ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2009, том 49, № 4, с. 495–507

УДК 597.554.3.574.3

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* ВОДОЁМОВ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2009 г. М. И. Шатуновский*, Ю. Ю. Дгебуадзе*, А. Е. Бобырев*, Е. Л. Соколова*, М. А. Усатый, О. И. Крепис**, А. М. Усатый**, А. С. Чебану****

** Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва*

*** Институт зоологии АН Молдовы – ИЗ АНМ, Кишинёв*

** E-mail: admin@sevin.ru*

Поступила в редакцию 05.02.2009 г.

Предпринято сравнительное исследование структуры и динамики популяций леща *Abramis brama*, населяющего разнотипные водоёмы Восточной Европы. С использованием собственных и литературных данных проанализирована возрастная и половая структура, характер линейного и весового роста самцов и самок, возраст достижения половой зрелости у популяций леща из южной части ареала (водоёмы Молдовы), из центральных и северо-западных районов европейской части России. Установлено, что на протяжении ареала наблюдается вся гамма переходов от короткоцикловых к средне- и длинноцикловым популяциям этого вида: максимальная продолжительность жизни их особей соответственно достигает 9, 15 и 26 лет. Скорость роста леща определяется сочетанием таких факторов, как средняя температура и продолжительность вегетационного сезона, размер водоема и количество пищевых ниш для разных размерно-весовых группировок, многократная смена характера питания в онтогенезе, общая обеспеченность пищей взрослых особей. С севера на юг изменчивость возраста достижения половой зрелости, скорости линейного и весового роста увеличиваются.

Ключевые слова: лещ *Abramis brama*, рост, возрастная структура, половое созревание, внутривидовая изменчивость.

Сравнительные исследования закономерностей внутривидовой изменчивости структуры и динамики популяций рыб, особенно для видов с широким ареалом, позволяют внести вклад в раскрытие механизмов микроэволюции и определение ее направленности в водоемах с различной антропогенной нагрузкой (Шатуновский, 1980; Дгебуадзе, 2001).

Типичным примером широкоареального вида является лещ *Abramis brama*, который распространен в водоемах Европы к востоку от Пиренеев и к северу от Альп, в реках и озерах бассейнов Северного, Белого, Балтийского, Эгейского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей (Никольский, 1971). В пределах своего ареала он образует большое число популяций, характеризующихся разной структурой и динамикой численности. В крупных реках южных морей (Черного, Азовского, Каспийского, а ранее и Аральского) лещ часто образует две формы – туводную и полупроходную. В последние десятилетия в результате зарегулирования стока многих рек Восточной Европы и образования водохранилищ численность леща увеличивается, и он становится одним из основных компонентов ихтиофауны этих водоемов. Однако в ряде водохранилищ, особенно мелких, с небольшим водообменом, численность леща снижается. Популяции леща также негативно реагируют на эвтрофирование и загрязнение водоемов. При трансформации водоемов лещ демонстрирует высокую вариабельность.

Для леща характерна значительная географическая изменчивость возрастной структуры популяции – от короткоцикловых популяций на юге и юго-востоке ареала до длинноцикловых популяций субарктических водоемов.

Несмотря на значительную изученность леща (несколько десятков водоемов), сравнительно-популяционных работ по этому виду немного (Шапошникова, 1948; Захарова, 1955; Дгебуадзе, 1975; Жаков, 1978; Соколова, 1990; Чепурнова, 1991; и др.).

Целью настоящей работы является сравнение (по собственным и литературным данным) возрастной и половой структуры, характера линейного и весового роста самцов и самок, возраста достижения половой зрелости у популяций леща из южной части ареала (водоемы Молдовы), из центральных и северо-западных районов европейской части России.

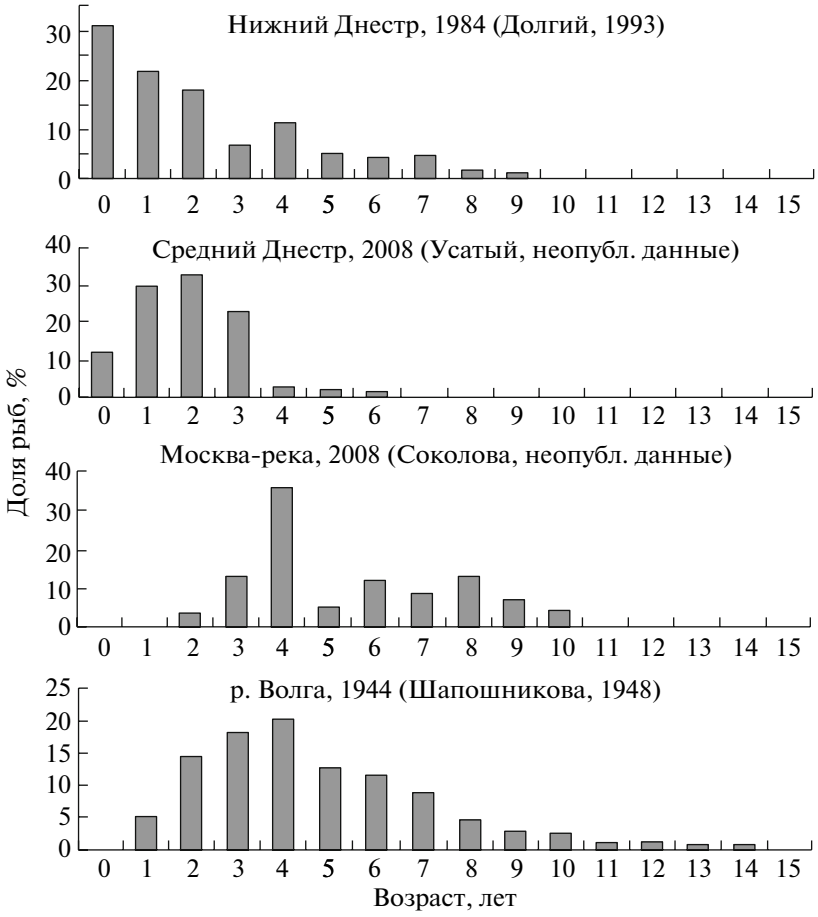

Рис. 1. Возрастной состав уловов леща *Abramis brama* из ряда рек Восточной Европы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы по лещу Днестра и Кучурганского водохранилища собраны в 2008 г. из сетных (ячея 20–70 мм) контрольных уловов сотрудниками Лаборатории ихтиологии и аквакультуры Института зоологии АН Молдовы. Кроме этого использованы материалы по лещу, собранные молдавскими исследователями в предыдущие десятилетия (Современное состояние ..., 1986; Биопродукционные процессы ..., 1988; Экосистема нижнего Днестра ..., 1990; Чепурнова, 1991; Долгий, 1993; Крепис и др., 2004; Usatîi et al., 2008; и др.).

Материалы по лещу (сетные уловы, ячея 20–70 мм) Можайского водохранилища и р. Москва собраны в 2008 г. сотрудниками Лаборатории экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН. Анализировались также материалы, собранные в предыдущие годы на Псковско-Чудском озере, Сямозере и Рыбинском водохранилище (Дгебуадзе, 1975, 2001; Соколова, 1990).

