

32 (35)

32/35

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ  
АСПЕКТЫ  
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ  
ВОДОХРАНИЛИЩ**

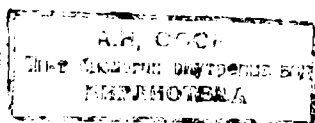


ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ  
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ  
ВОДОХРАНИЛИЩ

34485П



ЛЕНИНГРАД  
«НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
1978



В книге обобщены результаты многолетних эколого-физиологических исследований размножения, развития, питания, роста, распределения и поведения особей в популяциях основных видов рыб, населяющих равнинные водохранилища районов умеренного климата. Выявлены общие закономерности процесса воспроизводства численности и биомассы ценных видов рыб в водоемах разного типа и возраста. Определены комплексы факторов среды, отвечающие условиям оптимального биопроизводства. Даны обоснования практической реализации результатов исследований и намечены генеральные направления последующих разработок.

Сборник представляет интерес для широкого круга гидробиологов, работающих на внутренних водоемах, специалистов рыбного хозяйства, конструкторов и проектировщиков рыбохозяйственных комплексов на озерах, реках и водохранилищах.

Главный редактор Н. В. БУТОРИН

Ответственный редактор А. Г. ПОДДУБНЫЙ

## НАПРАВЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ВОДОХРАНИЛИЩ

Повышение эффективности комплексного использования водохозяйственных ресурсов страны, намеченное Партией и Правительством, предусматривает резкое увеличение запасов высокоценных видов рыб во внутренних водоемах. Эта работа будет осуществляться на фоне продолжающегося строительства крупных гидроузлов, мощных атомных и тепловых электростанций, роста грузооборота речного флота, сооружения вблизи озер, рек и водохранилищ новых промышленных и сельскохозяйственных объектов.

Резкое увеличение общей биопродуктивности и рыбопродуктивности внутренних водоемов — задача многоплановая, для ее решения требуется обязательное выполнение комплекса социально-экономических, научно-исследовательских и хозяйственных мероприятий.

В социально-экономическом плане прежде всего должен быть утвержден статут водоема как биологической системы с требованиями особой его охраны и разумной эксплуатации. Остальные аспекты водопользования должны рассматриваться как дополнительные, а не как основные энергоресурсы водоема и допустимые только в том случае, если не нарушаются устойчивость и надежность работы главного производителя полезных продуктов — экосистемы.

Накопленный гидробиологическими и рыбохозяйственными исследованиями опыт, обобщенный в целом ряде работ [1, 4, 5, 7, 9, 12], показывает, что при таком подходе и обязательном выполнении комплекса научно обоснованных хозяйственных мероприятий даже в условиях растущего антропогенного воздействия на водоемы их общие биопродуктивность и рыбопродуктивность могут быть увеличены значительно и позволят получить народохозяйственный эффект, соизмеримый с эффектом морского рыболовства, технических и сельскохозяйственных отраслей внутреннего водопользования.

Среди внутренних водоемов основное место по объему биопродукции должно принадлежать озерам и водохранилищам [1, 4].

Будущее рыбного хозяйства на внутренних водоемах — высокоразвитое индустриальное производство ихтиомассы нужного качества за счет имеющихся и формируемых трофических энергоресурсов природных и искусственных экосистем. Поэтому четко определяемой генеральной задачей гидробиологических исследований является скорейшее завершение разработки теоретических основ управления биопродукционными процессами в популяциях растений и животных, образующих взаимодействующее живое сообщество водоема.

Водоохранилища при постановке указанной задачи принципиально ничем не отличаются от озер и рек, но могут обладать, как полигон для исследований, рядом преимуществ, поскольку их экосистемы проходят процесс антро-

погенной разбалансировки, при котором четче выявляются адаптивные возможности популяций, а режим самого водоема частично управляем человеком.

Управление биопродукционным процессом в популяции и сообществе осуществимо при регламентации численности и темпа роста их особей в соответствии с условиями абиотической и биотической среды.

Унифицированной программой для исследований по первому и второму кругу вопросов служит приводимый ниже перечень обобщающих характеристик воздействия на выживание и рост популяции и их сообщества абиотических и биотических факторов среды.

## ФАКТОРЫ ПОПОЛНЕНИЯ И УБЫЛИ ЧИСЛЕННОСТИ

1. Природные и антропогенные изменения физических и химических параметров водной среды. Совместные исследования гидрологов, гидрохимиков, экологов, физиологов и биохимиков в области размножения, развития, питания и роста гидробионтов. Их основная задача — выявить на каждом биотопе водоема связь между динамикой абиотических параметров среды, численностью и интенсивностью жизнедеятельности особей вида. Конечная цель таких исследований — выдача обобщенных пространственно-временных характеристик указанных связей для всех типичных биотопов.

2. Выедание хищниками. Совместные исследования экологов-пищевиков, этологов, биохимиков, направленные на выяснение степени воздействия того или иного фактора на численность, структуру, качество, ритмы жизнедеятельности и биопродуцирования популяций-жертв. Конечная их цель — определение количественных показателей суммарного воздействия выедания для всех типичных состояний среды и популяций жертвы при вариациях видового состава и численности хищников.

3. Голодание. Совместные исследования экологов, специализирующихся в области развития, питания и роста, иммунологов, биохимиков и этологов, изучающих агрегатные состояния популяций-жертв. Их основная задача — выяснение причин прямой (гибель от истощения) и опосредованной (через снижение устойчивости к воздействию среды) смертности от голодания. Конечная цель таких исследований — определение количественных показателей обеспеченности пищей популяций потребителей.

4. Болезни и паразиты. Совместные исследования паразитологов, патологов, иммунологов, биохимиков и экологов. Их задача — выяснение обстоятельности прямой гибели особей и через снижение общей резистентности от болезней и паразитов. Конечная цель таких исследований — определение влияния данных факторов на биопродукционные способности популяций, а также разработка тестовых характеристик групповой устойчивости особей вида к внешнему воздействию в норме и патологии.

5. Вылов и другие виды антропогенной элиминации. Совместные исследования экологов и генетиков. Их задача — последствия изъятия из видовых популяций типичных экосистем разного числа особей вида, отличающихся набором признаков устойчивости к воздействию среды, потенциальными возможностями размножения, развития, питания и роста. Конечная цель таких исследований — определение обобщенных количественных показателей максимально допустимого изъятия особей заданного качества из экосистем разного типа.

6. Патология строения организма. Совместные исследования систематиков-морфологов, генетиков, эмбриологов, иммунологов, патологов, биохимиков и этологов. Их задача и конечная цель — ранняя диагностика летальных отклонений.

7. Патология поведения. Совместные исследования этологов, зоопсихологов и патологов по условиям проявления групповых летальных аномалий поведения на разных этапах жизненного цикла особей видовых

популяций. Их конечная цель — получение тестовых характеристик указанных состояний.

8. **С т а р о с т ь.** Совместные исследования экологов по развитию, питанию и росту, физиологов и биохимиков — в области обмена веществ и ферментативно-гормональной деятельности организма, этологов — по выяснению условий преждевременного старения и гибели особей. Конечная цель таких исследований — определение количественных характеристик процесса старения особей в разных поликультурах типичных водоемов.

## ФАКТОРЫ РАЗВИТИЯ И РОСТА

1. **О п т и м а л ь н ы е а б и о т и ч е с к и е у с л о в и я** интенсивной трансформации энергии пищи в теле гидробионтов. Совместные исследования экологов и физиологов по пищеварению, биохимиков — по выяснению количественных зависимостей между интенсивностью обмена, потреблением и усвоением пищи и изменениями комплекса физических и химических показателей среды нагульного биотопа. Конечная цель таких исследований — количественная оценка поэлементного и совокупного действия абиотической среды при разных состояниях популяций кормовых организмов.

2. **К о л и ч е с т в о и к а ч е с т в о д о с т у п н о й п и щ и.** Совместные исследования микробиологов, альгологов, планктологов, бентологов, экологов и физиологов по питанию, биохимиков и этологов по выяснению трофических связей продуцентов и консументов в сообществах разного типа. Конечная цель таких исследований — установление величин оптимальных пищевых рационов гидробионтов и допустимых показателей выедания корма (при вариациях соотношений на биотопах качества и численности гидробионтов).

3. **Н а с л е д с т в е н н ы е п а р а м е т р ы р а з в и т и я и р о с т а.** Совместные исследования генетиков, экологов и биохимиков. Их задача и конечная цель — выяснение потенциальных для видовых популяций возможностей соматического роста и диапазона условий их реализации.

Проведение комплексных исследований по основным пунктам указанной программы позволяет решить две важные задачи: 1) определить степень и масштабы воздействия факторов смертности и роста на всех этапах жизненного цикла особей видовых популяций применительно к основным категориям и типам водоемов; 2) отработать методику стандартных унифицированных наблюдений за жизнедеятельностью этих популяций по набору признаков-индикаторов их состояния.

Одновременно это единственный путь выявления основных вариантов суммарного качественного и количественного воздействия факторов выживания и роста на многовидовые сообщества и подбора для конкретных условий оптимальных по биопродукционному эффекту поликультур видов [8].

Стандартные унифицированные наблюдения за состоянием популяций водных растений и животных необходимо рассматривать как одну из постоянно действующих служб биологических наблюдений за состоянием ресурсов биосферы. Естественно, что охватить в рамках данной службы все многообразие перечисленных выше факторов и явлений можно только существенно усовершенствовав методы сбора и обработки данных и перейдя на аналитические операции с интегральными признаками-индикаторами.

В ихтиологии в связи с поставленными задачами первоочередной доработки требуют методы отбора проб, определения фактической численности и возраста рыб.

Опыт показывает, что обязательным отправным элементом в процессе отбора проб должно быть побиотопное (а не поквadratное) распределение станций, выбранных на основе составленной для водоема картосхемы экологического районирования [10]. Это позволяет значительно сократить

число отбираемых проб при сохранении высокой репрезентативности данных. Одновременно за счет повышения их информативности открывается не только возможность составления вероятностно-факториальных прогнозов распределения рыб на одном и группе биотопов, но и выявляются «чистые» одновидовые скопления рыб, пригодные для селективного облова.

По мере накопления данных о плотности и устойчивости побиотопных скоплений рыб удается относительно более точно определить фактическую численность их популяций [6] и оперативно наводить на скопления рыб промысловые орудия лова.

Проблема объективного определения возраста рыб стоит перед исследователями с момента становления ихтиологии как науки. Исследования последних лет позволили четко установить, что в популяции каждого вида рыб сосуществуют три категории особей, отличающиеся по характеру роста: 1) растущие относительно равномерно с последовательным замедлением к старости (относительно стационарный процесс); 2) растущие относительно равномерно только до наступления половой зрелости (частично стационарный процесс); 3) обладающие неравномерным ростом на всем протяжении жизни (нестационарный процесс).

Соотношения в популяции особей указанных категорий непостоянны и закономерности их изменений еще неясны. Возраст с достаточной точностью определяется по чешуе или костям визуальным методом только у рыб первой и частично второй категорий. Однако их численность во многих популяциях, как показывают предварительные проработки, составляет не более трети или половины общего количества особей. Отсюда ясно, какие грубейшие ошибки могут быть допущены в оценке величин урожайности поколений, в определениях промыслового запаса и при решении многих других задач, опирающихся на данные о возрастной структуре стада. Метода определения возраста у рыб третьей категории пока нет, вместе с тем имеются серьезные предпосылки для его разработки [3].

Совершенствование методов учета фактической численности и объективного определения возрастной структуры стад — необходимый этап для перехода к анализу количественных характеристик внутри- и межпопуляционных взаимоотношений рыб, без чего нельзя с нужной глубиной познать закономерности взаимодействия особей и популяций в сообществах и подойти к управлению процессом продуцирования ими полезной биомассы.

Следующий наиболее важный круг методических вопросов связан с совершенствованием способов экологического анализа собираемой информации. Многообразие учитываемых параметров вызывает острую необходимость перехода в аналитических построениях к оперированию блоками концентрированной информации, определенным образом систематизированной и сгруппированной применительно к этапам жизнедеятельности отдельных популяций и сообщества в целом [8]. Широкие возможности для этого открывают последние достижения биокibernетики [13].

Накопленная в ихтиологии информация позволяет в ближайшее время уточнить целый ряд обобщающих признаков-индикаторов состояния популяций рыб, характеризующих потенциальные возможности их размножения и роста, пищевые потребности, степень устойчивости к воздействию среды и другие элементы жизнедеятельности. Уже выполнены важные разработки в этом направлении, основанные на изучении диапазона изменчивости некоторых характерных признаков и условий проявления внутривидовой разнокачественности рыб [11]. Очень результативными в этом отношении оказываются также новые данные полевых и лабораторных экологических экспериментов, позволяющие по спектру индивидуальных и групповых реакций рыб на вносимый раздражитель судить об адаптационных возможностях их популяций.

Переход в экологическом анализе на операции с обобщенными признаками-индикаторами открывает в свою очередь пути к автоматизации целого

ряда трудоемких процессов сбора и обработки исходной информации, на которые в настоящее время тратятся силы и время исследователей [2].

Эффективность и результативность всех намечаемых рыбохозяйственных мероприятий сейчас как никогда зависит от объема и качества ихтиологических исследований прежде всего в рамках круга упомянутых выше и смежных с ними вопросов. И только посредством этих исследований можно получить необходимые научные обоснования к разработке эффективных средств управления процессом воспроизводства полезной биомассы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Веригин Б. В.* Общая схема развития принципов рыбохозяйственной интенсификации и планирование исследований. — *Вопр. ихтиол.*, 1973, т. 13, вып. 3 (80), с. 395—408.
2. *Глушков В. М.* Введение в АСУ. Киев, 1972, с. 188—211.
3. *Гончаров А. И., Сметанин М. М.* Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе. — *Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР*, 1974, № 22, с. 63—67.
4. *Кудерский Л. А.* Основные принципы ведения рационального рыбного хозяйства на водохранилищах. — *Изв. ГосНИОРХ*, 1972, т. 77, с. 78—107.
5. *Лапицкий И. И.* Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище. — *Тр. Волгоградск. отд. ГосНИОРХ*, 1970, т. 4, с. 123—170.
6. *Методика изучения биоценозов внутренних водоемов.* М., «Наука», 1975, с. 217—233.
7. *Никольский Г. В., Поддубный А. Г., Фортунатов М. А.* Рыбное хозяйство как необходимый элемент комплексного использования водохранилищ. — В кн.: *Биологические производственные процессы в бассейне Волги.* Л., «Наука», 1976, с. 127—134.
8. *Одум Ю.* Основы экологии. М., 1975, с. 52—111; 531—532.
9. *Пирожников П. Л.* Биопродукционные исследования на водохранилищах (некоторые итоги и задачи). — *Вопр. ихтиол.*, 1976, т. 16, вып. 3 (98), с. 395—406.
10. *Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., «Наука», 1971, с. 40—65.
11. *Поляков Г. Д.* Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М., 1975, с. 3—141.
12. *Тюрин П. В.* Рыбохозяйственная классификация водохранилищ и методика определения их рыбопродуктивности. — *Изв. ГосНИОРХ*, 1961, т. 50, с. 429—445.
13. *Эшби У. Р.* Введение в кибернетику. М., 1959, с. 171—215.



## ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КАСКАДА

Водоохранилища имеют свою специфику по сравнению с естественными водоемами той же географической зоны. В них заново формируются водные массы [5], гидрологический и гидрохимический режимы, геоморфология берегов и ложа, сообщества растений и животных [3, 49—54]. На прилегающей к водоохранилищу суше изменяются уровень грунтовых вод, а также погодные условия, что создает предпосылки к преобразованию растительного покрова. На водосборе образованного водоема развиваются новые отрасли производства. Изменения в окружающей среде, вызванные созданием водоохранилищ, в свою очередь, оказывают влияние на ход формирования водоема и его население.

Основное отличие водоохранилищ от естественных водоемов — изменение водного режима, вызванного задержкой паводков и уменьшением проточности. Дальнейшее формирование гидробиологических условий связано с проектным назначением водоохранилища, которое определяет ход наполнения и сработки уровня воды, а также с морфометрией водоема и его положением в каскаде.

По характеру режима сработки уровня воды, а следовательно, и по степени воздействия на рыбные запасы равнинные водоохранилища европейской части СССР и Сибири, по П. В. Тюрину [44], подразделяются на три группы.

1. Водоохранилища с максимальным уровнем весной и значительной летне-осенне-зимней сработкой (Рыбинское и строящееся Чебоксарское). На первый взгляд эти водоемы наиболее близки к естественным озерам.

2. Водоохранилища со стабильным высоким уровнем в течение открытого периода и значительной зимней сработкой (Иваньковское, Угличское, Горьковское, Куйбышевское, Камское, Воткинское).

3. Водоохранилища со стабильным уровнем в течение года (Саратовское, Волгоградское).

Однако режим уровня, предусмотренный проектом, в большинстве водоохранилищ при дальнейшей их эксплуатации полностью не выдерживается, так как меняется схема распределения воды между различными отраслями народного хозяйства. В Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водоохранилищах, например, ежегодно производятся весенние пуски для обводнения дельты Волги, что коренным образом нарушает условия жизни рыб в этих водоемах [29, 47, 55].

Уровеньный режим влияет на воспроизводство рыбных запасов в нескольких направлениях. Он определяет состояние прибрежных мелководий, используемых рыбами для размножения и нагула, а также условия на местах зимовки молоди и взрослых особей. Почти во всех равнинных водоохранилищах уровень неблагоприятен для воспроизводства рыбных запасов. Особенно сильно его воздействие при каскадном расположении водоохранилищ [17].

Второй из наиболее важных факторов, неблагоприятных для воспроизводства рыб в водохранилищах, — относительно невысокая плотность в них кормовых беспозвоночных животных [28].

Всестороннее изучение комплекса условий, определяющих эффективность воспроизводства популяций рыб в водохранилищах, еще не завершено. Поэтому в данном сообщении мы вынуждены ограничиться рассмотрением круга вопросов, связанных в основном с начальными звеньями этого процесса, которые на водохранилищах Волжско-Камского каскада исследованы нами наиболее полно.

## ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ РЫБ

Ихтиофауна волжских водохранилищ формировалась в основном за счет рыб четырех фаунистических комплексов: бореально-равнинного, понтокаспийского пресноводного, третично-равнинного пресноводного и арктического пресноводного. Основное значение в водоемах всего каскада, как и в верховьях Дона [45], имели первые два комплекса. В начале становления водохранилищ наибольшей численности достигают виды, принадлежащие к бореально-равнинному фаунистическому комплексу — щука, окунь, плотва, язь, карась, ерш и др. (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Состав промысловых уловов рыб разных фаунистических комплексов  
(% к общему улову)

Комплекс	Водохранилище	Период существования водохранилища		
		начальный	средний	постоящий
Бореально-равнинный	Иваньковское . . . . .	84.5	69.9	65.6
	Угличское . . . . .	85.0	70.5	67.6
	Рыбинское . . . . .	70.0	25.4	29.2
	Горьковское . . . . .	51.0	—	43.0
	Куйбышевское . . . . .	—	—	28.0
	Волгоградское . . . . .	40.0	38.0	25.0
Понтокаспийский пресноводный	Иваньковское . . . . .	10.4	26.6	33.5
	Угличское . . . . .	—	25.8	30.0
	Рыбинское . . . . .	20.8	56.8	58.1
	Горьковское . . . . .	23.0	—	53.0
	Куйбышевское . . . . .	—	—	68.0
	Волгоградское . . . . .	25.0	41.0	58.0

Пр и м е ч а н и е. По некоторым водоемам данные отсутствуют по причине неточности промысловой статистики.

Виды этой группы более скороспелы, что позволяет им наиболее полно использовать благоприятные по условиям размножения и нагула первые годы заполнения водохранилища, быстро наращивать численность и ихтиомассу и тем самым первыми вступать в промысел. При этом наибольшего развития они достигают в самых верхних волжских водохранилищах. По мере приближения к устью реки их промысловое значение постепенно снижается. Уменьшаются их уловы и в процессе формирования водохранилища. Постепенно эта группа уступает место видам понтокаспийского комплекса — лещ, синец, судак, густера, укляя и др. Большинство этих видов созревает позднее, наращивание численности идет медленнее, а следовательно, и в уловах они максимальны спустя значительный промежуток времени после создания водохранилища. Значение их в уловах возрастает от верхних водохранилищ к нижним, южным. Кроме того, в крупных водохранилищах (Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Волгоградское) рыбы этого комплекса играют большую роль в уловах (53—68%), чем в меньших по размеру (Иваньковское, Угличское) (30—33%).

В дополнение к этим основным видам в северных водохранилищах встречаются представители арктического пресноводного комплекса — налим и снеток. В озерной части Шекснинского водохранилища в некоторые годы их доля в уловах значительно возрастает главным образом за счет снетка, иногда до 33% (1953, 1954, 1960 гг.) [24, 25], при этом снижается удельный вес рыб понтокаспийского фаунистического комплекса (с 70 до 40%).

В южных водохранилищах заметную роль играют рыбы третично-равнинного пресноводного фаунистического комплекса (стерлядь, сазан, сом) [29, 57]. Уловы этих видов составляют до 10% от общих по водохранилищу. Сюда же активно проникают некоторые виды понтокаспийского морского фаунистического комплекса — чархальская тюлька, игла-рыба [47]. С созданием водохранилищ они продолжают продвигаться на север, тогда как северные (снеток, ряпушка) спускаются вниз по каскаду им навстречу. В отдельных водохранилищах те и другие по достижении значительной численности начинают использоваться промыслом.

В южные водохранилища начинается вселение растительноядных рыб манджурского комплекса. Роль их в экосистеме водохранилищ пока неясна.

Знание принадлежности видов, слагающих ихтиофауну, к тем или другим фаунистическим комплексам, их требовательности к определенным факторам среды помогает более четко оценить природу изменений в видовом составе, динамике численности и биомассы ихтиофауны при формировании водоема [32, 33]. Одновременно учитываются различия в ходе этих процессов и изменения величин рыбной продукции в разных по условиям водохранилищах. Все это позволяет правильнее подойти к прогнозированию путей становления ихтиофауны во вновь создаваемых водохранилищах и объективнее оценить их продукционные возможности.

#### ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РЫБ ПО ТИПУ РАЗМНОЖЕНИЯ

При рассмотрении состава ихтиофауны необходимо учитывать различия в требованиях отдельных видов к экологическим условиям на каждом этапе своего развития. Наиболее уязвимый момент в процессе воспроизводства рыб — размножение и первые стадии развития молоди.

Рассматривая принадлежность видов рыб к экологическим группам в соответствии с теорией С. Г. Крыжановского [21, 22], следует сказать, что при относительно однообразном качественном составе ихтиофауны водохранилищ имеют место существенные различия в их количественных соотношениях. Последние во всех случаях служат отражением несходности условий обитания рыб в этих водохранилищах, связанных с особенностями их формирования, возрастом и рядом других специфических черт каждого водоема.

Во всех водохранилищах Волжского каскада в промысловых уловах преобладают фитофильные виды (табл. 2). Наряду с ценными промысловыми рыбами (лещ, синец, щука) в данную группу входят плотва, густера, карась, укляя. Большинство видов этой экологической группы мечет икру в прибрежной зоне до глубин распространения водной растительности или залитого летовавшего побережья, покрытого амфибиальной или наземной растительностью.

Некоторые виды (язь, ерш), примыкая к группе фитофилов, по своей связи с растительностью в период размножения не могут быть полностью отнесены к ним, так как имеют существенные особенности в характере икрометания.

Язь один из первых в группе фитофилов вслед за щукой начинает нерест. Он выходит на прибрежные мелководья, поднимается в мелкие речки и ручьи и в годы с ранними паводками и подъемом уровня воды нерестится на залитой пойме как типичный фитофил. В то же время ранний ход на нерест и откладка икры при отсутствии растительности на каменистые грунты сближают его с литофилами.

У ерша икра не образует плотных кладок, а рассеивается и прикрепляется к редкой низкой растительности или к размытым корням над плотным песча-

ным грунтом. У личинок нет никаких приспособлений к выживанию в условиях дефицита кислорода у дна [23] в отличие от типичных фитофилов.

Представители других экологических групп не так многочисленны и занимают в ихтиофауне водохранилищ различные по значению места.

Литофильная группа представлена несколькими видами с разными сроками икротетания (снеток, ряпушка и другие сиговые).

Снеток (вид с весенним нерестом) только в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах образует популяции высокой численности. В озерной части Шекснинского водохранилища (Белое озеро) в некоторые годы, согласно данным промысловой статистики, он составляет значительную часть уловов — например, в 1971 г. до 57%. В Рыбинском водохранилище этот вид также в отдельные периоды достигает высокой численности и, хотя промыслом используется слабо, для экосистемы водоема представляет исключительный интерес как потребитель зоопланктона, кормовой объект и хищник.

Снеток мечет икру как в озерной части водохранилища, так и в притоках, где во время половодья наблюдается довольно сильное течение. Откладывает икру на гравий, песок, отдельные камни, а иногда и на растения [13].

В ихтиофауне остальных водохранилищ каскада этот вид не имеет большого значения.

Стадо ряпушки поддерживает достаточно большую численность в Белом озере и в Рыбинском водохранилище, но специального промысла ее пока нет. Нерестится на песчаных грунтах в период ледостава, часть нерестилищ на более мелких местах за зиму обсыхает.

Из псаммофилов с осенне-зимним икротетанием в ихтиофауне верхне-волжских водохранилищ представляет хозяйственный интерес налим. Только в Рыбинском водохранилище этот вид достиг высокой численности. По данным промысловой статистики, наибольший улов был получен в 1961 г. (5100 ц), составивший 17.1% от общего вылова этого года. В последующий период его уловы постепенно

Значение рыб разных экологических групп по нересту в промысловых уловах волжских водохранилищ, %

Экологическая группа	Шекснинское		Иваньковское 1960—1973 гг.	Угличское 1960—1973 гг.	Рыбинское 1960—1973 гг.	Горьковское 1960—1973 гг.	Куйбышевское 1967—1973 гг.	Волгоградское 1960—1973 гг.
	Белое озеро 1965—1973 гг.	речная часть 1964—1973 гг.						
Промежуточная . . . . .	5.4	3.4	7.0	6.7	1.6	0.7	2.0	0.6
Литофильная . . . . .	33.2	—	0.1	—	1.7	2.0	0.7	0.5
Строящие гнезда . . . . .	28.0	0.8	0.4	0.4	11.4	3.3	5.8	8.7
Безразличные к субстрату . . . . .	1.9	3.1	17.5	21.1	1.3	3.4	3.6	1.2
Псаммофильная . . . . .	0.4	7.3	—	—	9.2	3.4	0.2	0.1
Целагофильная . . . . .	5.1	0.1	—	—	0.4	5.6	2.7	0.7
Прочие и неучтенные . . . . .	1.5	—	—	1.8	2.8	6.4	0.5	25.8 *

\* Из-за плохого учета 25.8% пойманной рыбы по весу не распределено по видам. Вероятно, 20% из них составляют фитофильные рыбы.

падают. Несмотря на это, в европейской части СССР нет больше водоемов, в которых популяция налима давала бы такую высокую плотность.

Исключительную ценность и хозяйственный интерес представляет особая экологическая группа, объединяющая два вида судаков — обыкновенного и волжского (берш). У этих видов рыб, как и у сома, в южных водоемах производители строят гнезда, а икру охраняют самцы [20, 42]. В верхневолжских водохранилищах их нерестилища не изучены.

Судак широко распространен во всех волжских водохранилищах, но наибольшей численности достиг в Рыбинском. В 1955 г. его уловы составили 8.5 тыс. ц — 20% общей годовой добычи рыбы. После 1955 г. они стали снижаться и в 1973 г. составили немногим более 2 тыс. ц. Большой удельный вес в уловах судак имеет также в Белом озере — в отдельные годы до 35%.

Берш также обитает во всех волжских водохранилищах, кроме Угличского и Ивановского, но везде сравнительно малочислен. Сом, встречаясь по всей Волге, большой численности достигает только в южных водоемах.

Особую экологическую группу, индифферентную к субстрату, представляет окунь. Для его размножения достаточно любых твердых предметов, на которые можно развесить ленту икры. Практически нерестилищами окуня обеспечен в любом водоеме. В промысловых уловах этот вид рыбы составляет значимую величину только там, где развит неводной лов, так как другими орудиями он ловится плохо. В большом количестве вылавливается окунь рыбаками-любителями [8].

Из пелагофилов в волжских водохранилищах имеются чехонь и тюлька. Нерестилища чехони в речных плесах с ясно выраженной проточностью и хорошим кислородным режимом расположены над песчаными или песчано-галечными грунтами. В озерных плесах она размножается на участках с постоянными сгонно-нагонными перемещениями воды [34].

Наибольшей численности чехонь достигает в Белом озере — в среднем до 5% в уловах. В Рыбинском водохранилище уловы ее достигли максимальной величины в 1956 г. — более 2.5 тыс. ц. Затем началось снижение численности, и в настоящее время вылов чехони не превышает 1% от общего.

В южных водохранилищах чехонь встречается повсеместно, но большой промысловой ценности не представляет. Основу численности пелагофилов здесь составляет тюлька [48]. Экология ее нереста пока не изучена.

## ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ РЫБ НЕРЕСТИЛИЩАМИ

Обеспеченность нерестилищами — одно из основных условий успешного размножения рыб. Типичными нерестилищами для фитофильных рыб в водохранилищах служат мелководья с залитой прошлогодней растительностью, состоящей главным образом из осок и злаков. Субстратом икре могут также быть края сплавины с плавающими корневищами и стеблями различных прибрежно-водных растений (тростник, рогоз, манник, хвощ и т. п.) и плавучих торфяных островов. При недостатке подобных нерестилищ рыбами используются размытые корни деревьев, остатки пней и кустарников, сохранившиеся на больших глубинах.

Обычно весь нерестовый ареал не используется рыбами для икрометания. Икра откладывается по краям затопленных зарослей, на отдельно стоящие кочки, при этом часть растительности остается неиспользованной [14]. В маловодные годы все более или менее пригодные субстраты в зоне затопления служат для икрометания.

В водохранилищах разного типа площади и характер нерестилищ различны, они зависят от условий произрастания соответствующей растительности. Наиболее богаты прибрежно-водной растительностью Ивановское и Угличское водохранилища (с постоянным уровнем в течение лета), находящиеся на третьем этапе формирования. Нерестилищ здесь всегда в избытке.

Однако этим водоемам грозит прогрессирующий процесс заболачивания, который приведет к ухудшению условий нагула молоди. Такая же ситуация со временем возникнет и на мелководьях пока еще молодого Шекснинского водохранилища.

В Рыбинском водохранилище зарастающие участки находятся в зоне временного затопления, начинающей обнажаться уже в конце лета. Заросли высшей водной растительности располагаются в основном до 1,5 м, и лишь немногие виды достигают глубины 2—2,5 м. Прибрежная зона Рыбинского водохранилища с глубинами до 2 м занимает около 20%, из них заросли составляют около 6%, или около 1,3% всей акватории водохранилища.

Вследствие сильного волнового воздействия в этом крупном водоеме береговая линия подверглась выравниванию, и площадь пригодных для развития растительности участков за последнее десятилетие значительно сократилась.

В связи с особенностями режима уровня в Рыбинском водохранилище в отдельные годы имеет место избыток нерестилищ, в другие же — в самом водоеме они почти совсем отсутствуют [11] и пополнение молодью идет за счет нереста рыб в притоках.

Горьковское и Куйбышевское водохранилища отличаются еще меньшим развитием высшей водной растительности, чем Рыбинское, хотя общая площадь их мелководий с глубиной до 2 м относительно не так мала (10—23% всей акватории). Заросли составляют менее 1% общей площади этих водоемов (без Костромского расширения), что объясняется сравнительной ровностью их береговой линии [54].

В Куйбышевском водохранилище в результате больших колебаний уровня и расположения в лесостепной зоне характер растительности меняется. Как и в Горьковском водохранилище, здесь преобладают формации прибрежно-водных растений, особенно рогозов, но обширные площади заняты луговыми растениями [54], наиболее ценными для нереста рыб.

В Саратовском и Волгоградском водохранилищах, существующих сравнительно недавно, растительные формации еще полностью не сформировались. Они состоят преимущественно из рогозов и тростника, малоприспособленных для нереста. Зарастание этих водохранилищ в настоящее время по сравнению с остальными идет слабее. В Волгоградском водохранилище лучшие нерестилища с луговой растительностью расположены на заливаемых пойменных островах верхнего участка [31]. В Саратовском водохранилище нерестилищ мало, и расположены они в основном в устьевой пойменной части крупных притоков.

Подсчеты показали, что для нормального воспроизводства стада промысловых рыб площади эффективных нерестилищ должны составлять около 5—10% от всей акватории водохранилища [18].

## ХОД НЕРЕСТА

Коренные изменения в режиме водоемов при создании на них водохранилищ приводят к нарушению исторически сложившихся связей и адаптаций. Так, у большинства видов, ранее обладавших порционным икротечением, в водохранилищах эта способность частично или полностью утрачивается, и обычно имеет место однократный нерест (лещ, густера) [7, 12, 36, 37]. В некоторых водохранилищах изменяется время полового созревания производителей (в Рыбинском водохранилище лещ и синец созревают позднее, чем в реке) и увеличивается продолжительность жизни.

Самая многочисленная в водохранилищах экологическая группа рыб — фитофилы, больше всего подвержена неблагоприятным воздействиям неустойчивого режима этих водоемов и, в первую очередь, режима уровня.

Существование популяций этих рыб в условиях постоянного недостатка типичных нерестилищ вызывает необходимость у некоторых видов (лещ, судак, берш, густера) использования несвойственных в обычной обстановке субстратов и мест нереста. Во многих водохранилищах часть популяций

указанных видов нерестится на значительных глубинах, откладывая икру на затопленные кустарники и остатки деревьев [6, 26, 30, 41]. Однако такие нерестилища не могут длительный период обеспечивать воспроизводство, так как по мере формирования водохранилища древесные остатки разрушаются, выносятся на берег или засыпаются вторичными грунтами. Примером может служить Рыбинское водохранилище, где на втором этапе формирования в годы низкого уровня в качестве нерестилищ использовались громадные массивы затопленных лесов [10, 16, 18]. В настоящий момент на глубинах эти субстраты покрыты слизью или заилены и на них велика гибель отложенной икры.

Большое влияние на ход размножения рыб оказывает температура воды.

В каскаде водохранилищ по сравнению с условиями реки или озера сильно искажен термический режим, что влияет на созревание производителей, сроки их подхода к нерестилищам и нереста.

Таяние льда в самом водохранилище надолго охлаждает его центральную часть, где зимует основная часть производителей рыб, задерживает их миграции к мелководьям. На большинстве гидросооружений в нижний бьеф подаются придонные, наиболее холодные воды из вышележащего водохранилища. Это приводит к значительному охлаждению или задержке прогрева воды на нерестилищах нижележащего водоема. Степень воздействия этого фактора особенно велика в нижних водохранилищах — Саратовском и Волгоградском [30, 56], что обусловлено большим размером стока в них через плотины. В верхневолжских водохранилищах, где годовой сток в десятки раз меньше, этот фактор большого значения не имеет [19].

Одно из наиболее важных условий успешного нереста рыб во всех водохранилищах — синхронность наступления нерестовых температур и залития соответствующего субстрата, что наблюдается далеко не всегда [10, 35]. Даже в многоводные годы паводок часто запаздывает, вода прогревается, производители подходят на мелководья, а субстрат еще не залит. В результате задерживается икротетание, оно начинается при более высоких температурах, чем свойственно данному виду. В маловодные годы это явление обычно. Длительная задержка нереста из-за отсутствия соответствующих условий приводит к резорбции икры у значительной части производителей (табл. 3). Такое положение типично для Рыбинского водохранилища и многих других водоемов. Так, в верхнем участке Волгоградского водохранилища в особо неблагоприятные по режиму уровня годы резорбция икры у леща составляла 50—53, у судака 60—70, у щуки до 60% от общего числа производителей. До строительства Саратовской ГЭС на этом участке Волги самки с резорбцией не встречались [19].

Разница в скорости прогрева отдельных участков в Саратовском и Волгоградском водохранилищах за счет поступления холодной воды из глубоководной части вышележащего водохранилища [30, 56] приводит к существенным отличиям в сроках икротетания на прибрежных и глубинных нерестилищах. По сравнению с рекой продолжительность нереста всех видов рыб в этих водоемах значительно удлинилась и составляет 1—1,5, а иногда (в годы с наиболее неблагоприятными условиями) 2 месяца. Это же наблюдается и в Куйбышевском водохранилище [27].

Экология нереста фитофильных рыб существенно изменяется в процессе формирования водохранилища. Это можно проследить на примере Рыбинского водохранилища. На первом и втором этапах существования водоема, когда еще сохранялись большие площади нерестилищ [11, 17], обильное и раннее наполнение водохранилища позволяло видам, менее требовательным к температуре, откладывать икру раньше. Уже в начале подъема воды в зоне затопления имелся растительный субстрат (размытые корни, ветки деревьев, мох), а позднее заливалась и полоса прошлогодних злаковых. В такие годы нерест разных видов приходился на разные сроки и создавалась определенная очередность в использовании нерестилищ. Так как уровень весной продолжал повышаться, то к моменту подхода на нерест следующего, более тепло-

Резорбция икры синца и леща в Рыбинском водохранилище

Год наблюдений	Максимальный уровень, м от условного 0	Синец			Лещ		
		превышение над максимальным уровнем прошлого года к началу нереста	средняя площадь летования на время нереста, км <sup>2</sup>	самки с резорбированной икрой, %	превышение над максимальным уровнем прошлого года к началу нереста	средняя площадь летования на время нереста, км <sup>2</sup>	самки с резорбированной икрой, %
1953	12.16	+1.50	808	9.0	+1.92	860	0
1954	10.76	-1.60	0	27.4	-1.64	0	39.0
1955	12.52	+1.38	886	4.4	+1.66	922	6.5
1956	11.67	-2.02	0	27.7	-0.90	0	40.0
1957	12.32	+0.35	130	—	+0.31	333	9.5
1958	12.40	-0.51	0	16.7	-0.17	0	21.0
1959	12.57	+0.08	104	27.2	-0.58	129	31.4
1960	10.80	-2.21	0	57.8	-1.90	0	41.0
1961	12.46	+0.90	701	23.4	+1.06	754	7.5
1962	12.31	-0.47	0	11.4	-0.47	0	13.0
1963	11.18	-1.60	0	43.0	-1.60	0	30.0
1964	11.09	-0.25	0	59.2	-0.25	0	44.1
1965	11.99	0	40	9.1	0	40	8.1
1966	12.55	+0.50	294	3.3	+0.50	294	8.2
1967	12.17	-1.35	0	—	-1.03	48.5	34.5
1968	12.14	-0.88	0	—	-0.60	0	37.2
1969	11.89	-1.66	0	13.5	-1.58	0	33.1
1970	12.40	+0.21	106.2	33.6	+0.46	256.5	27.7
1971	11.59	-1.51	0	—	-1.37	0	19.3
1972	10.76	-1.60	0	58.6	-1.46	0	11.7
1973	10.34	-0.59	0	—	-0.51	0	7.4
1974	11.97	-0.15	705.0	—	-0.15	705.0	6.1
1975	11.23	-1.06	0	—	-0.92	0	33.1

любивого вида заливались свежие субстраты. В этот период нерестовые популяции рыб еще не полностью адаптировались к новым условиям и сохранялись некоторые черты экологии, ранее свойственные данному виду в реке. Например, у леща в отдельные годы можно было заметить два подхода на нерест. В 1951 г. массовый нерест этого вида прошел 4—7 мая, второй подход, значительно менее мощный, отмечен 12 июня; в 1959 г. первый нерест наблюдался 2—6 мая, второй — 6 июня. В последние годы имеет место однократный подход леща на нерестилища. В плохую погоду (при похолодании или штормах) продолжительность икротетания увеличивается, и в отдельных случаях оно может прекращаться совсем, а при потеплении возобновляется вновь. Однако повторное икротетание в данном случае неаналогично нескольким самостоятельным подходам обособленных группировок производителей прежних лет, происходивших в строгой последовательности и приуроченных к определенному времени.

Чтобы нагляднее показать изменения в сроках нереста рыб по мере формирования водохранилища, сравним их за два периода — 1951—1959 и 1968—1974 гг. (табл. 4). Можно видеть, что в последние годы начало нереста сдвинулось у синца, плотвы и леща на более поздние сроки, а у густеры, наоборот, на более ранние. Сроки нереста в разные годы не совпадают. Число дней между началом самого раннего и самого позднего икротетания у одного и того же вида в разные годы свидетельствует о динамичности экологической обстановки в водоеме. У всех видов этот показатель в первый период был значительно больше. В последние годы наиболее сильно сократились различия в сроках начала нереста у леща (на 18 дней) и меньше всего у густеры (на 2 дня).

О происходящих в водоеме изменениях свидетельствуют также максимальные различия в сроках начала нереста разных видов в один год. Отно-



Сроки нереста в разные периоды формирования  
Рыбинского водохранилища

	1951—1959 гг.	1963—1974 гг.	Разница, дни
Самый ранний нерест			
Синец . . . . .	26 IV	2 V	6
Плотва . . . . .	28 IV	2 V	4
Лещ . . . . .	2 V	6 V	4
Густера . . . . .	23 V	17 V	6
Число дней между началом самого раннего и самого позднего нереста в разные годы			
Синец . . . . .	16	9	7
Плотва . . . . .	13	9	4
Лещ . . . . .	26	8	18
Густера . . . . .	25	23	2
Максимальные различия в сроках начала нереста разных видов в данном году			
Синец, плотва . . . . .	6	6	0
Синец, лещ . . . . .	20	7	13
Плотва, лещ . . . . .	18	7	11
Синец, густера . . . . .	45	28	13
Плотва, густера . . . . .	39	28	11
Лещ, густера . . . . .	39	25	14

сительное распределение сроков нереста осталось прежним только у синца и плотвы, а у остальных видов оно уменьшилось очень значительно.

Таким образом, по мере формирования водоема происходит сжатие нерестовых процессов во времени. Производители разных видов рыб подходят на мелководья для икрометания почти одновременно. Насколько при нехватке нерестилищ это грозит переуплотнением икры и молоди и снижением эффективности воспроизводства в целом, пока неясно.

## УСЛОВИЯ НАГУЛА И ЗИМОВКИ МОЛОДИ

В более южных водохранилищах каскада (Волгоградское, Саратовское) наиболее благоприятные условия нагула молоди ценных видов рыб создаются в заливах с богато развитой погруженной высшей водной растительностью. Сильно заросшие жесткой растительностью мелководные заливы служат местом откорма лишь для молоди малоценных видов (плотва, густера, окунь, красноперка, горчак, укляя и др.). В годы с низким стоянием уровня (например, в 1973 г. уровень воды был на 1.5 м ниже НПУ) в межень такие заливы полностью зарастают и заболачиваются. В подобных условиях молодь всех видов рыб скатывается в более глубокие бывшие озерные участки поймы и протоки, где нагуливается взрослая часть стада рыб. Такое совмещение нагульных площадей молоди и взрослых рыб приводит к резкому ухудшению условий откорма и роста молоди, особенно на верхних участках водоемов, где мелководная пойма составляет более 50% от всей их площади [56].

В водохранилищах Верхней Волги эффективность нагула молоди зависит главным образом от величин летних температур воды. В Ивановском и Угличском водохранилищах летом почти ежегодно уровень сохраняется постоянным и, следовательно, его влияние на откорм молоди неизменно. В Рыбинском водохранилище зона растительности, служащая нерестили-

щами и местом нагула молоди, очень мала и большинство рыб в основном нагуливается вне ее. Многолетние наблюдения показали, что в годы с низкой водностью, если они теплые, несмотря на отсутствие типичных биотопов для нагула, молодь растет значительно лучше, чем в многоводные годы, но с низкими температурами. Это также связано и с более высокой биомассой планктона в маловодные годы [40]. Количество кормового зоопланктона во всех волжских водохранилищах, как показывают исследования последних лет [9], не только удовлетворяет пищевые потребности обитающих в них рыб, но может обеспечить и дополнительную продукцию рыб — планктофагов. В ряде водохранилищ отмечено увеличение биомассы зоопланктона, вызванное их возрастающей эвтрофикацией. Поэтому обеспеченность пищей здесь, видимо, в большинстве случаев не лимитирует выживание молоди.

Существенное влияние на численность поколений рыб оказывают условия зимовки. Во многих водохранилищах наблюдаются заморные явления, характер которых меняется с возрастом водоема. При этом они могут охватывать весь водоем или только отдельные его участки.

В Ивановском водохранилище в течение многих лет возникали тотальные заморы в результате усиленной подледной сработки уровня [4, 15, 43]. С большой площади заросших заболоченных мелководий обескислороженная вода поступала в русло Волги на места зимних скоплений рыбы и вызывала ее массовую гибель. Сброс этой воды через плотину служил причиной замора в Угличском водохранилище и затем в Волжском плесе Рыбинского. В последние годы вследствие уменьшения объема зимней сработки уровня в Ивановском водохранилище и образования большой полыньи в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС такие явления не наблюдаются [46]. Ежегодные заморы повторяются только в Шошинском плесе этого водоема.

Условия зимовки рыбы в Рыбинском водохранилище изменялись по мере формирования этого водоема и в значительной степени зависят от водности года. На первом и втором этапах формирования водоема заморы повторялись почти ежегодно, особенно в годы с большой зимней сработкой уровня, и охватывали значительные по площади участки акватории: весь Моложский [1], частично Волжский и Шекснинский плесы [2, 39]. Наиболее благоприятные условия сохранились в Главном плесе. В последнее десятилетие заморные явления возникают реже и ограничиваются только верхними участками плесов и притоками.

При низком уровне воды в водохранилище и сильных морозах притоки питаются за счет высоко минерализованных и лишенных кислорода грунтовых вод. Вскоре после ледостава младшие возрастные группы многих видов в массе заходят в малые реки, где в течение 2—3 недель замора подвергаются усиленному вылову или гибнут.

В подледный период очень опасны спровоцированные заморы, возникающие в результате сброса в водоем сточных вод, содержащих активные окислители.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным показателем, позволяющим установить ряд биологических особенностей вида, следует считать величину урожайности его поколений. Им приходится пользоваться в большинстве случаев при решении вопроса об обеспеченности данного вида условиями для воспроизводства и влиянии на этот процесс различных факторов. При этом следует обращать внимание на специфичность в последовательности смены различных по величине поколений, на их урожайность у одного и того же вида в разных водоемах, диапазон ее колебаний, на различия в перечисленных показателях у разных видов и экологических групп, а также у рыб с неодинаковой продолжительностью жизни.

Не менее важно знать величину отдельных поколений при изучении продуктивности популяций видов данного водоема. Там, где промысел ве-

Промысловая рыбопродуктивность и максимальные уловы рыбы в водохранилищах Волжско-Камского каскада

Водохранилище	Год на- полнения	Площадь при НПУ, км <sup>2</sup>	Средняя промысловая рыбопро- дуктивность за последние 10 лет, кг/га	Максималь- ная рыбо- продуктив- ность, кг/га	Максимальный общий улов		Лещ		Сулак		Щука		Шугва	
					на каком году	ц	на каком году	ц	на каком году	ц	на каком году	ц		
Иваньковское . . . . .	1937	327	11.0	26.0	15	8477	15	2854	14	246	18	1009	17	3261
Угличское . . . . .	1940	249	10.8	24.0	14	6041	6	1780	12	299	14	289	14	2000
Рыбинское . . . . .	1941	4550	6.6	9.4	13	43038	17	17837	14	8535	6	7330	13	5960
Горьковское . . . . .	1955	1591	3.5	4.8	9	8060	9	2852	6	413	6	3064	10	3324
Куйбышевское . . . . .	1955	6448	6.7	8.2	9	52776	9	24415	8	3735	4	17958	15	9032
Саратовское . . . . .	1968	1831	2.1 *	—	7	7551	7	927	7	575	4	1226	—	Нет данных
Волгоградское . . . . .	1958	3117	8.4	10.4	13	31416	15	10896	6	3158	6	4985	8	5626
Шекснинское . . . . .	1963	1669	6.4	9.4	8	15696	10	1508	7	4680	5	1780	5	361
Камское . . . . .	1954	1915	2.4	3.6	12	7024	12	3122	14	496	6	3896	12	2172
Воткинское . . . . .	1962	1120	1.5	Около 2.0	10	3717	10	Промысловые уловы очень малы	—	—	5	1502	10	2512

Примечание. Статистические данные по Камскому, Воткинскому и Саратовскому водохранилищам включает уловы до 1974 г., по остальным водоемам — до 1973 г. \* Средняя продуктивность Саратовского водохранилища за 7 лет.

дется одними и теми же орудиями лова и с постоянной интенсивностью, вылов какого-либо поколения отражает его общую численность. Знание урожайности поколений видов рыб, входящих в экосистему, дает возможность судить об общем запасе рыбы в водоеме на разных этапах его формирования.

Сравнение показывает (табл. 5), что средняя промысловая рыбопродуктивность и даже ее максимальные показатели в особо благоприятные годы в водохранилищах Волжско-Камского каскада очень низки. Частично это связано с недоиспользованием здесь имеющегося промыслового запаса малоценных рыб (ерш, укляка, тюлька, снеток и др.), для отлова которых еще не разработаны соответствующие селективные орудия. Но главная причина заключается в сравнительно более низкой, чем в средних по продуктивности естественных водоемах, плотности рыбного населения.

Одним из ведущих факторов низкой урожайности поколений рыб, как показывает анализ приведенных материалов, являются неблагоприятные условия естественного размножения и низкое выживание молоди на первом году жизни. Этот «дефект» экосистемы можно исправить уже разработанными рыбохозяйственной наукой мероприятиями по мелиорации и выборозведению.

Однако не следует при этом переоценивать возможности эффекта повышения плотности рыбного населения. Ему есть предел и он здесь ниже, чем в целом ряде других водоемов в результате специфики поступления аллохтонной органики и особенностей круговорота веществ.

Можно полагать, что для водохранилищ Волжско-Камского каскада основная причина низкой рыбопродуктивности заключается в особенностях их водосбора. Фундаментальными работами показано [38—40], что в волжских водохранилищах деструкция органического вещества выше его продук-

ции. Дефицит покрывается за счет органического вещества, получаемого с водосбора. В то же время весь основной водосбор Волги лежит в лесной зоне. Из общего притока по сбросу через Волгоградское водохранилище в размере 251 км<sup>3</sup> на сток с водосбора лесной зоны приходится более 200 км<sup>3</sup> или около 80%. Остальные 50—51 км<sup>3</sup> приходятся на лесостепь и степь. В Саратовском водохранилище собственная приточность с водосбора составляет от общего притока всего 2.4% или 6 км<sup>3</sup>, а в Волгоградском — 1.6% или 4 км<sup>3</sup>.

Известно также [5], что трансформация и формирование водных масс водохранилищ Волжского каскада практически заканчиваются в Куйбышевском водохранилище. Большую часть стока в лесной зоне Волга получает за счет левобережных притоков, протекающих по подзоне тайги с большим числом болот. Воды северных рек относительно слабо минерализованы и выносят труднорастворимое органическое вещество. При наличии каскада с большим числом водохранилищ потери всех видов органического вещества безусловно увеличиваются. Таким образом, с продвижением на юг поступление в водоемы органического вещества с водосбора уменьшается, вследствие чего, несмотря на более выгодное климатическое положение нижележащих водохранилищ, обеспеченность пищей обитающих в них рыб, особенно бентофагов, остается примерно на одинаковом уровне по всему каскаду.

Экосистемы волжских водохранилищ по сравнению с другими каскадами европейской части СССР и озерами соответствующих широт обладают меньшим продукционным потенциалом (аллохтонным и автохтонным) и значительно большим числом трудноустраняемых неблагоприятных факторов воспроизводства рыб. Поэтому любые формы интенсификации их рыбохозяйственного использования будут менее эффективны, чем в других водоемах. Внутри каскада относительно большой общий съем естественной рыбопродукции с одинаковой площади, видимо, могут дать головные водоемы и некоторые участки озерных плесов нижележащих водохранилищ, подверженные антропогенной эвтрофикации.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Аничкова Н. И. Некоторые черты гидрологического и гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища, имеющие значение в жизни рыб. — Тр. Дарвинск. гос. заповедн., Вологда, 1960, вып. 6, с. 13—28.
2. Безлер Ф. И., Трифонова Н. А. Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период. — Бюл. Ин-та биол. водохр., 1960, вып. 8—9, с. 72—78.
3. Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 162—189.
4. Биск Д. И. Ихтиофауна Московского моря и ее использование. — Бюл. Московск. об-ва испытателей природы, М., 1939, т. 48, вып. 4, с. 21—23.
5. Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л., 1969. 320 с.
6. Васянин К. И. Наблюдения над размножением некоторых видов рыб в нижнем участке Камского отрога Куйбышевского водохранилища. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, Казань, 1960, вып. 9, с. 195—210.
7. Владимиров В. И., Сугойван П. Г., Бугай К. С. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока. Киев, 1963. 385 с.
8. Гордеев Н. А., Поддубный А. Г., Ильина Л. К. Опыт оценки потенциальной рыбопродуктивности водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1974, т. 14 вып. 1 (84), с. 20—25.
9. Дзюбан Н. А., Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона Волги. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 89—102.
10. Захарова Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 200—267.
11. Захарова Л. К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 304—320.
12. Зеленин А. М. Некоторые характерные черты полового цикла порционно-нерестующих рыб Дубоссарского водохранилища. — Тез. докл. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохозяйств. использования внутр. (пресноводных) водоемов южной зоны СССР, Кишинев, 1960, с. 89—90.

13. *Иванова М. Н., Половокова С. И.* Типы нерестилищ и экология нереста снетка *Osmerus eperlanus* (L.) в Рыбинском водохранилище. — *Вопр. ихтиол.*, 1972, т. 12, вып. 4 (75), с. 684—692.
14. *Ильина Л. К.* Выедание икры фигофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища. — В кн.: *Биология рыб волжских водохранилищ*. Л., 1966, с. 46—50.
15. *Ильина Л. К., Поддубный А. Г.* Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства. — В кн.: *Рыбное хоз-во внутр. водоемов СССР*. М., 1963, с. 47—56.
16. *Ильина Л. К., Гордеев Н. А.* Динамика условий размножения фигофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища. — *Вопр. ихтиол.*, М., 1970, т. 10, вып. 3 (62), с. 406—410.
17. *Ильина Л. К., Гордеев Н. А.* Уровневый режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ. — *Вопр. ихтиол.*, 1972, т. 12, вып. 3 (74), с. 411—421.
18. *Ильина Л. К., Гордеев Н. А.* Перспективы рыбохозяйственного использования Рыбинского водохранилища. — *Вопр. ихтиол.*, 1972, т. 12, вып. 5 (76), с. 835—842.
19. *Ильина Л. К., Небольсина Т. К.* Изменение условий воспроизводства фигофильных рыб в связи с зарегулированием стока Волги. — В кн.: *Биологические продукционные процессы в бассейне Волги*. Л., 1976, с. 134—143.
20. *Константинов К. Г.* Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака и берша на разных этапах развития. — *Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова*, 1957, вып. 16, с. 181—236.
21. *Крыжановский С. Г.* Экологические группы рыб и закономерности их развития. — *Изв. Тихоок. науч.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр.*, Владивосток, 1948, с. 3—114.
22. *Крыжановский С. Г.* Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (*Cyprinoides* и *Siluroidei*). — *Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова*, 1949, вып. 1, с. 3—322.
23. *Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. П.* Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб (*Percoides*). *Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова*, 1953, вып. 10, с. 3—138.
24. *Лузанская Д. И.* Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР (рек, озер и водохранилищ). — *Справочник*, М., 1965, с. 599.
25. *Лузанская Д. И.* Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР в 1959—1966 гг. — *Изв. ГосНИОРХ*, Л., 1970, т. 70, с. 3—137.
26. *Маготин Ю. М.* Эффективность размножения основных промысловых рыб Куйбышевского водохранилища. — *Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, Казань*, 1964, вып. 10, с. 180—194.
27. *Маготин Ю. М.* Условия нереста и распределение молоди рыб в Куйбышевском водохранилище. — *Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, Казань*, 1972, вып. 12, с. 46—67.
28. *Мордугай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А.* Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенного воздействия. — В кн.: *Биологические продукционные процессы в бассейне Волги*. Л. 1976, с. 67—81.
29. *Небольсина Т. К.* Формирование рыбных запасов в Волгоградском водохранилище. — *Матер. конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Куйбышев*, 1971, с. 290—285.
30. *Небольсина Т. К.* Условия размножения рыб в первые четыре года после образования Саратовского водохранилища. — *Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ*, 1973, т. 12, с. 104—115.
31. *Небольсина Т. К.* Растительность мелководий Волгоградского водохранилища. — *Изв. ГосНИОРХ*, 1974, т. 89, с. 164—167.
32. *Никольский Г. В.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии. — В кн.: *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. М.—Л., 1953, с. 65—76.
33. *Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А.* Рыбы бассейна Верхней Печоры. М., 1947. 202 с.
34. *Поддубный А. Г.* Условия размножения чехони в Рыбинском водохранилище. — *Зоол. ж.*, 1958, т. 37, вып. 11, с. 1701—1709.
35. *Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 309 с.
36. *Пушкин Ю. А.* Густера Камского водохранилища. — *Учен. зап. Пермск. гос. ун-та*, 1965, № 125, с. 69—78.
37. *Роевко О. В.* Густера Волгоградского водохранилища. — *Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ*, 1965, т. 8, с. 163—170.
38. *Романенко В. И.* Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. — *Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР*, 1967, вып. 15 (18), с. 61—74.
39. *Рутковский В. И., Киреева А. С.* Основные черты кислородного режима Рыбинского водохранилища. — *Тр. VI совещ. по проблемам биол. внутр. вод.*, М.—Л., 1959, с. 301—310.
40. *Рыбинское водохранилище и его жизнь*. Л., 1972. 364 с.
41. *Спановская В. Д., Григораш В. А.* Материалы по экологии размножения рыб Учинского водохранилища. — В кн.: *Учинское и Можайское водохранилища*. М., 1963, с. 3—423.

42. Сыроватская Н. И. Особенности биологии размножения донского судака и поведения его молоди. — Зоол. ж., т. 32, вып. 1. 1953, с. 93—104.
43. Грифонова Н. А. Гидрохимическая характеристика Иваньковского водохранилища. — Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр., Л., 1958, с. 20—21.
44. Тюрин П. В. Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов. — Изв. ГосНИОРХ, Л., 1961, т. 50, с. 395—410.
45. Федоров А. В. Фаунистические комплексы пресноводных рыб бассейна верхнего Дона и пути формирования донской ихтиофауны. — Вопр. ихтиол., М., 1970, т. 10, вып. 2 (61), с. 290—299.
46. Флейс М. Л. О влиянии сбросных подогретых вод Конаковской ГРЭС на температурный и гидрохимический режим Иваньковского водохранилища. — В кн.: Рыбное хозяйство Калининской обл. М., 1974, с. 108—124.
47. Шаронов И. В. Влияние уровня режима на формирование стад рыб в Куйбышевском водохранилище. — Матер. I науч.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевского водохр., Куйбышев, 1963, вып. 3, с. 126—132.
48. Шаронов И. В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги. — Матер. I конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Куйбышев, 1971, с. 226—232.
49. Экзерцев В. А. Заращение литорали волжских водохранилищ. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 15—29.
50. Экзерцев В. А. Флора Иваньковского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 104—142.
51. Экзерцев В. А. Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году его существования. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 143—161.
52. Экзерцев В. А. Растительность Иваньковского водохранилища. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 75—95.
53. Экзерцев В. А., Экзерцева В. В. Прибрежно-водная и водная растительность Угличского водохранилища. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 30—50.
54. Экзерцев В. А., Белавская А. П., Кутова Т. Н. Некоторые данные о растительности волжских водохранилищ. — Матер. I конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Куйбышев, 1971, с. 116—120.
55. Яковлева А. Н. Состояние естественного воспроизводства и запасов рыб Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 77—93.
56. Яковлева А. Н. Естественное воспроизводство рыб в Волгоградском водохранилище. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1971, т. 10, с. 107—128.
57. Яковлева А. Н. Состояние запасов рыб. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1973, т. 12, с. 142—161.

## КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ НЕРЕСТОВОГО СТАДА И ВОСПРОИЗВОДСТВО ЗАПАСОВ РЫБ

Значение внутренних водоемов как источников товарной рыбной продукции трудно переоценить. В 1965 г., например, добыча рыбы в них даже без учета низовьев Волги и Дона составила 2170.3 тыс. ц [62]. Немалая часть этой добычи приходится на долю водохранилищ (табл. 1). Характерно, что

Т а б л и ц а 1

Промысловые уловы рыбы во внутренних водоемах

	1951 г.	1955 г.	1960 г.	1965 г.	1968 г.
Общие уловы во внутренних водоемах, тыс. ц . . . . .	1868.4	2107.9	1944.5	2170.3	
Уловы в водохранилищах, тыс. ц . . . . .	61.5	164.8	345.8	480.6	568.0
% от общих уловов . . . . .	3.3	7.8	17.8	22.1	

при более или менее стабильных общих уловах, наблюдающихся в течение ряда лет во всех внутренних водоемах, добыча рыбы в водохранилищах неукоснительно растет. Этот рост обусловлен интенсификацией промысла, широким развитием гидростроительства и непрерывным освоением вступающих в строй новых водохранилищ. Стабильность общих уловов при непрерывном их росте в водохранилищах свидетельствует о том, что рыбные ресурсы большинства внутренних водоемов в настоящее время используются промыслом весьма интенсивно и, как отмечал Л. А. Кудерский, . . . «в целом по стране рыбные запасы внутренних водоемов находятся в напряженном состоянии» [62: 79].

Судя по таким сравнительно старым водохранилищам, как Ивановское, Угличское, Рыбинское, общей закономерностью формирования ихтиофауны подобных водоемов является резкая вспышка численности рыб на первом этапе, затем некоторая стабилизация, после которой следует постепенное снижение рыбных запасов, и снова стабилизация, но на значительно более низком уровне. Интенсификация промысла, предпринимаемая с целью увеличения рыбодобычи, дает только временный эффект, а затем приводит к ряду нежелательных последствий, выражающихся как в количественных, так и в качественных изменениях популяций рыб, используемых промыслом. Длительное перенапряжение запасов, как показал П. В. Тюрин [101, 102], таит к тому же опасность «отрицательной сукцессии» в составе ихтиофауны водоема, т. е. замещение ценных в промысловом отношении видов малоценными и дальнейшее уменьшение рыбных запасов.

Первый этап формирования характеризуется, как правило, не только увеличением численности рыб, но и расширением размерно-возрастного

ряда у многих видов рыб, сдвигом модальной группы в сторону увеличения, а также улучшением темпа линейного и весового роста. Это отмечено, например, у леща Горьковского [47, 48] и Волгоградского [76] водохранилищ, у синца Рыбинского водохранилища [104] и др. В дальнейшем, однако, в результате воздействия промысла, с одной стороны, и ухудшения условий питания — с другой, у некоторых видов, особенно бентофагов, качественный состав нерестовых стад заметно ухудшается: сокращается количество рыб старшего и среднего возраста, уменьшается средний размер и вес рыб, снижается темп их линейного и весового роста и т. п.

Б. М. Себенцов и Е. В. Мейснер [95], например, обнаружили значительное ухудшение роста леща в Угличском водохранилище по сравнению с таковым в речных условиях. А. А. Световидова [94], Л. И. Васильев [14], А. А. Остроумов [82] отмечали низкий темп роста леща в Учинском и Рыбинском водохранилищах, причем в последнем из них замедление роста произошло сразу после его наполнения. У рыбинского леща, по данным А. А. Остроумова [82], особенно снизился весовой рост.

В Горьковском водохранилище темп роста леща и других бентофагов сначала повысился, но уже в 1958 г. стал уменьшаться [47].

В Куйбышевском водохранилище [106, 107] после его окончательного наполнения качество производителей леща также ухудшилось — они стали мельче. Уменьшилось количество рыб старших возрастных групп, рост лещей замедлился, и они стали созревать при меньших размерах, но в более позднем возрасте. Индивидуальная плодовитость самок снизилась, а икра стала мельче.

По данным Т. К. Небольсиной с соавторами [76], в Волгоградском водохранилище с 1965 по 1968 г. запасы леща неуклонно снижались. Возрастной состав в эти годы по сравнению с первым периодом формирования водохранилища существенно не изменился, но средние размеры и вес одновозрастных рыб стали значительно меньше, т. е. темп линейного и весового роста леща снизился.

Отрицательные изменения в структуре популяции могут касаться не только бентофагов, но и планктофагов. Так, в Рыбинском водохранилище, по данным М. Т. Хашема [104], в популяции синца особи в возрасте 11—12 лет стали редки в уловах уже в 1966—1967 гг., тогда как в 1956—1957 гг. они составляли значительную часть от общей вылавливаемой массы. Размерный состав изменился в сторону увеличения количества более мелких рыб. Весовой рост и упитанность снизились. Темп линейного роста тоже замедлился, хотя и остался выше, чем в р. Мологе до зарегулирования ее стока на этом участке. Таким образом, качественный состав рыбинской популяции синца за период с 1957 по 1967 г. ухудшился.

Приведенные сведения дают довольно четкое представление о том, что в водохранилищах по мере их формирования создаются неблагоприятные условия для существования ряда рыб-бентофагов, в частности леща, которые составляют основу добываемой рыбной продукции этих водоемов, причем в некоторых из них, особенно расположенных ближе к северной зоне, такие условия создаются сразу после наполнения. В результате качественный состав их популяций снижается: уменьшаются размерно-возрастной ряд, темп линейного и весового роста и т. п. Одна из основных причин этого явления, по мнению многих авторов — ухудшение условий питания в связи с возросшей численностью рыб в новых условиях существования, т. е. усиление конкурентных взаимоотношений на почве питания. В связи с этим некоторые исследователи для получения большего количества рыбной продукции с единицы площади водоема предлагают еще больше интенсифицировать промысел, полагая, что в результате увеличится количество пищи для оставшихся рыб, они будут расти лучше, станут более упитанными и плодовитыми. Тем самым предполагается, что при меньшей численности поголовья рыбопродуктивность увеличится в несколько раз по сравнению с исходной. С хозяйственной точки зрения такие предпосылки выглядят



весьма заманчиво. Однако они вызывают и глубокие сомнения, не приведет ли такая сверхинтенсификация промысла к совершенно противоположному результату: еще более полному отбору рыб с хорошим темпом роста, ухудшению товарных качеств продукции, дальнейшему снижению запасов и даже к отрицательной сукцессии. Практика показывает, что снижение численности леща в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах улучшением качественной структуры этих популяций не сопровождается и вряд ли будет сопровождаться. Вызывает сомнение и выдвинутое положение о том, что причиной снижения темпа роста и других отрицательных изменений является напряженность пищевых конкурентных отношений, вызванных возросшей численностью рыб в водохранилищах. Данные А. А. Остроумова [82, 83] по темпу роста малочисленных и многочисленных поколений леща Рыбинского водохранилища показывают, что при сравнительно бедной кормовой базе этого водоема возрастание численности рыб на оказывает влияния на их рост. И многочисленные, и малочисленные поколения рыбинского леща растут одинаково, причем плохо. Как ни низка обеспеченность пищей бентофагов во многих водохранилищах, при сложившемся промысле на них она навряд ли может существенно ограничить рост численности рыб. Однако, видимо, специфические особенности распределения донной фауны в крупных водохранилищах и сравнительно низкая ее биомасса ограничивают возможности их линейного и весового роста. Другими словами, обеспеченность пищей бентофагов в водохранилищах недостаточна, что находит отражение в низком темпе роста рыб, но обусловлена она не повышенной численностью рыб-потребителей, а особенностями роста, развития и распределения донной фауны в этих водоемах.

Существенную роль несомненно играет и промысел. Интенсивный лов крупнейшими орудиями лова, практикуемый в настоящее время на водохранилищах, изымает из состава популяции прежде всего наиболее крупные особи. Это рыбы старших возрастных групп, а также быстрорастущие особи среднего возраста и молодые. В результате происходит омоложение нерестового стада (уменьшение доли рыб старшего и среднего возраста) и направленный отбор быстрорастущих, наиболее ценных с точки зрения воспроизводства особей.

Совокупное действие неудовлетворительного состояния кормовой базы, неблагоприятных условий воспроизводства и высокой интенсивности промысла приводят к подрыву промысловых запасов рыб в водохранилищах, а также к ухудшению качественной структуры популяций бентофагов и их нерестовых стад.

До сравнительно недавнего времени влиянию качества родителей на качество потомства у рыб не уделялось достаточного внимания. Исключение составляла лишь практика прудового рыбоводства. Так, например, Т. Ф. Деметьева [31 : 39] на совещании в 1960 г. по динамике численности рыб прямо заявила: «Мы не касаемся здесь вопроса о значении качественного состояния производителей для степени выживания и жизнестойкости потомства, поскольку эти вопросы требуют дальнейшего изучения, но, как показывают предварительные данные, этот фактор не является ведущим». К. А. Земская [38 : 313] на том же совещании отметила, что «у каспийского леща нет зависимости между численностью и нагулом производителей, а следовательно и количеством выметанной икры и величиной пополнения. Повышенная жизнестойкость потомства как следствие хорошего нагула у рыб еще не доказана. Об этом свидетельствует лишь практика прудового хозяйства, где условия размножения мало изменчивы по сравнению с условиями размножения леща в Северном Каспии».

За последние годы в ихтиологической литературе накоплено довольно много фактических данных, свидетельствующих о том, что связь между качеством производителей и потомства играет существенную роль в определении качественного и количественного состава пополнения не только при искусственном разведении рыб, но и у естественных популяций.

Плодовитость — свойство рыб и других живых организмов, формирующееся наряду с другими видовыми особенностями как приспособление к сохранению вида в конкретных условиях его возникновения и существования, направленное на увеличение или уменьшение численности вида при изменении этих условий. Она служит одним из важных регуляторных механизмов темпа воспроизводства популяции при изменении условий ее жизни [79, 80, 130]. Количество отложенной икры или количество свободных эмбрионов у яйцевивороящих и живородящих рыб представляет собой исходную величину, определяющую численность пополнения, хотя часто связь между

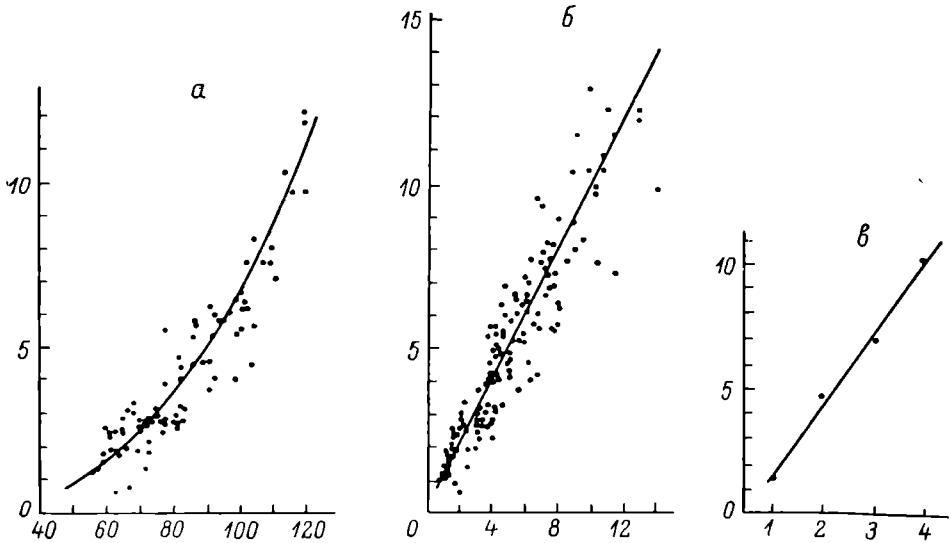


Рис. 1. Абсолютная плодовитость снетка Рыбинского водохранилища [25].

*a* — связь с длиной тела рыб; *b* — связь с весом тела без внутренностей; *v* — связь с возрастом рыб.  
По оси ординат — абсолютная плодовитость, тыс. икринок.

тем и другим может нарушаться вследствие высокой смертности на различных этапах онтогенеза в зависимости от экологических условий.

Изучение плодовитости рыб ведется с давних пор, и в настоящее время ихтиологи располагают многочисленными данными в этой области. Достаточно отметить, что в существующей литературе (около трехсот публикаций различных авторов) плодовитость явилась предметом специального исследования. Кроме того, большое количество разрозненных сведений по плодовитости рыб содержат общие работы по изучению их биологии в различных водоемах.

Различают три вида плодовитости: 1) индивидуальная — число икринок, продуцируемое одной особью к предстоящему сезону размножения; 2) популяционная — число икринок, которое производят все половозрелые самки популяции к предстоящему сезону размножения; 3) видовая — число икринок, продуцируемое одной самкой за всю ее жизнь. В данном случае нас интересует индивидуальная и популяционная плодовитости, их динамика и те внутренние факторы, которые определяют плодовитость как отдельной особи, так и популяции в целом.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) весьма изменчива. Достаточно сказать, что у самок одного и того же размера, веса и возраста величина ее может различаться в несколько раз [26]. Несмотря на высокую степень изменчивости, средняя ИАП в целом закономерно увеличивается с увеличением размера, веса и возраста рыб (рис. 1), что неоднократно отме-

чалось всеми авторами, сталкивающимися с ее изучением в том или ином аспекте. На основании данной закономерности некоторые исследователи [10, 40, 46, 99, 123, 124, 128] предпринимали попытки выразить эту зависимость математически, предлагая формулы для определения плодовитости рыб без подсчета икринок. Однако эти попытки особого успеха не имели, так как часто оказывалось, что величина вычисленной тем или иным способом плодовитости значительно отличается от фактической.

Установленная закономерная связь между плодовитостью, размерами, весом тела и возрастом рыб имеет важное значение для оценки воспроизводительной способности нерестового стада популяции, его качественного состава. Например, самки рыбинской чехони в возрасте 4+(5) лет продуцируют в среднем 18.6 тыс. икринок, в возрасте 10+(11) лет — 61.6 тыс., т. е. в 3 раза больше. Другими словами, одна самка 11-летнего возраста производит такое же количество икры, как 3 самки в возрасте 5 лет [23]. Это значит, что для получения оптимального количества икры омоложенная популяция должна содержать в составе своего нерестового стада в несколько раз больше производителей, чем при нормальной ее структуре.

Средняя ИАП однородных самок непостоянна и может довольно сильно различаться в отдельные годы [22—25, 42, 43, 68, 69, 98, 113]. Эти колебания могут быть вызваны самыми различными причинами. Еще Е. К. Суворов [99] указывал, что на плодовитость могут оказывать влияние даже такие факторы, как температура воды и количество растворенного в ней кислорода, зараженность рыб паразитами и т. п. Н. И. Чугунова [113],

Т а б л и ц а 2

**Индивидуальная абсолютная плодовитость самок  
весенне-нерестующей салаки разной жирности  
и разных размерных классов (1957 г.) [6]**

Длина тела, см	Плодовитость, тыс. икринок			Число рыб, шт.
	тощих	жирных	разница, %	
10—14	5.9	10.6	79	16
15—19	18.4	20.8	13	28
20—23	37.9	40.9	8	14

П р и м е ч а н и е. У тощих — менее, у жирных более 20% жира в сухом веществе.

Т а б л и ц а 3

**Темп роста и плодовитость рыбинского снетка  
в различные годы [25]**

	Возраст рыб, годы	Длина тела, мм	Абсолют- ная пло- довитость, шт.	Число рыб
Моложский плес, 1950 г.	1	77	2271	4
	2	105	4421	15
	3	134	13277	8
Волжский плес, 1951 г.	1	79	2634	25
	2	114	6739	18
	3	137	13948	11
Волжский плес, 1967 г.	1	58	1450	53
	2	85	4350	19
	3	98	7250	27
	4	116	10150	12

Б. К. Москаленко [75] и ряд других исследователей показали, что хороший рост способствует повышению плодовитости, а плохой, наоборот, понижает ее. Установлено также, что величина плодовитости зависит от упитанности рыб и от количества жира, накопленного в теле самок [2—6, 41, 42, 53]. В качестве примера можно использовать наши данные [25, 26] по рыбинскому и белозерскому снетку и данные Л. Е. Анохиной [6] по балтийской салаке (табл. 2, 3, рис. 2), которые вполне отражают указанные связи.

В пределах одного возрастного поколения самки с интенсивным темпом роста более плодовиты, чем со средним темпом роста и тугорослые. Среди одноразмерных рыб более упитанные и жирные особи имеют и более высокую плодовитость.

В настоящее время весьма широко распространено мнение, что тот или иной уровень плодовитости самок в значительной степени определяется экологическими факторами среды. Из них главная роль отводится условиям нагула рыб в год, предшествующий нересту. Считается, что чем лучше эти условия, тем выше плодовитость, и наоборот.

Однако разницу в плодовитости не всегда можно объяснить только экстерьерными особенностями рыб, отражающими условия нагула, так как они могут быть одинаковыми, а плодовитость разной. Это значит, что величина плодовитости зависит не только от условий нагула, но и от каких-то иных, не учитываемых факторов внешнего и внутреннего порядка.

Подсчет икринок с целью изучения плодовитости обычно производится, когда они находятся в состоянии, близком к зрелости, т. е. когда плодовитость особи уже сформирована. В это же время определяется состояние упитанности и жирности самки. В результате регистрируется факт, что большую плодовитость имеют те рыбы, у которых в данный момент выше

коэффициент упитанности или жирности, либо выше оба показателя. Однако переход развития овоцитов к трофоплазматическому периоду роста начинается вскоре после нереста самок. Именно в это время из резервного фонда овоцитов протоплазматического периода роста начинает развиваться какое-то определенное количество икринок, которые и определяют будущую плодовитость особи. Ее экстерьерные показатели в это время могут быть совершенно иными, чем в момент отбора проб. В процессе развития, конечно, возможны некоторые изменения в числе икринок, однако они вряд ли уже могут существенно изменить конечную плодовитость самки. Исключение составляют случаи резорбции части овоцитов трофоплазматического периода роста у рыб с единовременным икрометанием в случае особо неблагоприятных условий, или когда имеет место резорбция одной-двух порций икры у рыб с порционным типом нереста. Следовательно, величина плодовитости определяется общим уровнем обмена и физиологическим состоянием самки еще до новой волны гаметогенеза, т. е. до наступления нагульного периода в жизни рыб, который окажет влияние на их экстерьерные особенности впоследствии. Не отрицая значения условий нагула как одного из основных факторов, от которых зависит жизнедеятельность рыб вообще, можно предполагать, что плодовитость зависит и от таких факторов, как условия зимовки у весенне-летне нерестующих рыб или условия летования рыб, размножающихся осенью и зимой, температурный режим в период волны гаметогенеза и т. п. Не последнюю роль в определении уровня плодовитости особи, вероятно, играет и наследственный фактор, который создает некоторый фон, в который остальные факторы вносят ту или иную поправку, увеличивая или уменьшая среднюю.

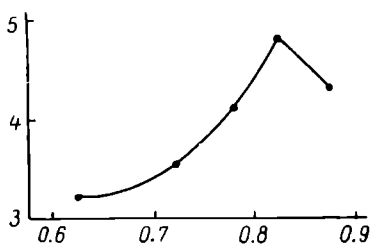


Рис. 2. Плодовитость и упитанность самок белозерского снетка длиной 85 мм [26].

