-2005 гг. ситуация в рыбном промысле на водоеме едва ли изменится в лучшую сторону.

Как свидетельствуют генетические исследования, большинство популяций промысловых видов рыб, несмотря на хроническое влияние антропогенных факторов, находится в состоянии относительного равновесия. Однако, хотя уровень их самоподдержания сравнительно высок, адаптивный потенциал многих популяций все же несколько понижен. Следовательно, любое дополнительное (сильное или резкое) воздействие может вызвать переход популяций в состоя-

ние неустойчивого равновесия, сопряженный с падением численности рыб, а в дальнейшем - с утратой ряда ценных биологических свойств.

Принимая во внимание значительный уровень неопределенности в освоении рыбных запасов, а также отсутствие новых, экономически обоснованных «Правил рыболовства», в настоящее время более важен не столько прогноз, сколько учет наблюдаемого состояния популяций рыб для принятия оперативных решений. Это связано с тем, что социально-экономическая неопределенность приводит к невыполнению рекомендаций, вытекающих из прежних, традиционных методов управления рыболовством. Основными задачами наших дальнейших исследований должны стать: изучение состояния популяций рыб, определение величины оптимально-допустимого вылова и выработка рекомендаций, направленных на оперативное решение возникающих проблем в целях улучшения условий существования популяций промысловых рыб. Оценка современного состояния популяции судака в Рыбинском водохранилище и принятие своевременных мер по регуляции его промысла может служить одним из примеров эффективного сотрудничества науки и практики.

*А. С. Стрельников*

- Авакян А.Б., Поддубный А.Г. Водохранилища Волжско-Камского каскада ГЭС и пути улучшения их экологического состояния // Изв. АН СССР. 1994. № 3. С.38-48.
- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М., Мысль, 1987. 325 с.
- Айламазян А.К., Стась Е.В. Информатика и теория развития. М., Наука, 1989. 174 с.
- Аллендорф Ф.У., Риман Н., Аттер Ф.М. Генетика и управление рыбным хозяйством // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М., Агропромиздат, 1991. С.15-36.
- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М., Пищ. пром-сть, 1974. 246 с.
- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., Наука, 1980. 141 с.
- Антипова О.П. Рыбинское водохранилище // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л., Изд-во ГосНИОРХ, 1961. С.31-50.
- Антомонов Ю.Г. Моделирование биологических систем. Киев, Наукова думка, 1977. 248 с.
- Баканов А.И., Кияшко В.И., Сметанин М.М., Стрельников А.С. Уровень развития кормовой базы и рост рыб // Вопр. ихтиол. 1987. Т.27, вып.1. С.609-617.
- Барсуков В.В. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1959. Вып.1(4). С.188-211.
- Беккер В.Э. О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л., 1958. Вып.3. С.341-348.
- Белавская А.П. К методике изучения водной растительности // Бот. журн. 1979. Т.64, №1. С.32-41.
- Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств // Тр. Ботан. института. СПб., 1994. Вып.11. 64 с.
- Белый Н.Д. Некоторые наблюдения за сомом Каховского водохранилища // Рыбн. хоз-во. 1966. № 11. С.22-23.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1949. Т.2. С.469-925.
- Берстон М. Гистохимия ферментов. М., Мир, 1965. 464 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. М., Мир, 1989. Т.1. 667 с.

- Бисеров В.И., Гапеева М.В., Цельмович О.Л., Широкова М.А. Ртуть в донных отложениях и макрозообентос Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.78-83.
- Бойцов М.Л. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на распределение и рост молоди Ивановского водохранилища // Вопр. ихтиол. 1971. Т.11, вып.2. С.325-331.
- Будько М.И. Глобальная экология. М., Мысль, 1977. 327 с.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., Наука, 1969. 322 с.
- Буторин Н.В., Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Рыбинское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.102. С.39-68.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., Наука, 1982. 222 с.
- Буторин Н.В., Поддубный А.Г., Стрельников А.С. Современное состояние и пути рыбохозяйственного использования водохранилищ ГЭС // Материалы конф. и совещ. по гидротехн. Влияние водохранилищ ГЭС на хозяйственные объекты и природную среду. Л., 1980. С.58-81.
- Буторина Л.Г. Распределение полифемуса в зависимости от освещенности // Тр.ИБВВ АН СССР. М.;Л.,1969.Вып.19(22).С.158-164.
- Ванюшина О.Г. Развитие осевого скелета у леща (*Abramis brama*) и плотвы (*Rutilus rutilus*) // Микроэволюция пресноводных организмов. Рыбинск, 1990. С.4-9.
- Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л.,1950а.Вып.1. С.236-275.
- Васильев Л.И. О лигулезе плотвы в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л., 1950 б. Вып.1. С.276-279.
- Васильев Л.И. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941-1952 гг. // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л., 1955. Вып.2. С.142-167.
- Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР, 1953. С.218-226.
- Вирбицкас Ю.Б. Структура и динамика популяций и рыбного населения пресноводных водоемов под влиянием теплового воздействия. Автореф. докт. дисс. М., 1988. 47 с.
- Волга и ее жизнь. Л., Наука, 1978. 351 с.
- Вологдин Н.В. Экологические аспекты гидроэнергетики // Зеленый крест. 1994. № 2. С.12-25.

