

# **РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**

Программа фундаментальных исследований  
«Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные  
исследования мониторинга» Отделение биологических наук РАН

Учреждение Российской академии наук  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Учреждение Российской академии наук  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

## **СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ БИОРЕСУРСОВ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ**

**В двух томах**

**Том 1**

Москва  
Издательство «АКВАРОС»  
2011

УДК 574.5(28)+597(28)

ББК 28.081

С 56

**Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Материалы докладов I Всероссийской конференции с международным участием. 12–16 сентября 2011 г., Борок, Россия. В двух томах. – М.: АКВАРОС, 2011. – 901 с. (Том I – 468 с.)**

Книга посвящена современному состоянию биологических ресурсов внутренних водоемов России и сопредельных стран. Представлены работы по следующим направлениям: современное состояние рыбных ресурсов во внутренних водоемах; видовое разнообразие рыбного населения в пресноводных водоемах; динамика популяций рыб внутренних водоемов и антропогенные воздействия; современные методы исследования рыбных ресурсов во внутренних водоемах; современное состояние охраны и правового регулирования рыбных ресурсов.

Табл. 152. Ил. 226.

**Current state of inland waters biological resources. Proceedings of the First All-Russian conference with foreign partners. September 12–16, 2011, Borok, Russia. – М.: AQUAROS, 2011. – 901 p. (Volume 1 – 468 p.) – ISBN 978-5-901652-14-5.**

The book is devoted to the current state of biological resources in the inland waters of Russia and its neighbouring countries. The following research areas are presented: current state of fish resources in the inland waters; species diversity of freshwater fish communities; dynamics of fish populations in the inland waters and anthropogenic impacts; modern methods for studying fish resources in the inland waters; current situation with protection and legal regulation of fish resources.

Книга печатается по решению Ученого совета Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН № 8 от 29.07.2011 г.

*Издание осуществлено при финансовой поддержке  
Российского фонда фундаментальных исследований  
по проекту № 11-04-06095-2*

ISBN 978-5-901652-14-5

© Издательство «АКВАРОС», 2011

© Институт биологии внутренних вод РАН, 2011

© Институт проблем экологии и эволюции РАН, 2011

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ПЛОТВЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

А.Н. Касьянов

Учреждение Российской Академии наук Институт биологии  
внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, Борок, Россия,  
kasyanov@ibiw.yaroslavl.ru

Плотва является эврифагом, спектр питания у нее широкий и в течение сезона меняется, что создает определенные трудности для распознавания экоморф плотвы. Однако известно, что основу питания особей плотвы, достигших определенной длины тела (160 мм), составляют моллюски, в основном, *Dreissena*. (Ланге, 1967; Касьянов и др., 1995).

Модельным водоемом, в котором ранее в течение 34 лет осуществлялся контроль над процессом дивергенции экологических рас плотвы, служило Рыбинское водохранилище, поэтому подробную характеристику морф мы даем на примере этого водоема. Образование моллюскоядной морфы плотвы после залития Рыбинского водохранилища (1947) произошло не сразу. Только начиная с 1952 г., в водоеме началось бурное расселение дрейссены полиморфы, в 1954 г она проникла в центральную часть водохранилища, освоив ее к 1961 г, затем моллюск продолжал продвигаться дальше на север (Митропольский, 1963). В 1962 г. часть популяции плотвы перешла на питание этим ценным в питательном отношении моллюском и стала важнейшим объектом промысла. Появление дрейссены в пищевом рационе плотвы способствовало ее дивергенции на две экологические расы: моллюскоядную или глубоководную и растительноядную или прибрежную, различающиеся темпом роста, упитанностью и жирностью. (Поддубный, 1966).