По оси ординат — абсолютная плодовитость, тыс. икринок; по оси абсцисс — коэффициент упитанности по Кларку.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРА ИКРИНОК

У большинства изученных видов рыб икра в яичнике самок неоднородна по размеру [12, 23, 29, 67, 89, 116 и др.], что принято связывать, согласно В. А. Мейену [73], с расположением крупных и мелких кровеносных сосудов, питающих яичник. Считается, что чем ближе к крупному кровеносному сосуду расположены икринки, тем они крупнее по размеру, так как получают большее количество запасных питательных веществ по сравнению с теми икринками, которые расположены вдали от таких сосудов. Лишь у сравнительно небольшого числа видов (кета, горбуша [118, 119], карп [39]) вся икра в яичнике может быть весьма близкой по размерам.

Средние размеры икры неодинаковы даже у особей одного размера, веса и возраста. Тем не менее у большинства изученных видов диаметр и вес икринок в целом закономерно увеличиваются (рис. 3) с увеличением размера,

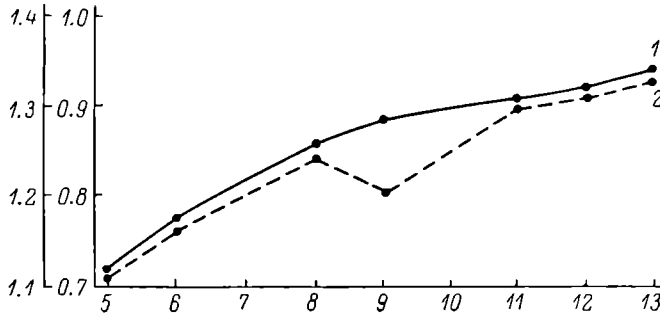


Рис. 3. Зависимость диаметра и веса икринок от возраста самок у леща Свяжского залива Куйбышевского водохранилища [63].

1 — вес икринок, 2 — диаметр икринок. По оси ординат: слева — диаметр икринок, мм, справа — вес икринок, мг; по оси абсцисс — возраст, годы.

веса и возраста самок [13, 23, 27, 29, 56, 63—65, 88, 90, 91, 111, 117, 118, 121, 125]. Однако в популяциях с нормальной возрастной структурой стада (необлавливаемые или малооблавливаемые) это увеличение идет до определенного предела [56, 64, 88, 89, 117], после которого параметры икры уменьшаются, что связано, видимо, со старением рыб и снижением их воспроизводительной способности. Лишь у отдельных популяций (лосось [85], радужная форель [129], рыбный сеток [25]) размер икринок не всегда связан с показателями линейно-веса роста и возрастом самок, и икра всех самок оказывается близкой по своим размерам (табл. 4).

Таблица 4  
Размеры зрелой икры снетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища

Длина тела, мм	Диаметр икры, мм	Вес икринки, мг	Число рыб, шт.
51—60	0.70	0.171	31
61—70	0.71	0.204	11
71—80	0.69	0.193	3
81—90	0.73	0.240	12
91—100	0.73	0.220	6
101—110	0.72	0.180	6
111—120	0.71	0.194	4

У рыб одного возрастного поколения величина икринок зависит, видимо, от ряда факторов. Так, по данным А. С. Зоновой [39], у карпа размеры икры одновозрастных самок не зависят от длины их тела, веса и упитанности, у куйбышевской чехони [64], черноморской ставриды [117] икра крупнее у быстрорастущих особей, у рыбной чехони [23] диаметр икры не зависит от темпа роста самок, а вес оказывается наименьшим у рыб с самым интен-

сивным ростом и одинаковым у самок со средним темпом роста и медленнорастущих (табл. 5), у воблы [13] со средним темпом роста и упитанностью вес икринок наибольший.

Таблица 5

**Плодовитость и качество икры  
у самок рыбинской чехони с разным темпом роста**

	5 + (6)			6 + (7)			7 + (8)		
	длина тела, мм								
	270—290	290—310	310—330	270—290	290—310	310—330	270—290	290—310	310—330
Абсолютная плодовитость, тыс. шт. . . . . .	22.5	27.1	32.3	25.0	28.5	41.0	18.1	25.2	40.6
Диаметр икринок, мм . . . . .	1.36	1.35	1.34	1.35	1.38	1.34	1.38	1.36	1.40
Вес икринок, мг . . . . .	1.19	1.21	1.08	1.14	1.14	1.07	1.21	1.09	1.13
Количество жира в икре, % от веса икры . . . . .	4.7	5.9	5.4	5.8	5.3	5.4	5.9	5.9	5.6
Число исследованных рыб	10	12	2	6	28	10	2	3	4

Присоединяясь к мнению Скотта [129], можно полагать, что немалую роль в становлении величины икринок каждой отдельной особи играет наследственный генетический фактор. В опытах этого автора длительное голодание самок радужной форели приводило к снижению их абсолютной плодовитости, тогда как размеры икринок оставались практически неизменными.

**КОЛИЧЕСТВО ЖИРА В ИКРЕ**

Один из важных составных компонентов икринки — жир. Он служит главным источником энергетического обмена развивающегося эмбриона и личинки до ее перехода на питание внешним кормом. Между тем количество жира в икре непостоянно не только у рыб разного размера, веса и возраста, но даже и у одноразмерных рыб. Так у осетра, балтийской салаки, карпа, черноморской ставриды и беломорской сельди [56, 58, 88, 112, 117] с увеличением размеров и возраста самок количество жира в икре сначала увеличивается, а затем, достигнув некоторого предела, уменьшается (рис. 4). У лосося, леща, куйбышевской и кременчугской чехони [63, 64, 85, 100] наибольшее количество жира отмечено в икре молодых самок (табл. 6).

С увеличением их возраста жирность икры уменьшается. У рыбинской чехони и черноморской хамсы [23, 84] самки всех возрастных групп содержат одинаковое или очень близкое количество жира в икре (табл. 7).

У воблы и беломорской наваги [7, 108, 109, 111] количество жира в икре в отдельные годы бывает наибольшим у самок модальных размерно-возрастных групп, в другие — у молодых особей.

Таблица 6

**Плодовитость и количество икры у куйбышевской чехони разного возраста [64]**

	Возраст				
	4	5	7	8	9
	Абсолютная плодовитость, тыс. шт. . . . .	5.4	16.8	26.8	28.8
Относительная плодовитость, шт. . . . .	60.2	117.8	116.0	108.0	97.6
Диаметр икринок, мм . . . . .	1.25	1.24	1.39	1.50	1.53
Вес икринок, мг . . . . .	0.82	0.85	1.13	1.33	1.80
Количество жира в икре, % . . . . .	5.80	3.94	3.75	3.75	3.22
Количество жира в мышцах, % . . . . .	4.12	6.40	6.87	5.56	3.09
Число исследованных рыб . . . . .	4	33	11	4	1

## Плодовитость и качество икры чехони у рыб разного возраста

	4 + (5)	5 + (6)	6 + (7)	7 + (8)	8 + (9)	9 + (10)
Длина тела, мм . . . . .	269	284	305	315	347	380
Абсолютная плодовитость, тыс. шт. . . . .	18.6	22.0	32.0	33.5	45.2	50.5
Диаметр икринок, мм . . . . .	1.31	1.37	1.38	1.39	1.40	—
Вес икринок, мг . . . . .	1.10	1.22	1.13	1.20	1.30	—
Количество жира в икре, % от веса икры . . . . .	4.8	5.4	5.5	5.9	6.1	—
Число исследованных рыб . .	3	32	104	17	4	8

Т а б л и ц а 7 (продолжение)

	10 + (11)	11 + (12)	12 + (13)	13 + (14)	14 + (15)
Длина тела, мм . . . . .	375	394	397	397	405
Абсолютная плодовитость, тыс. шт. . . . .	61.5	63.0	74.3	79.7	87.1
Диаметр икринок, мм . . . . .	1.37	1.50	1.46	1.45	1.42
Вес икринок, мг . . . . .	1.04	0.58	1.36	1.44	1.26
Количество жира в икре, % от веса икры . . . . .	4.7	3.5	5.6	5.0	5.3
Число исследованных рыб . .	7	16	4	3	2

В пределах одного возрастного поколения количество жира в икре разных самок также отличается. У беломорской корюшки, например [9, 114], мелкая икра более плодовитых рыб содержит меньше жира, чем крупная икра менее плодовитых самок. Кроме того, более жирную икру имеют особи, созревающие на год позже других. Они же и более плодовиты. У беломорской сельди, воблы и щуки [110, 112] у повторно созревающих самок икра содержит больше жира, чем икра самок, нерестящихся первый или третий раз. У черноморской ставриды [117] в икре самок с высоким темпом роста жира в икре больше, чем у самых тугорослых. У рыбинской чехони [23] быстрорастущие самки имеют повышенную плодовитость, но мелкую по весу икру с меньшим количеством жира, чем особи со средним и низким темпом роста. У балтийской салаки [57] увеличение плодовитости одноразмерных самок также сопровождается уменьшением веса и жирности икринок.

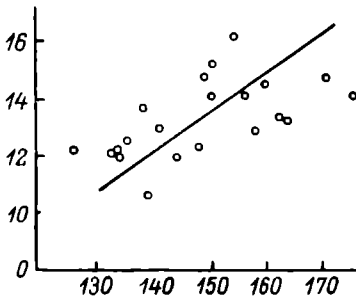


Рис. 4. Содержание жира в икре самок волжского осетра [56].

По оси ординат — количество жира, %; по оси абсцисс — длина рыб, см.

Изложенные данные показывают, таким образом, что жир как один из показателей качества икры является довольно динамичным компонентом, изменения которого имеют не только видовую, но и популяционную специфику. Это значит, что к оценке качества икры половозрелых самок нере-

стового стада популяции следует подходить индивидуально в каждом конкретном случае. Учитывая роль жира в икре как основного источника энергетического обмена эмбрионов и личинок до их перехода на питание экзогенной пищей предпочтительнее, вероятно, иметь в нерестовой части популяции возможно большее количество самок с наиболее жирной икрой.

#### СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРАМИ ИКРИНОК, ИХ ВЫЖИВАЕМОСТЬЮ И КАЧЕСТВОМ ПОТОМСТВА У РЫБ

Рыбоводная ценность икры различных самок определяется прежде всего ее резистентностью к действию неблагоприятных факторов, а также особенностями роста и развития потомства, полученного из этой икры. Литературные данные по этому вопросу, к сожалению, немногочисленны, причем особенно мало прямых наблюдений, охватывающих период от рождения личинки до половозрелого состояния особи. Тем не менее имеющиеся материалы показывают, что с интересующей нас стороны у большинства видов лучшей по качеству следует признать крупную икру, несмотря на то, что она иногда и содержит меньше жира, чем мелкая. Так, например, у волжского и днепровского осетров и волжской севрюги [96, 116] потомство, полученное из крупной икры одной самки, более жизнестойко такового из мелкой. К тому же из крупной икры выклеваются более крупные личинки, имеющие высокий темп роста. У балтийского лосося [85] за период инкубации отход мелкой икры в 3 раза превышает таковой крупной, а отход молоди, полученной из мелкой икры, в 7 раз больше, чем из крупной. У крупных самок баренцевоморской горбуши [119] икра крупнее, личинки имеют больший собственный вес, больший запас желтка и большую упитанность по сравнению с мелкими самками. Разница в размерах сохраняется и у мальков 4-месячного возраста. У чавычи [122] из более крупной икры также выклеваются более крупные личинки, причем разница в их весе сохраняется и в возрасте 12 недель. Однако общая смертность эмбрионов, личинок и мальков у этого вида в отличие от других в целом несколько выше среди потомства, полученного из крупной и особенно из наиболее крупной икры (табл. 8).

Т а б л и ц а 8

Связь между размерами икры, весом потомства и общей смертностью у чавычи [122]

Номер самок	Размер самок, см	Число икринок в 1 унции	Средний вес потомства, г		Общая смертность
			в начале	через 12 недель	
1а	82	139	0.32	4.67	6.0
1б	87	99	0.40	4.71	6.0
2а	87	149	0.30	5.00	2.0
2б	89	96	0.41	4.95	15.4
3а	83	136	0.30	4.85	6.4
3б	88	94	0.41	5.33	27.5
4а	88	131	0.33	4.45	6.9
4б	84	82	0.45	7.04	35.7
5а	81	141	0.29	4.38	3.4
5б	85	101	0.40	5.75	8.0

П р и м е ч а н и е. Самки «а» и «б» оплодотворены спермой одного самца.

По данным З. И. Галкиной [29], Н. П. Новоженина [81] и М. Б. Багенала [120], у форели более крупные икринки дают более жизнестойких личинок, как и у балтийского лосося. У карпа [39, 66, 115] средний размер икры коррелятивно не связан с выживанием эмбрионов, но из крупной икры выклеваются и более крупные личинки с повышенным темпом роста. При этом



разница между мелкими и средними по размеру сеголетками одного потомства сохраняется в дальнейшем, а между средними и крупными постепенно сглаживается. У аргентинского анчоуса [121], как и у карпа, связи между выживаемостью личинок и размерами икры не обнаружено. Однако и у него из более крупной икры выклеваются более крупные эмбрионы с большим запасом желтка, причем крупные личинки быстрее потребляют желток, чем мелкие. Это говорит о большей интенсивности обмена веществ у крупных личинок по сравнению с мелкими. У кубанского рыбца [97] из мелкой икры развиваются вполне нормальные эмбрионы, но по размеру они мельче, чем эмбрионы, выклюнувшиеся из крупной икры.

Таковы данные о связи размеров икры с ее выживаемостью и качеством потомства. Однако имеются высказывания противоположного характера, не обоснованные прямыми наблюдениями, о том, что мелкая икра с большим количеством жировых включений по качеству лучше, чем крупная икра с меньшим количеством жира. При этом предполагается, что большое количество жира в икре способствует повышению выживаемости личинок. В качестве примера можно указать работы В. А. Кузнецова по лещу и чехони Куйбышевского водохранилища [63, 64]. Это еще раз говорит о важности дифференцированного подхода при оценке качественного состава нерестового стада популяции в каждом конкретном случае. Кроме того, необходимо проведение серии специальных работ, посвященных изучению влияния количества жира в икре на выживаемость эмбрионов и личинок, чтобы достаточно полно оценить значение данного фактора и его место среди совокупности других, определяющих жизнестойкость, рост и развитие потомства рыб

#### **КОЛИЧЕСТВО ЗАПАСНЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И ВЫЖИВАНИЕ ЛИЧИНОК ПРИ ГОЛОДАНИИ**

Размер икринок С. Г. Крыжановским [59], а вслед за ним и другими ихтиологами рассматривается в двух аспектах: с одной стороны, как основание, площадка для размещения эмбриона, с другой — как величина запаса питательных веществ. В первом случае от размера икринки зависит величина будущей личинки, а во втором — продолжительность ее эндогенного питания. Среди большинства ихтиологов существует представление, что крупные личинки, имеющие большое количество питательных веществ в желточном мешке, способны дольше прожить при недостатке или отсутствии необходимых кормовых организмов в период перехода на экзогенное питание, чем мелкие с меньшим запасом желтка и жира. Это представление сложилось на основании многочисленных наблюдений, свидетельствующих о том, что основная элиминация народившегося поколения происходит именно на личиночных этапах развития, особенно на самых ранних. Е. Г. Бойко [11], например, прямо указывал, что эффективность нереста судака Азовского моря зависит от условий питания на личиночных этапах развития, особенно при переходе личинок на активное питание. С. Г. Крыжановский и др. [60], а также И. В. Никитинская [78] отмечали, что численность личинок сахалинской сельди резко сокращается в период их перехода на питание внешней пищей в связи с отсутствием в море в это время необходимых кормовых организмов. Такого взгляда придерживаются и многие другие исследователи. Таким образом, наличие или отсутствие необходимого корма в соответствующий период личиночного развития считается главной причиной, определяющей численность родившегося поколения рыб, а период перехода личинок на смешанное питание относят к числу критических. Однако имеется ряд и других наблюдений, которые показывают, что переход на питание внешним кормом не сопровождается повышенной смертностью личинок. Это относится, например, к черноморской хамсе, тихоокеанской сардине, атлантической макрели [32], днепровской и дунайской сельди [18], тарани и лещу [15],

головлю [127], усачу, подусту [126] и др., т. е. как к морским, так и к пресноводным видам рыб.

Чтобы оценить роль количества запасных питательных веществ для жизнестойкости личинок при голодании, следует обратиться к материалам, основанным на прямых наблюдениях. В последние годы таковых накоплено довольно много. Они показывают, что личинки рыб могут прожить без пищи длительное время даже после полного рассасывания желточного мешка. Так, например, личинки сахалинской сельди, сазана, карася, леща, карпа, днепровской и дунайской сельди, тарани, кутума, белого амура, усача, подуста, ладожского лосося выживают при полном голодании 6 суток после рассасывания желточного мешка, а отдельные особи и до 12 дней, после чего могут принимать пищу, жить и развиваться дальше (табл. 9) [33, 52, 54, 55, 60, 61, 70, 74, 77, 78, 87, 103, 105, 126].

Личинки, видимо, лишь очень немногих рыб, в частности щуки, живут без пищи 1—3 дня [51, 52]. Следует отметить, что при отсутствии корма на этапе смешанного питания желточный мешок личинок рассасывается на 1—2 дня позже обычного. Голодание естественно задерживает рост и развитие личинок, угнетает их поведение, но лишь более продолжительное голодание приводит к необратимым изменениям стенки кишечника, препятствующим в дальнейшем усвоению корма, и к гибели личинок.

Наблюдения показывают, что разница в продолжительности рассасывания желточного мешка у отдельных особей не превышает 0.5—1.0 суток, что ничтожно мало по сравнению с тем сроком, в течение которого личинки способны переносить полное голодание.

Изложенные данные свидетельствуют о том, что количество пищевых запасов, сосредоточенное в желточном мешке личинки, не может существенно влиять на продолжительность ее жизни в результате голодания или частичного недостатка пищи на этапе смешанного питания и сразу после полного рассасывания желточного мешка. Недостаток соответствующей пищи или полное ее отсутствие, следовательно, не могут быть серьезной причиной повышенной смертности рыб на ранних этапах личиночного периода развития. В. И. Владимиров [15], например, убедительно показал, что главные периоды смертности личинок леща, тарани и некоторых других видов не совпадают с этапом смешанного питания. Ряд авторов [15, 18, 126] не без основания считают, что смертность на ранних этапах личиночного развития рыб, особенно в так называемый его «критический период», зависит больше от качества родителей, их половых продуктов и экологических условий в эмбриональный период развития, чем от условий питания личинок. Высокая смертность личинок на ранних этапах развития, по мнению этих авторов, заключается в реализации дефектов их строения, часто незаметных для глаза наблюдателя, возникших при развитии яйца в организме матери и в ходе эмбрионального развития, т. е. она является продолжением естественной смертности, начавшейся еще в эмбриональном периоде развития. Эта точка зрения, нам кажется, наиболее верно объясняет причины высокой смертности рыб на ранне-личиночных этапах их развития.

Таким образом, количество запасных питательных веществ не может служить критерием качества икры. Для ее оценки могут быть использованы такие показатели, как диаметр икры, ее резистентность к неблагоприятным факторам среды и уровень обмена веществ эмбриона, который в конечном счете определяет характер роста потомства.

Т а б л и ц а 9

Гибель личинок кубанской тарани при голодании [105]

Продолжительность голодания, сутки	Дата наблюдений (апрель)	Количество погибших личинок, %
4	16—20	0.0
5	16—21	9.5
8	16—24	10.0
9	16—25	22.3
11	16—27	100.0
Контроль (личинки получали корм в течение 11 суток) . .	16—27	16.0

## ВЛИЯНИЕ КАЧЕСТВА РОДИТЕЛЕЙ НА КАЧЕСТВО ПОТОМСТВА

Л. В. Баденко, Л. Ф. Голованенко, С. Д. Груданова [8] отмечают, что при гипофизарной инъекции и получении икры в лучшем физиологическом состоянии находятся самки себрюги среднего размера и возраста. У самок малой и большой размерно-возрастных групп обнаруживается жировая истощенность. У истощенных рыб низкая выживаемость икры и личинок.

Т. И. Привольнев, З. И. Галкина и Г. Г. Галкин [90] констатировали тенденцию лучшего роста мальков лосося от крупной самки. Я. К. Песлак [85], Я. Песлак и Ю. Клявсон [86] установили, что хороший рыболовный эффект при разведении лосося дает скрещивание средневозрастных самок с молодыми самцами (табл. 10). Сперма молодых самцов полноценнее спермы средневозрастных и старых рыб.

Т а б л и ц а 10

**Возраст производителей, жизнестойкость икры и личинок лосося и средний вес их сеголетков [86]**

	Производители							
	♀ × ♂		♀ × ♂		♀ × ♂		♀ × ♂	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Вес производителей, кг . . . . .	6—8	2.5—3.5	3.5	3.0	6.5	14—16	13	3
Длина тела, см . . . . .	90	70	75	70	85	115—120	105	65
Возраст морской жизни . . . . .	2—3	1	1	1	2	4—5	4	1
Отход икры, % . . . . .		7.1		8.6		78.5		92.2
Выход личинок, % . . . . .		92.9		91.4		21.5		7.8
Отход молоди, % . . . . .		1.8		18.9		14.5		63.1
Вес сеголетков, г . . . . .		5.3		3.2		3.3		3.0

З. И. Галкина [27, 28] у форели не обнаружила связи между размерами, упитанностью самок и смертностью икры в период инкубации. Оказалось, что смертность икры у форели зависит от интенсивности дыхания самок, т. е. от уровня обмена веществ: чем выше интенсивность обмена, тем меньше отход икры. Она пришла к заключению, что самки, у которых в данном году смертность икры была невысокой, и на следующий год продуцировали икру, отход которой был невысок и, наоборот, т. е. качество икры, видимо, генетически связано с качеством материнского организма.

В. М. Коровина [50] установила, что потомство от молодых, особенно от впервые созревших особей невской корюшки, на ранних стадиях развития более чувствительно к совокупному воздействию высокой температуры и недостатку растворенного в воде кислорода, чем от зреловозрастных.

Э. А. Савельева, Т. Ф. Шуватова [93], Э. А. Савельева, Л. С. Федорова [92] показали, что самки донского судака, имеющие средние размеры тела, характеризуются наиболее высоким трофическим уровнем обмена веществ и меньшим временем созревания половых продуктов после гипофизар-

Т а б л и ц а 11

**Физиолого-биохимические показатели личинок, полученных от различных самок судака [93]**

	Размерные группы			Коэффициент корреляции
	мелкие	средние	крупные	
Средний вес личинки, мг . . . . .	0.9	1.4	1.1	—
Количество потребляемого O <sub>2</sub> одной личинкой, мг/л в час . . . . .	1.57	2—2.9	1.94	+0.9
Содержание белка, мг/г . . . . .	72.0 ± 5.9	139 ± 0.148	66.0 ± 11.7	+0.8
Число исследованных личинок . . . . .	50	50	50	—

ной инъекции. Их икра наиболее богата белком и желтком (табл. 11). Эмбриональный период развития при одинаковых температурах короче, а эмбрионы отличаются высокой интенсивностью весового роста и повышенной скоростью потребления запасов желточного мешка, т. е. высоким уровнем обмена веществ. При подборе пар в связи с этим лучший рыбоводный эффект дает скрещивание производителей среднего возраста. У быстрорастущих самок одного возрастного поколения показатели потомства лучше, чем у медленнорастущих. Эти авторы полагают, что интенсивность обмена веществ родителей генетически наследуется потомством.

В. В. Кормилин, В. П. Митрофанов [49] у балхашской маринки выявили отрицательную зависимость ( $r = -0.35$  при высоком уровне значимости) между уровнем обмена самок и жизнестойкостью личинок при голодании. Потомство, полученное от самок с высоким уровнем обмена веществ, при отсутствии пищи погибает быстрее, чем от самок с низким уровнем обмена. Это опять-таки говорит о том, что у личинок первых самок обменные процессы протекают интенсивнее, чем у вторых, и потомство, видимо, наследует интенсивность обменных процессов родителей.

В. Н. Жукинским [34, 35] в опытах с икрой тарани установлено, что наиболее высокий процент оплодотворенной икры дает скрещивание самок и самцов среднего возраста. По его мнению, влияние возраста на оплодотворяемость икры составляет только  $\frac{1}{3}$  совокупного действия факторов, определяющих ход этого процесса. В. И. Владимиров [16], К. И. Семенов и В. Н. Жукинский [19, 20] изучали жизнестойкость личинок тарани и леща при голодании. Показано, что жизнестойкость голодающих личинок в той или иной степени положительно связана с упитанностью и толщиной тела самок, содержанием углеводов и жиров в их мышцах, т. е. с запасом энергетических веществ в организме матери. В то же время она тесно связана отрицательной связью со скоростью эмбрионального развития, которая в известной мере характеризует интенсивность обменных процессов эмбриона и личинки. Личинки с более интенсивным обменом при голодании погибают быстрее, чем с менее интенсивным. Такая же связь жизнестойкости личинок существует и с темпом роста самок в последний год их жизни. Интенсивность обменных процессов родителей наследуется потомством. Жизнестойкость питавшихся личинок оказалась более высокой у тех особей, которые выключались из икры со средним количеством жира, углеводов и протеина, а также у потомства самок с интенсивным ростом в последний год жизни. Авторы указывают, что рассмотренные связи не являются постоянными. В отдельные годы некоторые из них не проявляются вовсе, а сила связи других меняется. В отношении возраста наилучшее потомство дают самки в расцвете жизненных сил, хуже — молодые, наихудшее — старые.

В. И. Владимиров [17] в работе, посвященной влиянию скорости роста производителей на численность потомства у рыб, на основании собственных наблюдений и анализа многочисленных литературных данных пришел к заключению, что быстрая скорость роста производителей и их повышенная плодовитость, несмотря на снижение размеров и жирности икры, приводят в целом к улучшению жизнестойкости потомства, причем физиологические особенности родителей наследуются потомством.

В. Н. Жукинский, Р. И. Гош [36] показали, что интенсивность дыхания икры как показатель обмена веществ у зреловозрастных производителей леща и тарани выше, чем у молодых и старых. У них же более высокие оплодотворяемость икры и жизнестойкость потомства.

По данным наших опытов с икрой леща [21] и по неопубликованным сведениям, икра тугорослых самок чувствительнее к воздействию высоких температур, чем икра самок с интенсивным темпом роста, а качество спермы старых самцов хуже, чем у молодых и особенно зреловозрастных. Характер темпа роста молоди в целом сохраняется и у взрослых рыб. Оказалось также, что в нормальных условиях отход икры за период эмбрионального развития может быть примерно одинаковым у самок всех возрастов, но при воздействии

неблагоприятных факторов самый высокий ее отход происходит в потомстве наиболее молодых самок (табл. 12). При выращивании личинок леща в прудах с разной кормностью гибель личинок в потомстве самки 14-летнего воз-

Т а б л и ц а 12

Отход икры и размер выклюнувшихся эмбрионов у леща  
разного возраста

Возраст самок	Условия развития	Отход икры, %	Длина эмбрионов при выклеве, мм	Число исследованных рыб
8+	Нормальные . . . . .	37.2	6.1	7
	Высокая температура	88.0		
11+	Нормальные . . . . .	25.5	5.98	7
	Высокая температура	72.0		
13+	Нормальные . . . . .	30.1	5.91	9
	Высокая температура	56.0		

раста была меньше, чем среди потомства 9- и 11-летних самок, причем даже в пруду с высоким содержанием кормовых организмов (табл. 13).

Т а б л и ц а 13

Отход личинок леща в период их развития  
в разных по кормности прудах

Дата и этап развития	Зимовальный пруд			Нерестовый пруд		
	9+	11+	14+	9+	11+	14+
16 июня (D) . . . . .	8.7	20.7	12.0	13.2	13.2	5.5
9 июля (начало F) . . . .	35.7	38.8	5.2	4.7	11.0	2.7
Общее . . . . .	44.4	58.0	22.7	24.8	29.5	11.2

Зависимость между качеством родителей и качеством потомства у рыб наиболее полно и достоверно изучена практиками прудового карповодства, которым представляется возможность потомство любой пары производителей проследить на протяжении ряда лет. Работами О. А. Гримма [30], Ф. Г. Мартышева [71], А. И. Канаева [44], С. Жарнецкого, В. Карбовского, З. Рыхлицкого [131], И. М. Анисимовой, М. Ф. Мартышева, Ю. А. Привезенцева [1, 88], В. С. Кирпичникова [45], Ф. Г. Мартышева, Ю. В. Кудряшовой, Н. И. Масловой [72] и других доказано, что производители карпа среднего возраста при высоком проценте оплодотворенной икры и меньшем ее отходе за период инкубации дают потомство, отличающееся высоким темпом роста, упитанностью, стойкостью к паразитарным заболеваниям и меньшим отходом за время зимовки. Высокий темп линейного и весового роста молоди сохраняется и при дальнейшем выращивании (табл. 14).

Т а б л и ц а 14

Возраст производителей и качество потомства у карпа [1]

Возраст производителей	Процент оплодотворенной икры	Отход икры, %	Вес молоди, г		
			сеголетки	двухлетки	пятигодовики
4+	77.9	72	34—36	510.1	3500
8+	91—92	22 и менее	39.70	575	3975
17+	94—99	До 40	25.04	375	2225

Изложенные материалы показывают, что воспроизводство рыбных запасов зависит не только от экологических или внешних условий, каковыми являются условия размножения, развития икры, личинок и молоди, питания и т. п., но и от таких чисто внутренних факторов, как возраст производителей, входящих в состав нерестового стада, их упитанность, жирность, темп линейного и весового роста, интенсивность обмена веществ и т. п. Следовательно, оптимальный уровень воспроизводства возможен лишь при наличии определенной качественной структуры нерестового стада любой популяции рыб при наличии в его составе достаточного количества зреловозрастных производителей, находящихся в расцвете жизненных сил. В принципе и омоложенное нерестовое стадо, состоящее из молодых и впервые созревающих особей, могло бы обеспечить необходимый уровень воспроизводства, но для этого требуется наличие целого ряда благоприятных условий. К их числу, в частности, относятся следующие.

1. Повышенная численность молодых производителей по сравнению с их количеством в нерестовом стаде, имеющим нормальную размерно-возрастную структуру, поскольку молодые самки продуцируют в несколько раз меньше икры, чем особи среднего возраста и старые.

2. Благоприятные условия размножения, способствующие вымету икры всеми самками нерестового стада.

3. Благоприятные условия в эмбриональный период развития, так как при воздействии неблагоприятных факторов в первую очередь погибает икра молодых производителей.

4. Благоприятные условия для развития и питания личинок. При неблагоприятных условиях смертность среди потомства молодых производителей выше, чем среди потомства производителей зреловозрастных.

Практически ни одно из этих условий пока не поддается воздействию и управлению со стороны человека, так как они относятся к разряду эколого-климатических. В связи с этим приходится признать, что омоложенное нерестовое стадо не в состоянии обеспечить необходимый уровень воспроизводства рыбных запасов.

Допустим, что все необходимые условия соблюдены, и молодые производители обеспечивают требуемую численность пополнения. Каких в таком случае можно ожидать показателей качества потомства, а отсюда и товарной продукции? Как было показано, молодые производители продуцируют мелкую икру, из которой выклеиваются мелкие по размеру и маложизненные личинки с низким уровнем обмена веществ, с замедленным темпом линейного и весового роста и т. п., причем эти свойства личинок сохраняются в дальнейшем у молоди и взрослых рыб. Наряду с плохим ростом такие рыбы имеют обычно пониженную упитанность и жирность, невысокий уровень обмена веществ и плодовитость. Поскольку физиологические качества родителей, видимо, наследуются потомством, то длительное омоложение нерестового стада неминуемо должно привести к вырождению популяции, снижению товарных качеств рыбной продукции, уменьшению ее численности и в конечном итоге к замещению ценных в промысловом отношении видов малочисленными.

Отсюда следует, что для восстановления запасов рыб во внутренних водоемах, в частности в водохранилищах, и для увеличения уловов, необходимо прежде всего принять решительные меры по восстановлению оптимальной размерно-возрастной структуры нерестовых стад промысловых популяций. Это может быть достигнуто введением строгого лимита на отлов зреловозрастных производителей, селективным отловом малолетних видов рыб и рядом других биотехнических мероприятий. Рыбное хозяйство на внутренних водоемах должно быть максимально приближено к культурному типу хозяйств.

1. Анисимова И. М., Мартышев М. Ф., Привезенцев Ю. А. Возрастной подбор производителей. — Рыбоводство и рыболовство, 1961, № 2, с. 21—26.
2. Анохина Л. Е. О связи плодовитости и жирности салаки (*Clupea harengus membras* L.). — ДАН СССР, 1959, т. 129, № 6, с. 1417—1420.
3. Анохина Л. Е. О связи плодовитости, изменчивости размеров икринок и жирности беломорской сельди *Clupea harengus pallasi maris-albi* Berg. — ДАН СССР, 1960, т. 133, № 4, с. 960—964. 963
4. Анохина Л. Е. О связи плодовитости, жирности рыб и изменчивости размеров икры у сельдевых. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 290—295.
5. Анохина Л. Е. Некоторые вопросы плодовитости сельди Онежского залива. — ДАН СССР, 1962, т. 12, № 6, с. 1412—1416.
6. Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., 1969. 200 с.
7. Анухина А. М. Качество икры беломорской наваги в связи с численностью потомства. — Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 6 (53), с. 1004—1008.
8. Баденко Л. В., Голованенко Л. Ф., Груданова С. Д. О влиянии физиологического состояния самок северюги на качество икры и потомство. — Тр. ЦНИОРХ, 1972, т. 4, с. 191—200.
9. Белянина Т. Н. О связи жирности самок, плодовитости и качества икры у беломорской корюшки *Osmerus eparlanus dentex natio dvinensis* Smitt. — Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 3 (32), с. 477—482.
10. Бенинг А. Л. О плодовитости стерляди. — Изв. Саратовск. гос. ин-та сельского хоз-ва и мелiorации, 1927, № 3, с. 17—19.
11. Бойко Е. Г. Эффективность естественного размножения и основные пути воспроизводства судака Азовского моря. — Тр. ВНИРО, 1965, т. 31, № 2, с. 32—40.
12. Васецкий С. Г. О связи некоторых биологических показателей самок воблы и изменчивости величины икринок. — В кн.: Материалы по изменчивости и экологии рыб. М., 1962, с. 132—138.
13. Васецкий С. Г. О закономерностях изменения величины икринок текущих самок воблы. — В кн.: Особенности развития некоторых рыб и амфибий в связи с их экологией. М., 1962, с. 254—265.
14. Васильев Л. И. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1950, вып. 1, с. 256—276.
15. Владимиров В. И. Личиночные критические периоды развития и смертность у рыб. — Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 1 (3), с. 104—117.
16. Владимиров В. И. Влияние степени нагула самок на качество потомства в ранние периоды жизни у рыб. — В кн.: Влияние качества производителей на потомство у рыб. Киев, 1965, с. 35—93.
17. Владимиров В. И. Влияние скорости роста производителей на выживаемость и численность потомства у рыб. — Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 6 (83), с. 963—976.
18. Владимиров В. И., Семенов К. И. Критический период в развитии личинок рыб. — ДАН СССР, 1959, т. 126, № 3, с. 663—667.
19. Владимиров В. И., Семенов К. И., Жукинский В. Н. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб. — Тез. докл. на совещ. по теоретическим вопр. рыбоводства. М., 1964, с. 9—16.
20. Владимиров В. И., Семенов К. И., Жукинский В. Н. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., 1965, с. 19—32.
21. Володин В. М. О разнокачественности половых продуктов леща Рыбинского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, № 11, с. 28—33.
22. Володин В. М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище. — Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 2 (27), с. 266—274.
23. Володин В. М. Плодовитость чехони *Pelecus cultratus* (L.) в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 9—20.
24. Володин В. М. Плодовитость налима *Lota lota* (L.) в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 222—230.
25. Володин В. М. Плодовитость снетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 165—178.
26. Володин В. М. Плодовитость снетка Белого озера. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР, 1972, № 13, с. 53—58.
27. Галкина З. И. Зависимость между качеством самок радужной форели и полученного от них потомства. — Тез. докл. на Всесоюз. совещ. по экол. и физиол. рыб, М., 1966, с. 83—84.
28. Галкина З. И. Качество самок радужной форели и их потомства. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967, с. 75—79.
29. Галкина З. И. Зависимость размеров икры от размеров и возраста самок лососевых рыб — *Salmo salar* L. и *Salmo irideus* Gilb. — Вопр. ихтиол., 1970, т. 10, вып. 5 (64), с. 827—837.
30. Гримм О. А. Рыбоводство. М.—Л., 1931. 180 с.

31. Деметьева Т. Ф. Значение репающего фактора в свете годовых и многолетних колебаний численности популяции. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 34—43.
32. Делник Т. В. Показатели элиминации в эмбриональный и личиночный периоды развития черноморской хамсы. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1961, № 13, с. 314—329.
33. Дислер Н. Н. Развитие тарани. — В кн.: Работы по экологической морфологии рыб. М., 1953, с. 178—203.
34. Жукинский В. Н. Зависимость качества потомства на ранних этапах жизни от возраста производителей у рыб (на примере тарани). — Автореф. канд. дис., Киев, 1964. 23 с.
35. Жукинский В. Н. Зависимость качества половых продуктов и жизнестойкости эмбрионов от возраста производителей у тарани. — В кн.: Влияние качества производителей на потомство у рыб. Киев, 1965, с. 94—122.
36. Жукинский В. Н., Гош Р. И. Жизнестойкость эмбрионов в зависимости от интенсивности дыхания у тарани и леща разного возраста. — Гидробиол. ж., 1970, т. 6, № 4, с. 60—71.
37. Жукинский В. Н., Дьячук И. Е. Зависимость биометрических показателей овулировавших икринок от некоторых показателей самок тарани и красноперки. — Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 2 (31), с. 293—303.
38. Земская К. А. О влиянии нагула и численности производителей на величину потомства каспийского леща. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 307—313.
39. Зонова А. С. О связи размеров икринок с некоторыми признаками самок карпа *Cyprinus carpio* L. — Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 5 (82), с. 816—828.
40. Зотин А. И. Относительная плодовитость рыб и величина яиц. — Вопр. ихтиол., 1961, т. 1, вып. 2 (19), с. 307—313.
41. Иоганзен Б. Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы. — Вопр. ихтиол., 1955, вып. 3, с. 57—68.
42. Иоганзен Б. Г., Загороднева Д. С. Плодовитость сибирского ельца и факторы ее определяющие. — Учен. зап. Томск. ун-та, 1950, т. 15, с. 117—141.
43. Казаковский А. Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши. — Изв. ТИНРО, 1949, т. 31, с. 3—57.
44. Канаев А. И. К вопросу влияния возраста производителей карпа на потомство. — Рыбн. хоз-во, 1955, № 3, с. 58—61.
45. Кирпичников В. С. Методы проверки производителей по потомству в карповых хозяйствах. — В кн.: Селекция карпа и вопросы интенсификации прудового рыбоводства. Л., 1966, с. 40—62.
46. Киселевич К. А. Материалы по биологии каспийских сельдей. I. О плодовитости каспийско-волжских сельдей. — Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., 1923, т. 5, вып. 1, с. 15—57.
47. Кожевников Г. П. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования. — В кн.: Рыбохозяйственное освоение Горьковского водохранилища. Л., 1965, с. 43—97.
48. Кожевников Г. П. Перспективы увеличения запасов и уловов рыб в Горьковском водохранилище. — В кн.: Биологические и промысловые ресурсы водохранилищ. Л., 1972, с. 108—126.
49. Кормилищ В. В., Митрофанов В. П. Влияние нагула самок балхашской маринки *Schizothorax argentatus* Kessler на жизнестойкость потомства. — Вопр. ихтиол., 1972, т. 12, вып. 6 (77), с. 1124—1127.
50. Коровина В. М. Зависимость стойкости зародышей рыб от возраста производителей. — Изв. ВНИОРХ, 1961, т. 51, с. 118—125.
51. Костомарова А. А. Значение этапа смешанного питания для выживаемости личинок щуки. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 344—347.
52. Костомарова А. А. Влияние голодания на развитие личинок костистых рыб. — В кн.: Особенности развития некоторых рыб и амфибий в связи с их экологией. М., 1962, с. 4—78.
53. Краснощеков С. И. О причинах колебания численности омуля в озере Байкал. — Тр. совещ. Ихтиол. комис., 1961, вып. 13, с. 238—247.
54. Красюкова З. В. Гистологические изменения слизистой оболочки кишечника сазана в связи с составом пищи на ранних этапах постэмбриогенеза. — Вестн. ЛГУ, 1958, № 3, вып. 1, с. 131—142.
55. Красюкова З. В. Этапность раннего онтогенеза сазана как одно из приспособлений, обеспечивающих сохранение численности вида. — Учен. зап. ЛГУ, 1962, сер. биол., № 131, вып. 48, ч. 2, с. 178—196.
56. Кривобок М. Н., Сторожук А. Я. Влияние размеров и возраста самок волжского осетра на вес и химический состав зрелых икринок. — Вопр. ихтиол., 1970, т. 10, вып. 6 (65), с. 1012—1017.
57. Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Физиологическая характеристика салаки *Clupea harengus tembras* (L.) с различной плодовитостью. — Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 3 (24), с. 441—451.



58. *Кривобок М. Н., Тарковская О. И., Карасикова А. А.* Качество икры салаки различной длины, возраста и плодовитости. — Тр. ВНИРО, 1970, т. 69, с. 133—147.
59. *Крыжановский С. Г.* О значении размеров поверхности желточного мешка яиц костистых рыб для органогенеза. — Зоол. ж., 1940, т. 19, вып. 3, с. 456—471.
60. *Крыжановский С. Г.* О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди. — Рыбн. хоз-во, 1955, № 1, с. 49—52.
61. *Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н.* Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (*Percoidae*). Тр. ИМЖ АН СССР, М., 1953, вып. 10, с. 3—139.
62. *Кудерский Л. А.* Основные принципы ведения рационального рыбного хозяйства на водохранилищах. — В кн.: Биологические и промысловые ресурсы водохранилищ. Л., 1972, с. 78—107.
63. *Кузнецов В. А.* Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) и качество его икры. — Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 5 (82), с. 805—815.
64. *Кузнецов В. А.* Приспособительное значение изменений качества икры и плодовитости в воспроизводстве популяции чехони (*Pelecus cultratus* L.). — Вопр. ихтиол., 1974, т. 4, вып. 4 (87), с. 630—637.
65. *Кузин М. А., Шатуновский М. И.* О связи жирности и плодовитости у аральского леща *Abramis brama orientalis* Berg. — Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 5 (88), с. 926—928.
66. *Лебедев Н. В.* К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб. — В кн.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. М., 1959, т. 1, с. 779—778.
67. *Лебедев Н. В., Чжен-Дюн.* Причина разнокачественности икры некоторых рыб. — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 2, с. 256—268.
68. *Летичевский М. А.* К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря. — Зоол. ж., 1946, т. 25, вып. 4, с. 351—357.
69. *Ловецкая Е. А.* Материалы по биологии амурской кеты. — Изв. ТИНРО, 1948, т. 27, с. 115—137.
70. *Макеева А. П., Муравлева Р. Е.* О выживаемости личинок белого амура при голодании. — Науч. докл. Высшей школы, 1969, биол. науки, № 2, с. 17—22.
71. *Мартышев Ф. Г.* Влияние возраста производителей карпа на хозяйственные качества потомства. — В кн.: Научная конференция по вопросам значения возраста при разведении сельскохозяйственных животных. М., 1953, с. 131—134.
72. *Мартышев Ф. Г., Кудряшова Ю. В., Маслова Н. И.* Выход и качество товарной продукции зависит от условий содержания производителей. — Рыбоводство и рыболовство, 1971, № 5, с. 8—9.
73. *Мейен В. А.* О причинах колебания размеров икринок костистых рыб. — ДАН СССР, 1940, т. 28, № 7, с. 654—657.
74. *Механик Ф. Я.* К вопросу о голодании рыб. — Зоол. ж., 1957, т. 36, № 12, с. 1897—1900.
75. *Москаленко Б. К.* Влияние многолетних колебаний уровня р. Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб. — Зоол. ж., 1956, т. 35, № 5, с. 746—753.
76. *Небольсина Т. К., Елизарова Н. С., Раенко О. В., Абрамова Л. П.* Численность промысловых рыб Волгоградского водохранилища и мероприятия по повышению его рыбопродуктивности. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1971, т. 10, с. 129—176.
77. *Никитинская И. В.* О начале активного питания личинок сахалинской сельди (*Clupea harengus pallasi* Valb.). — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 10, с. 1568—1571.
78. *Никитинская И. В.* Приспособительное значение разнокачественности личинок сахалинской сельди. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 391—392.
79. *Никольский Г. В.* О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов. — Зоол. ж., 1950, т. 29, вып. 6, с. 489—501.
80. *Никольский Г. В.* О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953, с. 199—206.
81. *Новоженкин Н. П.* К вопросу о жизнестойкости потомства от впервые нерестующих производителей радужной форели. — В кн.: Сборник научно-исследовательских работ ВНИИПРХ. Т. 4, М., 1970, с. 69—90.
82. *Остроумов А. А.* О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 168—183.
83. *Остроумов А. А.* Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1 (4), с. 211—235.
84. *Павловская Р. М.* Динамика плодовитости и жирности икры черноморской хамсы и значение этих факторов в урожайности поколений. — В кн.: Вопросы физиологии рыб Черного и Азовского морей. М., 1964, с. 107—114.
85. *Песлак Я. К.* Влияние качества производителей на качество выращиваемой на рыбных заводах молоди лосося. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967, с. 73—75.
86. *Песлак Я. К., Клявсон Ю.* Характеристика качества потомства балтийского лосося по морфофизиологическим показателям производителей при искусственном вос-

- производстве. — В кн.: Ихтиология и озерное рыбное хозяйство. Т. 1, ч. 1, Рига, 1968, с. 103—108.
87. *Попова К. С.* Влияние голодания на развитие кутума в начале личиночного периода жизни. — В кн.: Работы по экологической морфологии и физиологии рыб. М., 1961, с. 63—71.
  88. *Привезенцев Ю. А.* Некоторые качественные показатели потомства, полученного от карпов-производителей разного возраста. — Автореф. канд. дис., М., 1964. 31 с.
  89. *Привольнев Т. И., Галкина З. Н., Галкин Г. Г.* Неоднородность зрелой икры лосося (*Salmo salar* L.) и леща (*Abramis brama* L.). — Изв. ГосНИОРХ, 1964, т. 58, с. 150—159.
  90. *Привольнев Т. И., Галкина З. И., Галкин Г. Г.* О влиянии размера самок и величины икринок на потомство лосося. — Изв. ГосНИОРХ, 1964, т. 58, с. 159—167.
  91. *Романьчева О. Д.* О качестве производителей судака (*Lucioperca lucioperca* L.) в нерестово-выростных хозяйствах р. Дона. — Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2 (32), с. 283—285.
  92. *Савельева Э. А., Федорова Л. С.* Влияние гишофизарной стимуляции развития ооцитов на морфогенетические и метаболические процессы зародышей судака *Lucioperca lucioperca* L. — Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 6 (83), с. 1024—1034.
  93. *Савельева Э. А., Шуватова Т. Ф.* О некоторых закономерностях связей между потомством и родителями у донского судака (*Lucioperca lucioperca* L.) — Вопр. ихтиол., 1972, т. 12, вып. 2 (73), с. 273—281.
  94. *Световидова А. А.* Возрастной состав и темп роста рыб Уччинского водохранилища. — В кн.: Очерки природы Подмосковья и Московской области. М., 1947, с. 230—240.
  95. *Себенцов Б. М., Мейснер Е. В.* Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. — Тр. ВНИИПРХ, 1947, т. 4, с. 9—25.
  96. *Семенов К. И.* Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения. — Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 1 (26), с. 99—112.
  97. *Смирнова Е. Н.* Особенности развития кубанского рыльца в эмбриональном и личиночном периодах жизни. — Тр. ИМЖ, 1957, вып. 20, с. 71—94.
  98. *Соколов Н. П.* Плодовитость сазана каспийско-волжского района. — Тр. Среднеазиатского гос. ун-та, 1933, вып. 13, с. 4—16.
  99. *Суворов Е. К.* Основы ихтиологии. М., 1948. 580 с.
  100. *Танасийчук Л. Н.* Зависимость между плодовитостью самок чехони и жирностью их икры и мышц. — Рыбн. хоз-во, 1970, вып. 10, с. 90—94.
  101. *Тюрин П. В.* Биологические основания реконструкции рыбных запасов в северо-западных озерах СССР. — Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 40, с. 6—194.
  102. *Тюрин П. В.* Теоретические основания рационального регулирования рыболовства. — В кн.: Теоретические основы регулирования рыболовства на внутренних водоемах (на примере озера Ильмень). Л., 1974, с. 7—25.
  103. *Фроленко Г. И.* Влияние голодания на развитие личинок леща и обыкновенного карася. — Науч. докл. Высшей школы, биол. науки, 1959, № 1, с. 29—32.
  104. *Хашем М. Т.* Состояние популяции синца *Abramis ballerus* (L.) в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 5 (52), с. 858—868.
  105. *Цуникова Е. П.* Выживаемость личинок кубанской тарани *Rutilus rutilus* Heckeli (Nordm.) при голодании. — Вопр. ихтиол., 1972, т. 12, вып. 2 (73), с. 391—393.
  106. *Цыплаков Э. П.* Изменчивость воспроизводительной способности стада леща *Abramis brama* (L.) Куйбышевского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 1 (54), с. 90—101.
  107. *Цыплаков Э. П.* Лещ. — В кн.: Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Л., 1972, с. 68—113.
  108. *Чепракова Ю. И.* О связи между содержанием жира в икре и морфобиологическими особенностями самок воблы. — ДАН СССР, 1960, т. 135, № 1, с. 233—236.
  109. *Чепракова Ю. И.* Содержание жира в неоплодотворенной икре текущих самок нерестового стада воблы. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 296—300.
  110. *Чепракова Ю. И.* Изменение качественных показателей икры при повторном нересте. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., 1965, с. 73—76.
  111. *Чепракова Ю. И., Васецкий С. Г.* Особенности зрелой икры воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) в связи с характером нерестового стада. — Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2 (23), с. 262—274.
  112. *Чепракова Ю. И., Шубникова Н. Т.* О связи между содержанием жира в икре и морфобиологическими показателями беломорской сельди. — В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., 1966, с. 75—78.
  113. *Чугунова Н. И.* Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий оторма. — В кн.: Рыбы Каспийского моря. М., 1951, с. 153—170.
  114. *Шатуновский М. И., Белянина Т. Н.* Созревание и плодовитость рыб в пределах поколения в связи с их физиологической неоднородностью. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967, с. 38—44.

115. Шпет Г. И. Влияние размеров посадочного материала на размеры двухлетнего карпа. — Тр. Томск. ун-та, сер. биол., 1955, т. 131, с. 175—181.
116. Штурбина М. А. Зависимость качества получаемой рыбоводами осетровой молоди от индивидуальных особенностей икры. — Вопр. ихтиол., 1955, вып. 4, с. 105—114.
117. Шульман Г. Е., Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб. — В кн.: Вопросы физиологии рыб. М., 1970, вып. 2, с. 96—108.
118. Ястребков А. А. Индивидуальная и внутривидовая изменчивость размеров икры горбуши и кеты. — Тр. Мурманск. биол. ин-та, 1965, вып. 9 (13), с. 26—33.
119. Ястребков А. А. О зависимости размеров и темпа роста личинок горбуши от величины икринок. — Тр. Мурманск. биол. ин-та, 1966, вып. 12 (16), с. 45—54.
120. Bagenal M. B. Relationship between egg size and fry survival in brown trout *Salmo trutta* L. — J. Fish. Biol., 1969, vol. 1, N 4, p. 349—354.
121. Ciechomski Janina Dz. Development of the larvae and variations in size of the eggs of the Argentine anchovy, *Engraulis anchoita* Hubbs and Marini. — J. Conseil permanent. internat. explorat. mer, 1966, vol. 30, N 3, p. 281—290.
122. Fowler Z. G. Growth and mortality of fingerling chinook salmon as affected by eggs size. — Progr. Fish.-Cult., 1972, vol. 34, N 2, p. 66—69.
123. Franz V. Zur Eierproduction der Scholle (*Pleuronectes platessa*). — Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland, 1910, Bd. 9, H. 2, s. 32—38.
124. Mitchell A. On the egg-production of certain fishes. — Fish. Invest., Fish. board Scotland, 1913. 330p.
125. Pecarcová Květa. Počet jiker a jejich velikost ve vztahu k velikosti samik pstruha obecného (*Salmo trutta morpha fario* L.) a duhového (*Salmo gairdneri irideus* Gilb.) — Univ. Carolina Biol., 1956, vol. 2, N 1, p. 44—56.
126. Peňáz M. Differences in mortality rate and development in feeding and starvating larvae of *Chondrostoma nasus* and *Barbus barbus* (Pisces). — Zool. listy, 1971, vol. 20, N 1, p. 85—93.
127. Peňáz M., Sterba O. Notes to the incubation period, growth and mortality of the chub, *Leuciscus cephalus* (Linne, 1758) in the early life-history stages. — Vest. Česosl. společ. Zool., 1969, vol. 33, N 1, p. 56—70.
128. Raitt D. C. The fecundity of the Haddock. — Fish. Board Scotl. Scient. Invest., 1833, N 1, p. 72—79.
129. Scott D. P. Effect of food quantity on fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. — J. Fish Res. Board Canada, 1862, vol. 19, N 4, p. 715—731.
130. Svärdsön G. Natural selection and egg number in fish. — Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1949, N 29, p. 115—132.
131. Zarnecki S., Karbowski W., Rychlicki Z. Wpływ selekcji narybku w okresie przesiadkowania na późniejszy wzrost karpia. — Roczn. nauk Roln., 1955, Bd. 70, N 2, p. 138—143.

## РОСТ РЫБ КАК ОДИН ИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Любая популяция организмов, в частности рыб, обменивается с окружающей средой веществом, энергией и информацией, т. е. представляет собой открытую систему, имеющую ряд параметров — численность, соотношение полов, число возрастных групп и т. д. Каждый из параметров изменяется во времени под воздействием комплекса факторов внешней и внутренней среды. Наряду с общими закономерностями существования свойство этих вариаций — разнообразие, возможность неоднозначного протекания. Однако в большинстве случаев есть основание считать, что изменениям параметров свойственна статистическая устойчивость. Поэтому популяция должна рассматриваться как сложная стохастическая система с учетом возможности многих состояний, каждое из которых может характеризоваться совокупностью параметров, выражающих основные свойства системы в фиксированный момент времени. В настоящей статье описывается методика анализа роста рыб как одного из важнейших показателей состояния популяции, излагается вероятностный подход к изучению роста (по фактическим измерениям длины, веса рыб и по информации, содержащейся в регистрирующих структурах на примере чешуи), к анализу связей между его параметрами.

Степень изученности состояния популяции зависит от полноты информации, вовлеченной в анализ, и репрезентативности избранных показателей. Представляет интерес обсуждение некоторых параметров с позиции их информативности о состоянии популяции. Бивертон и Холт [2] описывали состояние популяции, опираясь на ее численность. Численность — важнейший признак, однако в ряде случаев она не дает достаточно полного представления о рассматриваемой системе.

Лесли (цит. по: Шефер [23]) предложил представить популяцию в виде конечного вектор-столбца  $N = N_0, N_1, N_2, \dots, N_n$  в  $n$ -мерном пространстве возрастных групп, что дает возможность учесть ее возрастную структуру.

В работе А. К. Прица [16] предлагается для характеристики состояния популяции ввести энтропию  $S = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$ . Здесь  $p_i$  выражает вклад каждой возрастной группы в общую численность. Максимальное значение энтропия достигает, когда все вероятности  $p_i$  равны друг другу, т. е.  $p_1 = p_2 = \dots = p_n = 1/n$ . В этом случае численность всех возрастных групп одинакова. Энтропия равна нулю, если одно из значений  $p_i = 1$ , т. е. имеется только одна возрастная группа. Увеличение энтропии в каком-либо году по сравнению с предыдущим говорит о том, что либо в течение прошлых лет уменьшалось пополнение, либо некоторые из них были совершенно неурожайными. Уменьшение энтропии свидетельствует либо о возрастании попол-

нения в предыдущие годы, либо о наличии в прошлом достаточно урожайных лет.

При выделении состояний, в которых находятся группы особей популяции, можно использовать не один (возраст), а целый ряд признаков (пол, возраст, показатели роста — длина туловища, вес и т. д.) (рис. 1). Чем больше призна-

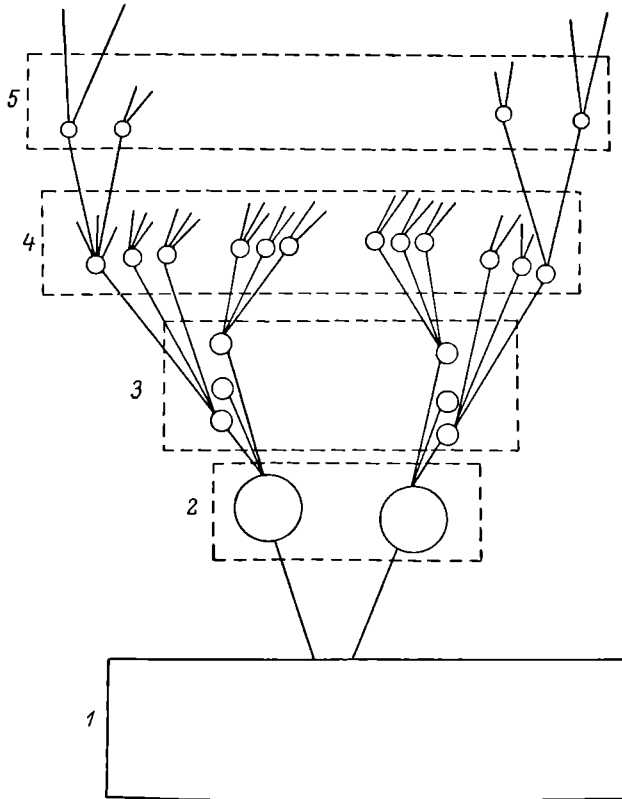


Рис. 1. «Дерево» возможных состояний популяции.

1 — улов, характеризующий популяцию, 2 — соотношение полов в улове, 3 — возрастная структура улова, 4, 5 — линейно-весовая структура улова.

ков принимается во внимание, тем полнее можно получить представление о состоянии системы. Однако с увеличением числа учитываемых показателей резко возрастает трудоемкость исследования. Кроме того, при относительно небольшом исходном улове разбиение на многочисленные группы может обусловить недостаточное число особей — нерепрезентативную выборку в отдельных группах. Разрешение этого противоречия заключается в оптимальном выборе биологических показателей.

Массовый биологический анализ, проводимый лабораторией ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР, предполагает определение пола, длины, веса, жирности рыб наряду с другими показателями (содержимое кишечника, вес гонад и т. д.). Исходя из этих данных, в настоящее время наиболее приемлемо ограничение «дерева» возможных состояний популяции на уровне ростовых показателей. Указанные на этой части «дерева» (которое при наличии достаточно большой выборки можно расширить) параметры в обобщенной форме отражают многие сложные взаимоотношения между внешними и внутренними факторами популяции, дают возможность выделения относительно большого числа репрезентативных групп особей разного пола, возраста, веса, длины для вычисления энтропии. Определен-

ный интерес представляет также использование для описания состояния популяции и других статистических характеристик показателей роста.

Анализ литературных и собственных данных показывает, что изменение в процессе роста ряда параметров (длины туловища  $l$ , веса  $Q$ , радиуса чешуи  $R$  и т. д.) происходит неравномерно. К настоящему времени найден ряд детерминированных зависимостей, с некоторой точностью отражающих протекание их во времени и между собой. Однако существующие модели роста рыб часто находятся в сильном противоречии с фактическим материалом.

## МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ РОСТА РЫБ ВО ВРЕМЕНИ

Детерминированному описанию роста рыб во времени посвящено много работ. Для нахождения функциональных зависимостей от времени  $l(t)$ ,  $Q(t)$  и т. д. в этих работах в основном использовались элементарные функции (линейная, степенная, логарифмическая и т. д.) или какие-либо их комбинации, а также дифференциальные уравнения и системы уравнений. Описание при этом ведется так, будто исследуемые процессы строго детерминированы. Тем самым подразумевается, что значение изучаемого показателя может быть точно определено в любой момент времени (как в прошедшем, так и в будущем), хотя большинство авторов наряду с общими закономерностями отмечают и наличие нерегулярных колебаний.

Изменение определенного параметра роста рассматривается нами как стохастический, т. е. имеющий вероятностный характер процесс, исследуемый с помощью статистических характеристик. При этом каждому моменту времени ставится в соответствие не одно строго определенное значение изучаемого параметра, а некоторая их область с соответствующим распределением вероятности. Считается, что формула, описывающая ряд особой популяции, не носит характера точного уравнения, предсказывающего изменения веса, длины и т. д., а может выражать лишь вероятность этих изменений в определенной области.

Описание изменений параметров роста сводится к анализу случайных функций, под которыми понимаются функции, принимающие тот или иной конкретный вид, причем заранее точно невозможно предвидеть какой именно.

Для различных реализаций  $l_k(t)$  случайной функции  $l(t)$  (это относится и к другим параметрам роста) для любого фиксированного момента времени, например  $t=t_1$ , получаем сечение  $l_k(t_1)$  — случайную величину. Полное вероятностное описание каждого сечения достигается определением интегральной или дифференциальной функции распределения. Однако на практике часто трудно установить вид функции распределения, поэтому обычно используют краткое описание сечения. Оно дается моментами распределения различного порядка. Наиболее употребительны при этом такие величины: математическое ожидание  $m_l$ , среднеквадратическое отклонение  $\sigma_l$ , коэффициенты асимметрии  $A_l$  и эксцесса  $\mathcal{E}_l$ .

Чем больше значение  $m_l$ , тем в среднем быстрее растет поколение, тем лучше условия для его роста. Чем меньше  $\sigma_l$ , тем плотней вокруг среднего расположены значения наиболее часто встречающихся длин рыб, тем меньше разнородность роста, что дает определенное основание говорить об относительной однородности условий обитания.

Нормальное распределение, как правило, наблюдается при влиянии на рост рыб большого количества факторов без сильного преобладания одного над другим. При этом  $\mathcal{E}_l=0$ ,  $A_l=0$ . Достоверное отличие распределения от нормального говорит о возможности преобладающего действия ряда факторов, о существенном различии воздействия этих факторов на отдельные группы рыб. Как правило, подобная картина проявляется при резком изменении условий обитания.

Совокупность математических ожиданий в каждом сечении  $m_l(t)$  называется математическим ожиданием случайной функции и представляет

собой среднюю кривую, относительно которой варьируют все возможные реализации. Точно также среднеквадратическое отклонение случайной функции  $\sigma_i(t)$  характеризует разброс всех реализаций случайной функции относительно ее среднего течения, а  $A_i(t)$ ,  $\mathcal{E}_i(t)$  описывают соответственно изменение асимметрии и эксцесса во времени.

Таким образом, величины  $m_i(t)$ ,  $\sigma_i(t)$ ,  $A_i(t)$ ,  $\mathcal{E}_i(t)$  описывают случайную функцию  $l(t)$  в любом ее сечении. Однако такое описание не отражает связи между различными сечениями. Для установления ее используется соответствующий математический аппарат, в частности аппарат стационарных функций.

Стационарным в широком смысле называется процесс, математическое ожидание и корреляционная функция которого инвариантны по отношению сдвигу во времени. Такие процессы протекают приблизительно однородно и имеют вид нерегулярных колебаний около некоторого среднего значения.

Можно заранее сказать, что для любого параметра роста требование стационарности в большинстве случаев не выполняется, поэтому проводится операция стационарирования, выполняемая различными методами в зависимости от вида нестационарности.

В ряде случаев оказывается удобным использовать следующие модели стационаризации.

1. Аддитивная —  $l(t) = a(t) + X(t)$ , при этом считается, что в изменении длины  $l(t)$  можно выделить детерминированную часть  $a(t)$  и стационарный случайный процесс  $X(t)$ . В этой модели учитывается изменение во времени математического ожидания, но не дисперсии.

2. Мультипликативная —  $l(t) = b(t) \cdot X(t)$ , учитывающая изменение дисперсии, но не среднего значения.

3. Аддитивно-мультипликативная «смешанная» —  $l(t) = a(t) + b(t) \cdot X(t)$ , где  $a(t)$ ,  $b(t)$  — некоторые функции, интерпретируемые соответственно как текущее математическое ожидание и текущее среднеквадратическое отклонение исходного процесса  $l(t)$ . С помощью этой модели учитывается изменение как среднего, так и дисперсии.

В «смешанной» модели (3) может быть представлен очень широкий класс случайных процессов, удовлетворяющих условию конечной дисперсии  $\sigma_i^2 < \infty$ , т. е. практически все изменения параметров роста рыб.

Из совокупности указанных моделей выбирается та, которая дает наименьшую ошибку. Если при этом гипотеза о стационарности процесса  $X(t)$  не может быть отклонена, то резонно полагать, что выбранная модель удовлетворительно приближает изменение параметра роста.

Стационарный процесс может быть представлен в виде суммы простейших кривых — синусоид — с различными амплитудами, периодами, фазами. Вклад в общую структуру процесса определяется амплитудой синусоиды.

Квадрат амплитуды гармоника, как известно, пропорционален энергии, а распределение энергии по периодам описывает функция спектральной плотности  $S(T)$ . При этом абсциссы максимумов кривой  $S(T)$  характеризуют периоды преобладающих цикличностей.

По графикам спектральных плотностей относительно стационарных частей длины и веса некоторых видов рыб видно, что они имеют относительно резкие вершины, что говорит о наличии в анализируемых рядах преобладающих периодичностей (рис. 2). У рыб, взятых в различных географических зонах, отмечается мощная цикличность в изменении ростовых показателей с периодом 2 года, у леща Волго-Каспийского района, кроме того, проявляется гармоника с периодом 4 года, а у 32-летнего ряда изменений длин севрюги — цикличности с периодом 6, 10—11 лет. Присутствие этих цикличностей обусловлено влиянием множества причин, среди которых большое значение имеют и климатообразующие факторы, регулируемые глобальными природными циклами. Среди них, как известно, присутствуют и циклы с вышеуказанными периодами [12, 18]. Логично допустить, что их воздействие некоторым опосредованным образом, например через изме-

нение состояния кормовой базы, температуры, гидрохимического режима и т. д., проявляется и в росте рыб. Согласно теореме В. А. Котельникова [9], интервал дискретности исходных рядов (год) позволяет выявить гармоника не менее, чем с 2-летним периодом. Анализ рядов с меньшим интервалом дискретности обнаруживает и более мелкие вариации роста рыб. Так, изучение изменений длины и веса карпа, выращиваемого в прудах Фрунзенского

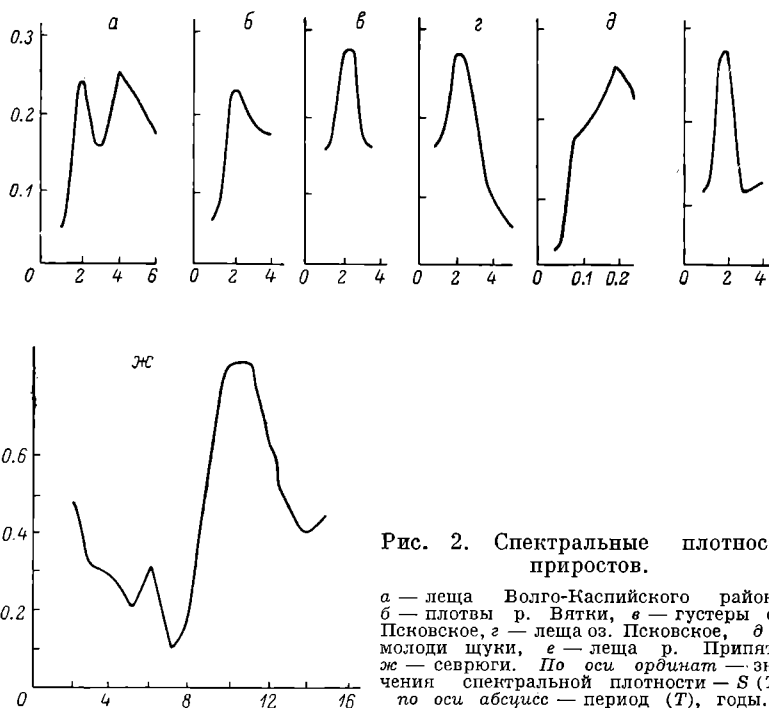


Рис. 2. Спектральные плотности приростов.

*a* — леща Волго-Каспийского района, *б* — плотвы р. Вятки, *в* — густеры оз. Псковское, *г* — леща оз. Псковское, *д* — молоди щуки, *е* — леща р. Припять, *ж* — севрюги. По оси ординат — значения спектральной плотности —  $S(T)$ ; по оси абсцисс — период ( $T$ ), годы.

госрыбхоза в течение 3 лет при интервале дискретности 15 дней, показало наличие мощных годовой и полугодовой цикличностей [8].

Анализ литературных данных [17] по росту щуки, измеряемой через 15 дней, выявляет цикличность с периодом около 2 мес. (рис. 2, *д*).

Параметры выделенных циклов могут увязываться в целях прогнозирования с факторами внешней и внутренней среды, использоваться при моделировании экосистем и в прогнозе их состояний.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР

Изучение роста рыб в широком частотном диапазоне предполагает частые их отловы, что представляет определенные трудности. В значительной степени они устраняются при использовании регистрирующих структур, среди которых важное значение имеет чешуя.

Изменение оптической плотности чешуи вдоль радиуса тесно связано со скоростью роста рыб: при учете временного сдвига чем больше плотность чешуи, тем в среднем меньше скорость роста рыб и, наоборот.

Использование микрофотометрии позволяет получить сведения об изменении оптической плотности чешуи в графической форме, так как она обладает наибольшей наглядностью, необходимой при изучении такой сложной структуры, как чешуя.

Алгоритмы обработки графиков, как известно, подразделяются на 3 группы, соответствующие статистическому, экстремальному и функциональному анализам. В первом случае возможно учесть степень изменения



оптической плотности чешуи вдоль всего радиуса и на отдельных участках, определить основные статистические характеристики, подойти к интерпретации отдельных составляющих.

Нами (рис. 3) приведена запись оптической плотности, полученная при соотношении  $e/D \gg 1$ , где  $e$  — ширина щели микрофотометрии,  $D$  — мини-

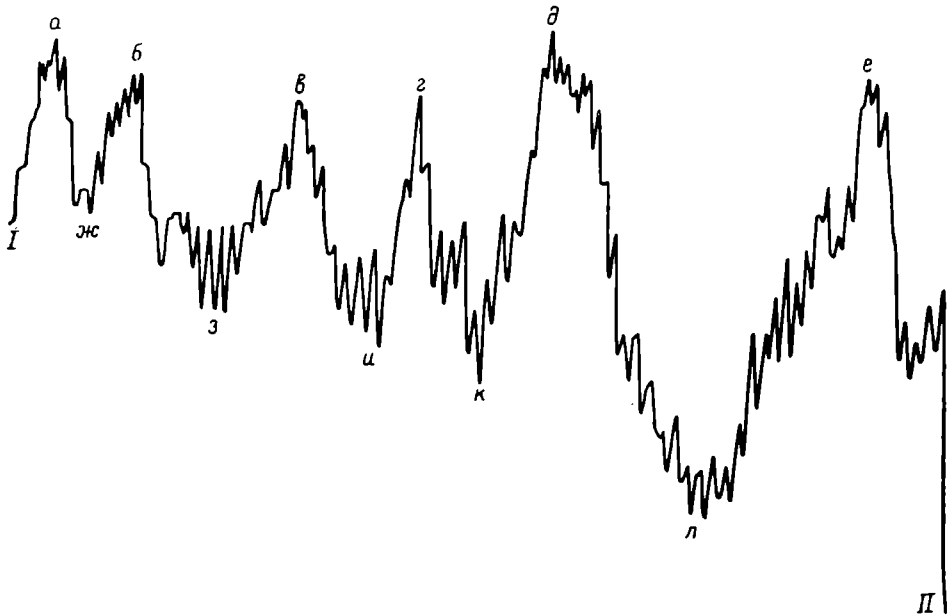


Рис. 3. Кривая оптической плотности чешуи леща возраста 6+.

I — центр чешуи, II — край чешуи; а—е — зоны замедленного роста, ж—л — зоны ускоренного роста.

мальное расстояние между склеритами чешуи леща с заведомо известным возрастом — 6+. Отчетливо выделяются зоны ускоренного (рис. 3, ж—л) и замедленного (рис. 3, а—д) роста, на которые накладываются более мелкие вариации. В ряде случаев годовые зоны выделяются не так четко. Это вызывает необходимость машинной обработки получаемых кривых. Использование спектрально-корреляционного анализа оптической плотности чешуи густеры, выращиваемой в прудах экспериментальной базы «Сунога», выявляет наличие цикличностей, которые интерпретируются как годовая, полугодовая и, по-видимому, 3-месячная.

При экстремальном анализе кривых в вычислениях используются координаты экстремальных значений оптической плотности чешуи. Методика этого вида анализа и использование ее при определении возраста рыб изложены ранее [7]. Результаты машинного анализа относительно стационарных склеритных рядов различных видов рыб показывают, что вместе с преобладающей годовой периодичностью присутствуют и более мелкие вариации (рис. 4).

При функциональном анализе ставится задача нахождения для изменения оптической плотности чешуи функционального закона. Однако в большинстве случаев детерминированное описание этих регистраций представляется затруднительным ввиду присутствия различного рода нерегулярных колебаний. Здесь функциональный анализ более приемлем при описании уже вычисленных функций, т. е. наиболее полное описание возможно при использовании обобщенного алгоритма.

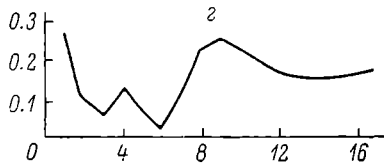
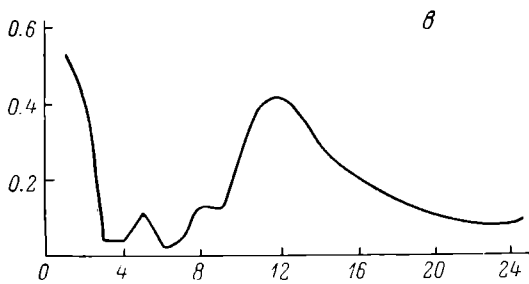
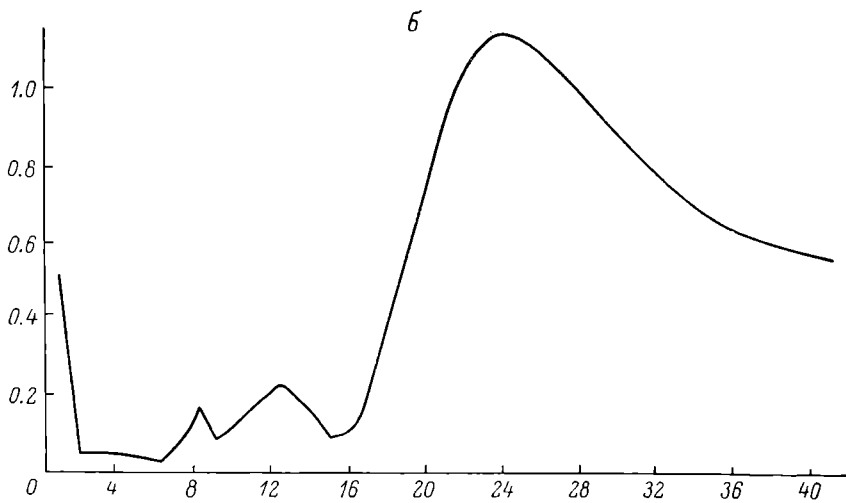
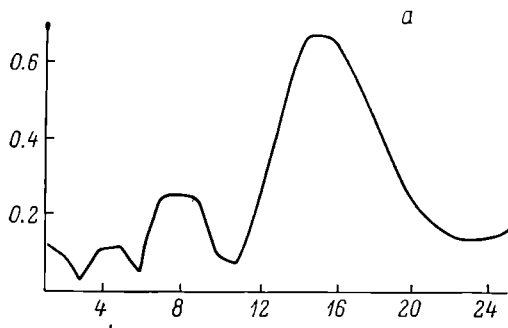


Рис. 4. Спектральные плотности расстояний между склеритами чешуи рыб с заведомо известным возрастом, выращиваемых в прудах экспериментальной базы «Сунога».

*a* — леща, *б* — густеры, *в* — белого амура, *г* — толстолобика. По оси ординат — значения спектральной плотности —  $S(T)$ ; по оси абсцисс — период ( $T$ ), склериты.

К настоящему времени известен ряд методов описания связей между различными параметрами роста рыб. Особенно важным считается выявление связи между длиной рыб и размерами чешуи, костей, отолитов в связи с необходимостью обратного расчисления роста. Детальный обзор методов реконструкции роста дан в работах В. Л. Брюзгина [4], М. В. Миной [13]. Отмечается разноречивость мнений по этому вопросу. Можно выделить следующие подходы.

1. Отрицание какой-либо стабильной связи между длиной тела рыб и размерами их чешуи [10], и на основании этого вывод о невозможности разработки метода реконструкции роста рыб.

2. Использование строгой функциональной зависимости: простой линейной [25], линейной с ненулевым свободным членом [26], уравнения параболы второго порядка [21, 22, 28], степенной функции [14] и т. д.

3. Применение пропорциональной зависимости с поправочными коэффициентами, определяемыми по экспериментальному материалу [19, 24, 27].

4. Использование для обратных расчислений формы связи, находимой по эмпирическим данным без привлечения определенной функциональной зависимости, минуя этап аналитического описания [3—6]. По мнению В. Л. Брюзгина [4] считается, что исследуемая связь имеет статистический характер. Ниже приводится дальнейшее развитие этой точки зрения с использованием аппарата теории случайных функций. Анализ литературных и собственных данных при рассмотрении движения точки в процессе роста в плоскости координат  $l, R$  выявляет наряду с общей тенденцией возрастания присутствие и нерегулярных колебаний.

Изменение  $l_1(R)$  для отдельной особи можно считать реализацией случайной функции, а совокупность этих реализаций рыб отдельной популяции — случайной функцией  $l(R)$ . В качестве примера рассмотрим анализ зависимости  $l(R)$  по известным данным Ли [11, 26] для сельди Северного моря. В большинстве случаев одному радиусу чешуи соответствует ряд значений длины рыбы, т. е.  $l(R_1)$  при фиксированном радиусе чешуи  $R_1$  должна рассматриваться как случайная величина, так как может принять то или иное значение, причем заранее точно неизвестно, какое именно. Описание случайной величины, как уже указывалось выше, дается моментами распределения различного порядка. Можно вычислить и соответствующим образом интерпретировать  $\sigma, A, \mathcal{E}$  для каждого указываемого значения радиуса чешуи.  $\sigma$  может быть использована для определения возможной ошибки при реконструкции роста. Ошибка оценивается по формуле  $\Delta = t_{st} \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ , где  $t_{st}$  — коэффициент Стьюдента,  $n$  — число рыб с одинаковыми  $R$ . Например, при радиусе чешуи  $R=4.00$  см,  $n=16$ ,  $\sigma_l=1.6$ ,  $t_{st}=2.1$  для уровня вероятности 0.95, следовательно  $\Delta=0.84$  см.

При использовании аддитивной модели  $l(R)$  можно представить в виде суммы 2 составляющих —  $l(R)=l_1(R)+l_{II}(R)$ , где  $l_1(R)$  — направленность или тренд,  $l_{II}(R)$  — нерегулярная компонента.