Проводили полный биологический анализ пойманных рыб; возраст определяли по чешуе и спилам лучей грудных плавников, плодовитость – весовым методом. О сезонном ходе роста леща судили как по наблюденным данным, так и по данным обратных расчислений по чешуе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастная структура популяций леща представлена на рис. 1 и 2. Максимальный возраст речного леща увеличивается в широтном направлении с юга на север. Если максимальный возраст леща в Днестре достигает 10 лет (Чепурнова, 1991), то в Волге – 14–15 лет (Шапошникова, 1948; Васильев, 1950). По данным авторов, в последние годы максимальный возраст леща в Днестре – 8 лет, в Можайском водохранилище – 10 лет.

При созревании самцов днестровского леща в 2–3 года, а самок в 3–4 года пополнение нерестового стада представлено 3 возрастными группами, а остаток – 4–5 возрастными группами (рыбами в возрасте от 5 до 9 лет). Чепурнова (1991) считает, что в бассейне Днестра после гидростроительства и изменения условий размножения

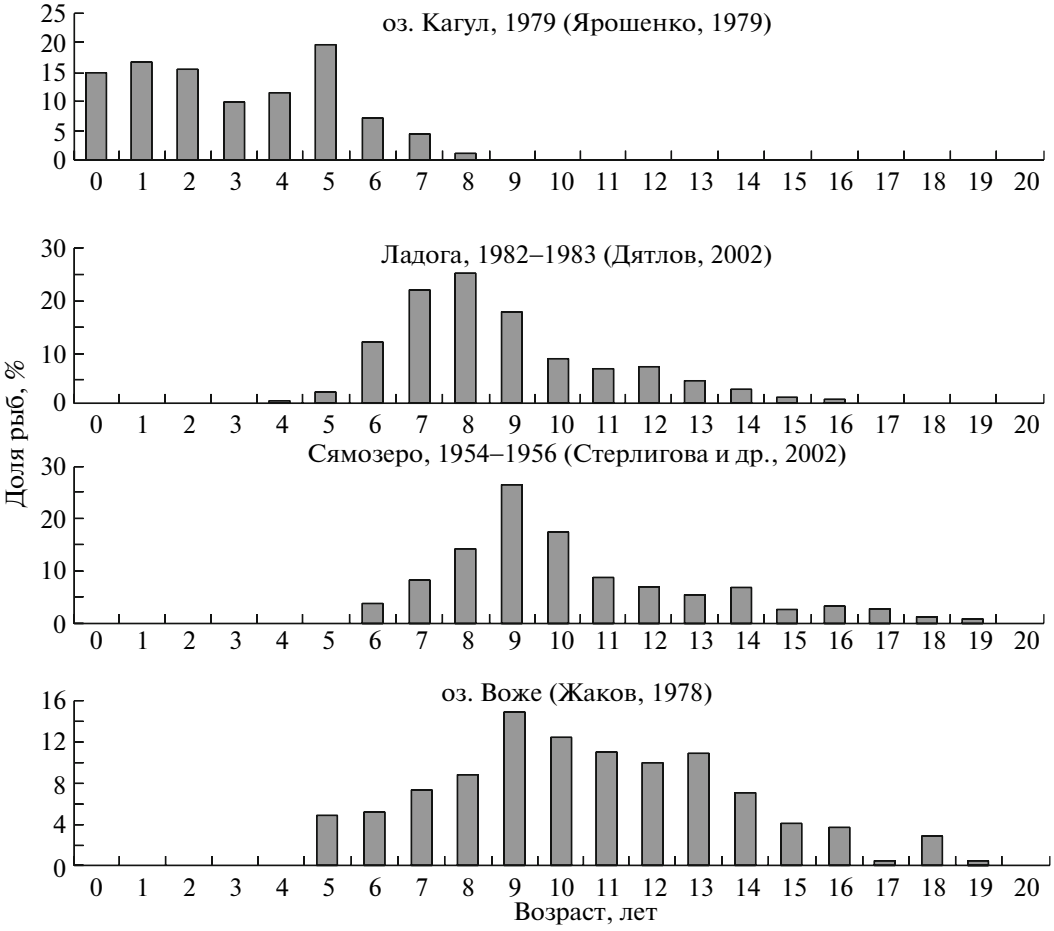

Рис. 2. Возрастной состав уловов леща *Abramis brama* из ряда озер Восточной Европы.

этого вида произошло снижение среднего возраста и сокращение возрастного ряда нерестовой части популяции, наметилась тенденция к превращению ее в популяцию II типа по Монастырскому (1949). В Волге и Каме лещ созревает в возрасте 6–8 лет (Шапошникова, 1948; Бартош, 2006), в составе нерестовой части популяции присутствуют 6–7 возрастных групп. Лещ р. Москва по возрасту достижения половой зрелости (4–6 лет) и по возрастному составу нерестовой части популяции занимает промежуточное положение между днестровским и волжским лещом (рис. 1).

Таким образом, в отношении речных популяций леща можно говорить об r-стратегиях жизненного цикла (высокий темп воспроизводства и сравнительно малая продолжительность жизни) у южных популяций и K-стратегиях (более позднее созревание и длительный жизненный цикл) – у северных речных популяций. Ряд речных популяций леща средней полосы России занимает в этом отношении промежуточное положение (р. Москва и др.).

Интересно отметить, что в пределах отдельных широтных зон максимальная продолжительность жизни леща проявляет зависимость от величины реки и ее стока. Например, в р. Прут лещ достигает 7-летнего возраста, в Дунае и Днестре – 8–10-летнего, в нижнем течении Днепра и Волги – 13–15-летнего возраста. Аналогичная картина наблюдается и при сравнении возрастной структуры и максимальной продолжительности жизни леща в малых, средних и больших реках центральной России. Безусловно, в более крупных реках обеспеченность пищей, число биотопов и площадь нерестилищ для леща больше.

Наши наблюдения на водоемах Московской, Ярославской и Вологодской областей (особенно на крупных озерах – Лача, Воже, и водохранилищах – Рыбинском) показывают значительную смену биотопов леща в онтогенезе: чем старше и крупнее лещ, тем на более глубоких местах (это касается и рек) держатся его небольшие стаи.

При сравнении возрастного состава и сроков достижения половой зрелости особей в популяциях леща южных озер, озер центральной и северной России отмечена аналогичная картина (рис. 2). В оз. Кагул (Молдова) лещ достигает 8-летнего возраста, в Псковско-Чудском озере – 16-летне-