- Володин В.М. Влияние температуры и pH на эмбриональное развитие налима // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1960 а. № 7. С.26-30.
- Володин В.М. Влияние температуры и растворенной углекислоты на эмбриональное развитие леща // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1960 б. № 7. С.31-34.
- Володин В.М. Влияние температуры на эмбриональное развитие щуки, синца и густеры // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1960 в. Вып.3(6). С 231-237.
- Володин В.М. Состояние воспроизводительной системы и плодовитость рыб в Северо-Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Чреповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.101-123.
- Володин В.М., Кияшко В.И. Влияние температуры на эмбриональное развитие ерша // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 54. С.39-42.
- Володин В.М., Распопова З.А. Состояние запасов, репродуктивный потенциал некоторых видов рыб в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. 1994. Т.34, № 4. С.534-542.
- Володин В.М., Стрельникова А.П. Этапы постэмбрионального развития синца *Abramis bellerus* (L.) (*Cyprinidae*) в прудовых условиях // Вопр. ихтиол. 1985. Т.25, вып.1. С.105-115.
- Волькенштейн М.В. Общая биофизика. М., Наука, 1978. 592 с.
- Воронцов А.И., Харитонов Н.З. Охрана природы. М., Высш. школа, 1977.408 с.
- Гааль Э., Медьеша Г., Верещен Л. Электрофорез в разделении биологических макромолекул. М., Мир, 1982. 448 с.
- Герасимов Ю.В. Условия нагула бентосоядных рыб в зоне зарослей макрофитов озер. Автореф. канд. дисс. М., 1983. 24 с.
- Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Пищевое и оборонительное поведение рыб на экспериментальных субстратах различной сложности (экологический и генетический аспекты) // Искусственные рифы для рыбного хозяйства. М., ВНИРО, 1990. С.177-193.
- Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Различия в элементах оборонительного и социального поведения генотипированных по локусу пероксидазы групп сеголеток леща // Тр. Всесоюз. Совещ. по вопросам поведения рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1991. С.160-168.
- Голованов В.К. Распределение леща, плотвы и карася в термоградиентных условиях. Канд. дисс. Борок, 1984. 222 с.

- Голованов В.К. Термопреферендум гидробионтов как оптимальная зона жизнедеятельности // Современные проблемы гидроэкологии. Тез. Междунаро. совещ. СПб, 1995. С.14-15.
- Голованов В.К. Температурные критерии в жизнедеятельности гидробионтов // Материалы VII Съезда ГБО РАН (14-20 окт. 1996 г.) 1996 а, Казань. Т.1. С.44-47.
- Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всеросс. совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996б. С.16-40.
- Гордеев Н.А. Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Волга-1: Тез. докл. Куйбышев, Куйбыш. книж. изд-во, 1971. С.244-254.
- Гордеев Н.А. Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ // Волга-2: Тез. докл. Борок, 1974. С.65-69.
- Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Тр.ИБВВ АН СССР. Л., Наука, 1978. Вып. 32(35). С.8-21.
- Гребенюк Л.П. Оценка степени загрязнения р.Латки (малого притока Рыбинского водохранилища) по составу хирономид // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1994. № 97. С.31-33.
- Гулидов М.В., Попова К.С. Динамика вытупления и морфологические особенности вытупившихся зародышей плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от температур инкубации // Вопр. ихтиол. 1979. Т.19, вып.5(118). С.868-873.
- Дементьева Т.Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М., Пищ. пром-сть, 1976. 238 с.
- Дмитриева Е.Н. Этапы развития туводного леща // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. М., 1960. Вып.28. С.41-78.
- Доброволов И. Гены-маркеры у рыб. (Ген-маркеры при рибите). "Рибно стопанство" 1980. Т.27, № 4. С.10-14.
- Дрягин П.А. Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л., Изд-во ГосНИОРХ, 1961. С.382-395.
- Европейцева Н.В. Личиночный период налима. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей. 1947. Т.69. № 4. С.70-87.
- Ермеева Е.Ф. Этапы развития леща Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. М., 1960. Вып.28. С.79-106.
- Ерещенко В.И., Исмуханов Х.К. Промысловое освоение судака, акклиматизированного в Бухтарминском водохранилище // Рыбные

- ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1975. С.84-88.
- Жарикова Т.И., Касьянов А.Н. К исследованию паразитов рода *Dactylogyrus* (*Monogenea*) для выявления экоморф плотвы *Rutilus rutilus* (*Cypriniformes*, *Cyprinidae*) в Рыбинском водохранилище // Зоол. журн. (в печати).
- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общей биологии. 1979. № 4. С.587-608.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., Наука, 1982. С.38-44.
- Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., Мир, 1989. 224 с.
- Жохов А.Е., Касьянов А.Н. О возможности использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиол. 1994. Т.34, № 5. С.657-661.
- Зайцева И.С. Многолетние колебания стока Волги и глобальные изменения климата // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1996. № 5. С.45-54.
- Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л., 1955. Вып.2. С.200-265.
- Захарова Л.К. Распределение нерестилищ промысловых рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол.ст.«Борок».1958.Вып.3.С.304-320.
- Иванова М.Н. О воздействии судака на популяции некоторых видов рыб // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб. Л., Наука, 1968. С.166-180.
- Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводной корюшки. Рыбинск, 1982. 144 с.
- Иванова М.Н., Лапкин В.В. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 55. С.37-41.
- Ивлев В.С. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. 1950. Т.2. С.79-102.
- Ивлев В.С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды // Тр. совещ. по физиол. рыб. М., 1958. С.288-296.
- Игнатьева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М., Наука, 1979. 175 с.

- Изымов Ю.Г. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 51. С.65-68.
- Изымов Ю.Г., Касьянов А.Н. О наследственной обусловленности числа позвонков у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) // Вопр. ихтиол. 1995. Т.35, № 5. С.594-597.
- Изымова Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л., Наука, 1977. 283 с.
- Ильина Л.К. Выедание икры фитофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища // Биология рыб Волжских водохранилищ. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. М., Л., 1966. Вып.10 (13). С.46-50.
- Ильина Л.К. Список видов рыб Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., Наука, 1972. С. 335-338.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища // Вопр. ихтиол. 1970. Т.10, вып. 3(62). С.406-410.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Значение уровня режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Водные ресурсы. 1980. №2. С.123-136.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А., Стрижников Л.Н. Роль притоков Рыбинского водохранилища в размножении фитофильных рыб и особенности нерестилищ в маловодные годы // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1978. Вып. 39(42). С.124-135.
- Исаев А.И., Карпова Е.И. Рыбное хозяйство водохранилищ. М., Пищевая пром-сть, 1980. 304 с.
- Исаев А.И., Карпова Е.И. Рыбное хозяйство водохранилищ. М., Агропромиздат, 1989. 255 с.
- Камптон Д.Э. Естественная гибридизация и интрогрессия у рыб (методы обнаружения и генетическая интерпретация) // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М., Агропромиздат, 1991. С.199-233.
- Капитонова И.Г. Рыбоводная и биохимическая характеристика молодки карпа, выращенной при разной температуре // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, 1979. Вып.143. С.61-74.
- Карпевич А.Ф. Биопотенция и теплоемкость рыб // VIII Научн. конф. экол. физиол. и биохим. рыб. Петрозаводск, 1992. Т.1. С.135-136.
- Касьянов А.Н. Морфологическая изменчивость северо-каспийской волбы *Rutilus rutilus caspicus* (Jak) акклиматизированной в водоемах Казахстана на фоне общей изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в ареале // Микроэволюция пресноводных организмов. Рыбинск, 1990. С.103-122.



- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* (L.) оз.Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопр. ихтиол. 1995. Т.35, вып.4. С.546-548.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянова Н.В. Линейный рост плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в водоемах России и сопредельных стран // Вопр. ихтиол. 1995. Т.35, вып.6. С.772-781.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов волжского бассейна // Зоол. журн. 1982. Т. LXI, вып.12. С.1826-1836.
- Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопр. ихтиол. 1981. Т.21, вып.4. С.595-599.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л., Наука, 1981. 187 с.
- Кириленко Л.В. Рыбохозяйственное использование судака озер Белоруссии // Автореф. канд. дисс. М., 1992. 19 с.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л., Наука, 1987. 520 с.
- Княшко В.И. Экология и трофические связи ерша *Acerina cernua* L. Рыбинского водохранилища. Канд. дисс. Борок, 1982. 199 с.
- Ключарева О.Л. Питание и пищевые взаимоотношения бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс.М., 1951. 19 с.
- Коблицкая А.Ф. Определитель молоди рыб пресноводных рыб // М., Легкая и пищевая пром-сть, 1971. 208 с.
- Ковалева М.П. Уловы и рыбопродуктивность водохранилищ СССР // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., ГосНИОРХ, 1972. Вып.11. С.38-68.
- Коваль В.Н., Казанский А.Б. Эмпирический подход к прогнозированию рыбопродуктивности проектируемых водохранилищ // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып.215. С.119-134.
- Кожевников Г.П., Лесникова Г.В., Харитонов Э.Д. Размерно-возрастная структура стада и промысловый запас рыб Горьковского водохранилища // Сб.науч.тр.ГосНИОРХ. 1979. Вып.142.С.99-132.
- Козловская В.И., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М., Халько В.В., Винников Ю.Я., Анохин С.В. Влияние загрязняющих веществ на состояние рыбы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.123-143.

- Конобеева В.К. Особенности распределения и экологические группировки молоди рыб в водохранилищах // Автореф. канд. дисс. М., 1982. 22 с.
- Конюсало С.М. Субизолят как относительно жесткая система. Структура субизолята // Журн. общей биологии. 1974. Т.35, № 6. С.819-838.
- Конюсало С.М. Субизолят как относительно жесткая система. Функции субизолята // Журн. общей биологии. 1975. Т.36, № 5. С. 731-743.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Шолохов А.М. Астатичность температурных условий как фактор оптимизации роста, энергетики и физиологического состояния молоди рыб // Вест. Моск. ун-ив. 1991. Сер. биол. Т.16, № 2. С.38-44.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., Гидрометеиздат, 1993. С.50-113.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т.5. С.307-313.
- Костицин В.Г. Методы формального представления возрастной динамики смертности в эксплуатируемой популяции // Вопр. ихтиол. 1995. Т.35, № 6. С.768-771.
- Кузнецов В.А. Процесс формирования экосистемы Куйбышевского водохранилища // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов. Казань, Изд-во Казанского. ун-та, 1991. С.23-29.
- Кузнецов В.В., Мина М.В. О популяционной структуре видов применительно к проблемам динамики численности рыб и регулирования их промысла // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М., Наука, 1985. С.28-35.
- Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (*Percoidei*) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. М., 1953. Вып.10. С.3-138.
- Кудерский Л.А., Федорова Г.В. Снижение запаса снетка в больших водосмах Северо-Запада европейской части СССР в 1973-1975 гг. // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1977. ГОСНИОРХ. Сб. № 20. С.3-8.
- Ланге Н.О. Этапы развития плотвы в различных экологических условиях // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. М., 1960. Вып.28. С.5-40.

- Ланге О.Н. Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии // Морфо-экологический анализ развития рыб. М., Наука, 1967. С.163-177.
- Ланде Р., Бэрроуклаф Дж.Ф. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., Мир, 1989. С.117-157.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Свирский А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Рыбинск, 1990. Вып.60(63). С.37-85.
- Лапкин В.В., Поддубный А.Г., Пятницкий И.И. Способы выращивания рыб в искусственных условиях // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 71. С.62-66.
- Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т.40, № 12. С.1792-1801.
- Лапкин В.В., Свирский А.М., Сопов Ю.Н. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т.58, вып.11. С.1659-1670.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М., Мир, 1978. 555 с.
- Лисицина Л.И., Папченко В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб., Гидрометеиздат, 1993. 219 с.
- Литвинов А.С. Временная и пространственная изменчивость полей температур в водохранилищах // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М., Наука, 1985. С.279-283.
- Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Термическая характеристика водохранилищ Волжского каскада // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование / Тр. ИБВВ РАН. 1993. Вып. 63(66). С.3-38.
- Локшина А.Б. Генетические исследования белкового полиморфизма пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) и некоторых сиговых рода *Coregonus* // Автореф. канд. дисс. Л., 1983. 16 с.
- Лузанская Д.И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР. М., Пищевая пром-сть, 1965. 600 с.
- Лузанская Д.И. Промышленное рыболовство в озерах реках и водохранилищах СССР // Вопросы экономики государственного и колхозного рыболовства. Л., Изд-во ГосНИОРХ, 1970. С.3-137.

- Ляпенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища // Автореф. канд. дисс. СПб., 1995. 24 с.
- Маврин А.С. Размерно-возрастной состав нерестовых группировок и темпа роста производителей леща р.Сить // Структура локальной популяции пресноводных рыб. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Рыбинск, 1990. Вып.60(63). С.160-170.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., Мир, 1974. 460 с.
- Малинин Л.К., Стрельников А.С. Состояние ихтиофауны Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1987-1988 гг. в связи с его загрязнением // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.89-101.
- Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всеросс. совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996. С.103-118.
- Малинин Л.К., Лукашева Т.А., Стрельников А.С. Распределение и плотность рыб в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища связи с его загрязнением // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 87. С.45-49.
- Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Сметанин М.М., Терещенко В.Г., Юданов К.И. Основные закономерности распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., Наука, 1987. С.207-231.
- Малинин Л.К., Стрельников А.С. Состояние ихтиофауны Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1987-1988 гг. в связи с его загрязнением // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.89-101.
- Малкин Е.М. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопр. ихтиол. 1995. Т.35, вып.4. С.537-540.
- Маурер Г. Диск-электрофорез. М., Мир, 1971. 247 с.
- Микряков В.Р., Андреева А.М., Лапирова Т.Б., Сидкина Н.И. Реакция иммунной системы рыб Шекснинского плеса после аварии на промышленных предприятиях г.Череповца // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.144-154.
- Мина М.В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М., Наука, 1986. 207 с.

- Митропольский В.И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1963. С.68-75.
- Михсев П.В., Прохорова К.П. Рыбное население водохранилищ и его формирование. М., Пищепромиздат, 1952. 86 с.
- Монаков А.В. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1968. Вып.17(20). С.33-40.
- Монастырский Г.И. Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО. 1952. Т.21. С.3-155.
- Мунтян С.Н. Влияние постоянных температур инкубации на ход выплывания и морфологические особенности эмбрионов судака // Обмен веществ и биохимия рыб. М., Наука, 1967. С.135-139.
- Мунтян С.Н., Резниченко П.Н. Влияние постоянных температур инкубации на выживаемость судака // Обмен веществ и биохимия рыб. М., Наука, 1967. С.140-143.
- Небольсина Т.К. Численность и запасы рыб Волгоградского водохранилища после создания плотины Саратовской ГЭС // Тр. Саратовского отделения ГосНИОРХ. 1976. Т.14. С.19-33.
- Нелсон К., Суле М. Сохранение генофонда промысловых рыб // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М., Агропромиздат, 1991. С.399-428.
- Никольский Н.И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов, Саратовское обл. гос. изд-во, 1952. 312 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М., Наука, 1974. 448 с.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М., Высш. школа, 1971. 472 с.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М., Пищевая пром-сть, 1980. 184 с.
- Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986. 182 с.
- Определитель растений Мещеры. М., 1986. Ч.1. 240 с.
- Определитель растений Мещеры. М., 1987. Ч.2. 224 с.
- Определитель растений Ярославской области. 1961. 497 с.
- Оруджев А.М. Влияние температуры на эмбриональное развитие воблы, леща и сазана // Рыбн. хоз-во. 1975. № 9. С.21-22.
- Остроумов А.А. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л., 1955. Вып.2. С.166-183.
- Остроумов А.А. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1959. Вып.1(4). С.211-235.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М., МГУ, 1970. 367 с.

- Поддубный А.Г. Особенности роста чехони Рыбинского водохранилища и смежных водоемов // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л., 1958. Вып.3. С.349-363.
- Поддубный А.Г. О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Тр. ин-та биол. внутр. вод. М.; Л., 1963. Вып.6(9). С.178-183.
- Поддубный А.Г. Об адаптивном ответе популяций плотвы на изменение условий обитания // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1966. Вып.10(13). С.131-138.
- Поддубный А.Г. Экологическая топография популяции рыб в водохранилищах. Л., Наука, 1971. 312 с.
- Поддубный А.Г., Володин В.М., Конобеева В.К., Лапицкий И.И. Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М., Наука, 1984. С.204-226.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Поведение рыб в термоградиентных условиях в зависимости от сезона года // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30. С.41-43.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Сезонная динамика избираемых температур рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Тр.ИВВВ АН СССР. Л., 1978. Вып.32(35). С.151-167.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Кияшко В.И., Стрельников А.С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плесов водохранилищ Волги и Дона // Водн. хоз-во. 1985. № 3. С.92-101.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Стрельников А.С. Роль гидроакустических методов в объективизации оценки численности рыб во внутренних водоемах // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1981. С.61-63.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Трещенко В.Г. Связь между распределением рыб в пелагиали и рельефом дна открытых плесов Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. 1985. Т.25, вып.6. С.933-942.
- Поддубный А.Г., Юданов К.И., Малинин Л.К., Стрельников А.С., Лапицкий И.И. Плотность рыбного населения открытых плесов водохранилищ Волги и Дона // Теория формирования и рационального использования стад промысловых рыб. М., Наука, 1985. С.129-137.
- Подобайло А.В. Морфологическая характеристика плотвы с верхней части Кременчугского водохранилища // Підсумки 70-річчю

- діяльності Канів заповідника та перспективи розвитку заповідної справи в Україні. Канів, 1993. С.61.
- Понятавская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т.3. С.209-299.
- Попова О.Л. Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., Наука, 1979. С.13-47.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., Пищ. пром-сть, 1966. 446 с.
- Разгулин С.М. Азот и фосфор в воде притоков Рыбинского водохранилища // Водн. ресурсы. 1991. № 2. С.98-104.
- Резниченко Н.П. Преобразование и смена механизмов функций в онтогенезе низших позвоночных животных. М., Наука, 1982. 216 с.
- Резниченко П.Н., Гулидов М.В. Зависимость выживания зародышей леща *Abramis brama* (L.) от температуры акклимации // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования размножения рыб. М., Наука, 1978. С.108-114.
- Ривьер И.К. Влияние стоков г.Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.24-42.
- Ривьер И.К., Баканов А.И. Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М., Наука, 1984. С.100-132.
- Романенко В.И. Биопродукционные возможности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М., Наука, 1984. С.41-89.
- Рутковский В.И. Температурный режим Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. М.; Л, 1963. Вып.5(8). С. 132-238.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., Наука, 1972. 364 с.
- Савица В.Д. Водный баланс Рыбинского водохранилища // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Л., Гидрометеоиздат, 1973. Вып.10. С.154-155.
- Сальников В.Б., Решетников Ю.С. Формирование рыбного населения искусственных водоемов Туркменистана // Вопр. ихтиол. 1991. Т.31, вып.4. С.565-575.
- Свирский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всеросс. Совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996. С.140-152.
- Свирский А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклимации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama*