Эта простая модель позволяет обобщить вышеуказанные подходы к реконструкции роста. Так, с одной стороны, принимается во внимание замечание И. П. Лаптева [10] о наличии неустойчивости в связи между  $l$  и  $R$ . Оно учитывается нерегулярной составляющей  $l_{II}(R)$ . С другой стороны учет, как правило, гораздо более значимой по абсолютной величине компоненты  $l_1(R)$  свидетельствует о явном существовании статистической зависимости между  $l$  и  $R$  в процессе роста. Для произвольного процесса направленность обусловлена факторами, определяющими генеральную тенденцию, и характеризует плавное движение, скрадывающее различные скачкообразные изменения. В нашем случае  $l_1(R)$  отражает общую тенденцию связи длины туловища и радиуса чешуи в течение жизни. Методы 2—4-й групп обратного расчисления роста можно интерпретировать как различные формы представления этой тенденции.

Укажем на широко используемый метод выделения тренда с помощью фильтрации, цель которой в этом случае — подавление всех колебаний с небольшими периодами.

В общем виде фильтрация осуществляется с помощью преобразования вида:  $\bar{x}(t) = \int_{-\infty}^{\infty} h(\tau) x(t + \tau) d\tau$ , где  $h(\tau)$  — весовая функция фильтра,  $x(t + \tau)$  — фильтруемый ряд,  $\bar{x}(t)$  — отфильтрованный сглаженный ряд,  $t$  — аргумент,  $\tau$  — сдвиг аргумента. Простейший и наиболее широко при-

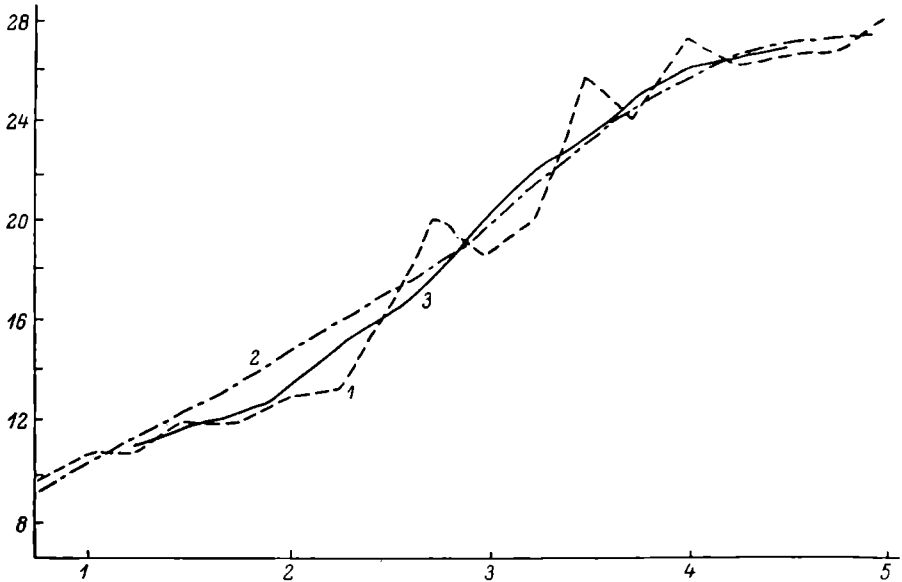


Рис. 5. Зависимость между длиной туловища и радиусом чешуи для сельди Северного моря. 1 — исходная кривая  $l(R)$ , 2 — усредненная на глаз кривая  $l_I(R)$ , 3 — скользящее осреднение исходной кривой. По оси ординат — длина туловища, см; по оси абсцисс — радиус чешуи —  $R$ , мм.

меняемый вид фильтрации — скользящее осреднение. Оно представляет собой среднюю арифметическую последовательных элементов ряда. Тренд  $l_I(R)$ , вычисленный по исходным данным Ли [11] (рис. 5, 3), отличается от исходной кривой  $l(R)$  (рис. 5, 1) тем, что нерегулярные колебания сглажены, а от усредненной на глаз кривой (рис. 5, 2) тем, что построен не по случайным точкам, а с учетом усреднения всей совокупности точек.

Особый интерес представляет анализ нерегулярной компоненты  $l_{II}(R)$ , которая содержит информацию об отклонениях  $l(R)$  от общей тенденции. Выделение  $l_{II}(R)$  достигается вычитанием из исходного ряда ранее найденных значений  $l_I(R)$ :  $l_{II}(R) = l(R) - l_I(R)$ .

Нерегулярная компонента, вычисленная по указанным данным Ли [11], представляет сложную кривую (рис. 6). Ее значения могут быть обусловлены как действительной асинхронностью между ростом длины и чешуи рыбы, так и ошибками оценки средних значений  $l$  и  $R$  в каждом сечении, например вследствие погрешности измерений, вычислений, недостаточного объема выборки. Учитывая, что погрешности измерений носят более случайный характер, чем асинхронность роста, задача нахождения последней может быть интерпретирована как разделение сигнала и шумов. Один из методов ее решения — корреляционный. Идея метода заключается в том, что функция автокорреляции беспорядочных погрешностей быстро убывает с возрастанием сдвига корреляции, тогда как при наличии периодичности и асинхронности роста она сама периодична и имеет тот же период.

Несомненно, что более полное изучение связей между параметрами роста возможно при анализе многомерной информации о росте рыб, т. е. при анализе матрицы

$$\begin{pmatrix} l(t_1) & l(t_2) & \dots & \dots & l(t_m) \\ Q(t_1) & Q(t_2) & \dots & \dots & Q(t_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ R(t_1) & R(t_2) & \dots & \dots & R(t_m) \end{pmatrix}$$

В этом случае анализируется изменение не определенного параметра, а целого набора параметров роста. Для подобного анализа используются ме-

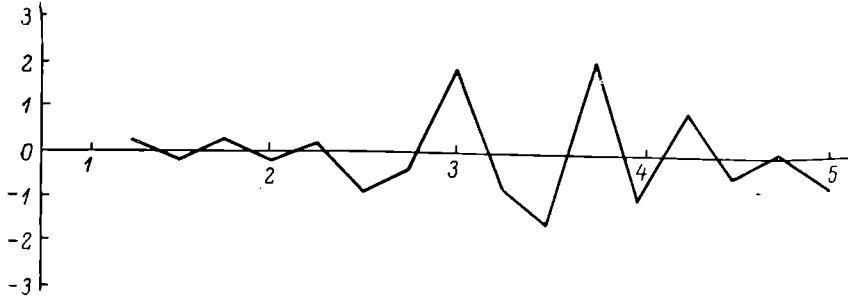


Рис. 6. Нерегулярная компонента  $l_{II}(R)$ .  
По оси ординат — значения  $l_{II}(R)$ , см; по оси абсцисс — радиус чешуи —  $R$ , мм.

тоды многомерной статистики. Нами применен метод главных компонент, который изложен в ряде работ [1, 15, 20 и др.]. Отметим, что с помощью его выделяются линейно независимые главные компоненты, небольшое число которых содержит основную часть информации. У особей карпа, выращенных в прудах Фрунзенского госрыбхоза в возрасте от 18 дней до 3 лет, через 15 дней измерялись длина, ширина, высота, вес рыбы, радиус чешуи. Указанные параметры усреднялись по выборкам от 25 до 100 измерений в зависимости от разброса получаемых данных [8].

В сумме уже первые 3 члена разложения описывают более 98% суммарной изменчивости анализируемых процессов.

Главные компоненты изменяются во времени довольно закономерно. Первый коэффициент разложения иллюстрирует общую тенденцию увеличения анализируемых параметров роста (рис. 7,  $X_1$ ). В изменении второго коэффициента разложения выделяется вариация с периодом 3 года (рис. 7,  $X_2$ ), третьего — с периодом 1 год (рис. 7,  $X_3$ ). Интерпретация этих компонент связана с привлечением информации об изменении физиологического состояния рыб, о вариациях параметров внешней среды.

Таким образом, использование вероятностного подхода позволяет рассмотреть популяцию рыб как сложную стохастическую систему с учетом возможности многих состояний, каждое из которых характеризуется совокупностью параметров, одним из важнейших среди которых является рост.

В изменении ростовых показателей наряду с общими закономерностями присутствуют и нерегулярные колебания разного рода, поэтому рост рассматривается как вероятностный процесс со скрытой периодичностью. Статистические характеристики этого процесса могут использоваться при моделировании экосистем, прогнозе их состояний. Изучение роста рыб в широком частотном диапазоне предполагает частые отловы рыб, что представляет определенные трудности. В значительной степени они устраняются при использовании регистрирующих структур.

Статистический анализ оптических характеристик чешуи выделяет периодические компоненты роста и дает возможность интерпретировать главные из них.

Вероятностный подход к анализу связей между параметрами роста позволяет обобщить существующие методы реконструкции роста, оценить погрешности обратного расчисления, осуществить многомерный анализ этих связей.

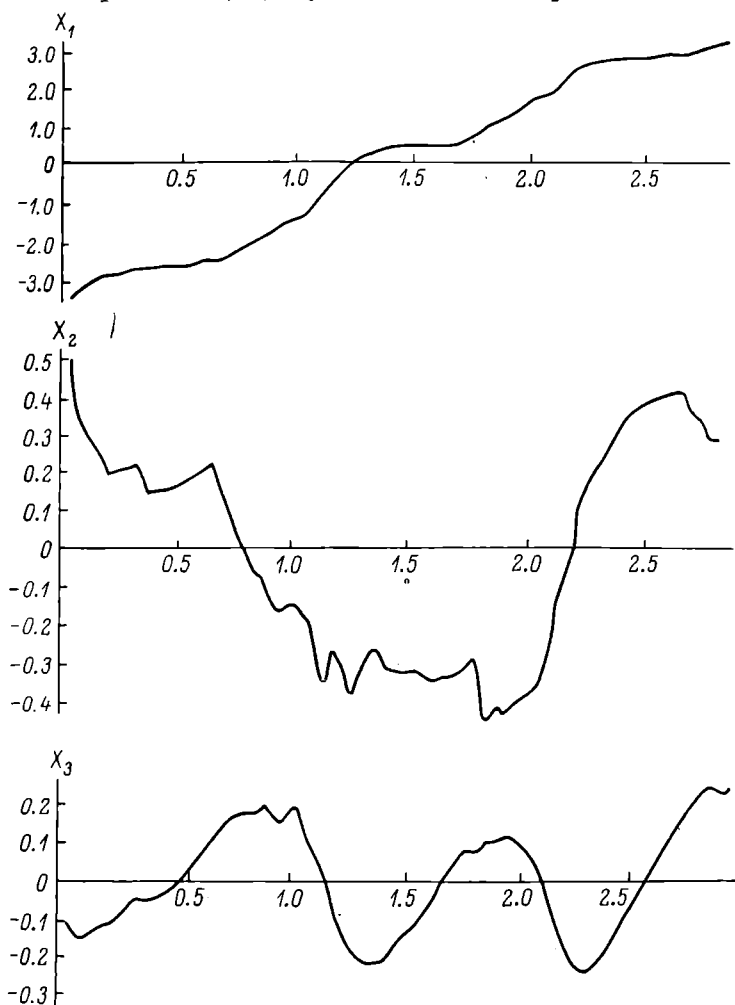


Рис. 7. Коэффициенты разложения векторов для карпа —  $X_1-X_3$ .

По оси ординат — значения коэффициентов разложения, по оси абсцисс — годы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Багров Н. А. Аналитическое представление последовательности метеорологических полей посредством естественных ортогональных составляющих. — Тр. ЦИП, 1959, вып. 74, с. 1—24.
2. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М., 1969. 248 с.
3. Брюзгин В. Л. О методах изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. — Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 2 (27), с. 347—366.
4. Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев, 1969. 186 с.
5. Брюзгин В. Л. Краткая методика обратных вычислений роста рыб по способу эмпирических шкал. — В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. I. Вильнюс, 1974, с. 108—116.
6. Вовк Ф. И. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 351—392.
7. Гончаров А. И., Сметанин М., М. Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, № 22, с. 63—67.

8. Гончаров А. И., Поддубный А. Г., Сметанин М. М. Опыт вероятностного анализа роста рыб. — Сб. работ по математическому описанию роста. М., 1975, с. 217—222.
9. Котельников В. А. Теория потенциальной помехоустойчивости. М., 1956. 250 с.
10. Лаптев И. П. О методах обратного расчисления роста рыб. — Тр. Томск. гос. ун-та им. В. В. Куйбышева, сер. биол., 1953, т. 125, с. 133—144.
11. Ли Р. М. Определение роста рыб. — Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск, 1926, с. 17—35.
12. Максимов И. В. Геофизические силы и воды океана. Л., 1970. 446 с.
13. Мина М. В. Рост рыб. — В кн.: Зоология позвоночных. Т. 4, М., 1973, с. 68—115.
14. Монастырский Г. Н. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи. — Сб. статей по методике определения роста и возраста рыб, Красноярск, 1926, с. 41—79.
15. Николаев Ю. В. Преобразование информации в приложении к задачам гидрометеорологии. Л., 1969. 64 с.
16. Приц А. К. Принцип стационарных состояний открытых систем и динамика популяций. Калининград, 1974. 123 с.
17. Пунырникова А. В. Сезонные изменения в питании и росте молоди щуки. — Тр. Всесоюз. науч.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., М., 1953, т. 24, с. 338—345.
18. Саруханян Э. И., Смирнов Н. П. Многолетние колебания стока Волги. Л., 1971. 166 с.
19. Терещенко К. К. Вобла, ее рост и плодовитость. — Тр. Астраханск. ихтиол. лаб., 1913, т. 3, вып. 2, с. 1—127.
20. Уилкс С. Математическая статистика. М., 1967. 632 с.
21. Шенякова Л. Ф. Применение способа Чебышева к методике реконструкции роста рыб по чешуе. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1961, вып. 4 (7), с. 281—290.
22. Шенякова Л. Ф. Расчетные формулы и номограммы для реконструкции роста леща, плотвы и судака в различных условиях обитания. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Т. 3. Л., 1964, с. 95—99.
23. Шефер М. Б. Некоторые вопросы динамики популяции. М., 1968. 38 с.
24. Штейнфельд А. Л. Густера средней Волги и ее значение в рыбном промысле. — Тр. Тат. ВНИОРХ, 1949, т. 5, с. 61—132.
25. Lea E. On the Method used in the investigations. — Publ. circonstance, 1910, N 53, p. 7—174.
26. Lee R. A. Review of the method of the age and growth determination in fishes by means of scales. — Fish. Invest., 1920, ser. 2, vol. 4, N 2. 32 p.
27. Segerstråle C. Über skalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fische, insbesondere bei *Leuciscus idus* L., *Abramis brama* L. und *Perca fluviatilis* L.—Acta zool. fennica, 1933, N 15, p. 1—169.
28. Sheriff C. W. Report on the mathematical analysis of random samples of herrings. — Fish. board Scotland, Sci. Invest., Edinburgh, 1922, N 1, p. 13—24.

## ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА

Зарегулирование стока р. Волги и образование на ее базе каскада крупных водохранилищ привели к коренной перестройке как отдельных сообществ водных животных и растений, так и всей экосистемы этой важнейшей водной артерии нашей страны. Экологические условия вновь созданных водоемов неоднозначны. Простираясь более чем на 3000 км, водохранилища различаются физико-географическими особенностями, режимом наполнения и сработки уровня и т. п. По общему гидрологическому режиму, например, можно выделить три главных типа водохранилищ [5]: речной (Иваньковское, Угличское, Волгоградское, Саратовское), озерно-речной (Горьковское, Куйбышевское), озерный (Рыбинское). Различия экологических условий естественно оказывают существенное влияние на видовой состав, численность, биологические особенности обитающих в этих водоемах рыб и беспозвоночных, на их трофологические связи.

В этих условиях представляется важным изучение питания и пищевых взаимоотношений популяций, населяющих водохранилища рыб. Оно необходимо для правильной оценки продукционной деятельности экосистем перечисленных водоемов и поиска возможных путей ее оптимизации.

Исследованию питания рыб в волжских водохранилищах в настоящее время посвящено значительное число работ. Однако накопленная информация разрознена, часто носит случайный характер и требует обобщения. Этот труд и попытались взять на себя авторы данного обзора.

### КОРМОВЫЕ ОРГАНИЗМЫ

**Зоопланктон.** Видовой состав и биомасса организмов зоопланктона речных и озерных водохранилищ различаются. В водохранилищах речного типа биомасса обитателей толщи воды выше, чем в озерно-речных и озерном. Значительную долю речного планктона составляют коловратки, тогда как среди озерных беспозвоночных преобладают ветвистоусые и веслоногие рачки. Численность планктонных рачков высока в головном Иваньковском водохранилище. В период залиitia в русловой части водоема встречались коловратки, а также мелкие и крупные рачки (босмина, дафния и др. кладоцеры). На пойменных участках более богато представлен рачковый планктон, а численность коловраток здесь ниже [68]. В последние годы средняя биомасса зоопланктона по водохранилищу была 3—4 г/м<sup>3</sup> [15].

В остальных речных водохранилищах биомасса планктонных организмов несколько ниже. В Угличском водохранилище соотношение коловраток, кладоцер и копепод то же, что в головном водохранилище, а биомасса их достигала в отдельные годы 4.1 г/м<sup>3</sup> [48]. В Саратовском водохранилище биомасса зоопланктона в период заполнения не превышала 1 г/м<sup>3</sup>. Наибольш-



ший удельный вес в тот период в пробах имели дафнии и босмины [11]. В последующий период биомасса зоопланктонных рачков в водохранилище была невелика ( $0.5-1.3 \text{ г/м}^3$ ) [15]. В Волгоградском водохранилище зоопланктон богаче. Он представлен 105 видами, биомасса которых в период залития достигала  $3.5 \text{ г/м}^3$  [9]. Как и в других речных водоемах, в его верхнем участке наиболее многочисленными были коловратки, а в нижнем — кладоцеры и копеподы (дафния и босмина) [8]. В годы после залития биомасса планктонных рачков в отдельных зонах водоема стала выше ( $7.9 \text{ г/м}^3$ ) [10].

В озерно-речных водохранилищах зоопланктон состоит преимущественно из ракообразных, только в речных участках доминируют коловратки. В период заполнения биомасса рачков на отдельных участках Куйбышевского водохранилища колебалась от  $0.1$  до  $7.1 \text{ г/м}^3$  [75]. В последующий период в Горьковском водохранилище она снизилась до  $0.8 \text{ г/м}^3$ , в Куйбышевском — до  $2.1 \text{ г/м}^3$  [15].

В озерном Рыбинском водохранилище доминирует рачковый планктон с преобладанием ветвистоусых (босмина, дафния). В первые годы существования водоема биомасса рачков была невелика ( $0.4-0.6 \text{ г/м}^3$ ) [47]. В 1971—1972 гг. средняя биомасса зоопланктона составляла  $0.8 \text{ г/м}^3$  [15].

**З о о б е н т о с.** Биомасса организмов бентофауны в водоемах речного типа выше, чем в озерно-речных и в озерном. В верхневолжских водохранилищах обилие хирономид, среди личинок которых доминирует мотыль. В нижневолжских водохранилищах численность хирономид и олигохет уменьшается, значительно возрастает количество моллюсков, среди которых преобладает дрейссена. В озерно-речных и озерном водохранилищах невысокая биомасса бентофауны, многочисленны личинки хирономид и олигохеты.

Бентос в первые годы существования Ивановского водохранилища был очень богат. Биомасса личинок хирономид, преимущественно мотыля, на отдельных участках водоема достигала  $66.9 \text{ г/м}^2$ . В среднем по водохранилищу биомасса бентоса составляла  $14.3 \text{ г/м}^2$ , причем на долю личинок хирономид приходилось 75, моллюсков 8.2, олигохет 4% [68]. В последующие годы биомасса бентоса снизилась (в основном за счет уменьшения численности хирономид), но тем не менее оставалась довольно высокой —  $8-10 \text{ г/м}^2$ . Характерная черта бентофауны головного водохранилища — обилие хирономид и малочисленность моллюсков. В Угличском водохранилище в первые годы после залития биомасса бентоса колебалась от  $7.2-14.0 \text{ г/м}^2$  на русле до  $4.0-200.0 \text{ г/м}^2$  — на мелководье. При этом личинки хирономид составляли 54.5, олигохеты — 35, моллюски — 9.5% [69, 72]. В последующий период биомасса бентоса оставалась достаточно высокой —  $8.0-10 \text{ г/м}^2$  [51]. В Горьковском водохранилище в первые годы после зарегулирования стока реки биомасса бентоса колебалась от  $1.4$  до  $7.1 \text{ г/м}^2$  [26]. Как и в вышележащих водоемах, в этот период в бентофауне преобладали личинки хирономид. В последующие годы их численность снизилась, а биомасса бентоса сократилась до  $1.0-3.0 \text{ г/м}^2$  [15].

В южных водохранилищах соотношение отдельных групп организмов в бентофауне иное. Численность личинок хирономид и олигохет невысока. Отличительная черта нижневолжских водохранилищ — массовое развитие крупных моллюсков (дрейссена). В Саратовском водохранилище в годы залития средняя биомасса бентоса равнялась  $27.4 \text{ г/м}^2$ , причем на долю личинок хирономид приходилось 0.2, олигохет 4.6, высших ракообразных 5.6, моллюсков 77%. Биомасса бентоса без моллюсков в этот период составляла  $4.1 \text{ г/м}^2$ . В отличие от водоемов, расположенных выше по течению Волги, в Саратовском водохранилище не наблюдалось вспышки численности личинок хирономид [54]. В последующие годы средняя биомасса бентоса в водохранилище без учета крупных моллюсков колебалась от 1 до  $3 \text{ г/м}^2$  [15]. Для Волгоградского водохранилища в первые годы после зарегулирования стока реки также характерна довольно низкая численность

личинки хирономид и в отличие от других водоемов — массовое развитие бокоплавов, которые на отдельных участках составляли 45—90% от всей бентофауны. Средняя биомасса бентоса в те годы была невелика — 0.15—3.7 г/м<sup>2</sup> (без моллюсков) [39]. Уже на первом году существования водохранилища наблюдалось массовое развитие дрейссены [40]. В последующие годы биомасса бентоса без моллюсков достигала 3.5 г/м<sup>2</sup>, а с учетом крупных моллюсков — до 40.8 г/м<sup>2</sup> [3]. Численность дрейссены в нижеволжских водохранилищах очень велика и на отдельных участках (на затопленных кустарниках и лесах) достигает нескольких сотен г/м<sup>2</sup> [41].

Для озерно-речных водохранилищ характерна вспышка численности личинок хирономид в первые годы после зарегулирования стока реки. Биомасса бентоса в тот период достигала 14—15 г/м<sup>2</sup> [50]. В последующие годы численность хирономид снизилась довольно значительно, но через несколько лет в Куйбышевском водохранилище наблюдалась некоторая тенденция к увеличению донных беспозвоночных на русловых участках: в 1968—1972 гг. биомасса бентоса составляла 12—18 г/м<sup>2</sup> [15]. Начиная с 1959 г. колоссального развития достигла дрейссена, заселившая все пойменные участки Куйбышевского водохранилища [27].

В Рыбинском водохранилище в первые годы существования биомасса бентоса без моллюсков колебалась по отдельным участкам от 3.8 до 8.3 г/м<sup>2</sup> [56]. Специфика этого водоема — относительно высокая численность личинок хирономид и олигохет, а также неравномерное их распределение. В настоящее время, например, биомасса бентоса в Главном плесе составляет 2—3 г/м<sup>2</sup>, а в предустьевых районах — 10—20 г/м<sup>2</sup>, т. е. основная масса бентоса локализуется в речных плесах и по периферии водоема. Таким образом около  $\frac{3}{4}$  площади водохранилища имеет биомассу меньше 5 г/м<sup>2</sup>, а  $\frac{1}{3}$  — менее 1 г/м<sup>2</sup> [15, 49]. Дрейссена появилась в водохранилище в 1954 г., а к 1968 г. освоила весь водоем.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПИЩЕВЫЕ ГРУППЫ РЫБ

По способу добычи корма и преобладающим объектам питания все массовые виды рыб, населяющие большинство волжских водохранилищ, А. Г. Поддубный [64] предложил разделить на 8 групп: 1) типичные бентофаги с хирономидно-олигохетным комплексом кормовых объектов (лещ, ерш), 2) моллюскоеды (озерная плотва, язь, густера), 3) хищники — факультативные бентофаги (окунь, налим), 4) эпифитофаги (прибрежные плотва, карась, линь), 5) типичные планктофаги (синец, тюлька), 6) факультативные планктофаги (чехонь, ряпушка, укля), 7) типичные хищники (щука, судак, сом, озерный окунь), 8) факультативные хищники (чехонь, корюшка). Подобное деление в известной степени условно, так как большинству рыб свойственны сезонные и возрастные изменения состава пищи, связанные с их физиологическими потребностями и с доступностью кормовых организмов. Тем не менее мы приняли эту схему за основу для анализа питания и пищевых взаимоотношений различных видов рыб в водохранилищах разного типа в процессе их формирования.

В волжских водохранилищах совершенно отсутствуют фитофаги — виды, занимающие второй трофический уровень, а наибольшей численности достигают рыбы третьего трофического звена — зоопланктофаги и зообентофаги.

**П л а н к т о ф а г и.** Среди рыб, составляющих третье трофическое звено, группа планктофагов относительно бедна как по количеству видов, так и по значимости в уловах. Из типичных планктофагов в Волге до ее зарегулирования обитал только синец, а из факультативных планктофагов — чехонь и укля [2, 6, 14, 32, 34, 58, 79].

В отдельных водохранилищах речного типа относительная численность группы рыб-планктофагов неодинакова. В Ивановском и Угличском

водохранилищах типичные (синец) и факультативные планктофаги (уклея, чехонь) встречаются в уловах в единичных экземплярах [25, 71]. В Горьковском водохранилище [32] эта группа также не имеет сколько-нибудь заметного значения в ихтиофауне водоема. На ее долю приходится менее 10% всего улова рыбы, причем относительное количество факультативных планктофагов (уклея, чехонь, ряпушка) значительно выше (8.5%), чем типичных планктофагов (1.1%). В речных водохранилищах Нижней Волги численность рыб-планктофагов более высокая. До зарегулирования стока синец на Нижней Волге составлял от 10.6 до 17.2% всего улова рыб [79, 81]. После зарегулирования стока реки относительная численность его в Саратовском водохранилище практически не изменилась (16.1%), а в Волгоградском увеличилась до 25% [80, 82].

В водохранилищах озерно-речного типа относительное количество рыб-планктофагов выше, чем в речных. На участке Средней Волги в районе Куйбышевского водохранилища доминировали факультативные планктофаги (19.6%), в то время как синец составлял только около 6% уловов [62]. После зарегулирования стока реки численность планктофагов увеличилась, причем не только за счет местных видов, но и за счет вселенцев из других водоемов — тюльки, корюшки, ряпушки. В настоящее время представители типичных планктофагов — тюлька — в Куйбышевском водохранилище ловится в больших количествах. Два вида факультативных планктофагов — корюшка и ряпушка — сравнительно малочисленны [76].

В озерном Рыбинском водохранилище планктофаги играют существенную роль в промысле. До образования водоема на участке Верхней Волги представители этого комплекса рыб были малочисленны [6, 37], причем, как и на других участках реки, преобладали факультативные планктофаги. Уклея, например, составляла около 11, а синец меньше 1%. После зарегулирования стока реки в новом водоеме начала увеличиваться численность типичного планктофага — синца, доля которого в промысловых уловах в отдельные годы стала достигать 48.1% [13]. Расширился и видовой состав группы за счет двух вселенцев из Белого озера — корюшки и ряпушки. Последние распространились по всему водоему и достигли высокой численности [23, 55].

Приведенные данные показывают, что группа рыб, питающихся зоопланктоном, наиболее богата как в видовом, так и в количественном отношении в водохранилищах озерного и озерно-речного типа. Наиболее многочисленны в них типичные планктофаги: синец в Рыбинском водохранилище, тюлька — в Куйбышевском. Группа факультативных планктофагов более разнообразна по видовому составу, но численность ее невелика.

В речных водохранилищах численность планктофагов меньше, причем она возрастает по мере продвижения с севера на юг. Из речных водохранилищ более богато потребителями планктонных рачков Волгоградское водохранилище. Здесь, как и в других водоемах, самый массовый вид синец — типичный планктофаг.

**Бентофаги.** Наибольшее значение в ихтиофауне всех водоемов каскада имеет группа, занимающая 3-й трофический уровень — рыбы-бентофаги. В водоемах с речным режимом по сравнению с планктофагами относительная численность рыб-бентофагов выше, чем в озерно-речных и в озерном. В Верхней Волге до зарегулирования стока эта группа рыб составляла более половины всех уловов, при этом доминировали моллюскоеды. На долю густеры, например, приходилось около 14% [6, 14, 34]. После образования Ивановского водохранилища группа моллюскоедов продолжала сохранять ведущее место в уловах, на долю только одной плотвы приходилось более 30%. Одновременно увеличился и удельный вес леща (17%), представителя хириноидно-олигохетной группы рыб. Среди бентофагов Угличского и Горьковского водохранилищ, как и до зарегулирования стока реки, наибольшее значение в промысле имеют виды рыб с хириноидно-олигохетным типом питания. Так, в Угличском водохранилище лещ в 1961 г. составлял 82.3 [36], а в Горьковском 78.4% [30]. В речных водохранилищах Нижней Волги

численность группы рыб-бентофагов несколько ниже, чем Верхней и Средней. Однако видовой состав этой группы в южных водоемах расширяется за счет сазана, проходных и жилых форм осетровых — стерлядь, осетр. В Саратовском водохранилище соотношение двух групп бентофагов иное, чем в водохранилищах Верхней Волги: меньше относительная численность рыб с хириноmidно-олигохетным типом питания и больше моллюскоедов. До зарегулирования стока на этом участке реки уловы леща, плотвы и густеры были практически одинаковы — около 30% [81]. После образования водохранилища доля леща в промысле сократилась (7.6%), а густеры и плотвы — увеличилась (52%) [79, 81, 82]. Аналогичные изменения в уловах наблюдались в Волгоградском водохранилище [80].

В озерно-речных водохранилищах относительная численность рыб с хириноmidно-олигохетным типом питания и моллюскоедов довольно сходная (40—50% вылова рыбы), как и на Средней Волге до зарегулирования ее стока [33, 74].

В озерном Рыбинском водохранилище относительная численность бентофагов ниже, чем в речных. В настоящее время здесь доминируют рыбы с хириноmidно-олигохетным типом питания. До зарегулирования стока Волги в этом районе доля ерша и леща была менее 20, а плотвы и густеры — более 30%. В условиях же водохранилища заметно увеличилась относительная численность леща (до 37% в 1953—1958 гг.) и сократилось количество моллюскоедов (до 10% в те же годы) [13].

Таким образом, группа рыб, питающихся бентосом, наиболее богата в видовом и количественном отношении в речных водохранилищах каскада. По мере продвижения с севера на юг меняется соотношение отдельных групп бентофагов, различающихся характером питания. В водохранилищах Верхней Волги доминируют рыбы с хириноmidно-олигохетным типом питания, а в южных более многочисленны моллюскоеды.

В озерно-речных водохранилищах эти две группы рыб имеют сходное соотношение.

В озерном Рыбинском водохранилище, для которого характерна относительно низкая численность всего комплекса бентофагов, преобладают виды с хириноmidно-олигохетным составом кормовых организмов.

**Х и щ и к и.** Большинство хищных рыб, обитающих в водохранилищах, относится к группе типичных хищников, питающихся преимущественно рыбной пищей (щука, судак, берш, жерех, сом, налим, окунь). Среди факультативных хищников два вида (корюшка, чехонь) наряду с рыбой потребляют зоопланктонные организмы и один вид (осетр) поедает бентос.

В речных и озерно-речных водохранилищах численность хищных рыб невелика. Доля их в уловах колеблется незначительно: от 8 в Ивановском водохранилище до 20% в Саратовском и Волгоградском. Видовой состав хищников практически одинаков [25, 32, 33, 35, 36, 62, 79, 80—82].

## СПЕКТРЫ ПИТАНИЯ РЫБ

**П л а н к т о ф а г и.** *Синец.* В спектр питания синца водохранилищ каскада входят 33 вида ветвистоусых, веслоногих рачков и коловраток, а также встречаются личинки хириноmid и ручейников, моллюски, олигохеты, водоросли и обрывки макрофитов (табл. 1).

В период заполнения в речных водохранилищах синец питался зоо- и фитопланктоном. Так, весной 1961 г. в Волгоградском водохранилище он поедал ветвистоусых и веслоногих рачков (*Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Lepidodora*), а также в небольшом количестве личинок хириноmid и других насекомых. В летний период значение планктеров в пище рыб возрастало, руководящими формами становились *Acanthocyclops*, *Cyclops*, *Daphnia*. Осенью синец питался в основном фитопланктоном и мелкими рачками (*Paracyclops*, *Mesocyclops*, *Bosmina*). Интенсивность откорма рыб в этот период была невелика — средний индекс наполнения кишечника 29<sup>0</sup>/<sub>000</sub>.

Состав пищи синца

Водохранилище	Ветвисто- усые	Веслоногие	Коловратки	Ракушковые	Перисто- усый комар	Личинки хируномид	Личинки ручеников	Олигохеты	Моллюски	Амфиподы	Волосли	Макрофиты
Рыбинское [1, 65, 78] . . . . .	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	+	+
Куйбышевское [60] . . . . .	+	+	—	+	—	+	—	+	+	+	—	+
Волгоградское [52] . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—

В последующие годы в водоемах руслового типа характер питания синца остался прежним: ветвистоусые рачки составляли 39, веслоногие 36, водоросли 18%. Интенсивность же питания рыб через 3—4 года после зарегулирования стока реки несколько уменьшилась. Индексы наполнения кишечника весной и осенью 1961 г. равнялись 15<sup>0</sup>/<sub>000</sub> [52].

В озерно-речных водохранилищах основной корм синца также был представлен ветвистоусыми и веслоногими рачками (*Bosmina*, *Daphnia*, *Chydorus*, *Mesocyclops*, *Cyclops*). Весной, когда планктон еще беден, синец поедал в небольшом количестве личинок хируномид, воздушных насекомых, обрывки макрофитов. Кроме того, в кишечниках рыб встречался и фитопланктон [70].

В Рыбинском водохранилище синец питается рачковым планктоном. Так, в мае 1954 г. в его пище преобладали веслоногие (*Acanthocyclops*, *Cyclops*, *Mesocyclops*). Летом (июнь—август) рыбы потребляли преимущественно ветвистоусых (*Daphnia*, *Bosmina*). Осенью основными кормовыми объектами стали *Chydoridae* [78]. В последующие годы существенных изменений в составе пищи синца не отмечено, варьировало лишь соотношение отдельных пищевых компонентов в зависимости от их численности в разные сезоны наблюдений [65]. Индексы наполнения кишечника синца в Рыбинском водохранилище выше, чем в других водоемах каскада, — 37<sup>0</sup>/<sub>000</sub>.

Таким образом, состав пищи синца в водохранилищах с различным гидрологическим режимом и на разных этапах их формирования однотипен. Во всех водоемах в пищевом ассортименте рыб преобладали планктонные ракообразные, среди которых главную роль играли некрупные формы — *Bosmina*, *Daphnia*, *Mesocyclops*, *Cyclops*. Несмотря на сравнительно низкую биомассу рачкового планктона, темп роста синца и интенсивность его питания в Рыбинском водохранилище выше, чем в других водоемах [7]. По-видимому, условия нагула для планктофагов в водохранилище озерного типа наиболее благоприятны. Так, по данным И. Е. Пермитина и В. В. Половкова [59], в Центральном плесе водохранилища, где в летний период направленные течения практически отсутствуют, ежегодно наблюдаются значительные нагульные скопления планктофагов. Подобное явление не отмечено в водоемах речного типа с большей проточностью, которая мешает образованию значительных скоплений кормовых организмов.

*Корюшка.* Пища корюшки волжских водохранилищ состоит из 22 видов планктонных рачков, 8 видов хируномид, 4 видов рыб и других организмов (табл. 2).

Таблица 2

Состав пищи корюшки [66]

Водохранилище	Ветвисто- усые	Весло- ногие	Ракуш- ковые	Личинки хируно- мид	Личинки стрекоз	Водяные клеши	Рыба
Рыбинское . . .	+	+	+	+	+	+	+
Горьковское . . .	+	+	—	—	—	—	+
Куйбышевское . .	+	+	—	—	—	—	—

В водохранилищах речного типа корюшка практически не встречается.

В озерно-речных водохранилищах основные кормовые объекты рыб — ветвистоусые и веслоногие рачки (*Bosmina*, *Leptodora*, *Daphnia*, *Mesocyclops*). Отмечен лишь единственный случай поедания рыбы (молодь густеры). В верхних участках Горьковского водохранилища с речным режимом в летне-осенние месяцы корюшка питается в основном *Bosmina*. В нижнем расширенном участке водохранилища в состав ее пищи входят *Bosmina*, *Daphnia*, *Leptodora*, *Bythotrephes* [66]. В озерном Рыбинском водохранилище рыбы младших возрастов питаются ветвистоусыми рачками, из которых доминируют наиболее распространенные формы — *Bosmina*, *Daphnia*, *Leptodora*, *Bythotrephes*. Изредка в пищевом комке встречаются веслоногие, а также личинки хирономид. У крупных особей (старше 2 лет) большую роль в рационе играет рыба: собственная молодь, а также сеголетки окуня, ерша и даже судака. Общей отличительной чертой питания корюшки в этом водохранилище является преобладание крупных форм — хищных кладоцер и молоди рыб.

*Ряпушка*. Из всех волжских водохранилищ ряпушка наиболее многочисленна в озерном водохранилище. Состав пищи ее весьма разнообразен. В желудках рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище, встречено более 50 различных видов животных и растительных организмов. Среди них наиболее широко представлены ракообразные (22 вида) и наземные насекомые (представители 15 семейств). Кроме того, обнаружены водоросли (8 видов), обрывки высших растений, плоды, семена. Основными же кормовыми объектами рыб в водоеме можно считать ветвистоусых рачков (*Bosmina*, *Daphnia*), а также куколок, взрослых форм хирономид и других наземных насекомых. Крупные формы кладоцер (*Leptodora*, *Bythotrephes*) встречаются в рационе рыб довольно редко и в небольшом количестве.

Интенсивность питания ряпушки очень высока. Индексы наполнения ее желудков колеблются от 260 до 1100‰. Растет ряпушка в водохранилище лучше, чем в целом ряде озер средней полосы СССР [55].

*Тюлька*. В озерно-речном Куйбышевском водохранилище пища тюльки состоит из 22 видов планктонных рачков (на долю ветвистоусых приходится 51.6%, веслоногих — 48.5%). Роль фитопланктона незначительна. Наиболее часто в пищевом комке тюльки встречаются массовые формы: *Chydorus*, *Bosmina*, *Daphnia*, *Acanthocyclops*, *Leptodora*, но главные кормовые объекты — крупные рачки *Heterocope*, *Leptodora*, *Daphnia*. Интенсивность откорма тюльки велика. В отдельные месяцы индекс наполнения кишечника достигает 441‰. Тюлька нашла благоприятные условия для нагула и роста в Куйбышевском водохранилище [29].

Таким образом, из местных видов рыб-планктофагов, обитавших в Волге до зарегулирования ее стока, в настоящее время во всех водохранилищах встречается только синец. После образования каскада водохранилищ наилучшие условия нагула сложились в озерном Рыбинском водохранилище. Вселение в водоемы каскада трех новых видов рыб-планктофагов (с севера — корюшки и ряпушки, с юга — тюльки), быстрое расселение их по акватории водоемов, высокая численность, хороший темп роста и интенсивное питание свидетельствуют о больших резервах кормовой базы водохранилищ для планктофагов.

*Бентофаги*. *Лещ*. В спектр питания леща в водохранилищах волжского каскада входят 70 видов организмов, относящихся к различным группам животных, а также водоросли и высшая водная растительность (табл. 3).

Наиболее часто в кишечниках леща во всех водоемах встречаются личинки хирономид, олигохеты, моллюски и зоопланктон.

Соотношение этих групп организмов в пищевом ассортименте рыб было неодинаковым в отдельные периоды становления водоемов (рис. 1).

На I этапе формирования животного мира всех водохранилищ в течение 1—2 лет после зарегулирования стока реки лещ питался преимущественно хирономидами (рис. 1, а).

Состав пищи леща

Водохранилище	Олигохеты	Хирономиды	Моллюски	Газмарицы	Мизиды	Равноногие	Ракушковые	Веслоногие
Иваньковское [19, 43] . .	+	+	+	—	—	—	+	+
Угличское [19, 43] . . . .	+	+	+	—	—	—	—	+
Рыбинское [19] . . . . .	+	+	+	—	—	—	+	+
Горьковское [12, 20] . . . .	+	+	+	—	—	—	—	+
Куйбышевское [16] . . . . .	+	+	+	+	—	—	—	+
Волгоградское [52] . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 3 (продолжение)

Водохранилище	Ветвистоусые	Личинки ручейников	Прочие насекомые	Волосля	Грунт	Детрит	Макрофиты
Иваньковское [19, 43] . .	+	—	—	+	—	+	+
Угличское [19, 43] . . . .	+	—	+	+	+	+	+
Рыбинское [19] . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
Горьковское [12, 20] . . . .	+	+	+	—	—	—	—
Куйбышевское [16] . . . . .	+	—	—	—	+	—	+
Волгоградское [52] . . . . .	+	+	+	—	+	—	+

В речном Волгоградском водохранилище удельный вес личинок хирономид в пище леща достигал 65% [52]. В озерно-речном Куйбышевском водо-

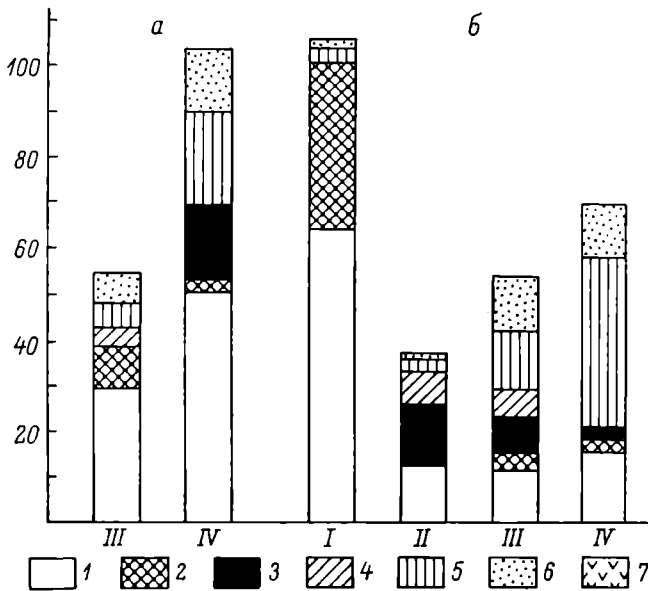


Рис. 1. Спектры питания леща в водохранилищах Волжского каскада.

*a* — период залития, *b* — II и III этапы формирования ихтиофауны водохранилища.

1 — хирономиды, 2 — планктон, 3 — олигохеты, 4 — макрофиты, 5 — моллюски, 6 — прочие, 7 — рыба. По оси ординат — индексы наполнения кишечника, %; по оси абсцисс — водохранилища: I — Ивановское, II — Рыбинское, III — Горьковское и Куйбышевское, IV — Волгоградское.

охранилище хирономиды составляли около 50% от веса всей пищи рыб [16]. Высокое содержание личинок хирономид в пище леща благоприятно сказывалось на темпе роста рыб в этот период [18, 24, 38].

На 3—4-м году существования новых водоемов численность хирономид резко сократилась, уменьшился и удельный вес их в пище бентофагов (рис. 1, б). В речных водохранилищах это происходит на 4-м году [53], а в озерно-речных даже на 2-м году после зарегулирования стока реки [16, 20]. Уменьшение потребления личинок хирономид сказывается на интенсивности откорма леща (табл. 4) и вследствие этого на его росте [18, 24, 31, 38, 57].

На II и III этапах формирования ихтиофауны, когда численность и биомасса кормовых организмов относительно стабилизировалась [42], характер питания леща в отдельных водохранилищах каскада стал различаться больше, чем в период залития (рис. 1, б).

В головном Ивановском водохранилище основу пищи рыб составляют хирономиды. Весной и осенью лещ питался здесь личинками *Chironomus* и *Procladius*. В летний период во время вылета хирономид рыбы переходят на потребление ветвистоусых рачков (*Daphnia*, *Ceriodaphnia*) и мелких моллюсков (*Pisidium*, *Sphaerium*) [19, 43]. В речном Волгоградском водохранилище спектр питания леща наиболее широк, но основными кормовыми объектами весной служат личинки хирономид (*Procladius*), летом — моллюски, а в начале осени — моллюски с небольшой примесью личинок хирономид. Необходимо отметить, что в отличие от остальных водоемов в Волгоградском водохранилище лещ поедает молодь дрейссены [53].

В озерно-речных водохранилищах (Горьковское, Куйбышевское) весной и летом рыбы поедают олигохет и моллюсков (*Pisidium*, *Sphaerium*, *Viviparus*), а во второй половине лета — личинок хирономид (*Chironomus*, *Procladius*, *Polypedium*, *Tanytarsus*), планктонных рачков (*Daphnia*, *Bosmina*, *Cyclops*) и растительную пищу [16, 17, 19].

В озерном Рыбинском водохранилище лещ питается хирономидами (*Chironomus*) только осенью, а весной и летом основу его пищи составляют детрит и олигохеты [19].

Сравнение спектра питания рыб в отдельных водоемах на II и III этапах формирования ихтиофауны показывает, что их излюбленный корм — личинки хирономид — имеет небольшой удельный вес в рационе леща. Исключение составляет головное водохранилище, где рыбы потребляют хирономид в течение весны и осени. В нижележащих водоемах каскада в пище рыб хирономиды заменяются моллюсками и олигохетами. Во всех водохранилищах существенное значение среди кормовых объектов леща имеют планктонные ракообразные [12, 17, 19, 43] — пища, несвойственная бентофагам. Кроме того, в кишечнике леща часто встречается детрит [17, 19], грунт и песок [53].

Наиболее интенсивно лещ откармливается в головном водохранилище (рис. 1, б). Самые низкие величины индексов наполнения кишечника леща наблюдаются в озерном водохранилище, где в спектре питания рыб личинки насекомых (в основном хирономиды) имеют наименьший удельный вес (рис. 1, б).

Таким образом, состав корма и интенсивность питания леща в отдельных водохранилищах каскада свидетельствуют о том, что наиболее благоприятные условия для нагула этого вида существуют в водоемах с речным режимом, особенно в головном Ивановском водохранилище, для которого характерна высокая биомасса личинок хирономид.

*Ерш.* В состав пищи ерша входит более 100 видов донных фитофильных и пелагических беспозвоночных, макрофиты, а также рыба и ее икра (табл. 5).

Таблица 4

Величины индексов  
наполнения кишечника леща

Водохранилище	Год	Индекс наполнения, %
Волгоградское [53] . .	1960	95.1
	1962	41.0
Горьковское [20] . . .	1957	62.7
	1958	48.5
Куйбышевское [16]. . .	1957	72.0
	1958	43.0



Состав пищи ерша

Водохранилище	Ветвисто-усые	Веслоногие	Ракушковые	Личинки и куколки хирономид	Олигохеты	Личинки поленок	Личинки ручейников	Личинки стрекоз
Иваньковское [43, 61] . .	+	+	+	+	+	+	+	+
Угличское [43, 61] . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
Рыбинское [28, 61] . . . .	+	+	+	+	+	—	+	—
Горьковское [12] . . . . .	+	+	—	+	+	—	+	+
Куйбышевское [44] . . . .	+	+	—	+	+	—	+	—

Таблица 5 (продолжение)

Водохранилище	Амфиподы	Моллюски	Пиявки	Водные ослики	Рыба	Макрофиты
Иваньковское [43, 61] . .	—	+	+	—	—	+
Угличское [43, 61] . . . .	—	+	—	+	—	—
Рыбинское [28, 61] . . . .	—	+	—	+	+	—
Горьковское [12] . . . . .	—	—	+	—	+	—
Куйбышевское [44] . . . .	+	+	—	+	+	+

Как и у других бентофагов, в пище ерша во всех водохранилищах встречаются личинки хирономид, ручейников и планктонные рачки. В отличие от леща ерш гораздо больше поедает личинок хирономид (рис. 2, а, б).

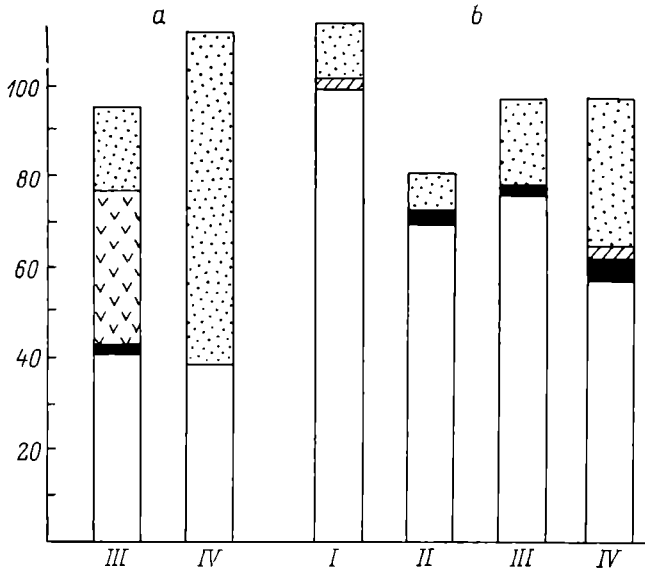


Рис. 2. Спектр питания ерша в водохранилищах Волжского каскада.

Обозначения те же, что на рис. 1.

В речных и озерно-речных водохранилищах ерш поедал преимущественно личинок *Chironomus*, *Glyptotendipes*, *Cryptochironomus* и *Procladius* [12, 44, 61]. Интенсивность питания рыбы в этот период была довольно высока в обоих типах водоемов (рис. 2, а).

В последующие периоды формирования спектр питания ерша во всех водохранилищах изменился мало. Удельный вес личинок хирономид еще более увеличился (рис. 2, б). В отличие от леща ерш питается хирономидами в течение всего нагульного периода. В Рыбинском водохранилище, по данным З. С. Подаруевой [61], в желудках рыб личинки хирономид в мае 1954 г. составили 32, в июне 80, в июле 87, в сентябре 94, в октябре 39%. Основной откорм ерша происходит в мелководье, где численность видов хирономид каждого вида выше, а количество генераций больше, чем на русловых участках. В период вылета комаров *Chironomus* ерш переходит на потребление личинок «минеров» и «обрастателей» — *Glyptotendipes*, *Endochironomus*, *Crycotopus* и др. Представители других кормовых групп организмов (мелкие моллюски, планктонные рачки, олигохеты, личинки поденок и ручейников) встречаются в рационах рыб в значительно меньшем количестве и преимущественно в зимний и весенний периоды [12, 43, 44, 61].

Интенсивность нагула ерша после заполнения водохранилищ осталась такой же высокой, какой была в период заполнения (рис. 2, а, б).

Таким образом, во всех водохранилищах каскада независимо от их гидрологического режима и биомассы кормовых организмов на разных этапах формирования ерш питается почти исключительно личинками хирономид. Основными кормовыми объектами его во всех водоемах являются наиболее крупные формы хирономид — личинки *Chironomus*.

**Плотва.** Состав пищи плотвы включает более 40 видов беспозвоночных, водоросли, высшую водную растительность, а также молодь рыб (табл. 6).

Т а б л и ц а 6

Состав пищи плотвы

Водохранилище	Олигохеты	Личинки и куколки хирономид	Моллюски	Гаммариды	Ракушковые	Веслоногие	Ветвистоусые	Личинки ручейников	Поденки
Иваньковское [43] . . . . .	—	+	+	—	—	+	+	+	—
Угличское [43] . . . . .	—	+	+	—	—	+	+	+	—
Рыбинское [28] . . . . .	—	+	+	—	+	+	+	+	—
Горьковское [12] . . . . .	+	+	+	—	—	+	+	+	—
Куйбышевское [60] . . . . .	—	+	+	—	—	+	+	+	—
Волгоградское [52] . . . . .	+	+	+	+	—	+	+	+	—

Т а б л и ц а 6 (продолжение)

Водохранилище	Воздушные насекомые	Личинки стрекоз	Волонные клещи	Макрофиты	Водоросли	Рыба	Детрит	Иссок
Иваньковское [43] . . . . .	+	+	—	+	—	—	+	+
Угличское [43] . . . . .	—	+	—	+	+	—	+	+
Рыбинское [28] . . . . .	—	—	+	+	+	—	+	+
Горьковское [12] . . . . .	—	—	—	+	+	—	—	—
Куйбышевское [60] . . . . .	+	—	—	+	+	—	+	+
Волгоградское [52] . . . . .	+	—	—	—	—	+	—	—

Во всех водохранилищах в пище плотвы встречаются ветвистоусые и веслоногие рачки, личинки хирономид и ручейников, моллюски, а также макрофиты. Соотношение этих групп неодинаково в отдельные периоды формирования водоемов (рис. 3, а, б).

В первые годы после зарегулирования стока реки спектр питания плотвы в водоемах с речным и озерно-речным режимом имел разный характер.

В речных водохранилищах питание плотвы было довольно однообразным: в ее кишечниках встречались высшая водная растительность и моллюски

(до 65,4%). Личинки хирономид и ручейников поедались рыбами в небольшом количестве [52].

В озерно-речных водохранилищах плотва потребляла преимущественно хирономид. Так, в озеровидном участке Горьковского водохранилища в сентябре 1956—1957 гг. личинки хирономид составили до 79% в рационе 2—3-летних рыб. Особи старшего возраста в большом количестве поедали растительную пищу — 62,6% [12]. В Куйбышевском водохранилище рыбы крупнее 20 см питались дрейссеной [60]. Интенсивность откорма плотвы в этот

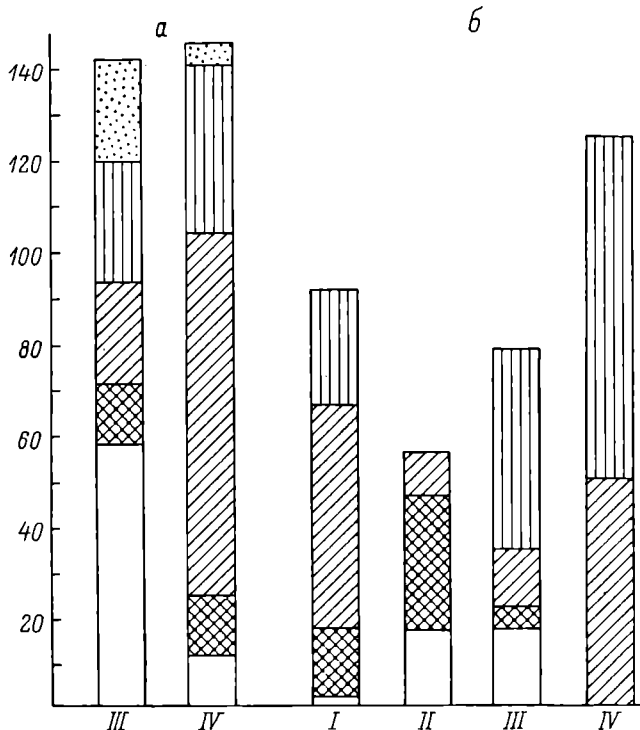


Рис. 3. Спектр питания плотвы в водохранилищах Волжского каскада.

Обозначения те же, что на рис. 1.

период в обоих типах водоемов, несмотря на разный состав пищи, была высокой (рис. 3, а).

В последующий период формирования водохранилищ значительно изменился видовой состав и численность кормовых организмов, но спектр питания плотвы остался практически прежним. Несколько увеличилось в рационе количество моллюсков и макрофитов, а доля хирономид (в озерно-речных водохранилищах) сократилась (рис. 3, б).

На II и III этапах формирования ихтиофауны в Ивановском водохранилище в пище плотвы весной и летом преобладали макрофиты (до 90% в июле 1968 г.), а осенью возростала доля животной пищи (до 59%) — планктонных ракообразных и мелких моллюсков [43].

В других речных водохранилищах основным кормом плотвы были моллюски — дрейссена (до 62% в 1964 г.), а значение высшей водной растительности снижалось [53]. Наилучший рост плотвы наблюдается в Волгоградском водохранилище [31, 63, 67].

В озерно-речных водоемах плотва питается макрофитами и дрейссеной. Личинки хирономид (*Cricotopus*) и ручейников, зоопланктонные организмы и фитопланктон имеют меньшее значение в ее рационе по сравнению с речными водохранилищами [17, 60].

В озерном водохранилище в пищевом ассортименте плотвы преобладают планктонные ракообразные, личинки и куколки хирономид. С возрастом увеличивается потребление личинок ручейников и моллюсков [28]. В 60-х годах в связи с расселением моллюска *Dreissena polymorpha* по водохранилищу и резкому увеличению его численности старшие особи плотвы перешли на питание этим видом корма, что привело к увеличению темпа роста рыб [63].

Таким образом, интенсивность питания плотвы достигала наибольшей величины в период заполнения водоемов и не зависела от состава пищи. На следующих этапах формирования ихтиофауны наиболее интенсивно откармливается плотва в водохранилищах с речным режимом, где основу ее корма составляет дрейссена.

*Густера.* В пищевой ассортимент густеры входят более 80 видов беспозвоночных, водоросли, высшая водная растительность, а также молодь и икра рыб (табл. 7). Наиболее часто в пище встречаются планктонные рачки, личинки хирономид, моллюски, остатки высшей растительности и детрит.

Таблица 7

Состав пищи густеры

Водохранилище	Веслоногие	Вервистоусые	Личинки хирономид	Моллюски	Личинки ручейников	Поленки	Амфиподы	Воляные клещи
Иваньковское [4] . . . . .	+	+	+	+	+	—	—	—
Угличское [43] . . . . .	+	+	+	+	—	—	—	—
Рыбинское [4] . . . . .	+	+	+	+	—	—	—	—
Горьковское [4] . . . . .	+	+	+	+	+	—	—	+
Куйбышевское [4, 16] . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	—
Волгоградское [52] . . . . .	+	+	+	+	+	—	+	—

Таблица 7 (продолжение)

Водохранилище	Ракушковые	Пиявки	Личинки стрекоз	Воздушные насекомые	Олигохеты	Рыба	Фито-планктон	Остатки высшей растительности
Иваньковское [4] . . . . .	+	+	—	—	—	—	—	+
Угличское [43] . . . . .	+	—	—	—	—	—	+	+
Рыбинское [4] . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+
Горьковское [4] . . . . .	—	—	+	+	—	—	—	+
Куйбышевское [4, 16] . . . . .	—	—	—	—	+	+	—	+
Волгоградское [52] . . . . .	—	—	—	—	+	+	—	+

В период заполнения водохранилищ состав пищи рыб включал личинок хирономид (*Chironomus*, *Limnochironomus*, *Endochironomus*), мелких моллюсков (*Sphaeriidae*, *Valvata*, *Viviparus*), гаммарид [4, 52]. Интенсивность откорма густеры в этот период в речных и озерно-речных водохранилищах была высока, несмотря на различное соотношение основных кормовых групп организмов (рис. 4, а).

После зарегулирования стока реки количество хирономид в питании рыб во всех водоемах резко сократилось (рис. 4, б). Состав пищи густеры в отдельных водохранилищах различен.

В головном Иваньковском водохранилище в пище рыб встречались личинки хирономид (*Chironomus*) и мелкие моллюски (*Sphaerium*, *Valvata*, *Viviparus*) [4, 43]. В остальных речных водохранилищах как в период заполнения, так и после него наибольший удельный вес в пище рыб имели крупные моллюски. Так, в Волгоградском водохранилище в августе 1964 г. пищевой комок крупных особей был представлен дрейссеной — 98% [53].

В озерно-речных водоемах дрейссена в кишечниках густеры встречалась в меньшем количестве — 70% [60, 73].

В озерном водохранилище главной пищей густеры были мелкие моллюски — *Viviparus* [4].

На II и III этапах формирования ихтиофауны в речных и озерно-речных водоемах густера, потребляя дрейссену, питается более интенсивно. В головном и озерном водохранилищах при потреблении мелких моллюсков, личинок хирономид и рачкового планктона интенсивность нагула рыб ниже (рис. 4, б).

Сопоставление состава пищи, интенсивности откорма и темпа линейного роста дает возможность установить, что наиболее благоприятные условия для нагула густеры складывались на первых этапах формирования животного мира тех водохранилищ, в бентофауне которых наблюдалось развитие дрейссены.

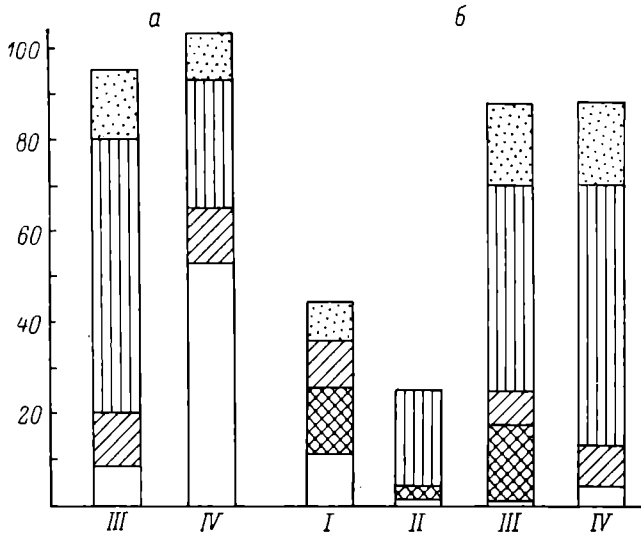


Рис. 4. Спектр питания густеры в водохранилищах Волжского каскада.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Таким образом, условия нагула для бентофагов, сложившиеся в отдельных водоемах каскада, неодинаковы. В речных водохранилищах рыбы питаются более интенсивно, чем в озерном. Рыбы с хирономидно-олигохетным составом пищи имеют высокие индексы наполнения и лучший темп роста в головном Ивановском водохранилище, а моллюскоеды — в нижеволжских водохранилищах с высокой биомассой дрейссены.

**Х и щ и к и.** *Щука.* Пища щуки в водохранилище состоит преимущественно из рыб. Беспозвоночные в желудках встречаются редко и только у молодых особей (табл. 8).

В первые годы после зарегулирования стока Волги, когда в речных и озерно-речных водохранилищах наблюдалось массовое развитие молоди фитофильных видов рыб, пища щуки отличалась большим разнообразием. В Волгоградском водохранилище основу ее составляли малоценные виды — укляка, окунь, плотва. Лещ и синец встречались в желудках в небольшом количестве — 10% [21]. В Горьковском водохранилище в рацион хищников входило 11 видов рыб, из которых на долю малоценных видов приходилось 90—95%, а на долю ценных (лещ и судак) — около 10%. В Куйбышевском водохранилище пища щуки была еще более разнообразна (16 видов рыб). В этом водоеме в отличие от Горьковского хищники в большом количестве поедали леща и судака, которые в 1956—1957 гг. составляли от 37 до 78% в рационе щуки. Интенсивность откорма рыб в период заполнения была не-

Видовой состав рыб в рационе щуки

Водохранилище	Плотва	Окунь	Ерш	Корюшка	Лещ	Синец	Густера	Судак	Ляль	Уклея	Чехонь
Рыбинское [22] . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Горьковское [22] . . . . .	+	+	+	—	+	—	+	+	+	—	—
Куйбышевское [22] . . . . .	+	+	+	—	+	—	+	+	+	+	—
Волгоградское [21] . . . . .	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	—

Таблица 8 (продолжение)

Водохранилище	Рипушка	Щука	Налим	Щиповка	Елец	Голавль	Сазан	Жерех	Полка-менчик	Лилгушка
Рыбинское [22] . . . . .	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+
Горьковское [22] . . . . .	—	+	—	+	+	+	—	+	—	—
Куйбышевское [22] . . . . .	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—
Волгоградское [21] . . . . .	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—

велика. Рационы взрослых щук за 3 летних месяца нагула были меньше 1 [22], т. е. меньше собственного веса.

На II и III этапах формирования ихтиофауны водохранилищ видовой состав пищи щуки стал более однообразным.

В озеро-речных водохранилищах в этот период спектр питания хищников сузился в связи с ухудшением условий размножения для фитофилов и сокращением численности их молоди. Основные кормовые объекты щуки в Горьковском водохранилище — плотва и окунь. Потребление леща и судака уменьшилось, в 1959 г. на их долю пришлось только около 5% от всего количества съеденной рыбы. В Куйбышевском водохранилище количество леща в рационе щуки сократилось в 3 раза, а судака — в 5 раз. Основными кормовыми объектами хищников и в этом водохранилище были малоценные виды рыб — плотва, густера, окунь.

В Рыбинском водохранилище хищники откармливаются преимущественно малоценными рыбами, которые составляют до 96% от всего количества ежегодно потребляемой пищи. На долю ценных видов (лещ и судак) приходится менее 4% годового рациона хищников. Главными кормовыми объектами щуки в этом водохранилище являются 4 вида рыб — плотва, окунь, ерш и корюшка (87% всего пищевого комка).

Интенсивность питания рыб в озеро-речных водохранилищах мало изменилась по сравнению с периодом залития. Рационы щук за 3 месяца нагула (май, август, сентябрь) составляют 1.4. В озерном Рыбинском водохранилище хищники нагуливаются более интенсивно, рационы их за тот же период выше — 2.1 [22].

*Судак.* В пище взрослого судака в водохранилищах встречается рыба, но количество ее видов в его рационе несколько меньше, чем у щуки (табл. 9).

В первые годы после зарегулирования стока реки в пище хищников большое значение имели ценные виды рыб. В Горьковском водохранилище собственная молодь в пище судака составляла 51, а в Куйбышевском 34%. Из непромысловых видов судак поедал преимущественно плотву и ерша.

На II и III этапах формирования ихтиофауны нагул судака носит иной характер.

## Видовой состав пищи судака

Водохранилище	Окунь	Ерш	Плотва	Корюшка	Судак	Лещ	Густера	Уклея	Щожель	Рипушка
Рыбинское [22] . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Горьковское [22] . . . . .	+	+	+	—	+	+	—	+	+	—
Куйбышевское [22] . . . . .	+	+	+	—	+	+	—	+	+	—
Волгоградское [21] . . . . .	+	+	+	—	+	+	+	+	—	—

Таблица 9 (продолжение)

Водохранилище	Щука	Налим	Щиповка	Елец	Пескарь	Язь	Верш	Тюлька	Синец	Сазан
Рыбинское [22] . . . . .	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Горьковское [22] . . . . .	—	+	—	+	+	+	—	—	—	—
Куйбышевское [22] . . . . .	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
Волгоградское [21] . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+

В речном водохранилище судак откармливается малоценными видами рыб — плотвой, густерой, уклейей и ершом. Ценные виды (лещ, синец, собственная молодь, сазан) составляют около 10% в спектре питания хищников [21].

В озерно-речных водоемах спектр питания судака сужается по сравнению с периодом залития. Количество собственной молоди и леща в его пище уменьшается. Основными кормовыми объектами хищников становятся малоценные виды — окунь, плотва, уклейя, а в Куйбышевском водохранилище большое значение как корм для судака приобрела тюлька, составляющая до 89% пищевого комка в желудках хищников в отдельные месяцы [29].

В озерном водохранилище в состав пищи судака входят в основном промысловые виды, они составляют до 95% в рационе хищников. Собственная молодь и неполовозрелый лещ поедается хищниками в небольшом количестве. На их долю приходится всего около 5% пищевого комка. Основные кормовые объекты судака — окунь, ерш, корюшка, плотва. На их долю приходится в отдельные годы до 84% от всего количества съеденных хищником рыб.

Интенсивность нагула судака наибольшая в озерно-речных водохранилищах. В течение трех летних месяцев каждый хищник съедает пищи в 1.3 (Рыбинское водохранилище) и в 2.1 раза больше собственного веса (Куйбышевское водохранилище) [22].

*Окунь.* В пище окуня встречаются различные виды рыб, а также личинки насекомых, моллюски и зоопланктон (табл. 10).

В годы заполнения озерно-речных водохранилищ окунь питался планктонными ракообразными (*Daphnia*, *Eurycercus*), а также личинками хирономид и олигохетами. Рыба, в основном непромысловые виды (плотва, окунь, ерш), появляется в пище особей крупнее 13 см [12].

На II и III этапах формирования ихтиофауны водоемов основу пищи молоди окуня составляют зоопланктонные ракообразные, личинки хирономид, стрекоз и других насекомых, реже олигохеты и моллюски (молодь дрейссены). Начиная с 2-летнего возраста в желудках окуня появляется молодь рыб и у более старших особей она становится основным кормом.

В Ивановском водохранилище пища окуней носит смешанный характер. В желудках рыб до 5-летнего возраста встречается планктон (*Leptodora*,

## Состав пищи окуня

Водохранилище	Окунь	Ерш	Корюшка	Плотва	Судак	Лещ	Синец	Густера	Язь
Иваньковское [43] . . . . .	+	+	—	+	—	—	—	—	—
Рыбинское [21] . . . . .	++	++	+	++	+	+	+	+	+
Горьковское [12] . . . . .	+	+	—	+	—	—	—	—	—

Т а б л и ц а 10 (продолжение)

Водохранилище	Уклея	Щука	Подкаменщик	Олигохеты	Ветвистусы	Веслоногие	Личинки насекомых	Моллюски	Макрофиты
Иваньковское [43] . . . . .	—	—	—	—	+	+	+	—	+
Рыбинское [21] . . . . .	+	+	+	—	++	++	++	+	—
Горьковское [12] . . . . .	—	—	—	+	+	+	+	—	—

*Daphnia*), личинки хирономид (*Glyptotendipes*, *Pentapedilum*, *Cricotopus*), а также молодь рыб [43].

В озерном водохранилище, начиная с 3 лет, окунь питается преимущественно рыбой. Основными кормовыми объектами его являются малоценные виды, среди которых основное значение имеют собственная молодь, плотва, ерш и корюшка — 93% рациона. Ценные виды (лещ, судак) встречаются в очень небольшом количестве — 3% [22].

Интенсивность питания окуня довольно высокая. При потреблении планктонной и бентосной пищи средние индексы наполнения желудков достигают 179‰ [43]. Годовые рационы окуней-хищников (4+—6+) в озерном водохранилище составляют 1.7—2.8 [22].

*Налим.* В желудках налима встречаются организмы, относящиеся к различным группам животных (табл. 11).

Т а б л и ц а 11

## Состав пищи налима

Водохранилище	Окунь	Ерш	Плотва	Корюшка	Судак	Лещ	Уклея	Ряпушка	Налим	Подкаменщик	Густера	Пескарь
Рыбинское [22] . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Горьковское [22] . . . . .	+	++	++	+	+	+	+	—	+	—	—	+
Куйбышевское [46] . . . . .	—	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—

Т а б л и ц а 11 (продолжение)

Водохранилище	Жерех	Язь	Елец	Лягушки	Речные раки	Личинки ручейников	Личинки хирономид	Олигохеты	Моллюски	Шляпки	Гамма-риды
Рыбинское [22] . . . . .	—	—	—	+	—	—	+	+	+	—	—
Горьковское [22] . . . . .	+	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
Куйбышевское [46] . . . . .	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+

В период заполнения озерно-речных водохранилищ большое значение в пище налима составляли перыбные объекты, в первую очередь личинки хирономид (*Chironomus*, *Cryptochironomus*, *Procladius*) и ручейники. Самые крупные особи, имевшие размеры больше 20 см, поедали рыбу — ерша, корюшку, судака, плотву и другие виды.



После заполнения водохранилищ на II и III этапах формирования ихтиофауны налим во всех водоемах питался преимущественно рыбой.

В озерно-речных водохранилищах основу корма хищников составляют малоценные виды рыб — ерш, плотва, окунь, а также молодь ценных видов — судака, берша и леща [45]. В Горьковском и Куйбышевском водохранилищах налим в большей степени, чем в Рыбинском, потребляет нерыбный корм — личинок насекомых, олигохет, моллюсков, лягушек, речных раков.

В озерном водохранилище в пище налима, начиная с 2-летнего возраста, появляются сеголетки окуня, ерша, плотвы, уклей. Взрослый налим откармливается преимущественно ершом и окунем.

Интенсивность питания налима высока — за 9 мес. нагула в Рыбинском водохранилище каждый хищник съедает количество пищи, равное трем собственным весам [22].

Таким образом, приведенные данные показывают, что хищные рыбы оказывают отрицательное влияние на численность промысловых видов только в период залития ложа водоемов. Так, 1956—1957 гг. в Куйбышевском водохранилище щука и судак потребляли значительное количество неполовозрелых судака и леща. В последующие годы хищные рыбы, уничтожая громадное количество малоценных видов, играют во всех водохранилищах важную биомелиоративную роль.

## ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Многие авторы, исследуя питание, пытаются охарактеризовать и пищевые взаимоотношения рыб. Обычно при сопоставлении спектров питания отдельных видов используются индексы пищевого сходства [12, 17, 28, 43, 52, 61]. Как правило, в таких случаях СП-коэффициенты бывают очень велики, так как состав пищи различных рыб приводится по группам или даже целым семействам кормовых организмов. Однако, как показал еще А. А. Шорыгин [77], нельзя рассматривать пищевые взаимоотношения рыб без учета видовых, сезонных и локальных изменений спектров их питания, а также мест нагула и численности особей. На примере леща и воблы Каспия им показано, что для характеристики пищевых взаимоотношений необходимо не только сопоставлять спектры питания отдельных видов, но также определять напряжение конкуренции. А. А. Шорыгин подчеркивал, что не всегда при высокой степени сходства состава пищи сила конкуренции высокая [77].

Аналогичные данные получены нами при изучении питания некоторых планктофагов, бентофагов и хищников, живущих в самом малокормном водоеме каскада — Рыбинском водохранилище.

У планктофагов (синец и корюшка) индексы пищевого сходства, подсчитанные по группам ветвистоусых и веслоногих ракообразных, практически равны 100%, что казалось бы свидетельствует о конкурентных отношениях между ними. Однако более детальный анализ содержимого кишечника рыб показал, что синец в Рыбинском водохранилище откармливается преимущественно мелкими видами рачков (босминой), а корюшка — крупными хищными формами (лепторой и битотрефесом). Высокая степень пищевого сходства у планктофагов по одному виду корма наблюдается только в период массовой вспышки рачков в водоеме. Например, в июне и июле во время увеличения количества босмины СП-коэффициенты у корюшки и синца по этому виду достигали соответственно 77 и 80%. В августе и сентябре при уменьшении численности босмины СП-коэффициенты снижаются до 13 и 2%, а спектры питания синца и корюшки расходятся [65].

Среди бентофагов у леща и ерша наблюдаются наиболее высокие индексы пищевого сходства по личинкам хирономид. По мнению О. А. Ключаревой [28], в первые годы существования Рыбинского водохранилища, когда личинки хирономид составляли в рационе леща около 40%, а в пищевом ассортименте ерша 80—90% и СП-коэффициент равнялся 36%, между этими

двумя видами существовали напряженные пищевые отношения. Однако детальное исследование распределения леща и ерша показывает, что в летний период места нагула этих видов рыб не совпадают. Так, в литорали на станциях защищенного побережья, где уловы ерша максимальны (60—80 рыб на 100 м<sup>2</sup>) и где он питается наиболее интенсивно, лещ практически отсутствует. В более глубоководных участках (на песчаных пляжах открытого побережья) численность ерша не превышает 2—5 рыб, а на бывших руслах рек, в местах максимальных уловов леща, где он откармливается, ерш ловится в количестве 1—2 экз. на 100 м<sup>2</sup>. Особенности распределения бентофауны в водохранилище таковы, что ерш может использовать для нагула часть высококормных районов литорали, недоступных лещу. Поэтому в рационе ерша в течение всего сезона преобладают личинки хирономид, а в кишечниках леща в летний период (когда наблюдается вылет хирономид) появляется несвойственная бентофагам пища. Приведенные данные свидетельствуют о том, что, нагуливаясь на различных участках, лещ и ерш не могут конкурировать друг с другом.

Хищные рыбы в Рыбинском водохранилище откармливаются за счет 4 видов рыб — окуня, плотвы, ерша и корюшки. Детальный анализ сезонного, локального и размерного состава их пищи показал, что у хищников периоды интенсивного откорма, места нагула и размеры потребляемых рыб не совпадают [22]. Таким образом, отдельные виды хищных рыб не конкурируют между собой, а дополняют влияние друг друга на малоценные виды ихтиофауны водохранилища.

По аналогии с Рыбинским водохранилищем можно предположить, что и в остальных водоемах каскада, в которых кормовая база более богата, пищевые отношения между отдельными видами рыб нельзя считать напряженными.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав пищи планктофагов довольно однообразен и не зависит от соотношения групп кормовых организмов в отдельных водоемах. Так, спектр питания синца в речных, озерно-речных и в озерном водохранилищах состоит из одних и тех же видов рачков. Интенсивность потребления корма и как следствие темп роста рыб определяются не биомассой зоопланктона, а характером его распределения. Наиболее высокие индексы наполнения кишечника, хороший рост и относительно высокая численность планктоноядных рыб наблюдаются в водохранилище озерного типа, которое отличается низкой величиной биомассы зоопланктеров. Отсутствие направленных течений в Центральном плесе Рыбинского водохранилища способствует концентрации рачков в виде крупных пятен, на которых происходит основной откорм стайных видов рыб — синца и корюшки.

Массовое развитие в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах корюшки и тюльки свидетельствует о значительном неиспользовании запасов корма планктофагами во всех водоемах волжского каскада.

У бентофагов видовой состав пищи определяется соотношением кормовых организмов в водоемах разного типа. В водохранилищах Верхней Волги в рационах рыб доминируют личинки хирономид и олигохеты, тогда как в водоемах Нижней Волги бентофаги поедают в значительных количествах моллюсков. Интенсивность откорма рыб, темп их роста и даже относительная численность в уловах зависят от величины биомассы кормовых организмов в каждом водохранилище. Наиболее узкий спектр питания с преобладанием излюбленного корма, высокие индексы и быстрый темп роста у леща наблюдаются в речных водохранилищах, в частности в Иваньковском, а у плотвы и густеры — в Саратовском и Волгоградском. В озерно-речных и озерном водохранилищах спектры их питания шире, интенсивность нагула меньше, а относительная численность ниже, чем в речных. В Рыбинском водохранилище для леща — основного объекта промысла — условия нагула хуже,

чем в остальных водоемах каскада. Они определяются, видимо, не только низкими показателями биомассы бентоса, но и специфической локализацией кормовых организмов в речных плесах и по периферии водоема. В результате наиболее кормные участки (мелководное побережье) малодоступны для леща и используются преимущественно ершом.

Таким образом, состав пищи, интенсивность откорма, а также в какой-то степени и численность бентофагов зависят от биомассы и соотношения отдельных групп кормовых организмов в каждом водохранилище каскада.

По соотношению в промысловых уловах группа хищников занимает промежуточное положение во всех водохранилищах. Наибольшей относительной численности она достигает в Рыбинском водохранилище. Влияние хищников на ихтиофауну водоемов в различные периоды их формирования неоднозначно. Во время заполнения щука и судак уничтожают значительное количество молоди леща и судака, особенно в водохранилищах озерно-речного типа. В последующие периоды основным кормом хищников становятся малоценные непромысловые виды рыб. Уничтожая ерша, плотву, мелкого окуня, хищники во всех водохранилищах выполняют важную роль биомелиораторов, не только «охраняя» кормовую базу ценных промысловых рыб, но и превращая низкосортную рыбную продукцию в продукт более высокого качества.

Пищевые взаимоотношения у планктофагов, бентофагов и хищников нельзя считать напряженными даже в Рыбинском водохранилище, где биомасса планктона и бентоса ниже, чем в других водоемах. Совпадение видового состава пищи у отдельных рыб в водоеме озерного типа имеет место только в период вспышки численности кормовых объектов. В остальные сезоны, когда количество кормовых беспозвоночных, а также малоценных рыб снижается, наблюдается расхождение видового состава пищи, мест нагула или периодов откорма и размеров потребляемых организмов.