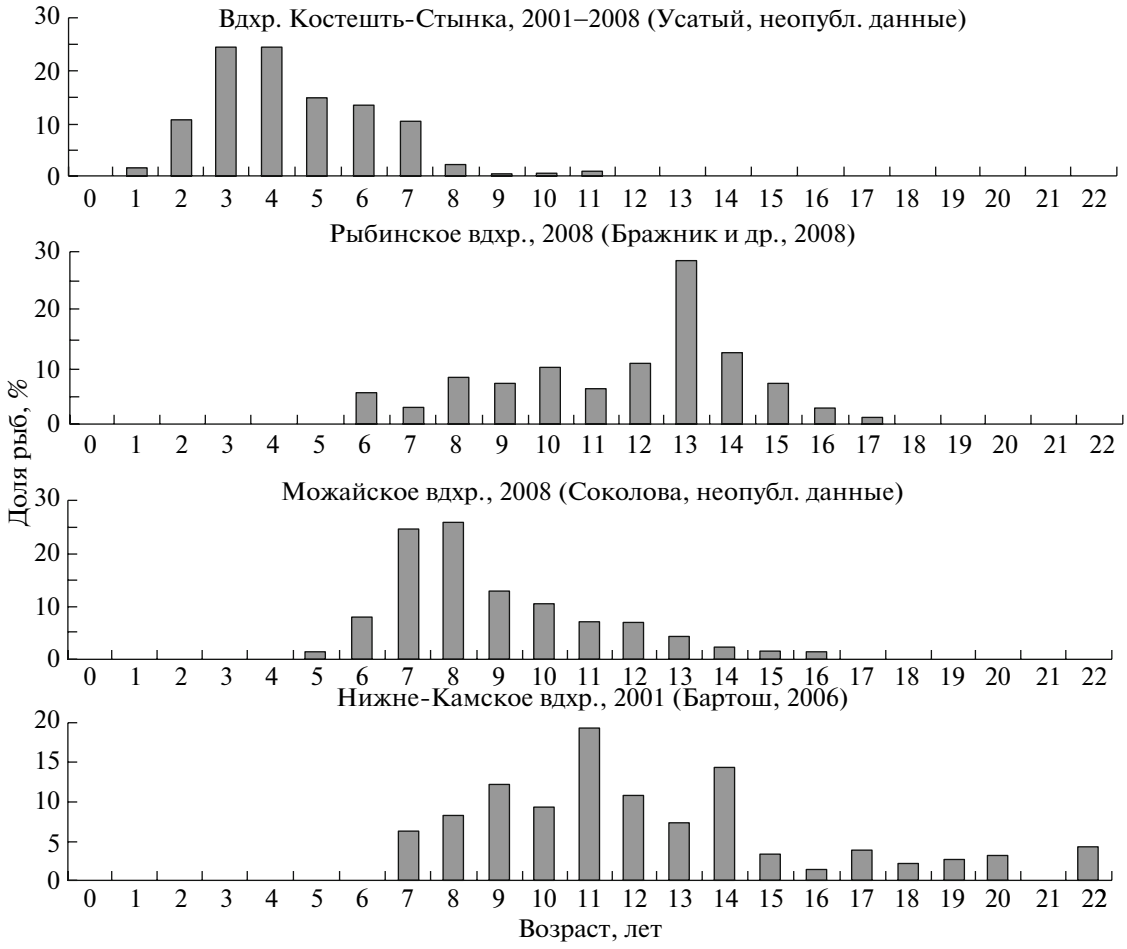

Рис. 3. Возрастной состав уловов леща *Abramis brama* из водохранилищ Восточной Европы.

го, в крупных озерах Карелии и Финляндии – 24–26-летнего возраста (рис. 2).

Схожая картина наблюдается и при сравнении популяций леща из водохранилищ южной, центральной и северной частей восточной Европы (рис. 3).

Во всех исследованных популяциях леща продолжительность жизни самцов на 1–3 года меньше, чем у самок, соответственно у самцов нерестовой части популяции и средний возраст меньше на 1–2 года.

Темп линейного и весового роста. Данные по линейному и весовому росту леща из разных водоемов представлены в таблице и на рис. 4 и 5. Наиболее высокий темп линейного и весового роста наблюдается у леща нижнего Днестра и Гидигичского водохранилища, наименьший – в северных озерах: Ладожском, Сямозере, Кимасозере. Пластичность роста леща чрезвычайно высока, причем даже в одном бассейне при практически сходных средних значениях температуры и продолжительности вегетационного периода темп роста леща значительно различается. Так, масса тела одних и тех же возрастных групп у леща в среднем течении Днестра в 2.0–2.5 раза меньше, чем в его нижнем течении.

У волжского леща из района Самары темп роста младших возрастных групп (до 8 лет) значительно ниже, чем у одновозрастных рыб из нижней Волги, но в старших возрастных группах масса тела рыб одного возраста близка.

Особенно интересны результаты многолетних исследований роста особей из одних и тех же популяций леща в разные периоды. Так, в первые годы существования Кучурганского водохранилища темп роста леща был такой же высокий, как у леща Кучурганского лимана до его зарегулирования, затем скорость роста снизилась (1981–2008 гг.), несмотря на более высокие значения температуры воды в этом водоеме-охладителе (таблица). В Сямозере во все 4 периода исследований темп роста леща до 7-летнего возраста был низким, но если в 1954–1956 и в 1972–1974 гг. он был низким до 14–15-летнего возраста, то в 1986–1999 гг. темп роста 7–15-летнего леща был значительно выше. При этом ни средние значения тем-

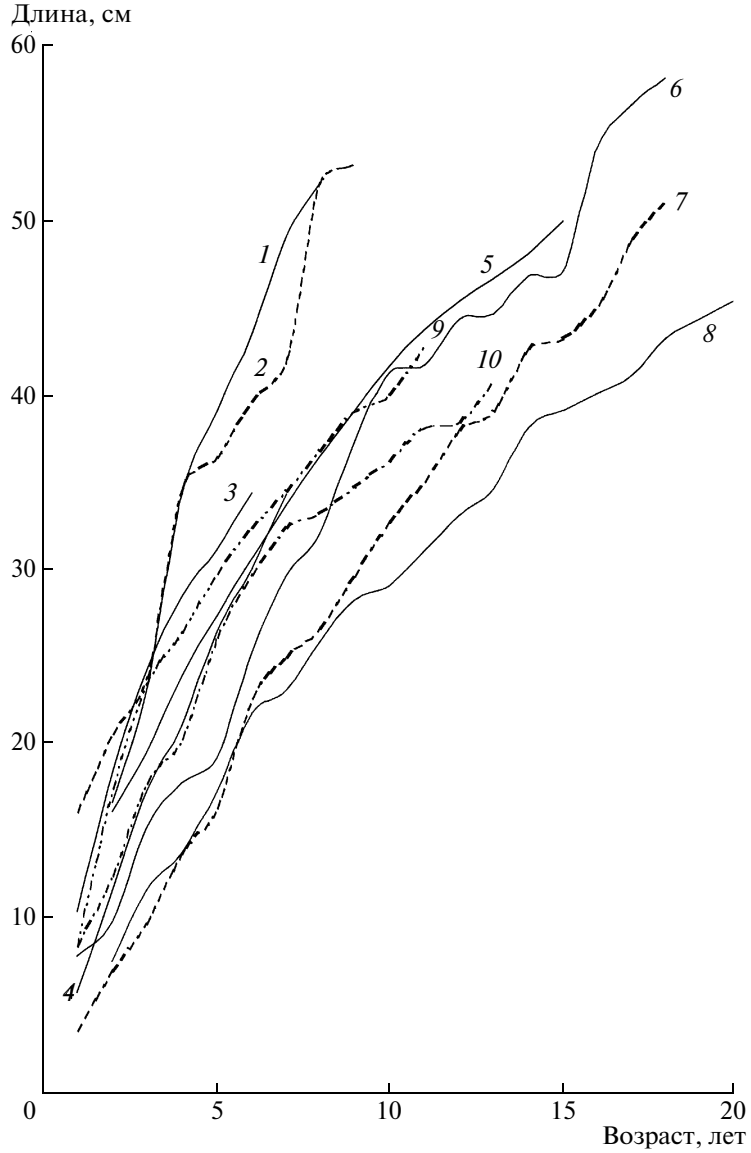

Рис. 4. Линейный рост леща *Abramis brama* в разных водоемах: *1* – водохранилище Ватра-Гидигич, *2* – Нижний Днестр, *3* – Прут; *4* – Днепр, *5* – Рыбинское водохранилище, *6* – Ладожское озеро, *7* – Сямозеро, 1954–1956 гг., *8* – Сямозеро, 1972–1974 гг., *9* – Северный Каспий; *10* – Можайское водохранилище.