- (L.) в различные сезоны года // Вопр. ихтиол. 1991. Т.31, вып.6. С.974-980.
- Свирский А.М., Лапкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1.Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1987. № 76. С.45-49.
- Сингх Ш.М. Гетерозиготность по аллозимным локусам у морских моллюсков как показатель генетической изменчивости, связанной с адаптивными признаками // Биология моря, 1984. № 1. С.27-39.
- Слынько Ю.В. Коэффициенты инбридинга и структура вида *Abramis brama* L. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 75. С.39-43.
- Слынько Ю.В. Распределение генотипов локуса пероксидазы сердечной мышцы у леща двух нерестовых групп // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С.187-192.
- Слынько Ю.В. Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб СССР. I. Лактатдегидрогеназа (ЛДГ, К.Ф. 1.1.1.27) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 90. С. 75-83.
- Слынько Ю.В. Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб СССР. II. Пероксидаза (ПО, К.Ф. 1.11.1.7) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1992 а. № 92. С.69-77.
- Слынько Ю.В. Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб. III. Малик-энзим (МЭ, К.Ф.1.1.1.39) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1992 б. № 95. С.64-71.
- Слынько Ю.В., Герасимов Ю.В., Гречанов И.Г. Морфологическое описание и частота встречаемости аберрантных особей среди различных по генотипам локуса пероксидазы сердечной мышцы групп сеголеток леща, *Abramis brama* // Вопр. ихтиол. 1991. Т.31, № 6. С.1010-1014.
- Слынько Ю.В., Голованов В.К., Герасимов Ю.В. Распределение генотипированной по локусу пероксидазы молоди леща в гетеротермальной среде // Распределение и поведение рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1992. С.108-117.
- Сметанин М.М. Погрешности количественных показателей роста рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Тр. ИБВВ АН СССР. 1982 а. Вып. 49(52). С.43-62.
- Сметанин М.М. К оценке точности определения возраста рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Тр. ИБВВ АН СССР. 1982 б. Вып.49(52). С.63-74.



- Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // *Вопр. ихтиол.* 1983. Т.23, вып.4. С.531-537.
- Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М., Наука, 1985. 272 с.
- Стрельников А.С., Диканский В.Я. Морфологические особенности судака, акклиматизированного в водоемах Казахстана // *Изд-во ГосНИОРХ. Л.*, 1975. Т.103. С.195-201.
- Стрельников А.С., Стрельникова А.П. Проблемы биомониторинга при прогнозировании уловов рыбы в водохранилищах // *Методы исследования и использования гидрозкосистем.* Юрмала, 1991. С.44-46.
- Стрельников А.С., Володин В.М., Сметанин М.М. Формирование ихтиофауны и структуры популяций рыб в водохранилищах // *Биологические ресурсы водохранилищ.* М., Наука, 1984. С.161-204.
- Стрельников А.С., Касьянова Н.В., Комова Н.И. Рост и динамика численности синца *Abramis ballerus* (L.) Рыбинского водохранилища // *Вопр. ихтиол.* 1983. Т.23, вып.1. С.39-43.
- Стрельникова А.П. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых пресноводных рыб в раннем онтогенезе. Автореф. канд. дисс. Красноярск, 1987. 23 с.
- Стрельникова А.П., Володин В.М. Особенности роста и питания молоди леща на речных и эстуарных нерестилищах // *Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР.* 1990. Вып.60(63). С.145-160.
- Стрельникова А.П., Иванова М.Н. Питание корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) (*Osmeridae*) Рыбинского водохранилища в раннем онтогенезе // *Вопр. ихтиол.* 1982. Т.22, вып.2. С.401-407.
- Сухойван П.Г. Значение мелководной зоны равнинных водохранилищ СССР для естественного воспроизводства их рыбных запасов // *Вопросы комплексного использования водохранилищ.* Киев, Наукова думка, 1971. С.62-63.
- Сухойван П.Г. Эффективность летней сработки уровня равнинных водохранилищ для рыбного хозяйства // *Рыбн. х-во.* 1975. № 11. С.27-29.
- Схема комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна р.Волги // *СоюзГИПРОВОДХОЗ.* М., 1984 (отчет).
- Терещенко В.Г. Сравнительная оценка плотности рыбного населения пелагиали верхневолжских водохранилищ в нагульный период. Автореф. канд. дисс. М., 1987. 21 с.

- Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Анализ перестроек в рыбной части сообщества озера Балхаш в результате интродукции новых видов рыб // *Вопр. ихтиол.* 1995. Т.35, вып.1. С.71-77.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // *Биоразнообразие: Степень таксономической изученности.* М., Наука, 1994. С.86-97.
- Тюняков В.М. Промыслово-биологическая характеристика судака Цимлянского водохранилища // *Тр. Волгоградского отд. ГосНИОРХ.* 1967. Т.3. С.141-157.
- Флеров Б.А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г.Череповец в 1987 г. // *Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища.* Рыбинск, 1990. С.3-12.
- Флора Европейской части СССР. Л., Наука, 1974. Т. 1. 404 с.
- Флора Европейской части СССР. Л., Наука, 1976. Т. 2. 236 с.
- Флора Европейской части СССР. Л., Наука, 1978. Т. 3. 259 с.
- Флора Европейской части СССР. Л., Наука, 1979. Т. 4. 355 с.
- Флора Европейской части СССР. Л., Наука, 1981. Т. 5. 380 с.
- Флора Европейской части СССР. Л., Наука, 1987. Т. 7. 254 с.
- Флора Европейской части СССР. Л., Наука, 1989. Т. 8. 412 с.
- Фортунов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима // *Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР.* М.; Л., 1959. Вып.2(5). С.246-357.
- Халько В.В. К вопросу о калорийности планктона Рыбинского водохранилища // *Пресноводные гидробионты и их биология.* Тр. ИБВВ АН СССР. 1983. Вып.48(51). С.94-102.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л., Наука, 1981. 509 с.
- Чихачев А.С. Полиморфизм белков и естественный отбор у рыб и моллюсков // *Генетические исследования морских гидробионтов.* М., ВНИРО, 1987. С.251-260.
- Чугунова Н.И. Методика изучения возраста и роста рыб. М., Советская наука, 1952. 144 с.
- Шимановская Л.Н., Танасийчук Л.Н. Состояние рыбных запасов больших озер и озерных систем РСФСР // *Рыбное хозяйство внутренних водоемов и рациональное использование запасов рыб.* Тр. ГосНИОРХ. Л., 1989. Вып. 290. С.25-50.
- Шимановская Л.Н., Чистобасова Р.Я., Танасийчук Л.Н., Новикова Г.А. Рыбохозяйственное освоение внутренних водоемов СССР в 1971-1975 гг. // *Состояние рыбного хозяйства внутренних водо-*

емов и методы прогнозирования рыбных запасов. Л., ГосНИОРХ, 1977. С.3-62.

- Шкорбатов Г.Л. Этюды общей теории адаптации // Эколого-физиологические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. Иваново, 1986. С.3-24.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб., Гидрометеиздат, 1993. 333 с.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1981. № 2. С.98-101.
- Alabaster J.S., Lloyd R. Water quality criteria for freshwater fish. 1982. 2-nd ed. London. 362 p.
- Baranescu P.M. Vicariant patterns and dispersal in European freshwater fishes // Spixiana. 1989. Vol.1, № 3. P.91-103.
- Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Amer. Zool. 1979. Vol.19, № 1. P.319-329.
- Berst A.H., Simon R.C. Introduction to the Proceedings of the Stock Concept International Symposium // Can. Journ. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol.38, № 12. P.1457-1458.
- Borawsky R.L., Kallman K.D. Loss of polymorphism in a declining population of *Xiphophorus variatus* // J. Hered. 1991. Vol.82, № 5. P.387-390.
- Brett J.R. Temperature tolerance in young Pacific salmon, Genus *Oncorhynchus* // J. Fish. Res. Bd. Can. 1952. Vol. 9, № 6. P.265-309.
- Brett J.R. Temperature. Fishes // Marine ecology. Vol.1. Environmental factors. P.1, Ch.3. 1970, N-Y. P.515-565.
- Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer.Zool.1971.Vol.11,№1.P.99-113.
- Broughton N.M., Jones N.V. An investigation into growth of 0-group roach (*Rutilus rutilus* L.) with special reference to temperature // J. Fish. Biol. 1978. Vol.12, № 4. P.345-357.
- Box G.E.P., Jenkins G.M. Time series analysis. Forecasting and control. San Francisco, Holden-Day, 1976.
- Casselman J.M. Effects of environmental factors on growth, survival and exploitation of northern pike // Spec. Publ. Am. Fish. Soc. 1978. Vol.VII. P. 114-128.
- Chuiko G.M., Slynko Y.V. Relation of allozyme genotype to survivorship of juvenile bream, *Abramis brama* L., acutely exposed to DDVP, an organophosphorus pesticide // Bull. Env. Contam. Toxicol. 1995. Vol.55, № 5. P.738-745.

- Clegg M.T., Kahler A.L., Allard R.W. Estimation of life cycle components of selection in an experimental plant population.- Genetics. 1978. Vol.87. P.765-792.
- Elliott J.M. Some aspects of thermal stresses on freshwater teleosts // Stress in Fish. London, Acad. Press, 1981. P.209-249.
- Fahy E., Martin S., Mulrooney M. Interactions of roach and bream in Irish reservoir // Arch. Hydrobiol. 1988. Vol.114, № 2. P.291-309.
- FAO/United Nations Environment Program. Genetic resources. Report. N.-Y., 1981.
- Fry F.E.J. Effect of the environment on animal activity // Univ. Toronto Studies, Biol. Ser., № 54. Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 1947. № 68. 62 p.
- Fry F.E.J. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish Physiol. N.Y.- London, Acad. Press, 1971. Vol.6. P.1-98.
- Herzig A., Winkler H. Der einfluß der temperatur und die embryonale einwicklung der *Cypriniden*. Ost. Fish. 1985. Bd.38. S.182-196.
- Hokanson K.E.F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. Vol.34, № 10. P.1524-1550.
- Hokanson K.E.F., McCormic J.H., Jones B.R. Temperature requirements for embryos and larvae of the northern pike, *Esox lucius* (Linnaeus) // Trans. Amer. Fish. Soc. 1973. Vol. 102, № 1. P.89-100.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum - rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol.19, № 4. P.439-455.
- Karjalainen J., Lehtonen H., Turunen T. Variation in the relative year-class strength of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in two Finnish lakes at different latitudes // Ann. Zool. Fennici. 1996. Vol. 33, № 3-4. P. 437-442.
- Keskinen T., Pääkkonen J-P., Tapaninen M., Marjomäki T.J. Temperature selection of ruffe (*Gymnocephalus cernua*) in laboratory and natural habitat // Percis II. Second Internat. Percid Fish Symp. Helsinki, 1995. P.41.
- Kokurewicz B. The influence of temperature on the embryonic development of the perches *Perca fluviatilis* L. and *Lucioperca lucioperca* (L.) // Zool. Polon. 1969. V.19, f.1. P.47- 68.
- Le Cren E.D. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density // J. Anim. Ecol. 1958. Vol.27, № 2. P.287-334.
- Lelek A. Threatened fishes of Europe // The Freshwater fishes of Europe. Vol.9. AULA -Verlag Viesbaden. 1987. 343 p.

- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. Temperature as an ecological resource // Amer. Zool. 1979. Vol.19, № 1. P.331-343.
- Moav R., Brody T., Hulata G. Genetic improvement of wild fish populations // Science. 1978. Vol.201, № 4361. P.1090-1094.
- Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol.106, № 949. P.283-292.
- Nevo E., Bailes A., Ben-Shlomo R. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates // Evolutionary dynamics of genetic diversity, Haifa, 1984. P.13-213.
- Pavlov D.S., Vilenkin B.Ya. Present state of the environmental biota and fisheries of the Volga river // Proceed. of the Internat. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol.106. P.504-514.
- Pielou E.C. Mathematical Ecology. New York, 1977. 385 p.
- Poddubny A.G., Galat D.L. Habitat associations of upper Volga river fishes: effects of reservoirs // Regulat. Rivers: research and managements. 1995. Vol.11. P.62-84.
- Reutter J.M., Herdendorf C.E. Laboratory estimates of the seasonal final preferenda of some Lake Erie fish // Proc. 17th. Conf. Gr. Lake Res. 1974. Part 1. 1974. P. 59-67.
- Ryman N. Conservation of genetic resources: Experiences from the brown trout (*Salmo trutta*)// Fish Gene Pools. Ecol. Bull. Stockholm, 1981. Vol.34. P.61-74.
- Shaffer M.L. Minimum population sizes for species conservation // Bioscience. 1981. Vol.31. P.131-134.
- Vasil'ev A.S., Kuz'min E.V., Luk'yanenko V.V., Luk'yanenko V.I., Khabarov M.V. Biochemical analysis phenotypic diversity decrease of the Volgo-Caspian Russian sturgeon population // Third International Symposia on sturgeon fishes. Italy, July, 1997.
- Vuorinen J., Himberg M.K.- J., Lankinen P. Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (*Salmonidae*) populations in Finland // Hereditas. 1981. Vol.94, № 1. P.113-121.
- Wieser W. Physiological energetics and ecophysiology // Cyprinid Fishes. Systematics, Biology and exploitation (ed. I.J.Winfield, J.S.Nelson). 1991. L.- N-Y.- T.- Melb. - Madras. P.427-453.
- Willemsen J. Population dynamics of percids in Lake Issel and some smaller lakes in the Netherlands // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. Vol.34, № 10. P.1710-1719.
- Williams G.C. Sex and evolution. Princeton, Univ. Press, 1975. 201 p.
- Zharikova T.I., Kasyanov A.N. On possibility of using the monogenean parasites as biological indicators of ecological morphs of roach *Rutilus rutilus* (L.)// The 3th Internat. Symp. on Monogenea. Brno. Czech Republic, 1997. P.57.

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> ( <i>Прокофьев Н.П.</i> ).....	3
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> ( <i>Стрельников А.С., Голованов В.К.</i> ).....	6
<b>Глава 1. МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АНАЛИЗА И ПРОГНОЗИРОВАНИЯ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ</b> .....	10
1. Анализ многолетних изменений структуры рыбного населения .....	10
2. Методы изучения процессов воспроизводства рыб.....	14
3. Методы исследования термоадаптационных характеристик рыб.....	16
4. Методы изучения морфо-биологических особенностей рыб.....	17
5. Методика исследований генетической структуры популяций.....	18
<b>Глава 2. МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА</b> .....	21
<i>(Терещенко В.Г., Стрельников А.С.)</i>	
1. Ихтиофауна водохранилища.....	21
2. Динамика структуры рыбного населения.....	24
3. Динамика урожайности поколений основных видов рыб.....	32
4. Состояние популяций рыб.....	35
<b>Глава 3. УСЛОВИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ЕГО ПРИТОКАХ</b> .....	38
<i>(Стрельникова А.П., Стрельников А.С., Ляшенко Г.Ф.)</i>	
1. Основные притоки Рыбинского водохранилища.....	39
2. Ихтиофауна малых рек.....	44
3. Распределение нерестилищ промысловых рыб в водохранилище.....	53
4. Сроки и характер нереста основных промысловых видов рыб.....	55
	227

5. Площади нерестилищ и характер зарастания их высшей водной растительностью.....	58
6. Численность молоди рыб и ее распределение по биотопам.....	68
7. Условия нагула молоди рыб.....	79
8. Экологические последствия аномально низкого уровня воды в Рыбинском водохранилище в 1996 г.....	81
9. Основы рационального использования и охраны ресурсов малых рек.....	89

#### **Глава 4. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ТРЕБОВАНИЯ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ИХ РЕАЛИЗАЦИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ.....**

(Голованов В.К., Свицкий А.М., Извеков Е.И.)

1. Температурные нормы жизнедеятельности рыб Верхней Волги.....	92
2. Рыбинское водохранилище и его притоки как термальная среда обитания рыб.....	104
3. Использование термоадаптационных характеристик в целях рыбопромыслового прогнозирования.....	111

#### **Глава 5. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СУДАКА *Stizostedion lucioperca* (L.) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....**

(Стрельников А.С.)

1. Многолетняя динамика линейно-весового роста.....	118
2. Динамика численности популяции .....	122
3. Динамика уловов.....	125
4. Состояние и стратегия охраны популяции судака Рыбинского водохранилища.....	129

#### **Глава 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (L.) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ .....**

(Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г.)