Опубликованные данные по составу пищи отдельных видов рыб дают возможность привести только качественную характеристику их питания. Для количественной оценки особенностей нагула различных по биологии рыб, населяющих водохранилища волжского каскада, необходимы данные по рационам и кормовым коэффициентам. Количественные характеристики питания каждого вида требуются при установлении оптимального соотношения группы рыб с различным типом питания для наиболее полного и рационального использования кормовых ресурсов водоемов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Анохина Л. А. Материалы по питанию синца в северной части Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. гос. запов., 1960, вып. 6, с. 323—334.
2. Антипова О. П. Рыбинское водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 31—50.
3. Белявская Л. И. Донная фауна Волгоградского водохранилища в 1959—1964 гг. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 62—76.
4. Болдина И. К. Питание густеры волжских водохранилищ. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 158—170.
5. Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., 1969. 322 с.
6. Васильев Л. И. Формирование ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1950, вып. 1, с. 236—256.
7. Васильев Л. И. О росте синца в Рыбинском водохранилище. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 301—306.
8. Вьюшкова В. П. Зоопланктон Сталинградского водохранилища в первые годы его существования. — Тез. докл. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использования внутр. (пресноводных) водоемов южной зоны СССР, Кишинев, 1960, с. 20—21.
9. Вьюшкова В. П. Распределение и динамика численности зоопланктона Волгоградского водохранилища в первые годы его существования (1959—1961 гг.). — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 29—50.
10. Вьюшкова В. П., Белявская Л. И. Формирование кормовой базы Волгоградского водохранилища. — Матер. I конф. по изуч. водоемов бас. Волги, 1971, с. 185—189.

11. Вьюшкова В. П., Кузнецова В. И. Характеристика зоопланктона. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1973, т. 12, с. 78—93.
12. Гладких А. П. Питание рыб Горьковского водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1965, т. 59, с. 180—207.
13. Гордеев Н. А., Пермитин И. Е. О динамике видового состава и численности рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, вып. 16 (19), с. 108—125.
14. Денисов Л. И., Мейснер Е. В. Ивановское водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 19—31.
15. Дзюбан Н. А., Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона Волги. — Тез. докл. II конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Борок, 1974, с. 31—35.
16. Егерева И. В. Материалы по питанию леща, стерляди, густеры и судака в Куйбышевском водохранилище. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 153—187.
17. Егерева И. В. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Куйбышевском водохранилище. — Матер. I конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Куйбышев, 1971, с. 268—274.
18. Елизарова Н. С. Формирование запасов леща Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 128—139.
19. Житенева Т. С. О питании леща в Рыбинском водохранилище. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 259—273.
20. Житенева Т. С. Питание леща в Горьковском водохранилище. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 170—176.
21. Зарянова Е. Б. Воспроизводство щуки в первые годы становления Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 243—259.
22. Иванова М. Н. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. — Автореф. канд. дис. Л., 1966, 17 с.
23. Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. Структурные особенности и численность популяции сетка Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 415—423.
24. Ильина Л. К. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1960, вып. 3 (6), с. 195—201.
25. Ильина Л. К. Состояние стад промысловых рыб Ивановского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 10 (13), с. 182—192.
26. Иоффе Ц. И., Салазкин А. А., Петров В. В. Биологические обоснования обогащения кормовой базы для рыб Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. — Изв. ГосНИОРХ, 1968, т. 67, с. 30—80.
27. Кирпиченко М. Я. Изучение биологии моллюска *Dreissena polymorpha* Pall. в Куйбышевском водохранилище. — Тез. докл. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использования внутр. (пресноводных) водоемов южной зоны СССР, Кишинев, 1960, с. 38—39.
28. Ключарева О. А. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. гос. запов., 1960, вып. 6, с. 159—250.
29. Козан А. В., Зайцева Е. М. Питание тюльки Куйбышевского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1974, т. 15, вып. 3 (86), с. 477—482.
30. Кожевников Г. П. Горьковское водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 51—61.
31. Кожевников Г. П. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования. — Изв. ГосНИОРХ, 1965, т. 59, с. 43—97.
32. Кожевников Г. П. Перспективы увеличения запасов и уловов рыб в Горьковском водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 77, с. 108—127.
33. Кораблев И. П. Организация рыболовства на Куйбышевском водохранилище. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 180—200.
34. Кулемин А. А. Промысловая ихтиофауна бассейна Верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. — Учен. зап. Ярославск. гос. пед. ин-та, естествознание, 1944, вып. 2, с. 64—100.
35. Лузанская Д. И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР. М., 1965. 598 с.
36. Лузанская Д. И., Савина И. О. Рыбохозяйственный водный фонд и уловы рыбы во внутренних водоемах СССР. Справочник, М.—Л., 1956. 513 с.
37. Лукин А. В. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге. — Тр. Тат. отд. Всесоюз. науч.-песл. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1949, вып. 5, с. 3—61.
38. Лукин А. В. Состояние запасов и темп роста леща в Куйбышевском водохранилище. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 253—269.
39. Ляхов С. М. Первые этапы формирования бентоса Сталинградского водохранилища. — Тез. докл. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использования внутр. водоемов южной зоны СССР, Кишинев, 1960, с. 45—46.
40. Ляхов С. М. О массовом развитии дрейссены в Сталинградском водохранилище. — Бюл. Ин-та биол. водохр., 1961, вып. 10, с. 18—21.
41. Ляхов С. М. Бентос Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. — Гидробиол. ж., 1967, т. 3, № 3, с. 42—47.

42. *Ляхов С. М., Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Современное состояние бентоса волжских водохранилищ. — Тез. II конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Борок, 1974, с. 40—43.
43. *Максимова Г. Д.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Ивановского и Угличского водохранилищ. — В кн.: Рыбное хозяйство Калининской области. М., 1974, с. 125—139.
44. *Мазотина М. К.* Питание ерша Куйбышевского водохранилища в 1959 г. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 188—195.
45. *Мазотин Ю. М.* Рост, питание и плодовитость налима Куйбышевского водохранилища. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 291—296.
46. *Мазотин Ю. М.* О питании налима Куйбышевского водохранилища. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1964, вып. 10, с. 163—165.
47. *Мордухай-Болтовская Э. Д.* Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 108—124.
48. *Мордухай-Болтовская Э. Д.* Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955—1956 гг. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1 (4), с. 161—175.
49. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 32—88.
50. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища (исследования 1956 г.). — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1 (4), с. 118—138.
51. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Бентос крупных водохранилищ на Волге. — Матер. I конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Куйбышев, 1971, с. 123—127.
52. *Небольсина Т. К.* Питание леща, густеры, плотвы и синца в первые годы образования Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 148—174.
53. *Небольсина Т. К.* Качественная и количественная оценка питания леща, густеры и плотвы Волгоградского водохранилища в 1962—1964 гг. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 108—127.
54. *Нечваленко С. П.* Донная фауна в первые полтора года после заполнения водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1973, т. 12, с. 94—102.
55. *Носков А. С.* Ряпушка Рыбинского водохранилища. — Автореф. канд. дис., М., 1956. 24 с.
56. *Овчинников И. Ф.* Краткий очерк Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1950, вып. 1, с. 105—138.
57. *Остроумов А. А.* О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 168—183.
58. *Остроумов А. А.* О состоянии запасов рыб в Угличском и Ивановском водохранилищах. — Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, М.—Л., 1959, с. 292—298.
59. *Пермитин И. Е., Половков В. В.* Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб. — Наст. вып.
60. *Платонова О. П.* Питание бентосоядных рыб Куйбышевского водохранилища. — Учен. зап. Казанск. ун-та, 1966, т. 123, кн. 6, с. 59—102.
61. *Подарцева З. С.* О питании ерша в верхневолжских водохранилищах и в Белом озере. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1960, вып. 3 (6), с. 182—195.
62. *Поддубный А. Г.* Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1 (4), с. 269—298.
63. *Поддубный А. Г.* Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания. — В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 131—138.
64. *Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяции рыб в водохранилищах. — Л., 1971. 309 с.
65. *Половкова С. Н.* Питание синца и снетка на различных биотопах Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. М., 1968, с. 147—165.
66. *Половкова С. Н.* Питание и пищевые взаимоотношения корюшек в водоемах разного типа. — Автореф. канд. дис. М., 1975. 16 с.
67. *Роевко О. В.* Плотва Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 151—162.
68. *Себенцев Б. М., Биск Д. И., Мейснер Е. В.* Режим и рыбы Ивановского водохранилища в первые два года существования. — Тр. Воронежск. отд. Всесоюз. науч.-иссл. ин-та пруд. хоз-ва, 1940, т. 3, вып. 2, с. 9—95.
69. *Себенцев Б. М., Мейснер Е. В.* Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. — Тр. Всесоюз. ин-та пруд. рыб. хоз-ва, 1947, т. 4, с. 25—70.
70. *Смирнов Г. М.* Синец Куйбышевского водохранилища. — Учен. зап. Казанск. ун-та, 1966, т. 123, кн. 7, с. 103—130.
71. *Среднее Поволжье.* Ч. II. Л., 1935. 84 с.

72. Фенюк В. Ф. Донная фауна Ивапъковского и Угличского водохранилищ. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1 (4), с. 139—160.
73. Хузеева Л. М. Биология густеры Куйбышевского водохранилища. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1964, вып. 10, с. 260—270.
74. Цыплаков Э. П. Плотва и густера. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 170—175.
75. Чернышова Э. Р., Соколова К. Н. Зоопланктон Куйбышевского водохранилища по наблюдениям 1958—1959 гг. — Тр. Тат. отд. ВНИИОРХ, 1960, вып. 9, с. 40—70.
76. Шаронов И. В. Проникновение северных и южных форм рыб в Куйбышевское водохранилище. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 178—180.
77. Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., 1952. 268 с.
78. Юровицкий Ю. Г. О питании синца *Abramis ballerus* (L.) Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2 (23), с. 350—360.
79. Яковлева А. Н. Формирование запасов рыб Волгоградского водохранилища в первые годы его существования (1959—1961). — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 74—109.
80. Яковлева А. Н. Состояние естественного воспроизводства и запасов рыб Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 77—94.
81. Яковлева А. Н. Ихтиофауна Волги перед заполнением Саратовского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1973а, т. 12, с. 3—23.
82. Яковлева А. Н. Состояние запасов рыб Саратовского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, 1973б, т. 12, с. 142—162.

## ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ И ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СКОПЛЕНИЙ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ

Многолетними исследованиями распределения ценных промысловых рыб и их молоди в водохранилищах речного и озерно-речного типов накоплен обширный фактический материал, дающий общее представление о роли пелагиали в жизни рыб, степени использования ее кормовых ресурсов, характерных местообитаниях рыб в период размножения, нагула и зимовки [4, 6—9, 16, 18—20, 24, 25].

На основе составленных по материалам исследований схем экологического районирования водохранилищ и сопоставления их с распределением гидробионтов установлен важный факт наличия в пелагиали этих водоемов устойчивых во времени зон аккумуляции биомассы зоопланктона, обеспечивающих основной нагул многих видов рыб [16].

С помощью мечения, системы регулярных обловов выбранных биотопов и сравнительного анализа биологических показателей особей в уловах определены основные миграционные пути рыб и доказано наличие в их популяциях большого числа локальных стад, имеющих свои нерестилища и определенные места нагула и зимовки.

Перечисленными исследованиями охвачены, однако, преимущественно группировки крупных особей, способных нести метки, и явно недостаточно изучались скопления мелких пелагических рыб и молоди.

Этот пробел нам удалось восполнить работами последних лет после введения в практику полевых наблюдений новой гидроакустической аппаратуры и разработки методов обнаружения скоплений малоразмерных рыб в пелагиали озерных плесов водохранилищ с небольшими глубинами и ощутимым фоном гидроакустических помех [20].

В данном сообщении на примере изучения популяций снетка рассматриваются два основных вопроса теории распределения рыб: факторы устойчивости ареала территориальных группировок и механизмы образования скоплений пелагических рыб в годы с разной численностью и размерно-возрастной структурой их популяции.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В течение навигационных периодов 1970—1974 гг. на 30 основных контрольных станциях, охватывающих наиболее типичные биотопы открытых плесов Рыбинского водохранилища, производился поиск скоплений, стай и одиночных особей гидроакустическим поисковым прибором «Язь» с одновременным обловом обнаруженных агрегаций разноглубинными 19- и 12-метровыми крупно- и мелко-ячейными тралами и полным биологическим анализом пойманной рыбы.

Горизонтальные и вертикальные перемещения скоплений рыб в пределах нагульного участка и во время переходов на другой биотоп регистрировались в процессе непрерывных суточных наблюдений. Плотность особей в разреженных группировках учитывалась дешифровкой эхограмм по методике М. Д. Трусканова и М. Н. Щербино [23] с введением

поправок на тактико-технические данные использованного эхолота при постоянной скорости судна 1 м/сек. и скорости протяжки ленты самописца 0.5 и 1.0 м/час.

Плотность рыб в скоплениях определялась по методике К. И. Юданова [26], скорректированной применительно к местным условиям [22].

Всего за время наблюдений проанализировано более 12 000 экз. рыб, трассирован путь и прослежены изменения в структуре и численности 80 скоплений пелагических рыб.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Формы записи агрегаций пелагических рыб

Анализ эхограмм, полученных с помощью эхолота «Язь», показывает, что все многообразие форм распределения рыб можно объединить в 3 наиболее часто встречающихся типа: разреженное, стайное, скопление. Разреженное распределение представляет собой такую форму, при которой отдельные особи держатся обособленно. Они регистрируются на эхограмме в зависимости от вида и размера рыбы (рис. 1, а), времени пребывания в зоне регистрации и горизонта обитания небольшими штрихами на малых глубинах, либо в виде «птички» или изогнутой вверх линии на больших глубинах.

Плотность рыб при разреженном распределении может варьировать в достаточно широких пределах — от  $40 \cdot 10^{-6}$  до  $500 \cdot 10^{-6}$  шт./м<sup>3</sup>. Уловы стабильно низкие.

Стайное распределение является наиболее распространенной и долговременной формой распределения, свойственной в основном пелагическим планктофагам. Особи держатся компактной группой, как правило, в определенном горизонте воды [16] и записываются на эхограммах в виде мелких сплошных пятен (рис. 1, б). Форма и размер стаи могут изменяться под влиянием различных причин. Заметные изменения претерпевает вид стаи во время суточных вертикальных миграций. При утреннем подъеме синца, например, с глубины 10—12 м в верхние слои воды стая вытягивается по вертикали, затем происходит перераспределение рыб в горизонтальном направлении (рис. 1, в).

Распределение косяков по вертикали, несмотря на небольшие глубины, в водохранилище варьирует. Так, косяки снетка в период стаеобразования занимают узкий (не более 3 м) горизонт воды не глубже 3—4 м от поверхности [21]. Плотность рыб в объеме воды варьирует при этом настолько широко, что объективно учесть все вариации не представляется возможным. Хотя существующие методики определения численности рыб в плотных стаях и скоплениях [23, 26] и не дают точных величин, для приближенного расчета они вполне приемлемы.

Форма и размеры скоплений большим многообразием не отличаются, но численность и плотность рыб в них варьирует также в достаточно широких пределах. Наиболее часто встречаются каплеобразные по форме скопления [7] или в виде неширокой ленты значительной протяженности [21]. По плотности скопления, в свою очередь, можно разделить на рассредоточенные и плотные: к первым относятся скопления синца (рис. 1, д), ко вторым — снетка (рис. 1, е). При благоприятных условиях нагула они бывают протяженностью до 3 км и достигают плотности 10 шт./м<sup>3</sup>. Оценка численности рыб в скоплениях, так же как и в стаях, затруднительна и осуществляется путем выполнения специальной эхолотно-траловой съемки с последующим расчетным анализом [22, 23]. Составляют скопления особи разных видов рыб.

### Величина ареала и плотность скоплений пелагических рыб

На протяжении 4 лет прослежены изменения местоположения и плотности скоплений пелагических рыб Рыбинского водохранилища в начале (май—июнь) и в конце (июль—август) интенсивного нагула планктофагов (рис. 2). Нагульные группировки пелагических рыб ежегодно, несмотря на



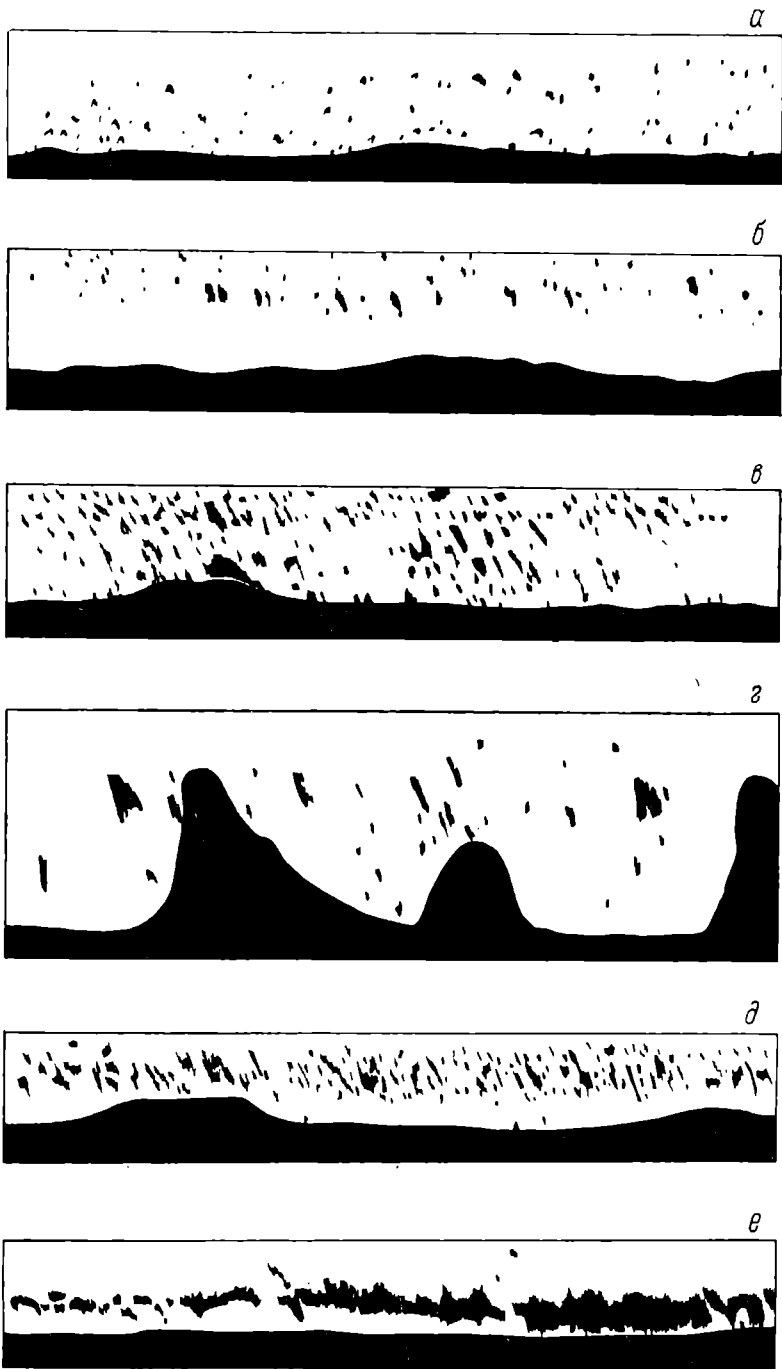


Рис. 1. Типы распределения рыб на эхограммах.

а — разреженное распределение, б — стайное распределение, в — вертикальные миграции рыб, г — стайное распределение на слоях глубин, д — скопление сига, е — скопление снетка.

различия в условиях на биотопе и численности популяций, образуются примерно в одних и тех же участках акватории: в средней и нижней части Шекснинского плеса, в эстуарии Волжского плеса, вдоль западного побережья в полосе бывшего русла р. Мологи, в озерной части против Южно-Шекснинского приплотинного плеса и непосредственно в нем. Группировки восточной и западной частей водохранилища оказываются относительно изолированными и перемещаются по своим трассам. Внутри групп имеется множество локальных стад, различающихся между собой по ряду биологических признаков и показателей, преимущественно по характеру и условиям размножения (тип нерестилищ, время нереста и т. д.) [9]. Эти более мелкие группировки перемешиваются между собой во время нагула, когда вся группа занимает свой нагульный ареал, сравнительно постоянный во времени и пространстве. Для определения границ ареалов, выделения внутри них участков различной плотности и определения их площадей в различные годы нами проанализированы уловы на наиболее характерных для данного ареала станциях (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Средние величины уловов (шт.) и плотности (м<sup>3</sup>) рыб в скоплениях

Плес	Станция	1971 г.		1972 г.		1973 г.		1974 г.	
		N, шт.	ρ, шт./м <sup>3</sup>	N, шт.	ρ, шт./м <sup>3</sup>	N, шт.	ρ, шт./м <sup>3</sup>	N, шт.	ρ, шт./м <sup>3</sup>
Волго-Моложский	1	1000	0.28	2750	0.76	104	0.015	300	0.042
	2	6250	1.7	14000	3.9	720	0.10	789	0.11
	3	4000	1.1	24200	6.7	31	0.004	1087	0.14
	4	3800	1.0	25000	6.95	500	0.07	125	0.017
	7	603	0.17	387	0.1	9	0.0017	69	0.009
	9	3460	0.96	200	0.05	7	0.0009	92	0.013
Северо-Шекснинский	11	11600	3.2	1638	0.45	12	0.0017	452	0.063
	12	2640	0.73	2800	0.78	9	0.0017	63	0.009
	13	2000	0.55	2530	0.7	38	0.005	124	0.017
Южно-Шекснинский	16	700	0.19	3130	0.87	16	0.002	251	0.025
	18	313	0.09	557	0.15	16	0.002	113	0.016
	19	710	0.2	85	0.02	10	0.0014	2150	0.3

Величины плотности рыб по уловам определены путем пересчета количества пойманных рыб за определенное время (в 1971—1972 гг. — 5 мин., в 1973—1974 гг. — 10 мин.), объем водных масс (V обл.) — по формуле

$$\rho = \frac{N}{V \cdot t \cdot S},$$

где ρ — плотность рыб, шт./м<sup>3</sup>, N — количество пойманной рыбы, шт., V — скорость движения судна с тралом, м/сек., t — время траления, сек., S — площадь устья трала, м. Если V=1 м/сек. и S=12 м<sup>2</sup>, то при 5-минутном тралении V обл.=3600 м<sup>3</sup>, при 10-минутном — V обл.=7200 м<sup>3</sup>.

Внутри ареалов каждой группировки имеются участки, где обитают агрегации различной плотности, причем большинство из них стабильно приурочены к данным участкам на протяжении всего нагульного периода в годы высокой и низкой численности популяции (табл. 1). Так, в Волго-Моложской группировке количество рыб в улове всегда сохраняется относительно высоким на ст. 2—4. Вероятно, эти участки являются центром ареала. Характерно, что станции расположены в эстуариях речных плесов водохранилища, где создаются условия для формирования значительных зон аккумуляции кормовых организмов [16]. Эти районы, кроме снетка, интенсивно используются нагульными группировками других планктофагов (синец, ряпушка), бентофагов (лец) и пелагических хищников (окунь, судак), а осенью молодью рыб, скатывающейся из прибрежья.

*a*

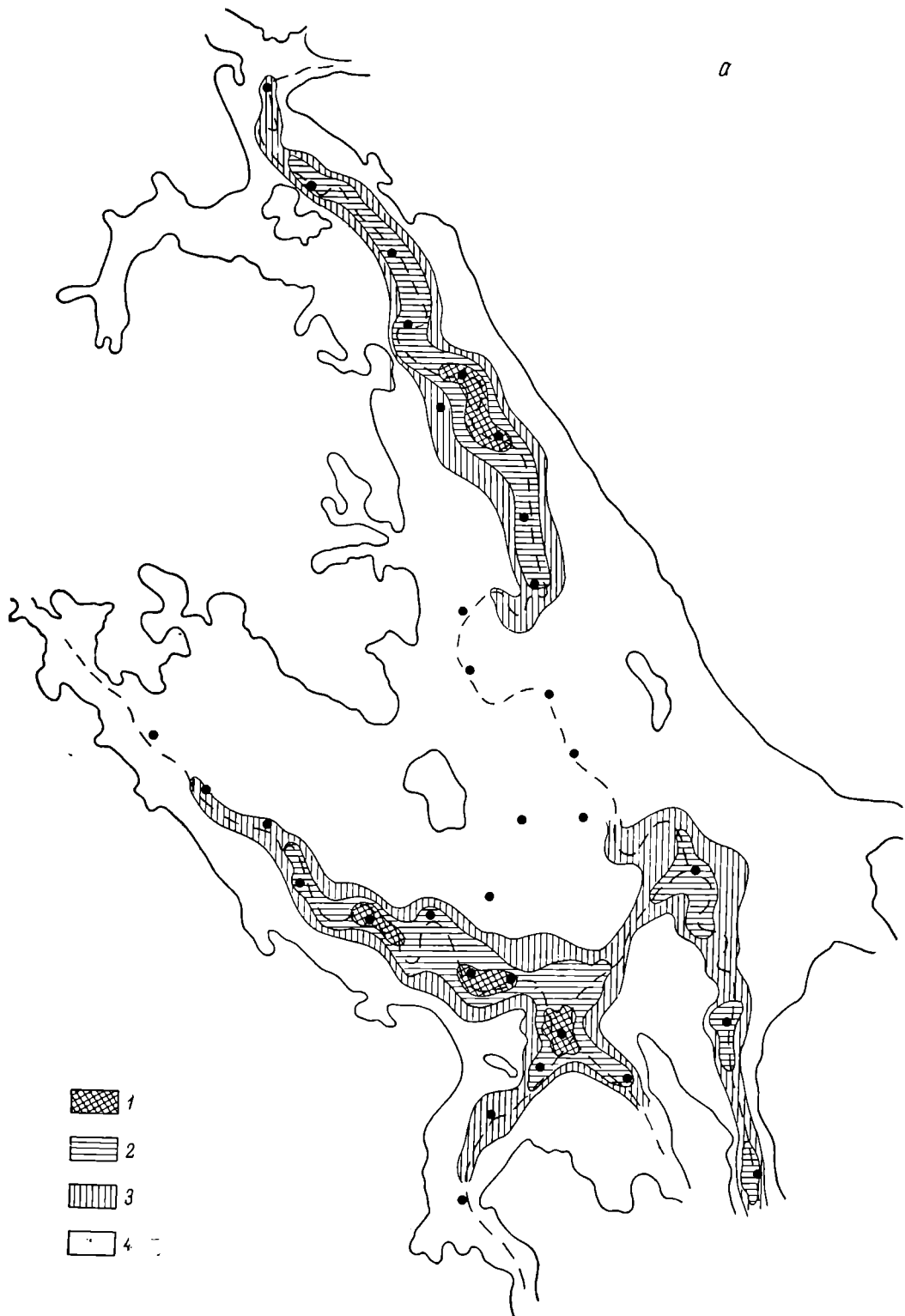


Рис. 2. Распределение нагульных скоплений сетка.

*a* — в мае—июне 1971 г.

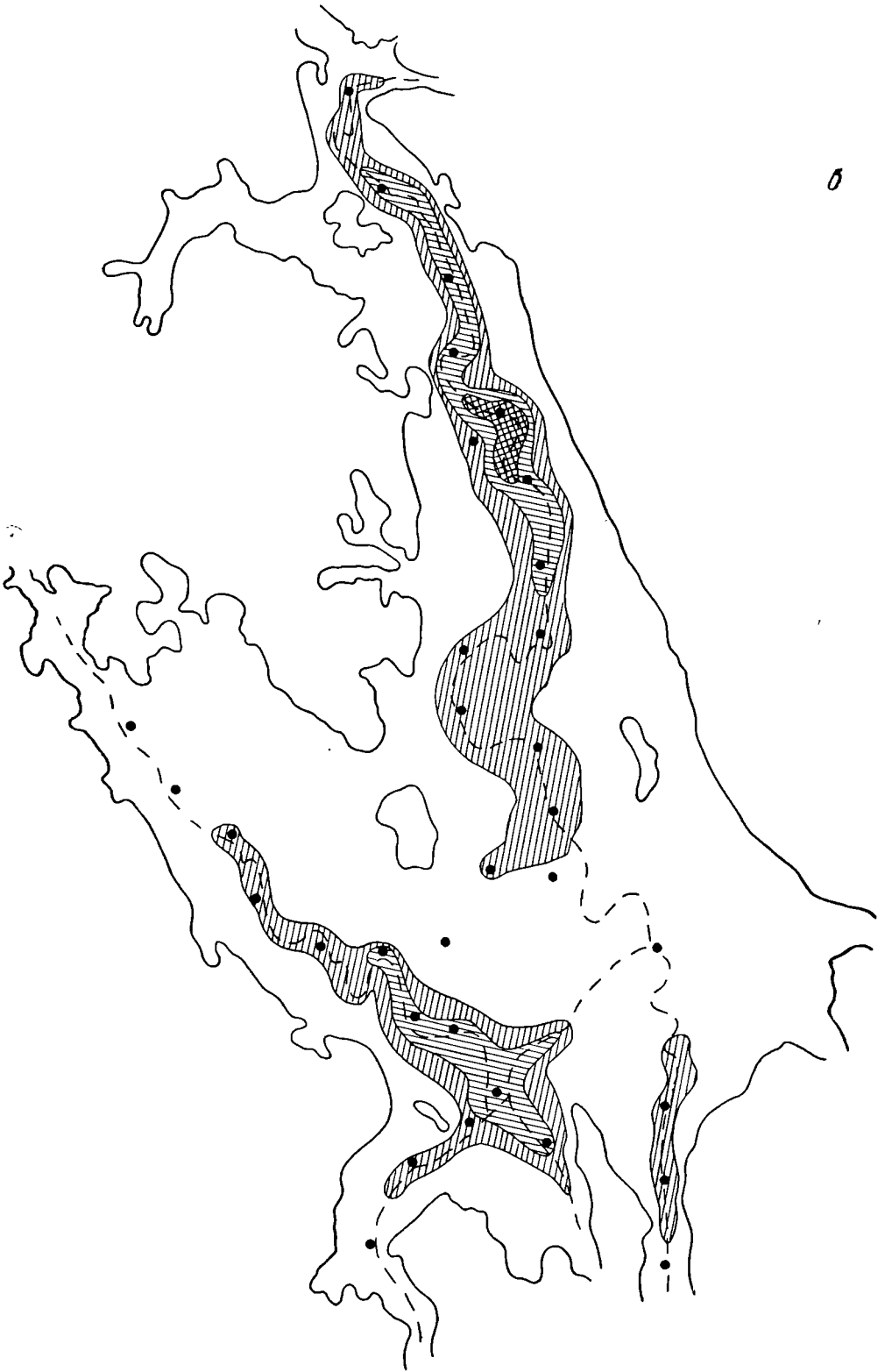


Рис. 2 (продолжение).  
б — в июле—августе 1971 г.

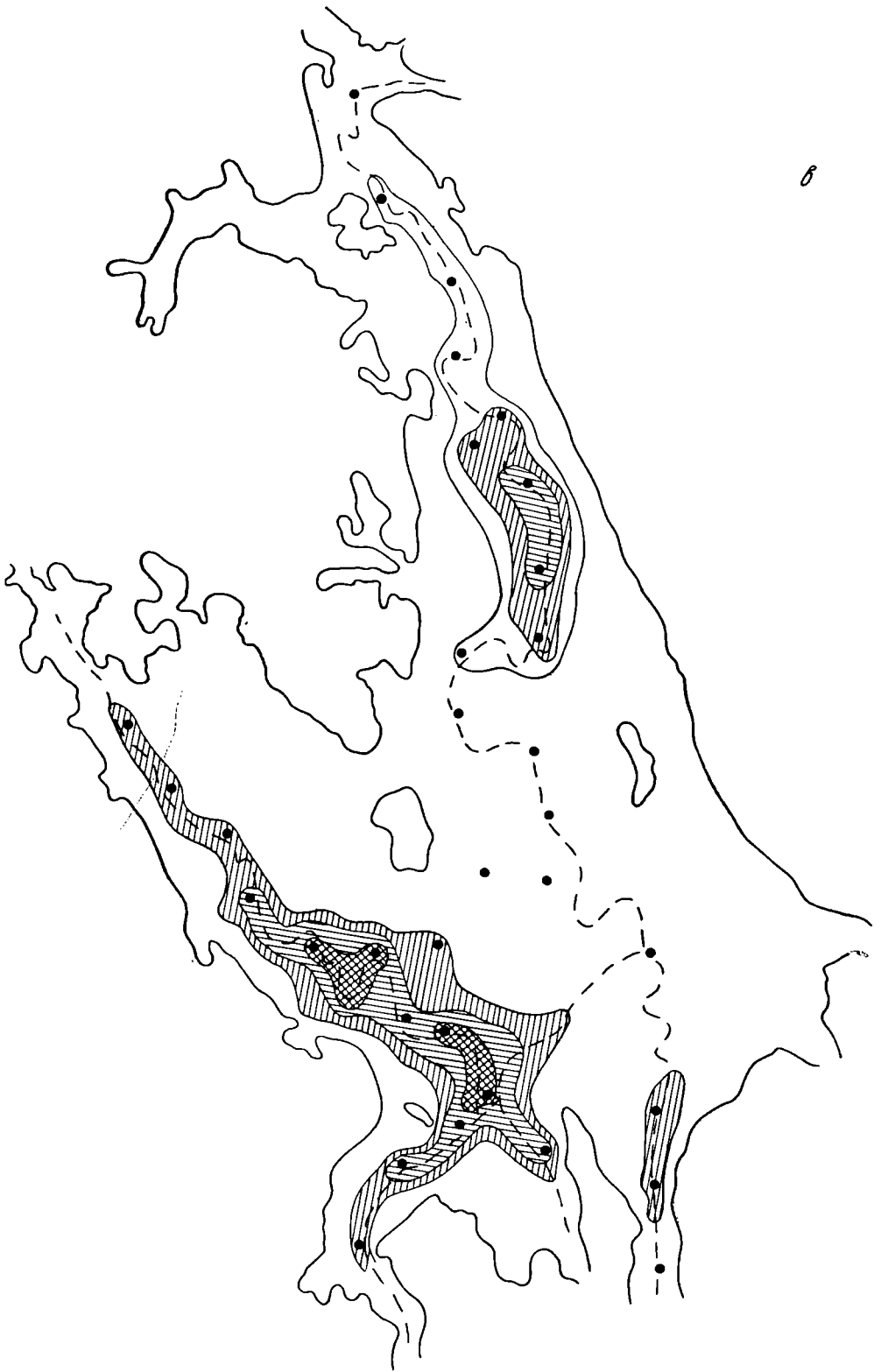


Рис. 2 (продолжение).  
а — в мае—июне 1972 г.



Рис. 2 (продолжение).  
е — в июле—августе 1972 г.



Рис. 2 (продолжение).

б — в мае—июне 1973 г.



Рис. 2 (продолжение).  
е — в июле—августе 1973 г.





Рис. 2 (продолжение).  
ж — в мае—июне 1974 г.



Рис. 2 (продолжение).

з — в июле—августе 1974 г.

1 — максимальные уловы тралом — от 5000 шт. и выше, 2 — высокие уловы — от 1000 до 5000 шт.,  
3 — средние уловы — от 100 до 1000 шт., 4 — низкие уловы — от 10 до 100 шт.

В Северо-Шекснинской группировке такими же районами, сходными по многим гидробиологическим и гидрологическим показателям являются ст. 11 и 12. Кроме того, здесь расположены значительные по площади мелководья, отличающиеся существенным прогревом водных масс.

Для более детального анализа структуры ареала, определения площадей участков различной плотности и ареала в целом нами выделены 4 типа участков по плотности обитающих на них рыб (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Средние величины уловов и плотностей рыб по типам участков  
внутри группировок в 1971—1974 гг.

Плес	Тип участка	Средний улов, N, шт.	Средняя плотность, шт./м <sup>3</sup>	Средний улов, N, шт.	Средняя плотность, шт./м <sup>3</sup>	Средний улов, N, шт.	Средняя плотность, шт./м <sup>3</sup>	Средний улов, N, шт.	Средняя плотность, шт./м <sup>3</sup>
		1971 г.		1972 г.		1973 г.		1974 г.	
Волго-Моложский	I	6120	1.7	11000	3.1	—	—	—	—
	II	2840	0.79	2740	0.76	—	—	1080	0.14
	III	612	0.17	360	0.1	504	0.07	389	0.054
	IV	—	—	—	—	57	0.008	72	0.01
Северо-Шекснинский	I	11500	3.2	—	—	—	—	—	—
	II	2690	0.75	2800	0.8	—	—	1440	2.2
	III	648	0.18	700	0.2	—	—	288	0.04
	IV	—	—	90	0.03	22	0.03	72	0.01
Южно-Шекснинский	I	—	—	—	—	—	—	—	—
	II	2050	0.57	3100	0.87	—	—	—	—
	III	580	0.16	306	0.085	—	—	792	0.11
	IV	—	—	—	—	14	0.002	72	0.01

Примечание. Здесь и в табл. 3 I—IV — типы участков по величине среднего улова рыб в единицу времени: I — 5000 шт. и выше, II — 1000—5000, III — 100—1000, IV — 10—100, V — 1—10 шт.

Уловы рыб в наиболее крупных по численности группировках значительно колеблются. При сохранении общих границ в течение нагула происходят перераспределения, связанные с переходом особей из одного типа агрегации в другой. Выделив типы участков и оконтурив их на карте распределения можно оценить площадь, занимаемую агрегацией той или иной плотности, а также весь ареал группировки (табл. 3).

Площади, занятые отдельными группировками, варьируют по годам. Неодинаковы они в разных плесах и различаются в начале и конце нагульного периода. Наиболее велики различия в величинах площадей участков максимальной, высокой и средней плотности в 1971—1972 и в 1973—1974 гг. (табл. 1—3). В 1973 и 1974 гг. средние уловы значительно сократились против 1971 и 1972 гг. на всех без исключения станциях и в целом по водохранилищу с 1385 до 40 шт. на траление, т. е. в 35 раз. Это снижение численности обусловлено аномальным температурным режимом, сложившимся в нагульный период 1972 г., когда температура воды в водоеме на 4—6° превысила среднюю многолетнюю [3], вызвавшим массовую гибель снетка. Меньшие различия отмечены в величинах площадей участков низкой плотности и собственно ареалов, что свидетельствует о возможности популяции в условиях низкой численности к сохранению жизненного пространства. Существенную роль в этом сыграла та часть стада, для которой характерно использование озерных нерестилищ и нагульных участков, где температурный режим был более близок к оптимуму и куда произошел скат снетка с речных более прогретых нагульных участков. Наряду с годовыми вариациями площадей участков различной плотности и ареалов в целом прослеживаются и сезонные различия, причем они носят в значительной степени индивидуальный характер. Так, для Волго-Моложской группировки характерно

Площади ареалов и участков с различной плотностью рыб в группировках

Группировка	Тип участка	Период нагула	Площадь, км <sup>2</sup>	% от ареала	Площадь, км <sup>2</sup>	% от ареала	Площадь, км <sup>2</sup>	% от ареала	Площадь, км <sup>2</sup>	% от ареала
			1971 г.		1972 г.		1973 г.		1974 г.	
Волго-Моложская	I	A	17	17.6	17.0	13.0	—	—	—	—
		B	—	—	15.6	16.8	—	—	—	—
	II	A	43.5	45.0	41.5	31.6	—	—	11.6	8.5
		B	37.5	44.2	33.7	36.4	—	—	—	—
	III	A	35.6	37.4	71.7	55.4	70.8	55.4	64.8	87.2
		B	47.2	55.8	43.2	46.8	15.6	16.3	60.2	47.4
	IV	A	—	—	—	—	56.6	44.6	60.7	44.3
		B	—	—	—	—	80.5	83.7	66.7	52.6
Площадь ареала	—	A	96.1	100	130.2	100	127.4	100	137.1	100
		B	84.6	—	92.5	—	96.1	—	126.9	—
Северо-Шекснинская	I	A	18.0	17.6	—	—	—	—	—	—
		B	12.4	9.6	—	—	—	—	—	—
	II	A	49.3	48	15.9	10.6	—	—	11.5	14
		B	58.6	46	24.0	16.7	—	—	—	—
	III	A	35.0	34.4	81.4	54.3	5.2	6.5	41.4	50.2
		B	58.9	44.4	120.4	83.3	50.3	100	17.2	15.5
Северо-Шекснинская	IV	A	—	—	52.7	35.1	74.4	93.5	29.2	35.8
		B	—	—	—	—	—	—	92.9	84.5
Площадь ареала	—	A	102.3	100	150.0	100	50.3	100	82.1	100
		B	129.9	—	144.4	—	79.6	—	110.1	—
Южно-Шекснинская	I	A	—	—	—	—	—	—	—	—
		B	—	—	—	—	—	—	—	—
	II	A	36.6	55.2	—	—	—	—	—	—
		B	—	—	12.6	39.8	—	—	—	—
	III	A	29.6	44.8	8.6	40.4	—	—	—	—
		B	30	100	19.2	60.2	—	—	31.8	57.4
	IV	A	—	—	—	—	18.5	100	24.1	100
		B	—	—	—	—	21.1	100	23.7	42.6
Площадь ареала	—	A	66.2	100	21.1	100	18.5	100	24.1	100
		B	30.0	—	31.8	—	21.1	—	55.5	—

Примечание. А — начало нагула (май—июнь), Б — конец нагула (июль—август).

сокращение площади ареала к концу нагульного периода, что свидетельствует о перемещениях рыб в основном в пределах нагульного ареала. Для Шекснинской и Южно-Шекснинской группировок характерно увеличение площади ареала, указывающее на миграции особей вдоль бывших русел, осуществляющих скат, что в свою очередь приводит к оседанию части популяции в озерном плесе водоема и выносу рыбы в нижний бьеф. Участки I типа с максимальной плотностью обнаруживались в Северо-Шекснинской группировке в 1971 г., в Волжско-Моложской — в 1971 и 1972 гг. Они составляли 9.8—18 км<sup>2</sup> — около 17.6% от площади ареала (табл. 3).

Участки II типа с высокой плотностью встречались во всех группировках в годы высокой численности, а также в Волго-Моложской и Шекснинской группировках в годы с низкой численностью. Но если в 1971—1972 гг. их площадь составляла от 30 до 60 км<sup>2</sup>, то в 1973—1974 гг. она не превышала 11.6 км<sup>2</sup>. Роль участков III типа в годы высокой численности такая же, как и участков II типа в годы с низкой численностью. В 1971—1972 гг. участки IV типа вообще не встречались, тогда как в 1973—1974 гг. они составляли основу нагульного ареала снетка, занимая до 60% площади его ареала. Площади собственно нагульного ареала в группировках меняются не более, чем в 2 раза на протяжении нагульного периода. Это связано с выходом весной на нагул особей из дальних нерестовых участков и осенним перераспределением их в процессе подготовки к зимовке. Группировки снетка размещены в водохранилище и его плесах достаточно локализованно (рис. 2).

Основные концентрации располагаются вдоль русел затопленных рек и их притоков, над бывшими озерами и другими значительными углублениями дна, в также на прирусловых участках глубоководной поймы. Характерно, что занимаемая группировками площадь составляет 4—15% площади плесов и 5.4—7.3% ложа водохранилища в целом [2] (табл. 4), в то время как ба-

Т а б л и ц а 4

Ареалы нагульных группировок снетка,  
% от акватории водоема в начале (А) и в конце (Б) нагула

Плес	Площадь плеса, км <sup>2</sup>	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.
Волго-Моложский	950	10.1	13.7	13.4	14.4 (А)
		8.9	9.7	10.1	13.4 (Б)
Северо-Шекснинский	780	13.1	19.2	6.4	10.5 (А)
		16.1	18.5	10.2	14.1 (Б)
Южно-Шекснинский	435	15.2	4.8	4.2	5.5 (А)
		6.9	7.3	4.8	12.7 (Б)
Итого . . . . .	2165	12.8	9.8	8.0	9.0 (А)
		10.8	9.1	8.4	10.7 (Б)
Площадь водохранилища при отметке 100 м	3600	7.35	6.42	5.46	5.86 (А)
		6.8	5.67	5.48	7.1 (Б)

тиаль занимает 22.51% от общей площади водохранилища [16]. Следовательно, не вся глубоководная часть водохранилища занята популяцией вида, а только наиболее продуктивные по биомассе кормового зоопланктона участки.

### Видовой состав скоплений пелагических рыб

Нагульные скопления пелагических рыб в Рыбинском водохранилище, как правило, составляют стайные планктофаги — снеток, синец, ряпушка, чехонь, укля и молодь разных видов рыб (табл. 5). В 1971—1974 гг. при изучении распределения и видового состава скоплений в контрольных уловах встречалась молодь судака, окуня, плотвы и других планктофагов. В годы высокой численности (1971) снеток в нагульных группировках составляет до 98%. В 1972 г. вследствие аномального температурного режима [3] произошла массовая гибель снетка в Рыбинском водохранилище. В связи с этим в 1973 г. изменилось и видовое соотношение пелагических рыб в нагульных группировках (табл. 5).

При сокращении численности снетка и общем снижении уловов возрастает роль в них других видов рыб, но на основных местообитаниях снеток по-прежнему составляет не менее половины уловов.

Резкое преобладание в нагульных группировках снетка позволяет относить его к числу видов, определяющих поведение группировок, и на его примере детализировать представление о механизмах образования скоплений пелагических рыб.

В снетковый 1971 г. высокая плотность в скоплениях сохранялась довольно стабильно весь сезон нагула и только в сентябре заметно снизилась за счет перераспределения снетка (табл. 6).

В 1973 г. уловы снетка по сравнению с 1971 г. и началом 1972 г. сократились в десятки раз.

Нерестовую популяцию снетка в 1971 г. составляли особи четырех возрастных групп с резким преобладанием старшевозрастных рыб. В 1972 г. возрастной ряд сократился до двух классов за счет выпадения старых рыб, а в 1973 г. дополнился небольшим числом двухлеток (табл. 7).

## Соотношение (шт./%) пелагических рыб в траловых уловах

Плес	Снеток	Синец	Плот- ва	Окунь	Судак	Уклея	Ря- пушка	Чехонь	Ерш	Улов, шт.
1971 г.										
Волго-Моложский	35178	105	200	1	140	0	18	0	—	35642
	98.7	0.29	0.56	0.01	0.39	0	0.05	—	—	100
Северо-Шекснин- ский	64219	441	594	93	97	60	85	1	—	65590
	97.9	0.67	0.91	0.14	0.15	0.09	0.13	0.01	—	100
Южно-Шекснин- ский	1978	—	16	—	—	—	12	—	—	2006
	98.6	—	0.8	—	—	—	0.6	—	—	100
Всего . . . . .	101375	546	810	94	237	60	115	1	—	103238
	98.2	0.53	0.78	0.09	0.73	0.06	0.11	—	—	100
1973 г.										
Волго-Моложский	1681	262	51	17	508	30	8	11	—	2568
	65.5	10.2	1.9	0.7	10.9	1.1	0.3	0.4	—	100
Северо-Шекснин- ский	90	32	2	34	134	—	—	6	—	298
	30.2	10.7	0.7	11.4	45.0	—	—	2.0	—	100
Южно-Шекснин- ский	23	11	17	25	149	—	—	3	9	237
	9.7	4.6	7.2	10.5	61.9	—	—	1.3	3.8	100
Всего . . . . .	1794	305	70	76	791	30	8	20	9	3103
	57.8	9.8	2.3	2.4	25.5	1.0	0.3	0.6	0.3	100

Таблица 6

## Средний улов снетка за одно 5-минутное траление в течение нагульного сезона по водохранилищу, шт.

Год	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
1971	2860	2584	2360	1000
1972	5063	3568	213	200
1973	127	94	14	0

Таблица 7

## Возрастной состав нерестовой популяции снетка, %

Год	1+	2+	3+	4+	Количество рыб, шт.
1971	30.0	64.0	4.3	1.7	138
1972	82.0	18.0	—	—	252
1973	0.2	84.0	15.8	—	576

Многолетние исследования показали [8, 9], что у снетка Рыбинского водохранилища существуют 2 основных типа нерестилищ: «озерные», расположенные в расширенных участках плесов и в нижнем течении притоков, и «речные», находящиеся в верховьях речек, впадающих в водохранилище.

Производители, поднимающиеся в верховья плеса к речным нерестилищам, имеют более высокую упитанность, чем озерные, размножающиеся в нижнем участке плеса [5].

Данные многократно повторенных в течение года анализов уловов снетка на отдельных биотопах и на всем протяжении ареала нагульной группировки

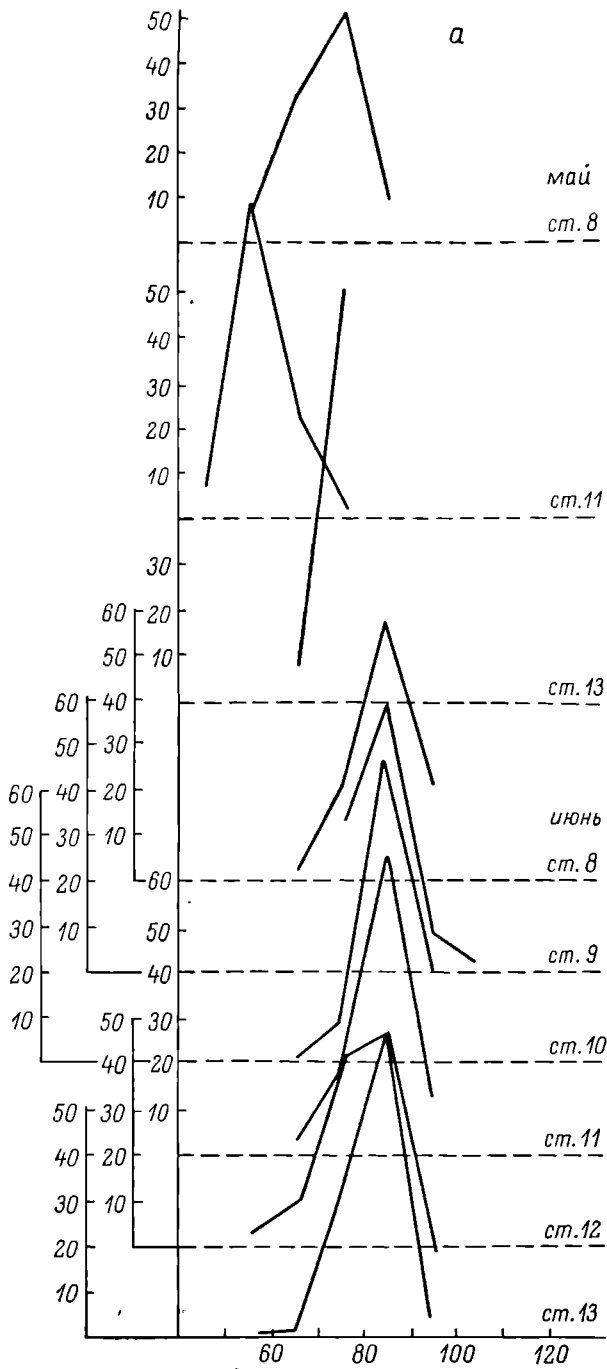


Рис. 4. Динамика структуры скоплений сетка на станциях восточной группировки в 1971 г.

а — Северо-Шекснинский плес.

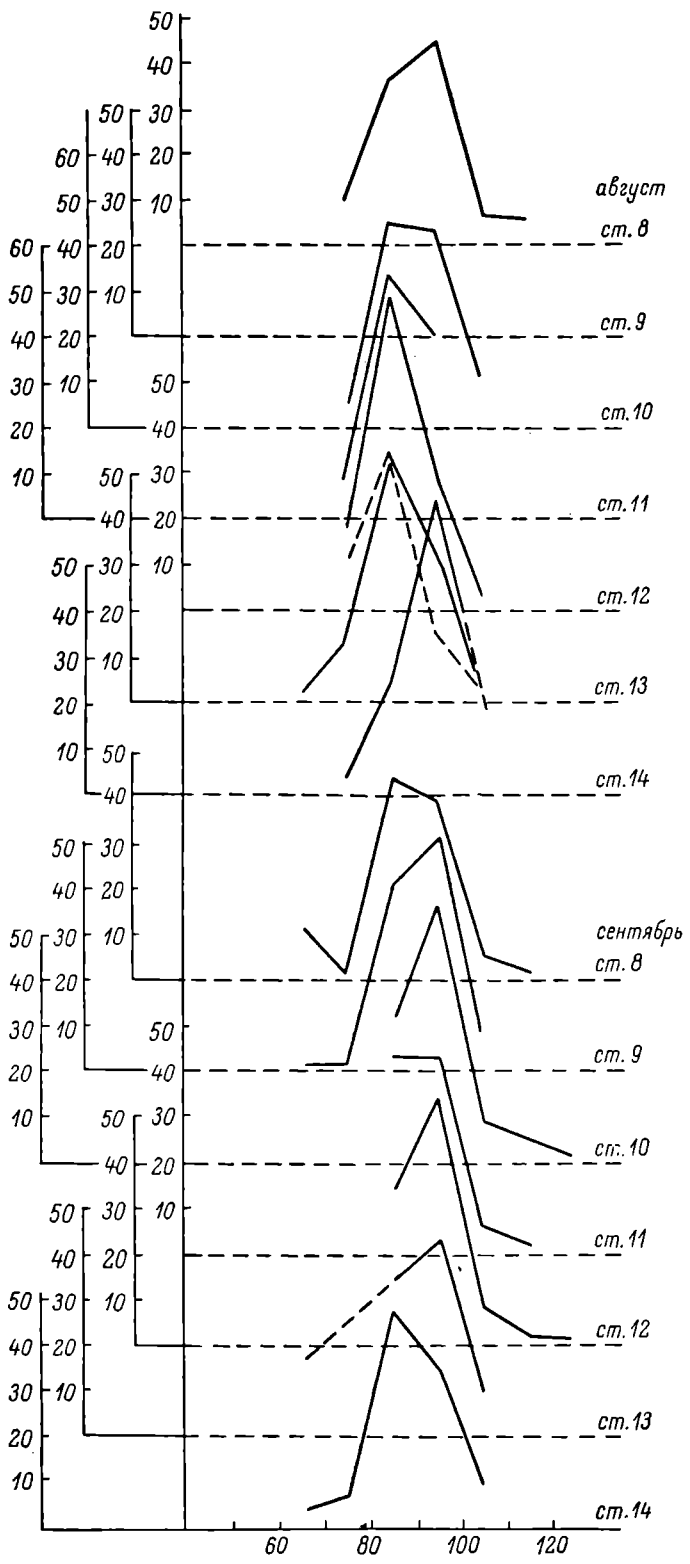


Рис. 4 (продолжение).



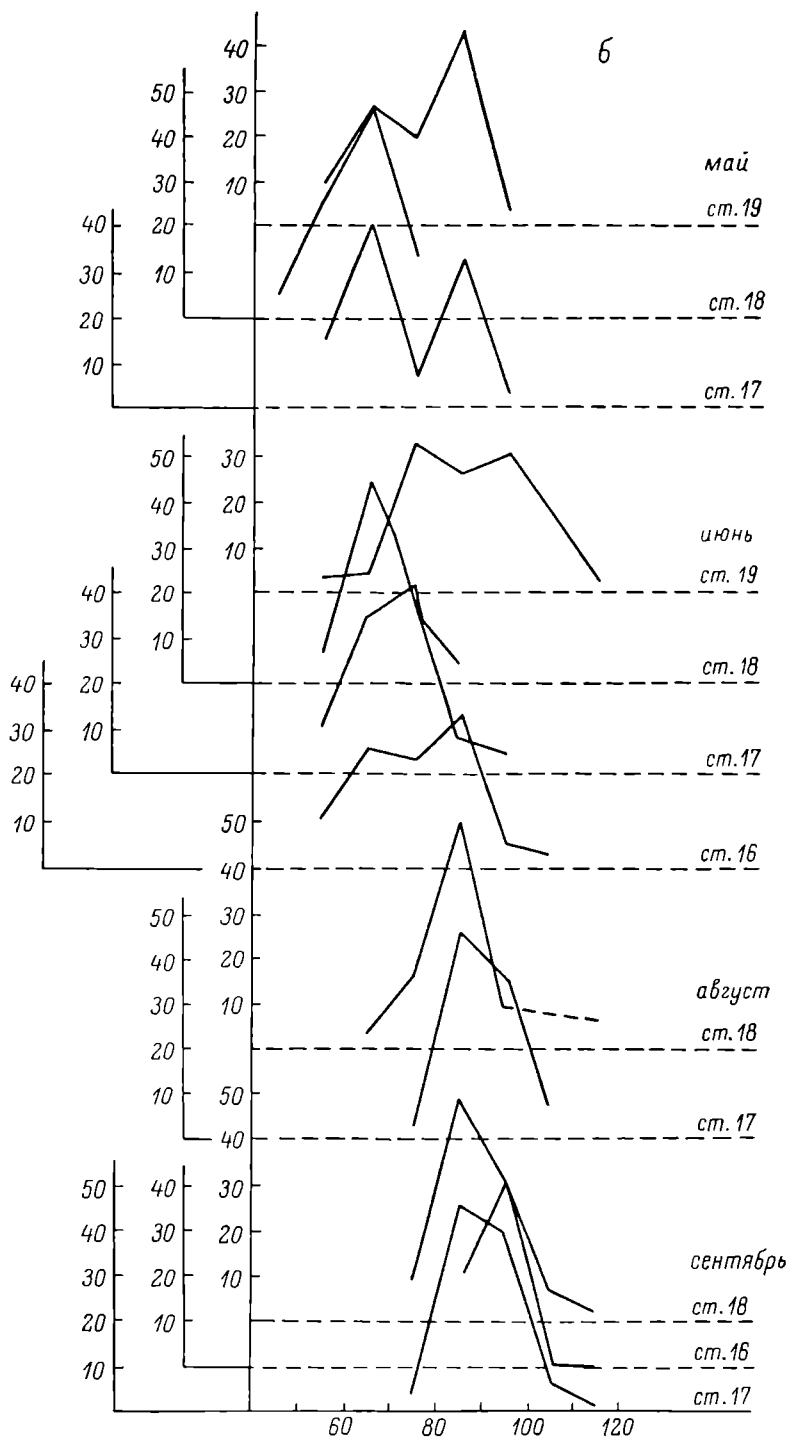


Рис. 4 (продолжение).

б — Южно-Шекснинский плес.

По оси ординат — количество рыб, %; по оси абсцисс — длина тела рыбы, мм.

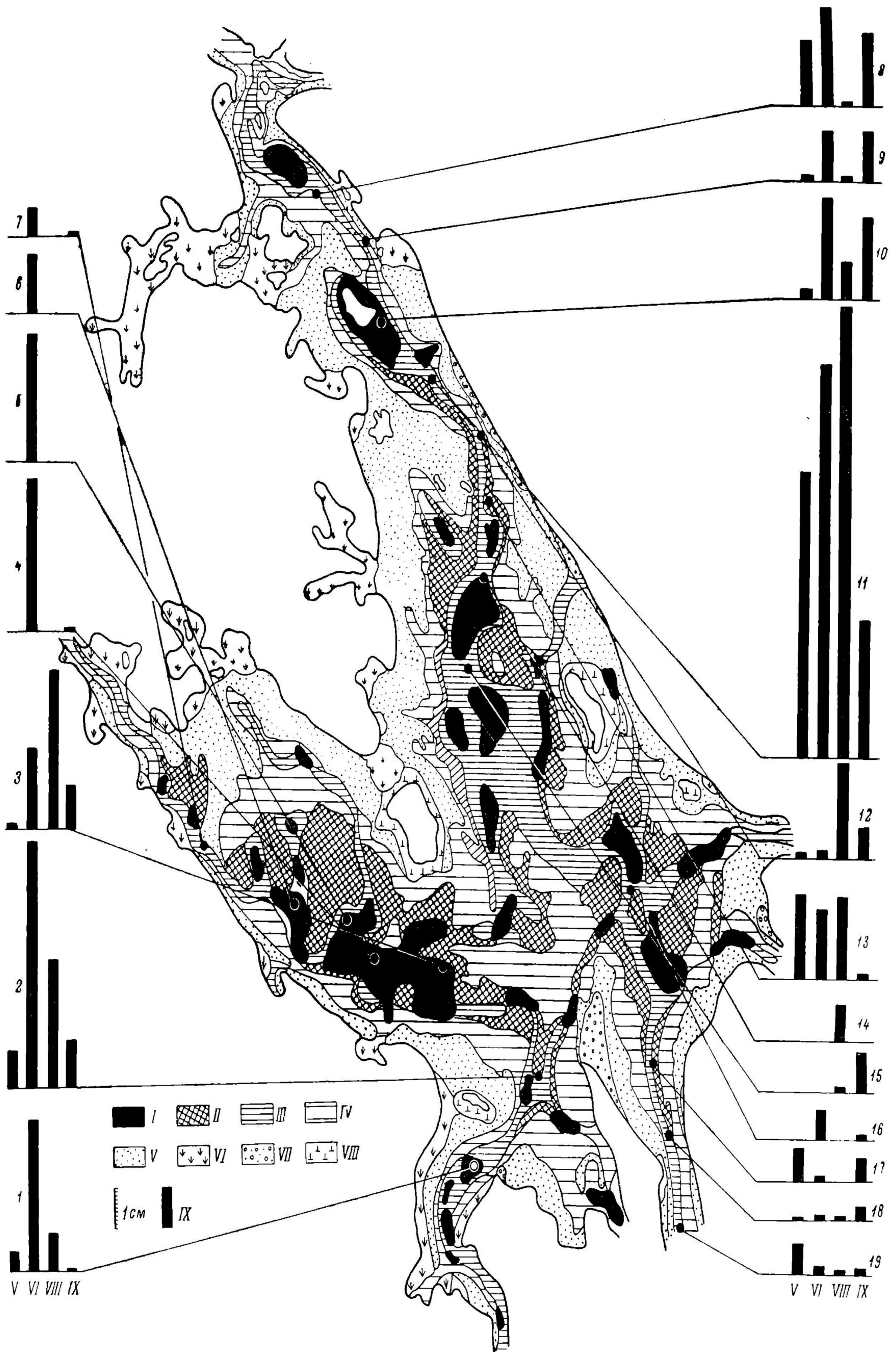


Рис. 3. Сезонная динамика уловов снетка в нагульный период 1971 г.

I—VIII — типы нагульных участков [18], IX — улов за 5-минутное траление, шт. 1—19 — станции наблюдения.

пелагических рыб позволяют проследить цикл образования и распределения его скоплений, выделив определяющие факторы, и детализировать тем самым приведенную выше схему распределения пелагических рыб.

В апреле после вскрытия водохранилища на русловых участках сетка очень мало. Весь взрослый сеток в этот период концентрируется на нерестилищах в реках и эстуариях плесов. Частичный выход сетка на нагульные участки начинается в мае. В этот период максимальные по численности уловы наблюдались в Северо-Шекснинском плесе на ст. 11 (рис. 3). В основном это особи 45—75 мм в возрасте до 2+ с преобладанием двухлеток — 76% (рис. 4, а). Выше и шире этого района находятся высококормные для рыб зоны аккумуляции зоопланктона, а рядом на прибрежной пойме — обширное песчаное плато, являющееся местом зимовки. Также высоки уловы в мае на ст. 8, 13 в восточной части водохранилища (рис. 3). На ст. 8 (рис. 4, а) скопление состояло из особей 55—90 мм, где рыбы в возрасте 2 лет составили 39.2%, а основой скопления были особи в возрасте 3 лет длиной 70—90 мм.

На ст. 13 скопление состояло главным образом из отнерестившихся производителей сетка, вышедших с озерных нерестилищ, которые составили 89.8%. Эти особи имели возраст 2+ и размеры 70—80 мм.

В мае по уловам ст. 1, 2 (рис. 3) западной части водохранилища несколько выделяются. В этих скоплениях неполовозрелые особи составили от 1.6 до 3.3%, а преобладали трех-четырёхлетки длиной 70—110 мм (рис. 5).

В южном районе восточной части на ст. 17, 19 (рис. 4, б) скопления сетка состояли из особей 2—3-летнего возраста. Двухлетки имели длину 50—70 мм, трехлетки — 70—100 мм.

В июне во всех скоплениях, кроме Южно-Шекснинского района, происходит резкое увеличение численности сетка за счет выхода крупных производителей с речных нерестилищ, а также подхода к общим местам нагула озерных производителей (рис. 3). В связи с этим на нагульных участках отдельных плесов скопления приобретают довольно сходную размерно-возрастную структуру (рис. 4, а; рис. 5). В июне в нагульных скоплениях восточной части водохранилища на ст. 8—13 модальную группу составили двухлетки. Для западной части водохранилища на ст. 1—3 характерно наличие как двухлеток (59.1%), так и более старших особей — в возрасте 3 лет. На ст. 4, 7 в скоплениях также отмечается высокий процент трехлеток (рис. 5).

В августе начинается перераспределение сетка: группируется на участках наиболее продуктивных зон аккумуляции биомассы зоопланктона в районах (ст. 11—13) восточной и (ст. 1—3) западной частей водохранилища (рис. 3). Возрастная структура скоплений при этом существенно не меняется (рис. 4, а; рис. 5), т. е. перемещаются все возрастные группы особей.

На ст. 14, 15 в мае и июне сеток не встречается и только в августе, после того как начинается скат из северного района восточной части вниз по плесу, наблюдается в уловах (рис. 3). В основном это подростные особи в возрасте 2—3 лет. В сентябре происходит дальнейшее перераспределение, начавшееся в августе. В восточной части водохранилища из ее центральных участков продолжается скат сетка (рис. 3), при этом происходит его накопление на ст. 15—19.

В северном районе восточной части осенью остаются более старшие особи популяции в возрасте от 2 до 4 лет (табл. 8).

Т а б л и ц а 8

Возрастной состав сетка по плесам Рыбинского водохранилища в сентябре 1971 г., %

Плес	1+	2+	3+	4+
Волго-Моложский . . . . .	24.0	57.5	12.0	6.5
Северо-Шекснинский . . . . .	11.1	87.0	1.9	—
Южно-Шекснинский . . . . .	51.2	48.8	—	—

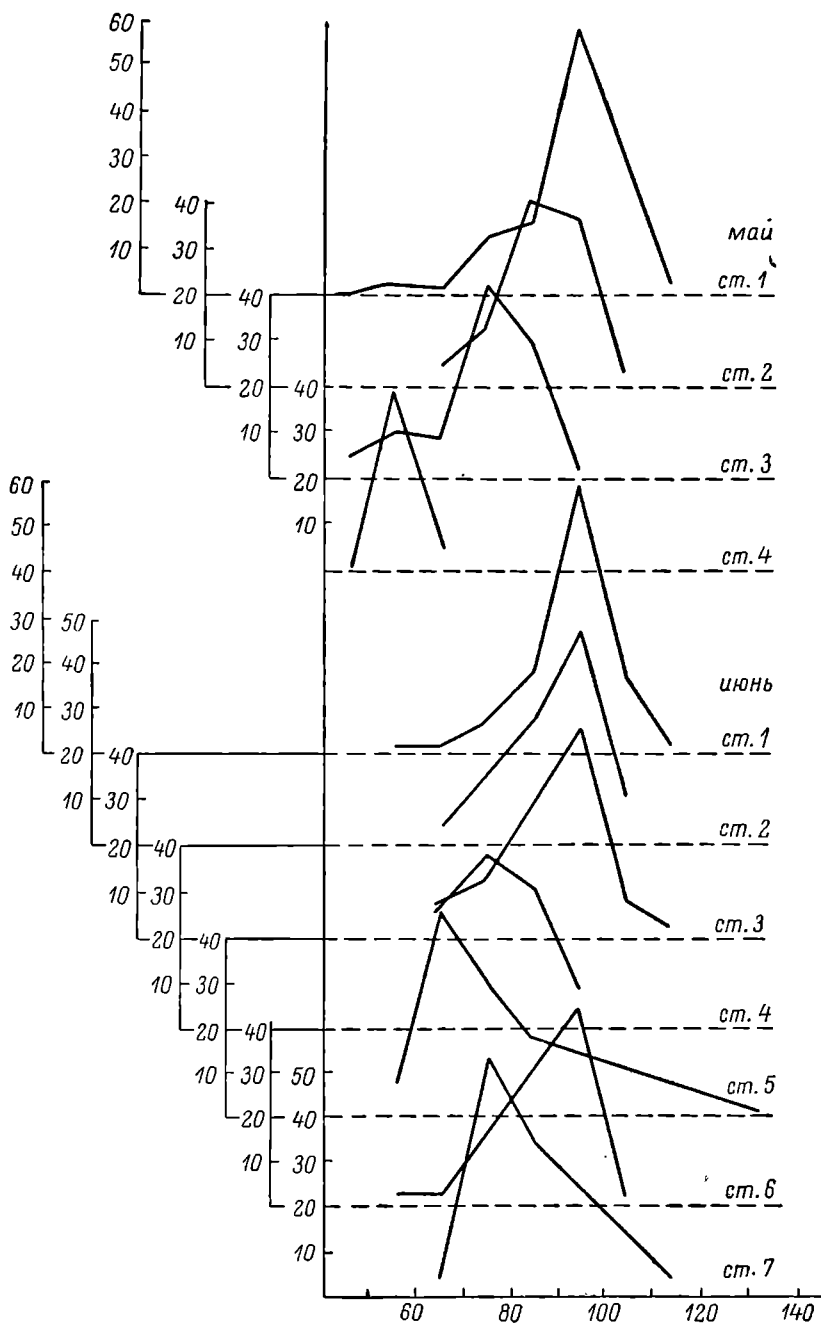


Рис. 5. Динамика структуры скоплений сетка на станции западной группировки в 1971 г.

По оси ординат — количество рыб, %; по оси абсцисс — длина тела рыбы, мм.

Одновозрастные особи, скатывающиеся в приплотинную зону водохранилища, отличаются от оставшихся в северной части «оседлых» более высокими линейными и весовыми показателями (табл. 9). Это дает основание

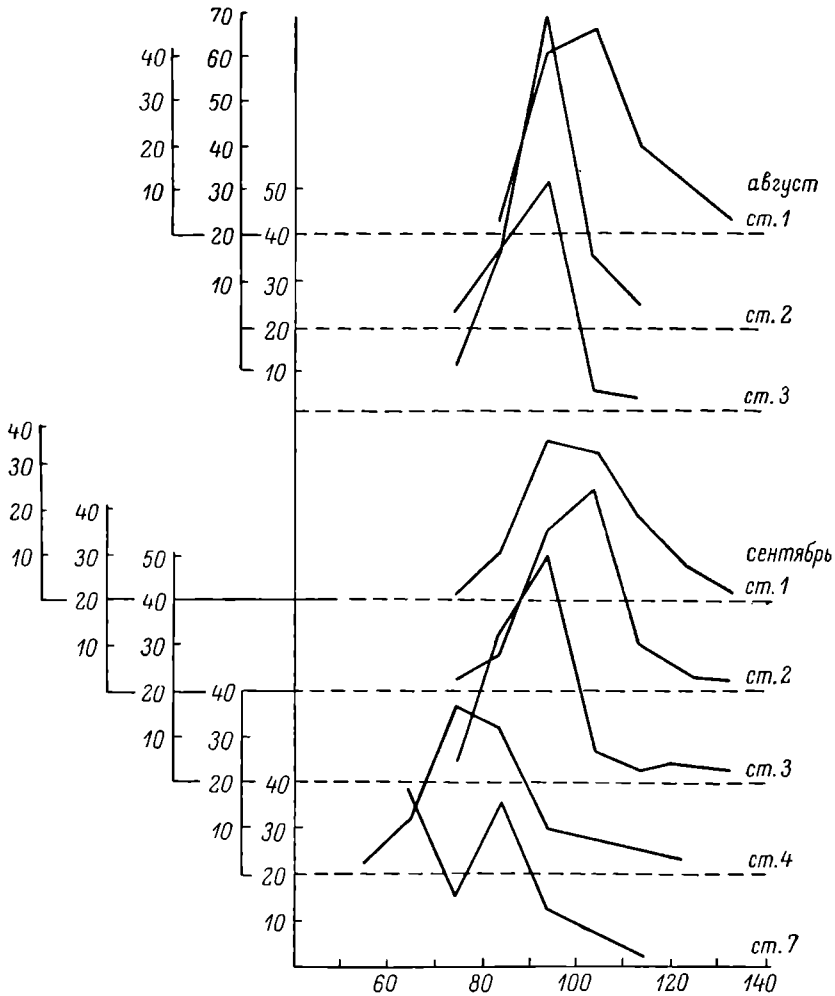


Рис. 5 (продолжение).

Таблица 9

Средняя длина (мм) и вес (г) сетка Рыбинского водохранилища по плесам

Плес	1+		2+		3+		4+		Количество рыб, шт.
	длина	вес	длина	вес	длина	вес	длина	вес	
Болго-Моложский . . . . .	85.4	4270	98.8	7740	126.8	—	145.0	21100	94
Северо-Шекснинский . . . . .	83.0	3900	93.6	6080	120.0	12000	—	—	107
Южно-Шекснинский . . . . .	88.4	5230	97.4	6910	—	—	—	—	99

предполагать, что к миграциям на большие расстояния в каждой возрастной группе способны особи более крупные и хорошо упитанные. Одновременно из восточной части центрального плеса водохранилища сеток поднимается в речные участки к местам зимовки и нереста. В основном это особи в возрасте 3 лет длиной 80—100 мм, составившие в уловах 87% (табл. 8, рис. 4, а).

В западной части водохранилища в сентябре также наблюдается заметное снижение плотности в скоплениях сетка за счет расформирования скоплений (рис. 3). Только на главных участках нагула (ст. 2, 3, 11) наблюдаются сравнительно высокие плотности. Вероятно, эти участки используются не только как нагульные, но и являются транзитными для речных и озерных мигрантов. Крупный сеток устремляется в эстуарные участки (ст. 1) и затем поднимается к местам зимовки и нереста (рис. 5).

На основных нагульных участках западного сектора водохранилища (ст. 3) процент крупных особей заметно снижается. Таким образом, в конце нагульного периода плотность в отдельных скоплениях падает в 10—15 раз за счет их расформирования.

Сеток восточной и западной частей водохранилища не смешивается, его группировки обособлены здесь территориально, по размерно-возрастной структуре и по другим биологическим показателям. В отличие от сетка восточной части у западного волго-моложского в возрастной структуре насчитывается четыре возрастные группы — особи в возрасте от 2 до 5 лет (табл. 8, 9), причем процент пятилеток довольно значителен (особи в возрасте 4 лет составили здесь 12%, а в Шекснинском — только около 2%).

Если линейный рост у особей до 3 лет мало меняется, то их весовые показатели имеют существенное различие (табл. 9), которое с возрастом увеличивается.

Таблица 10

Различия между восточными и западными группировками сетка

Плес	Количество рыб, шт.	Средняя длина, мм	Отклонение средней	Среднее квадратическое отклонение	Достоверность	Критерий Стьюдента	Степень перортности
По размеру							
Волго-Моложский . .	92	95.1	1.65	15.82	57.7	4.82	+P=0.999
Южно-Шекснинский	100	86.41	0.72	7.2	119.57	0.7	Не достоверно +P=0.999
Северо-Шекснинский	107	87.1	0.61	6.35	141.82	4.56	
Волго-Моложский	92	95.1	1.65	15.82	57.7		
По весу							
Волго-Моложский . .	92	8513.0	537.4	5155.4	15.84	-4.3348	+P=0.999
Южно-Шекснинский	100	6072.0	168.03	1679.7	36.15		Не достоверно P=0.999
Северо-Шекснинский	107	6020.4	142.2	1470.93	42.34	0.2345	
Волго-Моложский . .	92	8513.0	537.5	5155.14	15.84	4.4835	

В целом западная и восточная группировки сетка достоверно различаются по приведенным показателям при уровне значимости  $P=0.999$  (табл. 10). В Рыбинском водохранилище существуют 2 обособленные, не смешивающиеся группировки сетка со своими нагульными участками, нерестилищами и местами зимовки.

Рассмотренные материалы по структуре и динамике уловов сетка позволяют оценить возможность и способы учета абсолютной численности нагульных скоплений пелагических рыб, представить степень воздействия их на запасы планктонной пищи в водоеме.

Принципы оценки численности стада на основании учета на единицу площади с последующей экстраполяцией на весь район, занятый скоплением, нашли широкое применение [7, 13, 14]. Но качественный скачок в развитии метода площадей, как отмечает Г. В. Никольский [1, 15], связан с использованием гидроакустических приборов, позволяющих очертить скопления рыб и по интенсивности их записи в соответствии с опытными обловами определять в них абсолютную численность рыб [22, 26].

Для оценки численности объектов тралового лова обычно пользуются формулой:

$$N = \frac{P \cdot m}{S} \cdot K_1 K_2,$$

где  $P$  — площадь района, в котором проводится учет,  $S$  — площадь, облавливаемая тралом в единицу времени,  $m$  — средний улов в единицу времени,  $K_1 K_2$  — коэффициенты горизонтальной и вертикальной уловистости трала.

Наибольшую трудность представляет определение коэффициентов уловистости. Их количественная характеристика зависит от множества параметров, экологических условий и технических характеристик трала. Она определена многими авторами по-разному [17, 26] и варьирует от 16 до 29%. Не имея собственных данных, но путем сравнительного анализа более 250 экспериментальных и 30 промысловых тралений тралами разных конструкций на скоплениях различной плотности нам удалось установить коэффициент уловистости, близкий к 20%, который используется в дальнейших расчетах. Кроме того, при работе на скоплениях высоких и средних плотностей, когда рыбы занимают определенный, часто четко выраженный (рис. 1, е) горизонт воды, а траление прицельное, целесообразнее вести расчет не на площадь облова, а на объем воды, процеженной тралом за единицу времени. Средний улов приводится к средней плотности рыб в  $1 \text{ м}^3$  [22]. Средняя плотность рыб в  $1 \text{ м}^3$  по типам участков в пределах ареала различных группировок за годы наблюдений приведена выше (табл. 2).

Горизонт воды, занимаемый скоплением, определенный нами по эхogramмам [21], варьирует в различные сезоны года и в среднем составляет 3 м. Следовательно, зная площадь и рассчитав объем участков с различной плотностью рыб в пределах ареала группировок, можно оценить численность рыб в группировках и в водохранилище в целом (табл. 12) по формуле:  $N = V\rho$ , где  $V$  — объем воды, занятой агрегацией в исследуемом районе,  $\text{м}^3$ ;  $\rho$  — плотность рыб в агрегации, шт./ $\text{м}^3$ .

Представление об изменении численности снетка с момента его вселения в водохранилище дают средние величины уловов за одно 5-минутное траление:

Год	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964
Улов, шт.	8	22	24	32	63	46	89	234	547	62
Год	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	
Улов, шт.	161	546	—	—	—	—	1385	2523	40	

Численность популяции снетка Рыбинского водохранилища (табл. 11) в 1973 г. сократилась по сравнению с 1971 и 1972 гг. в 41 и 32 раза соответственно, по средней плотности рыб в  $1 \text{ м}^3$  — в 36 и 30 раз, а по средним уловам — в 35 раз. Ведущая роль в формировании численности рыб в группировках в целом в снетковые годы принадлежит участкам I и II типов, где средняя плотность рыб по улову составляет 3.0—0.5 шт./ $\text{м}^3$ . Совершенно очевидно, что при подобном распределении определение концентрации с помощью гидроакустических рыбопоисковых приборов и учет численности не представляют существенных затруднений, значительная равномерность распределения еще более облегчает задачу. На участках III и IV типов, где средняя плотность рыб по улову составляет 0.18—0.002 шт./ $\text{м}^3$ , значительно усложняется обнаружение и учет численности рыб в группировках, так как они очень динамичны по плотности и поведению особей.