пературы этого водоема, ни длительность вегетационного периода существенно не изменились. Таким образом, можно думать, что основным фактором, определяющим темп роста леща, является не температура, а обеспеченность пищей разных возрастных групп, занимающих разные биотопы. Более того, в случае с Сямозером в 1972–1974 гг. авторы (Дгебуадзе, 1975; Стерлигова и др., 2002) отмечают затянувшийся (до достижения возраста 10–12 лет) период зоопланктонного питания леща в условиях значительной эвтрофикации и загрязнения озера.

В 1970-е гг. в Сямозере наблюдалось резкое падение биомассы бентоса – основного корма леща старших возрастных групп. Если в 1955 г. его средняя биомасса составляла 34.5, а в 1959 г. даже 45.4 кг/га, то в 1974 г. всего 13.2 кг/га. Тенденция к падению биомассы бентоса, в частности личинок хирономид, вследствие эвтрофикации водоема отмечалась и раньше. В то же время в питании крупных особей леща Сямозера в 1950-е гг. большое значение имели бентосные организмы, что и определило более высокий темп его роста в эти годы. Существенное влияние на снижение темпа роста леща в Сямозере оказывают виды-конкуренты в питании: ерш *Gymnocephalus cernuus* и окунь *Perca fluviatilis*, численность которых в 1970-е гг. была очень высокой (Дгебуадзе, 2001).

В мелководном Кучурганском водохранилище главной причиной снижения темпа роста всех

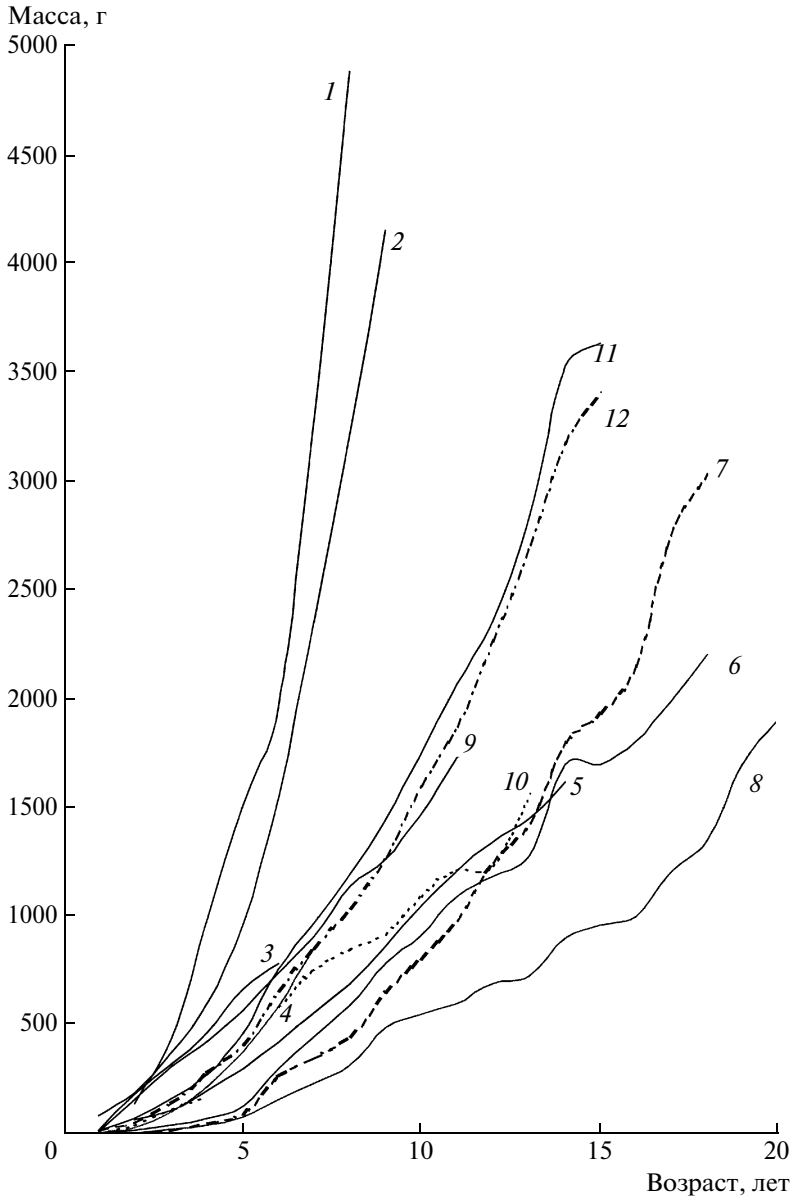

Рис. 5. Весовой рост леща *Abramis brama* в разных водоемах: *1* – водохранилище Ватра-Гидигич, *2* – Нижний Днестр, *3* – Прут, *4* – Днепр, *5* – Рыбинское водохранилище, *6* – Ладожское озеро, *7* – Сямозеро, 1954–1956 гг., *8* – Сямозеро, 1972–1974 гг., *9* – Северный Каспий, *10* – Можайское водохранилище, *11* – Чудское озеро, *12* – Псковское озеро.

возрастных групп леща было снижение биоразнообразия и продуктивности кормовых гидробионтов. Под действием антропогенного эвтрофирования в этом водоеме-охладителе Молдавской ГРЭС произошло значительное сокращение числа видов зоопланктона и мягкого зообентоса, потребляемого лещом, а также уменьшение в 2.0–2.5 раза продукции их биомассы (Биопродукционные процессы ..., 1988). В итоге, к изменившимся абиотическим условиям и новому спектру питания лучше всех адаптировалась тугорослая часть популяции леща и заняла доминирующее положение. Кроме того, снижению темпа роста леща в водохранилище (аналогично Сямозеру) способствовала его пищевая конкуренция с такими массовыми видами, как густера *Blicca bjoerkna*, уклея *Alburnus alburnus*, мелкий окунь и др.

С другой стороны, более чем 50-летние исследования роста леща Рыбинского водохранилища (Бражник и др., 2008) показали его удивительную стабильность.

Почти во всех частях ареала леща (от бассейна Днестра до бассейна верхней Волги и озер Карелии) можно обнаружить карликовые (тугорослые) популяции, обычно населяющие малые и мелководные озера с низкой кормовой базой.