Тем же автором (Поддубный, 1971) было установлено, что растительноядная плотва в течение всего года стойко придерживается определенных мест нереста, нагула и зимовки, расположенных в прибрежной, мелководной зоне водохранилища и устьях небольших рек. Глубоководная или моллюскоядная плотва нерестится также в прибрежье, а для нагула и зимовки концентрируется в глубоководных частях затопленной поймы и руслах крупных рек в озерной части водоема, где сосредоточены основные биотопы дрейссены. Из приведенных сведений по распределению и миграционной активности экоморф плотвы видно, что они большую часть времени были разобщены по разным биотопам. Поскольку глоточные зубы карповых непосредственно участвуют в перера-

ботке пищи, изменчивость их должна быть тесно связана с типом питания рыб.

Параллельно с изучением питания у плотвы мы исследовали у нее изменчивость глоточных зубов, т.к. глоточные зубы закладываются на ранней стадии ювенального периода развития рыб (Nakajima, 1979). Несмотря на их смену в сезоне и при переходе с одного этапа развития на другой, число зубов у рыб в течение жизни постоянно (Гриб, 1930; Белогуров, 1948; Ланге, 1967; Rutte, 1968). Этот признак стабильный, имеет высокую наследственную обусловленность, слабо подвержен влиянию экологических факторов (Суворова, Якубов, 1980).

Поскольку основное участие в переработке пищи принимают вторые и третьи зубы, по нумерации А.Я. Белогурова (1948), в отличие от первых зубов, которые служат для захвата и проталкивания пищи (Ланге, 1967), мы все измерения проводили на вторых зубах обеих глоточных костей. Измеряли только два параметра (терминология Rutte, 1968): высота зуба ( $h$ ) и толщина коронки ( $b$ ). Все измерения проводили под бинокляром МБС-1 с помощью окуляр-микрометра, возраст определяли по *cleitrum* (Касьянов и др, 1995). Среди количественных характеристик морфологии зубов использовали только один признак – отношение высоты зуба к толщине коронки ( $h/b$ ). Рост плотвы изучался по наблюдаемым данным.

Среди других признаков анализировали число позвонков в туловищном ( $V_a$ ), переходном ( $V_i$ ), хвостовом ( $V_c$ ) отделах, общее число позвонков ( $V_t$ ) и сумма ( $V_i+c$ ), а также число отверстий каналов сейсмочувствительной системы на *dentale* и *preoperculum* (Яковлев и др, 1981). Уровень разнообразия популяций оценивался по показателю внутривидового разнообразия  $\mu$  (Животовский, 1982), учитывающему частоты встречаемости «позвонковых фенотипов», представляющие собой сочетание числа позвонков в 3-х отделах ( $V_a$ ,  $V_i$ ,  $V_c$ ). Всего для анализа использовались 6 выборок плотвы из 3-х плесов, включающих Волжский (4 выборки), Шекнинский (1 выборка) и Моложский (1 выборка) плесы. В качестве реперов мы привлекли 2 выборки – кутума и воблю (табл. 1 и 2), являющиеся типичными моллюскоедом в Южном и Северном Каспии соответственно.

Первые исследования плотвы, проведенные нами в 1976–1981 гг., позволили установить, что моллюскоядная морфа отличается от растительноядной более массивными глоточными зубами. Значения зубного индекса ( $h/b$ ), вычисленные отдельно для растительноядной и моллюскоядной плотвы составили соответственно 3.71 и

3.35 (Касьянов и др., 1981). Кроме того, сравнение зубных индексов каждой особи в исследованных 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 ( $h/b < 3.71$ ) и 3 – всеядные ( $3.39 < h/b < 3.71$ ) (Касьянов, Изюмов, 1997).

Жоховым и Касьяновым (1994) на материале, собранном в 1986 году, было установлено, что при переходе на питание дрейссеной у моллюскоядной плотвы с увеличением размеров особей увеличивается зараженность аспидогастерами и уменьшаются значения зубных индексов. Кроме того, Жохов А.Е. (2001) изучал зараженность этим паразитом у рыб 4-х видов: плотвы, густеры, язя и леща, обитающих в Рыбинском водохранилище, поскольку они питаются дрейссеной. Было обнаружено, что по численности *Aspidogaster limacoides* в популяциях разных видов и интенсивности потребления ими дрейссены располагаются в следующем порядке: плотва – густера – язь – лещ (Жохов, 2001).