Н. В. Лебедев [10—12] проводил исследования по определению степени устойчивости скоплений воблы Северного Каспия в связи с выеданием ими моллюсков. Сохранив основные элементы этого метода, мы попытались оценить зависимость плотности скоплений рыб и их устойчивости на различных биотопах водохранилища от биомассы кормовых организмов и степени их выедания рыбами. Расчетная схема выполнена нами по результатам собствен-

## Численность популяции снетка

Группировка	Тип участка	Объем участков нагула, м <sup>3</sup>	Плотность рыб, шт./м <sup>3</sup>	Относительная численность, тыс. шт.	Абсолютная численность, тыс. шт.	Биомасса, тыс. ц
1971 г.						
Волго-Моложская	I	25.5·10 <sup>6</sup>	1.7	43350	256750	15.2
	II	120.85·10 <sup>6</sup>	0.79	95471	447357	28.6
	III	124.2·10 <sup>6</sup>	0.17	14742	73710	4.4
Шекснинская		270.55·10 <sup>6</sup>	0.88	153563	777817	46.66
	I	45.6·10 <sup>6</sup>	3.2	145420	726100	43.5
	II	161.85·10 <sup>6</sup>	0.75	121387	606937	36.4
Южно-Шекснинская	III	140.85·10 <sup>6</sup>	0.18	25353	126765	7.6
		248.3·10 <sup>6</sup>	1.38	292160	1460802	87.5
	II	53.4·10 <sup>6</sup>	0.57	30438	152190	9.1
Водохранилище в целом	III	89.4·10 <sup>6</sup>	0.16	14304	71520	4.3
		142.8·10 <sup>6</sup>	0.36	44742	223710	13.4
		518.85·10 <sup>6</sup>	0.94	490466	2452330	147.1
1972 г.						
Волго-Моложская	I	48.9·10 <sup>6</sup>	3.1	151554	757770	45.4
	II	112.8·10 <sup>6</sup>	0.76	85728	428640	25.7
	III	172.35·10 <sup>6</sup>	0.1	17235	86175	5.2
Шекснинская		334.05·10 <sup>6</sup>	1.32	254517	1272585	76.3
	II	59.85·10 <sup>6</sup>	0.8	48304	241520	14.5
	III	230.05·10 <sup>6</sup>	0.2	46502	232512	14.0
Южно-Шекснинская	IV	158.2·10 <sup>6</sup>	0.03	4749	23947	1.3
		448.1·10 <sup>6</sup>	0.43	99556	497780	29.8
	II	18.9·10 <sup>6</sup>	0.87	16443	82215	4.9
Водохранилище в целом	III	41.7·10 <sup>6</sup>	0.085	3445	17225	1.0
		60.6·10 <sup>6</sup>	0.47	19888	99440	5.9
		842.75·10 <sup>6</sup>	0.77	373961	1869805	112.12
1973 г.						
Волго-Моложская	III	179.6·10 <sup>6</sup>	0.77	9072	45360	2.75
	IV	205.7·10 <sup>6</sup>	0.008	1645	8211	0.5
		385.3·10 <sup>6</sup>	0.039	10717	54286	3.25
Шекснинская	III	7.8·10 <sup>6</sup>	0.06	468	2340	0.14
	IV	187.05·10 <sup>6</sup>	0.003	561	2805	0.16
		194.85·10 <sup>6</sup>	0.031	1029	5145	0.3
Южно-Шекснинская	IV	59.4·10 <sup>6</sup>	0.002	118	592	0.035
		649.55·10 <sup>6</sup>	0.026	11864	59324	3.58
1974 г.						
Волго-Моложская	II	17.4·10 <sup>6</sup>	0.22	3828	19140	1.14
	III	187.65·10 <sup>6</sup>	0.054	10136	50680	3.04
	IV	191.1·10 <sup>6</sup>	0.01	1911	9555	0.5
Шекснинская		396.15·10 <sup>6</sup>	0.095	15875	79375	4.76
	II	17.25·10 <sup>6</sup>	0.2	3450	17250	1.03
	III	87.9·10 <sup>6</sup>	0.04	3526	17580	1.05
Южно-Шекснинская	IV	194.15·10 <sup>6</sup>	0.01	5773	28865	1.7
		299.3·10 <sup>6</sup>	0.083	12739	63697	3.82
	III	477·10 <sup>6</sup>	0.1	4770	23850	1.43
Водохранилище в целом	IV	71.7·10 <sup>6</sup>	0.01	717	3585	0.2
		119.4·10 <sup>6</sup>	0.055	5487	27435	1.6
		814.85·10 <sup>6</sup>	0.077	28478	170507	10.18



ных наблюдений на четырех наиболее характерных биотопах Рыбинского водохранилища (ст. 1, 2, 11, 10).

На ст. 2 и 11 скопления рыб максимальной и высокой плотности присутствовали постоянно, в то время как на ст. 1 и 10 высокие плотности в июне сменялись средними и низкими в период интенсивного откорма и к концу нагульного периода. Так, два первых участка относятся к типу нагульных, а два вторых — к нагульно-транзитным. Колебания биомассы зоопланктона на этих станциях в нагульный период 1971 г. приведены ниже (табл. 12).

Т а б л и ц а 12

Биомасса зоопланктона (г/м<sup>3</sup>) на типичных биотопах в 1971 г.

Биомасса	Ст. 10	Ст. 11	Ст. 1	Ст. 2
Максимальная . . . . .	1.580	2.320	1.860	1.340
Минимальная . . . . .	0.430	1.570	1.030	0.510
Средняя . . . . .	1.000	1.900	1.440	0.900

Т а б л и ц а 13

Травовые уловы снетка на типичных биотопах в 1971 г., шт.

Улов	Ст. 10	Ст. 11	Ст. 1	Ст. 2
Максимальный . . . . .	3460	15000	6250	4000
Минимальный . . . . .	20	2000	1190	12
Средний . . . . .	1600	6100	3500	1600

При этом выполнено 24 контрольных траления с обловом скоплений различной плотности. Приводим показатель по уловам и их средние величины (табл. 13).

Средняя плотность рыб составляет на ст. 10 0.4 шт./м<sup>3</sup>, на ст. 11 — 2, на ст. 1 — 1, на ст. 2 — 0.4 шт./м<sup>3</sup>. Дальнейшие расчеты можно вести по величине биомассы зоопланктона и плотности рыб в 1 м<sup>3</sup> с учетом суточного рациона потребления пищи снетком — 0.12 г [20] (табл. 14). Оказалось, что в скоплении снетка высокой плотности потребление зоопланктона не превышает 13%.

Т а б л и ц а 14

Степень выедания биомассы зоопланктона в скоплениях снетка

	Ст. 10	Ст. 11	Ст. 1	Ст. 2
Средняя биомасса зоопланктона, г/м <sup>3</sup> . . . . .	1.0	1.9	1.4	0.9
Средняя плотность рыбы, шт./м <sup>3</sup> . . . . .	0.4	2	1	0.4
Потребленная пища, г/м <sup>3</sup> . . . . .	0.048	0.24	0.12	0.048
Степень выедания, % . . . . .	4.8	12.6	8.3	5.4

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования на Рыбинском водохранилище показали, что на данном этапе формирования ихтиофауны рыбы пелагического комплекса (основным компонентом которого является снеток) освоили основные нагульные биотопы батипелагической зоны озерной и эстуарной частей водо-

хранилища. Площадь, занимаемая нагульными группировками, не превышает 7% от общей площади водоема.

В годы высокой и низкой численности площадь нагульного ареала остается сравнительно постоянной.

Нагульные группировки пелагических рыб в сетковые годы состоят на 97—98% из снетка. Численность его за последние 20 лет заметно возросла. Если в 1955 г. в среднем по всему водоему за одно 5-минутное траление вылавливали 8 особей снетка, то в 1971 г. — 1385.

Формирование скоплений рыб пелагического комплекса начинается в мае. Они состоят в основном из производителей снетка, вышедших с озерных нерестилищ, а также из неполовозрелых особей и частично производителей, скатывающихся из речных участков. Обязательный составной компонент скоплений пелагических рыб-планктофагов: синец, ряпушка, чехонь, их молодь и молодь других видов (судака, окуня, плотвы).

Резкое увеличение численности в скоплениях наблюдается в июне. Максимальная плотность рыбы отмечена в центральных участках плесов. В восточной части водохранилища преобладают особи снетка в возрасте 1+ и 2+ лет, в западной — 1+ и 4+ лет.

Увеличение численности в скоплениях идет в это время главным образом за счет производителей, скатившихся из речных и частично из озерных нерестилищ на общие места нагульного ареала. В связи с этим на нагульных участках отдельных плесов скопления приобретают довольно сходную размерно-возрастную структуру.

Осенью наблюдается расформирование нагульных скоплений пелагических рыб. Из северного района восточной части водохранилища начинается скат снетка в приплотинную зону, который продолжается до поздней осени. В связи с этим в южном районе восточной части водохранилища наблюдается нарастание плотности. Как правило, скатываются одновозрастные, но более крупные особи. Одновременно в Шекснинском плесе прослеживается и подъем снетка в верхние участки водохранилища.

Снеток западной части водохранилища также мигрирует с основных участков нагула, поднимаясь в реки к местам зимовки и нереста. Частично особи остаются на зимовку в озерной части водохранилища. Снеток восточной и западной частей водохранилища не смешивается, особи их различаются как по размерно-возрастной структуре, так и по другим биологическим признакам.

Анализ материала показал, что в Рыбинском водохранилище существуют две крупные локальные группировки снетка, состоящие каждая из определенного набора локальных стад.

Обнаружена связь устойчивости скоплений снетка с количеством (биомассой) кормовых организмов. Степень выедания кормового зоопланктона в годы высокой численности снетка не превышает 13% от остаточной биомассы. Это указывает на высокую обеспеченность планктофагов пищей. Ведущую роль в образовании скоплений играет стабильная приуроченность рыб к зонам аккумуляции биомассы с относительно малыми колебаниями внутри них численности кормовых объектов, что позволяет выделить в водоеме участки типично нагульные и нагульно-транзитные. На последних нагулах осуществляется скоплениями средней и низкой плотности. Значительные скопления обнаруживаются на этих участках только во время весенней и осенней миграций. Эти районы образуют границу ареала нагульной группировки. Такое распределение хорошо согласуется со станциями обитания ихтиофауны в целом в озерном плесе равнинного водохранилища [16].

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аверинцев С. В. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. М., 1948. 116 с.
2. Бакулин К. А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР, Л., 1968, вып. 16 (19), с. 47—62.

3. Буторин Н. В., Смирнов А. М. Особенности распределения температуры воды в Рыбинском водохранилище летом 1972 г. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, № 20, с. 50—53.
4. Васильев Л. И. О сетке Рыбинского водохранилища. — Зоол. ж., 1951, т. 30, № 6, с. 590—593.
5. Володин В. М. Плодовитость сетки в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, вып. 22 (25), с. 165—177.
6. Гордеев Н. А., Пермитин И. Е. О динамике видового состава и численности рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, вып. 16 (19), с. 108—125.
7. Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Структурные особенности и численность популяции сетки Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 415—423.
8. Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Некоторые черты биологии молоди сетки Рыбинского водохранилища. — Зоол. ж., 1970, т. 49, № 6, с. 881—890.
9. Иванова М. Н., Половкова С. Н. Типы перестилей и экология нереста сетки в Рыбинском водохранилище. — Вопр. ихтиол., 1972, т. 12, вып. 4 (75), с. 685—686.
10. Лебедев Н. В. О возможности определения степени устойчивости промысловых скоплений воблы в период ее откорма. — Вестн. МГУ, 1950, № 2, с. 119—131.
11. Лебедев Н. В. Опыт учета размера выедания рыбами моллюсков и определение численности рыб в промысловом скоплении. — Вопр. ихтиол., 1960, вып. 16, с. 34—55.
12. Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., 1967. 210 с.
13. Монастырский Г. Н. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки. — Тр. ВНИРО, 1940, т. 11, с. 115—165.
14. Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб. — Тр. ВНИРО, 1952, т. 24, с. 3—162.
15. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1965. 382с.
16. Поддубный А. Г. Экологическая топография рыб в водохранилищах. Л., 1971. 309 с.
17. Поддубный А. Г., Гордеев Н. А. Оценка общей численности промыслового запаса сига в Рыбинском водохранилище. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, вып. 16 (19), с. 125—134.
18. Поддубный А. Г., Гордеев Н. А., Пермитин И. Е. Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, вып. 16 (19), с. 202—249.
19. Половкова С. Н. Влияние освещенности на поведение и питание сетки и сеголетков сига. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1972, № 13, с. 49—53.
20. Половкова С. Н. Пищевые рационы и кормовой коэффициент сетки Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, № 28, с. 45—48.
21. Половков В. В., Пермитин И. Е. О применении гидроакустического прибора «Язь» в ихтиологических исследованиях на Рыбинском водохранилище. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 295—303.
22. Половков В. В., Пермитин И. Е. Использование гидроакустических рыбопоисковых приборов во внутренних водоемах. — Матер. конф. по исслед. продуктивности вида в пределах ареала. Вильнюс, 1976, с. 6—14.
23. Трусканов М. Д., Щербино М. Н. Определение численности рыбных скоплений гидроакустическими приборами. — Рыбн. хоз-во, 1956, № 6, с. 52—58.
24. Шаронов И. В. Некоторые закономерности формирования ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. — Тр. зонального совещ. по типол. и биол. обосн. рыбохоз. использования внутр. (пресноводных) водоемов южной зоны ССР, Куйбышев, 1962 с. 397—405.
25. Шаронов И. В. Проникновение северных и южных форм рыб в Куйбышевское водохранилище. — Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 178—180.
26. Юданов К. И. О разработке способа определения количества рыб в скоплении. — Вопр. ихтиол., 1960, вып. 15, с. 71—78.

## ОРИЕНТАЦИЯ РЫБ В СИСТЕМЕ «РЕКА—ВОДОХРАНИЛИЩЕ»

В настоящее время можно считать доказанным, что рыба в условиях зарегулированного стока рек также успешно ориентируется, как и в реках. Об этом свидетельствуют многочисленные примеры своевременного прихода производителей на свои нерестилища или нерестовые притоки, расположенные в верховьях водохранилищ, а также известные факты поддержания за счет естественного нереста численности популяций, например проходных лососевых, на прежнем уровне после зарегулирования стока нерестовых рек. Обширный материал, указывающий на успешную ориентацию рыб в водохранилищах, получен при биотелеметрических исследованиях, в основе которых лежит прослеживание пути движения рыб, несущих ультразвуковые передатчики-метки.

Известно, что водохранилища существенно отличаются от рек меньшей проточностью, большей глубиной, сложным рельефом дна и гидравликой потоков. Поэтому естественно возникает вопрос, каким образом рыба успешно ориентируется в изменившихся, подчас ранее не встречавшихся условиях, и какие способы ориентации используются ею при попадании из рек в водохранилища. Нами сделана попытка оценить возможные механизмы ориентации. Кроме того, проведен сравнительный анализ ориентационных способностей рыб на различных участках реки и водохранилища.

Миграция рыб в системе река—водохранилище осуществляется в экологических условиях, имеющих одну общую закономерность — наличие постоянного стокового течения. Казалось бы это легко может обеспечить успешную ориентацию рыб по принципу реореакции как безусловнорефлекторного ответа на встречное течение и тем самым исключает необходимость сложных навигационных определений курса движения. В самом деле, для нешироких рек ориентация по принципу реореакции в сочетании с ориентацией по запаху хорошо объясняют безошибочное нахождение мигрантами своих нерестилищ или нерестовых притоков, домашних участков, районов зимовки. Однако маловероятно, что только такой механизм ориентации обеспечивает успешную миграцию рыб в озеровидных расширениях рек, в их плесах, в малопроточных и широких водохранилищах, где стоковые течения слабы и имеют сложный режим.

На основании многолетних исследований миграций проходных и туводных рыб во внутренних водоемах все многообразие проходимых ими участков рек и водохранилищ мы группируем в 7 типов.

### ЭСТУАРИИ И УСТЬЯ НЕРЕСТОВЫХ РЕК

Проходным рыбам для попадания в свои нерестовые реки необходимо пройти зону смешения пресных и соленых вод эстуария. Телеметрические наблюдения за мигрантами (в основном за лососевыми) показали, что как в эстуарных участках, так и непосредственно в устьях рек их движение четко

коррелируется с направлением приливо-отливных течений [15, 23]. Курс движения рыб постоянно изменяется, хотя генеральное их движение соответствует направлению на нерестовую реку. Остановки рыбы, высокий процент непродуктивного пути, частая смена курса движения отражают не только способность к ориентации, но включают в себя и элементы, связанные с физиологическими особенностями адаптации к смене солености воды.

Нахождение устьев своих нерестовых притоков непосредственно из реки или водохранилища также осуществляется направленно, а не методом проб

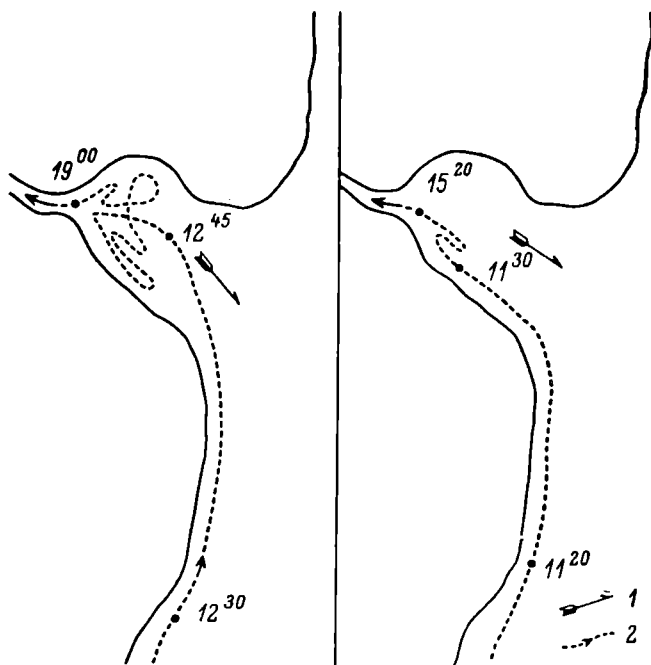


Рис. 1. Варианты захода семги в нерестовый приток.

1 — направление течений, 2 — путь рыб, цифры — время суток, час., мин.

и ошибок. Большинство мигрантов, например семга, проходит устья чужих притоков не снижая скорости [4]. В отдельных случаях рыба ненадолго заходит в эти притоки, но обычно, пройдя вверх 100—200 м, быстро скатывается обратно. Так же, как и в устьях нерестовых рек, впадающих в море, рыба перед окончательным заходом в свой приток может задерживаться в его устье на несколько часов и даже суток (рис. 1). Эта особенность характерна не только для проходных, но и для пресноводных, туводных рыб. Например, судак перед подъемом в притоки Рыбинского водохранилища подолгу перемещается в их устьях. Если задержка проходных рыб в эстуарии моря или в устье нерестовой реки объясняется физиологическими адаптациями к смене солености воды, то временное прекращение миграции пресноводных рыб, а также возможно, и проходных в устьях нерестовых притоков чаще всего связано с температурными условиями, которые и регулируют их миграционную активность. Об этом свидетельствуют наши данные по снижению скорости движения рыб и временному скату вниз по течению во время резких похолоданий, когда температура воды падает на 2—4°.

Обнаружение устья нерестового притока в реке или в водохранилище в принципе ничем не отличается от ориентации рыбы на устья рек в эстуарии моря. В обоих случаях основной раздражитель, стимулирующий рыбу двигаться в направлении устья своей реки или притока, — запах. Это не вызывает сомнения и многократно подтверждено как поведенческими, так и электро-

физиологическими исследованиями [16, 17]. Обязательным условием успешной химической ориентации рыб должно быть наличие не только запаха, но и течения, его несущего. Определение расстояния до источника запаха и его местоположение определяются концентрацией пахучих веществ и мощностью стокового течения, а также функциональными особенностями органов чувств, ответственных за распознавание запаха и потоков воды, чувствительность которых у многих видов рыб весьма высока.

Таким образом, химическая ориентация сводится к определению источника запаха через реореакцию, когда появление следов запаха «родной» реки стимулирует движение рыбы против течения — реотактильно-обонятельный механизм ориентации. Отсутствие одного из этих параметров существенно усложняет ориентацию рыб и соответствующим образом изменяет их поведение. Так, лишение рыб обоняния вызывает частые ошибки в выборе устья своей реки [17]. Ослепленные особи, хотя и в состоянии обнаружить источник запаха, но движутся к нему менее уверенно, часто отклоняются от правильного курса, что, видимо, является следствием нарушения зрительного контакта с потоком воды. При одновременном отключении зрения и обоняния рыбы вообще не в состоянии правильно выбрать курс движения на устье нерестовой реки [12].

## УЧАСТКИ РЕК СО СПРЯМЛЕННЫМ РУСЛОМ

Многолетними исследованиями в р. Волге и ее притоках нами установлено, что на таких участках реки у мигрантов наиболее простые трассы движения. Они в большинстве случаев пролегают вдоль русловых склонов или

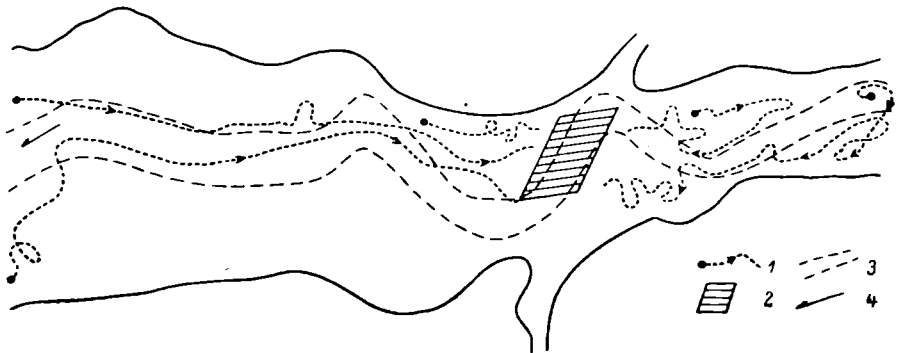


Рис. 2. Движение леща, пересаженного вверх и вниз от домашнего участка.

1 — путь рыб, 2 — домашний участок, 3 — русло, 4 — направление течений.

по наиболее глубоким участкам реки. Это отмечено для туводных (лещ, судак, налим) и проходных (осетр, севрюга) рыб [7], а также при визуальных наблюдениях за миграцией лососевых в нешироких реках [13]. Наличие запаха вышележащих нерестилищ, притоков или домашних участков в сочетании с постоянным слаботурбулентным и строго направленным течением — надежные ориентиры в выборе рыбами правильного курса движения. Реотактильно-обонятельный механизм ориентации в данном случае хорошо подтверждается опытами по отысканию рыбами домашнего участка. При возвращении снизу рыба движется почти по прямой против течения, несущего запах домашнего участка. Идя сверху, она перемещается кругами, то поднимаясь, то скатываясь вниз, пока не достигает своего участка, т. е. отсутствие запаха вызывает у рыб смену безусловнорефлекторной реакции следования против течения на иной тип поведения — поисковый (рис. 2).

## УЧАСТКИ РЕК СО СЛОЖНЫМ РЕЛЬЕФОМ ДНА И ЦИРКУЛЯЦИОННЫМИ ТЕЧЕНИЯМИ

Наиболее сложные рельеф дна и гидравлические условия характерны для широких полноводных рек, их низовьев, а также для районов с островами, подводными возвышенностями и впадинами. Наблюдения за осетрами на незарегулированных участках Средней и Нижней Волги показали, что трассы их движения наиболее сложны в местах слияния потоков, например ниже островов, разделяющих реку на два рукава, а также в местах с резкими перепадами глубин. Там же отмечаются и наибольшие вариации скоростей движения рыб. При этом рыбы днем передвигаются более направленно, чем в ночное время (рис. 3).

Сопоставление трасс движения мигрантов с особенностями рельефа дна показывает, что большая часть осетров придерживается склонов русел, подводных возвышенностей или впадин. Более того скорость следования рыб вдоль русел или определенных изобат выше, чем при прохождении ими меняющихся глубин [7]. Строго придерживаются русловых участков рек и многие туводные виды (лещ, судак, налим), курс движения которых зависит от рельефа дна, направления потоков воды и скорости течений.

Несколько отличается ориентационное поведение на таких участках рек у лососевых и некоторых туводных рыб. Например, щука в притоках Рыбинского водохранилища во время миграций следует чаще не вдоль русел, а вдоль береговой линии, заходя также и в мелководные заливы, заросшие растительностью. По данным простого мечения, известно, что лосось в р. Амур тоже мигрирует в узкой прибрежной полосе, избегая открытой воды [1].

Таким образом, успех ориентации мигрантов при прохождении ими изменчивых глубин и циркуляционных течений обеспечивается в первую очередь выбором определенной изобаты, чаще всего склона русла или береговой линии.

### ОЗЕРНЫЙ ПЛЕС ВОДОХРАНИЛИЩА

Участок со сложным режимом течений, отличается от речного прежде всего пониженной проточностью и большей однородностью гидрохимических показателей воды. Пути движения рыб здесь, как и на речных участках, чаще всего приурочены к определенным изобатам, кромкам бывших русел или к береговой линии. Так, осетры в Волгоградском и Саратовском водохранилищах вверх поднимаются над склонами затопленного русла Волги (рис. 4), минуя ровные по рельефу участки и огибая подводные возвышенности. Наблюдения за миграцией осетров в одном и том же участке реки до и после зарегулирования стока показали, что после возведения плотины мигранты следуют вверх тем же путем, что и до зарегулирования [3].

Успешно ориентируются в водохранилищах и лососевые, трассы движения которых группируются в узкой 5—20-метровой прибрежной полосе, от которой мигранты не удаляются далее, чем на 50 м, повторяя все очертания береговой линии (рис. 5). Такое поведение отмечено нами у семги [4], Джонсоном и Монаном [18, 20] — у чавычи и стальноголового лосося. Несомненно, ориентация по береговой линии повышает надежность выхода произведе-

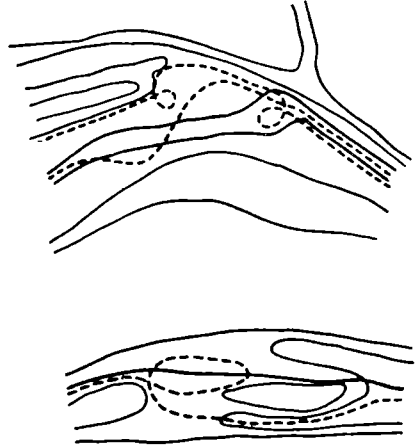


Рис. 3. Путь осетров в реке днем (сплошная линия) и ночью (пунктирная линия).

лей к вышележащим нерестилищам. Чтобы не пройти мимо своего нерестового притока, лосось должен сориентироваться на свой берег ниже места впадения притока. Семга, например, при попадании в водохранилище не всегда сразу подходит к нужному берегу, корректируя свое местонахождение по мере продвижения вверх.

Движение мигрантов вдоль береговой линии, видимо, свойственно для лососей и при отыскании устья своей реки на морском побережье. Об этом

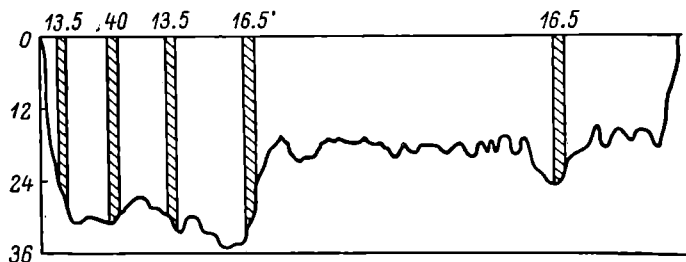


Рис. 4. Рельеф дна и место хода осетров в Волгоградском водохранилище.

По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — количество рыб, прошедших в обозначенной вертикали, %.

свидетельствуют результаты простого мечения атлантического лосося. Из 542 меченых рыб у побережья Ирландии большая часть вторично пойманных особей находилась у берега острова на различном удалении

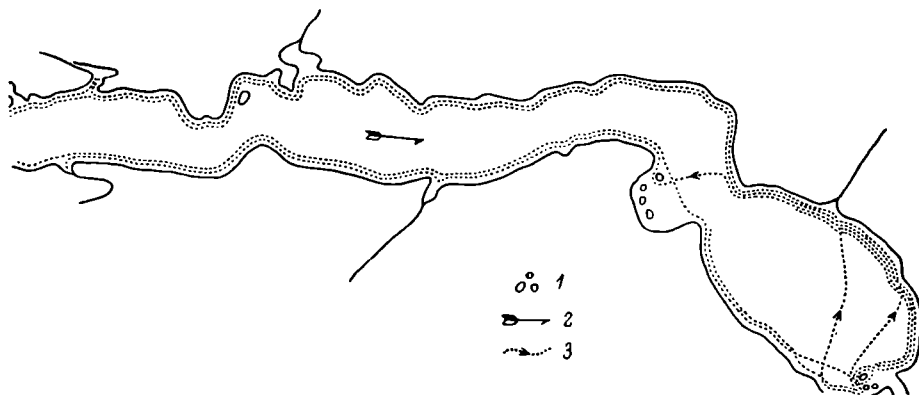


Рис. 5. Трассы движения семги в Нижне-Тулломском водохранилище.

1 — острова, 2 — направление течения, 3 — путь рыб.

(1—490 км) от точки выпуска. Ни одной меченой рыбы не было поймано в открытом море, хотя лов производился как в море, так и в прибрежных водах [21].

Опыты по ослеплению форели показали, что при ориентации в прибрежных участках водоема зрение не имеет существенного значения [19]. По нашим наблюдениям за семгой, рыба придерживается береговой линии не только при наличии течения, но и при его отсутствии (в мелководных заливах) и даже при циркуляционных течениях, подчас имеющих вообще противоположное основному потоку направление. Движение лососей как по глубоким местам, когда русло подходит под самый берег, так и по мелководным заросшим растительностью заливам исключает ориентацию рыб и по топографии дна. Поскольку глубина следования семги на всем протяжении движения существенно не меняется, можно предположить, что мигранты могут получать ин-



формацию о степени удаленности берега по характеру гравитационных волн [11].

Другим возможным ориентиром может быть прибрежный звуковой фон, возникающий при прибое. Известно, что вода — хороший проводник звуковых волн, особенно в длинноволновой части спектра, т. е. как раз в той его части, которая более всего представлена в прибойной зоне. Высокая чувствительность рыб к звукам [10], способность локализовать направление на их источник [9], хорошие условия распространения звука в воде вполне могут обеспечить рыбе получение информации о прибрежном шумовом фоне с расстояния в десятки метров во внутренних водоемах, а у морского побережья, где прибой значительно сильнее, с расстояния нескольких сотен метров.

Менее понятен механизм распознавания рыбами, например осетрами, рельефа дна. Маловероятно, что они ощущают дно тактильно или зрительно, поскольку их движение, хотя и происходит в придонных слоях воды, но все же на значительном удалении от дна. Дальность видения рыб за счет низкой прозрачности пресных вод ограничена — 1 м, реже 2—3. В данном случае заслуживает внимания гипотеза о способности рыб ощущать изменения рельефа дна по характеру движения частиц воды под действием гравитационных волн [11]. Кроме того, нельзя не принимать во внимание и тот факт, что изменения рельефа дна, как правило, сопровождаются сменой направлений и скоростей течения воды. Так, осетры, мигрирующие вдоль русел, находятся в сравнительно стабильных гидродинамических условиях, поскольку чаще всего основной поток воды проходит как раз в русловой части водоемов.

Широко распространена у рыб ориентация по градиенту температуры, что особенно важно для генеральных определений рыбой направлений миграции в весенний период, когда из нерестовых притоков в озерную часть водохранилищ или в море из рек поступает более теплая вода. Отличается эта вода также и рядом химических свойств.

Дистанционные наблюдения в Рыбинском водохранилище показали, что в динамической среде смена направления движения рыб во многих случаях совпадает с изменениями температуры, общего химизма воды, глубины [6]. Совпадение курса рыбы с температурными градиентами увеличивается на участках водоема с постоянной электропроводностью или глубиной. При дальнейшей стабилизации среды это совпадение становится меньшим. Подобная зависимость получена для общего химизма воды, выраженного через электропроводность, и для глубины. Такая взаимосвязь температуры, общего химизма воды и глубины свидетельствует о том, что роль одного из факторов в ориентации рыб зависит от изменений другого. Часто температура воды имеет не только ориентирующее значение для определения курса миграции. Она также служит сигнальным фактором начала миграции, а также сроков нереста. В этих случаях изменение миграционного поведения связано не только с условиями ориентации, но и с физиологическими особенностями организма.

#### ОЗЕРНЫЙ ПЛЕС ВОДОХРАНИЛИЩА С ОДНОРОДНОЙ ОБСТАНОВКОЙ

Сложные пути движения мигрантов отмечаются в местах со стабильными гидрофизическими и гидрохимическими условиями среды, например на открытых участках водохранилища с ровным рельефом дна, отсутствием течений и с однородными температурными и химическими показателями. Специальные исследования миграции леща на таких участках Рыбинского водохранилища показали, что выбор правильного направления движения в сторону своего участка или нерестилища осуществляется здесь галсовидным поиском на значительной акватории водоема до тех пор, пока рыба не выйдет или в прибрежную зону или в русловой участок, где имеется течение.

Одним из возможных ориентиров, направляющих движение рыбы, в этих случаях может быть геомагнитное поле, помогающее рыбе сохранять компасное направление движения до тех пор, пока ей не встретятся другие более

надежные ориентиры. К примеру, коррелятивный анализ трасс движения леща с направлением магнитного меридиана показывает, что по мере стабилизации окружающей среды возрастает число случаев (до 87.5%) движения рыбы по магнитному меридиану [6]. Прямых доказательств чувствительности рыб к геомагнитному полю нет. Рядом авторов показано, что выбор направления движения личинок европейского угря определяется горизонтальной составляющей геомагнитного поля, искусственная компенсация которого дезориентирует личинок [5, 24]. Эти данные экспериментально не подтверждаются на личинках американского угря [25]. Авторы этой работы [25] считают, что для ориентации рыбы используют не само геомагнитное поле, а электрические поля, находящиеся в морских течениях, т. е. магнитная ориентация рыб осуществляется через магнитно-гидродинамический эффект. Подтверждение этому — высокая чувствительность угрей к электрическому току, пороговая величина которого соизмерима с электрическими полями океанических течений [22]. Следует добавить, что и туводные представители пресных вод также имеют высокую электрочувствительность, которая, например у леща, на несколько порядков меньше величины поля, вызывающего первичную реакцию [2].

Некоторую корректирующую роль в ориентации рыб может играть солнце. По нашим наблюдениям, осетры и щука быстрее мигрируют при солнечной погоде, чем при сплошной облачности. Грут [14] показал, что молодь лососевых в открытом озере быстрее определяет направление выхода из озера в сторону моря при видимости солнца.

Из других возможных, но малоисследованных систем навигации рыб в однородной среде можно отметить инерционную и ориентацию по силам Кориолиса.

Наибольшее число расхождений в траекториях и скоростях движений рыб отмечается в приплотинных зонах гидротехнических сооружений, где имеются резкие перепады глубин, сложные и нестабильные гидрологические условия, а также обнаруживается большое количество неестественных для рыб помех.

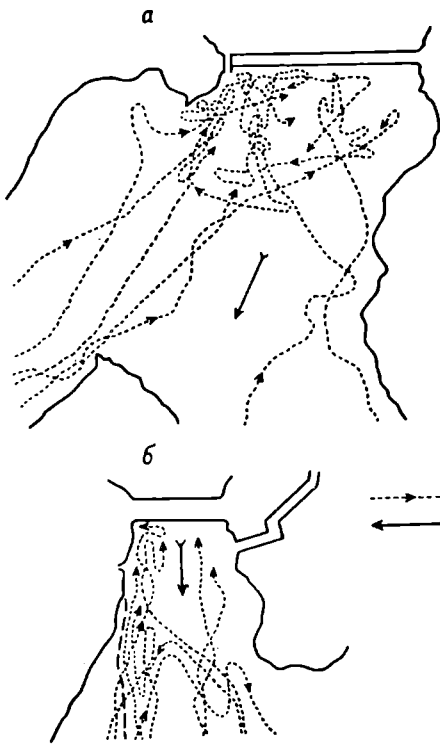


Рис. 6. Подход рыб под плотину.

*a* — подход осетров под плотину Саратовской ГЭС, *b* — семги — под плотину Нижне-Тулумской ГЭС. 1 — путь рыбы, 2 — направление течений.

1  
2 ПРИПЛОТИННЫЙ УЧАСТОК  
НИЖНЕГО БЬЕФА ГИДРОУЗЛОВ

Перемещения мигрантов определяют здесь в основном гидрологическими условиями, которые зависят от режима работы гидроузлов. Осетры под плотинами Волгоградской и Саратовской ГЭС следуют по границе потока, идущего от работающих агрегатов ГЭС (рис. 6, *a*), а для отдыха выбирают углубления дна в некотором отдалении от плотины [7]. Семга в приплотинную зону

Нижне-Тулумской ГЭС сначала подходит в наиболее мощном потоке воды (рис. 6, *b*), но после ряда безуспешных попыток преодолеть его уходит вниз по течению на отдых или переходит в более спокойные участки приплотинной зоны. Основными ориентирами здесь оказываются струи встречного потока с оптимальной скоростью и рельеф дна. Трехлетние наблюдения за северной

в приплотинной зоне Федоровского гидроузла (р. Кубань) показали, что на этом участке пути подхода и места концентрации рыбы ежегодно изменяются. Причина этих изменений заключается прежде всего в сильной сезонной и многолетней изменчивости гидрологических условий и рельефа дна [8].

Из других наиболее вероятных факторов, способных направлять движение рыбы в нижних бьефах, может служить градиент температуры воды, поступающей из водохранилища.

Следует отметить, что успех ориентации рыбы на рыбопропускные сооружения гидроузлов полностью определяется этими факторами. Оптимальное сочетание условий ориентации достигается здесь созданием направляющих лотков и выбором такого режима работы гидроузла, при котором для рыбы создаются наилучшие условия распознавания привлекающей струи из рыбохода или рыбоподъемника.

## ПРИПЛОТИННАЯ ЗОНА ВЕРХНЕГО БЬЕФА ГИДРОУЗЛОВ

При выходе из нижнего в верхний бьеф мигранты попадают в условия меньшей проточности и резкого увеличения глубины. Наиболее трудна для ориентации зона, непосредственно примыкающая к плотине. Здесь отмечаются и наименее ориентированные перемещения рыб, которые совершают множество непродуктивных движений в поисках нужного направления. Длительность и характер поисковых движений рыб определяются на этих участках местом расположения выхода из рыбопропускного сооружения. Если выход расположен под коренным берегом или около русла и вблизи него отсутствуют циркуляционные течения, как это имеет место в Саратовской ГЭС, то мигранты быстро выбирают нужное направление движения и подолгу в приплотинной зоне не задерживаются. Если выход рыбопропускного сооружения расположен в отдалении от традиционной «тропы» миграции, например в верхнем бьефе Волгоградской ГЭС, то резко возрастает длительность задержки рыбы в приплотинной зоне. Часто она сопровождается скатом рыбы через турбины. Попав в зону подводных возвышенностей или островов, осетры и семга не сразу их покидают, подолгу перемещаясь около них и часто полностью огибая.

Таким образом, и в приплотинных участках верхних бьефов ориентационное поведение рыб определяется, как и в нижних бьефах, двумя наиболее важными факторами — топографией дна, направлением и скоростью течений.

Пространственная ориентация, проявляющаяся в направленном движении к заданной цели, в нашем случае к местам нереста, осуществляется с помощью комплекса анализаторов, которые работают в тесном функциональном единстве. В зависимости от экологической обстановки тот или иной компонент рецепторной системы приобретает ведущее значение. В данном случае соблюдается принцип доминанты, исходя из которого ориентация рыб определяется не всем многообразием внешней среды, а одним-двумя внешними факторами при постоянной корректировке на другие, второстепенные для данного момента показатели среды.

В типично речных условиях мигранты находятся в условиях постоянного стокового течения, несущего запах вышележащих участков реки, в том числе и перестилищ. И здесь реотактильно-обонятельный механизм ориентации вполне обеспечивает успешное продвижение рыбы к конечной цели. В то же время не исключается роль и других факторов — температуры, глубины, звукового фона и других (сюда же следует отнести и такой антропогенный фактор как загрязненность воды токсикантами), которые при резких изменениях на отдельных этапах миграции могут из второстепенных стать ведущими, направляющими движение рыбы. При попадании в условия малопроточного широкого водоема (озеровидные расширения реки, озера, водохранилища) лососи перестраиваются на иной способ ориентации, а именно на пеленгацию береговой линии, что в комплексе с обонятельным

механизмом обеспечивает рыбе успешное прохождение более сложных, чем стандартно-речные, условий. Другие виды, например осетровые, в этих случаях приспособлены на пеленгацию затопленных русел. Именно эти способы ориентации и обеспечивают успех миграции рыб в изменившихся условиях зарегулированного стока. При отсутствии стоковых течений и стабилизации показателей водной массы, особенно в открытых участках водоема, мигранты перестраиваются на иные способы ориентации. Возможно, это геомагнитная, солнечная, инерционная или иные типы ориентации.

В заключение отметим, что мигранты в условиях системы река — водохранилище обладают сравнительно небольшим набором основных приспособлений пространственной ориентации. Это прежде всего пеленгация таких наиболее надежных и постоянных факторов, как течения, запах, температура воды, абрис русла или береговая линия. Последние показатели (русло и береговая линия), как правило, сопровождают и так называемые «биоинформационные поля», обеспечивающие наиболее успешную ориентацию, поскольку здесь сосредоточен максимум всех тех градиентов (температура, проточность, освещенность, химизм и др.), которые используются рыбой для определения направления движения. Эти факторы в комплексе наиболее пригодны и для практического моделирования при разработке способов управления движением рыб.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Крыжтин М. Л. Мечение осенней кеты и горбуши в лимане р. Амура — Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 2, с. 270—280.
2. Малинин Л. К., Лапкин В. В., Рукавицын Г. Н. Чувствительность неэлектрических рыб к постоянным электрическим полям. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1976, № 30, с. 10—12.
3. Малинин Л. К., Поддубный А. Г., Гайдук В. В. Стереотип поведения волжского осетра в районе Саратовской ГЭС до и после зарегулирования реки. — Зоол. ж., 1971, т. 50, № 6, с. 847—857.
4. Малинин Л. К., Поддубный А. Г., Свицкий А. М. Поведение семги (*Salmo salar* L.) при нерестовой миграции через водохранилище. — Ж. общей биол., 1974, т. 35, № 4, с. 645—650.
5. Овчинников В. В., Глейзер С. И., Галактионов Г. З. Особенности ориентации речного европейского угря (*Anguilla anguilla* L.) на некоторых этапах миграционного пути. — Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 3, с. 543—553.
6. Поддубный А. Г. Некоторые результаты дистанционных наблюдений за поведением мигрирующих рыб. — В кн.: Бионика, М., 1965, с. 255—264.
7. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. М.—Л., 1970. 309 с.
8. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Свицкий А. М. Особенности поведения севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) в условиях вынужденного задерживания под плотиной Федоровского гидроузла на р. Кубани. — Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 5, с. 894—902.
9. Подлипалин Ю. Д. Способность некоторых рыб Черного моря ориентироваться на источник звука. — Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 4, с. 721—724.
10. Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М., 1965. 207 с.
11. Протасов В. Р., Подлипалин Ю. Д., Круминь В. М. Роль гравитационных волн в ориентации рыб. — В кн.: Вопросы бионики. М., 1967, с. 475—491.
12. Dodson G. G., Leggett W. C. Role of olfaction and vision in the behaviour of American shad *Alosa sapidissima* homing to the Connecticut River from Long Island Sound. — J. Fish. Res. Board Canada, 1974, vol. 31, N 10, p. 1607—1619.
13. Ellis D. V. Preliminary studies on the visible migrations of adult salmon. — J. Fish. Res. Board Canada, 1962, vol. 19, N 1, p. 137—148.
14. Groot C. E. On the orientation of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during their seaward migration out of lakes. — Behaviour. suppl., 1965, vol. 14. 198 p.
15. Groot C. E., Simpson K., Toad I., Murray P., Buxton G. Movements of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Skeena river estuary as revealed by ultrasonic tracking. — J. Fish. Res. Board Canada, 1975, vol. 32, N 2, p. 233—242.
16. Hara T. J. An electrophysiological basis for olfactory discrimination in homing salmon: a review. — J. Fish. Res. Board Canada, 1970, vol. 27, N 3, p. 565—586.
17. Hasler A. D. Homing of salmon. Underwater guideposts. Univ. Wisconsin Press. Madison, Milwaukee, London, 1966. 155p.
18. Johnson J. H. Sonic tracking of adult salmon at Bonneville Dam 1957. — Fish. Bull. U. S., 1960, N 176, p. 471—485.

19. *McCleave J. D., Horrall R. M.* Ultrasonic tracking of homing cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone lake. — J. Fish. Res. Board Canada, 1970, vol. 27, N 4, p. 715—730.
20. *Monan G. E.* Sonic tracking — a scientific assist to steelheading' in Ice Harborg reservoir.— Salmo trout steelheader, Oregon, 1971, N 4, p. 17—19.
21. *Moriarti C.* Movements of salmon around Ireland from the North Mayo coast (1962—1964). — Proc. Roy. Irish. Acad., 1968, vol. 66, N 1. 7 p.
22. *Rommel S. A., McCleave J. D.* Sensitivity of American eels and Atlantic salmon to weak electric and magnetic fields. — J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, N 5, p. 657—663.
23. *Stasko A. B., Hasler A. D., Stasko D., Horrall R. M.* Coastal movements of mature Fraser river pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) as revealed by ultrasonic tracking. — J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, N 9, p. 1309—1316.
24. *Tesch F. W.* Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels. — Helgoländer Wiss. Meeresunters, 1974, Bd. 26, S. 382—395.
25. *Zimmerman M. A., McCleave J. D.* Orientation of elvers of American eels (*Anguilla anguilla*) in weak magnetic and electric fields. — Helgoländer Wiss. Meeresunters, 1975, Bd. 27, S. 175—189.

## АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ИММУНОЛОГИИ РЫБ

Основное направление современного рыбоводства — интенсификация процессов воспроизводства рыб. Биологическое равновесие между рыбами и паразитами (вирусы, бактерии, грибы, простейшие, трематоды, цестоды и т. д.) часто нарушается, что приводит к массовым заболеваниям и гибели рыб [4, 16, 27, 51, 65]. Эпизоотии наблюдаются в водоемах с регулируемым и нерегулируемым процессом воспроизводства и являются причиной резкого снижения численности рыб в популяциях и продуктивности водоема.

На основании данных по иммунитету невозможно достаточно четко определить причину, обуславливающую возникновение эпизоотий у рыб. До сих пор неизвестно, какие факторы иммунитета определяют разную степень восприимчивости рыб к паразитам на уровне особи, популяции и вида. Остается открытым и вопрос о причинах неодинаковой устойчивости рыб к заразным болезням в разные периоды их жизни. Большая часть работ по иммунитету посвящена изучению механизмов и факторов защиты рыб в плане сравнительной иммунологии и лишь незначительная — разработке научных основ вакцинации рыб. Иными словами, данных по иммунитету рыб недостаточно ни для понимания теоретических основ их адаптации к паразитам, ни для разработки эффективных способов борьбы с заразными болезнями в искусственных и естественных условиях воспроизводства. Исходя из сказанного, можно лишь предположить, что биологическое равновесие между рыбами и паразитами нарушается вследствие изменения иммунологической реактивности организма хозяина, а болезнь есть внешнее отражение степени устойчивости рыб к вредным действиям паразита. Поэтому профилактика и последующая ликвидация заразных заболеваний у рыб, а значит успешное развитие рыбного хозяйства в настоящее время невозможны без знания роли иммунитета и факторов, обеспечивающих индивидуальную, популяционную и видовую устойчивость рыб к паразитам в разные периоды их жизни.

Таким образом, первоочередными задачами современной иммунологии следует считать: 1) изучение механизма и факторов индивидуального, популяционного и видового иммунитета; 2) определение иммуно-физиологического состояния рыб в разные периоды года и в онтогенезе; 3) выявление внутренних и внешних факторов, определяющих это состояние. Их разрешение позволит более точно определить причину, обуславливающую нарушение динамического равновесия между рыбами и паразитами и будет иметь существенное значение при разработке иммунологических методов оценки степени устойчивости рыб к заразным болезням и при прогнозировании их выживаемости в разные периоды жизни. Вместе с тем это важно для целей профилактики заразных болезней при направленном выращивании рыбы, а также при ведении селекционных и акклиматизационных мероприятий в рыбоводстве.

В настоящей статье изложены механизмы и факторы иммунитета, определяющие индивидуальную, популяционную и видовую устойчивость рыб к паразитам, их иммуно-физиологическое состояние в разные периоды года и в онтогенезе, а также роль среды в иммунитете.

Исход взаимодействия между организмом и возбудителем заразной болезни во многом зависит от индивидуального иммунитета, т. е. от относительной и абсолютной устойчивости рыб к заразным болезням. Абсолютный иммунитет определяется наследственно приобретенными свойствами особи, а относительная устойчивость — ее физиолого-биохимическим и функциональным состоянием, а также возрастными особенностями.

Эпизоотологическими и экспериментальными исследованиями установлено, что не все рыбы той или иной популяции оказываются одинаково восприимчивыми или устойчивыми к заразным болезням, вследствие чего одни особи заболевают и погибают, а другие либо вообще не болеют, либо переносят их в легкой форме [4, 17, 25, 50, 51, 73]. По данным К. А. Щербины [50], даже в случаях сильной вспышки краснухи у карпов в прудовых хозяйствах от этой инфекции погибает 52—76% заболевших рыб. Различная степень зараженности рыб и их гибель от язвенной болезни установлены на окунях оз. Плещеево Ярославской обл. в 1970 г. Это заболевание зарегистрировано у 75% обследуемых рыб, тогда как остальные 25% оказались абсолютно здоровыми. При учете количества переболевших рыб выявлено, что в среднем от этой болезни погибло 20% окуней. Аналогичная картина по зараженности леща Рыбинского водохранилища сапролегниозом наблюдалась весной 1975 г. в районе с. Гаютино. Разная степень устойчивости рыб отмечена Даффом [53] и Крантцом с соавторами [60] после экспериментального заражения форелей возбудителями фурункулеза *Aeromonas salmonicida*.

Из приведенных данных видно, что явление индивидуальной устойчивости рыб к инфекционным болезням распространено широко. Однако на вопрос о том, какие механизмы лежат в основе различий индивидуальной устойчивости рыб к заразным болезням, в настоящее время ответить трудно, несмотря на известный факт об общих индивидуальных механизмах и особенностях защиты рыб от инфекций. Неодинаковая устойчивость особей к заразным болезням, по-видимому, определяется различной степенью проявления функциональной активности механизмов иммунологической системы рыб. Это подтверждается обстоятельными исследованиями В. И. Лукьяненко [25], Г. Д. Гончарова [11, 12], В. Р. Микрякова с соавторами [34, 35] специфических и неспецифических факторов иммунитета у рыб. Определениями уровня комплемента, пропердина и лизоцима в сыворотке крови различных видов рыб (24 вида рыб, объединенных в 19 родов, 8 семейств и 7 отрядов) В. И. Лукьяненко [25] показано, что величины неспецифических факторов иммунитета у особей одного и того же вида сильно колеблются. Различие между максимальным и минимальным уровнями исследуемых показателей у разных особей может достигать 20—40-кратной величины.

Частота встречаемости пропердина и лизоцима у большинства рыб колебалась в пределах 6—48%. Данные В. И. Лукьяненко указывают на существенные индивидуальные различия в степени проявления естественных факторов иммунитета у рыб. По сведениям этого автора, низкий уровень активности неспецифических показателей гуморального иммунитета и отсутствие их у значительной части особей по сравнению с теплокровными животными свидетельствуют о том, что эти факторы иммунитета, видимо, не играют значительной роли в степени восприимчивости рыб к заразным болезням. В то же время исключить их роль в индивидуальном иммунитете без определения степени связи между уровнем активности естественных факторов иммунитета и зараженностью рыб паразитами, как показывают результаты наших опытов, нецелесообразно.

С целью выявления значимости неспецифических факторов защиты устойчивости рыб к заразным болезням нами изучался характер связи между зараженностью леща паразитами и уровнем активности антимикробных свойств сыворотки крови [36]. Кроме того выяснялся вопрос, имеет ли место какая-либо зависимость между частотой встречаемости паразитов и показате-

лями защитного действия сыворотки крови рыб, что весьма важно для познания механизмов и особенностей индивидуальной и популяционной устойчивости рыб к паразитам, а также для решения ряда практических задач, связанных с определением эпизоотического состояния рыб в водоеме.

Исследования проводились с лещом, обитающим в низовьях р. Волги. Антибактериальный эффект устанавливали с помощью С<sup>14</sup> [14, 33]. Защитные свойства сыворотки крови проверялись по влиянию 0.2 мл сыворотки рыб на развитие 100 млн бактерий *Aeromonas punctata* — возбудителей аэромоноза карповых рыб.

Результаты анализов показывают, что степень зараженности леща паразитами зависит от уровня антибиотического действия сыворотки крови (табл. 1). Особи, имеющие антимикробный эффект до 50%, поражались пара-

Т а б л и ц а 1

Частота встречаемости паразитов у леща в зависимости от антимикробного эффекта сыворотки крови, %

Паразит	Уровень антимикробного эффекта сыворотки крови			
	до 25%	26—50%	51—75%	76—100%
<i>Sphaerospora</i> sp. . . . .	72.8	40.4	40	0
<i>Myxobolus</i> sp. . . . .	27.3	10.1	20	0
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	100	100	100	40
<i>Trichodina</i> sp. . . . .	36.4	20.2	0	0
<i>Dactylogirus wunderi</i> . . . .	100	90	90	80
<i>D. falcatus</i> . . . . .	18.2	80.8	80	80
<i>D. sphaerium</i> . . . . .	9.1	10.1	0	0
<i>D. auriculatus</i> . . . . .	72.8	80.8	60	20
<i>D. cornu</i> . . . . .	0	40.4	20	0
<i>Gyrodactylus parvicopula</i> . .	100	80.8	80	100
<i>Caryophyleus laticeps</i> . . . .	54.6	20.2	0	0
<i>Bucephalus polymorbus</i> . . . .	36.4	20.2	0	0
<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	72.8	20.2	40	40
<i>Paracaenogonimus ovatus</i> . .	72.8	80.8	0	40
<i>Piscicola geometra</i> . . . . .	100	40.4	60	60
<i>Unionidae</i> sp. . . . .	54	80.8	20	0

зитами 16 видов при средней зараженности каждой особи 10 видами. У рыб с исследуемым показателем иммунитета от 51 до 75% обнаружено 11 видов паразитов при средней индивидуальной зараженности паразитами 7 видов. У лещей, имеющих бактериостатический эффект сыворотки крови свыше 76%, выявлено 8 видов паразитов со средней зараженностью отдельной особи 5 видами. Такие паразиты как *Sphaerospora* sp., *Myxobolus* sp., *Trichodina* sp., *Dactylogirus sphaerium*, *D. cornu*, *Caryophyleus laticeps*, *Bucephalus polymorbus*, *Unionidae* sp. у рыб с высокими показателями антимикробного эффекта (свыше 76%) не найдены. Зараженность рыб другими видами паразитов, по-видимому, не зависит от факторов иммунитета, поскольку они выявлены у всех категорий рыб, имеющих разный уровень антимикробного эффекта.

Таким образом, особи с высоким бактериостатическим эффектом сыворотки крови (свыше 50%) заражались по видовому составу меньшим числом паразитов, чем особи с низкими величинами этого эффекта. Эти данные свидетельствуют о возможности использования антимикробного эффекта сыворотки крови для оценки общей индивидуальной устойчивости рыб к паразитам.

После выявления некоторой связи между зараженностью леща паразитами и антимикробными свойствами сыворотки их крови нами исследовалась индивидуальная изменчивость этого показателя у разных видов рыб, выловленных из Рыбинского водохранилища в осенне-зимний период. Из результатов определений антимикробного эффекта сыворотки крови леща, синца,



Индивидуальная изменчивость антимикробного эффекта сыворотки крови различных видов рыб Рыбинского водохранилища

Вид	Возраст	Число рыб	Антимикробный эффект сыворотки крови, %			
			$M \pm m$	$v$	число рефрактерных особей	пределы колебаний
Плотва	7	25	$77 \pm 5$	0.46	0	15—100
Синец	5	30	$63 \pm 8$	0.52	10	0—100
Лещ	6	22	$69 \pm 6$	0.44	5.5	0—100
	8	20	$80 \pm 6$	0.33	5	0—100
	10	22	$74 \pm 7$	0.39	11	0—100
Карп	3	30	$75 \pm 3$	0.20	0	50—100
Налим*	—	35	$54 \pm 7$	0.53	11.2	0—100
Судак*	—	7	$81 \pm 4$	0.16	0	68—100
Щука*	—	10	$92 \pm 3$	0.12	0	79—100

Примечание.  $v$  — коэффициент вариации. Звездочкой обозначены виды рыб, возраст которых не определялся.

плотвы, карпа, щуки, судака и налима видно, что сыворотка отдельных особей подавляла развитие бактерий с различной интенсивностью (табл. 2). Наименьший размах индивидуальной изменчивости по этому признаку оказался у щуки, затем у судака и карпа. У налима, леща и синца крайние величины исследуемого признака отличались наиболее сильно — от 0 до 100%, т. е. от особей, сыворотка которых подавляла развитие микробов, до особей, чья сыворотка угнетающего действия на бактерии не оказывала.

Различная степень выраженности механизмов защиты у рыб проявляется как в отношении функциональной активности гуморальных, так и в отношении клеточных факторов иммунитета [12, 35]. При изучении [12] фагоцитарной активности лейкоцитов рыб оказалось, что число фагоцитирующих клеток у неиммунизированных карпов через 15 мин. после инъекции микробов *Aeromonas punctata* колебалось в пределах 0—28%, а у иммунизированных изменялось от 23 до 50%. Подобные результаты при определении фагоцитарной активности лейкоцитов у карпа получены нами [35].

Различное проявление функциональной активности механизмов устойчивости рыб к заразным болезням, по-видимому, влияет на дальнейший исход процесса иммуногенеза и эффективность приобретенного иммунитета. Это подтверждается данными по изучению антителообразовательной функции и степени выживаемости иммунизированных рыб после заражения их вирулентными бактериями [11, 12, 25, 30, 31, 60, 61]. У одних особей антитела вырабатываются в большем количестве, у других — в меньшем. Кроме того, не все иммунизированные особи выживают после заражения их равной дозой вирулентных микробов. По данным наших опытов, выживаемость иммунизированных карпов колебалась в пределах 90—100% [30, 31], угрей, по сведениям Шрекенбаха [66], — 60—98%, кижуча, в экспериментах Патерсона и Фирера [61], — 85—100%. Выявленная связь между различной индивидуальной устойчивостью рыб и степенью их выживаемости или восприимчивости в случае возникновения эпизоотий среди них находит практическое применение при выведении устойчивых к заразным болезням пород рыб [21, 54, 70, 74].

Из изложенного видно, что восприимчивость к паразитам рыб, степень их выживаемости и характер проявления иммунологических реакций зависят от индивидуальных особенностей организма. Чтобы знать способы управления иммунологической системой защиты рыб в пущном для человека направлении, необходимо исследовать внутренние и внешние факторы, определяющие неодинаковую степень проявления механизмов иммунитета.

К наиболее важным внутренним причинам, определяющим степень проявления иммунитета у рыб, следует отнести физиолого-биохимические и генетические особенности организма.

Роль физиолого-биохимического состояния организма в определении устойчивости рыб к заразным болезням изучена слабо. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что наиболее восприимчивы к инфекционным и инвазионным болезням особи, имеющие в своем организме недостаточное количество жира и белка [6, 45, 55, 64]. Антителогенез [25, 35] и активность фагоцитарной реакции лейкоцитов [38] у истощенных рыб резко замедляются по сравнению с упитанными особями. Слабой активностью подавлять рост и развитие микробов в большинстве случаев обладали сыворотки, полученные от рыб, имеющих низкий уровень внутреннего жира (табл. 3). Наибольшее число сывороток (52%) с низкой антимикробной активностью (от 0 до 25%) обнаружено у лещей без внутреннего жира.

Т а б л и ц а 3

Распределение рыб по классам антимикробных свойств сыворотки крови в зависимости от содержания полостного жира, %

Жирность, балл	Число рыб, шт.	Класс				
		1	2	3	4	5
0	125	20	32	18	12	18
1	150	14	15	20	25	18
2	100	8	9	20	38	25
3	80	6	9	12	21	42

Примечание. К 1-му классу отнесены особи, сыворотка которых не угнетала развитие микробов, к 2-му — особи с антимикробным эффектом от 1 до 25%, к 3-му — лещи с уровнем антимикробных свойств от 26 до 50%, к 4-му — рыбы, имеющие антимикробный эффект от 51 до 75%, к 5-му — лещи с величиной иммунологического показателя от 76 до 100%.

У рыб с жирностью в 2 и 3 балла такие сыворотки отсутствовали. Более 60% сывороток, взятых от лещей с содержанием полостного жира в 2 и 3 балла, обладало высокими защитными свойствами — от 51 до 100%. Сказать что-либо определенное о степени участия жира и его компонентов в установлении устойчивости рыб к паразитам не представляется возможным. Жир, по всей вероятности, не оказывает угнетающего действия на рост и развитие бактерий, грибов и других паразитов. В то же время участие отдельных его компонентов в защитных реакциях организма, видимо, имеет место, особенно при инвазионных заболеваниях рыб. Вопрос о значении жира в определении индивидуального иммунитета рыб к паразитам требует дальнейших экспериментальных исследований.

Нами обнаружена наиболее стойкая связь между белковым составом сыворотки крови и величиной антимикробного эффекта. Высокая степень подавляющего действия сыворотки на развитие бактерий выявлена у особей с альбумин-глобулиновым коэффициентом свыше 0.35%.

При сравнении величины антимикробного эффекта сыворотки крови с данными альбумин-глобулиновых соотношений установлена прямая зависимость иммунологического показателя от состава крови. Степень корреляции для лещей дельты Волги составляла +0.94, для особей Рыбинского водохранилища — +0.52. Исследованиями соотношений белковых компонентов показано, что низкий уровень антимикробного эффекта (25%) обнаружен у особей, имеющих альбумина меньше, чем  $\alpha$ - и  $\beta$ -глобулинов. У лещей с высокими данными защитных свойств сыворотки крови (свыше 50%) альбумина было больше по сравнению с другими фракциями.

Из изложенного видно, что антимикробный эффект сыворотки крови рыб, по-видимому, является тонким индикатором иммуно-физиологического состояния организма, позволяющим, с одной стороны определить особенности

физиолого-биохимического состояния рыб, с другой — установить степень устойчивости их к паразитам.

Для познания механизмов абсолютной индивидуальной устойчивости рыб к конкретным заразным болезням и для разработки эффективных мер борьбы с ними следует определить роль наследственности в иммунитете. Механизмы наследственного иммунитета у рыб, по В. С. Кирпичникову и К. А. Факторович [21], а также по данным зарубежных ученых [54, 71, 74], как у растений [9, 49] так и у животных [52, 72] передаются по наследству и подчиняются законам Менделя. Факторы иммунитета в организме животных и растений контролируются соответствующими генами устойчивости [52].

Характер проявления иммунологических реакций у различных генотипических групп рыб разработан слабо. Имеется одна работа В. И. Лукьяненко и Г. А. Сукачевой [26], связанная с изучением особенностей антителигенеза и фагоцитоза у четырех генотипов карпа — чешуйчатый, разбросанный, линейный, голый. У устойчивых к краснухе чешуйчатых и разбросанных карпов антитела обнаружены в более высоких титрах (1 : 1600), чем у линейных (1 : 400) и голых (1 : 800). По фагоцитарной активности указанные линии карпов существенно не отличались. Индивидуальных различий по уровню образующихся антител и фагоцитарному индексу внутри каждой линии рыб авторами не установлено. Сведений по исследованию неспецифических факторов иммунитета у таких особей в литературе нет. Основной показатель, позволяющий выявить устойчивость к заразным болезням, — выживаемость после заражения рыб вирулентными микробами или вирусами — возбудителями болезней. В настоящее время эта методика находит широкое применение в селекционной работе при выведении устойчивых к заразным болезням пород рыб [21, 54, 70, 73, 74].

Несмотря на это, вопрос о причинах взаимодействия между паразитом и хозяином у таких рыб остается неизученным. Только на основании литературных данных невозможно ответить на вопрос о том, почему паразиты в организме одних особей не находят благоприятных условий для своего развития, хотя внутренняя среда организма рыб всегда доступна почти для любых вирусов, бактерий, грибов, простейших и других паразитов и, наоборот. Можно лишь предположить, что индивидуальная устойчивость у рыб связана с тем, что: 1) в устойчивом организме отсутствуют жизненно необходимые паразиту питательные вещества, 2) в организме такого хозяина присутствуют специфические и неспецифические ингибиторы, препятствующие развитию данного паразита, 3) анатомо-морфологические особенности организма задерживают проникновение паразита. Иными словами, организм рыб может быть устойчив в том случае, если он не обеспечивает паразита соответствующими факторами роста или обладает эффективными защитными механизмами, которые препятствуют или ограничивают проникновение возбудителей болезни.

Если врожденная индивидуальная устойчивость организма рыб передается по наследству, то можно полагать, что она обусловлена наследственными биохимическими или антигенными особенностями организма, входящими в ту или иную систему наследственного полиморфизма. Поэтому одним из важных путей определения значения факторов наследственности в индивидуальной устойчивости является установление связи между антигено-биохимическими особенностями рыб и степенью восприимчивости их к паразитам. Методические пути в этом направлении проложены исследованиями по связи групп крови с инфекционными и неинфекционными заболеваниями человека и животных [5, 7, 42, 52]. Показано, что между группами крови и предрасположенностью или восприимчивостью человека и животных к ряду заразных болезней (оспа, брюшно-тифозные инфекции, грипп, дизинтерия и т. д.) имеется определенная связь [42, 52, 72].

Выявление связи между зараженностью рыб паразитами и их группой крови до сих пор не проводилось. Первая попытка в этом плане предпринята нами на примере постодиплостоматоза у леща. Поводом для изучения данного вопроса на лещах послужили следующие причины: 1) возбудитель этой

болезни метацеркарий *Phosthodiplostomum cuticola* — тканевой паразит и, вероятно, «питается» красными кровяными клетками, поскольку в теле паразита находят гемосидерин, продукт распада эритроцитов; 2) зараженность леща, по данным Т. В. Астаховой с соавторами [2], невысокая и колеблется от 10 до 60%; 3) эритроциты у леща по их серологическим свойствам полиморфны и в зависимости от места обитания рыб дифференцируются на 3—8 групп [23, 32], что важно при сборе и обработке материала.

Исследовались 118 лещей, выловленных в дельте Волги. Группа крови распознавалась с помощью гетерогема глютининов человека в реакции агглютинации. Реакция ставилась на предметных стеклах во влажной камере по методике, описанной Ю. П. Алтуховым с соавторами [1]. Степень зараженности рыб метацеркариями постодиплостомума определялась визуально по наличию пигментных пятен гемомеланина, расположенных на разных участках тела. Из 118 особей пораженными оказались 30 (26%) со средней интенсивностью 58 метацеркариев на 1 леща. Эритроциты исследуемых рыб по их серологическим свойствам состояли из 3 групп — *ABC*, *BC*, *C*.

Т а б л и ц а 4

Частота встречаемости метацеркариев постодиплостомума в зависимости от группы крови леща

	<i>ABC</i>	<i>BC</i>	<i>C</i>
Число исследованных рыб . .	40	64	14
Число зараженных рыб . . . .	6	24	0
Зараженность. % . . . . .	15	38	0

Частота встречаемости паразитов зависит от группы крови рыб (табл. 4). Метацеркарии постодиплостомума обнаружены у лещей, имеющих группу крови *ABC* и *BC*. Из 40 лещей с группой крови *ABC* оказались пораженными 6, что составляет 15%. Число зараженных рыб с группой крови *BC* равнялось 24 из 64. Иными словами, 80% зараженных рыб имели группу крови *BC* и только 20% — *ABC*. Ни у одной из 14 рыб с группой крови *C* эти паразиты не выявлены.

Результаты серологического анализа эритроцитов рыб у пораженных и непораженных особей наводят на мысль, что между антигенными особенностями крови и устойчивостью рыб к постодиплостоматозу имеется определенная связь, основа которой, по всей вероятности — антигенная мимикрия (сходство) между эритроцитами рыб и паразитом. При наличии подобного сходства организм рыб становится толерантным к этим паразитам, вследствие чего восприимчивость у таких особей резко повышается. Толерантность, как это имеет место у человека и животных [5, 52], возникает в том случае, когда у паразита и макроорганизма имеются близкие антигенные или биохимические структуры. Иными словами, паразит адаптирован к среде хозяина, имеющего строго определенное строение. В случае же отсутствия такого сходства лещи становятся более устойчивыми к паразиту. Однако на основании этих данных неизвестно, какие биохимические компоненты, обуславливающие ту или иную антигенную особенность эритроцитов, определяют устойчивость или восприимчивость особи к постодиплостоматозу.

Для выяснения антигенных особенностей паразитов и биохимических различий в структуре эритроцитов необходимы дальнейшие экспериментальные работы. Тем не менее полученные результаты свидетельствуют о том, что группы крови после соответствующих исследований, по-видимому, можно будет использовать как генетические «маркеры» при отборе устойчивых к разным болезням особей. Знание конкретных генетических признаков, играющих существенную роль во врожденном иммунитете рыб, будет способствовать лучшему пониманию механизма взаимодействия между паразитом и хозяином и окажется весьма важным для практики рыбоводства при выведении устойчивых к заразным болезням рыб.

Под популяционным иммунитетом следует понимать устойчивость особей данной популяции к тем или иным инфекционным и инвазионным болезням. Степень устойчивости или восприимчивости в данном случае определяется числом особей, имеющих врожденный иммунитет, т. е. их генотипическими особенностями.

Работ, связанных с изучением популяционного иммунитета у рыб, недостаточно. Известно, что карпы северных районов более устойчивы к краснухе, чем южных. Массовые заболевания среди карпов чаще всего встречаются в южных широтах нашей страны [17, 27, 51]. По наблюдениям Тригве и Даг [70] за устойчивостью 41 популяции семги к вибрионной болезни, рыбы, обитающие в разных местах, отличаются между собой по степени восприимчивости к вибриозу. О существовании неодинаковой степени восприимчивости разных популяций и породных групп форелей к фурункулезу имеются данные Вольфа [73] и Снижко [68]. Различная популяционная устойчивость у рыб имеет, по-видимому, место и в отношении инвазионных болезней. Так, на основании анализа литературных данных В. А. Догелем [16] установлено, что паразитофауна плотвы, обитающей в 11 разных водоемах нашей страны, колебалась от 9 до 24 видов, видовой состав паразитов щуки в оз. Карелии варьировал от 5 до 21, окуня — от 1 до 20. Однако утверждение, что выявленная разница в составе паразитофауны у рыб, обитающих в различных водоемах, обусловлена различной устойчивостью этих популяций к паразитам, следует считать недостаточно обоснованным, поскольку в данной работе нет сведений об экологических условиях водоема, о дефинитивных и промежуточных хозяевах, которые, как известно, играют существенную роль в формировании паразитофауны рыб.

О причинах популяционной устойчивости и особенностях ее проявления сведений в литературе нет. В основе популяционного иммунитета, вероятно, лежат механизмы врожденного иммунитета, обуславливающие различную степень проявления естественных механизмов защиты рыб. Поэтому исследования по выявлению механизмов и факторов иммунитета популяций необходимо проводить с иммунологических и иммунохимических точек зрения. Для решения этой задачи, видимо, необходимо определить функциональную активность иммунологической системы особей данной популяции в связи с изучением факторов естественного иммунитета при одновременном исследовании наследственного полиморфизма белков и других компонентов организма. Такой подход к распознаванию особенностей популяционного иммунитета весьма важен при определении механизмов устойчивости рыб к конкретной болезни. В тех случаях, когда это связано с выяснением общей устойчивости популяции к заразным болезням, по-видимому, можно обойтись данными анализа интегрирующих показателей иммунитета: бактериостатического эффекта сыворотки крови или степени выживаемости рыб после заражения вирулентными микробами.

Первая попытка распознавания общей устойчивости разных популяций предпринята нами в 1973 г. на примере лещей Куйбышевского, Горьковского и Рыбинского водохранилищ. Оценку устойчивости этих популяций проводили по результатам измерения антимикробных свойств сыворотки крови (табл. 5). Материал собирался в экспедиционных условиях в августе—октябре. Показатели общей устойчивости организма у лещей Горьковского водохранилища ниже в 6—8 раз по сравнению с таковыми особей Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ. Это свидетельствует о том, что лещи Горьковского водохранилища, по всей вероятности, менее устойчивы к паразитам, чем Куйбышевского и Рыбинского.

Для выявления возможных причин, определяющих различную функциональную активность гуморальных факторов защиты у рыб этих водохранилищ, нами изучался полиморфизм сывороточных белков крови леща по данным электрофореза в агаровом геле [40]. Белки сыворотки крови лещей Куйбы-

Сравнительная оценка антимикробных свойств сыворотки крови леща Горьковского, Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ

Водохранилище	Число рыб, шт.	Средняя арифметическая, %	Уровень колебаний	Уровень значимости
Горьковское . . . . .	50	9 ± 4	0—47	0.001
Куйбышевское . . . . .	71	52 ± 3	0—90	0.01
Рыбинское . . . . .	47	78 ± 8	0—100	

шевского водохранилища оказались более полиморфными, чем у рыб Горьковского водохранилища. На электрофореграммах сыворотки крови лещей Горьковского водохранилища обнаружено 14 типов сочетаний белковых компонентов, а у рыб Куйбышевского — 20. Данные электрофоретических и иммунологических исследований сыворотки крови леща в указанных водохранилищах свидетельствуют о том, что чем полиморфнее система белков, тем лучше функционирует иммунологическая система, а это означает, что особи данной популяции более устойчивы к вредным действиям паразитов.

### ВИДОВОЙ ИММУНИТЕТ

Под видовым иммунитетом понимается врожденная невосприимчивость одного вида рыб к возбудителям болезней другого вида. У рыб, как и у других животных, широко распространен этот вид иммунитета. Он проявляется в отношении многих паразитов, являющихся возбудителями заболеваний других видов. Рыбы устойчивы к большинству инфекционных болезней человека и животных [29, 41].

Имеющаяся классификация инфекционных и инвазионных болезней рыб в большей степени отражает видовое различие в восприимчивости их к различным заболеваниям. Например, желтухой, или ксантозисом, возбудителем которой являются бактерии *B. vulgare*, болеет только плотва [51]. Краснухой чаще всего заболевают карповые. Инфекционная анемия и фурункулез встречаются среди лососевых.

О существовании врожденного видового иммунитета у рыб свидетельствуют исследования Б. Е. Быховского, С. С. Шульмана и Н. А. Изюмовой, связанные с изучением встречаемости конкретных видов паразитов на разных видах рыб и их приуроченности к хозяевам. По данным Б. Е. Быховского [8], из 958 видов моногенетических сосальщиков 711 имеют своих специфических хозяев. Иными словами, паразит, приспособленный обитать на одном виде рыб, не способен поражать другой вид. Это подтверждается также данными исследований Н. А. Изюмовой [18, 19] по выяснению специфичности дактилогирид, паразитирующих на синце, плотве, густере, леще, карпе, карасе и язе. Ни в одном из опытов при совместном содержании этих рыб Н. А. Изюмовой не удалось вызвать их перекрестного заражения. В случае пришивания жаберных лепестков с дактилогеридами от одного вида рыб к другому выявлена различная степень перекрестного заражения их паразитами. Карпы оказались невосприимчивыми к паразитам синца, караси — к дактилогеридам синца и леща, язи — к дактилогеридам плотвы, леща и синца. Паразиты плотвы приживались на карпах, карасях, синцах, леща — только на синцах, язя — на синцах, карпа — на карасях, синца — на плотве и лещах, карася — на плотве и лещах. При этом продолжительность жизни паразитов на несвойственных для них видах рыб оказалась незначительна. Данные опытов Н. А. Изюмовой показывают, что степень восприимчивости исследуемых видов рыб к дактилогеридам после трансплантации жабр зависит от видовых особенностей рыб. У язя выраженность врожденного иммунитета оказалась более сильной, чем у других видов. Как указывает С. С. Шульман [48], видовая приуроченность паразитов к определенным хо-

зяевам имеет место также в отношении слизистых споровиков, инфузорий, дигенетических сосальщиков, нематод, паразитических рачков и т. д.

Можно привести огромное число фактов, указывающих на существование врожденного видового иммунитета у рыб к заразным болезням, но, несмотря на это, причины, определяющие этот вид иммунитета, до сих пор остаются неизученными. По-видимому, видовой иммунитет у рыб, выработанный в процессе эволюции вида, есть внешнее проявление биологических, морфологических и физиолого-биохимических особенностей данного вида рыб. В силу наличия таких особенностей у определенного вида рыб тот или иной паразит не находит в их организме соответствующих условий для своего развития. Это говорит о том, что в организме рыб таких видов либо отсутствуют необходимые для роста и развития паразитов питательные вещества, либо рН среды или ионный состав макроорганизмов не являются благоприятными для их развития, либо у них чрезвычайно сильно реагирует иммунологическая система гомеостаза, вследствие чего паразиты быстро нейтрализуются и элиминируются из организма рыб. Существенная роль в определении видовой устойчивости рыб к конкретным паразитам, по всей вероятности, принадлежит также анатомо-морфологическим характеристикам наружных и внутренних покровов тела рыб. Другими словами, в организме рыб таких видов отсутствуют оптимальные для роста или развития паразитов условия. В то же время широко распространенное явление видовой устойчивости рыб к паразитам указывает на то, что паразит, способный расти и размножаться на одном виде хозяина, не может приспособиться к этому на другом хозяине, поскольку адаптационные механизмы данного паразита приурочены для существования на конкретном виде рыб.

Исходя из этого, исследования механизмов видового иммунитета должны вестись комплексно: с биологической, анатомо-морфологической, физиолого-биохимической и иммунологической сторон восприимчивых и устойчивых видов рыб к тому или иному паразиту. Подобный подход к решению данного вопроса будет иметь существенное значение при решении проблем специфической адаптации паразитов к хозяевам, а также при определении механизмов видового иммунитета.

## **ИММУНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ РЫБ В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОДА И В ОНТОГЕНЕЗЕ**

У рыб отмечаются качественно различающиеся периоды годового цикла, связанные с нерестом, нагулом и зимовкой. Каждый период развития характеризуется своей специфической взаимоотношений со средой, в основе которой лежат процессы накопления, расхода энергии и размножения. Основные показатели, определяющие характер взаимоотношения рыб со средой, — питание, интенсивность роста, обмена и процессы гаметогенеза. Изменения в процессах накопления и расхода энергии, происходящие у рыб в течение года, соответственно отражаются на степени созревания половых продуктов, на морфологических, физиолого-биохимических особенностях их организма. Подробные сведения по физиолого-биохимической характеристике рыб в различные периоды годового цикла можно найти в монографии Г. Е. Шульмана [47].