1. Морфологическая изменчивость.....	133
2. Экологические морфы.....	140
3. Современное состояние популяции плотвы в водохранилище.....	150

<b>Глава 7. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....</b>	<b>153</b>
<i>(Слынько Ю.В.)</i>	
1. Уровни генетической изменчивости.....	155
2. Пространственно-генетическая структура и состояние стад ряда основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища.....	159
3. Уровень межвидовой естественной гибридизации в популяциях карповых рыб из различных плесов водохранилища.....	173
4. Роль антропогенных факторов в формировании и поддержании генетической изменчивости.....	175
<b>Глава 8. СТРАТЕГИЯ ОХРАНЫ ЗАПАСОВ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ УЛОВОВ РЫБЫ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В УСЛОВИЯХ НОВЫХ КОММЕРЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ.....</b>	<b>178</b>
<i>(Стрельников А.С., Орлова С.С., Терещенко В.Г.)</i>	
1. Проблемы загрязнения водоема.....	178
2. Новые коммерческие отношения и их роль в снижении уловов .....	182
3. Основные направления охраны рыбных ресурсов.....	185
4. Селективность промысла .....	187
5. Прогнозирование уловов .....	193
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ (Стрельников А.С.).....</b>	<b>205</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА .....</b>	<b>208</b>



# CONTENTS

<b>PREFACE</b> ( <i>Prokofyev N.P.</i> ).....	3
<b>INTRODUCTION</b> ( <i>Strel'nikov A.S., Golovanov V.K.</i> ).....	6
<b>Chapter 1. METHODOLOGICAL PRINCIPLES OF ANALYSING AND FORECASTING THE STATE OF FISH POPULATIONS IN RESERVOIRS</b> .....	10
1. Analysis of long-term changes in fish community structure ...	10
2. Methods of studying reproductive processes in fishes.....	14
3. Methods of investigations on fish thermal adaptation .....	16
4. Methods of studying morphological and biological peculiarities of fish .....	17
5. Methods of investigations of population genetic structure .....	18
<b>Chapter 2. LONG-TERM CHANGES IN THE STRUCTURE OF FISH COMMUNITY IN THE RYBINSK RESERVOIR</b> .....	21
( <i>Tereshchenko V.G., Strel'nikov A.S.</i> )	
1. Ichthyofauna of the reservoir.....	21
2. Dynamics of fish community structure .....	24
3. Dynamics of generation abundance of the main fish species...	32
4. The state of fish populations .....	35
<b>Chapter 3. CONDITIONS FOR REPRODUCTION OF FISH IN THE RYBINSK RESERVOIR AND ITS TRIBUTARIES ..</b>	38
( <i>Strel'nikova A.P., Strel'nikov A.S., Lyashenko G.F.</i> )	
1. Main tributaries of the Rybinsk reservoir .....	39
2. Ichthyofauna of the small rivers .....	44
3. Distribution of the spawning grounds of commercial fishes in the reservoir .....	53
4. Time characteristics and peculiarities of spawning of main commercial fish species .....	55
5. Area of the spawning grounds and character of larger aquatic vegetation .....	58
6. Abundance of fish juveniles and their biotopic distribution ....	68
7. Feeding conditions for young fish .....	79
8. Ecological consequences of an extremely low water level in the Rybinsk reservoir in 1996 .....	81

9. Principles of rational exploitation and protection of resources in the small rivers .....	89
<b>Chapter 4. THERMAL REQUIREMENTS OF FISHES FROM THE RYBINSK RESERVOIR AND THEIR REALIZATION IN NATURAL ENVIRONMENT .....</b>	<b>92</b>
<i>(Golovanov V.K., Svirsky A.M., Izvekov E.I.)</i>	
1. Thermal requirements of the Upper Volga fish species .....	92
2. The Rybinsk reservoir and its tributaries as temperature environment for fish .....	104
3. Application of thermoadaptive characteristics for fishery forecast .....	111
<b>Chapter 5. THE STATE OF POPULATION OF THE PIKE-PERCH <i>Stizostedion lucioperca</i> (L.) IN THE RYBINSK RESERVOIR .....</b>	<b>117</b>
<i>(Strel'nikov A.S.)</i>	
1. Long-term dynamics of linear and mass growth .....	118
2. Population dynamics .....	122
3. Dynamics of commercial catches .....	125
4. The state and strategy of protecting the pike-perch population in the Rybinsk reservoir .....	129
<b>Chapter 6. VARIABILITY OF THE ROACH <i>Rutilus rutilus</i> (L.) IN THE RYBINSK RESERVOIR .....</b>	<b>132</b>
<i>(Kas'yanov A.N., Izyumov Yu.G.)</i>	
1. Morphological variability .....	133
2. Ecological morphs .....	140
3. The present state of the roach population in the reservoir .....	150
<b>Chapter 7. GENETIC STRUCTURE AND THE STATE OF FISH IN THE RYBINSK RESERVOIR .....</b>	<b>153</b>
<i>(Slynko Yu.V.)</i>	
1. Levels of genetic variability .....	155

2. Spatial genetic structure and the state of the local stocks of some basic commercial fish species in the Rybinsk reservoir .....	159
3. Level of natural interspecific hybridization in the populations of cyprinid fishes from different parts of the reservoir .....	173
4. Role of anthropogenic factors in forming and maintenance of genetic variability .....	175
<b>Chapter 8. STRATEGY OF FISH STOCK PROTECTION AND FORECASTING CATCHES IN THE RYBINSK RESERVOIR UNDER CONDITIONS OF MODERN COMMERCIAL RELATIONS .....</b>	<b>178</b>
<i>(Strel'nikov A.S., Orlova S.S., Tereshchenko V.G.)</i>	
1. Problems of pollution of the water-body .....	178
2. Modern commercial relations and their role in decrease of catches .....	182
3. Basic trends in protecting fish resources .....	185
4. Selectivity of fishery .....	187
5. Forecasting catches .....	193
<b>CONCLUSION (Strel'nikov A.S.) .....</b>	<b>205</b>
<b>REFERENCES .....</b>	<b>208</b>

Технический редактор *Н.А.Носова*

Графика *А.С.Маврин, А.М.Свирский*

Макет изготовлен на компьютерном оборудовании,  
поставленном Техноцентром «Гном» ТОО «АГРОТЕХ»,  
г. Рыбинск

232

---

#### СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РЫБНЫХ ЗАПАСОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Подписано в печать 18.09.97. Формат 60×84 1/16. Бумага финская.  
Усл. печ. л. 14.5. Уч. изд. л. 14,3. З. 1632. Т. 150.

Типография Ярославского государственного технического университета.  
150028, г. Ярославль, ул. Советская, 14 а. Телефон 30-56-63.