Средняя длина (над чертой, см) и масса (под чертой, г) особей леща *Abramis brama* разных возрастных групп

Водоем, годы	Возраст, лет																					Источник информации
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	16+	17+	18+	19+	20+	21+	
Днестр, 1990																						
– нижнее течение	16.0/85	20.5/190	23.7/380	34.6/605	36.3/970	39.5/1550	42.0/2350	52.0/3230	53.1/4150													Долгий, 1993
– среднее течение		17.0/120	21.9/204	25.7/340	27.8/451	32.7/631	35.0/930	37.9/1156	40.5/1963		49.5/3150											Усатый, неопубл. данные
Кучурганский лиман, 1964–1965	11.4/28	18.9/148	23.3/255	28.7/493																		Современное состояние ..., 1986
Кучурганское вдхр.																						
– 1966–1970	14.7/37	18.1/122	23.0/256	28.5/486	31.3/620	34.0/769	37.0/1018															»
– 1981–1985	13.0/52	17.0/102	20.0/160	25.0/350	28.0/490	32.0/700	34.0/804	44.0/1500														Биопродукционные процессы..., 1988
– 2008		15.0/95	21.5/201	23.5/245	26.0/380	30.5/690																Усатый, неопубл. данные
Вдхр. Ватра-Гидигич, 1990		16.6/138	23.0/450	34.2/996	39.0/1522	43.4/1976	49.0/3270	52.0/4879														Долгий, 1993
Прут, 1990	10.3/18	18.3/184	24.1/326	28.4/471	31.1/665	34.3/785																»
Вдхр. Костешть-Стынка, 2001–2008	13.1/50	20.3/171	24.1/379	29.0/482	31.6/642	35.4/996	38.6/1281	41.9/1700	42.0/1800	43.5/2100	47.0/3000											Усатый, неопубл. данные
Днепр, 1955–1960	5.7/4	11.5/30	17.2/104	21.0/220	26.4/380	30.0/590	34.2/850															Долгий, 1993
Каспий, 1966–1973	8.3/10	17.3/160	23.3/313	26.3/428	29.7/571	32.3/739	34.4/909	36.7/1139	38.9/1260	39.9/1470	42.7/1730											Беляева и др., 1989

Таблица. Окончание

Водоем, годы	Возраст, лет																					Источник информации
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	16+	17+	18+	19+	20+	21+	
Можайское вдхр., 2008	8.3/12	12.3/40	17.6/114	20.2/170	26.0/405	29.6/584	32.3/754	33.1/852	34.6/918	36.1/1093	38.0/1215	38.3/1230	40.7/1564									Соколова, неопубл. данные
Рыбинское вдхр., 1957–2007		16.1/70	19.4/113	23.8/201	27.3/301	30.6/420	33.6/560	36.4/695	39.0/865	41.6/1048	43.6/1208	45.3/1342	46.6/1453	48.0/1616	49.9/–							Бражник и др., 2008
Волга, Самара, 1948	8.1/2	11.9/23	17.1/100	22.2/170	26.6/374	30.9/566	34.8/734	37.3/991	39.8/1161	–/1312	–/1656	–/1800	–/2078									Шапошникова, 1948
Чудское оз., 1972–1974		15.4/19.7	17.5/110	22.7/195	28.0/357	30.1/579	32.9/727	35.8/1064	40.0/1530	40.2/1969	43.5/1975	44.0/2100	46.5/2328	46.6/2535		47.6/4075						Дгебуадзе и др., 1976
Ладога, 1982–1988	7.8/9	9.7/17	15.1/45	17.7/74	19.1/127	25.2/303	29.6/447	32.0/594	37.2/782	41.2/914	41.6/1092	44.2/1184	44.5/1281	46.7/1700	47.0/1700	54.0/1800	56.5/1984	58.0/2200				Дятлов, 2002
Оз.. Воже, 1960–1970	5.0/3	9.6/20	12.6/46	14.7/70	18.3/133	20.5/204	25.8/378	28.3/453	20.4/589	32.1/670	32.5/727	32.8/732	33.8/847	34.6/846	34.7/970	36.9/953	36.7/1045	41.5/1367	41.0/1300			Жаков, 1978
Сямозеро																						
– 1954–1956	3.4/1	6.9/13	9.6/35	13.6/80	16.2/120	22.5/140	24.9/160	26.5/200	29.5/245	32.6/280	34.9/360	37.9/375	38.9/460	42.5/575	43.1/610	45.0/850	48.8/1200	50.9/3018				Стерлигова и др., 2002
– 1972–1974		9.0/13	11.4/35	17.3/80	18.1/120	19.1/140	19.4/160	21.1/200	22.3/245	23.1/280	25.1/360	25.5/375	27.4/460	29.0/575	30.1/610	33.6/850	43.8/1200					»
– 1986–1992	5.5/2	9.4/10	11.8/23	13.8/40	16.5/73	20.4/147	24.1/238	28.9/387	31.0/564	32.7/617	34.5/734	35.3/743	36.4/809	38.3/1009	39.3/1199	40.1/1042	41.0/1440	44.8/1520	43.4/1800	43.0/1370	42.1/1410	»
– 1993–1999		7.5/8	11.5/22	13.7/45	17.2/82	21.7/160	23.0/230	25.8/320	28.2/490	29.0/550	31.0/600	33.0/690	34.5/730	38.0/900	39.0/960	40.0/1000	41.0/1200	43.1/1350	44.2/1700	45.3/1900	42.5/1400	»
Кимасозеро, 1974–1976		11.5/35	18.0/114	20.2/175	21.8/257	22.3/240	26.2/390	26.9/440	32.0/760	30.7/690			33.5/1000	41.3/1420	40.9/1551	41.3/1720		42.2/1860	43.5/2031	44.7/2300	46.1/2260	Первозванский, 1986
Новосибирское вдхр., 1976–1995	16.8/94	21.3/219	24.0/308	27.2/515	30.2/718	32.8/957	35.7/1200	37.5/1499	41.8/2025	44.4/2588	46.1/2833	48.3/3075		52.3/4167								Журавлев, 2006

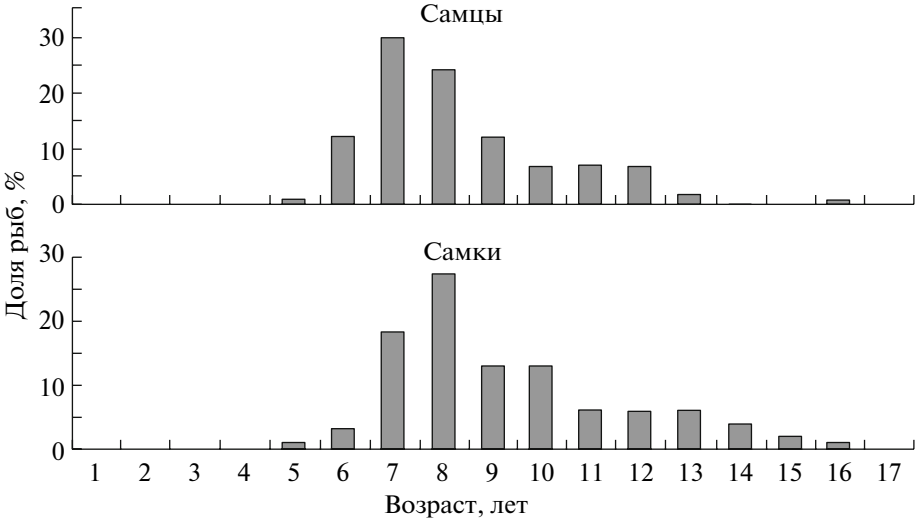

Рис. 6. Возрастная структура самцов и самок леща *Abramis brama* Можайского водохранилища (Соколова, неопубл. данные).

В частности, Себенцов с соавторами (1940) сравнивают темп роста леща оз. Селигер и леща из Петровских озер: в 7-летнем возрасте первый достигает длины 33.7 см, второй – 17.1 см. Никольский (1971) приводит данные по росту леща из оз. Туусула (Финляндия), где он в 7-летнем возрасте также достигает длины 17.4 см. В плавнях Дуная и Кубани обитает карликовая камышовая форма леща (ранее она была описана и в Аральском море (Никольский, 1940)), созревающая при длине 12–15 см. Известно измельчание леща в 1970-х г. в Истринском водохранилище (Шатуновский и др., 1988) и водоеме-охладителе Молдавской ГРЭС (Крепис и др., 2004). Таким образом, короткоцикловые популяции леща отмечены и в южных, и в северных частях ареала, как правило, в мелководных водоемах с пониженной кормностью.

Возрастной состав и темп роста самцов и самок леща. В связи с более ранним созреванием и повышенной по сравнению с самками смертностью старших возрастных групп самцов леща, их возрастной ряд короче, мода приходится на младшие возраста (рис. 6). В длинноцикловых популяциях леща (с максимальным возрастом до 22–26 лет – Нижнекамское водохранилище, Сямозеро и некоторые другие водоемы), естественно, различия в возрастных кривых распределения между самцами и самками леща наибольшие. В подавляющем числе исследованных популяций леща самки крупнее одновозрастных самцов, причем, чем выше обеспеченность пищей и темп роста особей леща, тем больше в таких популяциях различия в темпе роста самцов и самок (рис. 7, 8). Например, в можайской популяции, где темп роста леща средний, различия в массе тела одновозрастных самцов и самок незначительные. При этом до достижения половой зрелости самки несколько обгоняют в росте самцов, а затем из-за больших трат на генеративный обмен у самок в условиях общей низкой обеспеченности пищей самцы начинают обгонять их в росте (рис. 7а, 7б). В крупных водоемах с разнообразными биотопами, таких как Псковско-Чудское озеро, средняя Волга (рис. 7в) и другие, где высок темп роста леща, самки намного обгоняют в росте самцов (Шапошникова, 1948; Дгебуадзе, 1975). Наиболее четкие различия в темпе роста самок и самцов леща наблюдаются в южной части ареала (рис. 8).

Изменчивость роста леща в разных частях ареала. Сравнительный анализ материалов по лещу из бассейна Днестра и Москвы-реки подтверждает высказанное ранее положение о большей изменчивости размерно-весовых показателей особей из южных водоемов (Дгебуадзе, 2001). Коэффициенты вариации размеров и массы тела в поколениях леща (находящихся в одних и тех же фазах жизненного цикла) из южных популяций в 1.5–2.0 раза выше, чем из северных. В южных частях ареала отмечено несколько подходов леща на нерест в течение сезона размножения, в северных – период нереста более короткий, а нерест более дружный (Никольский, 1940; Чепурнова, 1991; Дгебуадзе, 2001; и др.).

Для леща южных водоемов характерна множественность стад, различающихся по популяционным параметрам (Чепурнова, 1991).

Таким образом, проведенный в настоящей статье сравнительный анализ межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости леща демонстрирует его высокую приспособляемость к трансформации водоемов, к температурным и кормовым условиям.

На протяжении обширного ареала леща существует вся гамма переходов от короткоцикловых

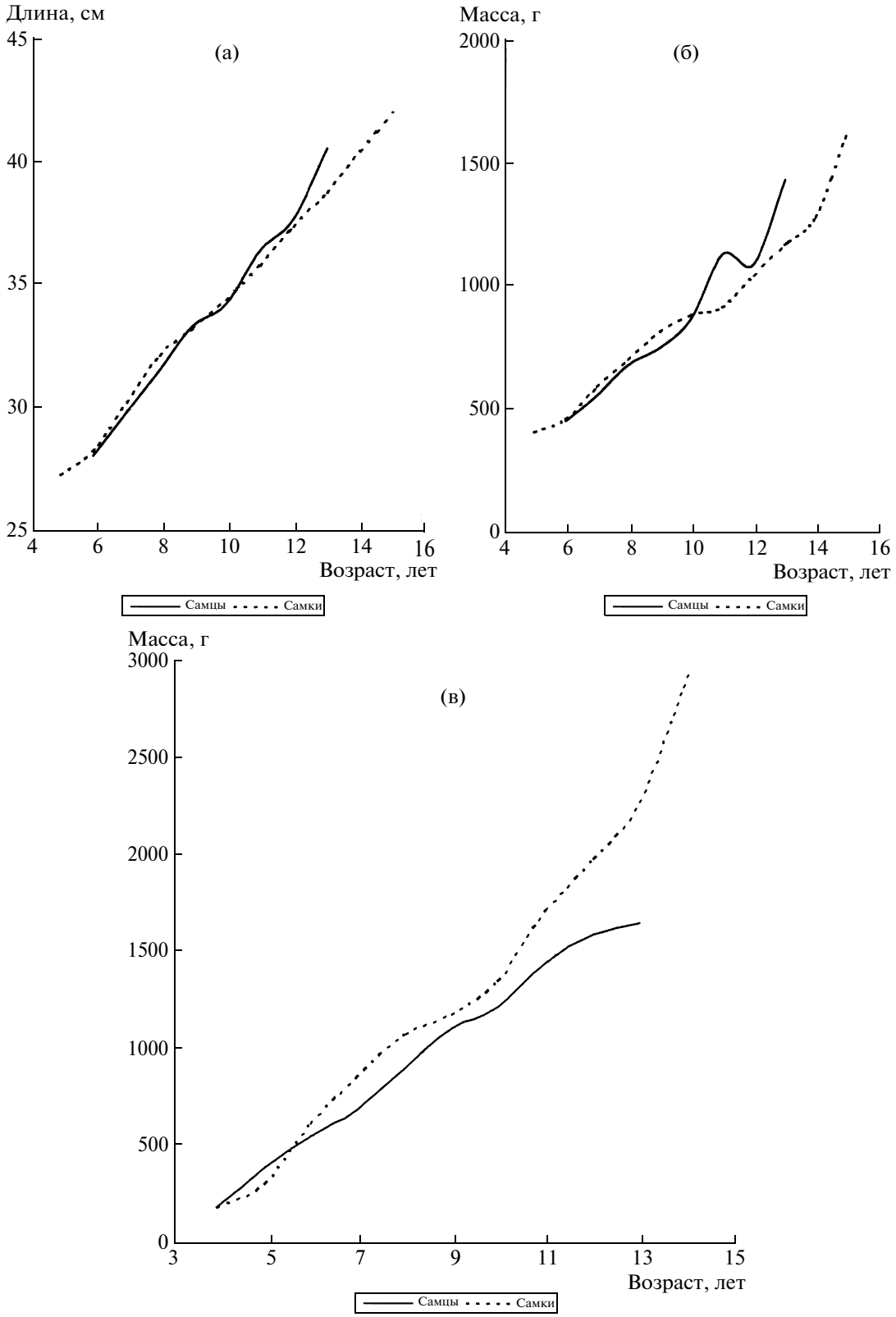

Рис. 7. Линейный (а) и весовой (б, в) рост самцов и самок леща *Abramis brama*: а, б – Можайское водохранилище (Соколова, неопубл. данные); в – средняя Волга (Шапошникова, 1948).

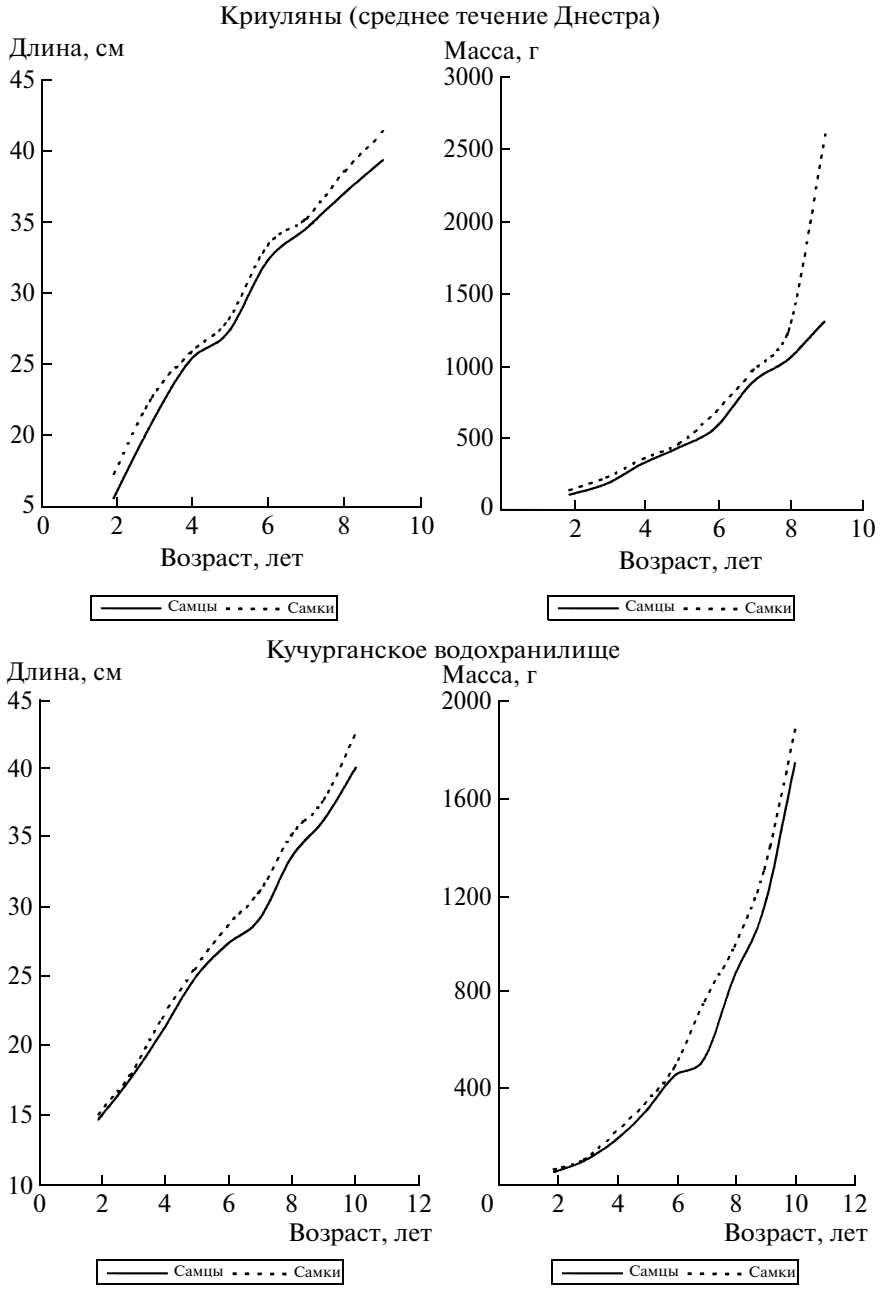

Рис. 8. Линейный и весовой рост самок и самцов леща *Abramis brama* из водоемов Молдовы (по данным Долгого, 1993).

(с максимальной продолжительностью жизни 7–9 лет), к среднецикловым (10–15 лет) и длиннецикловым (16–26 лет) популяциям. Кроме этого, в мелководных озерах, лиманах южных рек и в мелководных прибрежных участках южных морей Восточной Европы обитают короткоцикловые (максимальный возраст 5–7 лет) популяции тугорослого (карликового) леща; особи этих популяций впервые созревают при вдвое меньших размерах тела, чем особи популяций, обитающих в больших водоемах (12–15 против 24–30 см). Лещ является бореальным эврибионтным видом. Никольский (1971) считал, что в северной части ареала численность и колебания границы распространения леща связаны с климатическими изменениями. Так, по палеонтологическим данным, в бассейне Белого моря в уловах лещ около 5000 лет назад был одним из основных промысловых видов, сейчас он в этих районах малочисленен. В бассейне Печоры его численность увеличивалась во время потепления 1920–1930-х гг. (Никольский, 1971).

Интенсивный рост леща в бассейнах крупных рек, впадающих в южные моря Восточной Европы (Днестр, Днепр, Волга) определяется высокой температурой, длительным вегетационным сезоном, обилием кормовых организмов. В крупных

озерах, водохранилищах и морских заливах прибалтийского региона (Куршский залив Балтийского моря, Каунасское водохранилище, Псковско-Чудской водоем) темп роста леща также высокий (Дгебуадзе и др., 1976; Репечка, 1986), но, в отличие от южных рек и водохранилищ, продолжительность его жизни в этих водоемах большая.

Наряду с температурой, важнейшим фактором, определяющим темп роста леща, является обеспеченность пищей его разных возрастных групп, занимающих разные биотопы (Житенева, Баканов, 1981; Минина, Концевая, 1984; Антипова, 1986). В крупных водоемах со стабильными условиями (Рыбинское водохранилище) лещ демонстрирует на протяжении почти 50 лет мониторинговых наблюдений удивительную стабильность роста (Бражник и др., 2008). Однако в этом водоеме в последние 5–7 лет из-за увеличения средней температуры воды (Литвинов, Росщупко, 2000; Лазарева, 2009) и продолжительности вегетационного сезона примерно на 1.0–1.5 мес. (сентябрь–октябрь) снизился средний возраст достижения половой зрелости леща (на 1–2 года). Мы предполагаем, что в сентябре–октябре у рыбинского леща происходит не белковый рост, а жиронакопление и начинается процесс созревания гонад, что и приводит к сдвигу срока достижения половой зрелости. Эти и другие данные подтверждают гипотезу о том, что при резких изменениях термических и трофических условий скорости процессов роста и развития рыб могут меняться по-разному (Дгебуадзе, 2001), например, темп роста рыбинского леща в конце вегетационного сезона не меняется, а скорость развития, выражающаяся в более раннем достижении половой зрелости, – увеличивается.