Как показано рядом советских и зарубежных авторов [3, 22, 39, 46, 47, 58, 59, 71], годовые циклы у рыб связаны с глубокими физиологическими сдвигами в организме, затрагивающими нервную и эндокринную системы, различные стороны белкового, жирового, углеводного и минерального обмена.

В преднерестовый период в связи с созреванием половых продуктов усиливаются процессы белкового синтеза, снижаются запасы жира и гликогена. В тканях рыб падают показатели общего белка, альбумина,  $\alpha_1$ -глобулина, липоальбуминов, триглицеридов, фосфолипидов, гликогена и т. д. Резко возрастает активность нейроэндокринной системы, прежде всего системы гипоталамус—гипофиз и периферических эндокринных желез—коррелято-

ров. Концентрации холестерина,  $\alpha_2 + \alpha_3$ - и  $\beta$ -глобулинов, а также  $\alpha$ -липопротеинов нарастают.

Нерестовый период считается переломным для процессов роста и обмена у рыб. Нерест связан с огромными энергетическими затратами, поэтому в данный период наблюдается дальнейшее снижение наиболее реактивных белков (альбумина и  $\alpha_1$ -глобулина), фосфолипидов, липоальбумина, гликогена, холестерина. Резко уменьшается концентрация гемоглобина в крови, падает коллоидная устойчивость и осмотическое давление сыворотки и т. д.

В посленерестовый период (нагульный) происходит интенсивное накопление жировых запасов, гликогена, необходимых рыбе для зимовки и гаметогенеза. Содержание общего белка, альбумина,  $\alpha_1$ - и  $\beta_2$ -глобулинов нарастает. К концу нагульного периода жировые запасы достигают максимальных величин, а соотношение белковых компонентов восстанавливается. Активность нейроэндокринной системы у рыб, регулирующей подготовку и осуществление репродуктивного процесса, резко снижается. Доля  $\beta$ -глобулинов и  $\alpha$ -липопротеидов падает. Иными словами, нагульный период является одним из важных периодов в процессе подготовки рыб к зимовке и к нересту.

В период зимовки показатели обменных реакций снижаются, рыбы меньше потребляют кислорода, чем во все остальные периоды. Экзогенное питание частично или полностью прекращается. Резервы жира, гликогена, белка, АТФ и КФ в тканях постепенно уменьшаются. Показатели альбумина,  $\alpha_1$ - и  $\beta_2$ -глобулинов падают, а величины  $\alpha_2 + \alpha_3$ - и  $\beta_1$ -глобулинов, наоборот, нарастают. Общее число лейкоцитов, насыщенность эритроцитов гемоглобином, осмотическое давление сыворотки снижаются. Содержание сахара в крови и рН повышаются.

Физиолого-биохимические сдвиги, происходящие у рыб в разные периоды годового цикла, по-видимому, отражаются и на функциональной активности иммунологической системы, вследствие чего степень сопротивляемости рыб к паразитам либо повышается, либо понижается. Вопрос об особенностях функционирования иммунологической системы у рыб в различные периоды годового цикла до сих пор не изучен. Исследования в этом плане имеют важное значение при определении причин, нарушающих биологическое равновесие между рыбами и паразитами и при оценке степени устойчивости рыб в разные периоды года. Для более четкого представления об особенностях функционирования иммунологической системы у рыб в разные периоды года нами изучалась сезонная динамика антимикробного эффекта сыворотки крови и выживаемость рыб в зависимости от состояния половых продуктов.

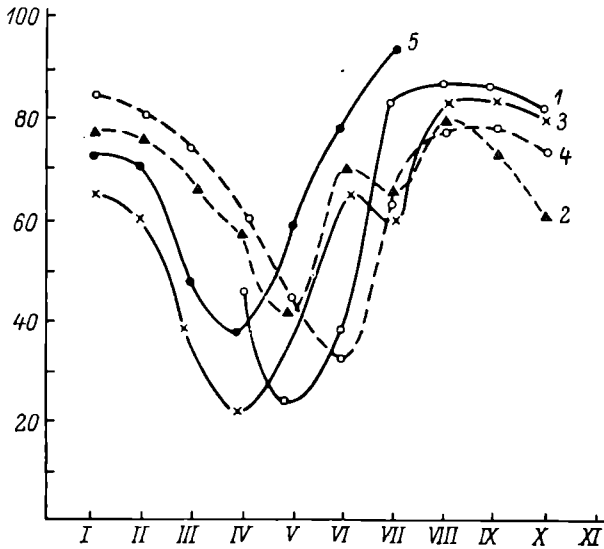
### **Сезонная динамика антимикробного эффекта сыворотки крови и выживаемость рыб в разные периоды года**

Бактериостатический эффект сыворотки крови исследовался у леща, плотвы, синца и налима Рыбинского водохранилища с помощью  $S^{14}$  [33]. В качестве тест-микроба использовались бактерии *A. punctata*. Антимикробный эффект сыворотки крови определялся индивидуально у каждой особи.

Способность сыворотки крови подавлять развитие микробов в течение года сильно меняется (см. рисунок). Независимо от годовых различий характер динамики и направленность функциональной активности иммунологической системы у рыб в течение года проявляется однообразно. Весной и ранним летом исследуемые показатели иммунитета, определяющие общую устойчивость организма рыб, резко падают, в течение летних месяцев они нарастают, а в осенне-зимний период продолжают оставаться на высоком уровне. Несмотря на однообразный тип изменения активности угнетающего действия сыворотки рыб на развитие микробов, активность механизмов иммунитета в разные годы проявляется с неодинаковой интенсивностью. Особенно хорошо эта разница выявляется в весенний период. Кроме того, минимальные и максимальные уровни, обнаруженные в различные годы, не совпадают во времени. Низкий уровень антимикробных свойств сыворотки крови у ле-



щей, выловленных в 1971 и 1972 гг., наблюдался в основном в мае, в 1973 и 1975 гг. — в апреле, а в 1974 г. — в июне. Максимальные показатели по изучаемому признаку у рыб, пойманных в 1971 и 1975 гг., выявлены в июле, в остальные годы — в августе. Обнаруженная разница в нарастании и снижении защитных свойств сыворотки крови, по-видимому, связана с условиями нагула, зимовки и сроками массового нереста. В годы, когда массовый нерест проходит в сжатые сроки (1975 г.), а посленерестовый период оказывается благоприятным для нагула, рыбы, вероятно, быстро восстанавливают энергетические запасы и постоянство внутренней среды, вследствие



Сезонная динамика антимикробных свойств сыворотки крови леща в разные годы.

1 — в 1971 г., 2 — в 1972 г., 3 — в 1973 г., 4 — в 1974 г., 5 — в 1975 г. По оси ординат — уровень антимикробного эффекта, %, по оси абсцисс — месяцы.

чего защитные силы организма нарастают быстрее, чем в годы с растянутым нерестом (1974 г.). В условиях теплой зимы, когда температура воды у дна (1971, 1972 и 1975 гг.) колебалась в пределах 2.4—2.8°, показатели защитных свойств сыворотки крови у этих рыб оказались более низкими, чем в годы с холодной зимой и при температуре воды ниже 1.8°.

Несмотря на некоторую связь между динамикой антимикробного эффекта сыворотки рыб и погодными условиями зимовки и нереста, основными факторами, определяющими степень изменчивости защитных свойств сыворотки крови, являются внутренние ритмы жизнедеятельности рыб, обусловленные генеративными процессами. Особенно наглядно это подтверждается при сопоставлении величин антимикробного эффекта сыворотки рыб с данными состояния половых продуктов (табл. 6). Низкие показатели антимикробных свойств сыворотки крови обнаружены, как правило, у отнерестившихся особей (33%), а высокие — у лещей с III и IV стадией готовности половых продуктов (89 и 78%). Подобные данные по динамике бактериостатических свойств сыворотки крови получены на других видах рыб (налим, плотва, синец), резко отличающихся от леща как по биологии, так и по типу питания. Независимо от биологических различий изменение активности защитных свойств сыворотки крови у этих рыб обусловлено процессами нереста. Величины антимикробного эффекта у них снижаются в период нереста, особенно в первый период после выметывания половых продуктов. У налима, нерестящегося в январе—феврале, слабая активность антимикробного эффекта сыворотки крови обнаружена в зимний период, а у плотвы и синца — весной.

Динамика антимикробного эффекта сыворотки крови леща  
в зависимости от стадии созревания половых продуктов

Стадия зрелости половых продуктов	Число рыб	$M \pm m$	$s^2$	$s$	$v$
II	28	$57 \pm 5$	331	22	0.38
III	25	$89 \pm 2$	77	9	0.09
IV	23	$78 \pm 3$	178	13	0.16
V	30	$52 \pm 2$	64	8	0.12
VI	25	$33 \pm 4$	408	18	0.70

П р и м е ч а н и е.  $s^2$  — дисперсия,  $s$  — среднее квадратическое отклонение.

Таким образом, изменение активности гуморальных факторов иммунитета в разные периоды года непосредственно связано с нерестом рыб. Снижение показателей иммунитета в нерестовый период, по-видимому, обуславливает высокую степень восприимчивости рыб к инфекционным и инвазионным болезням [16, 28, 36, 51, 56]. Высказанное предположение подтверждается данными собственных исследований по изучению степени восприимчивости рыб к бактериальной форме краснухи — аэромонозу. На примере плотвы установлено, что степень устойчивости рыб при заражении их возбудителем этой болезни в нерестовый (май—июнь) и нагульный периоды (в августе) колеблется более, чем в 10 раз. В нерестовый период 100%-я гибель рыб наблюдалась после заражения их в дозе 10 млн бактериальных тел на 1 г живого веса, а в августе — в дозе 100 млн.

Предварительными определениями динамики белков и липидов в сыворотке крови леща установлено, что изменение активности гуморальных факторов иммунитета в значительной степени связано с биохимическими сдвигами, происходящими в организме рыб в процессе созревания половых продуктов. Данные электрофоретических исследований свидетельствуют, что интенсивность снижения или нарастания антимикробных свойств сыворотки крови у леща зависит от соотношения между низко- и крупномолекулярными белками, т. е. от динамического равновесия или балланса белков.

Из изложенного вытекает, что изучение механизмов иммунитета, определяющих устойчивость рыб к паразитам в течение года, должно вестись комплексно с учетом особенностей углеводного, белкового и жирового обмена. Такой подход весьма важен для разработки обоснованных прогнозов устойчивости рыб к заразным болезням при направленном выращивании их в прудовых хозяйствах.

### Иммунологическое состояние рыб в онтогенезе

Процесс индивидуального развития у рыб состоит из нескольких периодов: яйцеклетки, икринки, свободного эмбриона, личинки, малька, созревающего организма, взрослого организма и старости. Каждый период отличается своеобразным отношением к среде, количественными и качественными изменениями процессов роста, морфологическими и физиолого-биохимическими особенностями их состояния и смертностью [37, 43, 47, 57]. Исследованиями М. Н. Горбуновой [15], В. А. Догеля [16] и И. В. Кулеминой [24] показано, что зараженность рыб паразитами зависит от возраста рыб. Степень зараженности рыб старших возрастных групп, по данным М. Н. Горбуновой, выше, чем молодых и средних (щука и плотва). Из практики прудового рыбоводства видно, что фурункулезом и краснухой чаще всего болеют половозрелые особи [20, 25, 51].

Одной из важных причин, характеризующих неодинаковую устойчивость рыб, находящихся на разных стадиях онтогенеза, к заразным болезням, следует считать степень развития иммунологической системы и ее функциональную активность.

Сведений по особенностям функционирования механизмов иммунитета у рыб в онтогенезе мало. Имеются 2 работы [25, 67] по изучению гемолитической активности сыворотки крови осетровых [25] и определению антимикробных и вирусолицидных свойств сыворотки крови акул [67]. По данным В. И. Лукьяненко [25], активность комплемента у молоди осетровых (в возрасте 1+) оказалась почти в 2 раза ниже, чем у половозрелых особей. Аналогичные результаты получены на акулах М. Сигелем с соавторами [67].

Однако из изложенного неизвестно, как меняются защитные свойства факторов иммунитета в процессе индивидуального развития рыб и каковы закономерности этих изменений. Учитывая это, мы сделали первые попытки по выяснению защитных свойств сыворотки крови у разных возрастных групп рыб — созревающие, взрослые и в старости. Материалом для исследования послужила сыворотка крови леща Рыбинского водохранилища, полученная от особей в возрасте 3+—15+. Защитные свойства сыворотки крови изучали по данным определения антимикробных свойств. Данными определений показано, что защитное свойство сыворотки крови этих рыб, выловленных в сентябре, зависит от их возрастных особенностей (табл. 7).

Таблица 7

Антимикробный эффект сыворотки крови у разных возрастных групп рыб, %

Возраст	n	$M \pm m$	v	$s^2$	s	t
3+	15	63 ± 9	0.52	1109	33	7
4+	17	71 ± 7	0.40	831	29	10
5+	18	72 ± 8	0.45	1076	33	9
6+	22	70 ± 7	0.44	934	30	11
7+	20	90 ± 3	0.13	153	12	3
8+	19	80 ± 6	0.33	712	27	13
9+	21	78 ± 5	0.30	547	23	15
10+	22	74 ± 8	0.39	826	29	9
11+	17	55 ± 7	0.53	859	29	8
12+	15	52 ± 8	0.63	1088	33	6
13+	12	49 ± 9	0.63	966	31	6
14+	9	43 ± 13	0.89	1497	38	3
15+	9	36 ± 11	0.92	1136	38	3

Примечание. t — достоверность средней арифметической.

В период становления взрослого организма у неполовозрелых особей, начиная с 3+ до 7+ включительно, бактериостатическая активность сыворотки постепенно нарастает. Несмотря на некоторое повышение средних арифметических антимикробного эффекта, различия между ними у этих возрастных групп рыб оказались недостоверными, за исключением таковых у лещей в возрасте 7+. Средняя бактериостатического эффекта данной возрастной группы рыб достоверно отличалась от аналогичных данных младших возрастных групп с уровнем значимости  $P=0.001$ .

У взрослых половозрелых лещей в возрасте 8+, 9+ и 10+ средние показатели бактериостатической активности сыворотки существенно не отличаются — соответственно составляют 80, 78 и 74%. Различия в средних величинах исследуемого признака оказались статистически недостоверными. Достоверная разница выявлена при сравнении средних значений этих возрастных групп со средними показателями антимикробной активности сыворотки от лещей в возрасте 3+ и 11+—15+ ( $P=0.01$ ). На последнем этапе онтогенеза активность подавляющего действия сыворотки крови на раз-

витие бактерий падает. У лещей на стадии взрослого организма средний уровень антимикробного эффекта сыворотки крови колеблется в пределах 73—80%, у рыб в возрасте 11+—15+ варьирует от 36 до 55%. Снижение средних показателей антимикробного свойства сыворотки крови у рыб, находящихся на последней стадии развития, в основном происходит за счет уменьшения числа особей с высокой активностью исследуемого признака и одновременного увеличения количества рыб, сыворотка которых развитие микробов не угнетала. Число рыб с антимикробным эффектом свыше 50% у рыб в возрасте 11+—15+ оказалось в 4 раза меньше, чем у лещей в возрасте от 3+ до 10+.

Таким образом, функциональная активность иммунологической системы у рыб зависит от возраста. Исходя из результатов анализов, можно считать, что различная степень устойчивости рыб к заразным болезням в онтогенезе обусловлена колебаниями активности механизмов иммунитета, вызванными изменением внутреннего состояния организма. Обнаруженные различия в защитных свойствах сыворотки крови, вероятно, обусловлены физиолого-биохимическим состоянием в онтогенезе.

## ИММУНИТЕТ И ВНЕШНЯЯ СРЕДА

Из практики животноводства, растениеводства и рыбоводства известно, что степень восприимчивости животных и растений к заразным болезням при разных условиях внешней среды колеблется довольно значительно. Это связано с тем, что болезнь есть результат взаимодействия 3 компонентов — хозяина, возбудителя болезни и внешней среды. Внешняя среда — мощный фактор, определяющий характер взаимоотношения между паразитом и хозяином. Под ее влиянием может повышаться или понижаться устойчивость макроорганизмов к возбудителям болезней. Кроме того, условия внешней среды могут оказать стимулирующее действие на вирулентные свойства паразитов.

Имеющиеся сведения по эпизоотологии массовых заболеваний у рыб, а также результаты экспериментальных исследований свидетельствуют о том, что резкие колебания условий внешней среды часто приводят к ослаблению, а затем и к потере устойчивости рыб к паразиту [10, 13, 44, 62, 63, 69]. Стрессовыми факторами считаются резкие изменения температуры, недостаток или избыток кислорода, промышленные и бытовые сточные воды, пестициды, наличие в воде сероводорода, аммиака, метана, а также продуктов обмена самих рыб, плотность популяции, обеспеченность кормами и т. д.

Вопрос о механизмах действия внешних факторов на иммунологическую реактивность изучен недостаточно. Имеющиеся данные связаны с исследованиями влияния температуры, питания и фенола на антителообразовательную и фагоцитарную функцию рыб [11, 13, 25, 38]. О характере действия других факторов среды на механизмы иммунитета сведений мало.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В статье изложены наиболее актуальные проблемы иммунологии рыб, представляющие существенное значение при решении ряда теоретических и практических вопросов рыбоводства. Значительное место уделено механизмам и факторам индивидуального, популяционного и видового иммунитета. На конкретных примерах показана роль индивидуальности в определении устойчивости рыб к паразитам. Впервые показано, что в основе индивидуальной устойчивости рыб кроме иммунологических лежат и неиммунологические факторы иммунитета. Установлено, что защитное свойство сыворотки рыб является тонким индикатором физиолого-биохимического состояния и степени общей устойчивости их организма к паразитам.

Значительная роль в определении индивидуальной устойчивости рыб к паразитам, видимо, принадлежит и неиммунологическим факторам,

в частности наследственно-балансированному полиморфизму крови рыб. На примере чернопятнистой болезни (постодиплостоматоза) леща показано, что степень зараженности рыб этими паразитами зависит от серологической разнокачественности эритроцитов. Данные этих исследований свидетельствуют, что показатель группы крови, вероятно, можно будет использовать в качестве «маркера» при определении устойчивости рыб к паразитам. Установленная разница в зараженности рыб паразитами в зависимости от их антигенных особенностей эритроцитов открывает новые пути в исследовании факторов иммунитета рыб к заразным болезням и имеет значение при выведении пород, устойчивых к тем или иным паразитам.

Функциональная активность иммунологической системы у рыб в течение года и в онтогенезе сильно колеблется. Изменение уровней активности иммунологической системы рыб в разные периоды года во многом зависит от факторов внутренней и внешней среды. В основе изменений активности механизмов иммунитета в течение года лежат физиолого-биохимические сдвиги, происходящие в организме рыб в связи с созреванием половых продуктов и зимовкой.

Результаты анализов по сезонной динамике антимикробного эффекта сыворотки крови и степени восприимчивости рыб к заразным болезням могут быть использованы как индикаторы состояния рыб при оценке степени устойчивости их к паразитам, а также при распознавании механизмов, приводящих к нарушению динамического равновесия между рыбами и паразитом. Представляется возможным оценить с помощью описанных тестов общепопуляционное состояние вида в водоеме и степень благоприятности существования в экосистеме данного типа при характерных для него межвидовых взаимоотношениях и прессе среды. Однако эти вопросы требуют дальнейшего всестороннего исследования с биохимической, генетической, паразитологической, физиологической и экологической точек зрения.

Таким образом, проблема иммунитета у рыб связана с решением вопроса динамики численности и продуктивности. Успешная разработка проблемы индивидуального, популяционного и видового иммунитета у рыб явится важным вкладом в дело рационального ведения рыбного хозяйства во внутренних водоемах.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю. П., Апекин В. С., Лиманский В. В. Основные принципы исследования внутри и межвидовой дифференциации у рыб серологическими методами. — Тр. АзЧерНИРО, 1964, вып. 22, с. 53—71.
2. Астахова Т. В., Алигаджиев А. А., Степанова Г. А. Изучение болезней рыб и паразитов Каспийского моря. — В кн.: Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М., 1972, с. 143—156.
3. Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., 1975. 209 с.
4. Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А. Болезни прудовых рыб. М., 1969. 335 с.
5. Билибин А. Ф., Хунданов Л. Л. Иммунобиологические аспекты носительства брюшнотифозных бактерий. — ЖМЭИ, 1974, № 11, с. 9—17.
6. Богданова Е. А. Об изменении паразитофауны карпа при добавлении в рацион фосфатидов. — Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 81, с. 83—88.
7. Бойд У. Основы иммунологии. М., 1971. 647 с.
8. Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Л., 1957. 509 с.
9. Вавилов Н. И. Избранные труды, т. IV. Проблемы иммунитета культурных растений. М.—Л., 1964. 461с.
10. Владимиров В. Л., Флеров Б. А. Восприимчивость к ихтиофтириозу у рыб после отравления фенолом и полихлорпинеом. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, № 25, с. 35—37.
11. Гончаров Г. Д. Иммунологическая реактивность у рыб. — Бюл. Ин-та биол. водохр., 1962, № 12, с. 53—56.
12. Гончаров Г. Д. Фагоцитоз карпа при бактериальном инфицировании. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 10 (13), с. 331—339.
13. Гончаров Г. Д., Микряков В. Р. Влияние малых концентраций фенола на антитело-

- образование у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Вопросы водной токсикологии. М., 1970, с. 171—175.
14. Гончаров Г. Д., Романенко В. И., Микряков В. Р. Изучение механизма иммунитета рыб при помощи С<sup>14</sup>. — ДАН СССР, 1966, т. 171, № 5, с. 1237—1239.
  15. Горбунова М. Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. — Учен. зап. ЛГУ, 1936, т. 7, № 3, с. 5—30.
  16. Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. — В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958, с. 9—55.
  17. Догель В. А., Пешков М. А., Гусева Н. В. Бактериальные заболевания рыб. М.—Л., 1939. 149 с.
  18. Изюмова Н. А. О биологии и специфичности *Dactylogirus chranilovi*, Vuchowsky, 1931. — Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 1969, т. 24, с. 128—134.
  19. Изюмова Н. А. О специфичности некоторых представителей рода *Dactylogirus* Diesing, 1950. — Паразитол., 1970, т. 4, № 5, с. 466—471.
  20. Канаев А. И. Ветеринарная санитария в рыбоводстве. М., 1973. 224 с.
  21. Кирпичников В. С., Факторович К. А. Генетические методы борьбы с болезнями рыб в СССР. — В кн.: Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М., 1972, с. 69—79.
  22. Кирсину А. И., Пищу Э. Р. О связи между половым циклом и белковой системой своротки крови некоторых пресноводных рыб. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., 1968, с. 49—53.
  23. Кияшко В. И. К методике исследования эритроцитарных антигенов леща (*Abramis brama* L.) с помощью гетерогемагглютининов. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, Л., 1973, № 17, с. 66—70.
  24. Кузелина И. В. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер. — В кн.: Эколого-паразитологические исследования на оз. Селигер. Л., 1969, с. 87—137.
  25. Лукьяненко В. И. Иммунология рыб. М., 1971. 364 с.
  26. Лукьяненко В. И., Сукачева Г. А. Особенности антигенолиза и фагоцитоза у четырех генотипов карпа. — Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб, М., 1974, с. 149—152.
  27. Ляйман Э. М. Болезни рыб. М., 1964. 349 с.
  28. Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб озер Карелии (Кончезеро). — Тр. Карельск. филиала АН СССР, Петрозаводск, 1961, вып. 30, с. 55—78.
  29. Мечников И. И. Невосприимчивость к инфекционным болезням. СПб, 1903. 487 с.
  30. Микряков В. Р. Иммунологическая реактивность при краснухе рыб. — Сб. работ Ленингр. ветерин. ин-та, 1964, вып. 26, с. 469—475.
  31. Микряков В. Р. Выживаемость карпов (*Cyprinus carpio* L.) после иммунизации. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, № 3, с. 38—40.
  32. Микряков В. Р., Бец Н. А. Полиморфизм эритроцитарных антигенов леща нерестовой популяции Каховского водохранилища. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, Л., 1974, № 24, с. 46—49.
  33. Микряков В. Р., Гончаров Г. Д., Романенко В. И. Использование гетеротрофной ассимиляции углекислоты для изучения бактериостатических свойств сыворотки рыб. — ДАН СССР, 1967, т. 177, № 5, с. 1216—1218.
  34. Микряков В. Р., Гончаров Г. Д., Романенко В. И. Изучение бактериостатических свойств сыворотки нормальных и иммунных рыб. — В кн.: Рыболовство и болезни рыб. М., 1969, с. 207—212.
  35. Микряков В. Р., Романенко В. И., Трофимова Л. В., Гончаров Г. Д. К изучению механизма иммунитета у рыб. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, вып. 28 (31), с. 264—285.
  36. Микряков В. Р., Зубкова Л. А., Степанова Г. А. О некоторых особенностях зараженности леща паразитами в период перероста. — Бюл. ВИЭВ, 1975, вып. 20, с. 40—45.
  37. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1965. 382 с.
  38. Пучков Н. В. О механизме фагоцитоза и влиянии некоторых факторов среды на фагоцитарную активность лейкоцитов в организме. — Успехи соврем. биол., 1957, т. 43, вып. 2, с. 165—180.
  39. Решетников Ю. С., Паранюшкина Л. П., Кияшко В. И. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови и жирности сигов. — Вопр. ихтиол., 1970, т. 10, вып. 6 (65), с. 1065—1078.
  40. Силкин Н. Ф., Микряков В. Р. Полиморфизм сывороточных белков крови леща Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, № 27, с. 40—43.
  41. Сиротинин Н. Н. Об эволюции инфекционного процесса. — Вестн. АМН СССР, 1955, № 2, с. 53—60.
  42. Сохин А. А. Систематизация факторов, обуславливающих связь восприимчивости к инфекционным болезням с антигенным полиморфизмом групп крови человека. — ЖМЭИ, 1975, № 4, с. 23—29.
  43. Тюрин П. В. Нормальные кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства. — Изв. ГосНИОРХ. Л., 1972, т. 71, с. 71—129.

44. Флеров Б. А., Микряков В. Р. Влияние пестицидов (хлорофоса и полихлорпинена) на устойчивость карпов к бактериальной форме краснухи. — Тез. докл. Всесоюз. совещ. по инфекц. патологии рыб и других водных животных, М., 1975, с. 21—23.
45. Чечина А. С. Влияние упитанности карпа на динамику его паразитофауны. — ДАН СССР, 1952, т. 86, № 1, с. 201—204.
46. Шатуновский М. И., Сорвачев К. Ф., Исаев Ф. А. Некоторые результаты электрофоретического исследования белков и липопротеидов сыворотки крови наваги и трески Белого моря. — Вестн. МГУ, биология, почвоведение, 1967, № 3, с. 3—11.
47. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972. 368 с.
48. Шульман С. С. Специфичность паразитов рыб. Л., 1958, с. 109—122.
49. Щербаков В. К. Генетические системы устойчивости растений. — В кн.: Генетические основы селекции растений на иммунитет. М., 1973, с. 11—65.
50. Щербина А. К. Краснуха или геморрагическая септицемия карпов и меры борьбы с ней. М., 1939. 117 с.
51. Щербина А. К. Болезни рыб. Киев, 1973. 392 с.
52. Эфроимсон В. П. Иммуногенетика. М., 1971. 312 с.
53. Duff D. C. B. The oral immunization of trout against *Bacterium salmonicida*. — J. Immunol., 1942, vol. 44, N 1, p. 87—94.
54. Elinger N. F. Selective breeding of trout for resistance to furunculosis. — N. Y. Fish. Game J., 1964, vol. 11, N 2, p. 78—90.
55. Flemming H. Untersuchungen über die Bluteiweiβ korper gesunger Bauchwassersucht-kranker Karpfen. — Z. Fischerei, N. F., 1958, Bd. 7, H. 1/2, s. 91—152.
56. Fujahara M. P., Hungate F. P. Seasonal distribution of *Chondrocyclus columnaris* infection in river fishes as determined by specific agglutinins. — J. Fish. Res. Board. Canada, 1972, vol. 29, N 2, p. 173—178.
57. Fujahara M. P., Olson P. A., Nakatani R. E. Some factors in susceptibility of juvenile rainbow trout and chinook salmon to *Chondrocyclus columnaris*. — J. Fish. Res. Board Canada, 1971, vol. 28, N 11, p. 1739—1743.
58. Fuller J. D., Scott D. B. C., Fraser R. Effects of catching techniques, captivity and reproductive cycle on plasma cortisol concentration in the powan (*Coregonus lavaretus*), a freshwater teleost from Loch lomond. — J. Endocrinol., 1974, vol. 63, N 2, p. 24—32.
59. Ipatov V. V. Dynamics of the Blood serum lipoprotein contents in Baltic cod. — Rapp. proc.-Verb. reun. Cons. internat. explor. mer., 1974, N 166, p. 20—21.
60. Krantz G. E., Reddecliff J. M., Heist C. E. Immune response of trout to *Aeromonas salmonicida*. Part 1. Development of agglutinating antibodies and protective immunity. — Progr. Fish-Culturist, 1964, vol. 26, N 1, p. 3—11.
61. Paterson W. D., Fryer J. L. Immune response of juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) to *Aeromonas salmonicida* cells administered intraperitoneally in Freund's complete adjuvants. — J. Fish. Res. Board Canada, 1974, vol. 31, N 11, p. 1749—1755.
62. Rasmussen C. J. Gros to fish caused by natural pollution of waters. — Bull. Office internat. epizooties, 1966, vol. 65, N 5—6, p. 657—662.
63. Reichenbach-Klinke H. Einfluss und Bedeutung aussere Faktoren für die Entstehung der infektiösen Bauchwassersucht der Fische mit besonderer Berücksichtigung des verdauungskanal. — Bull. vyzk. ustav rybar Vodnany, 1969, vol. 5, N 4, p. 30—36.
64. Schäperklaus W. *Chilodon cyprini* (M.) als Krakheiterreger bei Forelenbrut und seine Fischpathologische Bedeutung. — Allgem. Z. Parasitenkunde, 1935, Bd. 7, H 4, s. 447—465.
65. Schäperklaus W. Fisch-krankheiten. Berlin. 1954. 708 s.
66. Schreckenbach K. Aktive Immunisierung von fischen gegen *Vibrio anguillarum*. — Z. Binnenfisch. DDR, 1974, Bd. 21, H. 6, s. 167—172.
67. Sigel M. M., Russell W. J., Jensen J., Beasley R. Natural immunity in marine fishes. — Bull. Office internat. epizooties, 1968, vol. 69, N 9—10, p. 1340—1350.
68. Snieszko S. F. Disease resistant and susceptible populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Spec. Sci. Rept. Fish., 1957, vol. 208, p. 126—128.
69. Snieszko S. F. The effects of environmental stress on outbreaks of infectious diseases of fishes. — J. Fish. Biol., 1974, vol. 6, N 2, p. 197—208.
70. Trygve G., Dag A. Selection experiments with salmon. 1. Differences in resistance to vibrio disease of salmon parr, *Salmo salar*. — Aquaculture, 1974, vol. 3, N 1, p. 51—59.
71. Valtonen T. Seasonal and sex-bound variation in the carbohydrate metabolism of the liver of the whitfish. — Comp. Biochem. a. Physiol., 1974, vol. 47, N 2, p. 713—727.
72. Vogel F., Krüger S. Statistische Beziehungen zwischen den ABO-Blutgruppen und Krankheiten, mit Ausnahme der Infektionskrankheiten. — Blut, 1968, Bd. 16, H. 6, s. 351—376.
73. Wolf K. E. Development of disease resistant strains of fish. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1954, vol. 83, p. 342—349.
74. Wolf K. E., Quimby M. C., Carlson C. P., Bullock G. L. Infectious pancreatic necrosis: selection of virusfree stock from a population of carrier trout. — J. Fish. Res. Board Canada, 1968, vol. 25, N 2, p. 383—391.

## К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМАХ ДЕЙСТВИЯ НЕКОТОРЫХ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ У ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

### ВВЕДЕНИЕ

Физиологическим механизмам действия токсических веществ у водных животных уделяется все большее внимание. Однако исследования в этой области водной токсикологии значительно отстают от изучения токсичности различных соединений в острых и хронических экспериментах. Это объясняется, в первую очередь, недостаточной степенью развития нормальной физиологии водных животных, представляющих интерес для токсиколога, а также методическими затруднениями, неизбежно возникающими при исследовании большого числа видов, относящихся к различным таксономическим группам и отличающихся крайним разнообразием морфо-физиологических характеристик.

Цель настоящей работы — показать на основании собственных и литературных данных влияние некоторых широко распространенных токсических веществ на физиологические функции водных животных, механизмы их токсического действия.

### ХЛОРОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ

Это большая группа соединений, различающихся по составу и строению: гексахлорциклогексан, хлорированные терпены, циклодиеновые соединения, хлорированные бифенилы. Длительное время широко применялись различные препараты дихлордифенилтрихлорэтана (ДДТ). Из-за персистентных и кумулятивных свойств метаболиты ДДТ до сих пор продолжают сохраняться и циркулировать во внешней среде, несмотря на наложение в последнее время запрета на использование ДДТ. Количественные данные о накоплении ДДТ и его метаболитов в тканях различных водных животных сообщаются во многих работах [2, 29, 50, и др.].

Содержащие ДДТ организмы необязательно обречены на гибель, но последствия кумуляции этого препарата не всегда безобидны [19, 20]. Так, высокое содержание ДДТ и продуктов его распада в организме производителей форели явилось причиной повышенной смертности инкубированной икры и молоди [25]. Мальки форели оказывались нежизнеспособными, если самкам с момента наступления половозрелости еженедельно добавляли в корм по 6 мг/кг ДДТ [18].

Наряду с этим содержание ДДТ в организме водных животных в некоторых случаях может служить показателем резистентности к инсектицидам. Исследовалась [30] резистентность к ДДТ, альдрину и токсафену гамбузий, выловленных в водоемах районов, интенсивно обрабатываемых инсектицидами, — ДДТ и токсафеном. Гамбузии, содержащие в мышечной



ткани наибольшее количество (до 60 мг/кг) ДДТ и его метаболитов, оказались наиболее устойчивыми к инсектицидам. Аналогичные результаты получены на популяциях ракообразных — *Procambarus akutus* [16].

Выяснение причин чувствительности и резистентности к ДДТ популяций гамбузий в опытах *in vivo* и *in vitro* показало, что мембраны клеток мозга резистентных рыб содержали  $^{14}\text{C}$ -ДДТ в 1.2 раза больше, чем таковые чувствительных. В митохондриях и в тяжелой фракции микросом, наоборот, большее количество инсектицида было у чувствительных рыб. Следовательно, у резистентных особой клеточные мембраны в большей степени препятствовали поступлению инсектицида в клетку, чем у чувствительных [49].

При действии на рыб (*Channa functatus*) ДДТ в сублетальных концентрациях наблюдалось повышение потребления кислорода тканью мозга [47].

ДДТ в низких концентрациях (0.005—0.01 мг/л) стимулировал сердцебиение у креветки (*Caridina pristis*), а при высоких (1.25—2.50 мг/л) после короткого первоначального периода возбуждения — угнетал, вплоть до полной остановки [23]. Токсикант незначительно увеличивал негативный пост-потенциал нерва краба, понижал выход  $\text{K}^+$  и скорость проницаемости  $\text{Na}^+$  седалищного нерва жабы (*Xenopus*) [17]. ДДТ не оказывал влияния на проведение импульса по нерву лягушки и кальмара [44—46].

В настоящее время в качестве инсектицида широко применяется гексахлоран, механизмы действия которого у водных животных практически не изучались.

Нами исследовалось действие изомера гексахлорана (линдан) на проведение возбуждения в периферической (седалищный нерв лягушки, обонятельный нерв щуки) и центральной нервной системе (синаптическая передача в обонятельной луковице щуки и в нервно-мышечном соединении рыб). Токсикант не вызывал заметных нарушений в проведении импульсов по аксону, удлинял возбуждающий постсинаптический потенциал в обонятельной луковице рыб, изменял знак этого потенциала на противоположный, увеличивал частоту спонтанных миниатюрных потенциалов в нервно-мышечном синапсе. Линдан (1—10 мг/л) не оказывал существенного влияния на активное поглощение жабрами пресноводных рыб  $\text{Na}^+$ , но подавлял этот процесс у ракообразных.

Хлорорганический инсектицид — альдрин вызывал заметные изменения в водном обмене легочного брюхоногого моллюска (*Blomphalaria glabrata*). Пропорционально возрастанию концентрации альдрина увеличивалось содержание воды в гемолимфе животного [21]. У карпа (*Cyprinus carpio*) токсикант понижал поглощение жабрами ионов  $\text{Na}^+$  [41].

Дильдрий в концентрации 0.05—1.25 мг/л стимулировал сердцебиение креветки (*Caridina pristis*), 2.5 мг/л — подавлял его [23].

Полихлорпинен в концентрации 12.7 мг/л вызывал глубокие изменения в функциональной активности гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы гуппи. Однако эти изменения неспецифичны, носят общий характер, свойственный реакциям и на другие стрессорные воздействия [9].

В последнее время появились работы, свидетельствующие о том, что основным механизмом действия хлорорганических соединений у водных животных является угнетение активности аденозинтрифосфатазы (АТФ-азы).

Хлорорганические пестициды из циклодиеновой группы проявляли эффект торможения на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азную активность *in vitro* в гомогенатах тканей ушастого окуня [24]. Аналогично изменялась активность АТФ-азы почек и жабер *Salmo gairdneri* под влиянием ДДТ, дикофола и эндосульфана [26].

Новые стойкие токсические соединения — полихлорированные бифенилы (ПХБ)<sup>1</sup> — вызывают нарушение осморегуляции у морских рыб благо-

<sup>1</sup> ПХБ — химически инертные соединения, не реагируют с кислотами и щелочами, чрезвычайно теплоустойчивы. Применяются в качестве изоляционных материалов в электротехнической промышленности, как средства защиты древесных и металлических изделий, а также в качестве составной части строительных материалов.

даря подавлению активности  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азы [42]. Обнаружено, что  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-аза,  $\text{Mg}^{2+}$ -АТФ-аза наиболее заметно угнетаются при средних уровнях ПХБ, чем при высоких и низких [37].

ДДТ *in vitro* тормозит  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азную активность у угря. При этом нарушается осморегуляция в тонком кишечнике рыб, предварительно адаптированных к морской воде [35]. У морских рыб ДДТ *in vitro* угнетает  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азную активность в жабрах и слизистой тонкого кишечника [36], *in vivo* — активность  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азы и  $\text{Mg}^{2+}$ -АТФ-азы в жабрах *Salmo gairdneri*, адаптированного как к морской, так и к пресной воде. У рыб в морской воде активность жаберной  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азы уменьшалась, а концентрация  $\text{Na}^+$  в сыворотке крови увеличивалась. В пресной воде ферментативная активность угнетается заметно, однако концентрация  $\text{Na}^+$  снижается незначительно [39]. У карасей (*Carassius auratus*), находившихся в условиях хронического воздействия ДДТ, в пресной воде наблюдалось значительное, но непостоянное уменьшение осмотической концентрации и содержания  $\text{Na}^+$ , а также увеличение концентрации  $\text{K}^+$  в плазме крови [48].

Таким образом, хлорорганические соединения ингибируют  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азную активность в эпителии жабер как у морских, так и у пресноводных рыб. Подавление функции  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азы приводит к уменьшению экскреции  $\text{Na}^+$  через жаберный эпителий у рыб, акклиматизированных к морской воде, и не оказывает существенного влияния на поглощение  $\text{Na}^+$  из среды у пресноводных рыб.

Хлорорганические пестициды оказывают угнетающее действие на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азную активность нервной ткани. Так, под влиянием ДДТ, дикофола, эндосульфана, полихлоркамфена *in vitro* тормозилась активность  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азы и  $\text{Mg}^{2+}$ -АТФ-азы в тяжелых микросомальных фракциях мозга *Ictalurus punctatus* [27] и *Salmo gairdneri* [26]. ДДТ ингибировал различные ферментативные реакции в нерве *Homarus americanus*, использующие АТФ-азу в качестве субстрата [28]. Отмечена корреляция между степенью подавления АТФ-азы при действии ДДТ и вызванными этим токсикантом электрофизиологическими изменениями в нерве ходильной ноги омара (*Homarus americanus*) [40].

В целом из приведенных результатов следует, что угнетение активности  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азы — надежный показатель действия хлорорганических соединений.

## ФОСФОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ

За последние годы в качестве пестицидов используются различные фосфорорганические соединения, способные заменить ДДТ и другие персистентные хлорорганические инсектициды. Большое преимущество фосфорорганических пестицидов по сравнению с хлорорганическими — их нестойкость. Они быстро разлагаются с образованием нетоксичных продуктов, что предотвращает накопление ядовитых веществ в почве, в воде, в растениях и в гидробионтах. Эту группу соединений в основном составляют производные ортофосфорной, пирофосфорной и фосфоновой кислот.

Фосфорорганические соединения высокотоксичны для большинства водных животных.

В ряде работ рассматриваются патоморфологические изменения органов рыб при действии фосфорорганических пестицидов. Трихлорметафос-3, фосфамид, метилнитрофос вызывают у карпа нарушения в печени, в жабрах, в головном мозге и в почках. В печени обнаружены гидропическая дистрофия и некробиоз клеток, в жабрах — токсический отек, дистрофия и некробиоз респираторного эпителия, в головном мозге — сморщивание и лизис нейронов продолговатого мозга и ядер таламуса, в почке и селезенке — увеличение количества ретикулогистиоцитов и повышение содержания гемосидерина [4, 10].

При отравлении карася хлорофосом (0.5%-й раствор) наблюдается утолщение и серозный отек жаберных лепестков, набухание респираторного эпителия, а в отдельных участках — оголение и некроз лепестков жабер [5]. Хлорофос в летальных концентрациях вызывает у форели отек и полнокровие головного мозга, очаговые кровоизлияния и дистрофические изменения в нервных клетках, в печени, в почках, в сердце, в жабрах, в кишечнике [6].

Из изложенного видно, что при отравлении фосфорорганическими пестицидами у рыб развиваются однотипные патоморфологические изменения, отличающиеся по степени выраженности в зависимости от препарата и его концентрации.

Нами исследовалось влияние хлорофоса (275 мг/л —  $LC_{50}$ ) на связывание жабрами карася витальных красителей — нейтрального и фенолового красного. По сорбционной способности можно судить о функциональных изменениях или нарушениях в клетках. В первые часы опыта при проявлении симптомов отравления (повышенная чувствительность, пониженная реакция на раздражение) сорбция красителей (основного и кислотного) неидентична. Кроме того, нейтральный красный связывается в количествах меньших контрольного уровня. Это свидетельствует об отсутствии субстанционных изменений белков протоплазмы, вызывающих паранекротические явления в клетках. Сорбция красителей возрастает лишь при нарушении рефлекса равновесия. Вероятно, первоначально хлорофос оказывает влияние на метаболические процессы, которые впоследствии приводят к паранекротическим изменениям в жабрах.

Отравление фосфорорганическими пестицидами сопровождается изменением активности ряда ферментов. Фосфамид (10—25 мг/л) значительно снижает активность инвертазы кишечника у сома (*Clarias batrachus*) [32]. Диптерекс и ДДВФ изменяют трансаминазную активность сыворотки крови карпа [43]. У тубифицид наблюдается понижение активности сукцинат-дегидрогеназы при увеличении концентрации пестицидов — метафоса, диптерекса, рогора [4].

Нами изучалось влияние хлорофоса у рыб на потенциал покоя клеток жаберного эпителия и на водно-солевой обмен, у ракообразных (*Asellus aquaticus*, *Astacus leptodactylus*, *Mesidotea entomon*) — на потенциал покоя клеток жаберного эпителия, на осмотическую регуляцию, на деятельность сердца и дыхательной мускулатуры, у пиявок — на центральную нервную систему, на нервно-мышечный препарат, на рецептивные зоны поверхности тела и на осморегуляцию. Моллюски (*Limnae stagnalis*) служили объектом для исследования функции центральной нервной системы.

Токсикант в летальной концентрации (500 мг/л) не вызывает изменения потенциала покоя клеток жаберного эпителия у *Mesidotea entomon* и *Carassius carassius*. Он не влияет на осмотическую концентрацию крови как у рыб, так и у ракообразных. Поглощение натрия из наружной среды и его выход из организма рыб сохраняются на нормальном уровне. Исследование переноса натрия через кожу лягушки также показало, что хлорофос не влияет на этот процесс. У равноногих раков (водяной ослик, морской таракан) наблюдается незначительная утечка натрия в наружную среду по сравнению с контролем.

Хлорофос в пороговой летальной концентрации (5 мг/л) вызывает прекращение работы дыхательной мускулатуры у речного рака. Через 10—30 мин. после его введения наблюдается полная потеря двигательной активности. Вызываемые хлорофосом нарушения необратимы. При инъекции в гемолимфу хлорофоса в летальных концентрациях деятельность сердца не нарушается.

Токсикант (50 мг/л) уменьшает частоту спонтанной активности нейронов в ганглиях прудовика и искажает форму потенциала действия, проявляющуюся в увеличении длительности потенциала и в постепенном исчезновении его негативной части. Хлорофос также уменьшает частоту спонтанных возбуждающих постсинаптических потенциалов и постепенно приводит

к блоку синаптической передачи. Водно-солевой обмен у прудовика нарушается при минимальной летальной концентрации — 1 мг/л.

При изучении действия хлорофоса на пиявок выяснилось, что токсикант не оказывает влияния на проведение возбуждения в брюшной нервной цепочке, но подавляет активность нервно-мышечного препарата и рецептивных зон поверхности тела. Летальные концентрации хлорофоса вызывают нарушения осморегуляции, носящее фазный характер.

В целом наблюдаемые нами повреждающие эффекты у водных животных при действии хлорофоса объясняются его антихолинэстеразными свойствами, так как подобные результаты получены в опытах с эзеринем — специфическим ингибитором холинэстераз.

Фосфорорганические соединения инактивируют ацетилхолинэстеразу и холинэстеразу, вступая с ними в химическое взаимодействие. Восстановление ферментативной активности происходит крайне медленно.

Ацетилхолинэстераза мозга форели ингибируется дихлорфосом, параксаноном и малатионом [34]. При отравлении карпа диптерексом, ДДВФ активность холинэстеразы значительно уменьшается [43]. У рыб (*Note-migonus chrysoleucas*, *Lepomis cyanellus*, *L. macrochirus*) паратион (0.2 мг/л) снижает активность ацетилхолинэстеразы мозга соответственно на 59, 84 и 80% от контроля [33]. Фосфорорганические соединения (паратион, гутион) угнетают ацетилхолинэстеразу у четырех видов морских рыб и у розовой креветки [22].

Кроме инактивации холинэстеразы, фосфорорганические соединения могут действовать непосредственно на холинорецепторы. Диизопропилфторфосфат подавляет ионную проводимость холинэргического рецептора портняжной мышцы лягушки [38].

Таким образом, на основании литературных и собственных экспериментальных данных можно считать, что в патогенезе отравления водных животных фосфорорганическими соединениями ведущим является процесс угнетения ацетилхолинэстеразы.

## ФЕНОЛЫ

Некоторые производные фенолов (динитроортокрезол, пентахлорфенол и его соли, питрофен, каратан, акрекс, акрицид и др.) — универсальные пестициды, оказывающие токсическое действие на насекомых, на возбудителей заболеваний, на сорняки.

В нескольких обобщающих работах приведены сведения о действии фенольных соединений на физиологические функции водных животных [7, 15, 31]. Ниже приводятся наши данные по механизму действия фенола на низших позвоночных и на беспозвоночных.

Исследовалось влияние на проводимость возбуждения в периферической нервной системе (седалищный нерв лягушки, обонятельный нерв окуня и щуки), в центральной нервной системе (синаптическая передача в обонятельной луковице окуня, щуки) и в нервно-мышечном соединении (карп, карась, лягушка). Фенол в концентрации, токсичной для всего организма, не оказывает влияния на проведение нервного импульса по аксону. Уменьшение потенциала действия наблюдалось для рыб лишь при концентрации  $1 \cdot 10^3$  мг/л, для лягушки —  $6 \cdot 10^3$  мг/л. На синаптическую передачу в центральной нервной системе фенол практически не действует. Как на рыбе, так и на лягушке показано, что токсикант в сравнительно низкой концентрации (50 мг/л) увеличивает частоту миниатюрных потенциалов концевой пластинки. При этом ацетилхолиновый потенциал, вызванный ионофоретическим введением ацетилхолина, не изменяется. Это свидетельствует о непосредственном влиянии фенола на механизм выделения квантов медиатора нервного возбуждения (ацетилхолин) в мионевральном соединении.

Изучался активный транспорт  $\text{Na}^+$  при действии фенола. Показано, что токсикант подавляет его перенос через кожу лягушки. У карпов и кара-

сей обратимое угнетение активного поглощения  $\text{Na}^+$  из воды отмечается уже при пороговых концентрациях. Действие фенола на активный транспорт  $\text{Na}^+$  аналогично действию динитрофенолу. При фенольной интоксикации проницаемость эпителия жабер для  $\text{Na}^+$  не изменяется.

На беспозвоночных исследовалось влияние фенола на проведение возбуждения в центральной нервной системе и активный транспорт  $\text{Na}^+$  в жабрах и кожных покровах.

Показано, что блок проведения возбуждения в освобожденном от оболочки ганглии пиявки (*Hirudo medicinalis*) происходит при значительно более слабых воздействиях (5 мг/л), чем в коннективе (50 мг/л). Соединительнотканная оболочка брюшной нервной цепочки является практически непреодолимым барьером для фенола, обратимый блок проведения в ней наступает лишь при 2—3 г/л, необратимое нарушение — при 5 г/л.

Фенол в сублетальных концентрациях, так же как и в опытах с рыбой, подавлял активный транспорт  $\text{Na}^+$  через покровы тела моллюсков (анадонта, дрейссена), речного рака уже в сублетальных концентрациях и не оказывал влияния на проницаемость его через покровы тела.

Нарушение активного поглощения  $\text{Na}^+$ , лежащего в основе поддержания осмотического гомеостаза внутренней среды водных животных, связано, вероятно, как и в случае действия динитрофенола, с блокированием переноса энергии от мест сопряжения к системам активного транспорта ионов. Разобщающее действие фенола было продемонстрировано на митохондриях печени крысы [11]. Предполагается, что механизм ингибирующего действия слабых фенолов заключается в торможении переноса электронов в дыхательной цепи между НАД $\cdot$ H $_2$ -дегидрогеназа и цитохромом В.

В целом приведенные результаты свидетельствуют о том, что токсикант, действуя как разобщитель окислительного фосфорилирования, у всех исследованных организмов угнетает активный транспорт  $\text{Na}^+$  и другие процессы, связанные с использованием энергии макроэргических соединений. У низших позвоночных в результате этого нарушается передача возбуждения в мионевральном синапсе.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в водной токсикологии доминирует биологический подход [12—14] к определению токсичности вредных веществ, основывающийся на оценке устойчивости по наиболее существенным показателям жизнедеятельности организмов. Эти показатели, учитывающие выживаемость, рост и способность к размножению (количество и жизнеспособность потомства) чувствительных организмов, явились основополагающими при составлении инструкции «Методические указания по установлению предельно допустимых концентраций вредных веществ в воде рыбохозяйственных водоемов».

Однако биологический подход, используемый для нормирования токсических веществ, из-за необходимости длительных наблюдений применим в полной мере только для гидробионтов с коротким жизненным циклом развития.

Физиологический критерий [7, 8] представляется еще менее универсальным, поскольку в настоящее время он распространяется лишь на рыб, которых нельзя рассматривать как животных, наиболее чувствительных к токсическому воздействию. Кроме того, он относится к отдельным особям или группам, что с биологической и рыбохозяйственной точек зрения недостаточно. Здесь важны экологически значимые последствия, которые выявляются при изучении действия вредных веществ на уровне популяции, биоценозов. Положение санитарных гигиенистов о том, что знание механизмов действия токсикантов на организм является существенным для разработки научных основ нормирования вредных веществ, в частности в водной токсикологии [7], совершенно справедливо.

Биологический подход в водной токсикологии предполагает, по терминологии Н. С. Строганова, исследование «механизмов реагирования», т. е. ответа организма на физико-химические изменения, произведенные токсикантом («механизм действия») [14]. Однако механизму действия не придается достаточного значения. Вместе с тем действие токсических веществ на организм основано на вмешательстве их в биохимические процессы, обеспечивающие функции определенных органов и систем и поэтому неотделимо от ответных реакций. Это влияние обусловлено самой природой токсикантов и происходит благодаря их средству с естественными метаболитами.

Выяснение наиболее чувствительной (ранимой) функции — «мишени» — крайне важно, так как она определяет все дальнейшее развитие патологического процесса, который при достаточной силе первоначального воздействия приводит организм к гибели. Исследование первичных механизмов действия необходимо и потому, что именно здесь проявляется специфичность эффектов, без выяснения которых невозможны классификация и диагностика отравлений. Например, цианиды подавляют клеточное дыхание, блокируя цитохромоксидазу, — железосодержащий дыхательный фермент. Соединения мышьяка блокируют сульфгидрильные группы ферментов. Льюизит образует комплексы с тиоловыми группами ферментов. Раскрытие этого механизма позволило предложить в качестве антидотов для соединений мышьяка дитиолы, которые, связывая мышьяк, защищают SH-группы [3].

Знание механизмов действия и применение адекватных методов исследования позволяют в кратковременном эксперименте (экспресс-методе) определить степень токсичности вредных агентов. Это особенно важно при исследовании видов с продолжительным жизненным циклом, а также животных, содержание которых затруднено в лабораторных условиях. Приведенные материалы, как нам представляется, в достаточной степени иллюстрируют эти положения.

Исследование механизмов действия токсических веществ должно проводиться на всех уровнях организации живой системы. Вполне естественно, что физиолог имеет дело с субклеточным, клеточным, тканевым, организменным уровнями и, как правило, не затрагивает популяцию, сообщества и их системы.

Без знаний механизма действия ядовитых соединений невозможно решить чрезвычайно важную для токсикологии проблему приспособления к токсическим веществам, включающую как изучение регуляторных систем организма, так и механизмов приспособления вида, популяции и сообщества в целом.

В наши дни одними из наиболее распространенных токсических соединений в воде водоемов становятся пестициды. Учитывая, что современное сельское хозяйство не может полностью отказаться от их применения, актуальной задачей становится производство препаратов, избирательно действующих на вредителей сельскохозяйственных культур и малоопасных для человека, теплокровных животных, полезных насекомых и гидробионтов. Решать ее можно лишь при наличии знаний о механизмах действия пестицидов у этих организмов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Воронкин А. С., Лошаков Ю. Т. Токсическое воздействие пестицидов на тубифициды. — В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Вып. 5. Рига, 1973, с. 169—178.
2. Врочинский К. К. О накоплении пестицидов в гидробионтах. — Гидробиол. ж., 1970, т. 6, № 4, с. 126—131.
3. Голиков С. Н. Патологическая физиология экстремальных состояний при экзогенных интоксикациях. — В кн.: Патологическая физиология экстремальных состояний. М., 1973, с. 267—289.
4. Грищенко Л. И. Клинические признаки и патоморфологические изменения при экспериментальном отравлении карпов пестицидами. — В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Вып. 3, Рига, 1972, с. 25—33.

5. Дзасохова Н. Г. Влияние хлорофоса на организм карпов. — Ветеринария, 1968, № 1, с. 12—13.
6. Кокуричева М. П. К вопросу о механизме действия летальных концентраций хлорофоса. — В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Вып. 5. Рига, 1973, с. 162—168.
7. Лукьяненко В. И. Токсикология рыб. М., 1967. 215 с.
8. Лукьяненко В. И. Физиологический критерий и методы определения токсичности в ихтиотоксикологии. — В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Вып. 4. Рига, 1973, с. 9—29.
9. Матей В. Е. Функциональное состояние гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы гупии *Lebistes reticulatus* Peters при остром отравлении полихлорпиненом. — Вопр. ихтиол., 1975, т. 15, вып. 1 (90), с. 151—157.
10. Метелев В. В., Грищенко Л. И. Токсикология, клиника, патогенез и диагностика отравления рыб пестицидами из группы ФОС/ТХМ-3, фосфомид, МНФ и производными карбоминовой кислоты (севин). — В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Вып. 1. Рига, 1970, с. 36—38.
11. Ратникова Л. А., Ягужинский Л. С. О механизме торможения дыхания митохондрий разобщителями ряда фенолов. — В кн.: Митохондрии. Молекулярные механизмы ферментативных реакций. М., 1972, с. 77—81.
12. Строганов Н. С. Химизация и вопросы водной токсикологии. — Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 12, с. 1737—1753.
13. Строганов Н. С. Биологический критерий токсичности в водной токсикологии. — В кн.: Критерий токсичности и принципы методик по водной токсикологии. М., 1971, с. 14—26.
14. Строганов Н. С. Введение. — В кн.: Оловоорганические соединения и жизненные процессы гидробионтов. М., 1975, с. 5—15.
15. Флеров Б. А. Экспериментальное исследование фенольного отравления у рыб. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, вып. 24, № 27, с. 5—38.
16. Albaugh D. W. Insecticide tolerances of two crayfish populations (*Procambarus acutus*) in Southcentral Texas. — Bull. Environ. Contam. and Toxicol., 1972, vol. 8, N 6, p. 333—338.
17. Arhem P., Frankenhaenser B. DDT and related substances: effects on permeability properties of myelinated Xenopus nerve fibre potential clamp analysis. — Acta physiol. Scand., 1974, vol. 91, N 4, p. 502—511.
18. Burdick G. E. et al. Effect of rate and duration of feeding DDT on the reproduction of salmoned fishes reared and held under controlled conditions. — N. Y. Fish Game J., 1972, vol. 19, N 2, p. 97—115.
19. Butler Ph. A. Commercial fishery investigations. — In: Pesticide—wildlife studies (a revue of fish and wildlife service investigations). Washington, 1963. 142 p.
20. Butler Ph. A. Fixation of DDT in estuaries. — Trans. 31-st N. Amer. Wildlife and natur. Res. Conf. Pittsburg, 1966, Washington, 1966. 201 p.
21. Cocks J. A. The effects of aldrin on water balance in the freshwater pulmonate gastropod (*Biomphalaria glabrata*). Environ. Pollut., 1973, vol. 5, N 2, p. 149—151.
22. Coppage D. L., Matthews E. Short-term effects of organophosphate pesticides on cholinesterases of estuarine fishes and pink shrimp. — Bull. Environ. Contam. a. Toxicol., 1974, vol. 11, N 5, p. 483—488.
23. Costa H. H. Effects of some common insecticides and other environmental factors on the heart beat of *Caridina pristin*. — Hydrobiol., 1970, vol. 35, N 3—4, p. 469—480.
24. Cutkomp L. K., Yap H. H., Cheng E. Y., Koch R. B. ATP-ase activity in fish tissue homogenates and inhibitory effects of DDT and related compounds. — Chem. Biol. Interact., 1971, vol. 3, N 6, p. 439—447.
25. Dacre J. C., Scott D. Possible DDT mortality in young rainbow trout. — N. Z. J. Marine a. Freshwater Res., 1971, vol. 5, N 1, p. 58—65.
26. Davis P. W., Wedemeyer G. A. Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-activated — ATP-ase inhibition in rainbow trout—a site for organochlorine pesticide toxicity. — Compt. Biochem. a. Physiol., 1971, Bd. 40, N 3, p. 823—827.
27. Desai D., Koch R. B. Toxaphene inhibition of ATP-ase activity in catfish, *Ictalurus punctatus*, tissues. — Bull. Environ. Contam. a. Toxicol., 1975, vol. 13, N 2, p. 238—244.
28. Doherty J. D., Matsumura F. DDT effects on certain ATP-related systems in the peripheral nervous system of the lobster *Homarus americanus*. — Pestic. Biochem. a. Physiol., 1975, vol. 5, N 3, p. 242—252.
29. Dorrow D. C., Addison R. F. The metabolic clearance of <sup>14</sup>C-p, p<sup>1</sup>-DDT from plasma and its distribution in the thorny skata, *Raja radiata*. — Environ. Physiol. a. Biochem., 1973, vol. 3, N 4, p. 196—203.
30. Dziuk L. J., Plapp F. W. Insecticide resistance in mosquitofish from Texas. — Bull. Environ. Contam. a. Toxicol., 1973, vol. 9, N 1, p. 15—19.
31. European Inland Fisheries Advisory Commission Food and Agriculture Organization of the United Nations. — Report Monohydric Phenols and Inland Fish., 1972, vol. 15, p. 12—15.

32. Ghosh A., Konar S. K. Effects of phosphamidon on the activity of the digestive enzyme invertase, in the catfish *Clarias batrachus* (Linnaeus). — J. Inland Fish. Soc. India Barrackpore, 1973, vol. 5, p. 129—130.
33. Gibson J. R., Ludke J. L. Effect of SKF-525A on brain acetylcholinesterase inhibition by parathion in fishes. — Bull. Environ. Contam. a. Toxicol., 1973, vol. 9, N 3, p. 140—142.
34. Hogan J. W. Brain acetylcholinesterase from cutthroat trout. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1971, vol. 100, N 4, p. 672—675.
35. Janicki R. H., Kinter W. B. DDT-Disrupted osmoregulatory events in the intestine of the eel *Anguilla restrata* adapted to Seawater. — Science (Washington), 1971a, vol. 173, N 4002, p. 1146—1148.
36. Janicki R. H., Kinter W. B. DDT inhibits Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>-ATP-ase in the intestinal mucosae and gills of marine teleosts. — Nature (New Biol.), 1971b, vol. 233, N 39, p. 148—149.
37. Koch R. B., Desai D., Jap H. H., Cutkomp L. K. Polychlorinated biphenyls effect of long-term exposure on ATP-ase activity in fish, *Pimephales promelas*. — Bull. Environ. Contam. a. Toxicol., 1972, vol. 7, N 2/3, p. 87—92.
38. Kuba K., Alduquerque B. X., Barnard E. A. Diisopropylfluorophosphate: suppression of ionic conductance of the cholinergic receptor. — Science, 1973, vol. 181, N 4102, p. 853—856.
39. Leadem T. P., Campbell R. D., Johnson D. W. Osmoregulatory responses to DDT and varying salinities in *Salmo gairdneri*. 1. Gill. Na-K-ATP-ase. — Compt. Biochem. a. Physiol., 1974, vol. 49, N 1A, p. 197—205.
40. Matsumura F., Narahashi T. ATP-ase inhibition and electrophysiological change caused by DDT and related neuroactive agents in lobster nerke. — Biochem. Pharmacol., 1971, vol. 20, № 4, p. 825—837.
41. Mc Bride R. K., Richard B. D. The effects of some herbicides and pesticides on sodium uptake by isolated perfused gills from the carp *Cyprinus carpio*. — Compt. Biochem. a. Physiol., 1975, vol. 51, N 1, p. 105—109.
42. Merckens L. S., Kinter W. B. Acute toxicity of a mixture of polychlorinated biphenyls (Aroclor 1221) and DDT in a marine teleosts (*Findulus heteroclitus*) and effect on serum osmolality, Na<sup>+</sup>, a. K<sup>+</sup> — Bull. Materials Desert. Isl. Biol. Lab., 1971, vol. 11, p. 64—68.
43. Sakaguchi H. On the effect of agricultural chemicals upon fish. 1. Changes of chemical components in Serum and liver of carp exposed to organophosphate compounds. — Bull. Japan. Soc. Scient. Fish., 1972, vol. 38, N 6, p. 555—560.
44. Shanes A. M. Electrical phenomena in nerve. I. Squid giant axon. — J. Gen. Physiol., 1949a, vol. 33, p. 57—73.
45. Shanes A. M. Electrical phenomena in nerve. II. Crab nerve. — J. Gen. Physiol., 1949b, vol. 33, p. 75—102.
46. Shanes A. M. Electrical phenomena in nerve. III. Frog sciatic nerve. — J. Cellular a. Compar. Physiol., 1951, vol. 38, p. 17—40.
47. Vaqub J. M., Faiqa H. Effect of temperature and sublethal DDT treatment on the brain tissue oxygen consumption of *Channa punctatus*. — Pakistan, J. Sci. Res., 1972, vol., 23, N 1—2, p. 81—88.
48. Weisbert M., Feiner D. Sublethal effect of DDT on osmotic and ionic regulation by the goldfish *Carassius auratus*. — Canad. J. Zool., 1974, vol. 52, N 6, p. 739—744.
49. Wells M. R., Varbrough J. D. Retention of <sup>14</sup>C-DDT in cellular fractions of vertebrate insecticide-resistant and susceptible fish. — Toxicol. a. Appl. Pharmacol., 1972, vol. 22, N 3, p. 409—414.
50. Woodwell G. M. Toxic substances and ecological cycles. — Scient. Amer., 1967, vol. 216, N 3, p. 203—209.



## ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИОННОГО РЫБОЛОВСТВА НА ЗАПАСЫ И КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ОБЛАВЛИВАЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

В условиях непрерывного технического прогресса и роста численности городского населения рекреационное рыболовство приобретает все большее значение на многих внутренних водоемах нашей страны. В некоторых из них уловы любителей в настоящее время не только соизмеримы, но даже превышают промысловые [3, 4]. Между тем, если запасы промысловых видов рыб и их промысел контролируются различными государственными организациями, то спортивное рыболовство развивается в значительной мере стихийно и бесконтрольно. В подобной ситуации назревает острая необходимость изучения его влияния на состав и численность облавливаемых популяций с тем, чтобы обеспечить наиболее рациональное использование экосистемы водоемов в целом и разумно лимитировать антропогенные нагрузки на них.

Учитывая значимость проблемы, авторы данного сообщения предприняли попытку обсудить результаты собственного опыта и данные специальных наблюдений за развитием спортивного лова окуня в Рыбинском водохранилище за период с 1955 по 1975 г., а также материалы социологического исследования, проведенного в 1973—1974 гг. на водоемах Ярославской, Костромской, Ивановской и Горьковской областей бассейновым Управлением «Верхневолжрыбвод». Для оценки состояния популяции окуня в истекшее двадцатилетие привлечены материалы, полученные с помощью исследовательских орудий лова: разноглубинный трал, невод, вентерь, набор сетей с различным шагом ячеи. Анализу (только просчет и взвешивание, а у части рыб и полный биологический анализ) подвергнуто более 3000 разовых уловов рыбаков-любителей. Представление о численности ловцов на освоенных ими районах водохранилища получено во время 50 стандартных зимних ихтиологических экспедиций и ряда специальных рейдов совместно с работниками рыбоохраны.

Материалы социологического анализа получены путем заполнения анкет рыбаками-любителями. Всего по 4 областям было роздано 7100 анкет с 20 вопросами, на 4398 из которых получены ответы.

Биопродукционные расчеты [2] показали, что популяция окуня в Рыбинском водохранилище (без учета количества личинок и ежегодных флюктуаций урожайности) состоит примерно из 1643 млрд особей общим весом 151 тыс. ц. Для поддержания такого состояния она должна ежегодно воспроизводить не менее 450 тыс. ц ихтиомассы.

Естественная ежегодная убыль ихтиомассы рыбинского окуня составляет около 457 тыс. ц. Основная ее часть (303 тыс. ц) приходится на выедание особями собственного вида и другими хищниками. От прочих причин, исключая вылов, погибает 142 тыс. ц.

Вылов окуня из водохранилища в последнее пятилетие составляет в среднем 12 тыс. ц ежегодно, причем из этого количества на долю промысла приходится только 1 тыс. ц. Остальные 11 тыс. ц изымаются любителями. Смертность от промыслового и спортивного лова, таким образом, составляет около 8% от общей ихтиомассы популяции и несколько более 5% от общей ежегодной убыли. В принципе это не так много, если бы вылов был строго лимитирован. Между тем, как уже было сказано, спортивное рыболовство развивается пока стихийно и в значительной степени бесконтрольно, окончательную степень его развития предсказать довольно трудно. В настоящее время, например, вылов окуня в Рыбинском водохранилище уже равен вылову леща — основного промыслового объекта данного водоема. В связи с этим динамика этого процесса настоятельно требует рассмотрения последствий его развития не только для популяций, облавливаемых спортсменами, но и для экосистемы водоема в целом.

Чтобы оценить динамику любительского лова и вылова окуня в Рыбинском водохранилище и их состояние в настоящее время, рассмотрим данные непосредственных наблюдений за период с 1955 по 1975 г. (табл. 1). Авторы сознают, что представленный цифровой материал в известной степени приближенный и не может претендовать на абсолютную точность. Некоторые цифры,

Таблица 1

Численность рыбаков-любителей и уловы окуня в подледный период

Годы наблюдений	Число дней лова в году	Количество ежедневных человеко-выходов		Улов за день на рыбака, кг		Общий улов, ц		Площадь облова, га		Максимальная плотность рыбаков на 1 га скоплений
		максимальное	среднее	максимальный	средний	за день	за зиму	всего	скоплений	
1955—1960	80	1000	500	150	8	40	3200	2500	2000	50
1961—1965	100	5000	700	100	5	35	3500	25000	6000	100
1966—1970	110	15000	1500	60	4.5	67.5	7425	80000	20000	200
1971—1975	120	20000	3400	50	2.8	95.2	11424	100000	21000	350

вероятно, могут быть спорными. Тем не менее мы считаем, что характер динамики рекреационного лова на Рыбинском водохранилище они отражают достаточно четко. В табл. 1 не учтен летний вылов, который, по нашему мнению, составляет не менее 10—20% от зимнего.

Характерной особенностью спортивного лова на Рыбинском водохранилище является его прогрессирующее развитие в последние годы, особенно после введения 5-дневной рабочей недели, что сказалось на увеличении числа рыбаков на лову. Рост же численности личных и общественных транспортных средств способствовал освоению самых удаленных районов водохранилища. Увеличение за 20-летний период среднего числа ежедневных выездов на лов примерно в 7 раз сопровождалось постепенным нарастанием числа дней лова, площади облова и плотности рыбаков на единицу площади водоема. Параллельно увеличивались ежедневные и общие уловы при снижении их максимальных и средних размеров на одного рыбака.

Степень воздействия на популяцию того или иного фактора, в том числе и промысла, определяется не только тем, какой по величине ущерб он наносит численности и ихтиомассе популяций, но и тем, какого качества особи погибают от данного фактора. Рассмотрим этот вопрос, сравнив фактические данные по соотношению длина—вес разноразмерных особей окуня за два периода существования водохранилища (1955—1960 и 1970—1975 гг.), значительно различающиеся по величине промысловой нагрузки на популяцию. Мы считаем, что соотношение длина—вес является наиболее простым и вполне приемлемым показателем качественного состояния популяции, отражающим упитанность особей, ее составляющих, и темп их весового

роста. Из средних значений показателей длина—вес разноразмерных особей окуня в рассматриваемые периоды, а также размаха их колебаний видно, что в целом по водоему качественный состав популяции окуня за истекший период времени остался практически одинаков, несмотря на существенное увеличение промышленной нагрузки (рис. 1). В среднем он даже улучшился. Не изменился и размерный состав популяции. Это могло бы свидетельствовать о том, что популяция окуня в Рыбинском водохранилище настолько велика, что даже семикратное увеличение числа ежедневных человековыходов на лов и увеличение промышленной смертности в три с лишним раза не ока-

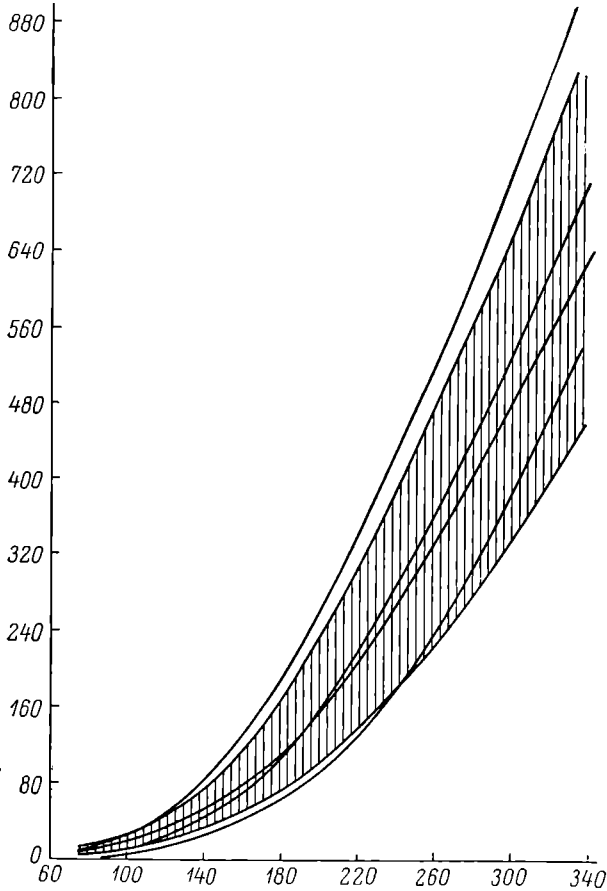


Рис. 1. Соотношение длина—вес у рыбинского окуня в 1958 (штриховка) и в 1971—1972 гг.

По оси ординат — вес тела ( $Q$ ), г; по оси абсцисс — длина тела ( $l$ ), мм.

зали влияния на ее состояние. Однако десятикратное увеличение площади облова и возросшая плотность рыбаков на единицу площади водоема при одновременном снижении максимального среднего улова одного рыбака говорят о заметном уменьшении численности рыбинской популяции окуня. Сохранение же качественного ее состава в уловах обусловлено исключительно освоением новых, ранее недоступных районов лова. Чтобы выяснить, оказывает ли влияние рекреационный лов на качество популяции, следует отдельно рассмотреть положение на каком-то одном наиболее освоенном участке водоема. В качестве примера можно привести Волжский плес водохранилища, который в силу своего географического положения наиболее доступен для большой армии рыбаков-любителей, где популяция окуня облавливается давно и наиболее интенсивно.

Показатель длина—вес разноразмерных особей окуня, вычисленный по данным исследовательских орудий лова в 1971—1974 гг., стал ниже, чем в 1958 г. (рис. 2), и в настоящее время стадо окуня Волжского плеса состоит в общем из менее упитанных и более тугорослых особей, чем прежде, т. е. качественный состав стада ухудшился. На это же указывает и размерный состав рыб (рис. 3). В 70-е годы число крупных рыб в уловах сократилось.

Интенсивное развитие рыболовства оказывает существенное влияние на плодovitость рыб. Как показали наблюдения, абсолютная и относительная

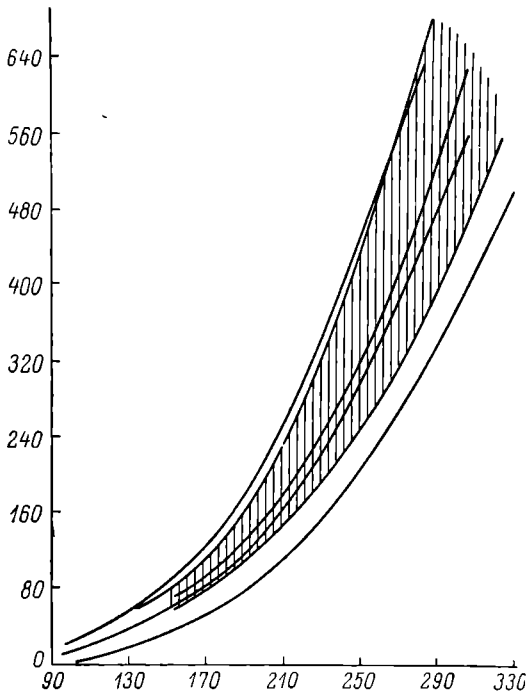


Рис. 2. Соотношение длина—вес у окуня в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1958 (штриховка) и в 1971—1974 гг.

Обозначения те же, что на рис. 1.

плодовитость самок с длиной тела больше 250 мм в прибрежной зоне водохранилища в настоящее время стала ниже таковой самок из Центрального плеса, пока мало освоенного рыбаками (рис. 4). Эти данные свидетельствуют о том, что интенсификация промысла ведет не только к снижению численности популяции, но и к отбору из нее наиболее полноценных с точки зрения воспроизводства особей. Поскольку качество родителей, видимо, наследуется потомством [1], то дальнейшее не ограниченное строгими рамками развитие спортивного рыболовства неминуемо приведет к вырождению всей облавливаемой популяции, что в свою очередь отрицательно скажется на состоянии всей экосистемы водоема. Спортивные орудия лова изымают из водоема прежде всего наиболее активных, быстро растущих и наиболее упитанных рыб (рис. 5).

Весьма интересные и показательные данные получены на основании социологического исследования спортивного рыболовства в пределах Ярославской, Ивановской, Костромской и Горьковской обл. По сведениям областных и районных инспекций, систематическим любительским ловом рыбы на подконтрольных им водоемах занимается около 260 тыс. человек. Под систематическим ловом подразумевается выезд на рыбалку 3 раза в месяц, или 36 раз в год.

Из общего числа рыболовов (260 тыс. чел.) организованных, т. е. состоящих в обществах охотников и рыболовов, спортивных обществах, обществах туристов, — всего около 26 тыс. чел., или 10%.

По анкетным данным, уловы рыболовов-любителей наиболее велики в Костромской, Ивановской и Горьковской областях. В последней из них любительские уловы в 13 раз превышают промысловые (табл. 2).

В видовом отношении наибольшему воздействию со стороны любительского лова подвергаются популяции окуня, плотвы и леща, причем в разных регионах по-разному (табл. 3).

Для рыбодобывающих организаций, проводящих лов рыбы в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, в связи с напряженным положением промысловых запасов вылов леща, одного из основных объектов промысла, лимитирован, чего нельзя сказать о любительском лове. В результате любительского

тельные уловы леща в ряде водоемов превышают промысловые (табл. 4).

Вылов рыбы любителями производится главным образом в Горьковском и Рыбинском водохранилищах, а также в Волге и Оке в районе Горьковской обл.

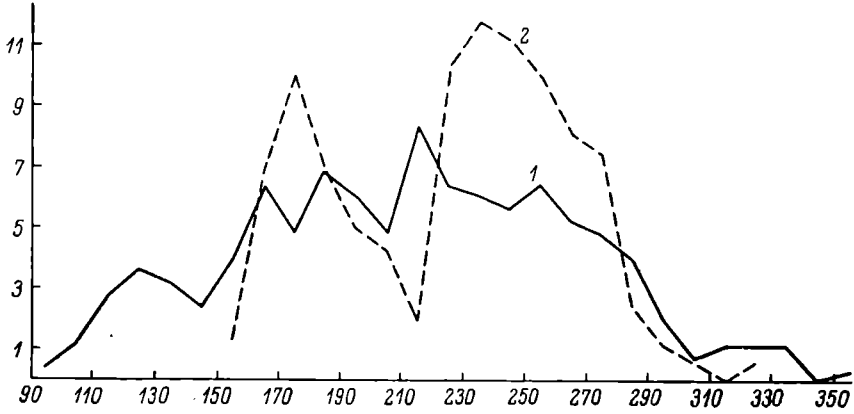


Рис. 3. Размерный состав окуня в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в разные годы.

1 — в 1971—1974 гг., 2 — в 1958 г. По оси ординат — количество рыб, %; по оси абсцисс — длина тела (l), мм.

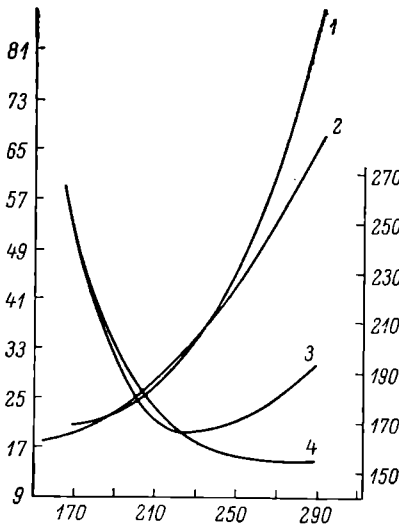


Рис. 4. Плодовитость окуня в прибрежной зоне и в Центральном плесе Рыбинского водохранилища.