Позднее Жарикова Т.И. (1999) на материале, собранном в прибрежной зоне 8 и 27 июня 1995 г. и 4 июля 1995 г. в глубоководной части Волжского плеса Рыбинского в-ща установила, что прибрежную плотву маркируют 3 вида паразитов рода *Dactylogyrus* (*D. micracanthus*, *D. nanus*, *D. suecicus*), отсутствующие у глубоководной плотвы.

Необходимо отметить, что вначале 90-х гг. возросла доля всеядных особей в наиболее многочисленной размерной группе (180–220 мм). Кроме того, в те же годы по сравнению с серединой 80-х гг. несколько увеличился процент всеядных особей среди рыб среднего и крупного размера, а доля типичных моллюскоядов уменьшилась. Наряду с модификацией строения глоточных зубов у плотвы изменился и темп линейного роста. Так, в 1986 г. темп роста по нашей классификации (Касьянов и др., 1995) можно было характеризовать как высокий, а в 1979 и 1993–1994 гг. – как средний.

Ранее было известно, что глубоководная или моллюскоядная плотва для нагула концентрировалась в глубоководных частях затопленной поймы и руслах крупных рек (Поддубный, 1971). В настоящее время (2010–2011 гг.) в Волжском плесе Рыбинского в-ща площадь участков, где ранее находились затопленные пни и коряги, являющиеся хорошим субстратом для прикрепления дрейссены в глубоководных частях затопленной поймы и руслах крупных рек, а также в озерной части водоема и литоральной зоне, существенно сократились, а в некоторых местах – исчезли.

Это обстоятельство заставило нас снова вернуться к изучению экологических форм в водохранилище, чтобы выяснить – изменились ли у них темп роста и значения морфологических признаков.

Сравнение линейного роста плотвы из 2-х участков Моложского (табл. 1, выборка № 3) и Волжского плесов (о-в Хохотки, табл. 1, № 4) Рыбинского в-ща, пойманных в 2010 г. с данными 3-х выборок Волжского плеса (табл. 1, № 6–8), собранных в 1994–1995 гг. выявило, что темп роста у плотвы в последние годы оказался значительно выше, чем у плотвы 1994–1995 сборов. Надо отметить, что значения индексов  $h/b$  у этих популяций низкие, что свидетельствуют об активном питании этих рыб дрейссеной. Более того, значения этого индекса у этих двух популяций плотвы из Рыбинского водохранилища сходны со значениями индексами глоточных зубов у полупроходных кутума и воблы. Темп роста у них значительно выше, чем у туводной плотвы (табл. 1).

Таблица 1.

Линейный рост плотвы из 6-ти участков Рыбинского водохранилища в разные годы наблюдений

Место лова, год сбора	4	5	6	7	8	9	10
Кутум 1. Южный Каспий, 1991	38	40	43	47	50		
Вобла, 2. Северный Каспий, 1986	18	21	24	25			
3. Рыбинское в-ще: Моложский плес, 2010 г					23		26
4. Волжский плес, на- против о-ва Хохотки 2010					23	24	26
5. Шекснинский плес, 2000			17	18	20	22	24
6. Волжский плес, Красный ручей, 1995	13	15	17	18.5	20	21	23
7. Волжский плес, ру- чей Норский, 1995			17	17.5	18.3	19	21
8. Волжский плес. Шу- моровский полигон, 1994			16	17.5	18.6	22	23.3

Примечание: - длина тела в см.

Таблица 2.