В то же время, в Сямозере, где проводится мониторинг популяции леща, в условиях снижения трофического статуса водоема и его загрязнения темп роста леща значительно колебался по периодам; в последние годы, несмотря на потепление климата, возраст достижения половой зрелости самками и самцами увеличился на 1–2 года из-за снижения обеспеченности популяции леща пищей. Насколько важны локальные условия для динамики популяции леща, показывает пример Дубэсарского водохранилища, где в результате уменьшения кормовой базы и поступления холодных вод из верхнего, Днестровского, водохранилища темп роста леща несколько снизился, а возраст достижения половой зрелости самками увеличился в среднем на 1 год. Таким образом, детальный анализ многолетних материалов по росту и созреванию леща в водоемах, где проводится многолетний мониторинг (Кучурганское водохранилище и Сямозеро), показал, что его популяции негативно реагируют на эвтрофирование, термическое и химическое загрязнение водоемов.

В отдельных частях ареала леща амплитуда изменчивости популяционных параметров различна. Прослеживается общая закономерность – снижение изменчивости возраста достижения половой зрелости, темпов линейного и весового роста с юга на север.

ВЫВОДЫ

1. Проведенный сравнительный анализ межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости возрастного состава, темпа линейного и весового роста леща продемонстрировал высокую приспособляемость этого вида к температурным и кормовым условиям, а также к антропогенной трансформации водоемов.

2. На протяжении обширного ареала леща в реках, озерах и водохранилищах наблюдается вся гамма переходов от короткоцикловых к среднецикловым и длинноцикловым популяциям. Максимальная продолжительность жизни их особей соответственно достигает 9, 15 и 26 лет.

3. Во всех частях ареала, как правило, в мелководных водоемах с низкой кормовой базой обитают тугорослые (карликовые) популяции, достигающие половой зрелости при небольших размерах (12–15 см) с максимальным возрастом 5–7 лет.

4. Скорость роста леща в отдельных водоемах определяется сочетанием ряда факторов: средней температурой и продолжительностью вегетационного сезона, размерами водоемов и количеством пищевых ниш для разных размерно-весовых группировок, многократной сменой характера питания в онтогенезе, общей обеспеченностью пищей взрослых особей.

5. В отдельных частях ареала леща амплитуда изменчивости популяционных параметров различна. С севера на юг изменчивость возраста достижения половой зрелости, скорости линейного и весового роста увеличиваются.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 08-04-90101) и АН Молдовы (грант № 171.MRF).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова Л.Ф. 1986. Пищевые потребности и обеспеченность пищей леща Псковско-Чудского озера // Тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 249. С. 64–70.

Бартош Н.А. 2006. Состояние рыбных ресурсов в Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах в начале XXI столетия. Казань: Отечество. 135 с.

Беляева В.Н., Власенко А.Д., Иванов В.П. (ред.). 1989. Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 236 с.

Биопродукционные процессы в водохранилищах-охладителях ТЭС. 1988. А.М. Зеленин (отв. ред.). Кишинев: Штиинца, 261 с.

Бражник С.Ю., Стрельников А.С., Пшеничный К.В. 2008. Изменение показателей линейно-весового роста леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища в зависимости от условий существования популяции // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 3. С. 595–607.

Васильев Л.И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Биол. ст. Борок. Т. 1. С. 256–275.

Дгебуадзе Ю.Ю. 1975. Периодика роста леща в водоемах разных широт и закладка годовых колец на чешуе и других регистрирующих структурах. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 131 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.

Дгебуадзе Ю.Ю., Тряпицына Л.Н., Дорожкина Т.Я. 1976. Состояние популяции и особенности роста леща *Abramis brama* (L.) Псковско-Чудского водоема // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 6. С. 1076–1087.

Долгий В.И. 1993. Ихтиофауна бассейнов Днестра и Прута. Кишинев: Штиинца, 322 с.

Дятлов М.А. 2002. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КНЦ РАН, 251 с.

Жаков Л.А. 1978. Ихтиоценоз оз. Воже и его использование // Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Наука. С. 179–195.

Житенева Т.С., Баканов А.И. 1981. Оценка кормовой базы и питания старших возрастных групп леща Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль: Изд-во Ярославск. политех. ин-та. С. 36–52.

Журавлев В.Д. 2006. Рыбы бассейна Верхней Оби // Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Изд-во КМК. С. 210–240.

Захарова Л.К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Биол. ст. Борок. Вып. 2. С. 200–265.

Крепис О.И., Усатый А.М., Стругуля О.В. 2004. Состояние популяций ценных видов рыб Кучурганского водохранилища в нестабильной экологической ситуации // Интегральное управление природными ресурсами трансграничного бассейна Днестра. Кишинев: Биотика. С. 172–184.

Лазарева В.И. 2009. Экология зоопланктона разнотипных водоемов бассейна верхней Волги. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тольятти: Ин-т экол. Волжск. бас., 48 с.

Литвинов А.С., Росщупко В.Ф. 2000. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Мат-лы 2-й научно-практ. конф. Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль. С. 33–39.

Минина Н.Г., Концевая Н.Я. 1984. Питание леща (*Abramis brama* L.) Псковско-Чудского озера // Сб. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 209. С. 83–96.

Монастырский Г.И. 1949. О типах нерестовых популяций рыб // Зоол. журн. Т. 28. № 6. С. 535–545.

Никольский Г.В. 1940. Рыбы Аральского моря // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. зоол. Вып. 1(XVI). С. 1–184.

Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 471 с.

Первозванский В.Я. 1986. Рыбы водоемов района Костомукшского железнорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 216 с.

Репечка Р.Т. 1986. Сезонная и возрастная динамика морфофизиологических и биохимических показателей рыбца и леща (на примере бассейна р. Неман). Дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс: Ин-т зоол. и паразитологии АН ЛитССР, 171 с.

Себенцов Б.М., Биск Д.И., Мейснер Е.В. 1940. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые два года его существования // Тр. Воронежск. отд. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. Т. 3. Вып. 2. С. 9–95.

Современное состояние экосистем рек и водохранилищ бассейна Днестра. 1986. М.Ф. Ярошенко (отв. ред.). Кишинев: Штиинца, 176 с.

Соколова Е.Л. 1990. Сравнительный анализ плодовитости леща *Abramis brama* (L.) из разных частей ареала // Биол. науки. № 7. С. 40–45.

Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др. 2002. Экосистема Сямозера. Петрозаводск: КНЦ РАН, 119 с.

Чепурнова Л.В. 1991. Закономерности функций гонад, размножения и состояния популяций рыб бассейна Днестра в условиях гидростроительства. Кишинев: Штиинца, 161 с.

Шапошникова Т.Х. 1948. Лещ и перспективы его существования в водохранилищах на Волге // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 8. Вып. 3. С. 467–502.

Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 288 с.

Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 1988. Рыбы Подмосковья. М.: Наука, 142 с.

Экосистема Нижнего Днестра в условиях усиленного антропогенного воздействия. 1990. И.М. Ганя (отв. ред.). Кишинев: Штиинца, 260 с.

Ярошенко М.Ф. (ред.). 1979. Озеро Кагул. Кишинев: Штиинца, 101 с.

Usatîi M., Crepis O., Usatîi A., Cebanu A. 2008. Analiza potențialului adaptiv al populațiilor diferitor grupe ecologice de pești din sectorul mijlociu al fl.Nistru la condițiile presului antropic // Transboundary Dniester river basin management and the EU water framework directive. Kishinev: Eco-Tiras. P. 351–359.