Абсолютная плодовитость самок Центрального плеса (1) и прибрежной зоны (2), относительная плодовитость самок Центрального плеса (3) и прибрежной зоны (4). По оси ординат: слева — абсолютная плодовитость, тыс., справа — относительная плодовитость, шт./г; по оси абсцисс — длина тела, мм.

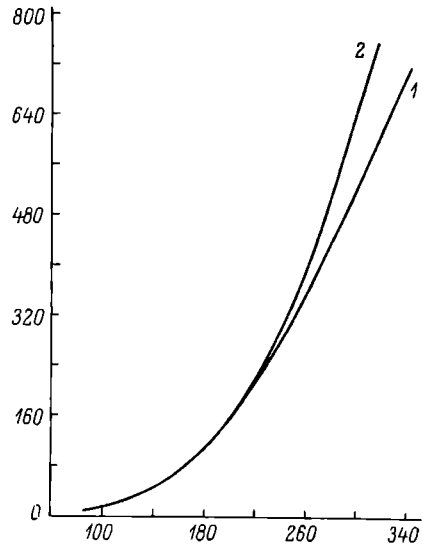


Рис. 5. Соотношение длина—вес у окуня, вылавливаемого различными орудиями лова.

1 — исследовательскими орудиями лова, 2 — спортивными орудиями лова. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Лещ вылавливается преимущественно в летнее время с лодок или с берега донными удочками с помощью прикормки (хлеба, каши), заключенной в сетной мешок. В Горьковской обл. на Оке и Волге при лове леща и язя подпусками для прикормки в большом количестве разбрасывается пареный горох.

Уловы рыбы с прикормкой в летнее время очень часто превышают установленную норму 5 кг. Имелись случаи, когда с помощью прикормки, заклю-

Уловы рыболовов-любителей на водоемах бассейна Верхней Волги.

Область	Количество рыболовов, тыс. человек	Число дней лова	Средний улов одного рыбака, кг		Общий улов в год, тыс. ц	Годовой промышленный улов, тыс. ц	Превышение любительских уловов над промышленными
			в день	в год			
Ярославская . . . . .	50	36	1.2	43.2	21.6	23.7	нет
Костромская . . . . .	40	36	1.0	36.0	14.4	10.8	+1.4
Ивановская . . . . .	20	36	1.5	54.0	10.8	3.1	+3.5
Горьковская . . . . .	150	36	0.8	28.8	43.2	3.4	+13
Всего . . . . .	260	36	0.96	34.6	90.0	42.3	2.1

Таблица 3

Видовой состав любительских уловов в бассейне Верхней Волги

Область	Вылов, ц	Лещ		Плотва		Окунь		Шука		Прочие	
		ц	% от улова	ц	% от улова	ц	% от улова	ц	% от улова	ц	% от улова
Ярославская . . . . .	21600	4320	20	7128	35	6912	32	648	3	2160	10
Костромская . . . . .	14400	3312	23	4320	30	2880	20	432	3	2592	18
Ивановская . . . . .	10800	7020	65	2700	25	324	3	—	—	756	7
Горьковская . . . . .	43200	4320	10	8640	20	17280	40	—	—	12960	30
Всего . . . . .	90000	18972	21.1	24748	27.5	27396	30.4	1080	1.2	18468	20.8

Таблица 4

Любительские и промышленные уловы леща в 1973 г.

Область	Любительские уловы	Промысловые уловы	Превышение любительских уловов над промышленными
Ярославская . . . . .	4320	8000	-1.8
Костромская . . . . .	3312	663	+5.0
Ивановская . . . . .	7020	928	+7.5
Горьковская . . . . .	4320	730	+6.0
Всего . . . . .	18972	10321	+1.8

ченной в мешок и соединенной с ним удочкой—кольцовкой, вылавливалось до 50 кг леща в сутки.

В настоящее время органами рыбоохраны кольцовка запрещена. Однако сам способ лова с помощью кормушки остался, в связи с чем после запрещения кольцовки появилось много ее разновидностей.

За последнее время широкое распространение среди любителей получил лов рыбы удочкой с резиновым амортизатором. Эта снасть, как и кольцовка, очень уловиста и также подлежит запрещению.

Сравнение материалов по численности рыболовов-любителей и уловам окуня в Рыбинском водохранилище (табл. 1) с общими материалами по рекреационному рыболовству в водоемах бассейна Верхней Волги (табл. 2, 3)

обнаруживает различия некоторых цифр. Это касается, в частности, количества рыболовов, дней лова и цифр, характеризующих уловы окуня. В связи с этим могут возникнуть сомнения в достоверности приведенных данных. Эти сомнения, однако, легко устраняются, если принять во внимание следующие соображения. Во-первых, Рыбинское водохранилище не ограничивается только одной Ярославской обл. Его акватория входит в состав еще 2 больших областей — Вологодской и Калининской. В выходные дни на этом водоеме концентрируется большая масса рыболовов, приезжающих из удаленных от водохранилища крупных городов поименованных областей и даже из Москвы. Во-вторых, по Рыбинскому водохранилищу приводятся данные непосредственных наблюдений, которые вне сомнения более точны, чем анкетные сведения на запрос со стороны официального органа рыбоохраны. Фактические данные о ежедневных и годовых уловах в них по этой причине вполне могут быть занижены. Сравнение годовых уловов окуня в Рыбинском водохранилище и на территории всей Ярославской обл. показывает, что они выражены цифрами практически одного порядка. И это несмотря на то, что методика сбора информации в обоих случаях существенно различалась. С учетом всего изложенного становится ясным, что противоречивость некоторых данных табл. 1—3 только кажущаяся. На самом деле они дополняют друг друга, конкретизируя наши представления о масштабах рекреационного лова в бассейне Верхней Волги и его влиянии на численность облавливаемых популяций рыб.

При интенсивном спортивном лове качественные и количественные изменения затрагивают не только облавливаемые популяции рыб, но косвенным путем и экосистему водоема в целом. Популяция любого вида рыб — исторически сложившийся компонент фауны водоема, той цепочки, все звенья которой экологически связаны друг с другом, гармонично подогнаны и обуславливают нормальное строение и существование друг друга. Нарушение одного из звеньев ведет к нарушению целостности всей цепочки, перекомбинации звеньев, последствия которой трудно предусмотреть. Это, кстати, относится не только к рекреационному, но и любому виду промысла.

Изложенные материалы по спортивному рыболовству показывают, таким образом, что бурное развитие рекреационного лова на внутренних водоемах, наблюдающееся в последние годы, не может не насторожить, хотя оно неизбежно и закономерно. В связи с этим следует принимать срочные меры к тому, чтобы этот в общем-то стихийный процесс был направлен в нужное русло, ограничен определенными рамками. Как и к запасам промысловых видов рыб, к объектам спортивного рыболовства необходим строгий научный подход, заключающийся в определении их численности и флуктуаций, в установлении лимита вылова и строгом надзоре за его выполнением со стороны органов рыбоохраны и других общественных организаций.

В целях упорядочения рекреационного рыболовства и ограничения его влияния на состав и структуру существующих экосистем внутренних водоемов авторам представляется необходимым внести в соответствующие инстанции предложения, которые позволили бы вывести любительское рыболовство из так называемого «дикого» состояния и объединить всех любителей рыбной ловли в единую организацию — «Всесоюзное общество рыболовов».

Лов рыбы должен разрешаться по путевкам за определенную плату только членам этого общества. Поступающие средства могли бы быть использованы на мероприятия по воспроизводству рыбных запасов.

Уже сейчас необходимо ввести в действующие правила рыболовства некоторые дополнения и изменения, направленные на сдерживание чисто потребительского отношения к природным богатствам и развитие здорового спортивного интереса, который наряду с материальным вознаграждением в разумных пределах приносил бы рыболову прежде всего моральное удовлетворение.

По нашему мнению, ст. 22 «Правил рыболовства» следует дополнить, изложив ее в следующей редакции.

1. Спортивный и любительский лов рыбы разрешается:
  - а) удочками всех систем и наименований с общим количеством крючков не более 10 шт. на одного рыболова или лодку;
  - б) спиннингом (спаривание спиннинга запрещается);
  - в) летней блесной (летом), оснащенной одним одно-двух- или трехподдевным крючком, — не более одной на рыболова;
  - г) зимней блесной (зимой) с одним одноподдевным крючком — не более одной на рыболова;
  - д) кружками — не более 10 шт. на лодку;
  - е) жерлицами — не более 10 шт. на рыболова.При одновременном применении нескольких видов орудий лова общее количество крючков не должно превышать 10 шт.
2. Спортивный и любительский лов рыбы запрещается:
  - а) с применением любых видов кормушек как соединенных с удочками с помощью кольца, петель или других приспособлений, так и не соединенных;
  - б) с применением резинового или иного амортизатора;
  - в) с прикормкой вразброс на Оке и Волге Горьковской обл.
3. Спортивный и любительский лов рыбы не должен служить целям заготовки рыбы впрок, поэтому норма вылова рыбы не должна превышать 5 кг на одного рыболова за выезд независимо от времени пребывания на водоеме. Исключения составляют случаи, когда вес одной пойманной рыбы превышает 5 кг.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Володин В. М. Качественный состав нерестового стада и воспроизводство запасов рыб. — Наст. вып.
2. Гордеев Н. А., Поддубный А. Г., Ильина Л. К. Опыт оценки потенциальной рыбопродуктивности водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 1 (84), с. 20—25.
3. Никаноров Ю. И., Никанорова Е. А. Ихтиофауна и рыбное хозяйство водоемов бассейна Верхней Волги. — В кн.: Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов (Волга-1). Куйбышев, 1971, с. 238—243.
4. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 312с.



## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ИЗБИРАЕМЫХ ТЕМПЕРАТУР РЫБ

Температура, избираемая животными в термоградиентной среде, давно является объектом пристального внимания исследователей. После первых опытов Мендельсона [101] с *Paramecium aurelia*, показавших, что простейшие организмы способны избирать некоторую температурную зону в условиях предоставленного термического градиента, последовал целый ряд оригинальных работ с наземными беспозвоночными, в основном с насекомыми [8, 20, 21, 34, 50, 51, 70, 75—78, 89, 95, 103, 108, 128, 129, 133], а также с амфибиями [35, 92, 121, 134], рептилиями [35, 75, 94], млекопитающими [16, 17, 31, 52, 76, 120], наземными [15, 28, 73, 127] и водными беспозвоночными [3, 4, 7, 32].

Первоначальные опыты по распределению и реакциям рыб в термоградиентных условиях, проведенные зарубежными авторами [53, 54, 56, 60—66, 68, 71, 74, 88, 110, 118, 119, 122—125, 132] и советскими исследователями [5, 6, 10—14, 22, 23], подтвердили способность рыб, как и всех прочих животных, избирать определенную температуру в предоставленной термоградиентной среде.

Накопленный экспериментальный материал по избираемым температурам рыб привел к постановке и разрешению некоторых вопросов теоретической и прикладной экологии [10, 11, 23, 61]. К ним относятся механизм выбора животными избираемой температуры, соответствие эколого-физиологического оптимума организма и избираемых температур, вопросы зоогеографического характера, а также акклиматизация водных животных, прогнозирование их численности и пространственных перемещений, управленческие поведение рыб и другие.

Последующие работы [37—40, 42—44, 46—49, 55, 57—59, 67, 69, 82—85, 91, 93, 96—98, 100, 102, 104—107, 109, 112, 114, 115, 117, 130, 135—137] расширили наше представление о температуре, избираемой рыбой как в естественной среде, так и в лабораторных условиях. Например, с использованием метода ультразвуковой телеметрии показано определенное соответствие температур, выбираемых некоторыми видами рыб в зоне подогретых вод и в лабораторном эксперименте [58]. Изучено влияние предварительного голодания [84], анестезии [69] и токсикантов [105] на избираемую рыбой температуру и т. д. Тем не менее ряд поставленных вопросов остается открытым. Причина этого кроется в разноречивости экспериментальных данных авторов, как правило, не учитывающих фактор сезонности. Количество же работ, выполненных в сезонном плане, охватывающих полностью весь годовой жизненный цикл рыб, невелико [22, 23, 37, 48, 57], незначительно и число работ, посвященных избираемым рыбами температур в зависимости от их возраста [48, 98] и принадлежности к определенному фаунистическому комплексу (распределение по широте). Между тем только систематический анализ сезонно-возрастной изменчивости избираемых температур рыб, на-

селяющих водоемы различных географических широт, может дать исчерпывающий ответ на поставленные вопросы.

Цель нашей работы — рассмотреть сезонную динамику избираемой рыбой температуры как показатель основных жизненных циклов организмов, характеризующихся определенным физиологическим состоянием.

Под избираемой температурой подразумевается температура (или зона температур), предпочитаемая рыбой в созданном термическом градиенте. Различные авторы подобную зону называют термотактическим оптимумом [4, 17, 78], индифферентной зоной [76, 77], модальной температурой [50], термотаксисом [7] и т. п. Нами использован термин «избираемая температура», поскольку он «наиболее точно передает существо изучаемого явления» [10]. В работах советских авторов в последние годы имеется в виду именно это понятие [22, 23, 37—40]. Аналогичного единообразия стали придерживаться иностранные авторы, употребляя термины «selected temperature», что равнозначно избираемой температуре [57—59, 83, 96, 130], или «preferred temperature» — предпочитаемая температура [97, 100].

При проведении экспериментов в термоградиентной среде немаловажное значение имеет знание температурных условий пребывания рыб до опыта. За температуру акклимации при длительном опыте мы, как и другие авторы, принимали среднюю за 10 последних суток, при кратковременном — за все время выдерживания. Это понятие аналогично термину «температура адаптации» [10, 39, 40]. Однако, как показали наши опыты, важно знать и фиксировать также исходную (начальную) температуру, из которой рыба взята непосредственно перед посадкой в термоградиентную среду, так как избираемая температура в кратковременных опытах (1—6 час.) зависит от исходной [30].

В диапазоне между верхней и нижней летальной и избираемой температурами существуют зоны, которые рыба избегает. Многие авторы, изучая температурную избирательность животных, одновременно исследовали и избегаемую температуру, так как они тесно связаны [22, 23, 37, 44, 46—49, 53, 55, 57, 60—63, 68, 69, 71, 82—84, 91, 96—100, 102, 104—107, 109, 110, 116, 117, 123, 125, 130]. Наиболее полно этот вопрос освещен в работе Черри и других [57]. В ней представлены результаты исследований по избегаемым температурам для 13 видов рыб по мере сезонного снижения температуры от 30° в августе до 6° — в феврале. Имеются аналогичные данные по избегаемой температуре у рыб и в естественных условиях [37, 44, 47, 58, 60, 61, 81, 100, 102, 110, 111]. В наших предыдущих работах использовался термин «температура отпугивания» [25, 26, 30]. Отпугивающей считалась температура воды, в которую рыбы входили лишь на время разворота самостоятельно или получив перед этим в зоне с нормальной температурой механическое или электрическое раздражение. Выход рыбы из зоны отпугивания сопровождался характерной поведенческой реакцией, похожей на «отряхивание» теплокровных животных [25]. Очевидно, что понятия «температура отпугивания» и «избегаемая температура» идентичны.

Нами использован термин «окончательная избираемая температура», или «final temperature referendum», т. е. температура, в которой все особи окончательно концентрируются независимо от их температурного прошлого перед посадкой в термоградиент [63].

При изучении распределения и особенностей поведения рыб в термоградиентной среде используются различные типы и модификации установок, которые условно можно классифицировать следующим образом.

1. По месту проведения эксперимента — в лабораторных (большинство исследователей) и в полублабораторных условиях [44]. Установки этого типа, как правило, имеют малый размер (от 1 до 4 м), хотя существуют и большие, с общей длиной около 24 м [48]. В последнее время появилась возможность проведения подобных экспериментов в естественных условиях, непосредственно в зонах сбросов термальных вод с помощью ультразвуковых пере-

датчиков с термистрами, закрепленных на свободноплавающих рыбах [58, 86, 113].

2. По принципу действия Хертера [116, 118—120], Дудорова [60], Шмеинг-Эндбердинга [118], Бретта [53]. Термоградиентная среда создается путем нагрева металлического дна или стенок установки и протока холодной воды [6, 39, 57, 85, 92], либо водой, нагретой или охлажденной в отдельных боксах до определенной температуры, наполняются различные сообщающиеся между собой камеры градиентной установки [60, 104]. Таким образом получают стабильный во времени градиент температур. По Шмеинг-Эндбердингу [118], рабочей камерой служит стеклянная трубка, через которую пропускают холодную воду. Камера-трубка помещается в металлический кожух-ванну с проходящей нагретой водой. Модификацию этого

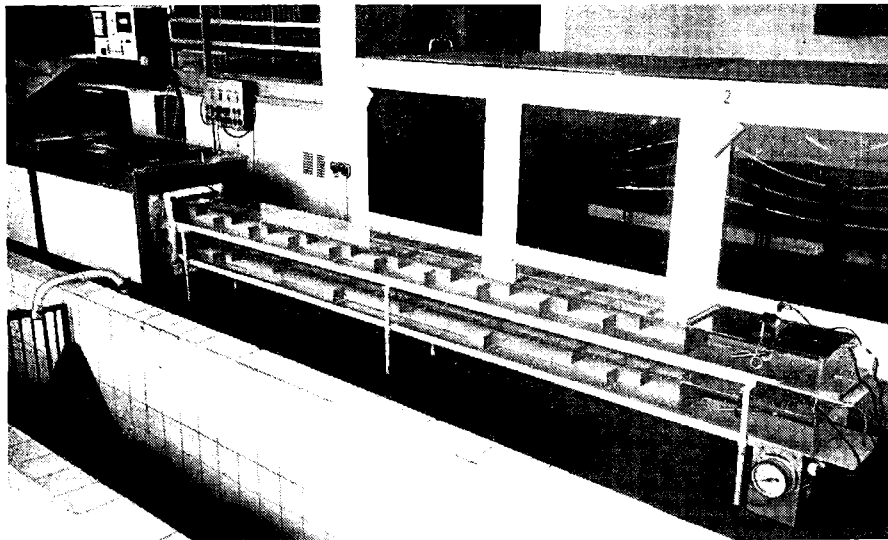


Рис. 1. Общий вид 4-лотковой термоградиентной установки для проведения длительных одновременных экспериментов на нескольких видах рыб.

прибора использовала в своих работах И. И. Мانتельман [22, 23]. Бретт [53] и другие исследователи аналогичный принцип (встречных потоков холодной и горячей воды) применяли в вертикальном градиенте.

3. По типу получаемого градиента: вертикальные [53, 61, 91, 96] и горизонтальные [37, 47, 57 и др.] установки.

4. По конструктивным особенностям: линейные (вертикальные или горизонтальные), угловые, представляющие собой разновидность линейных [65], с перегородками [47, 60 и др.] и розеточные установки с центральной камерой и боковыми радиальными секциями [65].

Наши установки для кратковременных экспериментов работают по модифицированному принципу Шмеинг-Эндбердинга, заключающемуся в создании встречных потоков теплой и холодной воды [26], для длительных опытов они аналогичны установке Баденхуцена [47], где термоградиент создается в непроточной воде, но конструктивно они несколько отличаются: представляют собой разделенные неполными перегородками лотки из оргстекла ( $400 \times 20 \times 15$  см), которые установлены сверху и снизу для уменьшения конвекционного теплообмена (рис. 1). Термоградиент создавался путем автоматического поддержания разных температур в противоположных концах установки с помощью электронагревателей и холодильной камеры. Для обеспечения

постоянного перемешивания верхних и нижних слоев воды и достижения устойчивого горизонтального градиента 0.05—0.1 град./см при диапазоне температур в 20° аэрация производилась по всей длине установки.

Несмотря на конструктивное многообразие градиент-приборов, методика проведения опытов имеет много общего. Рыбу, акклимированную к определенной температуре или отловленную из водоема, помещают либо в изоотропную термическую среду, в которой затем создают градиент температур [22, 37, 104], либо в анизотропную [62, 84, 85]. Регистрация избираемых температур производится по истечении 0.5—6 час. после создания термоградиентных условий [23, 48, 57, 91, 96, 107]. В экспериментах продолжительностью 7—30 мин. избираемые температуры определяются с интервалом от 6 сек. до 2 мин. [37, 47, 57, 60, 104], в более длительных опытах (от 6—22 час. до 2 недель) замер осуществляется реже — один раз за 10 мин. или один раз за несколько часов соответственно [48, 61, 130]. Количество подопытных рыб в зависимости от возраста или размера варьирует от 1—10 до 300—600 особей [6, 39, 91, 96]. Отношение длины и высоты тела рыб к ширине термоградиентных лотков и глубине слоя воды соответственно колеблется в отношении от 1 : 1 до 1 : 10 [26, 37, 48, 105]. Интервал предоставляемых температур составляет в среднем 10—20°, охватывая весь диапазон жизнедеятельности рыб от 0 до 40° при градиенте температур 0.01—0.4 град./см [48, 68, 91]. В опытах использовалось как естественное [22, 48] так и искусственное освещение [60, 109]. Для уменьшения числа возможных помех некоторые исследователи при отсчете избираемых температур использовали зеркала, установленные над термоградиентным лотком [84, 97], или экспериментировали в изолированном от оператора боксе [60], однако большинство производили замер визуально.

Методика кратковременных и длительных экспериментов в наших установках принципиально не отличалась от вышеуказанных. Для выяснения сезонной изменчивости избираемых температур молоди рыб сеголетки и годовики леща, плотвы и других видов перед посадкой в установки либо отлавливались в водоеме, либо акклимировались к осенним и зимним температурам согласно природному ходу температур в водоеме при естественном фотопериоде. Часть рыб содержалась в течение осени, зимы и весны, акклимированной к осенним (8—11°) и летним (18—20°) температурам. Начало акклимации рыб соответствовало естественной температуре водоема. Краткосрочные опыты проводились 2—12 час. с замером зоны избираемых температур один раз в 10 мин., длительные — от 5 суток до полугода с замерами 6—8 раз в сутки. В первом случае число рыб составляло 5—50 экз., во втором — 10—25 особей. Диапазон предоставляемых температур составлял летом 10—35°, осенью и весной — 5—25°, зимой — 0—22°. Отсчет производили визуально. Все длительные эксперименты велись при естественном ходе фотопериода.

Анализ существующих методов изучения избираемых температур и накопленный опыт работы на различных типах установок позволяют выделить некоторые общие положения в постановке подобных экспериментов.

Выбор избираемых температур при одновозрастном подопытном материале не зависит для данного вида от типа предоставляемого градиента — вертикального или горизонтального [97]. Размеры и количество исследуемых особей должны быть сопоставлены с размерами рабочих камер, а также с толщиной слоя воды в градиенте [61] и находиться в отношении не менее 1 : 3. Для разноразмерных групп рыб величина термоградиента, как показано в ряде работ [61, 91 и др.], может варьировать в широких пределах, но не должна превышать 0.5° на длину тела, поскольку рыбы способны реагировать не только на общее изменение температуры, но и на разницу температур различных участков кожи [24]. Порог этой чувствительности равен 0.5° и позволяет рыбе четко определять микроструктуру теплового поля [33]. Основываясь на вышеизложенном, можно полагать, что в условиях термоградиента с нарастанием температуры 0.5° на длину тела, рыбы должны

быстрее концентрироваться в зоне избираемых температур и четче проявлять реакции отпугивания.

При статистической обработке исходных данных, как и большинство авторов, мы использовали частоту встречаемости рыб в диапазоне избираемых температур, выраженную в процентах от суммы всех регистраций [13]. По частотам встречаемости в системе координат строилась кривая распределения избираемых рыбой температур. По ней путем графической интерполяции определялась модальная избираемая температура — «биологически более оправданная и объективная мера, нежели средняя» [10]. Кривая зави-

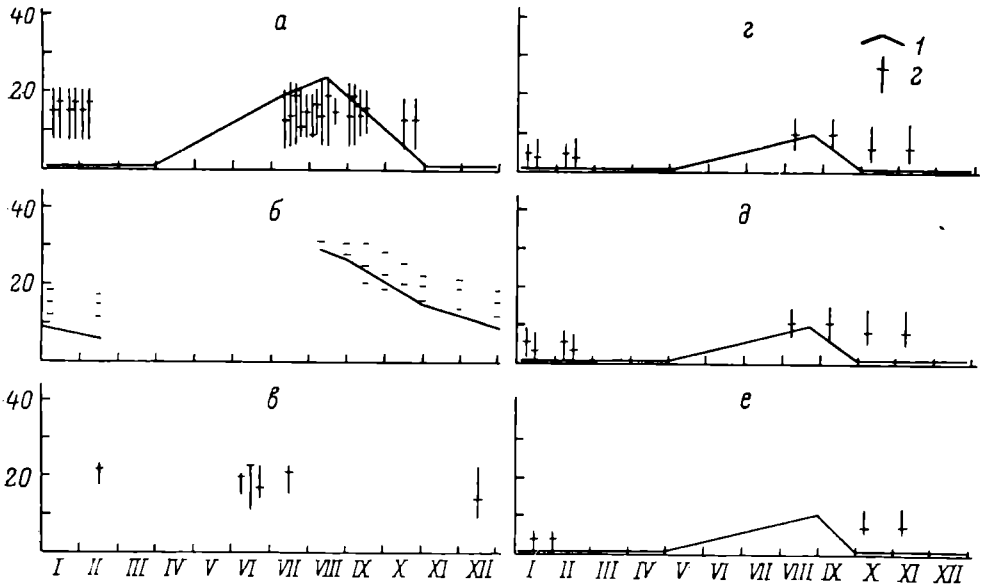


Рис. 2. Избираемые температуры различных видов рыб в зависимости от сезона года.

*a* — *Salmo irideus* [22, 23]; *б* — при одной температуре акклимации *верхняя мода* — *Centrarchidae*; *средняя мода* — *Cyprinidae*; *нижняя мода* — *Salmonidae* [57]; *в* — *Gillichthys mirabilis* [130]; *г* — *Gadus morhua morhua* [37]; *д* — *Pollachius virens* [37]; *е* — *Melanogrammus aeglefinus* [37]. 1 — температура воды в водоеме, 2 — интервал и мода избираемых температур рыб. По оси ординат — температура, °C; по оси абсцисс — время года, месяцы.

симости избираемых температур рыб от сезона года строилась по модальным значениям температур за определенный промежуток времени (1—4 недели).

Из общего числа работ, посвященных изучению избираемых температур рыб, большинство выполнено при искусственной акклимации к температурам, которые часто не соответствовали природным в данный сезон года. При анализе сезонной изменчивости избираемых температур нами использовались лишь те опытные данные, в которых это соответствие соблюдалось [6, 22, 23, 37, 48, 53, 57, 61, 68, 91, 97, 98, 107, 110, 130 и др.]. Из вышеперечисленных работ только несколько имело своей целью изучение сезонной динамики избираемых температур рыб [23, 30, 37, 48, 57, 130]. Результаты, полученные этими авторами, а также наши экспериментальные данные приведены на графиках (рис. 2—4).

Анализ сезонной динамики избираемых температур рыб позволяет выделить несколько основных ее типов. Для первого типа характерен постоянный выбор животными определенного интервала температур в любой сезон года. Это показано И. И. Мантельман для радужной форели *Salmo irideus* Gibbons (рис. 2, *a*) и тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* [53]. Аналогичные результаты для форели получены и другими авторами [57, 68, 97]. Второй тип характеризуется изменением избираемых температур в некотором соответствии с сезоном. Такая зависимость более четко наблюдается

у карповых (рис. 2, б; 3, а; 4), слабее выражена у окуневых (рис. 3, а, б) и ушастых окуней (рис. 2, б; 3, з). У холоднолюбивых тресковых (рис. 2, з—е) и теплолюбивого эстуарного бычка *Gillichthys mirabilis* Cooper (рис. 2, в) сезонное изменение избираемых температур происходит в еще более узком температурном интервале.

Наблюдаемое некоторыми авторами слабое проявление сезонной изменчивости избираемых температур для ряда рыб связано, возможно, не только

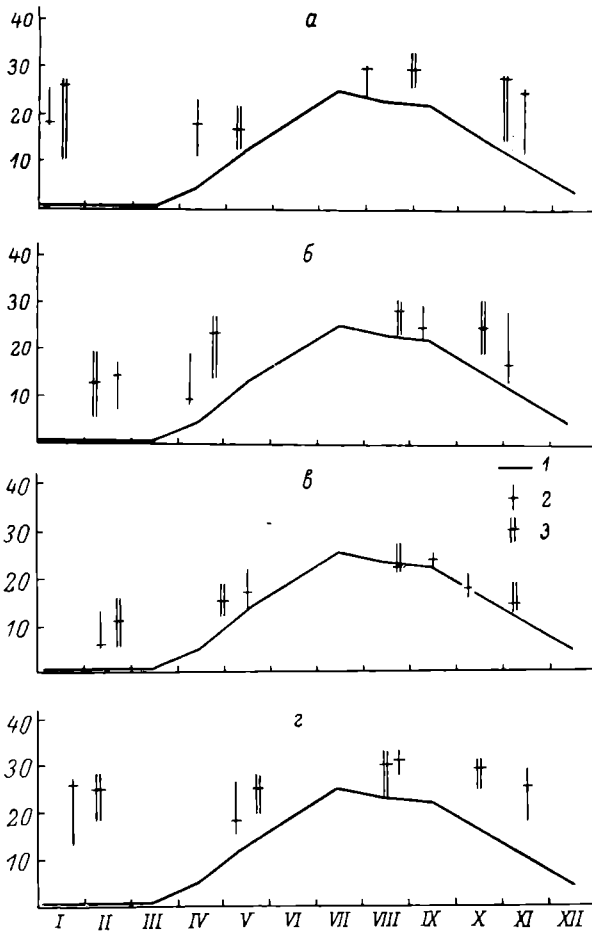


Рис. 3. Избираемые температуры различных видов рыб в зависимости от сезона года [48].

а — *Morone chrysops*; б — *Rerca flavescens*; в — *Notropis atherinoides*; з — *Micropterus dolomieu*. 1 — средне-декадная температура воды в водоеме; 2 — мода и интервал избираемых температур взрослых рыб; 3 — мода и интервал избираемых температур сеголетков рыб. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

с различным физиологическим состоянием их организма, но и с ошибкой эксперимента, вызванной малой продолжительностью опыта (от 10 мин. до 1.5 час.) [37, 57, 97]. Как показали опыты Алабастера [42—44] и наши, более правильное отражение избираемых температур рыб дают длительные эксперименты — порядка 5—10 суток.

Для оценки сезонной изменчивости избираемых температур нами проведены более тщательные эксперименты — длительный опыт продолжительностью до полугода и параллельные ежемесячные опыты по 5—10 суток, охватывающие весь годовой жизненный цикл рыб. В этих опытах исследо-

вались как рыбы, взятые непосредственно из водоема, так и особи, искусственно задержанные на летних (18—20°) и осенних (8—11°) температурах.

Зимой и весной поведение и распределение молоди леща и плотвы в условиях термического градиента были различными (рис. 4, а, б).

«Зимний», или взятый из температуры 1—2°, лещ в декабре—феврале и в первой половине марта придерживался холодной зоны (1—3°) (рис. 4, а; 5). При кратковременных захождениях в секции с температурой 13—20° сеголетки совершали резкие подвижки, броски и явно стремились уйти из неблагоприятной зоны. Ни одна из попавших в подобные условия рыб не погибла и в течение 0.5—5 мин. находила обратный путь. Температуру 8—11° эти особи практически избегали. В отличие от «осенних», или акклимированных к 8—11°, лещей, «зимние» рыбы не питались. За неделю

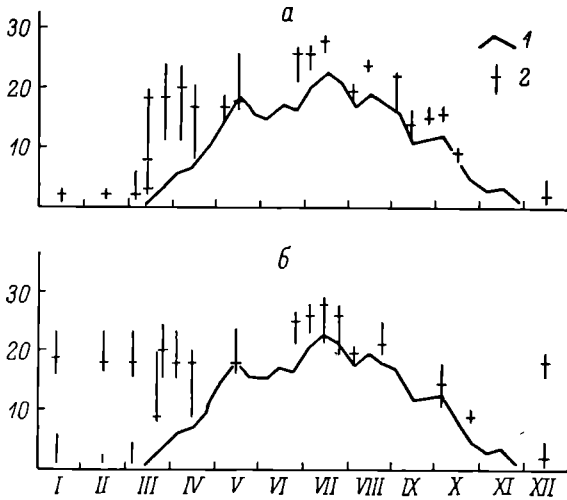


Рис. 4. Сезонная динамика избираемых температур молоди леща и плотвы.

а — лещ, б — плотва. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

до весеннего равноденствия особи, посаженные в лотки в декабре, стали чаще появляться в зоне температур 8—11° и к 24 марта ушли в воду, прогретую до 18—20°. С этого момента и до середины апреля зимний лещ избирал диапазон температур 13—24°, причем чаще 18—21° (рис. 5).

Поведение и распределение осенних сеголетков леща было аналогичным, только в начальный после посадки период (5—30 суток) рыбы, ушедшие из своих акклимационных температур, придерживались зоны 4—5°. У этой группы во время весеннего равноденствия также зафиксирован переход в более высокие температуры.

Зимние и осенние сеголетки плотвы в отличие от таковых леща в течение зимы и в первой половине марта выбирали как зону низких (1—5°), так и высоких (16—22°) температур (рис. 4, б), а после весеннего равноденствия концентрировались только в теплой воде (16—24°). Интервал температур 8—11° молодь плотвы также избегала.

«Летний», или акклимированный к 18—20°, лещ с декабря по апрель неизменно выбирал температуру в диапазоне от 14 до 25°, в основном 17—19°. Рыбы избегали зону температур 8—11°, проявляя четкие реакции отпугивания, однако корм, внесенный в эти секции, выедали. Для этого молодь неоднократно совершала резкие (3—5 сек.) челночные заплывы в явно неблагоприятную по тепловым условиям зону. Подопытные особи, случайно вошедшие в воду с температурой 1—5°, не могли самостоятельно выйти

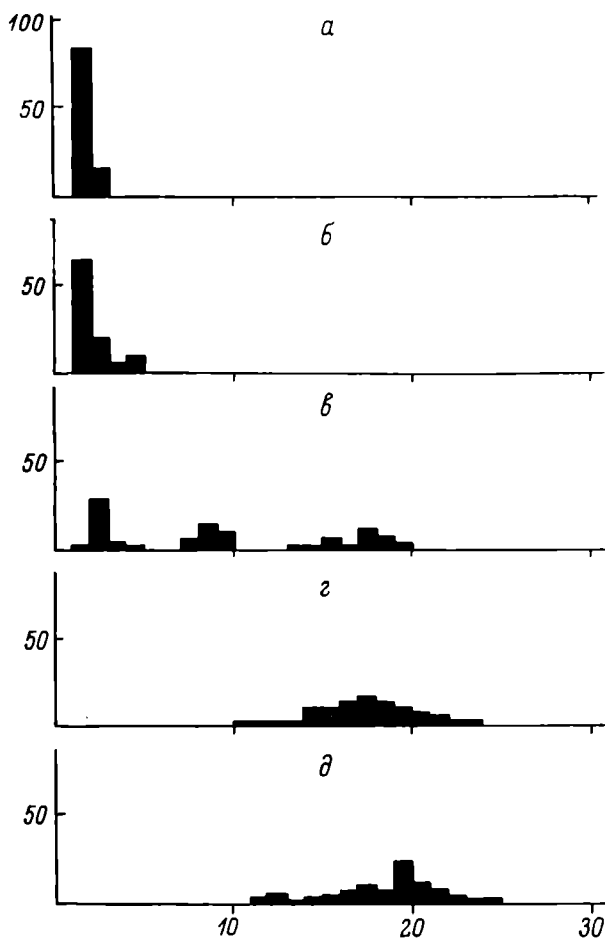


Рис. 5. Избираемые температуры молоди леща в переходный период (от зимы к весне).

*a* — февраль, *b* — март до равноденствия, *c* — март в период равноденствия, *d* — март после равноденствия, *e* — апрель. По оси ординат — частота встречаемости рыб (%); по оси абсцисс — температура, °С.

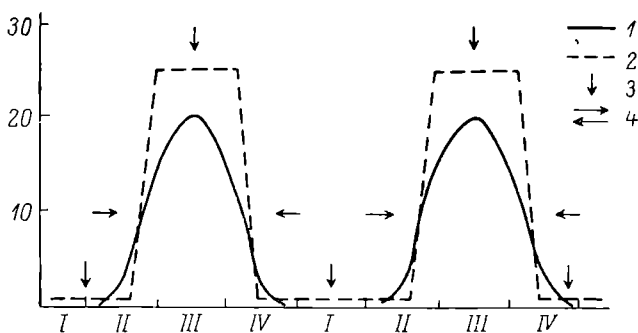


Рис. 6. Схема стационарных состояний жизненного цикла эвритермных рыб.

*I* — сезонный ход температур в водоеме; *2* — примерная кривая избираемых температур рыб; *3* — стационарные устойчивые состояния; *4* — неустойчивые состояния. По оси ординат — температура, С; по оси абсцисс — сезоны года; *I* — зима, *II* — весна, *III* — лето, *IV* — осень.



в теплую зону ввиду «холодового» шока. Будучи перенесенными в течение ближайшего часа в теплую воду (18—20°) они восстанавливали свою жизнедеятельность. Более длительное пребывание в состоянии шока вело к гибели.

Годовики леща, отловленные в водоеме в апреле—мае при 8—15°, в опыте выбирали диапазон температур от 7 до 24° (мода 17—18°), годовики плотвы чаще встречались в секции с температурой 18° (рис. 4, а, б).

В летние месяцы сеголетки леща и плотвы избирали диапазон температур 19—29° (рис. 4, а, б), как правило, на 2—7° выше, чем температура водоема.

В осенний период, в интервале от осеннего равноденствия до середины ноября, при температуре водоема 8—11° и ниже рыбы в термоградиентных условиях выбирали более низкие температуры по сравнению с летними. Это наблюдалось не только у сеголетков леща и плотвы, но и у молоди других видов рыб — густеры [30], карпа.

Опыты показали, что молодь леща и плотвы проявляет четкую сезонную динамику избираемых температур, причем осенью при исходных температурах 8—11° выбор повышенных температур ослабляется, а весной возобновляется. В зимний период осенние температуры 8—11° отпугивают рыб, акклимированных к летним (18—20°) и зимним (1—3°) температурам, а рыбы, акклимированные к осенним температурам (8—11°), уходят или в холодные (лещ, плотва) или в теплые (плотва) участки градиента. Переход молоди этих рыб весной из зимних температур (1—3°) в летние (18—20°), близкий по времени к весеннему равноденствию, дает основание предположить влияние внешних факторов и, в первую очередь, фотопериода (рис. 5). Аналогичное повышение избираемых температур во время весеннего равноденствия отмечено и у американской палии [66, 124].

Для объяснения выбора животными определенной температуры существуют две теории — энергетическая и двигательная. По энергетической теории, разработанной для гомотермных животных Хертером [77] и Н. И. Калабуховым [17], считается, что животные избирают температуру, соответствующую зоне минимальной интенсивности обменных процессов. Двигательная теория, предложенная Салливен, основана на рефлекторных реакциях и состоит в том, что интенсивность движений в зоне избираемых температур наименьшая и возрастает в более высоких и низких температурах [1, 123]. Свободный выбор температур по двигательной теории осуществляется рыбами при нормальном функционировании анализатора в целом (терморцептор, головной мозг, двигательные мышцы). Это установлено Салливен посредством анестезии кожных терморцепторов и экстирпации участков мозга.

Шмеинг-Эндбердингом сделана попытка применить энергетическую теорию для пойкилотермных животных [118]. Им обнаружены «константные» интервалы — зоны, в которых повышение температуры в небольшом диапазоне не сопровождалось соответствующим усилением дыхания. Эти интервалы соответствовали диапазонам избираемых температур рыб. Аналогичные интервалы — «температурные зоны адаптации», совпадающие с температурой предварительного выдерживания животных, описал Н. С. Строганов [36]. В работах других авторов кривая зависимости газообмена от температуры носит монотонный характер [2, 87]. В. С. Ивлев [11], ссылаясь на разницу в форме кривых, считает сомнительным использование энергетической теории для холоднокровных, полагая, что более убедительна двигательная теория [14]. На наш взгляд, двигательная теория скорее объясняет механизм выбора температур, в то время как энергетическая указывает на причину выбора.

Для объяснения сезонной динамики избираемых температур рыб мы предлагаем использовать более общий термодинамический подход. Суть его заключается в существовании у животных динамического стационарного состояния, под которым понимается неизменность параметров системы в течение определенного промежутка времени [9]. В каждый данный сезон рыбы находятся в соответствующем стационарном состоянии, а выбор температур

в зависимости от сезона рассматривается нами как стремление организма занять температурную зону, отвечающую этому состоянию.

Из наших опытов следует, что для рыб с более четкой сезонной динамикой (лещ, плотва), обитающих в широком температурном интервале (0—30°), таких устойчивых состояний два — летнее и зимнее, и два неустойчивых — осеннее и весеннее (рис. 6). Особенно наглядно это положение подтверждается экспериментальными данными на осенней молоди леща и плотвы, которая стремится занять или зимнее стационарное состояние, или летнее, избегая область температур 8—11°, являющуюся, видимо, зоной неустойчивого состояния для данных видов рыб (рис. 5).

Это положение подтверждается и физиологическими данными [18, 19, 27]. Так, на примере леща показано наличие у рыб двух типов обмена веществ — летнего и зимнего (различие в ультраструктуре гепатоцитов, содержании в них гликогена и жира, в соотношении белковых фракций сыворотки крови, в содержании азота и жира в мышцах). Зимнему типу свойственно обильное содержание гликогена в печени, летом же гликоген из печени исчезает и в гепатоцитах появляются капельки жира. Переход от одного типа обмена веществ к другому осуществляется в весенне-осенний период при температуре 10—12° [18, 19, 27], соответствующей неустойчивым стационарным состояниям леща.

У рыб, которые не проявляют сезонной динамики избираемых температур, например форель и лосось (рис. 2, а), а также некоторые особи плотвы (рис. 4, б), вероятно, существует одно стационарное состояние.

В сезонном жизненном цикле рыб продолжительность устойчивых и неустойчивых стационарных состояний различна. Первые (зимовка, нагул) в умеренных широтах длятся от 4 до 6 мес., неустойчивые — не более одного месяца. Именно в этот период происходит, видимо, переход из одного стационарного состояния в другое (из зимы в лето и, наоборот). Он осуществляется изменением взаимоотношений внутренних процессов в организме и факторов внешней среды, из которых главными, как показали наши опыты и работы других авторов, являются фотопериод и температура. Они ускоряют или замедляют созревание половых продуктов у рыб [72, 90, 126], обуславливают через систему гипофиз—щитовидная железа сезонную изменчивость терморезистентности животных [79, 80], контролируют начало и ход миграций рыб [1, 41], регулируют смолтификацию у стальноголового лосося [131]. При этом во взаимосвязанном действии этих факторов большее значение имеют ускорение светового дня и изменение температур во времени, а не абсолютные величины показателей [131].

При изучении температурных реакций рыб возникает вопрос, насколько сравнимы данные по температурам, которые рыбы выбирают в опыте и при которых они встречаются в естественных условиях. Фергюсон [61] и другие авторы [48, 57] установили, что термофильные (теплолюбивые) виды, например *Micropterus dolomieu*, избирают в эксперименте более высокие температуры, чем в природе, а криофильные (холодолюбивые), такие как байкальский омуль [22], горбуша, кета [53], американская паляя [57, 71] и др., могут переходить не только в зону повышенных, но и в зону более низких температур по сравнению с исходными. Выбор высоких температур объясняется или отсутствием «синергизма» (одновременное действие нескольких факторов среды) [53], или адаптацией рыб при их продвижении в термоградиентных условиях [42—44]. С нашей точки зрения, выбор как более высоких, так и низких температур можно объяснить стремлением рыб занять стационарное состояние, соответствующее данному сезону года. При этом необходимо учитывать, что у эвритермных и теплолюбивых рыб средних широт абсолютные значения температур водоема в летние месяцы, как правило, на 2—5° ниже возможного устойчивого стационарного состояния (23—28°).

В Рыбинском водохранилище в июле холодного 1970 г. сеголетки леща, плотвы, густеры и окуня, отловленные рамовым тралом и марлевой воло-

кушей, встречались в диапазоне температур 16—23°, а в теплом 1972 г. — в интервале 21—28°. Эти результаты, а также факты привлечения эвритермных и теплолюбивых рыб в сбросные подогретые воды [29, 44, 45] и выпадание холодолюбивых рыб из состава ихтиофауны в этих зонах [29] говорят в пользу соответствия экспериментальных данных и полевых наблюдений.

Многие работы посвящены изучению влияния на избираемые температуры температур предварительной акклимации рыб. Дудоров (у *Girella nigricans*) [60], Н. А. Европейцева (у личинок налима) [6], Питт с соавторами [110] (у карпа), Ленкиевич (у леща) [91] и другие исследователи [22, 23, 61, 63, 85] показали, что избираемая рыбой температура повышается с увеличением температур акклимации. Ряд авторов указывает на отсутствие такой закономерности [53, 130, 136]. Например, радужная форель [68] независимо от температуры акклимации (5, 10, 15, 20°) в различные сезоны года имела модальные избираемые температуры в диапазоне 11—16°, а озерный голец, акклимированный к тем же температурам, избирал 11.8° [96]. Отсутствие положительной корреляции между температурами акклимации и избираемыми проявляется у рыб с сезонной динамикой первого типа, для которых, как указывалось выше, характерно, видимо, одно стационарное устойчивое состояние в годовом цикле жизнедеятельности организмов. Так можно объяснить стого определенный интервал температур, избираемый этими рыбами и в различные сезоны года. Между тем для рыб с сезонной динамикой второго типа (лещ, плотва и др.), имеющих два устойчивых стационарных состояния (летнее и зимнее), увеличение избираемых температур с повышением температур акклимации кажется вполне закономерным. Этот процесс можно рассматривать как стремление рыб занять летнее стационарное состояние, оптимальный температурный режим для которого, как правило, выше температуры акклимации.

При постепенном повышении температур акклимации наступает момент, когда рыбы перестают избирать более высокие температуры. Такую точку Фрай [63] называет «окончательной избираемой температурой» и считает ее важной экологической характеристикой вида. Находят данную точку методом построения в системе координат. Пересечение кривой избираемых температур с равноделящей, проведенной из точки пересечения осей, дает исходную величину.

У теплолюбивых и эвритермных видов рыб окончательная избираемая температура колеблется в диапазоне 20—24° у желтого окуня [61, 98], до 32° — у карпа [102], у холодолюбивых от 11.7° — у чавычи [53], до 13—20° — у радужной форели [23, 57, 68, 85]. Как показали наши опыты, это условие (равенство температур акклимации и избираемых) в сезонном жизненном цикле для эвритермных рыб, например леща, выполняется дважды — летом и зимой: в летнем устойчивом стационарном состоянии, когда окончательная избираемая температура, видимо, не превышает 28—29° (максимальная отмеченная величина), и зимой, когда акклимированный с постепенным снижением температур до уровня 1—2° лещ в декабре—феврале остается в этой же зоне, причем летние и зимние окончательные избираемые температуры поддерживаются значительный промежуток времени — 4—6 месяцев. Для рыб с одним устойчивым стационарным состоянием такое условие может соблюдаться в любой сезон года.

Сезонная изменчивость избираемых температур пойкилотермных животных дает необходимый материал для толкования такого важного в современной экологии понятия как оптимум жизнедеятельности организма. Согласно В. С. Ивлеву [10], в основе экологического понимания оптимума лежит множественность отдельных процессов, упорядоченных при помощи координирующих систем, в первую очередь нервным аппаратом той или иной сложности и совершенства. При экологическом анализе объектом изучения всегда является организм в виде единой целостной системы [10].

Равенство избираемых температур в естественной среде и в лабораторных условиях у ряда видов рыб позволило В. С. Ивлеву заключить, что избирае-

мые температуры отвечают экологическому пониманию оптимума применительно к животным, находящимся в определенном физиологическом состоянии. С оговоркой, что в эксперименте более резко проявляется действие термического фактора и скрадывается влияние других абиотических и биотических, можно говорить о частичном совпадении окончательных избираемых температур в летний сезон, оптимальных для развития и жизнедеятельности организмов температур и летнего устойчивого стационарного состояния по крайней мере у эвритермных видов рыб.

Сезонная динамика избираемых температур рыб в каждый определенный момент времени зависит от возраста животных [48, 98], пола и стадии зрелости рыб [124], размера особей [61, и др.], предварительного голодания [5, 84], количества рыб в опыте [48, 61, 91], уровня освещенности [39, 130], газового состава воды [39], анестезии [69], токсических веществ [105]. Изучение этих зависимостей обогащает наши представления об экологических и этологических особенностях различных видов рыб и их взаимоотношений.

Жизненные циклы эвритермных рыб средних широт, наблюдаемые в природе, состоят из периодически повторяющихся стадий нереста, нагула и зимовки, при которых организм пойкилотермных животных находится в различных физиологических состояниях. Избираемая температура представляет собой количественный показатель, характеризующий реакцию рыб на температурный фактор, который зависит в первую очередь от сезона года и возраста животных. Сезонная динамика избираемых температур рыб различных видов, полученная в лабораторных условиях, несомненно определяется взаимоотношением внутреннего состояния организма и среды и отражает экологические особенности жизненного цикла рыб.

Изучение избираемых температур рыб в зависимости от сезона года, возраста животных и их принадлежности к определенному фаунистическому комплексу позволит уточнить механизм и причины выбора температур, поставить в связь экспериментальные и полевые данные, разрешить вопрос об экологическом оптимуме, оценить степень эври- и стенотермности рыб.

Круг вопросов, рашаемых при изучении сезонной динамики избираемых температур рыб, не ограничивается чисто научными интересами, а представляет и огромное практическое значение, связанное с вопросами управления поведением рыб в зонах гидротехнических сооружений и термальных сбросов, привлечением животных на искусственные нерестилища, проведением акклиматизационных меропрятий, а также в прудовых хозяйствах.

Развитие и углубление всех этих проблем возможно на основе термодинамического подхода, рассматривающего жизненный цикл организмов как взаимосвязь нескольких стационарных состояний.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бирман И. Б. Лососи в морском периоде жизни. — В кн.: Тихий океан. III. Рыбы открытых вод. М., 1967, с. 67—87.
2. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности у рыб. Минск, 1956. 250 с.
3. Граевский Э. Я. Термопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и членистоногих. — Ж. общ. биол., 1946, т. 7, № 6, с. 455—472.
4. Граевский Э. Я., Заболоцкий А. А. К изучению термотактического оптимума пресноводных бенгических животных. — Учен. зап. ЛГУ, 1939, сер. биол., вып. 9. № 35, с. 137—142.
5. Дзян Яо Цин. Изменения предпочитаемых температур у некоторых видов осетровых рыб при разном уровне пищевого насыщения. — Научн. сообщ. Ин-та физиол. АН СССР, 1959, вып. 1, с. 125—127.
6. Европейцева Н. В. Предпочитаемые температуры у личинок рыб. — ДАН СССР, 1944, т. 42, № 3, с. 143—146.
7. Заболоцкий А. А. Термо- и фототаксисы личинок. — Зоол. ж., 1939, т. 18, вып. 6, с. 976—988.
8. Зенякин Л. А. К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена на температуру *Operophtera brumata* и *Chloridea obsoleta*. — Энтомол. обозр., 1938, т. 27, вып. 3—4, с. 174—180.

9. Зотин А. И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М., 1974. 184 с.
10. Ивлев В. С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды. — Тр. совещ. по физиологии рыб, М., 1958, с. 288—296.
11. Ивлев В. С. Анализ механизма распределения рыб в условиях температурного градиента. — Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 4, с. 494—499.
12. Ивлев В. С. Методы определения избираемой температуры. — В кн.: Руководство по методике исследования физиологии рыб. М., 1962, с. 344—353.
13. Ивлев В. С. Изучение распределения животных в градиентных условиях среды как метод эколого-физиологического анализа. — Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 1963, т. 16, с. 277—281.
14. Ивлев В. С., Лейзерович Х. А. Экологический анализ распределения животных в градиентных температурных условиях. — Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, 1960, т. 1 (5), с. 3—27.
15. Ивлева И. В. Влияние температуры и влажности на распределение энхитреид (*Enchitiraeus albidus* Henle). — Тр. Латв. отд. ВНИРО, 1953, т. 1, с. 205—212.
16. Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М., 1950. 177 с.
17. Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. I. Дивергенция некоторых эколого-физиологических близких форм млекопитающих. Харьков, 1950, 268 с.
18. Кирсипуу А., Лаугасте К. О сезонных изменениях белкового обмена у леща. — В кн.: Экологическая физиология рыб. М., 1973, с. 211—212.
19. Кирсипуу А., Лаугасте К. Некоторые аспекты влияния температуры на обмен веществ рыб. — В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов. Вильнюс, 1975, с. 371—374.
20. Кожанчиков И. В. К вопросу о жизненном термическом оптимуме. VII. Физиологическая характеристика стено- и эвритермных насекомых. — Зоол. ж., 1936, т. 15, вып. 2, с. 217—244.
21. Кожанчиков И. В. К вопросу о жизненном термическом оптимуме. (О лабильности процессов развития насекомых в отношении термических влияний). — Зоол. ж., 1946, т. 25, вып. 1, с. 27—35.
22. Мантельман И. И. Избираемые температуры у молоди некоторых видов промысловых рыб. — Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, М., 1958, вып. 8, с. 297—302.
23. Мантельман И. И. О распределении молоди некоторых видов рыб в термоградиентных условиях. — Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 47, вып. 1, с. 1—62.
24. Мельников В. Н. Биофизические основы промышленного рыболовства. М., 1973. 392 с.
25. Лапкин В. В., Поддубный А. Г. К использованию термоградиентной зоны для управления поведением рыб. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, № 27, с. 56—58.
26. Лапкин В. В., Соболев Г. Н. Распределение молоди леща в термоградиентной среде. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1976, № 30, с. 44—45.
27. Лаугасте К., Кирсипуу А., Кангур А. Влияние питания и температуры воды на некоторые гистохимические показатели печени, белка, сыворотки крови и биохимический состав мышц у леща. — В кн.: Гидробиологические исследования. Т. 6. Тарту, 1974, с. 199—206.
28. Неумин И. В. Реагирование клещей на свет и температуру. «Б. м.», «б. г.»
29. Никаноров Ю. И. О некоторых закономерностях формирования ихтиофауны в водоемах под влиянием сбросных вод тепловых электростанций. — Матер. II симп. «Влияние тепловых электростанций на гидрол. и биол. водоемов», Борок, 1974, с. 112—115.
30. Поддубный А. Г., Голованов В. К., Лапкин В. В. Поведение рыб в термоградиентных условиях в зависимости от сезона года. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1976, № 30, с. 41—43.
31. Пономарев Л. Л. Реакции некоторых куных (*Mustelidea*) на температуру. — Зоол. ж., 1944, т. 23, вып. 1, с. 51—55.
32. Постникова Л. К. К методике изучения предпочитаемой температуры и солености водных животных. — Зоол. ж., 1938, т. 17, вып. 2, с. 342—344.
33. Праздника Н. В. Высшая нервная деятельность рыб. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 36—68.
34. Рубцов И. А. О предпочитаемых температурах саранчовых. — Защита растений, 1935, № 3, с. 33—38.
35. Рюмин А. В. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм. — Сб. студенч. науч. работ МГУ, 1939, вып. 6, с. 55—84.
36. Строганов Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды. М., 1956, 154 с.
37. Татьянкин Ю. В. Распределение молоди трески *Gadus morhua morhua*, сайды *Pol-lachius virens* и пикши *Melanogrammus aeglefinus* в термоградиентных условиях. — Вопр. ихтиол., 1972, т. 14, вып. 5, с. 869—874.

38. *Татьянкин Ю. В.* Влияние температуры предварительной адаптации на распределение молоди трески *Gadus morhua morhua* и сайды *Pollachius virens* в температурном градиенте. — *Вопр. ихтиол.*, 1974, т. 14, вып. 5, с. 1104—1113.
39. *Шкорбатов Г. Л.* Избираемая температура и фототаксис личинок сегова. — *Зоол. ж.*, 1966, т. 45, вып. 10, с. 1515—1525.
40. *Шкорбатов Г. Л.* Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков, 1973. 200с.
41. *Штейнфельд А. А.* О зависимости сроков размножения весеннерестующих рыб от температуры воды на пойме и в Волге. — *Тр. Тат. отд. ВНИОРХ*, 1948, вып. 4, с. 96—102.
42. *Alabaster J. S.* Effects of heated discharges on freshwater fish in Britain. — In: *Biological aspects of thermal pollution*. Vanderbilt Univ. Press., 1969, p. 354—370.
43. *Alabaster J. S., Downing A. L.* The behaviour of roach (*Rutilus rutilus* L.) in temperature gradients in a large outdoor tank. — *Proc. 8 th. Sess. Indopacific Fish. Council.*, 1960, vol. III, p. 49—51.
44. *Alabaster J. S., Downing A. L.* A field and laboratory investigation of the effect of heated effluents on fish. — *Fish. Invest.*, 1966, ser. 1, vol. 6, N 4, p. 1—42.
45. *Allen J. H., Boydston L. B., Garsia F. G.* Reaction of marine fishes around warm water discharge from atomic steam generation-plant. — *Progr. Fish. Cult.*, 1970, vol. 32, N 1, p. 9—16.
46. *Bacon E. J., Neill W. H., Jr. Kilambi R. V.* Proc. 21st Ann. Conf. S. E. Assn. Game. Fish. Comm., 1967, p. 411—421.
47. *Badenhuizen T. R.* Temperature selected by *Tilapia mossambica* (Peters) in a test tank with a horizontal temperature gradient. — *Hydrobiol.*, 1967, vol. 30, N 3—4, p. 541—554.
48. *Barans C. A., Tubb R. A.* Temperature selected seasonally by four fishes from Western Lake Erie. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1973, vol. 30, p. 1697—1703.
49. *Beamish F. W. H.* Influence of temperature and salinity acclimation on temperature preference of the euryhaline fish *Tilapia nilotica*. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1970, vol. 27, p. 1209—1214.
50. *Bodenheimer F. S.* Über die Temperaturabhängigkeiten von Insecten. III. Die Beziehungen der Vorzugstemperatur zur Luftfeuchtigkeit der Umgebung. — *Z. vergl. Physiol.*, 1931a, Bd. 13, N 4, s. 740—747.
51. *Bodenheimer F. S.* Über thermotaktischen Verhalten, Kozeptemperatur und Aktivitätsminimum bei Insecten. — *Zool. Anz.*, 1931b, Bd. 93, N 1—2, s. 59—61.
52. *Bodenheimer F. S.* Observation on rodents in Herter's temperature gradient. — *Physiol. Zool.*, 1941, N 14, p. 186—192.
53. *Brett J. R.* Temperature tolerance in young Pacific salmon genus *Oncorhynchus*. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1952, vol. 9, N 6, p. 265—323.
54. *Brett J. R.* Some principles in the thermal requirements of fishes. — *Quart. Rev. Biol.*, 1956, vol. 31, N 2, p. 75—87.
55. *Cabanac M., Jeddi E.* Thermopreferendum et thermoregulation comportementale chez trois poikilothermes. — *Physiol. a. Behavior.*, 1971, vol. 7, N 3, p. 375—380.
56. *Cahn A. R.* An ecological study of southern Wisconsin fishes. The brook silverside (*Labidesthes sicculus*) and the cisco (*Leucichthys artedi*) in their relations to region. — *Illinois Biol. Monogr.*, 1927, vol. 11, p. 1—151.
57. *Cherry D. S., Dickson K. L., Cairns J. Ir.* Temperatures selected and avoided by fishes at various acclimation temperatures. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1975, vol. 32, N 4, p. 485—491.
58. *Coutant C. C.* Temperature selection by fish — a factor in power-plant impact assessments. — *Environ. Eff. Colling Syst. Nucl. Power Plants Proc. Symp.*, Oslo, 1974, Vienna, 1975, p. 575—597.
59. *Crawshaw L. I., Hammel H. T.* Behavioral regulation of internal temperature in the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus*. — *Compt. Biochem. a. Physiol.*, 1974, vol. A47, N 1, p. 51—60.
60. *Doudoroff P.* Reactions of marine fishes to temperatures gradients. — *Biol. Bull.*, 1938, vol. 75, N 3, p. 494—509.
61. *Ferguson R. G.* The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperature lakes and streams. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1958, vol. 15, p. 607—624.
62. *Fisher K. C., Elson P. F.* The selected temperature of atlantic salmon and speckled trout and the effect of temperature on the response to an electrical stimulus. — *Physiol. Zool.*, 1950, vol. 23, N 1, p. 27—34.
63. *Fry F. E. I.* Effects on environment on animal activity. — *Univ. Toronto Stud., Biol. Ser.*, 1947, vol. 55, p. 1—62.
64. *Fry F. E. I.* Temperature preference and cruising speed of largemouth and smallmouth bass in relation to acclimation temperature. — *Craphs in Ontario Fish. Res. Lab., Libr.*, Toronto, 1950, p. 1—35.
65. *Fry F. E. I.* The experimental study of behaviour in fish. — *Proc. Indo-Pac. Fish. Council.*, 1958, vol. 3, p. 37—42.
66. *Fry F. E. I.* Animals in aquatic environments: fishes. — In: *Handbook of Physiology*, 1964, Sect. 4, vol. 44, p. 715—728.

67. Fry F. E. I. The effect of environmental factors on the physiology of fish. — In: Fish Physiology, vol. 6, Ac. Press, N. Y.—London, 1971, p. 1—99.
68. Garside E. T., Tait I. S. Preferred temperature of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) and its unusual relationship to acclimation temperature. — Canad. J. Zool., 1958, vol. 36, N 4, p. 563—567.
69. Goddard C. G., Lilley G. W., Tait I. S. Effect of M. S. 222 anesthetization on temperature selection in lake trout *Salvelinus namaycush*. — J. Fish Res. Board Canada, 1974, vol. 31, p. 100—103.
70. Gunn D. L., Cosway C. A. The temperature and humidity relation of the cockroach. V. Humidity preference. — J. Exptl. Biol., 1938, vol. 15, N 4, p. 555—563.
71. Graham J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of speckled trout *Salvelinus fontinalis*. — Canad. J. Res., ser. D, 1949, vol. 27, p. 270—288.
72. Harrington R. W. Photoperiodism in fishes in relation to the annual sexual cycle. — In: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Washington, 1959, p. 651—667.
73. Henschel J. Reizphysiologie Untersuchungen an der Käsemille *Tyrolichus casei*. — Z. vergl. Physiol., 1929, N 9, s. 802—837.
74. Herbert W. M. Die Rolle des Warmefaktors im Tierreich und ein neues Hilfsge zu seiner Messung. — Wiss. Ann., 1956, Bd. 5, N 3, s. 202—210.
75. Herter K. Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insecten. — Z. vergl. Physiol., 1924, Bd. 1, N 1—2, s. 221—288.
76. Herter K. Das thermotaktische Optimum bei Nagetieren, ein mendelndes Art—und Rassenmerkmal. — Z. verg. Physiol., 1936, Bd. 23, N 4, s. 605—650.
77. Herter K. Die Beziehungen zwischen der Ökologie und der Thermotaxis der Tiere. — Biol. gen., 1942, Bd. 17, N 1—2, s. 243—309.
78. Herter K. Der Temperatursinn der Insekten. Dunker und Humboldt., Berlin, 1953. 378 s.
79. Hoar W. S. The endocrine system as a chemical link between the organism and its environment. — Trans. Roy. Soc. Canada, 1965, vol. 3, N 4, p. 175—200.
80. Hoar W. S., Robertson C. B. Temperature resistance of goldfish maintained under controlled photoperiods. — Canad. J. Zool., 1959, vol. 37, p. 419—428.
81. Horoszewicz L. Oddziaływanie podwyższonych temperatur na ryby. — Ecol. polska, 1969, vol. 15, N 4, p. 299—321.
82. Hyrley D. A., Woodall W. L. Responses of young pink salmon to vertical temperature and salinity gradients. — Progr. Rept. Internat. Pac. Salm. Fish. Comm., 1968, N 19, p. 1—80.
83. Javaid M. I. The course of selected temperature during thermal acclimation of some salmonids. — Nucleus (Pakistan), 1972, vol. 9, N 1—2, p. 103—106.
84. Javaid M. I., Anderson I. M. Influence of starvation on selected temperatures of some salmonids. — J. Fish. Res. Board Canada, 1967, vol. 24, N 7, p. 1515—1519.
85. Javaid M. I., Anderson I. M. Thermal acclimation and temperature selection in Atlantic salmon *Salmo salar* and rainbow trout *Salmo gairdneri*. — J. Fish. Res. Board Canada, 1967, vol. 24, N 7, p. 1507—1513.
86. Kelso J. R. M. Influence of a thermal effluent on movement of brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*) as determined by ultrasonic tracking. — J. Fish. Res. Board Canada, 1974, vol. 31, N 9, p. 1507—1513.
87. Krogh A. The comparative physiology of respiration mechanisms. Philadelphia, 1941. 172 p.
88. Krüger F. Zwei Temperaturorgeln. — Zool. Anz., 1952, Bd. 31, s. 12—17.
89. Krumbiegel I. Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. — Zool. J. System., 1932, Bd. 63, s. 183—280.
90. Kuo C. M., Nash C. E., Shehaden Z. H. The effect of temperature and photoperiod on ovarian development in captive grey mullet (*Mugil cephalus* L.). — Aquaculture, 1974, vol. 3, N 1, p. 25—43.
91. Lenkiewicz Z. Temperature preferendum of some freshwater fishes. — Folia biol. Polska, 1964, vol. 12, N 1, p. 95—140.
92. Licht P., Brown A. G. Behavioral thermoregulation and its role in the ecology of the red-bellied newt, *Taricha rivularis*. — Ecology, 1967, vol. 48, p. 598—611.
93. Lowe C. H., Heath W. G. Behavioral and physiological responses to temperature in the desert pupfish *Cyprinodon macularius*. — Physiol. Zool., 1969, vol. 42, p. 53—59.
94. Lutfi M. Das thermotaktische Verhalten einiger Reptilien. — Inaugural Diss. Zool. Inst. Univ., Berlin, 1936. 180 s.
95. Martini E. Zur Kenntnis des Verhaltens der häuse gegenüber Wärme. — Z. angew. Entomol., 1916, Bd. 4, s. 34—41.
96. Mc Cauley R. W., Tait I. S. Preferred temperature of lake trout (*Salvelinus hamaycush*). — J. Fish. Res. Board Canada, 1970, vol. 27, p. 1729—1733.
97. Mc Cauley R. W., Pond W. L. Temperature selection of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fingerlings in vertical and horizontal gradients. — J. Fish. Res. Board Canada, 1971, vol. 28, N 11, p. 1801—1804.
98. Mc Cauley R. W., Read L. L. A. Temperature selection by juvenile and adult yellow perch (*Perca flavescens*), acclimated to 24° C. — J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, p. 1253—1255.

99. *Meldrim I. W., Gift I. I.* A report on an experimental study of temperature preference and avoidance of striped bass. — Ichthyolog. Assoc., Ithaca, 1970, p. 1—70.
100. *Meldrim I. W., Gift I. I.* Temperature preference, avoidance and shock experiments with estuarine fishes. — Ichthyol. Assoc. Bull., 1971, N 7, p. 1—75.
101. *Mendelson M.* Ueber den Thermotropismus einzelliger organismen. — Pflügers Arch. ges. Physiol., 1895, vol. 60, p. 1—27.
102. *Neill W. N.* Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to a heated effluent from a stream-electric power plant (Lake Monona, Wisc.). — Ph. D. Dis., Univ., Wisconsin, Madison, 1971, 180 p.
103. *Nieschulz O.* Ueber die Temperaturabhängigkeit der Aktivität und die Vorzugstemperatur von *Musca domestica* und *Fannia canicularis*. — Zool. Anz., 1935, Bd. 110, N 9—10, s. 225—233.
104. *Norris K. S.* The functions of temperature in the ecology of the percoid fish *Girella nigricans* (Ayres). — Ecol. Monogr., 1963, vol. 33, p. 23—62.
105. *Ogilvie D. M., Anderson I. M.* Effect of DDT on temperature selection by young Atlantic salmon, *Salmo salar*. — J. Fish. Res. Board Canada, 1965, vol. 22, p. 503—512.
106. *Ogilvie D. M., Fryer I. L.* Effect of Sodium pentobarbital on the temperature selection response of guppies (*Poecilia reticulata*). — Canad. J. Zool., 1971, vol. 49, p. 949—951.
107. *Opuszynski K.* Temperature preference of fathead minnow *Pimephales promelas* (Rafinesque) and its changes induced by copper salt  $\text{CuSO}_4$ . — Polskue Arch. Hydrobiol., 1971, vol. 18, p. 401—408.
108. *Parker I. R.* Some effects of temperature and moisture upon *Melanopus mexicanus* Saussure and *Camnula pellicida* Scudder (Orthoptera). — Bull. Montana Agr.-Exper. Sta., Bozeman, 1930, p. 1—32.
109. *Peterson R. H.* Temperature selection of atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) as influenced by various chlorinated hydrocarbons. — J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, p. 1091—1097.
110. *Pitt T. K., Garside E. T., Hepburn R. L.* Temperature selection of the carp (*Cyprinus carpio* L.). — Canad. J. Zool., 1956, vol. 34, p. 555—557.
111. *Proffitt M. A.* Effects of heated discharge upon aquatic resources of White River at Petersburg «Indiana». Indiana univ. (Bloomington) Water Res. Cent., 1969, vol. 3, p. 1—65.
112. *Reynolds W. W.* Orientation responses of laboratory-reared larval and juvenile gulf grunion *Leuresthes sardina* to artificial gradient. — Ph. Doct. Dis., Univ. Arisona, Tucson, 1973, 185 p.
113. *Rochelle I. M., Coutant C. C.* Temperature sensitive ultrasonic fish. tag Q-5099, Oak Ridge. Nat. Lab., Oak Ridge, Tenn., 1974, p. 1—22.
114. *Rosin P. N., Mayer G.* Thermal reinforcement and thermoregulatory behaviour in the goldfish *Carassius auratus*. — Science, 1961, vol. 134, p. 942—943.
115. *Roy A. W.* The effects of hypohysectomy on temperature selection of small goldfish, *Carassius auratus* L. — L. M. Sc. Thesis Dept. biol., Queen's Univ., 1969, p. 36—48.
116. *Roy A. W., Johansen P. H.* The temperature selection of small, hypohysectomised goldfish (*Carassius auratus* L.). — Canad. J. Zool., 1970, vol. 48, p. 323—326.
117. *Ruff P. W., Zippel U.* — Acta biol. med. german., 1966, Bd. 16, s. 395—403.
118. *Schmeing-Endberding F.* Die Vorzugstemperatur einiger Knochen fische und ihre physiologische Bedeutung. — Z. Fischerei, 1953, Bd. 2, N 1—2, s. 125—155.
119. *Shelford V. E., Powers F. B.* An experimental study on the movements of herring and other marine fishes. — Biol. Bull., 1915, vol. 28, p. 315—334.
120. *Stinson R. H., Fisher K. C.* Temperature selection in der mice. — Canad. J. Zool. 1953, vol. 31, N 4, p. 404—416.
121. *Strübing H.* Über Vorzugstemperaturen von Amphibian. — Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1954, Bd. 43, N 4, s. 357—386.
122. *Sullivan C. M.* Aspects of the physiology of temperature selection in speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). — Ph. Doct. thesis, Dept. Zool., Univ. Toronto, 1949. 177 p.
123. *Sullivan C. M.* Temperature reception and responses in fish. — J. Fish. Res. Board Canada, 1954, vol. 11, N 2, p. 153—170.
124. *Sullivan C. M., Fisher K. C.* Seasonal fluctuations in the selected temperatures of speckled trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). — J. Fish. Board Canada, 1953, vol. 10, N 4, p. 187—195.
125. *Sullivan C. M., Fischer K. C.* The effects of light on the temperature selection in speckled trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). — Biol. Bull., 1954, vol. 107, N 2, p. 278—288.
126. *Syed N. A.* Effects of temperature and light on the cyclical changes in the spermatogenic activity of the lake chub *Conesius plumbeus* (Agassiz). — Canad. J. Zool., 1966, vol. 44, N 2, p. 161—171.
127. *Thomsen E., Thomsen M.* Über das Thermopreferendum der Larven einiger Fliegenarten. — Z. vergl. Physiol., 1937, Bd. 24, N 3, s. 343—380.
128. *Totze R.* Sinnphysiologie der Zecken. — Z. vergl. Physiol., 1933, Bd. 19, N 3, s. 111—161.
129. *Villardebó A.* Sur le preferendum thermique des insectes. III. Sur l'évaluation de l'activité du Grillon, Physiol. comp. Oeol., 1949, vol. 1, p. 86—83.



130. *Vlaming V. L.* Thermal selection behaviour in the estuarine goby *Gillichthys mirabilis* Cooper. — J. Fish. Biol., 1971, vol. 3, N 3, p. 277—286.
131. *Wagner H. H.* Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). — Canad. J. Zool., 1974, vol. 52, N 2, p. 219—234.
132. *Wells N. A.* Resistance and reactions of fishes to temperatures. — Trans. Illinois. Acad. Sci., 1914, vol. 7, p. 1—11.
133. *Wilkes A.* The influence of selection on the preferendum of a chalcid (*Microplectron fascipennis* Zett) and its significance in the biological control of an insect pest. — Proc. Roy. Soc., 1941—1942, vol. 130, p. 400—415.
134. *Workman G., Fischer K. C.* Temperature selection and effect of temperature of movements in frog tad poles. — Amer. J. Physiol., 1941, vol. 133, N 2, p. 499—500.
135. *Zahn M.* Eine neue Wassertemperaturorgel. — Internat. Rev. Hydrobiol., 1960, Bd. 45, s. 455—460.
136. *Zahn M.* Die Vorzugstemperaturen zweier Cypriniden and eines Cyprinodonten und die Adaptiostypen der Vorzugstemperatur bei Fischen. — Zool. Beitr., 1962, Bd. 7, N 1, p. 15—25.
137. *Zahn M.* Jahreszeitliche veränderungen der Vorzugstemperaturen von Scholle (*Pleuronectes platessa* Linne) und Bitterling (*Rhodeus sericeus* Pallas). — Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 1963, s. 562—580.

## ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЗМА ДЕЙСТВИЯ НИЗКИХ рН У ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

В последнее время все большее внимание исследователей привлекают механизмы действия веществ, которые, попадая в водную среду, изменяют ее физико-химические свойства и оказывают губительное влияние на живые организмы. Многие из них изменяют концентрацию водородных ионов, что оказывает как непосредственное влияние на функциональные способности гидробионтов, так и опосредованное — через изменение свойств имеющихся и сбрасываемых в воду веществ.

Защелачивание водоемов происходит не только естественным путем (образование гуминовых кислот, окисление серы и сульфидов в природных условиях), но и в результате накопления разнообразных промышленных отходов и непосредственного сбрасывания в воду минеральных кислот. Некоторые широко используемые в сельском хозяйстве инсектициды, например хлорофос, попадая в нейтральную или слабощелочную воду, увеличивают в ней концентрацию  $H^+$ , так как разлагаются с образованием  $HCl$  [3]. Американские авторы указывают, что в Пенсильвании в связи с развитием горнодобывающей промышленности подвержены значительному кислотному загрязнению около 1600 км рек. В таких реках видовой состав рыб ограничен, их популяции бедны или же вовсе не обнаружены [10]. Имеются сведения о кислых озерах на севере Европы с чрезвычайно бедной флорой и фауной [6].

Известно, что значительное повышение концентрации  $H^+$  (снижение значений рН) в среде ведет к закислению крови (ацидозу), ухудшению связывания кислорода гемоглобином и в конце концов к гибели рыб [5, 6]. Некоторые авторы усматривают механизмы токсического действия низких рН в коагуляции слизи на жаберном эпителии и в происходящем вследствие этого удушье, другие наблюдали разрушение жаберного эпителия в кислой среде, чем объясняют гибель рыб [6]. В сравнительно недавно выполненных исследованиях показано, что нарушение баланса  $Na^+$  в организме может служить одной из причин гибели рыб в кислой среде [9, 10].

В целом вопрос о механизме токсического действия высоких концентраций  $H^+$  представляется сложным и малоизученным. Поэтому мы сочли целесообразным исследовать действие низких рН на проницаемость покровов тела для ионов  $Na^+$  у некоторых представителей пресноводных рыб. Определенное внимание при этом было уделено вопросу о роли  $Ca^{++}$ , содержащегося в наружной среде.

Использовались три вида половозрелых рыб: плотва (*Leuciscus rutilus*. — 35—100 г), карась (*Carassius carassius* — 25—40 г), окунь (*Perca fluviatilis* — 100—300 г), кроме того, молодь плотвы весом 0.8—1.0 г, отдельные наблюдения проведены на щуке (*Esox lucius*).

Рыбы акклиматизировались в температуре 19—20°, при которой проводились все опыты. В ходе экспериментов осуществлялась непрерывная аэрация среды, в которую помещали рыбу.

Содержание  $\text{Na}^+$  в крови и в воде определялось с помощью пламенного фотометра-колориметра «Flarhokol». Значения рН крови и наружной среды измерялись рН-метром «рН-340».

Для исследования выхода  $\text{Na}^+$  во внешнюю среду рыбы, предварительно отмытые дистиллированной водой, помещались в сосуды с безнатриевой средой определенного значения рН (половозрелые особи в количестве 3 шт. в 1 л, молодь — 5 шт. в 10 мл среды). Подкисление воды производили с помощью  $\text{HCl}$ . Буферные системы в данном случае не применялись ввиду кратковременности опытов — 10 мин. рН среды изменялось не более чем на 5%. Пробы воды для определения концентрации  $\text{Na}^+$  брались в момент погружения рыб в подкисленную и контрольную нейтральную среду, затем через 5 и 10 мин. Подсчитывалась средняя скорость потери  $\text{Na}^+$  за время опыта в пересчете на 1 час.

При проведении более длительных опытов в дистиллированной воде (объем 10 л) заданное значение рН поддерживалось периодическим добавлением  $\text{HCl}$ . Искусственные буферные смеси и в этом случае оказались нежелательными, так как могли в значительной мере исказить результаты экспериментов. В пресной воде с ее буферными свойствами,

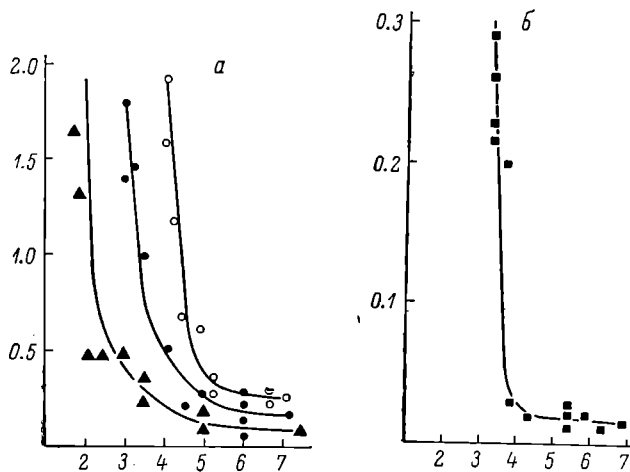


Рис. 1. Зависимость скорости потери  $\text{Na}^+$  от рН наружной среды у разных видов рыб.

а: 1 — окунь, 2 — плотва половозрелая, 3 — молодь плотвы; б — крась. По оси ординат — скорость общей потери  $\text{Na}^+$ , мг/г в час; по оси абсцисс — значения рН.