Значения ( $M \pm m$ , lim,  $\sigma$ ,  $n$ ) 3-х признаков плотвы из 6-ти участков Рыбинского водохранилища в разные периоды наблюдений

Место лова, год сбора	$V_{i+c}$	$V_t$	СРМ	$\mu$	$h/b$
Кутум 1. Южный Каспий 1991	$18.9 \pm 0.1$ 18–20 0.62; 53	$41.9 \pm 0.1$ 41–44 0.65; 53	$15.5 \pm 0.2$ 14–18 1.15; 52	$9.1 \pm 0.71$	2.54
Вобла, 2. Дельта Волги, 1984	$18.1 \pm 0.1$ 17–19 0.61; 61	$40.5 \pm 0.1$ 39–41 0.57; 61	$15.9 \pm 0.2$ 13–18 1.46; 61	$13.0 \pm 0.8$	2.88
Рыбинское в-е, 3. Моложский плес, 2010	$17.9 \pm 0.1$ 17–18 0.32; 10	$41.2 \pm 0.2$ 40–42 0.63; 10	$16.5 \pm 0.4$ 14–20 1.41; 15	$6.67 \pm 0.5$	2.55 2–3
4. Волжский плес, напротив о-ва Хо- хотки, 2010	$17.9 \pm 0.1$ 16–19 0.66; 33	$1.3 \pm 0.2$ 39–43 0.55; 50	$16.1 \pm 0.2$ 14–18 1.1; 38	$10.3 \pm 0.7$	2.76 2.3–3.3
5. Волжский плес, ручей Норский, 1995	$18.2 \pm 0.1$ 17–20 0.70; 71	$41.3 \pm 0.1$ 40–43 0.67; 47	$16.1 \pm 0.2$ 14–18 1.08; 46	$8.12 \pm 0.7$	3.52 2.6–4.9
6. Волжский плес, Красный ручей, 1995	$17.9 \pm 0.1$ 17–19 0.70; 71	$41.3 \pm 0.1$ 40–43 0.71; 71	$14.6 \pm 0.1$ 12–18 1.16; 67	$6.25 \pm 0.6$	3.47 2.8–4.7
7. Шекснинский плес, 2000 г	$17.8 \pm 0.1$ 16–19 0.68; 92	$41.1 \pm 0.1$ 39–43 0.63; 92	$15.8 \pm 0.1$ 11–18 1.23; 90	$15.1 \pm 0.8$	3.28 2.7–4.1
8. Шуморовский полигон, 1994	$18.1 \pm 0.1$ 16–19 0.65; 62	$41.4 \pm 0.1$ 40–42 0.71; 71	$15.9 \pm 0.2$ 14–19 1.30; 53	$7.98 \pm 0.5$	3.21 2.4–4.2

Примечание: обозначение признаков приведено в тексте. СРМ – число отверстий в предкрышечно-нижнечелюстном канале,  $h/b$  – зубной индекс отношения высоты зуба ( $h$ ) к толщине ( $b$ ).

Сопоставление оценок средних значений ( $M$ )  $V_{i+c}$ ,  $V_t$  и СРМ (табл. 2) между выборкой из Волжского плеса (№ 4) и другими выборками Волжского и Шекснинского плесов обнаружило, что по  $V_{i+c}$  она достоверно отличается только от выборки (№ 5). По значениям СРМ выборка (№ 4) достоверно отличается от выборок плотвы (№ 6) и кутума (№ 1). По  $V_t$  различий между выборкой (№ 4) и другими выборками не обнаружено (табл. 2). Внутрипопуляционное разнообразие ( $\mu$ ) у выборки (№ 4) в сравнении с 3-мя выборками (№ 5, 6, 8), оказалось достоверно больше.

Исходя из этого сравнения, можно констатировать, что изменение экологии у части плотвы в Волжском и Моложском плесах в 2010 году, в основном, сопровождалось изменением признаков, функционально связанных с типом питания (зубные индексы).

Таким образом, после 15-летнего отсутствия исследований, полученные нами в 2010 г. предварительные данные по росту и морфологическим признакам у плотвы в Рыбинском водохранилище показали, что темп роста у нее ускорился, а оценки зубных индексов свидетельствует о постоянном потреблении ею дрейссены. Анализ значений 3-х морфологических признаков у 2-х выборок плотвы в Волжском и Моложском плесах в 2010 году в сравнении с выборками 1994–1995 и 2000 годов позволяет констатировать, что изменение экологии у этих популяций плотвы, в основном, сопровождалось изменениями признаков, функционально связанных с типом питания (зубные индексы).

После проведенного анализа, необходимо отметить, что в середине сентября 2010 года после значительного снижения уровня воды в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища мы видели друзы, состоящие только из крупной дрейссены, Эти друзы находились на плотном илистом грунте на глубине 0.8–1.0 м, а их сегменты были прикреплены к нижним частям стеблей камыша.

Помимо этого факта в Рыбинском водохранилище в 1997 году появился другой вид дрейссены – *Dreissena bugensis* (Andrusov) (Orlova et al., 2000). При обследовании станций в 2003 году было установлено, что *D. bugensis* доминирует в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, где на ее долю приходится более 95% от общей численности и биомассы дрейссенид. (Щербина, 2008). Если учесть, что у недавно вселенной бугской дрейссены створки более тонкие, чем у дрейссены полиморфы (персональное сообщение Павловой В. В), то можно ожидать, что этого моллюска будут часто и в большом количестве потреблять не только плотва, но и другие виды рыб, не имеющие мощных глоточных зубов.

Вышеприведенные изменения, произошедшие в экосистеме Рыбинского водохранилища, требуют комплексного изучения ихтиологами, морфологами, гидробиологами и паразитологами тех биотопов, где в настоящее время обитают два вида дрейссены и виды рыб, питающиеся этими моллюсками.

### Список литературы

Белогуров А.Я. Смена глоточных зубов у сазана, воibly и леща.- В кн.: Морфологические особенности, определяющие питание



- леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 144–148.
- Гриб А.В. 1930. О глоточных зубах у карповых рыб // Тр. Ленингр. общ. естествоиспытателей. 1930. Т. 60. Вып. 2. С. 109–144.
- Суворова Т.Ф., Якубов Ш.А. О гетерогенности леща реки Волги // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья. Казань, 1980. С. 149–151.
- Жарикова Т.И. К использованию паразитов рода *Dactylogyrus* (Monogenea) для выявления экоморф плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) в Рыбинском водохранилище // Зоол. журнал. 1999. Т. 78. № 11. С. 1356–1359.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
- 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. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 657–661.
- Жохов А.Е. Изучение перехода карповых рыб на питание моллюском *Dreissena polymorpha* в Рыбинском водохранилище и с использованием паразита *Aspidogaster limacoides* // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 651–655.
- 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.
- Касьянов А.Н. Изюмов Ю.Г., Касьянова Н.В. 1995. Линейный рост плотвы *Rutilus rutilus* (L) в водоемах России и сопредельных стран // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 6. С. 772–781.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Современное состояние Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯГТУ, 1997. С. 132–152.
- 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.
- Митропольский В.И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.-Л.: АН СССР, 1963. С. 68–75.
- 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 популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 309 с.
- Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Материалы докладов I-ой Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». 2008. С. 23–43.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Научн. докл. Высш. шк. Биол. науки. 1981. № 2. С. 78–101.
- Nakajima T. The development and replacement. Pattern of the pharyngeal dentition in the Japanese Cyprinid Fish, *Gnathopogon coeruleus* // Copeia. 1979. № 2. P. 23–32.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // Research across boundaries. Copenhagen, 2000. P. 194.
- Rutte E. Schlundzähne von Süßwasserfischen // Palaentographica. 1968. Bd.120. Hf. 4–6. S. 165–212.