а также в результате использования в опыте больших объемов (150 л) значения рН изменялись незначительно в течение нескольких часов и также поддерживались добавлением кислоты.

Концентрация  $\text{H}^+$  и  $\text{Na}^+$  в крови определялась только у половозрелых особей (5—15 шт. в каждом опыте). У рыб, подвергавшихся влиянию кислой среды, кровь брали из хвостовой артерии (хвост отрезался) непосредственно перед гибелью в момент прекращения движений жаберных крышек. При статистической обработке результатов использовалась вероятность безошибочных прогнозов  $\beta=0.95$  [4].

Результаты опытов свидетельствуют об увеличении потери  $\text{Na}^+$  организмом рыб в условиях повышения концентрации  $\text{H}^+$  (рис. 1). У карасей и плотвы особенно значительные сдвиги в натриевом обмене наблюдаются при рН наружной среды ниже 4.0. В этой зоне скорость потери  $\text{Na}^+$  у них возрастает в 6—8 раз. У окуня аналогичный эффект происходит при рН ниже 3.0, а у молоди плотвы — при рН ниже 4.8.

Перевязка мочевыводящего канала у карасей заметно не влияет на усиленную утечку  $\text{Na}^+$  при воздействии кислой среды. Это позволяет заключить, что увеличение скорости общей потери  $\text{Na}^+$  связано в первую очередь с нарушением нормального функционирования покровов тела, главным образом эпителия жабр.

Максимальная продолжительность жизни плотвы в дистиллированной воде с рН 3.7 составляет 1.0—1.5 час., окуня — 5—6 час. В пресной воде с такой же концентрацией ионов  $\text{H}^+$  плотва выживает 4—5 час., окунь — более 5 суток.

Добавление хлористого кальция ( $\text{Ca}^{++}$  40 мг/л) в подкисленную дистиллированную воду (рН 3.7) увеличивает продолжительность жизни окуня до 1—3 суток. Это позволяет предположить, что способность к выживанию в пресной воде с низкими значениями рН в значительной мере обуславливается содержанием в ней ионов  $\text{Ca}^{++}$ .

Защитная роль  $\text{Ca}^{++}$  изучалась на карасях при исследовании скорости потери  $\text{Na}^+$  в среде, содержащей  $\text{Ca}^{++}$  и лишенной его. Через 30 мин. после добавления в среду (рН 3.6) хлористого кальция наблюдалось полное подавление избыточной потери  $\text{Na}^+$  организмом рыб (рис. 2). Соли  $\text{CaCl}_2$  и

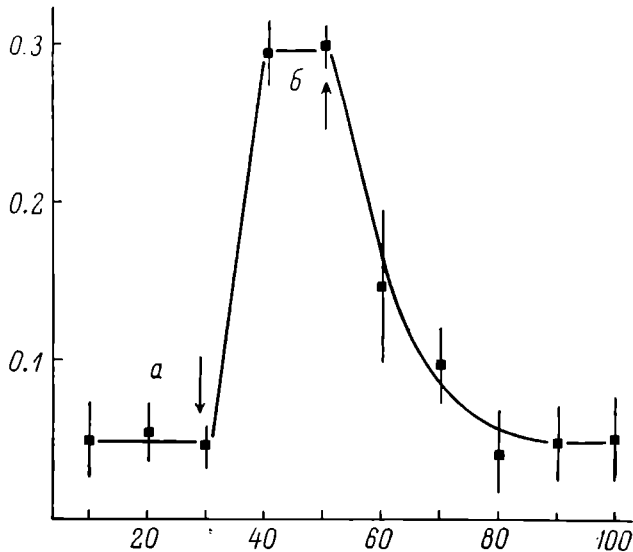


Рис. 2. Скорость общей потери  $\text{Na}^+$  у карасей при различном ионном составе среды.

*а* — дистиллированная вода (рН 5.6); *б* — дистиллированная вода +  $\text{HCl}$  +  $\text{Ca}^{++}$  (рН 3.6). Стрелками обозначена смена среды. По оси ординат — скорость общей потери  $\text{Na}^+$ , мг/г в час; по оси абсцисс — время, мин.

$\text{CaSO}_4$  в этих опытах оказались взаимозаменяемыми. Это позволяет считать, что именно катион  $\text{Ca}^{++}$  определяет указанные эффекты.

Защитное действие  $\text{Ca}^{++}$  наиболее ярко выражено у окуня и карася. Максимальный эффект у карася наблюдается в воде с содержанием  $\text{Ca}^{++}$  65 мг/л и выше. Ионы  $\text{Ca}^{++}$  в концентрации ниже 15—20 мг/л не оказывают влияния на избыточную утечку  $\text{Na}^+$  из организма при низких значениях рН. У плотвы эффект  $\text{Ca}^{++}$  незначителен и при рН ниже 3.5 не проявляется совсем.

Исследование концентрации  $\text{H}^+$  и  $\text{Na}^+$  в крови плотвы и окуня, помещенных в кислую среду, показало, что к моменту гибели у них происходит заметное закисление крови, т. е. концентрация  $\text{H}^+$  увеличивается. Содержание  $\text{Na}^+$ , напротив, снижается (рис. 3). Различия между показателями крови у опытных и контрольных рыб достоверны. В периодически сменяемой дистиллированной воде, когда рыбы лишены возможности компенсировать потерю  $\text{Na}^+$  за счет активного транспорта его из наружной среды, гибель их наступает при значительно меньшем содержании  $\text{Na}^+$  в крови, чем при воздействии среды с низкими значениями рН. Изменения рН крови у рыб, погибающих от обессоливания в обычной дистиллированной воде по сравнению с контролем незначительны (рис. 3). Эти результаты позволяют заключить, что в среде с низкими значениями рН ионный обмен рыб сопряжен с избыточным выходом  $\text{Na}^+$  наружу и с одновременным поступлением  $\text{H}^+$  внутрь организма. Очевидно, скорость движения этих ионов резко возрастает,

когда повреждаются наружные покровы тела и создаются условия для перемещения ионов по химическому градиенту. Это, по-видимому, и происходит в очень кислой среде. Мы наблюдали тонкие струйки крови в области жабр при низких, губительных для рыб значениях pH. Значит в результате нарушения покровов и обнажения капилляров создаются условия для выхода наружу не только  $\text{Na}^+$ , но и других ионов, составляющих тканевые жидкости.

Определенный интерес, на наш взгляд, представляют некоторые дополнительные наблюдения, которые прежде всего касаются видовых различий в поведении рыб, подвергнутых действию кислой среды. Так, голодные окуни, перенесенные из нормальной пресной воды (pH 7.5) в подкисленную (pH 4.5, а через несколько часов pH снижено до 3.7), активно питаются, тогда как подопытная плотва в аналогичных условиях угнетена и гибнет. У трех окуней, выживших в течение нескольких дней в среде с pH 3.5—3.7 и внешне не проявлявших симптомов отравления, значение pH крови оказалось в пределах нормы. Это свидетельствует о высокой способности отдельных особей регулировать постоянство внутренней среды, что несомненно способствует их выживанию при изменении внешних условий. Следует однако отметить, что окуни, подвергнутые резкой смене pH среды, в значительно большей мере, чем контрольные, подвергаются грибковому заболеванию. Кроме того, если окуней перенести из холодной воды (9—10°) в теплую (19—20°) без предварительной температурной акклимации и одновременно повысить в среде концентрацию  $\text{H}^+$ , то у них наблюдается быстрое необратимое помутнение роговицы. Такие особи, перенесенные в нормальную среду, вероятно, не смогут выжить из-за нарушения зрения, несмотря на то, что ионный обмен у них может нормализоваться (опыты на карасях показали, что сдвиги баланса  $\text{Na}^+$  на первых стадиях действия кислой среды обратимы). Внешних повреждений, подобных тем, которые отмечены для окуней в экстремальных условиях среды, не наблюдалось у щук (две особи). В течение 10 дней их кожные покровы не были поражены грибом, роговица не помутнела (пресная вода, pH 3.5—3.7, без предварительной температурной акклимации).

Результаты наших опытов и наблюдений интересно сопоставить с полевыми и лабораторными наблюдениями других авторов.

Используя приведенные данные (рис. 1, а) и принимая во внимание функциональную корреляцию между потерей  $\text{Na}^+$  и гибелью рыб, можно сказать, что в кислой среде окунь более устойчив, чем половозрелая плотва, а последняя более устойчива, чем ее молодь. Щука, выжившая при pH 3.5—3.7 более 10 дней, устойчивее, чем окунь.

Ихтиофауна шведского «кислого» оз. Слейден (pH 3.7—3.8) включает окуня, плотву, щуку и леща. Когда значение pH в этом озере снижается до 3.5—3.7, то прежде всего наблюдается гибель плотвы. Меньшая устойчивость плотвы и леща по сравнению с окунем и щукой отмечена и в р. Моррумсан (южная Швеция), где в результате отходов целлюлозной промышлен-

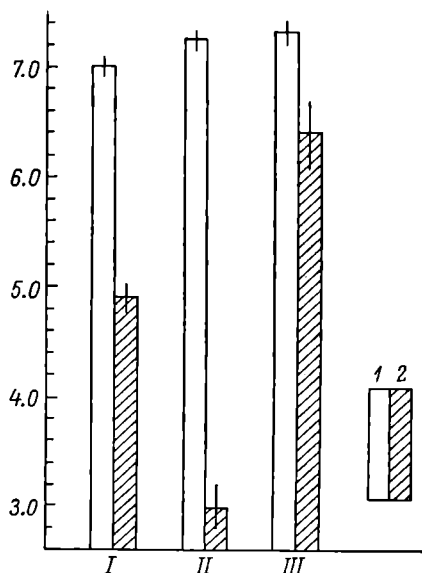


Рис. 3. Зависимость pH (1) и концентрации  $\text{Na}^+$  (2) в крови плотвы от различных условий внешней среды.

По оси ординат — показатели pH и концентрации  $\text{Na}^+$  в крови, мг/л; по оси абсцисс: I — дистиллированная вода + HCl (pH 3.7), II — дистиллированная вода (pH 5.6—6.5), III — пресная вода (pH 7.5).

ности рН воды снижается до 4.0—4.5. В оз. Сисмаярви (Финляндия) с рН 4.2—4.4 встречается лещ, плотва, окунь и щука. Из всех этих видов только щука способна размножаться в указанном диапазоне рН, а остальные виды, вероятно, периодически мигрируют из более щелочных зон [6].

Линь выживает в течение двух недель в воде с рН 3.6—3.8 без заметных повреждений, тогда как карп в этих условиях гибнет. Представители лососевых (взрослые особи) обнаружены в воде с рН 4.1—4.5, в то время как для икры и молоди этих рыб такое закисление среды губительно [6]. Различная чувствительность к действию рН среды показана и для икры палима на определенных стадиях развития [2].

Американские авторы [9, 10] показали, что в среде с низкими значениями рН продолжительность жизни гольцов обратно пропорциональна скорости потери  $\text{Na}^+$ . Таким образом, по скорости потери  $\text{Na}^+$  можно предсказать время гибели рыб. Добавление в наружную среду с рН 3.25 большого количества  $\text{NaCl}$  (150 мм) увеличивает продолжительность жизни рыб. При рН 2.0 подобного эффекта не наблюдается. Эти же исследователи показали, что в результате перемещения рыб из нормальной среды (рН 6.3—7.4) в кислую (рН 4.65) полностью подавляется активное поглощение  $\text{Na}^+$  из наружной среды, тогда как у рыб, подвергавшихся в течение 15 мин. действию кислой среды и перемещенных затем в нормальную, происходит восстановление потока  $\text{Na}^+$  внутрь организма.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что механизм действия кислой среды связан с нарушением ионной регуляции в организме рыб и прежде всего, по-видимому, с нарушением баланса  $\text{Na}^+$  и  $\text{H}^+$ . Это нарушение, судя по экспериментальным данным, начинается в первые же моменты снижения рН среды. Если оно происходит скачкообразно и скорость ионных потоков велика, то продолжительность жизни рыб короткая. В естественных условиях при постепенном изменении ионного состава среды определенные виды рыб, очевидно, компенсируют сдвиги ионного равновесия, акклиматизируются и выживают. Обращает на себя внимание тот факт, что различная видовая устойчивость к низким значениям рН, которую можно предсказать в результате проведенных опытов по скорости потери  $\text{Na}^+$ , находит подтверждение при обследовании ихтиофауны естественных кислых водоемов.

Увеличение концентрации  $\text{H}^+$  в крови рыб, подверженных действию кислой среды, несомненно влечет за собой нарушение метаболических процессов, чувствительных к изменению рН, окислительных процессов и связанного с ними активного транспорта ионов. У рыб активное поглощение  $\text{Na}^+$  сопряжено с выходом  $\text{NH}_4$ , а экскреция  $\text{Cl}^-$  происходит в обмен на  $\text{HCO}_3$  [7, 8]. Нарушение активного транспорта этих ионов ведет в свою очередь к дальнейшему сдвигу кислотно-щелочного равновесия в крови и к нарушению процессов обмена. Таким образом, изменение рН наружной среды приводит к комплексу перестроек в организме рыб.

Относительно роли  $\text{Ca}^{++}$  для выживаемости рыб в среде с низкими значениями рН сведения в литературе немногочисленны и противоречивы. По некоторым данным, хотя продолжительность жизни радужной форели сокращается при снижении содержания  $\text{Ca}^{++}$ , все же средние летальные уровни рН при 4-дневной экспозиции составляют 4.18, 4.22 и 4.25 в воде с весьма различным содержанием  $\text{CaCO}_3$  — 0.3, 2.5 и 8.0 г/л соответственно [6].

Результаты наших опытов позволяют полагать, что в основе защитного влияния ионов  $\text{Ca}^{++}$  лежат процессы, нормализующие проницаемость мембран жаберного эпителия для ионов  $\text{Na}^+$ . Вероятно, эти процессы протекают по-разному в эпителии разных видов рыб, и этим может объясняться специфика ихтиофауны кислых водоемов. Отсюда же можно заключить, что при незначительном содержании  $\text{Ca}^{++}$  и гидрокарбонатных ионов, подщелачивающих среду [1], в некоторых водоемах, особенно северных бассейнов (Нева, Печора, Ладожское оз. и др.), искусственный сдвиг рН среды в кислую сторону может вызвать особо острые токсикозы рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Алекин О. А.* Основы гидрохимии. Л., 1953. 296 с.
2. *Володин В. М.* Влияние температуры и рН на эмбриональное развитие налима. — Бюл. Ин-та биол. водоохр., 1960, № 7, с. 26—30.
3. *Гар К. А.* Инсектициды в сельском хозяйстве. М., 1974. 254 с.
4. *Плохинский Н. А.* Биометрия. М., 1970. 367 с.
5. *Строганов Н. С.* Экологическая физиология рыб. М., 1962. 444 с.
6. *European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC).* — Techn. Paper, Rome, 1968, N 4, p. 1—18.
7. *Garcia Romeu F., Salibian A., Pezzani-Hernandez S.* The nature of the in vivo sodium and chloride uptake mechanisms through the epithelium of the Chilcan frog, *Calyptocephalella gayi*. Exchanges of hydrogen against sodium and of bicarbonate against chloride. — J. Gen. Physiol. 1969, vol. 53, N 6, p. 816—835.
8. *Kerstetter T. H., Kirscher L. B., Rafuse D. D.* On the mechanisms of sodium ion transport by the irrigated gills of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — J. Gen. Physiol., 1970, vol. 56, N 3, p. 342—359.
9. *Packer R. K., Dunson W. A.* Effects of low environmental pH on blood pH and sodium balance of brook trout. — J. Exptl. Zool., 1970, vol. 174, N 1, p. 65—71.
10. *Packer R. K., Dunson W. A.* Anoxia and sodium loss associated with the death of brook trout at low pH. — Comparative Biochem. a. Physiol., 1972, vol. 41, N 1A, p. 17—26.

## АДАПТАЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ К ТИПУ ПИТАНИЯ У РЫБ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП (НА ПРИМЕРЕ АКТИВНОСТИ КАРБОГИДРАЗ У РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

Для поддержания относительного постоянства внутренней среды рыб необходимо наличие разнообразных адаптаций пищеварительной системы к типу питания — экогенных и коррелятивных, видовых и индивидуальных. Характер некоторых из них, видимо, обусловлен экологической нишей, занимаемой в водоеме тем или иным видом, и является общим для рыб одной экологической группы. Проверка этого предположения представляется весьма важной в плане детальных исследований питания и пищевых взаимоотношений рыб как необходимой основы для создания во внутренних водоемах продуктивных икhtiополикультур.

В данной работе на примере активности карбогидраз, ответственных за гидролиз углеводов, предпринята попытка экспериментального анализа адаптаций ферментативного гидролиза пищи у 13 видов рыб разных экологических групп. По характеру питания исследованные рыбы делятся на пять основных категорий: типичные планктофаги (синец), хищники — факультативные планктофаги (чехонь), типичные бентофаги (лещ, густера, плотва, язь, карась, карп), хищники — факультативные бентофаги (ерш, окунь, налим), типичные хищники (щука, судак) [25].

Пищу планктофагов составляет в основном рачковый планктон, хотя в последние годы в осенних уловах у синца в пищевом комке обнаружено значительное количество и фитопланктона [26]. Объекты питания у типичных бентофагов варьируют: в пище леща доминируют олигохеты и хирономиды (моллюски, ракообразные и личинки других насекомых встречаются в значительно меньшем количестве). У остальных бентофагов в пище, наоборот, преобладают моллюски, особенно дрейссена. У ряда видов (лещ, густера, язь, карась, плотва) в состав пищевого комка могут входить макрофиты. Кроме того, значительную роль в питании бентофагов, особенно леща, играет детрит, являющийся зачастую основным содержимым кишечника [8]. Объекты питания типичных хищников: плотва, окунь, ерш, снеток и молодь рыб [11].

### Сведения о карбогидразах пищеварительного тракта рыб

Карбогидразы (О-гликозид-гидролазы, К. Ф. 3.2.1) — ферменты, катализирующие гидролитическое расщепление О-гликозидной связи, относятся к катаболическим ферментам углеводного обмена [7, 36]. По типу действия на субстрат карбогидразы делятся на три группы: гликозидазы, экзо- и эндогликаназы. Гликозидазы — мальтаза ( $\alpha$ -D-глюкозидглюкогидролаза, К. Ф. 3.2.1.20) и инвертаза ( $\beta$ -D-фруктофуранозидфруктогидролаза, К. Ф. 3.2.1.26) — отщепляют терминальный остаток моносахарида от гликозидов, низкомолекулярных олигосахаридов и от других соединений. Экзоглико-



назы —  $\gamma$ -амилаза ( $\alpha$ -1.4-глюканглюкогидролаза, К. Ф. 3.2.1.3) — последовательно отщепляют остатки глюкозы от нередуцирующих концов цепей полисахарида. Эндогликаназы —  $\alpha$ -амилаза ( $\alpha$ -1.4-глюкан-4-глюканогидролаза, К. Ф. 3.2.1.1) — расщепляют гликозидную связь, удаленную от начального и терминального остатков полимера. Обзор литературы, касающейся активности анализируемых карбогидраз в пищеварительных органах рыб, свидетельствует о неодинаковости их изученности. Если исследованию активности и свойств  $\alpha$ -амилазы посвящено большое количество работ [1, 2, 13, 19—23, 28, 39—41, 46, 47, 51—53, 55—57 и др.], то данных, касающихся активности мальтазы, меньше [10, 33, 37, 39, 52, 56 и др.], инвертазы — совсем мало [39, 52],  $\gamma$ -амилазы — только одна работа [5].

Материалы исследований, охватывающие разные виды рыб, свидетельствуют о большей активности карбогидраз в пищеварительных органах у «мирных» рыб, чем у хищных. Так, еще Фонком [56, 57] отмечена большая активность амилазы у карпа по сравнению с таковой у щуки, а также отсутствие у последней активности мальтазы. Аналогичные результаты получены Кеннион [49] для амилазы и инвертазы у карпа, ушастого окуня и щуки, Аль-Хуссаини [38] — у плотвы, карпа, пескаря. По данным Катамикадо и Тахино [50], активность амилазы в пищеварительном тракте радужной форели ниже, чем у карпа, но выше, чем у угря. У ряда хищных рыб активность гликозидаз вообще не обнаружена [45, 49, 54, 56]. Расчеты Ушияма с сотрудниками [55] показывают, что амилолитическая активность пилорических придатков кеты соответствует  $1/411$  активности кишечника карпа,  $1/2,95$  активности пилорических придатков трески и  $1/95$  активности кишечника камбалы, что свидетельствует о большей активности амилазы у мирных рыб. По определениям В. А. Пегеля и других [20—23], активность амилолитических ферментов, определяемых суммарно, у плотвы и леща соответственно в 10 и 8 раз выше, чем у щуки. В то же время, по данным единственной работы, касающейся активности карбогидраз у рыб Рыбинского водохранилища [2], столь четкой зависимости между типом питания и ферментативной активностью нет: среднегодовые величины активности амилазы у леща только в 1.8 и 1.3 раза выше, чем у налима и судака.

### Активность карбогидраз у рыб Рыбинского водохранилища<sup>1</sup>

Данные, характеризующие активность  $\alpha$ -амилазы в пищеварительном тракте, — в печени (в гепатопанкреасе), желудке, пилорических придатках и в трех отделах кишечника (в проксимальном, в медиальном, в дистальном) показывают минимальную активность во всех исследованных органах у судака и максимальную — у карпа (табл. 1). Наблюдается последовательное увеличение активности фермента в ряду исследованных рыб. Так, минимальное значение активности  $\alpha$ -амилазы в кишечнике отмечено у типичных хищников (судак, щука), несколько большее — у хищников-факультативных бентофагов (налим, окунь). Затем в порядке возрастания активности от леща к карпу следуют типичные бентофаги. Неодинаковая величина активности в разных участках кишечника отражает различный проксимо-дистальный градиент активности фермента у рыб разных видов и во многом обусловлена паличием градиента массы слизистой. Однако эти различия не заглушают указанную тенденцию. Активность  $\alpha$ -амилазы в пилорических придатках (дериваты кишечника рыб) обычно соответствует таковой в кишечнике. В желудке судака, щуки и окуня активность  $\alpha$ -амилазы несколько ниже, чем в кишечнике, у налима, наоборот, выше. Поскольку приведенные результаты получены при исследовании гомогенатов предварительно отмытой слизистой желудочно-кишечного тракта, то они, следовательно, отражают уровень активности фермента, связанного с мембранным гидролизом пищи. Данные,

<sup>1</sup> Активность карбогидраз определялась при помощи методов, разработанных в лаборатории физиологии питания Института физиологии им. И. П. Павлова [35].

Т а б л и ц а 4  
Активность  $\alpha$ -амилазы в гепатопанкреасе и желудочно-кишечном тракте рыб Рыбинского водохранилища зимой (мкг · мг<sup>-1</sup> · мин.<sup>-1</sup>)

Вид	Печень (гепатопанкреас)	Желудок	Пищоресничные придатки	Кишечник		
				проксимальный отдел	медиальный отдел	дистальный отдел
Судак . . . . .	0.9 ± 0.1 (10)	0.6 ± 1.0 (10)	0.9 ± 0.1 (9)	0.8 ± 0.1 (9)	0.9 ± 0.1 (7)	0.8 ± 0.1 (6)
Щука . . . . .	1.5 ± 0.3 (9)	0.7 ± 0.2 (9)	—	1.2 ± 0.2 (9)	1.2 ± 0.2 (9)	1.3 ± 0.3 (8)
Налим . . . . .	1.1 ± 0.1 (31)	1.3 ± 0.1 (19)	1.7 ± 0.4 (18)	1.8 ± 0.2 (19)	1.7 ± 0.1 (20)	1.5 ± 0.1 (18)
Окунь . . . . .	1.9 ± 0.1 (24)	0.9 ± 0.1 (20)	—	2.3 ± 0.2 (24)	1.8 ± 0.2 (24)	1.3 ± 0.1 (17)
Ерш . . . . .	2.8 ± 0.1 (10)	—	—	—	—	—
Лещ . . . . .	5.2 ± 0.4 (30)	—	—	3.5 ± 0.2 (30)	3.9 ± 0.2 (30)	3.8 ± 0.3 (29)
Густера . . . . .	5.7 ± 0.6 (24)	—	—	3.6 ± 0.3 (24)	4.0 ± 0.4 (24)	4.3 ± 0.4 (24)
Карась . . . . .	10.7 ± 2.7 (25)	—	—	10.9 ± 1.0 (17)	11.1 ± 1.2 (4)	11.8 ± 1.0 (3)
Плотва . . . . .	12.0 ± 0.8 (29)	—	—	7.6 ± 0.5 (29)	12.9 ± 1.2 (28)	15.0 ± 2.0 (30)
Язь . . . . .	18.5 ± 1.4 (20)	—	—	12.3 ± 1.3 (30)	20.7 ± 3.2 (30)	25.3 ± 3.8 (30)
Карп . . . . .	42.8 ± 5.5 (22)	—	—	19.8 ± 2.4 (22)	41.4 ± 5.3 (23)	56.5 ± 1.0 (14)

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2—4 — указаны средние значения и стандартная ошибка, в скобках — количество исследованных рыб.

полученные при изучении смывов кишечника являются показателями активности фермента, связанного с полостным пищеварением (табл. 3). Они также свидетельствуют о меньшей активности  $\alpha$ -амилазы у хищных рыб по сравнению с мирными.

Анализ активности  $\alpha$ -амилазы в печени (в гепатопанкреасе) (табл. 1) в целом подтверждает результаты, полученные при изучении желудочно-кишечного тракта. Меньшие величины активности  $\alpha$ -амилазы у налима по сравнению с показателями для щуки связаны, видимо, с высоким содержанием жира в его печени.

В отличие от панкреатической  $\alpha$ -амилазы, принимающей участие как в полостном, так и мембранном гидролизе пищи,  $\gamma$ -амилаза, мальтаза и инвертаза будучи собственно кишечными ферментами связаны в основном с мембранным пищеварением. По аналогии с млекопитающими можно ожидать, что некоторая часть этих ферментов принимает участие и в полостном пищеварении, попадая в просвет кишки в результате десквамации энтероцитов, а также спонтанной солюбилизации [33]. В то же время какая-то часть активности полостной мальтазы может быть обусловлена ферментами, продуцируемыми поджелудочной железой [56]. Однако в литературе, касающейся изучения пищеварения у рыб, нет сведений о количественной стороне этого явления. Только в работе Г. Г. Щербакова [37] указывается, что большая часть мальтазной активности кишки связана со слизистой.

Т а б л и ц а 2

Активность энтеральных карбогидраз у некоторых видов рыб  
Рыбинского водохранилища

Вид	Активность карбогидраз, мкМ · мг <sup>-1</sup> · мин <sup>-1</sup>		
	$\gamma$ -амилаза	инвертаза	мальтаза
Щука . . . . .	0.30 ± 0.10 (4)	0.28 ± 0.12 (12)	3.84 ± 0.92 (6)
Налим . . . . .	0.97 ± 0.20 (5)	0.36 ± 0.08 (11)	4.52 ± 0.40 (6)
Окунь . . . . .	1.17 ± 0.01 (6)	1.32 ± 0.20 (6)	7.36 ± 1.36 (6)
Лещ . . . . .	—	2.24 ± 0.52 (12)	8.16 ± 0.88 (12)
Густера . . . . .	—	10.12 ± 1.64 (10)	—
Плотва . . . . .	3.46 ± 0.93 (8)	6.51 ± 0.96 (8)	7.60 ± 0.48 (6)
Язь . . . . .	—	6.32 ± 0.40 (10)	10.24 ± 1.84 (6)
Карась . . . . .	—	—	15.44 ± 1.44 (10)
Карп . . . . .	6.40 ± 1.43 (6)	—	—

Результаты определения активности энтеральных карбогидраз (табл. 2) также свидетельствуют о меньшей активности ферментов у хищных рыб. При этом данные об активности  $\gamma$ -амилазы хорошо сопоставимы с результатами, полученными при изучении  $\alpha$ -амилазы. Показатели, касающиеся активности гликозидаз, в целом также подтверждают наличие корреляции между содержанием углеводов в пище и уровнем активности ферментов. Однако в отличие от амилаз четкая связь прослеживается только у типичных хищников и хищников-факультативных бентофагов. В группе мирных рыб отмечены некоторые «инверсии» в порядке возрастания ферментативной активности.

Приведенные выше результаты получены при изучении активности карбогидраз в стандартных условиях при температуре 20°. Однако известно, что скорость ферментативных реакций зависит от температуры.

### Температурные характеристики $\alpha$ -амилазы

При изучении температурной зависимости  $\alpha$ -амилазы у 11 видов рыб выявлены особенности, свойственные ферментам рыб разных экологических групп (табл. 3). При увеличении температуры на 10° скорость реакции  $\alpha$ -

Влияние температуры на активность  $\alpha$ -амилазы рыб

Вид	Активность $\alpha$ -амилазы, мкг $\cdot$ мг <sup>-1</sup> $\cdot$ мин <sup>-1</sup>					
	0°	10°	20°	30°	40°	50°
Синец	$6.91 \pm 2.45$	$13.30 \pm 4.43$	$21.32 \pm 7.10$	$31.03 \pm 9.33$	$35.60 \pm 10.42$	$24.43 \pm 6.01$
Чехонь	$3.23 \pm 0.49$	$4.22 \pm 0.63$	$5.60 \pm 0.85$	$6.64 \pm 0.90$	$6.41 \pm 0.68$	$4.08 \pm 0.60$
Лещ	$2.14 \pm 1.14$ $0.48 \pm 0.27$	$3.53 \pm 1.88$ $0.94 \pm 0.52$	$7.04 \pm 3.71$ $1.82 \pm 1.09$	$9.72 \pm 4.80$ $3.28 \pm 2.02$	$11.24 \pm 5.82$ $4.70 \pm 2.87$	$1.19 \pm 0.37$ $2.93 \pm 1.76$
Плотва	$3.60 \pm 1.50$	$5.60 \pm 1.87$	$10.32 \pm 2.56$	$16.60 \pm 4.27$	$18.99 \pm 4.84$	$11.52 \pm 3.17$
Карась *	$2811.5 \pm 355.3$ $251.5 \pm 84.2$	$5049.2 \pm 595.8$ $818.1 \pm 51.9$	$8575.8 \pm 1200.4$ $1483.7 \pm 162.1$	$13610.3 \pm 1884.5$ $2130.9 \pm 400.9$	$16982.5 \pm 2424.2$ $3360.3 \pm 412.9$	$13487.2 \pm 1897.5$ $2577.8 \pm 358.6$
Карп	$10.42 \pm 1.72$ $153.03 \pm 33.40$	$16.86 \pm 2.33$ $257.20 \pm 45.25$	$33.93 \pm 4.67$ $384.43 \pm 39.10$	$69.71 \pm 9.74$ $645.60 \pm 136.05$	$37.78 \pm 12.82$ $925.74 \pm 212.3$	$75.10 \pm 11.18$ $608.41 \pm 134.90$
Ерш *	$152.2 \pm 34.8$	$215.3 \pm 44.1$	$278.0 \pm 37.4$	$409.0 \pm 48.3$	$349.3 \pm 36.8$	$265.8 \pm 39.3$
Окунь	$2.14 \pm 0.40$ $0.90 \pm 0.17$	$3.03 \pm 0.37$ $1.40 \pm 0.28$	$3.95 \pm 0.47$ $1.98 \pm 0.37$	$4.96 \pm 0.44$ $2.54 \pm 0.47$	$4.48 \pm 0.46$ $2.78 \pm 0.50$	$2.80 \pm 0.48$ $1.08 \pm 0.19$
Налим	$0.91 \pm 0.11$ $0.45 \pm 0.03$	$1.24 \pm 0.10$ $0.62 \pm 0.04$	$1.47 \pm 0.13$ $0.75 \pm 0.03$	$1.75 \pm 0.14$ $0.82 \pm 0.05$	$1.79 \pm 0.17$ $0.65 \pm 0.05$	$1.42 \pm 0.13$
Щука	$0.56 \pm 0.20$ $0.59 \pm 0.21$	$0.75 \pm 0.24$ $0.80 \pm 0.26$	$0.95 \pm 0.24$ $1.04 \pm 0.31$	$1.08 \pm 0.27$ $1.27 \pm 0.35$	$0.90 \pm 0.22$ $0.94 \pm 0.23$	—
Судак	$0.80 \pm 0.17$	$0.90 \pm 0.18$	$1.04 \pm 0.20$	$1.08 \pm 0.21$	$0.98 \pm 0.20$	$0.84 \pm 0.22$

Примечание. Над чертой — летом, под чертой — зимой; \* — активность фермента выражена в мкг  $\cdot$  см<sup>-1</sup>  $\cdot$  мин<sup>-1</sup>.

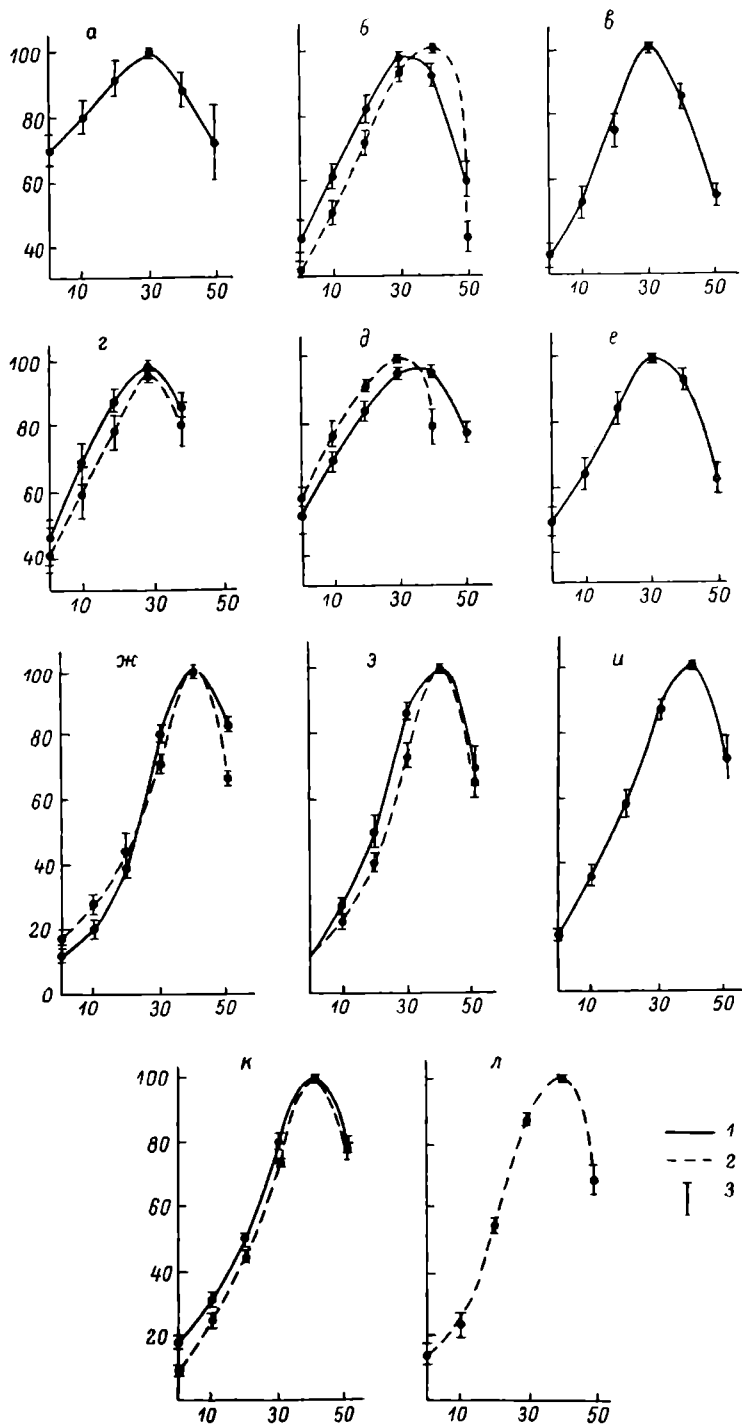


Рис. 1. Влияние температуры на относительную активность  $\alpha$ -амилазы у рыб.

*a* — судак, *б* — окунь, *в* — ерш, *г* — щука, *д* — налим, *е* — чехонь, *ж* — карп, *з* — лещ, *и* — синец, *к* — карась, *л* — плотва. 1 — летние опыты, 2 — зимние опыты, 3 — стандартная ошибка среднего. По оси ординат — скорость ферментативной реакции, % максимальной, принятой за 100; по оси абсцисс — температура, °С.

амилазы у хищных и мирных рыб различна. У первых максимальная скорость реакции превышает минимальную в среднем в 2 раза, у вторых — в 5 раз и более. Также различаются температурные оптимумы: если у мирных рыб (каarp, карась, лещ, синец, плотва) оптимумы всегда соответствуют 40°, то у типичных и факультативных хищников (судак, щука, налим, окунь, ерш, чехонь) в большинстве случаев — 30°, реже 40°. Данные по относительной активности ферментов (в % от максимума) в зоне физиологических и низких температур позволяют ярче выявить различия в свойствах ферментов у мирных и хищных рыб (рис. 1). При 0° активность  $\alpha$ -амилазы у мирных рыб составляет 10—20%, у хищных 35—70% от максимальной. При 10° активность первых увеличивается до 20—30%, у вторых — до 50—80%. При 20° активность  $\alpha$ -амилазы у мирных рыб составляет 40—58%, у хищных 70—90% от максимальной. Также неоднозначны результаты, полученные при вычислении температурных коэффициентов ( $Q_{10}$ ). Если для  $\alpha$ -амилазы хищных рыб значения  $Q_{10}$  колеблются от 1.08 до 1.58, то для мирных — от 1.25 до 2.97.

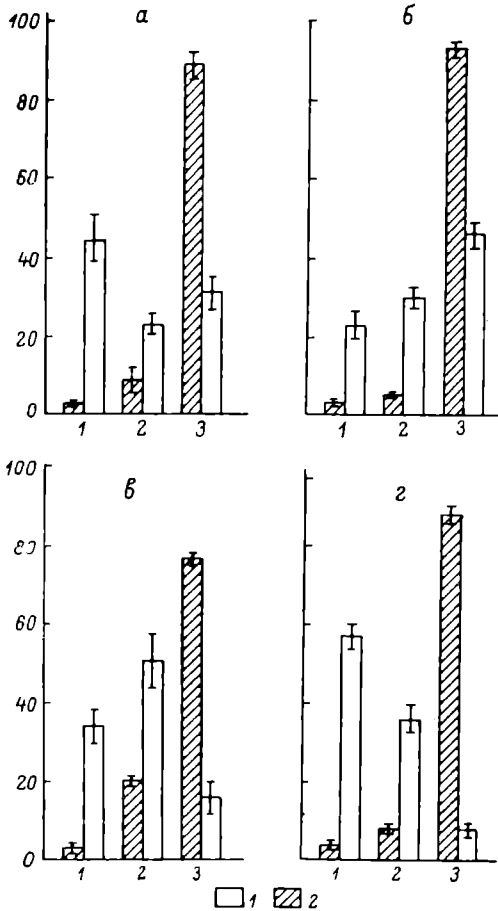


Рис. 2. Соотношение активности  $\alpha$ -амилазы и количества нуклеиновых кислот во фракциях, получаемых при десорбции фермента с медиального отрезка кишки.

*a* — окунь, *б* — налим, *в* — лещ, *г* — карп. 1 — активность  $\alpha$ -амилазы, 2 — количество нуклеиновых кислот. По оси ординат — % от суммы; по оси абсцисс: 1 — фракция смыва, 2 — фракция десорбируемой амилазы, 3 — фракция гомогената.

### Особенности мембранного пищеварения

Как известно, пищеварение — это совокупность процессов, обеспечивающих ферментативное, преимущественно гидролитическое, расщепление полимерных веществ на части, способные резорбироваться в кишечнике. У рыб высоко развиты два типа пищеварения — полостное и мембранное. Первое осуществляется в полости желудочно-кишечного тракта. При помощи этого механизма гидролизуются крупные молекулы и надмолекулярные агрегации. У рыб подобно другим позвоночным полостное пищеварение обеспечивается ферментами, секретлируемыми пищеварительными железами, — в основном поджелудочной железой [16, 19, 28, 30, 39, 51]. Мембранное пищеварение осуществляется на структурах щелочной каймы — гликокаликсе и мембранах микроворсинок кишечных клеток (энтероцитов) за счет локализованных на них ферментов как собственных кишечных, так и адсорбированных из просвета кишки. При помощи мембранного пищеварения происходит дальнейший гидролиз пищевых субстратов до уровня способных к всасыванию мономеров.

Известно, что активность ферментов, находящихся в растворе, и ферментов, фиксированных на мембранах, различна [31—33]. Кроме того, показано [42], что при адсорбции амилазы снижаются величины такого важного параметра как энергия активации, что свидетельствует об увеличении эф-

фektivности ферментативного процесса. Данные по кинетике десорбции ферментов с отрезков кишки позволяют судить об особенностях адсорбционных свойств слизистой у рыб разных экологических групп. Оказалось, что у хищных и мирных рыб имеют место различия десорбционных характеристик как в отношении времени, требующегося для полной десорбции фермента, так и в отношении активности  $\alpha$ -амилазы в трех основных фракциях (смываемой, десорбируемой, недесорбируемой), получаемых при десорбции фермента (табл. 4, рис. 2). Действительно, если у типичных хищников фермент может десорбироваться со слизистой за 15—20 мин. (щука), то у хищников факультативных бентофагов — за 40 мин. (налим, окунь), а у типичных бентофагов — за 120—150 мин. При этом, несмотря на разную активность фермента у рыб разных видов, выявляется одна общая закономерность: фракция адсорбированной на поверхности кишки амилазы у мирных рыб превышает по активности таковую смываемой амилазы и особенно фракцию гомогената. У хищных рыб, напротив, фракция гомогената по активности выше фракции десорбируемой амилазы. Вычисление отношения активности десорбируемой амилазы к недесорбируемой (коэффициент Д/Г) показало, что у хищных рыб значение  $Д/Г < 1$ , у мирных —  $> 1$ . У щуки, например, коэффициент  $Д/Г$  в медиальном отделе соответствует  $0.63 \pm 0.05$ , у налима —  $0.41 \pm 0.10$ , у окуня —  $0.26 \pm 0.12$ , у леща —  $7.16 \pm 2.60$ , у карпа —  $9.51 \pm 3.23$ . Результаты, полученные для других отделов кишечника, близки приведенным. Данные, касающиеся десорбции  $\alpha$ -амилазы со слизистой желудка, различны: у налима соотношение активности в трех указанных фракциях одинаково, у щуки соответствует таковому кишечника, у окуня доминирует фракция смыва или десорбируемой амилазы.

Кинетика десорбции  $\alpha$ -амилазы у мирных и хищных рыб также различна. У хищников около  $2/3$  амилазы, составляющей фракцию «Д», десорбируется в течение первых 30 мин., а  $1/3$  — в течение последующих 10 мин. У мирных рыб в течение первых 30 мин. десорбируется только около  $1/3$  десорбируемой амилазы, а в каждой из последующих 30-минутных фракций — от 20 до 2% амилазы, составляющей фракцию «Д».

Контрольные опыты показали, что различия десорбционных характеристик у хищных и мирных рыб не являются следствием неодинаковой десквамации энтероцитов. Около 90% клеточного материала (о количестве судили по количеству нуклеиновых кислот) содержится во фракции гомогената (рис. 2). Последнее подтверждает, что различная амилитическая активность фракций обусловлена разницей десорбции фермента у мирных и хищных рыб.

У окуня, помимо описанных закономерностей, особенно коэффициента  $Д/Г < 1$ , характерного для хищных рыб, наблюдалось соотношение активности десорбируемой и недесорбируемой амилазы, свойственное мирным рыбам.

### **Особенности ферментативного гидролиза пищи у рыб разных экологических групп**

Анализ приведенного материала свидетельствует о том, что у рыб существуют разнообразные адаптации пищеварительной системы к типу питания. При этом виды, занимающие в водоеме одну и ту же экологическую нишу, обдаают рядом сходных приспособлений.

Ранее [47, 56] для *Metazoa* была установлена корреляция между составом пищи и уровнем активности пищеварительных гидролаз: у хищников доминирует активность протеаз, у мирных — активность карбогидраз. Наши данные не только подтверждают эту закономерность, но и позволяют предполагать, что зависимость активности ферментов от типа питания и химического состава кормовых объектов более тонкая, чем считалось ранее.

Действительно, сопоставление вышеприведенных данных и спектра питания исследуемых видов рыб свидетельствует о достоверно меньших зна-

Активность  $\alpha$ -амилазы во фракциях, получаемых при десорбции фермента с отрезков кишечника, мкг·мг<sup>-1</sup>·мин<sup>-1</sup>

Вид	Отдел	И-Г	И	ΣД	Г	М/П	Д/Г	П (%)	ΣД (%)	Г (%)
Карась	Пр	107.04 ± 11.01 (5)	36.60 ± 8.29	42.34 ± 6.57	27.99 ± 2.43	2.19 ± 0.40	1.57 ± 0.29	33.1 ± 4.6	39.8 ± 4.8	26.8 ± 2.8
	Пр	24.44 ± 5.85 (5)	8.34 ± 1.29	14.38 ± 4.61	1.72 ± 0.51	1.87 ± 0.40	8.99 ± 2.42	37.1 ± 4.6	55.5 ± 4.5	7.4 ± 1.6
	М	69.32 ± 10.49 (5)	26.58 ± 3.97	37.42 ± 7.44	5.30 ± 1.16	1.61 ± 0.16	9.51 ± 3.23	38.9 ± 2.4	51.8 ± 5.3	9.2 ± 3.2
Лещ	Д	119.22 ± 27.02 (5)	45.78 ± 9.71	61.48 ± 16.92	11.96 ± 4.86	1.56 ± 0.12	8.12 ± 3.05	39.3 ± 1.8	50.3 ± 3.9	10.4 ± 3.5
	Пр	3.62 ± 0.41 (10)	1.50 ± 0.22	1.77 ± 0.31	0.46 ± 0.13	1.41 ± 0.16	5.84 ± 1.01	42.1 ± 2.0	47.0 ± 2.7	10.4 ± 1.3
	М	5.24 ± 0.46 (10)	2.13 ± 0.20	2.34 ± 0.30	0.74 ± 0.10	1.48 ± 0.12	7.16 ± 2.60	41.8 ± 2.0	44.1 ± 2.7	13.4 ± 1.7
Окунь	Д	5.11 ± 0.84 (8)	2.25 ± 0.31	2.47 ± 0.45	0.61 ± 0.28	1.32 ± 0.10	10.43 ± 3.35	44.5 ± 2.1	48.3 ± 1.6	7.3 ± 2.0
	Пр	1.03 ± 0.09 (3)	0.47 ± 0.06	0.19 ± 0.07	0.43 ± 0.08	1.20 ± 0.21	0.39 ± 0.06	44.0 ± 6.4	16.4 ± 3.8	39.6 ± 3.9
	М	1.11 ± 0.23 (3)	0.57 ± 0.15	0.11 ± 0.06	0.43 ± 0.09	1.02 ± 0.25	0.26 ± 0.12	50.9 ± 5.7	10.7 ± 5.1	38.4 ± 1.0
Налим	Д	0.99 ± 0.27 (3)	0.38 ± 0.16	0.40 ± 0.03	0.51 ± 0.19	2.40 ± 0.09	0.29 ± 0.11	34.8 ± 10.1	13.1 ± 4.4	52.1 ± 10.5
	Пр	0.75 ± 0.17 (6)	0.17 ± 0.06	0.19 ± 0.03	0.39 ± 0.07	5.30 ± 1.60	0.60 ± 0.18	20.1 ± 6.1	27.5 ± 4.8	52.5 ± 7.2
	М	0.49 ± 0.04 (6)	0.12 ± 0.03	0.10 ± 0.01	0.27 ± 0.05	4.20 ± 1.53	0.41 ± 0.10	24.7 ± 6.6	20.7 ± 1.9	54.6 ± 6.6
Щука	Д	0.54 ± 0.01 (6)	0.14 ± 0.01	0.13 ± 0.04	0.29 ± 0.06	3.48 ± 0.67	0.46 ± 0.09	25.4 ± 4.4	22.9 ± 3.9	51.7 ± 3.6
	Пр	0.39 ± 0.10 (5)	0.13 ± 0.03	0.10 ± 0.03	0.15 ± 0.04	1.75 ± 0.27	0.64 ± 0.07	38.2 ± 4.6	24.2 ± 3.0	37.6 ± 2.1
	М	0.46 ± 0.20 (5)	0.17 ± 0.08	0.12 ± 0.06	0.18 ± 0.07	1.79 ± 0.32	0.63 ± 0.05	38.2 ± 5.3	23.4 ± 1.5	38.4 ± 4.3
	Д	0.61 ± 0.32	0.20 ± 0.14	0.15 ± 0.08	0.26 ± 0.01	3.08 ± 0.67	0.45 ± 0.09	27.7 ± 4.3	21.2 ± 2.3	51.0 ± 5.1

Примечание. П — активность  $\alpha$ -амилазы во фракции смыва, отражающая степень участия фермента в полостном пищеварении; ΣД — фракция десорбируемой  $\alpha$ -амилазы; Г — фракция гомогената (десорбируемой  $\alpha$ -амилазы); М/П — коэффициент отношения активности фермента, связанного с мембранным гликолизом пищи (М) к активности фермента, характеризующего полостное пищеварение (П); Д/Г — коэффициент отношения активности десорбируемой  $\alpha$ -амилазы к активности не десорбируемого фермента. Отделы кишечника: Пр — проксимальный, М — медиальный, Д — дистальный.



чениях активности  $\alpha$ -амилазы у типичных хищников (судак, щука) даже по сравнению с хищниками-факультативными бентофагами (налим, окунь, ерш). Последние имеют достоверно меньшие значения ферментативной активности по сравнению с типичными бентофагами. Внутри указанных групп можно проследить связь между активностью  $\alpha$ -амилазы и составом обычной пищи. Так, в группе хищников-факультативных бентофагов наименьшие значения активности  $\alpha$ -амилазы отмечены у налима, основным объектом питания которого является рыба, наибольшие — у ерша, лишь в незначительной степени потребляющего молодь рыб и икру. Окунь занимает промежуточное положение и по ферментативной активности, и по удельному весу рыбной пищи в кормовом рационе [11, 25]. В группе типичных бентофагов можно проследить связь между уровнем активности  $\alpha$ -амилазы и спектром питания рыб. Наименьшие значения ферментативной активности отмечены у леща, значительную часть пищевого комка которого составляет детрит, наибольшие — у карпа, получавшего в качестве подкормки комбикорм. Порядок увеличения ферментативной активности в ряду бентофагов (густера, плотва, карась, язь) согласуется с данными о присутствии в пище форм с высоким содержанием углеводов. Довольно высокая активность  $\alpha$ -амилазы найдена, например, у плотвы, которая питается в основном дрейссеной, имеющей значительный резерв углеводов — около половины веса органического вещества [44]. Наиболее активна  $\alpha$ -амилаза у карася и язя, в пище которых помимо бентических форм могут присутствовать макрофиты [4, 25], отличающиеся высоким содержанием углеводов [12, 27].

Таким образом, результаты исследования активности  $\alpha$ -амилазы у рыб разных экологических групп показывают наличие корреляции между составом обычной пищи и уровнем ферментативной активности. Поскольку представленные материалы получены не только на питающихся, но и на голодающих рыбах, результаты определений отражают уровень продукции фермента, являющийся следствием длительного приспособления рыб к диете.

Результаты, полученные при изучении энтеральных ферментов, также подтверждают указанную корреляцию. Уровень всех исследованных гидролаз ( $\gamma$ -амилазы, мальтазы, инвертазы) наиболее низок у типичных хищников, несколько больший — у хищников-факультативных бентофагов и максимальный — у типичных бентофагов. Несоответствие порядка возрастания ферментативной активности между  $\alpha$ -амилазой и энтеральными карбогидразами внутри группы типичных бентофагов мы пока объяснить не можем. Для этого требуются дополнительные исследования.

Изучение влияния температуры на активность  $\alpha$ -амилазы у рыб Рыбинского водохранилища показало наличие температурных адаптаций ферментов у рыб разных экологических групп. При этом анализ данных по температурной зависимости  $\alpha$ -амилазы и температурным коэффициентам ( $Q_{10}$ ) позволяет, несмотря на разный уровень ферментативной активности у рыб разных видов, обнаружить общность характеристик ферментов у хищных и мирных рыб. У большинства исследованных представителей семейства карповых, относящихся к группе мирных рыб, активность фермента максимальна при  $40^\circ$ , а в зоне низких температур ( $0-10^\circ$ ) она составляет только 10—30% от максимальной. У хищников как типичных, так и факультативных, температурные оптимумы  $\alpha$ -амилазы, как правило, смещены в сторону более низких температур ( $30^\circ$ ), а относительная активность фермента в зоне низких температур составляет 35—80% от максимальной. Сведения о температурной зависимости  $\alpha$ -амилазы у рыб, описанные в литературе, трудно сопоставимы с нашими данными из-за различий методического порядка. Тем не менее необходимо отметить, что наши материалы в значительной степени подтверждают выявленные ранее закономерности. Действительно,  $\alpha$ -амилаза пресноводных костистых рыб подобно другим пищеварительным гидролизам пойкилотермных животных обладает относительно высокой активностью в зоне низких температур [10, 24, 43]. Также подтвержден тот факт, что температурные оптимумы большинства пищеварительных

ферментов рыб находятся в зоне 30—40°, а постмаксимальное увеличение температуры ведет к снижению активности вследствие тепловой денатурации фермента [10, 13, 14, 15, 29, 46]. Вместе с тем изучение температурных характеристик  $\alpha$ -амилазы у рыб разных экологических групп выявило разную степень активности фермента в зоне физиологических и низких температур — особенность, ускользавшую от внимания исследователей. Различная относительная активность  $\alpha$ -амилазы в диапазоне от 0 до 20° может рассматриваться как одна из форм адаптации пищеварительной системы рыб к функционированию при низких температурах, что имеет особенно большое значение для хищников, питающихся зимой. Сходство температурных характеристик  $\alpha$ -амилазы чехони — вида близкого в систематическом отношении к мирным рыбам, но по типу питания относящегося к группе факультативных хищников, особенно ярко демонстрирует зависимость свойств ферментов от экологии рыб.

Наконец, как показали опыты по изучению особенностей мембранного пищеварения у рыб, различия в экологии того или иного вида влияют на адсорбционные свойства слизистой кишечника у хищных и мирных рыб. В этом отношении особенно показательны результаты, полученные на окунях, которые неоднородны по типу питания и представлены в водоеме как хищниками—факультативными бентофагами, так и типичными хищниками [25]. Различия десорбционных характеристик у них, видимо, обусловлены именно характером питания. Это подтверждает зависимость адсорбционных свойств слизистой от типа питания. При этом различия могут быть обусловлены даже не столько составом пищи, сколько способом ее добывания. В то же время не исключено, что они относятся к адаптациям второго порядка и обусловлены комплексом физиологических приспособлений, включающих приспособления многих систем организма.

Изложенные материалы расширяют представление об адаптационной пластичности желудочно-кишечного тракта рыб. Если раньше было известно о влиянии пищи на длину кишечника, коррелирующую с содержанием грубых кормов в рационе [3, 6, 17, 18, 48], а также на форму и высоту складок слизистой [3, 9, 35, 38, 48], то данные о ее разных адсорбционных свойствах у хищных и мирных рыб свидетельствуют о существовании адаптаций на уровне ультраструктур кишечника.

В заключение необходимо отметить, что приведенные результаты помимо расширения представлений об адаптационных возможностях пищеварительной системы рыб позволяют по принципу обратной связи судить о типе питания и составе пищи того или иного представителя ихтиофауны. Последнее дает основание надеяться, что углубление знаний, касающихся закономерностей пищеварения у рыб, будет способствовать более глубокому пониманию пищевых взаимоотношений рыб в экосистемах разного типа.

Автор приносит глубокую благодарность члену-корреспонденту АН СССР проф. А. М. Уголеву за помощь, оказанную при освоении методов исследования, а также за ценные советы и замечания.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Адуц Г. Г., Сарксян Л. В. Влияние некоторых факторов на ферментативную активность севанской храмули. — Айастан генсапанакан антес. Биол. ж. Армении, 1966, т. 19, № 10, с. 72—77.
2. Ананичев А. В. Пищеварительные ферменты рыб и сезонная изменчивость их активности. — Биохимия, 1959, т. 24, вып. 6, с. 1033—1040.
3. Веригина И. А. Особенности строения пищеварительного тракта растительноядных рыб в связи с питанием. — Автореф. канд. дис., М., 1970. 20 с.
4. Гладких А. П. Питание рыб Горьковского водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1965, т. 59, с. 180—207.
5. Грдин В. Г. Сравнительная характеристика каталитических и регуляторных свойств ферментов млекопитающих (крысы) и рыб (капы) при экспериментальной патологии. — Автореф. канд. дис., Л., 1977. 27 с.

6. Гриб А. В., Красюкова З. В. Пищеварительный канал карповых рыб. — Учен. зап. ЛГУ, 1949, т. 21, с. 419—433.
7. Диксон М., Узбб Э. Ферменты. М., 1966. 816 с.
8. Житенева Т. С. О питании леща в Рыбинском водохранилище. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 259—273.
9. Жолдасова И. М. Гистологическое строение пищеварительной трубки некоторых костистых и осетровых рыб. — Автореф. канд. дис., Л., 1970. 20 с.
10. Егорова В. В., Иезуитова Н. Н., Тимофеева Н. М., Туляганова Е. Х., Гурман Э. Г., Щербаков Г. Г., Уголев А. М. Некоторые температурные характеристики и температурные адаптации ферментов, обеспечивающих мембранное пищеварение у пойкилотермных и гомойотермных животных. — Ж. эвол. биохим. и физиол., 1974, т. 10, вып. 3, с. 223—231.
11. Иванова М. Н. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 1 (34), с. 127—134.
12. Казаков Е. И., Пронина М. В. Химическое содержание различных форм планктона и бентоса. — Тр. лаб. генезиса сапропеля, 1941, вып. 2, с. 49—52.
13. Кандюк Р. П. Сравнительная оценка активности и термостабильности пищеварительных ферментов некоторых рыб северо-западной части Черного моря. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967, с. 209—214.
14. Коржуев П. А. Влияние высокой температуры на трипсин теплокровных и холоднокровных животных. — Физиол. ж. СССР, 1936, т. 21, вып. 3, с. 433—437.
15. Коштованц Х. С., Коржуев П. А. Материалы к сравнительной физиологии пищеварительных ферментов. I. Трипсин холоднокровных и теплокровных животных, температурный оптимум и теплоустойчивость их. — Зоол. ж., 1934, т. 13, вып. 1, с. 71—82.
16. Краюгин Б. В. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. М.—Л., 1963. 138с.
17. Ланге Н. О. Строение кишечника некоторых видов гольцов в связи с различием в их питании. — ДАН СССР, 1948, т. 60, вып. 9, с. 1597—1600.
18. Ланге Н. О. Развитие кишечника плотвы *Rutilus rutilus* (L). Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2, с. 336—349.
19. Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб. Томск, 1950. 199 с.
20. Пегель В. А. Эколого-физиологические особенности пищеварения у рыб. — В кн.: Экологическая физиология рыб. М., 1973, с. 17—20.
21. Пегель В. А., Антипин А. С. Влияние некоторых эндогенных и экзогенных факторов на амилитическую активность пристеночного и полостного пищеварения рыб. — В кн.: Экологическая физиология рыб. М., 1973, с. 171—173.
22. Пегель В. А., Реморов В. А. Сравнительная характеристика амилитической активности желудочно-кишечного тракта хищных и мирных рыб. — В кн.: Биохимические, фармакологические и токсикологические аспекты исследования адаптаций. Новосибирск, 1967, с. 83—86.
23. Пегель В. А., Реморов В. А., Антипин А. С., Повак В. А. Исследование пристеночного и полостного пищеварения в кишечнике разных видов пресноводных рыб. — Науч. докл. высшей школы, биол. науки, 1971, № 10, с. 30—33.
24. Петрунькин М. И. Липазы тепло- и холоднокровных животных. — Русск. физиол. ж., 1922, т. 4, с. 63—93.
25. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 312 с.
26. Половкова С. Н. Питание синца и снетка на различных биотопах Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб. Л., 1968, с. 147—166.
27. Потанов А. А. Кормовое значение прибрежной водной растительности. — Вестн. с.-х. наук, 1958, № 6, с. 139—143.
28. Пучков Н. В. Физиология рыб. М., 1954. 371 с.
29. Пятницкий Н. П. О изменчивости пепсина лососевых. — Докл. VI Всесоюз. съезда физиол., биохим., фармакол., Тбилиси, 1937, с. 499—500.
30. Строгонов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962. 444 с.
31. Уголев А. М. Пристеночное (контактное) пищеварение. — М.—Л., 1963. 170 с.
32. Уголев А. М. Физиология и патология пристеночного (контактного) пищеварения. Л., 1967. 230 с.
33. Уголев А. М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л., 1972. 358 с.
34. Уголев А. М., Иезуитова Н. Н., Масевич Ц. Г., Надилова Т. Я., Тимофеева Н. М. Исследование пищеварительного аппарата у человека. Обзор современных методов. Л., 1969. 216 с.
35. Халилов Ф. Х. Материалы по морфологии и гистологии пищеварительной системы костистых рыб. Алма-Ата, 1969. 131 с.
36. Хорлин А. Я. Активные центры карбогидраз. — В кн.: Структура и функции активных центров ферментов. М., 1974, с. 39—69.
37. Щербаков Г. Г. Сравнительно-физиологические исследования пристеночного (мембранного) пищеварения у кур, рыб и млекопитающих. Автореф. канд. дис., Л., 1969. 20 с.

38. *Al-Hussaini A. H.* On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: cytology and physiology. — Quart. J. Microscop. Sci., 1949, vol. 90, p. 323—354.
39. *Barrington E. J. W.* The alimentary canal and digestion. — In: Physiology of fishes. N. Y. Acad. Press., 1957, vol. 1, p. 109—161.
40. *Bayliss L. E.* Digestion in the plaice (*Pleuronectes platessa*) — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1935, vol. 20, p. 73—91.
41. *Cockson A., Bourn D.* Protease and amylase in the digestive tract of *Barbus paladinus*. — Hydrobiologia, 1973, vol. 43, N 3—4, p. 357—363.
42. *De Laey P.* Die Membranverdauung der Stärke. V. Mitt. Zur Zweigestautigkeit der Membranverdauung der Stärke. — Die Nahrung, 1967, Bd. 11, h. 1, s. 9—15.
43. *Fick A., Murtsier.* — Über das Magenferment kaltblütiger Tiere—Würzl. Verhandl. Phys. med. Ges. N. F., 1873, Bd. 4, s. 120—121.
44. *Geng H.* Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung. — Z. Fischerei, 1925, Bd. 23, s. 137—185.
45. *Ishida J.* Distribution of the digestive enzymes in the digestive system of stomachless fishes. — Annot. zool. Japan., 1936, vol. 15, p. 263—284.
46. *Jančařík A.* Die Verbauung der Hauptnährstoffe beim Karpfen. — Z. Fisherei, 1964, Bd. 12, s. 8—10.
47. *Jennings J. B.* Feeding, digestion and assimilation in animals. Glasgow, 1972, 180p.
48. *Kapoor B. G., Smit H., Verighina I. A.* The alimentary canal and digestion in teleosts. — Advances marine Biol., 1975, vol. 13, p. 109—239.
49. *Kenyon W. A.* Digestive enzymes in poikilothermal vertebrates. An investigation of enzymes in fishes with comparative studies on those of amphibians, reptiles and mammals. — U. S. Bur. Fisheries Bull., 1925, vol. 41, p. 181—200.
50. *Kitamicado M., Tachino S.* Digestive enzymes of rainbow trout. 1. Carbohydrases. II. Proteases. III. Esterases. — Chem. Abstr, 1961, vol. 55, N 5789, a, b, c.
51. *Nagase G.* Contribution to the physiology of digestion in *Tilapia mossambica* Peters: digestive enzymes and the effects of diets on their activity. — Z. vergl. Physiol., 1964, Bd. 49, N 3, s. 270—284.
52. *Phillips A. M. Jr.* Nutrition, digestion and energy utilization. In: Fish Physiology, 1969, vol. 1, p. 391—432.
53. *Reichenbach-Klinke H. H.* Grundlagen der Verdauung bei Fischen — Münch. Beitr. Abwasser Fisch. u. Flussbiol., 1972, Bd. 23, s. 13—20.
54. *Sehgal P.* Digestive enzymes of *Mystus seenghala* (Sykes). — Res. Bull. Panjab Univ., 1969 (1970), vol. 20, N 3—4, p. 383—385.
55. *Ushiyama H., Fujimori T., Shibata T., Yoshimura K.* Studies on carbohydrases in the pyloric caeca of salmon, *Oncorhynchus keta*. — Bull. Fac. Fish. Hakkaido Univ., 1965, vol. 16, N 3, p. 183—188.
56. *Vonk H.* Die Verdauung bei den Fischen. — Z. vergl. Physiol., 1927, Bd. 5, N 3, s. 445—546.
57. *Vonk H. J.* The specificity and collaboration of digestive enzymes in Metazoa. — Biol. Rev., 1937, Bd. 12, s. 245—284.

<i>А. Г. Поддубный.</i> Направление и некоторые методические основы рыбохозяйственных исследований водохранилищ . . . . .	3
<i>Н. А. Гордеев, Л. К. Ильина.</i> Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада . . . . .	8
<i>В. М. Володин.</i> Качественный состав нерестового стада и воспроизводство запасов рыб . . . . .	22
<i>М. М. Сметанин.</i> Рост рыб как один из показателей состояния популяции . . . . .	43
<i>М. Н. Иванова, С. Н. Половкова, В. И. Кляшко, А. И. Баканов.</i> Питание и пищевые взаимоотношения рыб в водохранилищах Волжского каскада . . . . .	55
<i>И. Е. Пермитин, В. В. Половков.</i> Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб . . . . .	78
<i>Л. К. Малинин, А. Г. Поддубный, Ю. И. Спектор.</i> Ориентация рыб в системе «река—водохранилище» . . . . .	106
<i>В. Р. Микряков.</i> Актуальные вопросы иммунологии рыб . . . . .	116
<i>Б. А. Флеров, Г. А. Виноградов, В. И. Козловская, П. А. Гдовский, Л. Н. Лапкина.</i> К вопросу о механизмах действия некоторых токсических веществ у водных животных . . . . .	134
<i>А. Г. Поддубный, В. М. Володин, А. Н. Подлесников.</i> Влияние рекреационного рыболовства на запасы и качественный состав облавливаемых популяций рыб . . . . .	143
<i>А. Г. Поддубный, В. К. Голованов, В. В. Лапкин.</i> Сезонная динамика избираемых температур рыб . . . . .	151
<i>Г. А. Виноградов, В. А. Соколов, Г. И. Флерова.</i> Изучение механизма действия низких рН у пресноводных рыб . . . . .	168
<i>В. В. Кузьмина.</i> Адаптации пищеварительной системы к типу питания у рыб разных экологических групп (на примере активности карбогидраз у рыб Рыбинского водохранилища) . . . . .	174

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ  
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ  
ВОДОХРАНИЛИЩ

Труды Института биологии внутренних вод  
Вып. 32 (35)

*Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. М. Маковская  
Художник Я. В. Таубвурцель  
Технический редактор Е. В. Кирилина  
Корректоры Л. Б. Жукоборская,  
Г. В. Семерикова и Е. В. Шестакова

ИБ № 8117

Сдано в набор 2.09.77. Подписано к печати 9.03.78. М-20179.  
Формат 70 × 108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага типографская № 2. Гарни-  
тура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 12+1 вкл.  
(<sup>1</sup>/<sub>4</sub> печ. л.). Усл. печ. л. 17.15. Уч.-изд. л. 18.32.  
Тираж 1250. Изд. № 6382. Тип. зак. № 709.  
Цена 2 р. 40 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

---

1-я тип. издательства «Наука»  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

## РЕФЕРАТЫ

УДК 639.2

**Направление и некоторые методические основы рыбохозяйственных исследований водохранилищ.** Поддубный А. Г. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 3—7.

На основе сравнительного анализа характеристик баланса ихтиомассы в экосистемах водохранилищ разного типа излагаются данные исследований по потенциальным возможностям биопродуцирования. Рассматриваются возможные типы специализированных и универсальных рыбных хозяйств для водохранилищ разного назначения, типа, возраста и степени загрязненности промышленно-бытовыми стоками. Приводится перечень основных тем и вопросов из области экологии и этологии рыб, требующих первоочередной разработки в связи с проблемой оптимизации рыбохозяйственного использования внутренних водоемов.

УДК 639.2.03

**Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада.** Гордеев Н. А., Ильина Л. Ю. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 8—21.

Рассматриваются особенности воспроизводства рыб в водохранилищах в отличие от таковых естественных водоемов, факторы, определяющие численность поколений рыб разных экологических групп и фаунистических комплексов на разных этапах формирования ихтиофауны. Указывается, что предложенные рыбохозяйственные мероприятия не могут дать ощутимого эффекта, пока на основе глубоких знаний закономерностей водных экосистем не будет решена задача повышения плодородия водоемов. Лит. — 57 назв., табл. — 5.

УДК 639.2.03

**Качественный состав нерестового стада и воспроизводство запасов рыб.** Володин В. М. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 22—42.

Излагаются данные исследований по влиянию качественного состава нерестового стада рыб на плодovitость, качество икры, на выживаемость и качество потомства. В связи с приведенными сведениями делается вывод, что воспроизводство рыбных запасов зависит не только от экологических или внешних условий, но и от таких чисто внутренних факторов как возраст производителей, входящих в состав нерестового стада, их упитанность, жирность, темп линейного и весового роста, интенсивность обмена веществ и т. п. Лит. — 131 назв., ил. — 4, табл. — 14.

УДК 597 : 591.526

**Рост рыб как один из показателей состояния популяции.** Сметанин М. М. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 43—54.

Предлагается комплексный подход к оценке состояния популяции рыб. В комплекс таких показателей должны входить различные параметры роста рыб. На основе анализа литературных и собственных данных показано, что в изменении параметров роста наряду с общими закономерностями имеют значение разного рода нерегулярные колебания. Рост и зависимость между параметрами роста рыб рассматриваются как стохастические процессы, исследуемые с помощью различных вероятностных характеристик, которые используются для оценки влияния комплекса факторов на состояние популяции. Лит. — 28 назв., ил. — 7.

УДК 597 : 591.53

**Питание и пищевые взаимоотношения рыб в водохранилищах Волжского каскада.** Иванова М. П., Половкова С. П., Кияшко В. И., Баканов А. И. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 55—77.

Показано, что видовой состав пищи планктофагов водохранилищ разного типа сходен. Характер их питания в отдельных водохранилищах неодинаков. Наилучшие условия нагула наблюдаются в речных водоемах. В озерно-речных водохранилищах и особенно в озерном, интенсивность нагула и темп роста леща, густеры и плотвы ниже, чем в речных. Значение хищных рыб на отдельных этапах становления водохранилищ неодинаково. Полезную роль биомелиораторов они играют на II и III этапах формирования ихтиофауны водоемов, уничтожая массу малоценных видов рыб. Лит. — 82 назв., ил. — 4, табл. — 11.

УДК 192 : 358.38

**Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб.** Чермитин И. Е., Половков В. В. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 78—105.

На основании данных, полученных биоакустическими методами исследований, выявлены закономерности образования и распределения скоплений пелагических рыб в Рыбинском водохранилище.

Установлено, что площадь нагульных ареалов не превышает 7% от площади водоема. Определена абсолютная численность ведущего объекта пелагического комплекса — снетка — в годы высокой и низкой его численности. Оценена степень воздействия скоплений пелагических рыб на кормовые ресурсы водоема и их устойчивость во времени и пространстве. Лит. — 26 назв., ил. — 5, табл. 14.

УДК 639.2.053

**Ориентация рыб в системе «река—водохранилище».** М а л и н и н Л. К., П о д д у б н ы й А. Г., С п е к т о р Ю. И. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 106—115.

По результатам собственных многолетних телеметрических исследований и литературным данным о поведении рыб в естественной среде дается обобщенное представление о комплексе средств ориентации и навигации рыб и их использовании мигрантами в разных экологических ситуациях реки и водохранилища: в устье реки, в нижнем и верхнем бьефах плотин гидростанций, в озерном и речном плесах и в притоках водохранилищ. Описываются общие для всех водоемов закономерности поведения рыб. Лит. — 25 назв., ил. — 6.

УДК 597 : 612.017

**Актуальные вопросы иммунологии рыб.** М и к р я к о в В. Р. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 116—133.

На основании анализа литературных данных и результатов собственных исследований изложены наиболее важные для теории и практики рыбоводства вопросы о механизмах и факторах иммунитета, обуславливающих различную индивидуальную, популяционную и видовую устойчивость рыб к заразным болезням. Показано, что различная индивидуальная устойчивость рыб к паразитам зависит от иммунологических и неиммунологических факторов. Приведены сведения об изменчивости механизмов общей устойчивости организма рыб к паразитам в разные периоды года и в онтогенезе. Определены внутренние причины, вызывающие эту изменчивость. Лит. — 74 назв., ил. — 1, табл. — 7.

УДК 577.472+ (615.9 : 665.6)

**К вопросу о механизмах действия некоторых токсических веществ у водных животных.** Ф л е р о в Б. А., В и н о г р а д о в Г. А., К о з л о в с к а я В. И., Г д о в с к и й П. А., Л а н к и ц а Л. Н. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 134—142.

Рассматривается значение физиологических исследований по механизму действия токсических веществ для водной токсикологии. Приводятся собственные и литературные данные по влиянию широко распространенных токсических веществ на физиологические функции водных животных. Показано, что основными повреждающими механизмами действия хлорорганических соединений является угнетение  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  АТФ-азы, фосфорорганических (холинэстеразы, фенолов) — разобщение процессов окислительного фосфорилирования. Эти первичные нарушения ответственны за дальнейшее развитие патологического процесса в организме, приводящего его к гибели. Лит. — 50 назв.

УДК 639.2.05

**Влияние рекреационного рыболовства на запасы и качественный состав облавливаемых популяций рыб.** П о д д у б н ы й А. Г., В о л о д и н В. М., П о д л е с н и к о в А. Н. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 143—150.

Обсуждаются данные 20-летних наблюдений за характером рекреационного лова окуня в Рыбинском водохранилище, а также материалы социологического исследования, проведенного в 1973—1974 гг. на водоемах Ярославской, Костромской, Ивановской и Горьковской областей. Авторы приходят к выводу, что непрерывный рост рекреационного рыболовства оказывает существенное влияние на численность и качественный состав облавливаемых популяций рыб. Предлагается ряд мер, направленных на упорядочение рекреационного рыболовства и на ограничение его влияния на состав и структуру существующих экосистем внутренних водоемов. Лит. — 4 назв., ил. — 5, табл. — 4.

УДК 597 : 591.5

**Сезонная динамика избираемых температур рыб.** П о д д у б н ы й А. Г., Г о л о в а н о в В. К., Л а н к и ц а В. В. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 151—167.

Избираемые рыбой температуры рассматриваются как показатель, характеризующий основные жизненные циклы пойкилотермных животных. На основе анализа литературных данных и проведенных в течение ряда лет экспериментов с молодькой леща и плотвы предлагается термодинамический подход к сезонной динамике избираемых температур различными видами рыб. Избирание разных температурных зон в летнее и зимнее время рассматривается как стремление организма занять свое устойчивое стационарное состояние. Лит. — 137 назв., ил. — 6.

УДК 597 : 615.9

**Изучение механизма действия ионных рН у пресноводных рыб.** В и н о г р а д о в Г. А., С о к о л о в В. А., Ф л е р о в Г. И. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 168—173.

Изучалось влияние низких значений рН среды и  $\text{Ca}^{++}$  на проницаемость эпителия жабр для  $\text{Na}^+$ , исследовался также сдвиг рН крови в сторону понижения перед гибелью рыб. В кислой среде ионный обмен у этих животных сопряжен с избыточным выходом  $\text{Na}^+$  наружу и с одновременным поступлением  $\text{H}^+$  внутрь организма. Отмечена различная видовая устойчивость рыб к низким значениям рН, которую можно установить по результатам опытов по скорости потери  $\text{Na}^+$  из организма. Лит. — 10 назв., ил. — 3.

УДК 591.132.05 : 597

**Адаптации пищеварительной системы к типу питания у рыб разных экологических групп (на примере активности карбогидраз у рыб Рыбинского водохранилища).** К у з ь м и н а В. В. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., «Наука», 1977, с. 174—186.

Приводятся данные, касающиеся ферментативного гидролиза углеводов у рыб разных экологических групп. Рассматривается зависимость между типом питания (содержанием углеводов в кормовых объектах) рыб и уровнем активности карбогидраз ( $\alpha$ - и  $\gamma$ -амилазы, мальтазы и инвертазы), участвующих в полномном и мембранном гидролизе пищи, а также температурные характеристики  $\alpha$ -амилазы и адсорбционные свойства слизистой пищеварительного тракта. Представленные материалы свидетельствуют о многообразии адаптаций к типу питания у рыб разных экологических групп. Лит. — 57 назв., ил. — 2, табл. — 4.



**ГОТОВИТ К ВЫПУСКУ В 1978 ГОДУ:**

**Биология внутренних вод.**

**Информационные бюллетени № 37—40**

Объем каждого номера — 5 л. Ориентировочная цена — 75 к.

**Иваньковское водохранилище и его жизнь.**

Труды Института биологии внутренних вод. Вып. 34 (37). 19 л.

Ориентировочная цена 3 р. 40 к.

**Лососевые нерестовые реки Онежского озера.**

Биологический режим, использование. 10 л.

Ориентировочная цена 1 р. 50 к.

**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»  
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ  
В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»**

**Адреса и почтовые индексы магазинов:**

- 480391 **Алма-Ата**, ул. Фурманова, 91/97  
370005 **Баку**, ул. Джапаридзе, 13  
320005 **Днепропетровск**, пр. Гагарина, 24  
734001 **Душанбе**, пр. Ленина, 95  
375009 **Ереван**, ул. Туманяна, 31  
664033 **Иркутск**, ул. Лермонтова, 303  
252030 **Киев**, ул. Ленина, 42  
277001 **Кишинев**, ул. Пирогова, 28  
343900 **Краматорск**, ул. Марата, 1  
443002 **Куйбышев**, пр. Ленина, 2  
192104 **Ленинград**, Литейный пр., 57  
199164 **Ленинград**, Таможенный пер., 2  
199004 **Ленинград**, 9 линия, 16  
220072 **Минск**, Ленинский пр., 72  
103009 **Москва**, ул. Горького, 8  
117312 **Москва**, ул. Вавилова, 55/7  
630076 **Новосибирск**, Красный пр., 51  
630090 **Новосибирск**, Академгородок, Морской пр., 22  
620151 **Свердловск**, ул. Мамина-Сибиряка, 137  
700029 **Ташкент**, ул. Ленина, 73  
700100 **Ташкент**, ул. Шота Руставели, 43  
634050 **Томск**, наб. реки Ушайки, 18  
450075 **Уфа**, Коммунистическая ул., 49  
450059 **Уфа**, ул. Р. Зорге, 10  
720001 **Фрунзе**, бульв. Дзержинского, 42  
310003 **Харьков**, Уфимский пер., 4/6

*Для получения книг почтой  
заказы просим направлять по адресу:*

- 117464 Москва, В-464, Мичуринский пр., 12  
Магазин «Книга — почтой» Центральной конторы «Академкнига»  
197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7  
Магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига»