

48(51)

пресноводные
ГИДРОБИОНТЫ
и их биология

В 48/51



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

ТРУДЫ, ВЫП. 48 (51)

Пресноводные ГИДРОБИОНТЫ и их биология



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. - 256 с.

Настоящий сборник содержит результаты исследований численности микрофлоры в пресных водоемах, планктонных альгоценозов водохранилищ, их продукционных возможностей, структуры зоопланктонных сообществ и особенностей донной фауны озер. Цикл статей посвящен вопросам эмбриологии, распределения, плодовитости рыб, формированию их популяций в волжских водохранилищах, а также вопросам физиологии и биохимии промысловых видов.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р

А.В. МОНАКОВ

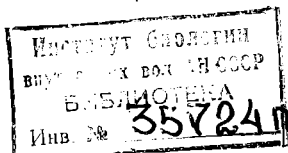
Р е ц е н з е н т ы:

А.А. МИЛЬКО, М.И. ШАТУНОВСКИЙ

ПРЕСНОВОДНЫЕ ГИДРОБИОНТЫ
И ИХ БИОЛОГИЯ

Труды, вып. 48 (51)

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР



Редактор издательства Л.И. Сметанкина
Художник Д.А. Андреев
Технический редактор В.В. Шиханова
Корректоры О.М. Бобылева и М.А. Стрепетова

ИБ № 20594

Подписано к печати 3.02.83. М-18895. Формат 60x90 1/16.
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 16=16 усл. печ. л. Усл.
кр.-отт. 16.25. Уч.-изд. л. 17.28. Тираж 700. Изд. № 8279. Тип. зак.
№ 1755. Цена 2 р. 80 к.

Издательство „Наука“. Ленинградское отделение.
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства „Наука“.
199034, Ленинград, В-34, 9 линий, 12.

П 2001050100-523 267-83 - II
042(02)-83

© Издательство „Наука“, 1983 г.

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
НЕКОТОРЫХ КАРСТОВЫХ ОЗЕР МАРИЙСКОЙ АССР

Карстовые озера Марийской АССР находятся в ее юго-восточной части, в долине р.Илеть, в местности, представленной главным образом породами, содержащими известняки с прослоями гипсов. Вследствие вымывания и растворения гипсовых пород в ряде случаев в провальных ямах образовались меромиктические озера, в которых глубинные слои обогащены сульфатами, а осенняя и весенняя циркуляции воды происходит лишь в эпилимнионе.

Гидрологические описания озер были сделаны М. Рузским [7]. Экологические условия, обуславливающие развитие бактерий, связанные с окислением сероводорода, подробно изложены В.М. Горленко [2], М.Б. Вайнштейном [1]. Процессы азотфиксации исследовал А.И. Саралов и др. [8].

В настоящей работе представлены данные исследований интенсивности микробиологических процессов и распределения массовых форм бактерий по основным экологическим нишам озер карстового происхождения.

Работа выполнена в июле 1979 г. на озерах Глухом и Кичиер. Последнее состоит из плесов, соединенных между собой протоками. Более обособленный из них южный плес носит название оз.Мельничное, средний - Большой (Б.) Кичиер и северный - Черный (Ч.) Кичиер. На севере в 5 км от р.Илеть расположено оз.Глухое. Все они относятся к типичным провальным озерам. Площадь их водного зеркала - 5-43 га. В оз. Глухом максимальная глубина воронки - 24 м, в оз. Мельничном - 4 м. Последнее сильно заболочено и имеет многочисленные островки, заросшие макрофитами.

Отбор проб, физико-химические анализы, определение интенсивности микробиологических процессов, учет и изучение видового состава некоторых доминирующих организмов, а также съемку их под электронным микроскопом проводили известными методами [2, 4-6]. Воду отбирали батометром Рутнера по горизонтам, соответствующим экологическим зонам эпилимниона, термоклина и гиполимниона. Помимо этого изучали обрастания на стеклах и электронных сеточках в иловых отложениях и в поверхностной пленке воды. Электронно-микроскопический анализ микрофлоры в исследовании этих озер был применен нами впервые.

Озера Кичиер имеют явные признаки евтрофирования (см.рис.1-3). Прозрачность воды в момент обследования колебалась от 1 до

1.4 м, общее число бактерий у поверхности - от 3.4 до 7.0 млн. в 1 мл воды. В процессе фотосинтеза фитопланктона продуцировалось органического вещества в эпилимнионе от 0.6 до 1.3 мг С/(л·сут), а распад его в озерах Ч.Кичиер и Б.Кичиер превышал продукцию в 2-4.5 раз соответственно. В мелководном оз. Мельничном эти процессы происходили с одинаковой скоростью.

Цветность воды составляла 65-100° по хромокобальтовой шкале, что свидетельствует о повышенном содержании гуминовых веществ. Судя по электропроводности, вода сильно минерализована, pH среды слабощелочная, а в оз. Мельничном - нейтральная.

С понижением температуры убывало содержание кислорода, и на нижней границе термоклина он уже отсутствовал. В этом слое реакция среды становилась слабокислой, электропроводность воды заметно повышалась, увеличивалась концентрация гидрокарбонатов и сульфатов. Существенное изменение цветности по вертикали наблюдалось только в оз. Ч.Кичиер.

Особенность состоит в том, что в гиполимнионе благодаря большому количеству сульфатов энергично происходит процесс сульфат-редукции и концентрация сероводорода у дна достигает в оз. Б.Кичиер 10, а в оз. Ч.Кичиер 100 мг/л. Эти признаки характерны для меромиктических озер.

Температурный скачок в оз. Ч.Кичиер расположен на глубине 2-4 м. Резкое падение кислорода начиналось с 1.5 м, и на глубине 4 м он уже отсутствовал. Одновременно увеличивалась концентрация сульфатов и сероводорода, которыми особенно богат слой гиполимниона (рис. 1).

Синтез органического вещества фитопланктоном в слое гиполимниона равнялся 1.3, а его деструкция - 2.27 мг С/(л·сут). В слое температурного скачка эти процессы резко снижаются. Здесь в присутствии сероводорода и света развиваются зеленые серные бактерии *Pelodictyon luteolum*, *P. clathratiforme*, число которых достигает 1.6 млн. и 0.8 млн. соответственно. Общая численность бактерий наибольшая у дна и составила 7 млн. кл./мл. Микроорганизмы ассимилируют углекислоту с максимальной скоростью 14 мкг С/(л·сут).

В оз. Б.Кичиер области термоклина и хемоклина занимают слои воды от 2 до 6 м. В связи с этим и наблюдалось снижение кислорода, который на глубине 4 м отсутствует. Следы сероводорода ощущаются на глубине 3 м, его концентрация у дна достигает 9.5 мг/л.

Фотосинтез водорослей у поверхности был равен 1 мг С/(л·сут), а деструкция органического вещества в результате бактериальной деятельности соответствовала 4.36 мг С/(л·сут), т.е. в 2 раза больше, чем в оз. Ч.Кичиер; в зоне термоклина величины этих процессов снизились до 0.03 и 1.4 мг С/л соответственно. Глубже при концентрации сероводорода 2 мг/л фотосинтез происходил за счет деятельности зеленых фотосинтезирующих бактерий.

Общее число микроорганизмов имеет 3 пика численности (рис. 2). Первый из них наблюдался на глубине 2 м в верхней зоне термо-

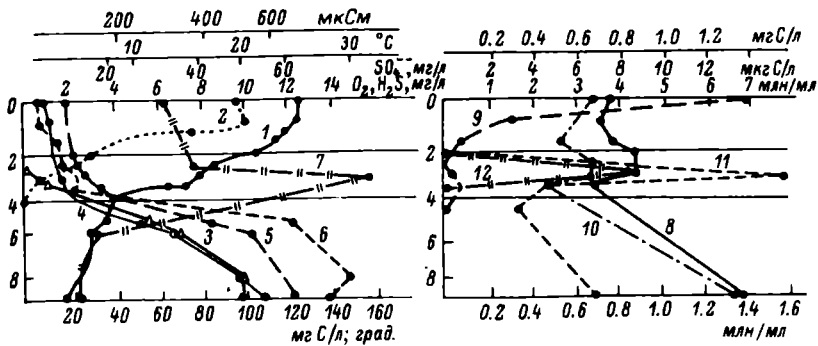


Рис. 1. Вертикальное распределение физико-химических и микробиологических показателей в водной толще оз. Ч. Кичиер.

По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс: сверху - температура, °С (1), кислород, мг/л (2), сероводород H_2S , мг/л (3), сульфаты, мг/л (4), электропроводность мкСм/см (5), общее число бактерий, млн./мл (8), фотосинтез водорослей, мг С/л (9), темновая ассимиляция, мкг С/л (10), снизу - гидрокарбонаты, мг С/л (6), цветность, град. (7), зеленые серные бактерии - *Pelodiction clathratiforme* (11), *Pelodiction clathratiforme* (12), млн./мл.

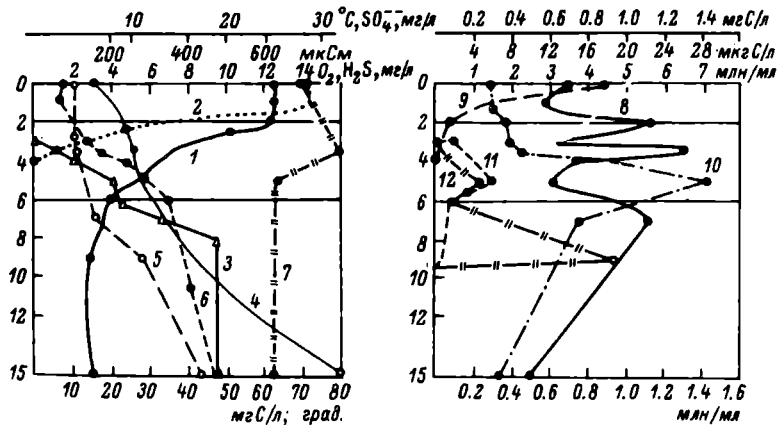


Рис. 2. Вертикальное распределение физико-химических и микробиологических показателей в водной толще оз. Б. Кичиер.

11 - *Pelodiction clathratiforme*, 12 - *Chlorochromatium aggregatum*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

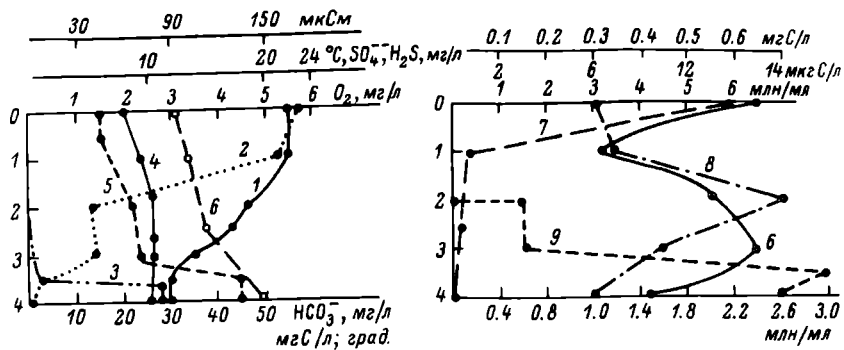


Рис. 3. Вертикальное распределение физико-химических и микробиологических показателей в водной толще оз.Мельничного.

6 - общее число бактерий, млн./мл, 7 - фотосинтез, мг С/л, 8 - ассимиляция, 9 - *Pelodiction clathratiforme*, млн. кл./мл. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

клина за счет разложения детрита и отмерших водорослей, второй обнаруживался в слое массового развития зеленых и пурпурных бактерий, третий соответствовал верхнему слою гипolimниона, где скапливались полуразрушенные фототрофные микроорганизмы. Ассимиляция углекислоты микроорганизмами с наибольшей интенсивностью протекала в зоне развития зеленых серных бактерий *Pelodiction clathratiforme*, *Chlorochromatium aggregatum*. Ее величина была равна 28 мкг С/л.

Итак, оз.Б.Кичиер по своим физико-химическим свойствам близко к оз. Ч. Кичиер и отличается от него пониженным содержанием сероводорода в гипolimнионе.

В оз.Мельничном вода у поверхности более гумифицирована и имела рН 6,98, содержание кислорода не превышало 5,76 мг/л. Концентрация сульфатов в водной толще распределена равномерно, а содержание сероводорода в придонных слоях воды увеличивалось до 11 мг/л (рис. 3). Основную часть водной толщи (2,5 м) занимала зона термоклина, а на долю гипolimниона приходился слой воды мощностью всего 0,5 м. Температурная кривая характеризовалась менее крутым изломом, нежели в оз.Ч.Кичиер и Б.Кичиер, в то время как концентрация кислорода снижалась очень резко и на глубине 2 м соответствовала 1,5 мг/л. Полное его исчезновение наблюдали у дна.

Продукционно-деструкционные процессы протекали наиболее активно в зоне эпимлиниона и с падением температуры прекращались. Содержание бактерий колебалось от 3,2 до 7 млн./мл и было максимальным в экологической зоне развития фототрофных микроорганизмов вида *Pelodiction clathratiforme*, составивших около 50% от общего числа бактерий. Примерно в этой же области на глубине 2,5-3 м нами отмечены наибольшие величины темновой ассимиляции, которые соответствовали 9,6-14,3 мкг С/(л·сут).

Неравномерное распределение физико-химических факторов в водной толще евтрофных озер определило не только специфику протекания микробиологических процессов в экологических зонах, но качественный и количественный состав обитающих в них микроорганизмов.

Анализ морфологических форм бактерий при помощи светового и электронного микроскопов показал, что в поверхностной пленке воды основная часть микрофлоры была представлена сферическими и короткими палочковидными формами (рис. 4, а), реже встречались нитчатые формы и простекающие (рис. 4, б, в). Помимо них в поверхностной пленке оз. Ч.Кичиер развивалась масса стебельковых бактерий.

В зоне фотосинтеза были отмечены микоплазмоподобные организмы (рис. 4, в), а на сеточках обрастания из воды озер Б.Кичиер и Мельничное были найдены интересные формы бактерий, имеющие выросты на 2 полюсах (рис. 4, г) или на одном из них (рис. 4, б). В оз. Ч.Кичиер обитали скользящие нитчатые бактерии. Доминирующая микрофлора имела громадные скопления палочковидных и кокковидных форм (рис. 4, д), что служит главным признаком высокой трофности озер.

В микроаэрофильной и анаэробной зонах термоклина, совпадающего с хемоклином, обитали микроорганизмы с разнообразной морфологией клеток: скользящие нитчатые бактерии (некоторые из них извитые) (рис. 4, л), коринеподобные формы, а в оз. Б.Кичиер встречались и *Prostecobacter* (рис. 4, к). Большинство бактерий имели обычную морфологию клеток (рис. 4, н) и обнаруживались часто на отмирающих водорослях (рис. 4, п). Кроме того, присутствовали различные виды фототрофных серных бактерий. Поэтому их распределение по экологическим зонам термоклина и гипolimниона рассмотрим более подробно.

В озерах Ч. и Б.Кичиер в слое одновременного присутствия минимальных количеств кислорода и сероводорода (рис. 1; 2) встречались пурпурные серные бактерии родов *Amoebobacter*, *Thiocapsa* и в небольших количествах представители зеленых серобактерий. Глубже, где кислород практически отсутствовал и увеличивалось содержание сероводорода, интенсивно развивались зеленые фотосинтезирующие бактерии. Так, на глубине 3,5–4 м в оз. Ч.Кичиер доминировали *Pelodictyon luteolum* и *P. clathratiforme* (рис. 4, и, з). В меньших количествах встречались *Amoebobacter*, *Thiocapsa*, *Chlorobium* и *Ancalochloris perfilievii* (рис. 4, с).

В оз. Б.Кичиер зеленые серобактерии располагались на глубине 3,5–5 м, где содержание сероводорода было в пределах 2 мг/л. Так, численность *Pelodictyon clathratiforme* достигала 0,37 млн. кл./мл, *Chlorochromatium aggregatum* – 0,2 млн. кл./мл (рис. 4, ж), что обусловлено недостаточностью освещения этих глубин.

В оз. Мельничном обнаружены разнообразные виды пурпурных серных бактерий – *Amoebobacter*, *Thiocapsa*, *Thiopedia*,

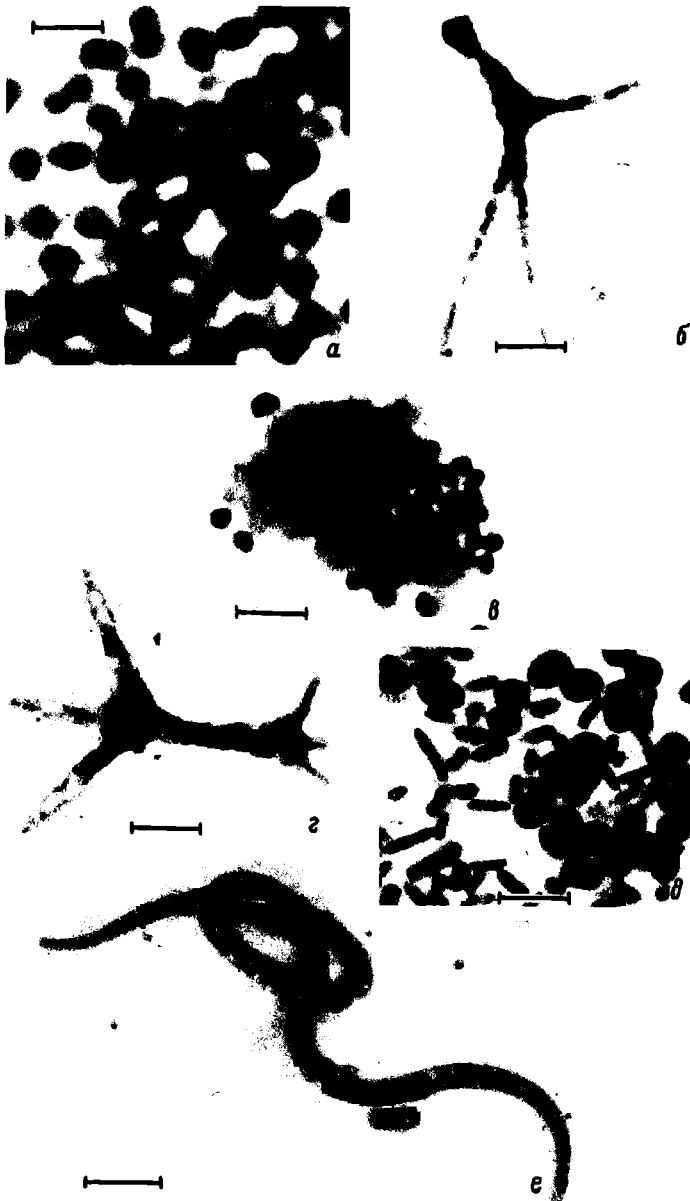


Рис. 4. Формы бактерий в основных экологических зонах меромик-
тических евтрофных озер Б.Кичиер, Ч.Кичиер, Мельничного.

Объяснения в тексте.

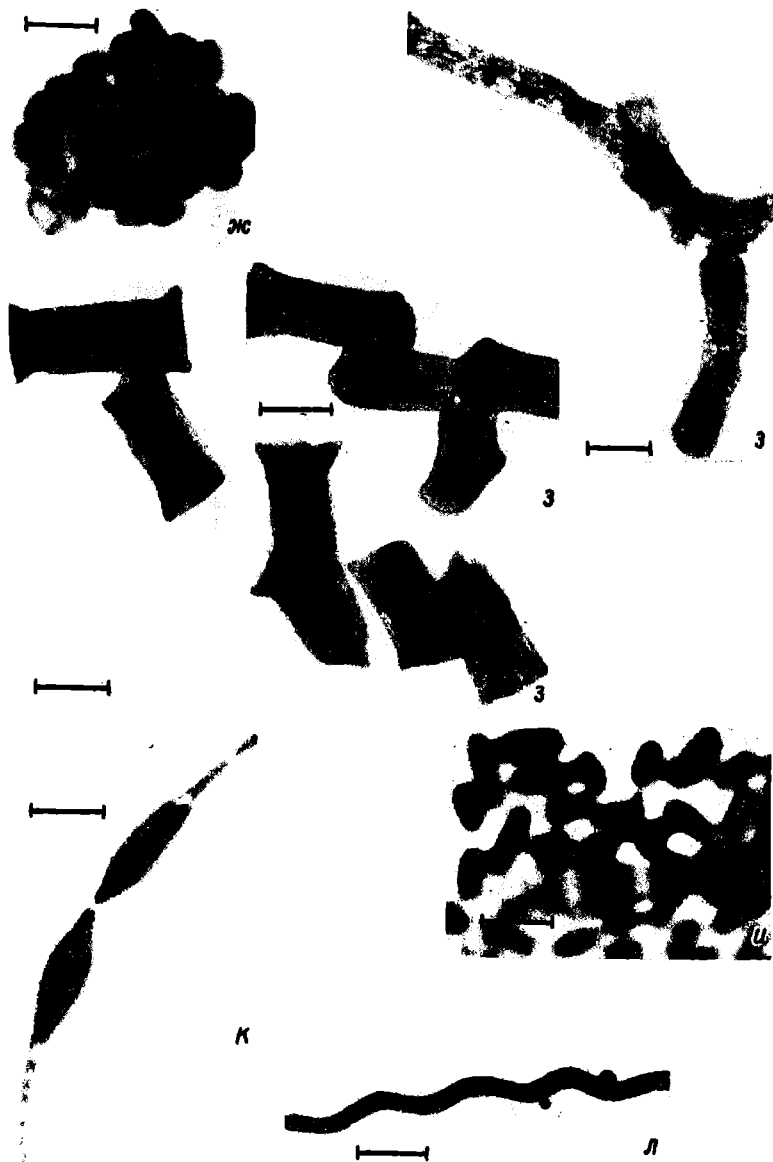


Рис. 4 (продолжение).

Thiodictyon, *Thiospirillum*, — которые развивались в зоне термо-клина при наличии 1 мг кислорода и 3 мг сероводорода на 1 л воды. Численность зеленых бактерий *Pelodictyon clathratiforme* достигала здесь 0.6 млн.кл./мл, в сероводородном слое вода — до 3 млн.кл./мл. В придонной воде и поверхностном слое ила присутствовали *Ancalochloris perfilievii* и консорции *Chloroplana vacuolata* и *Chlorochromatium aggregatum*.

В верхних горизонтах воды зоны гипolimниона озер Б. Кичиер и Ч. Кичиер фотосинтезирующие бактерии были представлены громад-



Рис. 4 (продолжение).

ными скоплениями полуразрушившихся клеток. В основном же микрофлора состояла из клеток с банальной морфологией нитчатых форм, имеющих включения серы, и без них. Помимо них в озерах Ч. и Б. Кичиер в гипolimнионе были обнаружены скользящие нитчатые бактерии рода *Chloroflexus*, бесцветные ползающие флексибактерии и мелкие спирилы с включениями серы.

Нижние слои озер Ч. и Б.Кичиер на границе вода-ил были обогашены сероводородом и населены различного рода спирохетами (рис. 4, о, р, рис. 5, в, е). Здесь присутствовали спириллы, наполненные серой, нитчатые скользящие бесцветные серобактерии рода *Chloroflexus*, особенно много их было в оз. Ч.Кичиер и в иловых отложениях зарослей макрофитов оз. Мельничного, где развивались еще и серные бактерии рода *Achromatium*. Фотосинтезирующие бактерии находились в разрушенном состоянии. Примечательно, что значительная часть микрофлоры в гипolimнионе имела газовые вакуоли, наличие которых связано с низкой температурой (рис. 5, б, д, к). Такие бактерии в зоне гипolimниона при низкой температуре обнаруживали и другие авторы [3, 9]. В этом же слое воды нами были обнаружены перекрученные нитчатые формы (рис. 5, г) и *Prostecocombium* (рис. 5, ж). Доминирующие микроорганизмы имели обычную форму (рис. 5, а).

Поверхностный слой ила озер Б.Кичиер и Ч.Кичиер населен теми же организмами, которые присутствовали в придонном слое воды, но в отличие от последнего был богат спирохетами и нитчатыми скользящими бактериями. Здесь интенсивно развивались и сульфатредуцирующие бактерии численностью 40 тыс. кл. на 1 мл ила.

Димиктическое оз. Глухое отличалось от изученных евтрофных меромиктических озер физико-химическими условиями и интенсивностью микробиологических процессов (рис. 6).

Прозрачность воды в нем - 3 м, цветность у поверхности - 37°, рН слабощелочная, содержание гидрокарбонатов - до 35.6 мг С/л. Электропроводность воды у поверхности равнялась 184 мкСм, что свидетельствовало о высокой общей минерализации. Водная масса по температурному градиенту разделялась на зоны: эпилимнион и термоклин занимали слой воды мощностью по 3 м, а вся остальная масса приходилась на гипolimнион.

Особенность исследуемого озера - отсутствие сероводорода и наличие кислорода до 6 мг/л в зоне гипolimниона. Концентрация сульфатов и гидрокарбонатов распределялась по глубине почти равномерно.

Такие условия обусловили специфику активной деятельности микрофлоры, ее состав и численность. Так, водоросли синтезировали органическое вещество на глубине 2 м с максимальной скоростью 0.084 мг С/(л·сут). А наибольшие величины деструкции органического вещества (от 1.3 до 1.57 мг С/л) выявлены в зоне резкого скачка температуры, в которой фотосинтез снизился до 0.015 мг С/л. Здесь численность бактерий достигала наивысшей величины (до 12 млн./мл.). Темновая ассимиляция углекислоты с наибольшей скоростью (6.6 мг С/(л·сут)) протекала в слое эпилимниона, а в термоклине и гипolimнионе микроорганизмы ассимилировали углекислоту в 3 раза медленнее. Это прежде всего можно объяснить разным видовым составом бактерий, обитающих в указанных зонах. В гипolimнионе число бактерий снизилось до 0.8-1.85 млн./мл. Соответственно ассимиляция уменьшилась до 2 мкг С/л.



Рис. 5. Формы бактерий в илах меромиктических евтрофных озер Кичиер, Мельничное и в основных экологических зонах димиктического олиготрофного оз. Глухого.

Объяснения в тексте.



Рис. 5 (продолжение).

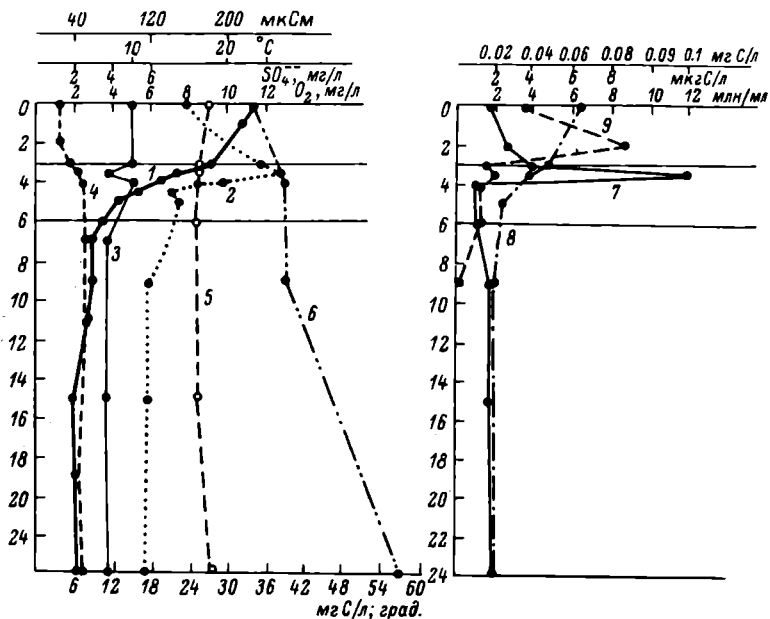


Рис. 6. Вертикальное распределение физико-химических и микробиологических показателей в водной толще оз. Глухого.

3 - сульфаты, мг/л, 4 - гидрокарбонаты, мг/л, 6 - цветность, град., 7 - общее число бактерий, млн. кл./мл, 8 - темновая ассимиляция, мкг С/л. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Микроскопический анализ микрофлоры выявил крайнюю бедность морфологии бактериальных клеток. В основном ими были палочки и сферические формы (рис. 4, к, и). В термоклине присутствовали и нитчатые спирали.

Формы бактерий в придонном горизонте воды и в поверхностной пленке иловых отложений были разнообразнее. Здесь были выявлены *Ancaomicrobium* и нитчатые организмы. Основное же население представлено сферическими формами. В иловых отложениях доминировали мелкие спирали и палочки, скользящие и подвижные нити, бактерии с газовыми вакуолями (рис. 4, н, ж).

Итак, насыщение воды кислородом вплоть до дна, низкая популяция органического вещества, малое разнообразие бактериальных форм, среди которых преобладают кокки, свидетельствуют о том, что оз. Глухое имеет явные черты олиготрофии. Очевидно, что высокое содержание общего количества бактерий в верхней части термоклина и величина темновой ассимиляции углекислоты еще не могут говорить о повышенной степени трофии этого водоема.

Таким образом, среди провальных озер Марийской АССР можно отметить два типа: димиктические озера, где происходит полное перемешивание водной массы в весенний и осенний периоды, и ме-

ромиктические озера с повышенным содержанием солей в гиполимнионе, где полная циркуляция воды отсутствует.

Проведенные нами анализы (рис. 1-3) дают основание выделить в озерах отдельные экологические ниши и сопоставить с ними распределение отдельных микроскопических форм микроорганизмов в них.

Одним из основных факторов, влияющих на распределение бактерий, является проникновение света до сероводородного слоя воды, в котором в массовых количествах развиваются фотосинтезирующие серобактерии, что хорошо согласуется с данными В.М. Горленко [2], который изучил распределение их по зонам с помощью светового микроскопа.

Вторым фактором, определяющим состав, численность и активность микроорганизмов, служит наличие усвояемого органического вещества. Так, в евтрофных озерах с высокой первичной продукцией органического вещества микрофлора была наиболее активна и имела большое разнообразие форм по сравнению с олиготрофным оз. Глухим. Особенно это прослеживалось в зоне эпилимниона и в иловых отложениях. Здесь развивались простекатные и нитчатые бактерии, большинство из которых относятся к скользящим формам.

Распределение микроорганизмов по вертикали водной толщи обусловлено наличием органического вещества, температурой и химической градацией по кислороду и сероводороду. Нитчатые скользящие бактерии были сосредоточены в зоне максимального фотосинтеза, на нижней границе термоклина и в иловых отложениях, которые были богаты органическим веществом.

Отсутствие кислорода и наличие в термоклине и гиполимнионе сероводорода благоприятствовало созданию экологических ниш с массовым развитием бесцветных серных бактерий. В олиготрофном оз. Глухом они развивались только в поверхностном слое ила.

Л и т е р а т у р а

1. В а й н ш т е й н М.Б. Характеристика тионовых бактерий озер Марийской АССР. - Микробиология, 1975, т. 44, № 1, с. 151-155.
2. Г о р л е н к о В.М. Провальные озера карстовой области Марийской АССР. - В кн.: Геохимическая деятельность микроорганизмов в водоемах и месторождениях полезных ископаемых. М., 1973, с. 117-203.
3. (Д у б и н и н а Г.А., К у з н е ц о в С.И.) D u b i n i n a G.A., K u z n e t s o v S.I. The Ecological and Morphological Characteristics of Microorganisms in Lesnaja Lamba (Karelia). - Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1976, Bd 61 (1), S. 1-19.
4. Л а п т е в а Н.А. Микрофлора озер Латвийской ССР. - Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 2, с. 15-22.
5. Л а п т е в а Н.А., М о н а к о в а С.В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области. - Микробиология, 1976, т. 45, № 4, с. 717-723.

6. Лаптева Н.А., Монакова С.В., Даукшта А.С. Микробиологическая характеристика некоторых озер Латвийской ССР. - Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 6, с. 21-26
7. Русский М. Лимнологические исследования в Среднем Поволжье. (Озера Сев.-Западной части Казанской губ.). - Изв. Импер. томск. ун-та, 1916, т. 65, с. 1-89.
8. Саралов А.И., Вайнштейн М.Б., Дзюбан А.Н. Фиксация молекулярного азота в меромиктических озерах Марийской АССР. - В кн.: Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979, с. 95-114.
9. Caldwell E.D., Tiegje I.M. A morphological study of anaerobic bacteria from the hypolimnia of two Michigan Lakes. - Can. J. Microbiol., 1975, vol. 21(3), p. 362-377.

ЧИСЛЕННОСТЬ ОЛИГОКАРБОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЙ
В ПРЕСНЫХ ОЗЕРАХ

Большинство автохтонных микроорганизмов в озерах принадлежит к олигокарбофильным бактериям, которые потребляют органический субстрат в низких концентрациях и делают его доступным другим организмам [1]. Поэтому они играют важную роль в круговороте углерода в водоемах.

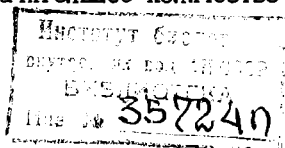
Одна из основных задач водной микробиологии состоит в выяснении особенностей олигокарбофильной микрофлоры и ее численности при различных экологических условиях. Существует ряд методов определения ее количества в воде: непосредственно на мембранных фильтрах в флуоресцентном микроскопе [7] и путем посева на голодную агаризованную среду [6]. Наиболее удачный способ был предложен В.И. Романенко [5], где в качестве среды используется природная стерильная вода и посев производится по классическому методу титров.

В качестве объектов исследования были выбраны озера, которые отличаются друг от друга уровнем трофии, температурным и кислородным режимом, наличием гуминовых веществ и расположены в разных географических зонах. По характеру микрофлоры их можно разделить на две основные группы: озера со значительными концентрациями сульфатов в воде, где идут процессы их редукции с образованием сероводорода, и с малым содержанием сульфатов (5–10 мг/л). В последних сероводород в небольшом количестве присутствует только в илах.

Исследованные озера, содержащие в воде малые количества сульфатов (5–10 мг/л), расположены в Ярославской области (Неро, Савельевское, Плещеево, Чашницкое, Сомино), Латвийской АССР (Доткас, Резнас, Дридзас и Бригенес), южной Карелии (Пертозеро и малые лесные ламбы), на Карельском перешейке (Пуннус-Ярви), в Марийской АССР (Глухое).

Меромиктические озера Ч. Кичиер и Б. Кичиер (Марийская АССР), зал. Некрасова в оз. Великом и димиктические Свято (Горьковская обл.), Мельничное (Марийская АССР) содержат в воде достаточно высокую концентрацию сульфатов (до 20–40 мг/л). В них в массовых количествах развивается микрофлора, связанная с редукцией сульфатов и окислением сероводорода.

В термоклине и гипolimнионе дистрофных ламб Карелии, зал. Некрасова и оз. Свято содержится значительное количество закисных



солей железа (2–50 мг/л) и марганца (0.5–1.0 мг/л). Подробная характеристика большинства обследованных озер дана в предыдущих работах [1–3].

Исследования проводили во время летних экспедиций в июле–августе. Пробы воды для анализа бактерий отбирали стерильно. При этом в озерах с полной гомотермией водной массы отбор производили только с поверхностного горизонта (0.5 м), а в димиктических и меромиктических – из зон, соответствующих эпилимниону, термоклину и гиполимниону. Количество олигокарбофильных бактерий определяли по методу В.И. Романенко, который был усовершенствован совместно с автором [4]. Для культивирования бактерий в качестве питательной среды использовали природную воду исследуемых водоемов. Для удаления консументов воду профильтровывали через мембранный фильтр № 3 и разливали по 10 мл в пробирки. Стерилизовали в автоклаве при 0.5 атм. в течение 30 мин. Поскольку вода после стерилизации подщелачивается, то реакцию среды доводили до нейтральной, помещая пробирки с водой в герметический шкаф в атмосферу углекислоты. В первую пробирку с такой средой вносили 1 мл свежееотобранной исследуемой воды, далее велись разведения десятикратно после перенесения 1 мл среды из одной пробирки в другую до 8-го. После 5–7 сут инкубирования посевов при температуре 22–25°C в каждую пробирку стерильно вносили микропипеткой по 1 капле промышленного гидролизата белка, меченного ^{14}C , с активностью 0.25×10^6 имп. · мин⁻¹ · мл⁻¹. Через 2 ч посеvy фиксировали формалином и профильтровывали через мембранный фильтр № 3, который сразу же промывали 5 мл 0.1%-ного физиологического раствора. О наличии роста судили по радиоактивности бактерий на фильтрах и сравнивали с контролем (незасеянные пробирки).

Одновременно в каждой пробе анализировали исходное общее количество бактерий путем прямого подсчета на мембранных фильтрах марки „Сьнпор” и сапрофиты посевом на рыбопептонный агар (РПА).

Приведенный в таблице фактический материал по численности микроорганизмов свидетельствует о высоком содержании олигокарбофилов в различных пресных озерах. Они значительно превышают количество сапрофитов и приближаются к результатам прямого счѐта. Их развитие обусловлено природой и концентрацией органического вещества и такими физико–химическими факторами, как температура и наличие кислорода, сульфатов, закисных соединений железа и марганца. Они влияют и на общее количество бактерий.

Рассмотрим содержание микроорганизмов в поверхностных слоях воды озер разного уровня трофии. В зоне фотосинтеза евтрофных озер численность олигокарбофильных бактерий составила 100–1000 тыс. кл./мл воды. Низкие величины (1 тыс. кл./мл) были определены лишь в оз. Доткас. Это, вероятно, связано с интенсивным развитием водорослей в данный период, которые могли подавлять развитие олигокарбофильных микроорганизмов. Кроме того, электронно–микроскопические исследования воды показали, что

Численность бактерий в пресных озерах разного уровня трофи, тыс. кл./мл

Тип озера, температурный режим	Озеро	Зона развития бактерий	Общее число бактерий	Численность	
				сапрофитов	олигокарбофилов
Евтрофные, мономиктические	Неро Савельевское	Поверхность	5800	0,7	100-1000
		То же	35000	800	100
		Доткас	5500	0,1	1,0
Евтрофные, димиктические	Мельничное	Эпилимнион	7000	1,3	100
		Термоклин	7000	13	100
		Гиполимнион	4200	1,0	1000
Евтрофные, меромиктические	Ч. Кичиер	Эпилимнион	3800	0,17	1000
		Термоклин	4400	5,5	1000
		Гиполимнион	7000	0,05	100
	Б. Кичиер	Эпилимнион	3400	10,00	1000
		Термоклин	6600	10,00	1000
		Гиполимнион	2500	0,07	100
	Зал. Некрасова	Эпилимнион	2600	0,8	100
		Термоклин	5200	0,5	10
		Гиполимнион	2760	0,06	1,0
Мезотрофные, мономиктические	Плещеево Чашницкое Сомино	Поверхность	6500	0,4	100
		То же	2200	0,4	1000-10000
		То же	5800	0,5	100-1000
Мезотрофные, димиктические	Пунус-Ярви	Эпилимнион	620	0,3	10,0
		Термоклин	760	0,2	10,0
		Гиполимнион	420	0,1	100
	Свято	Эпилимнион	2300	0,02	10,0
		Термоклин	2900	0,2	10,0
		Гиполимнион	6800	0,01	100
Олиготрофные, мономиктические	Резнас	Поверхность	500	0,05	10
Олиготрофные, димиктические	Дридзас	Эпилимнион	1000	0,06	1,0
		Термоклин	420	20	10,0
	Бригенес	Эпилимнион	570	0,028	10,0
		Термоклин	350	0,008	10,0
	Пергозеро	Гиполимнион	210	0,32	100,0
		Эпилимнион	320	-	1,0
		Термоклин	-	-	-
	Глухое	Гиполимнион	610	-	10,0
		Эпилимнион	1700	1,2	100,0
		Термоклин	4000	12,5	1000
Гиполимнион		1100	-	100	
Дистрофные, мономиктические	Медведевское	Поверхность	1400	0,3	100

Т а б л и ц а (продолжение)

Тип озера, температурный режим	Озеро	Зона развития бактерий	Общее число бактерий	Численность	
				сапрофитов	олигокарбофилов
Дистрофно-олиготрофные, димиктические	Глухая ламба	Эпилимнион	2200	5.0	100
		Термоклин	1700	4.0	100
		Гиполимнион	3800	8.0	100
	Раяламба	Эпилимнион	1400	5.0	10.0
		Термоклин	1500	4.0	100.0
		Гиполимнион	12000	0.06	1.0
	Карьерная	Эпилимнион	560	1.7	100.0
		Термоклин	460	0.9	100.0
		Гиполимнион	900	1.2	100.0
Дистрофно-мезотрофные, димиктические	Лесная ламба	Эпилимнион	1000	0.2	10.0
		Термоклин	5900	0.03	10.0
		Гиполимнион	12000	0.07	100.0
Дистрофно-мезотрофные, димиктические	Корбламба	Эпилимнион	950	5.5	100.0
		Термоклин	1600	1.2	100
		Гиполимнион	5300	1.2	1000
	Карасево	Эпилимнион	1350	48	100
		Термоклин	-	-	-
		Гиполимнион	13000	28.6	1000

большая часть бактерий представлена необычными формами [4], для учета их числа необходимы специфические среды.

Общее число бактерий в поверхностном слое воды неглубоких евтрофных озер колебалось в пределах 5500–7000 тыс. кл./мл, в меромиктических – от 2600 до 3800 тыс. кл./мл, а там, где сказывалось влияние антропогенных факторов, – до 35 млн. кл./мл. Количество сапрофитов было невелико и составило от общего содержания микроорганизмов 0.01–0.00001%. И только в высокоевтрофных озерах Савельевском и Б.Кичиер содержание сапрофитных бактерий было равно 1 и 3% соответственно, а олигокарбофильных бактерий здесь содержалось всего на один порядок ниже по сравнению с общим числом.

В поверхностном слое воды мезотрофных озер численность олигокарбофильных микроорганизмов варьировала от 10 до 10 000 тыс. кл./мл воды. При этом наибольшее число их содержится в озерах переходного типа от мезотрофных к евтрофным. Общее количество бактерий в них было свыше 5000 тыс. кл./мл, а в менее продуктивных озерах – около 500 тыс. кл./мл. Численность сапрофитов в мезотрофных водоемах, как правило, не превышала 500 кл./мл.

В озерах олиготрофного типа, где фотосинтез водорослей у поверхности не превышал 0.08 мг С/л, количество бактерий, способных потреблять органический субстрат в малых концентрациях, не-

велико и колебалось от 1.0 кл. до 10 тыс. кл. в 1 мл. Низкая продукция органического вещества фитопланктоном лимитировала активное размножение бактерий. Общее число бактерий и сапрофитов было намного меньше, нежели в мезотрофных и евтрофных озерах.

Более стабильные результаты по численности олигокарбофильных бактерий были получены при исследовании дистрофных озер: в зоне фотосинтеза их выявлено до 100 тыс. кл./мл, а в Раяламбе и Лесной ламбе, где содержалось много железа и марганца, — в 10 раз меньше. Общее число бактерий оказалось на 1–2 порядка больше, чем олигокарбофилов. Содержание сапрофитных соответствовало числу, найденному в озерах евтрофного типа.

Распределение микроорганизмов по вертикали водной толщи озер с температурной и химической стратификацией происходит неравномерно. В меромиктических озерах максимальная численность олигокарбофильных бактерий сосредоточена в зоне эпилимниона и термоклина, а в гипolimнионе — в 10 раз меньше. И только в зал. Некрасова оз. Великого численность олигокарбофилов понизилась в слое термоклина. Здесь развивается специфичная микрофлора, связанная с окислением закисного железа и марганца, большинство которых относится к олигокарбофильным микроорганизмам и требуют для своего развития на питательных средах дополнительных факторов роста. Чаше всего эти бактерии учитываются в световом микроскопе после соответствующей обработки и окраски фильтров. Общее число их было наивысшим в зоне термоклина и лишь в оз. Ч. Кичиер — в гипolimнионе. Это увеличение связано с массовым развитием фотосинтезирующих серобактерий, которые составляли половину от всей численности, а в зал. Некрасова особенно многочисленны были железобактерии. Содержание сапрофитов с глубиной уменьшалось, максимум их наблюдали в зоне термоклина оз. Ч. Кичиер.

Таким образом, в меромиктических озерах снижение численности бактерий в слое гипolimниона связано с большим содержанием сероводорода и отсутствием кислорода. Помимо этого, в микроаэрофильной зоне термоклина олигокарбофильные микроорганизмы данным способом полностью не учитываются, так как в силу особых физико-химических условий развиваются специфичные бактерии, связанные с окислением сероводорода и железа.

В димиктических озерах распределение микроорганизмов по экологическим зонам обусловлено уровнем их трофии. Так, в мезотрофных количество олигокарбофилов возрастает в гипolimнионе, а сапрофитов становится меньше. Это связано с увеличением содержания органических веществ гуминовой природы. И здесь, как правило, развиваются бактерии, использующие гуматы, — *Brevibacterium*, *Achromobacter*. Общее количество бактерий увеличивалось в придонных горизонтах лишь в оз. Свято, где цветность воды достигала 350° по хромокобальтовой шкале.

В озерах олиготрофного типа в зоне эпилимниона численность олигокарбофилов составляет 1.0 тыс. кл./мл, а в термоклинах и гипolimнионе — 10–1000 тыс. кл./мл. Содержание сапрофитов изменялось в той же закономерности, что и олигокарбофилов. Однако

их число не превышало 1 тыс. кл./мл. Лишь в глубоководных озерах было свыше 1,0 тыс. кл./мл. С глубиной общее количество бактерий уменьшается.

В димиктических озерах дистрофного типа распределение микроорганизмов происходит следующим образом. Так, в озерах с признаками олиготрофии, расположенных среди верховых болот, общее количество бактерий всегда возрастает в зоне гипolimниона, тогда как число сапрофитов и олигокарбофилов распределяется по вертикали водной толщи более равномерно. Исключение составляет оз. Раяламба, в котором в придонных горизонтах число бактерий по прямому счету увеличивалось до 12 млн./мл, а содержание бактерий, способных расти на различных средах, снижалось до минимальных величин. Это было обусловлено тем, что микроорганизмы здесь находятся в неактивном состоянии, так как большая часть из них орудена благодаря высокой концентрации в воде закиси железа, в окислении которого они принимают участие.

В озерах, расположенных среди низинных болот, максимальная численность олигокарбофилов локализуется в зоне гипolimниона — до 100–1000 тыс. кл./мл, где увеличивается и общее количество бактерий: с 1000 до 5000–13 000 тыс. кл./мл. Как правило, здесь при наличии гуматов и ионных соединений железа в массе развиваются железобактерии: *Ochrobium*, *Arthrobacter*.

Таким образом, путем высева на стерильную воду с естественным содержанием органического вещества были получены величины численности олигокарбофильных микроорганизмов чаще всего на 1–2 порядка ниже по сравнению с прямым счетом. Но в зоне термоклина и фотосинтеза некоторых мезотрофных и евтрофных озер количество олигокарбофилов было равно порядку общего числа. Это указывает на высокую физиологическую активность микроорганизмов в данных экологических нишах. В эпимлионе их активность повышается за счет обеспечения органическим веществом, образуемым в процессе фотосинтеза водорослей, а в термоклине — за счет распада детрита и отмершего фитопланктона, задерживающегося здесь в силу увеличения плотности воды.

Необходимо иметь в виду, что данным способом мы не всегда можем учесть истинное количество олигокарбофильных бактерий, так как некоторые из них не в состоянии размножиться в искусственных условиях. При этом очевидно, что чем сложнее среда и взаимоотношения микроорганизмов в воде, тем меньше учитывается олигокарбофилов. Не полностью учтены были они в стратифицированных озерах в области термоклина и хемоклина, а также в поверхностных горизонтах воды высокоевтрофных озер. Кроме того, способ предельных разведений сам по себе грубый и дает погрешности. Но тем не менее результаты, полученные с его помощью, на 2–4 порядка выше, чем на агаризованных питательных средах.

Число олигокарбофильных микроорганизмов, как правило, отражает интенсивность микробиологических процессов, протекающих в водоемах, поэтому в дальнейшем необходимо совершенствовать и методы их учета.

1. (Кузнецов С.И., Дубинина Г.А., Лаптева Н.А.)
K u z n e t s o v S. I., D u b i n i n a G. A.,
L a p t e v a N. A. Biology of oligotrophic Bacte-
ria. - Annu. Rev. Microbiol., 1979, vol. 33, p. 377-378.
2. Лаптева Н.А., Монова С.В., Даукша А.С.
Микробиологическая характеристика некоторых озер Латвийской
ССР. - Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 6, с. 21-26.
3. Лаптева Н.А., Монова С.В. Микробиологическая
характеристика озер Ярославской области. - Микробиология,
1976, т. 45, № 4, с. 717-722.
4. Романенко В.И., Лаптева Н.А., Даукша А.С.
Определение границы развития бактерий в последовательных
разведениях с помощью меченого ^{14}C - гидролизата белка. -
В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1977, № 35,
с. 15-18.
5. Романенко В.И. Новый метод определения численности
живых бактерий в водоемах и сравнение его с методом А.С. Ра-
зумова. - В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л.,
1974, № 22, с. 18-21.
6. Разумов А.С. Микробиальный планктон воды. - Тр. Всесоюз.
гидробиол. о-ва, 1962, вып. 12, с. 60-190.
7. L o u S., R h e i n h e i n e r G. Mikrobiolo-
gische Untersuchungen in Flüssen III. Anzahl und
Biomasse der aktiven Bakterien in einigen norddeut-
schen Flüssen. - Arch. Hydrobiol., 1980, Bd 88(4),
S. 439-449.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СОСТОЯНИИ
ХЛОРОФИЛЛ-БЕЛКОВО-ЛИПОИДНОГО КОМПЛЕКСА
ФИТОПЛАНКТОНА

Сведения о состоянии (прочности связи) хлорофилл-белково-липоидного комплекса могут иметь большое значение при изучении экологии отдельных растений и их сообществ. Целью настоящей работы было получить данные о прочности комплекса пресноводного фитопланктона, поскольку в литературе таких сведений нет.

Прочность связи хлорофилла с белком определялась по извлекаемости слабо связанной формы пигмента 60%-ным уксусом [7]. Этот способ наиболее прост и позволяет ограничиваться небольшим количеством анализируемого материала, что при исследовании с фитопланктоном весьма важно. Правда, в водном (50-60%-ном) уксусе возможна активация хлорофиллазы и образование хлорофиллида, что имело место в опытах на листьях сахарной свеклы [12] и некоторых морских водорослях [13]. Однако в других исследованиях, выполненных на листьях картофеля [8], хвое сосны и ели [11], культурах синезеленых [10] и морских диатомовых водорослей [13], не обнаружено искажения результатов за счет ферментативной деградации хлорофилла. Это позволяет увереннее применять данную методику и полагать, что ошибки из-за образования хлорофиллида при экстракции пигментов 60%-ным уксусом из фитопланктона не столь существенны.

Материал собирался на русловом (ст. 1) и прибрежном (ст. 4) участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища еженедельно с мая по октябрь (в 1974 г. - на ст. 1 и в 1975 г. - на ст. 1 и 4). Пробы воды с фитопланктоном отбирались плексигласовым батометром Рутнера интегрированно из слоя 0-2 м. Из одной и той же пробы отфильтровывали 0,5-1 л (в 2 повторностях) для определения общего содержания хлорофилла, извлекаемого 90%-ным уксусом, и столько же для определения слабо связанного с белком пигмента, экстрагируемого 60%-ным уксусом. Клетки водорослей разрушали 3-минутным растиранием. Очищение экстрактов достигалось 2-кратным центрифугированием при 9000 об./мин в течение 15 мин. Содержание общего хлорофилла а, по которому судили о степени развития фитопланктона, определялось в 90%-ном уксусе спектрофотометрическим методом [4], а рассчитывалось по уравнениям стандартного метода [14].

Прочность хлорофилл-белково-липоидного комплекса фитопланктона оценивалась по отношению оптических плотностей экстрактов

хлорофилла при 665 нм в 60 и 90%-ном ацетоне и выражалась в процентах. Возрастание доли хлорофилла, извлекаемого 60%-ным ацетоном, свидетельствовало об ослаблении прочности комплекса. Анализы проводились на свежем материале.

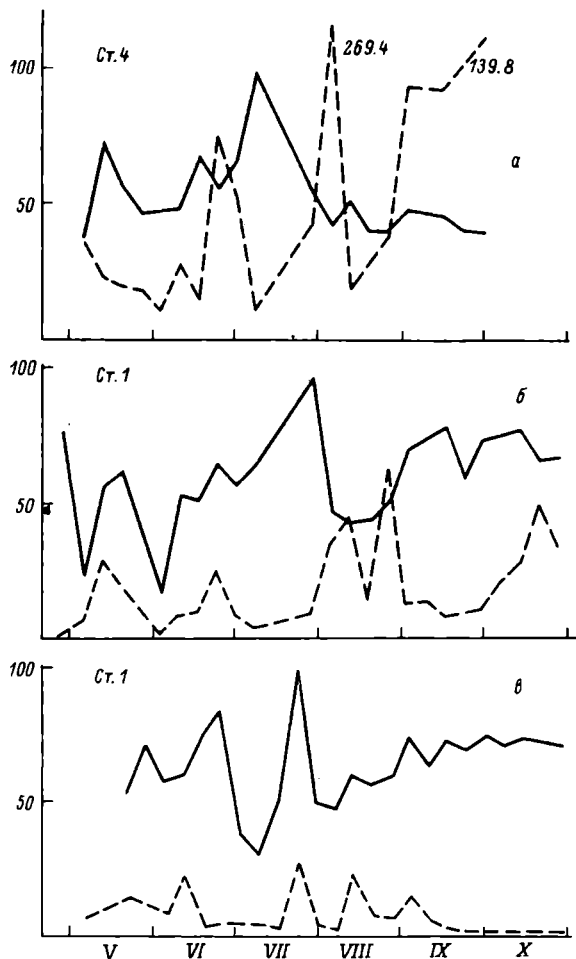
Результаты

В 1974 г. водохранилище характеризовалось высоким уровнем воды и сравнительно небольшой продуктивностью фитопланктона (7,2 мкг хлорофилла на 1 л, в среднем за период работ на ст. 1). В 1975 г. оно отличалось низким уровнем, повышенной продуктивностью водорослей (18,3 мкг хлорофилла на 1 л - на ст. 1 и 55,4 мкг хлорофилла на 1 л - на ст. 4) и своеобразным температурным режимом - более ранним прогревом воды весной и неоднократным охлаждением ее в летний период.

Состав фитопланктона и содержание его пигментов на исследуемых станциях подробно изучались в 1971-1972 гг. [1, 5]. В 1974-1975 гг. видовой состав водорослей¹ в общих чертах был сходным с наблюдавшимся в предшествующие годы [1]. Почти во все сроки доминировали диатомовые с характерным для этого участка Рыбинского водохранилища составом массовых форм [1]: *Stephanodiscus hantzschii* (почти всегда), *S. binderanus* (летом), *S. subtilis* (летом), *Diatoma elongatum* (весной), *Melosira italica* (весной и осенью). В летнее время им сопутствовали синезеленые (*Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*), которые в августе 1975 г. вызывали „цветение“ воды. Постоянно встречались разнообразные виды зеленых, особенно на мелководной ст. 4 [1], но доминирующее положение в биомассе они занимали только в первой половине июля 1974 г. Сезонная изменчивость содержания пигментов (см. рисунок) была аналогична таковой в 1971-1972 гг. [5] и повторяла динамику фитопланктона. Из всех изучавшихся станций максимальной продуктивностью выделялась мелководная (ст. 4), что отмечалось и ранее [5]. В течение сезона на фоне изменения содержания пигментов и смены популяций фитопланктона наблюдалось чередование подъемов и спадов прочности связи хлорофилл-белково-липидного комплекса.

В 1974 г. определение прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса фитопланктона производилось только на глубоководной ст. 1. Начато оно было в мае, в период уже довольно высоких концентраций хлорофилла, обусловленных массовым развитием диатомовых. Прочность комплекса в это время характеризовалась 53%-ным содержанием слабо связанной формы хлорофилла. Небольшое снижение концентрации пигмента, отмеченное в следующий срок

¹ Данные для ознакомления с составом фитопланктона представлены Л.Г. Корневой.



Сезонная динамика общего содержания и состояния хлорофилла фитопланктона в прибрежной зоне (а - 1975 г.) и в открытой части (б - 1975 г., в - 1974 г.) Волжского плеса.

По оси ординат - концентрация хлорофилла, мкг/л (пунктирная линия), доля непрочно связанного хлорофилла, извлеченная 60%-ным ацетоном, % от общего поглощения (сплошная линия); по оси абсцисс - месяцы.

взятия проб, сопровождалось ослаблением прочности комплекса, т.е. увеличением доли прочно связанной формы хлорофилла до 70%. Однако возрастание биомассы фитопланктона (хлорофилла) в июне характеризовалось повышением прочности комплекса. После максимума весенних диатомовых началось ослабление комплекса,

продолжавшееся в период спада и в начале летнего минимума развития фитопланктона до массового появления зеленых водорослей. Смена доминирующих форм диатомовых водорослей на зеленые – при том же минимальном количестве пигментов – соответствовала очередному увеличению прочности хлорофилл–белково–липоидного комплекса. Появление летних диатомовых и связанный с ними июльский пик содержания хлорофилла сопровождался заметным ослаблением прочности комплекса (до 98% слабо связанного пигмента). Затем общее количество водорослей (хлорофилла) и прочность комплекса изменялись почти параллельно до наступления осени. На протяжении всего периода развития осенних диатомовых прочность хлорофилл–белково–липоидного комплекса оставалась сравнительно невысокой и колебалась незначительно.

В 1975 г. на ст. 1 в начале вегетации диатомовых низкая прочность связи хлорофилла с белком совпадала с минимальной концентрацией хлорофилла (см. рисунок). По мере нарастания биомассы прочность связи увеличивалась, но в период максимума хлорофилла снова уменьшалась. Неожиданное похолодание в конце мая–начале июня привело к снижению температуры воды (на ст. 1 с 16,8 до 12,8°С) и концентрации хлорофилла (до 2,5 мкг/л). В это время отмечено увеличение прочности хлорофилл–белково–липоидного комплекса, что, возможно, было результатом проявления приспособительной реакции фитопланктона на действие неблагоприятных температурных условий, так же как и у высших растений [8]. В дальнейшем имело место ослабление прочности комплекса, которое наблюдалось вплоть до массового появления синезеленых (*Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*). В период доминирования последних характер изменения прочности хлорофилл–белково–липоидного комплекса был аналогичен описанному выше, а также отмечавшемуся на некоторых культурах синезеленых в процессе их роста [10]. Осенью прочность хлорофилл–белково–липоидного комплекса не изменялась столь заметно и была более слабой, чем летом, хотя общее содержание хлорофилла колебалось значительно.

На мелководной ст. 4 наиболее существенные изменения прочности хлорофилл–белково–липоидного комплекса (от 38 до 99%) отмечались только с мая до августа, т.е. в период доминирования диатомовых. С массовым появлением синезеленых доля слабо связанной формы хлорофилла колебалась в пределах 40–52%. Наибольшее ослабление прочности комплекса в этот период, составляющее 52% слабо связанной формы пигмента, отмечалось 12 августа во время резкого охлаждения воды с 21,2 до 10,8°С, т.е. до температуры, при которой синезеленые водоросли никогда в массе не развиваются. Одновременное снижение концентрации хлорофилла при доминировании того же вида (*Microcystis aeruginosa*) может свидетельствовать об экстремальном действии похолодания на развитие этих водорослей, когда возможно необратимое нарушение связи хлорофилла с белково–липоидными мембранами. В отличие от синезеленых водорослей популяция диатомовых (на ст. 1 в июне)

Состояние хлорофилла при разном уровне продуктивности
фитопланктона (средние величины)

№ станции	Год	Период	Степень развития фитопланктона в максимумах по хлорофиллу, мкг/л	Количество непрочного хлорофилла, % от общего
1	1974	Весна	18,8	56
		Лето	25,1	68
		Осень	14,6	74
1	1975	Весна	27,7	60
		Лето	48,7	47
		Осень	49,8	67
4	1975	Весна	32,6	44
		Лето	172,6	50
		Осень	116,9	44

реагировала на похолодание повышением прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса. Эти факты свидетельствуют о большей устойчивости диатомовых к понижению температуры по сравнению с синезелеными водорослями. В литературе также указывалось на адаптационное повышение прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса у высших растений под действием сильного охлаждения внешней среды [8]. В сентябре, с наступлением массовой вегетации диатомовых, содержание хлорофилла значительно повышалось, но прочность связи хлорофилл-белково-липидного комплекса оставалась на том же сравнительно высоком уровне, что и в период массового развития синезеленых. По-видимому, для популяций высокой плотности вообще характерна повышенная прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса.

Это прослеживается и при сравнении различных по продуктивности фитопланктона участков (см. таблицу). Самые высокие количества непрочного связанного хлорофилла отмечены в 1974 г. на глубоководной ст. 1 с низкой продуктивностью фитопланктона.

В следующем году при повышении содержания общего хлорофилла на этом участке доля слабо связанного пигмента уменьшалась. Высокой прочностью связи хлорофилла с белком характеризовался фитопланктон и самой продуктивной прибрежной ст. 4, где почти во все сроки наблюдений слабо связанного хлорофилла было меньше, а общего количества больше, чем на глубоководной ст. 1.

В литературе есть указания на повышение прочности связи хлорофилла в культурах синезеленых водорослей при ослаблении интенсивности света и улучшении снабжения биогенными веществами [10]. Возможно, что те же самые причины приводят к повышению доли прочно связанного хлорофилла в водах с повышенным содержанием водорослей. Повышенная продуктивность фитопланктона на

тех или иных участках обычно сочетается с хорошей обеспеченностью минеральным питанием и эффектом самозатенения при повышении плотности популяций водорослей.

Считают, что в нормальных условиях хлорофилл, легко извлекаемый органическими растворителями, обогащен вновь синтезируемыми молекулами в мономерной форме и чем больше такого пигмента, тем больше скорость его обновления, выше активность метаболизма [3, 6]. Подобное, вероятно, и отмечается при более низкой плотности фитопланктона, когда водоросли характеризуются не только высоким содержанием хлорофилла в единице биомассы [4], но и увеличением фотосинтетической активности единицы хлорофилла [2]. Максимальные суточные ассимиляционные числа [9] получены нами ранее в опытах, где метаболизм хлорофилла характеризовался увеличением концентрации пигмента в 1.5-2 раза за сутки. Высокое содержание активной мономерной формы хлорофилла может быть одной из причин возрастания ассимиляционной активности пигмента.

Таким образом, из приведенных данных видно, что в фитопланктоне содержание слабо связанного с белково-липидным комплексом хлорофилла изменяется от 20 до 98% от общего количества. Сезонная динамика прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса согласуется со сменой популяций фитопланктона: более слабая связь отмечается в начале и в конце развития популяции водорослей, наиболее прочная - в период интенсивного роста. Отмечена тенденция повышения прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса с увеличением продуктивности участка.

Л и т е р а т у р а

1. Башкатова Е.Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971-1972 гг. - В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 84-105.
2. Ведерников В.И. Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона. - Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1976, т. 105, с. 106-129.
3. Гапоненко В.И., Балева Е.Ф., Шевчук С.Н. Обновление хлорофилла - характерная черта фотосинтезирующего аппарата. - В кн.: Хлорофилл. Минск, 1974, с. 298-310.
4. Елизарова В.А. Содержание фотосинтезирующих пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 46-66.
5. Елизарова В.А., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища. - В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с.133-147

6. К р а с н о в с к и й А.А. Хлорофилл и фотосинтез. - В кн.: Современные проблемы фотосинтеза. М., 1973, с. 64-84.
7. О с и п о в а О.П. О белковом компоненте хлорофилл-белкового комплекса. - Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1953, т. 8, вып. 1, с. 57-66.
8. О с и п о в а О.П., Н ю п п и е в а К.А. Кратковременное действие отрицательных температур на фотосинтетический аппарат листьев различных по устойчивости видов картофеля. - В кн.: Хлорофилл. Минск, 1974, с. 331-339.
9. С и г а р е в а Л.Е. Изучение продуктивности фитопланктона мелководий. - В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1977, № 35, с. 24-29.
10. С и р е н к о Л.А. О прочности связи хлорофилла с белком у некоторых синезеленых водорослей. - Учен. зап. Тартус.ун-та, 1966, вып. 185, с. 420-426.
11. Ц а р е г о р о д ц е в а С.О. Сезонные изменения состояния пигментной системы хвойных растений в условиях Карелии и их зависимость от некоторых внутренних и внешних факторов среды. Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1970. 28 с.
12. Ш л ы к А.А., Н и к о л а е в а Г.Н., В л а с е н о к Л.И., Г о д н е в Т.Н. Образование хлорофиллида при экстракции зеленых листьев ацетоном (водным раствором). - ДАН БССР, 1961, вып. 5, № 8, с. 364-368.
13. B a r r e t J., J e f f r e t S.W. A note on the occurrence of chlorophyllase in marine algae. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1971, vol. 7, N 3, p. 255-262
14. U n e s c o. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Monographs on oceanographic methodology. Paris, 1966, p. 9-64.

ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ
НА РОСТ И НАКОПИТЕЛЬНУЮ СПОСОБНОСТЬ
РЯСКИ МАЛОЙ (LEMNA MINOR)

7

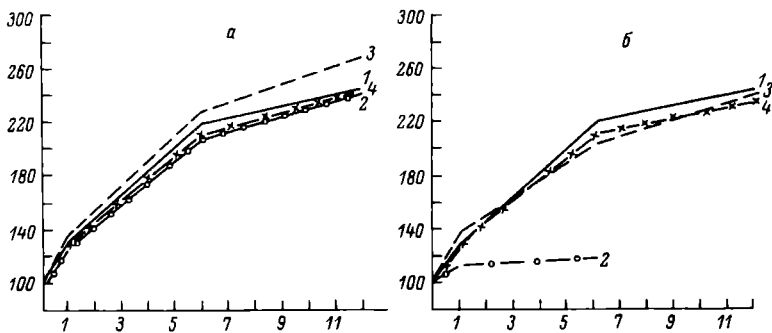
Соли тяжелых металлов не относятся к числу необходимых элементов среды обитания рясковых. В связи с тем что они в отдельных случаях поступают в водоемы с промышленными стоками, представлялось интересным выяснить возможность произрастания ряски в условиях различных концентраций ионов солей тяжелых металлов и способность ее к накоплению последних, что и явилось задачей наших исследований.

Ряска малая отбиралась в природных условиях и временно культивировалась в лаборатории на люминистате в кристаллизаторах на питательной среде Пирсона-Зейделя [9] при температуре 25°C и освещенности 1200 лк. Концентрированные растворы азотнокислых солей Cd, Cu и Pb в определенном количестве вносили в разбавленную (1/20) питательную среду, тщательно перемешивали и разливали в конические колбы Виноградского по 300 мл. Засев ряски составлял 50 растений, каждое из которых имело 2 листочка. Длительность опыта 12 сут. Контролем служили аналогичные колбы без добавки металла. Чтобы проследить за изменением концентрации металлов в среде без ряски, одновременно ставили и химический контроль с соответствующей солью.

На первом этапе исследовались невысокие дозы каждого металла в отдельности, которые подбирались согласно предельно допустимых концентраций (ПДК) этих элементов для поверхностных вод [8]. Затем исследования проводились в большем диапазоне концентраций для выяснения летальных доз.

Сухая биомасса ряски и число листочков служили показателями воздействия металлов на ряску. Для определения содержания ионов тяжелых металлов в растворе и ряске использовали атомно-абсорбционный метод [6].

Подсчет листочков ряски при низких концентрациях 0.01 и 0.1 мг/л для Cd, Cu и Pb показал, что независимо от внесенного в среду металла кривые прироста близки к контролю, т.е. за исследуемый 12-суточный период подавления роста ряски не наблюдалось (см. рисунок). Подобные результаты получили и при определении сухой биомассы (табл. 1). Исключение составили данные в варианте с концентрацией кадмия (0.1 мг/л). Первые симптомы гибели ряски наблюдались к концу первых суток и выражались в отделении корешка и постепенном обесцвечивании листочков,



Скорость роста ряски малой под действием солей тяжелых металлов.

а - концентрация ионов металлов 0.01 мг/л, б - 0.1 мг/л. 1 - контроль, 2 - кадмий, 3 - медь, 4 - свинец. По оси ординат - численность листочков, экз.; по оси абсцисс - дни наблюдений.

Т а б л и ц а 1

7

Влияние солей тяжелых металлов на прирост биомассы ряски малой

Металл	Концентрация, мг/л	Сухая масса, мг			
		исходная	1-е сутки	6-е сутки	12-е сутки
Cd	0.01	9.8	11.6	23.0	37.2
Cu	0.01	9.8	12.1	31.5	45.0
	0.1	-	16.0	32.0	35.1
Pb	0.01	9.8	11.9	26.0	41.3
	0.1	-	10.1	23.3	42.6
K	0	9.8	10.2	24.8	40.1

начинающемся по краям. Полная гибель растений наступала на третьи сутки культивирования.

Вопрос о возможности роста ряски при более высоких концентрациях Cu и Pb (до 1 мг/л) был решен в специальных экспериментах (табл. 2).

Увеличение содержания иона меди в среде вызывало подавляющий эффект, который начинал проявляться уже при концентрации 0.5 мг/л. Поврежденные листочки, неспособные к дальнейшему вегетативному размножению, постепенно отмирали. По данным Накада с соавторами [14], такая же концентрация меди оказалась летальной и для *Elodea nuttallii*. Сухая масса ряски во всех

Т а б л и ц а 2

Влияние различных концентраций ионов металлов
на прирост биомассы ряски малой

Ме- талл	ПДК, мг/л	Количество сухой биомассы при концентрации, мг/л (%)						
		0	0,005	0,01	0,05	0,1	0,5	1,0
Cd	0,01	39.5(100)	-	37.2(94)	-	-	-	-
Pb	0.1	38.8(100)	38.6(99)	36.0(93)	36.4(94)	36.3(94)	36.4(94)	40.1(103)
Cu	1.0	28.1(100)	26.0(93)	26.2(93)	23.5(84)	20.1(72)	8.6(32)	9.4(33)

опытных вариантах с концентрацией свинца 0.005–1.0 мг/л не отличалась от контроля, поэтому для нахождения ингибирующих доз количество его в среде было увеличено. Данные по биомассе ряски, культивированной на среде с концентрацией свинца от 0.2 до 3 мг/л, показали, что подавление роста и гибель ряски наступали при 2 и 3 мг/л, прирост соответственно составил 32 и 16%:

Концентрация Pb, мг/л	Сухая масса, мг (%)	Концентрация Pb, мг/л	Сухая масса, мг (%)
0	37.6 (100)	1.0	37.0 (98)
0.2	38.1 (101)	2.0	11.9 (32)
0.5	40.1 (107)	3.0	6.1 (16)

Мы предполагали, что ионы Pb^{+2} должны быть токсичнее ионов меди, так как ПДК Cu^{+2} на порядок выше, однако результаты показали, что повреждающее действие меди проявлялось при более низких концентрациях по сравнению со свинцом.

Для анализа роста ряски пробы отбирались на 1-е, 6-е и 12-е сутки. Одновременно среда и высушенная ряска подвергались анализу на содержание исследуемого металла. При исследовании концентраций 0.01 и 0.1 мг/л результаты получены только для кадмия и меди (табл. 3). Определение столь малых доз свинца на атомно-абсорбционном спектрофотометре (AAS-1) оказалось затруднительным, так как предел чувствительности прибора по данному элементу составляет 0.1 мг/л. Отмечено, что наибольшее накопление металлов происходит в первые сутки культивирования, когда ряска интенсивно растет. В последующие сутки, несмотря на продолжающееся увеличение биомассы растений, количество металла в них сохраняется на одном уровне. В литературе имеются данные, объясняющие этот факт возможностью „насыщения“ клеток растения металлом до определенного предела, после чего процесс поглощения замедляется [4].

При химическом контроле концентрация меди не менялась, а у кадмия снизилась до 1.8 мкг на 300 мл среды в колбе, что можно объяснить возможностью частичного поглощения данного иона металла стеклом опытных колб. При выяснении токсичности металлов и степени их накопления в случае повышенных концентраций

Т а б л и ц а 3

41

Изменение концентрации металлов в культуре ряски

Металл	Концентрация, мг/л	Время культивирования, сут	Сухая масса, мг	Содержание ионов металлов, мкг на 300 мл среды	Содержание ионов металлов в сухой ряске, мкг	% поглощения	
Cu	0.01	Исходное	9.2	3.0	-	-	
		1	12.1	3.0	-	-	
		2	13.5	2.8	0.384	13	
		4	20.3	2.5	0.731	24	
		7	31.5	2.3	0.630	21	
		10	45.0	2.5	0.675	23	
		10	Химический контроль	-	3.0	-	-
Cu	0.1	Исходное	13.2	30.0	-	-	
		1	16.0	28.3	2.0	7	
		6	32.0	22.5	6.2	21	
		12	51.2	21.3	6.6	22	
		12	Химический контроль	-	30.0	-	-
		12	Химический контроль	-	30.0	-	-
Cd	0.01	Исходное	9.8	3.0	-	-	
		1	11.6	1.2	0.76	25	
		6	23.0	0.3	0.80	27	
		12	37.2	0.1	0.55	18	
		12	Химический контроль	-	1.8	-	-
		12	Химический контроль	-	1.8	-	-

ионов в среде оказалось, что поглощение их ряской постепенно увеличивалось (табл. 4), однако процент накопления на единицу сухого вещества ряски при этом снижался.

При сравнении действия Cu и Pb в концентрациях 0.5 и 1.0 мг/л на рост и накопительную способность ряски выяснилось, что количество поглощенных ряской ионов металлов практически одинаково, но поскольку медь более токсична, то и биомасса ряски, выращенной при этих концентрациях, была ниже контроля и составляла 32-33%, а для свинца - 94-103%. В результате проведенных исследований было показано, что каждый из введенных в среду элементов (Cd, Cu, Pb) накапливается ряской, но при этом по-разному влияет на скорость ее роста.

Т а б л и ц а 4

Содержание ионов солей тяжелых металлов в сухой биомассе ряски и среде после 12 сут культивирования

Исходная концентрация ионов металлов в среде, мг/л	Концентрация в среде, мг/л			Концентрация в ряске, мг/г сухого вещества			Извлечение ряской, %		
	Cd	Cu	Pb	Cd	Cu	Pb	Cd	Cu	Pb
0,01	0,00017	0,008	-	0,016	0,024	-	20	21	-
0,05	-	0,036	-	-	0,091	-	-	14	-
0,01	-	0,085	-	-	0,110	-	-	7	-
0,2	-	-	Следы	-	-	0,169	-	-	10,7
0,5	-	0,310	0,18	-	0,600	0,408	-	3,4	9,8
1,0	-	0,630	0,30	-	1,030	0,899	-	3,2	8,1
2,0	-	-	1,43	-	-	1,466	-	-	2,0
3,0	-	-	2,46	-	-	1,590	-	-	1,1

Большинство работ по изучению влияния различных концентраций солей тяжелых металлов на гидробионтов выполнено на водорослях и лишь некоторые - на высшей водной растительности. Различные водные растения неодинаково относятся к токсикантам; одни выдерживают большие концентрации, другие гибнут при малых дозах. Проведенные нами опыты показали, что ряска наиболее чувствительна к кадмию. В опытах с *Anabaena spiroides* токсическое действие кадмия проявляется при концентрации 0,0025 мг/л [1], в экспериментах с *Elodea nuttallii* [14] - при концентрациях более 0,5 мг/л, а *Chlorella* в условиях накопительной культуры выдерживает дозу 2 мг/л [7]. Разные организмы обладают и неодинаковой способностью накапливать кадмий, который частично связывается протеинами, а значительная доля может оставаться в свободном или слабосвязанном состоянии [11, 13].

Разнообразна роль меди в жизни растительных организмов - как в виде ионов, так и в форме комплексных органических соединений, главным образом ферментов [2]. Много данных свидетельствует о положительном влиянии небольших доз меди на рост и развитие водорослей [3, 4], однако в повышенных концентрациях она применяется для уничтожения последних при цветении воды. Альгицидные дозы меди не губительны для высшей водной растительности [10, 12], это подтверждается и нашими исследованиями.

Немногочисленные литературные данные по влиянию свинца на гидробионтов свидетельствуют о том, что наиболее чувствительны к нему водоросли. Для *Anabaena spiroides* и др. свинец токсичен при концентрации 0,05 мг/л, в то время как макрофиты (*Elodea nuttallii*) не проявляют признаков гибели при 0,5 мг/л [1, 14]. При этом авторы указывают, что из всех изучаемых металлов по интенсивности накопления на единицу сухой биомассы на первом месте стояли ионы свинца.

Многие авторы отмечают [4, 11], что накопление идет в 2 фазы: быстрое накопление (2-3 сут), связанное с ростом культуры,

после которого наступает фаза стабилизации. Предполагается, что „насыщенные“ металлом клетки тормозят дальнейшее проникновение ионов, а имеющиеся в запасе распределяются при вегетативном размножении ряски во вновь образовавшиеся листицы [5]. В наших экспериментах удалось выяснить, что независимо от введенного в среду металла его активное поглощение происходит в момент наибольшего прироста. Результаты показали, что с повышением концентрации металлов в среде поглощение их ряской увеличивается, однако при пересчете степени аккумуляции ионов в процентах на сухую биомассу обнаружилось, что эта величина для ряски выше при минимальном содержании металла в среде. Степень накопления металлов не коррелировала с их токсичностью. Механизм действия Cd, Cu и Pb, вероятно, неодинаков, хотя, по данным Филбин и Хью [10], первичное действие ионов на клетку при их избытке в среде заключается в повреждении мембранной структуры, что приводит к нарушению фотосинтетической фиксации углерода.

Различная реакция растительных организмов на действие солей тяжелых металлов объясняется не только их специфичностью, но и тем, что многочисленные соединения одного и того же металла, вступая во взаимодействия с компонентами среды, образуют различные комплексные соединения, в результате чего токсичность металла может усиливаться или ослабевать [4].

Таким образом, концентрация металлов в среде до 0.1 мг/л не оказывает токсического действия на рост и содержание биомассы ряски. Ингибирование ряски проявляется при следующих концентрациях металлов: кадмий - 0.1 мг/л, медь - 0.5 мг/л, свинец - 2 мг/л. Наиболее интенсивно ряска извлекает и накапливает металлы из среды в период интенсивного роста. Абсолютное накопление металлов увеличивается с повышением их концентрации в среде, но процент извлечения из среды при этом уменьшается.

Л и т е р а т у р а

1. А н и к у ш и н а Л.А., А н и к у ш и н Н.Ф., К о с т я - е в В.Я., Я г о д к а С.Н. Влияние солей тяжелых металлов на размножение, пигментный комплекс, азотфиксацию и ультраструктуру синезеленой водоросли *Anabaena spiroides* kleb. - В кн.: Биология и систематика низших организмов. Л., 1978, с. 122-134.
2. В л а с ю к П.А. Биологическая роль меди в растениях и значение медных удобрений в растениеводстве. - В кн.: Биологическая роль меди. Л., 1970, с. 82-93.
3. Г у с е в а К.А. Действие меди на водоросли. - Микробиология, 1940, т. 9, № 5, с. 480-490.
4. К а п к о в В.И. Исследование альгицидного действия комплексных соединений меди. Автореф. канд. дис. М., 1972. 24 с.
5. М и к р я к о в а Т.Ф. Влияние кадмия на рост ряски. - В кн.: Биология внутренних вод. Информ.бюл. Л., 1980, № 48, с. 22-25.

6. Морозов Н.П., Тихомирова Л.А., Никоненко Е.М. Опыт определения микроэлементного состава морских гидробионтов. - Тр. ВНИРО, 1974, т. 50, с. 28-31.
7. Пакальне Д.С., Ноллендорф А.Ф., Упитис В.В. Малоизученные микроэлементы в культуре хлореллы. Кадмий. - Изв. АН ЛатвССР, 1970, № 11 (280), с. 16-24.
8. Правила охраны поверхностных вод от загрязнения сточными водами. М., 1975. 38 с.
9. Сропек М. Cultivation of Polish Lemnaceae species in laboratory conditions. - Acta biol. crac. Ser. bot., 1959, vol. 2, p. 13-22.
10. Filbin G.J., Hough R.A. The effect of excess Copper sulfate on the metabolism of the duckweed *Lemna minor*. - Aquat. Bot., 1979, vol. 7, p. 79-86.
11. Jennings J.R., Rainbow P.S. Accumulation of cadmium by *Dunaliella tertiolecta* Butcher. - J. Plankton Res., 1979, vol. 1, № 1, p. 67-74.
12. Marquenie - van der Werff M., Ernst W.H.O. Kinetics of copper and zinc uptake by leaves and roots of an aquatic plant, *Elodea nuttallii*. - Z. Pflanzenphysiol., 1979, Bd 92, N 1, S. 1-10.
13. Mudroch A., Capobianco J.A. Effect of mine effluent on uptake of Co, Ni, Cu, Zn, Cd, Cr and Pb by aquatic macrophytes. - Hydrobiologia, 1979, vol. 64, N 3, p. 223-231.
14. Nakada M., Fukaya K., Takeshita S., Wada Y. The accumulation of heavy metals in the submerged plant (*Elodea nuttallii*). - Bull. Environ. Contam. Toxicol., 1979, vol. 22, N 1-2, p. 21-27.

ПЛАНКТОННЫЕ АЛЬГОЦЕНОЗЫ
ПРИБРЕЖЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Прибрежная зона представляет собой своеобразный участок водоема, где проходит первый этап трансформации питательных веществ, поступающих с водосбора. Она характеризуется специфическим гидрологическим и биологическим режимом, формирующим разнообразные биотопы – мозаику экологических условий для существования планктонных ценозов.

Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища неоднократно привлекал внимание исследователей. В 50-е гг. он изучался А.Д. Приймаченко [8] и К.А. Гусевой [4], в 1971-1972 гг. - Е.Л. Башкатовой [2], а в 1977 г. - В.Г. Девяткиным и И.В. Митропольской [5]. В большинстве исследований [2, 4, 8] под постоянным наблюдением находился участок мелководья около пос. Борок (разрез Борок-Коприно). Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, собранные на том же самом разрезе в 1974-1975 гг.

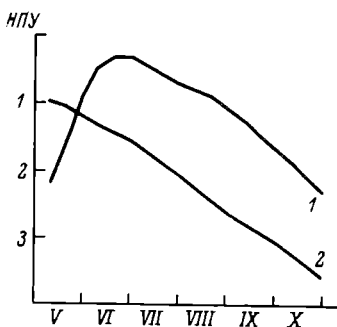
Прибрежная зона Рыбинского водохранилища при наибольшем уровне воды может составлять до 40% общей площади [1]. Участок в районе пос. Борок представляет собой защищенное мелководье, отделенное от открытой части водоема островом.

Сбор материала производился один раз в неделю на 4 станциях (1а, 2а, 3, 4), расположенных на разном расстоянии от уреза воды и характеризующихся различными глубинами (при НПУ 0,3, 0,7, 1,1 и 1,7 м соответственно). Из них ст. 2а и 3 находились на участках, заросших высшей водной растительностью, ст. 1а – над временно затопленной дерновиной луговых трав, а ст. 4 – на границе распространения высшей водной растительности (более подробная характеристика экологических условий на этих станциях приводится в работе Ф.Д. Мордухай-Болтовского [7]). Взятая для сравнения глубоководная ст. 1 располагалась в открытой части водохранилища в русле Волги на глубине 10-12 м.

Гидрометеорологические условия в годы исследования различались (рис. 1, 2). Уровень воды в водохранилище, по данным ГМО г. Рыбинска, в 1974 г. был близок к нормальному при максимальном значении в июне (рис. 1). В этот период стало возможно в полной мере проследить за формированием планктонных фитоценозов на различных биотопах. В 1975 г. уровень воды был значительно ниже и материал собирали лишь на ст. 1 и 4.

Рис. 1. Изменение уровня Рыбинского водохранилища в 1974 (1) и 1975 (2) гг.

По оси ординат - уровень от НПУ, м; по оси абсцисс - месяцы.



На мелководных станциях пробы отбирались зачерпыванием с поверхности воды ведром, а на глубоководной - из верхнего 2-метрового слоя батометром Элгморка. Дальше материал обрабатывался по стандартной методике [6]. Для оценки видового разнообразия использовался энтропийный индекс [3]

$$\bar{H} = - \sum_{i=1}^g \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

где n_i - численность каждого вида, N - общая численность.

За весь период исследований 1974-1975 гг. на прибрежных станциях было зарегистрировано 338 таксонов водорослей рангом ниже рода, а на глубоководной - 144 (табл. 1). Большая часть водорослей всех систематических категорий относилась к истинным планктерам. В прибрежье на долю литоральных и бентосных форм приходилось 37%, а в глубоководной зоне - 25% от общего числа видов. Основной фон фитопланктона составляли водоросли 3 отделов - диатомовые, синезеленые и зеленые.

Своеобразие фитопланктона прибрежной зоны выражалось в присутствии на различных ее участках большого количества зеленых, эвгленовых, а также представителей бентоса и обростаний диатомовых водорослей. Особенно это было заметно на ст. 2а и 3, зарастающих высшей водной растительностью, где наблюдалось наибольшее видовое разнообразие фитопланктона.

Индекс биотического разнообразия, дающий представление о количественной характеристике структуры водорослевых ценозов, в течение периода наблюдений сильно варьировал (табл. 2). Связано это не только с изменением числа видов, но и с колебанием их плотности. В периоды возрастания численности водорослей, сопровождаемые доминированием одного или нескольких видов, разнообразие их обычно снижалось. Между индексом видового разнообразия и плотностью водорослевых сообществ отчетливо прослеживалась обратная зависимость (рис. 3). По данным Ревеланта и Гилмартина [9], энтропийный индекс оказался самым информативным в этом отношении. Была отмечена четкая отрицательная корреляция между разнообразием фитопланктона и количеством хлорофилла. Разброс величин в течение вегетационного сезона сглаживался при усреднении их по станциям (табл. 2). На всех мелководных участках его

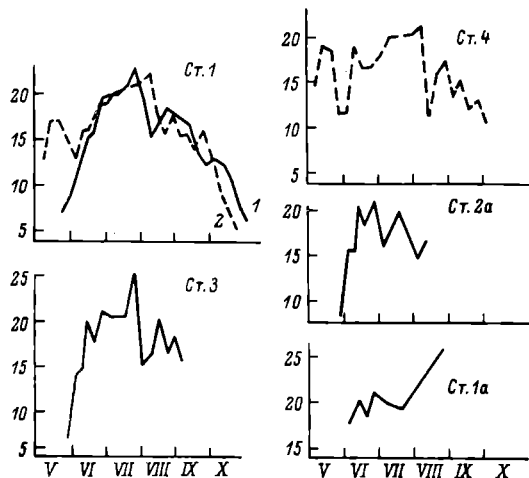


Рис. 2. Колебания температуры воды на исследованных участках в 1974 (1) и 1975 (2) гг.

По оси ординат - температура, °С; по оси абсцисс - месяцы.

среднеарифметические значения были очень близкими и заметно снижались в глубоководной части водохранилища.

Роль любого вида в экосистеме в значительной степени зависит от его плотности. Частые съемки позволили выявить ежемесячные подъемы численности популяций фитопланктона, связанные с изменением структуры фитоценозов. Сезонная динамика фитопланктона глубоководного (ст. 1) и прилегающего к нему (ст. 4) участка водохранилища была сходной и характеризовалась кривой с максимумом в августе (рис. 4, 5). В прибрежье августовский пик был выражен нечетко, а предельная численность фитопланктона в июне и июле была такого же порядка, как на ст. 1 и 4 в период июньского спада в 1974 г. Наибольшее сходство фитопланктона глубоководной и мелководной зоны наблюдалось весной (май-июнь) при затоплении прибрежья. В это время на всех исследуемых станциях наиболее интенсивно развивался диатомовый планктон при сходном составе доминирующих видов. В летнее время в прибрежье формировались своеобразные планктонные комплексы, в которых первостепенное значение приобретали зеленые водоросли. Присутствие синезеленых, характерное в этот период для открытой части водоема, заметно было на участках, расположенных ближе к глубоководной зоне (ст. 3 и 4). При низком уровне воды в водохранилище и резком сокращении затопляемой площади (1975 г.) нарастание плотности популяций синезеленых как в глубоководной зоне, так и на мелководье (ст. 4) было практически одинаковым (рис. 5). Осенью снова увеличивалась доля диатомового планктона, но состав доминирующих видов в разных биотопах различался. В целом численность водорослей заметно возрастала от мелководья к глубинам.

При детальном рассмотрении развития некоторых преобладающих видов водорослей на каждой станции в течение вегетационного сезона можно отметить следующие особенности.

В 1974 г. в мае на глубоководном участке в фитопланктоне преобладала мелкоячеистая форма центральных диатомей *Stepha-*

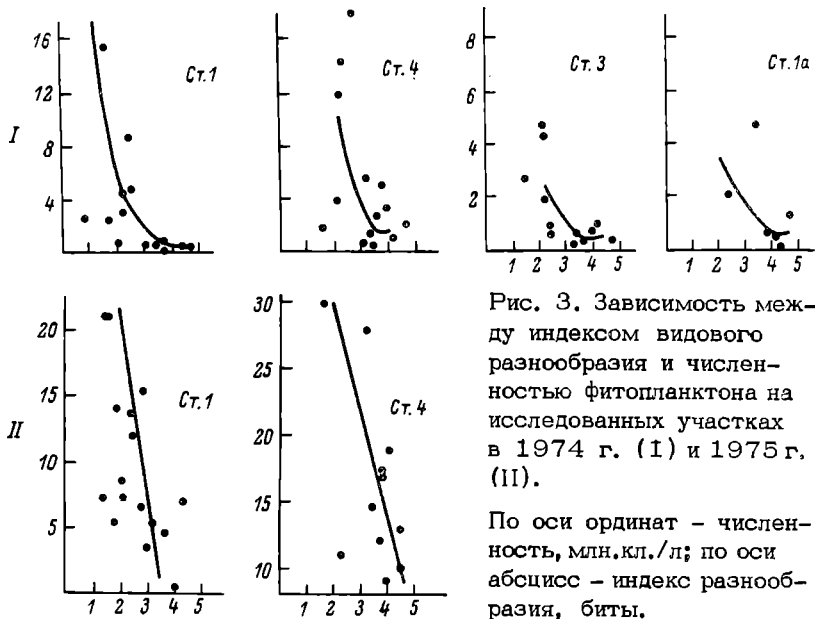


Рис. 3. Зависимость между индексом видового разнообразия и численностью фитопланктона на исследованных участках в 1974 г. (I) и 1975 г. (II).

По оси ординат - численность, млн.кл./л; по оси абсцисс - индекс разнообразия, биты.

Т а б л и ц а 1

Таксономическое разнообразие водорослей

Год на- блю- дений	№ стан- ции	Количество таксонов водорослей							
		сине- зеле- ных	золо- ти- стых	диа- томо- вых	желто- зеле- ных	пиро- фито- вых	эвгле- но- вых	зеле- ных	общее коли- чество
1974	1а	7	4	28	4	1	11	63	118
	2а	11	6	42	3	2	9	87	160
	3	11	6	44	5	4	20	78	168
	4	13	10	38	5	7	14	62	149
	1	10	8	29	3	9	-	44	103
1975	4	13	6	63	2	3	9	63	159
	1	8	3	42	-	1	2	43	99
1974	1а-4	22	14	102	10	12	34	144	338
1975	1	12	10	50	3	10	2	57	144

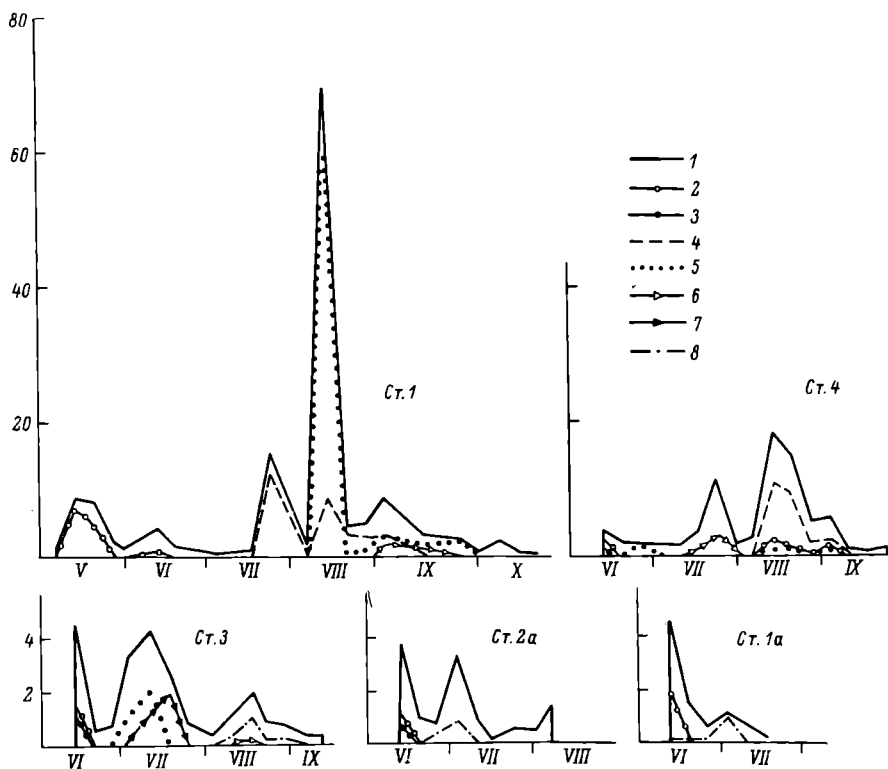


Рис. 4. Сезонная динамика численности фитопланктона и его доминирующих видов на исследованных участках в 1974 г.

1 - суммарная численность, 2 - *Stephanodiscus incognitus*, 3 - *S. tenuis*, 4 - *Skeletonema subsalsum*, 5 - *Microcystis aeruginosa*, 6 - *Aphanizomenon flos-aquae*, 7 - виды рода *Anabaena*, 8 - *Eudorina elegans*. По оси ординат - численность, млн.кл./л; по оси абсцисс - месяцы.

Т а б л и ц а 2

Изменение индекса биотического разнообразия

Год наблюдения	№ станции	Пределы колебания за вегетационный сезон	Среднеарифметическое значение
1974	1a	2.4-4.7	3.8±0.33
	2a	2.7-4.7	3.7±0.22
	3	1.5-4.7	3.1±0.26
	4	2.1-4.6	3.2±0.21
	1	0.8-4.7	2.7±0.28
1975	4	0.6-4.4	3.0±0.26
	1	0.9-4.3	2.2±0.23

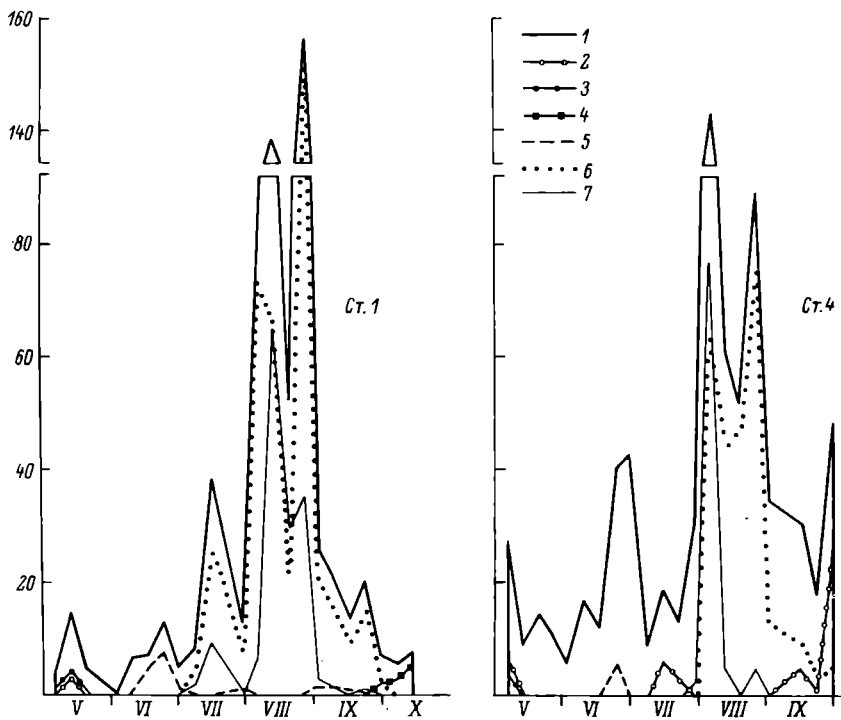


Рис. 5. Сезонная динамика численности фитопланктона и его доминирующих видов на исследованных участках в 1975 г.

1 - суммарная численность, 2 - *Stephanodiscus incognitus*, 3 - *S. tenuis*, 4 - *S. binderanus*, 5 - *Skeletonema subsalsum*, 6 - *Microcystis aeruginosa*, 7 - *Aphanizomenon flos-aquae*. По оси ординат - численность, млн.кл./л; по оси абсцисс - месяцы.

Stephanodiscus incognitus Kuzmin et Gencal (рис. 4) с максимальной численностью 7.4 млн. кл./л - основной компонент весенних водорослевых ценозов [2, 5]. В июне, в период максимального уровня воды, этот вид продолжал доминировать (1-2 млн. кл./л) и в открытой части водоема, и на мелководье. Помимо этого, в прибрежье (ст. 2а, 3 и 4) наблюдалась высокая численность (до 1 млн. кл./л) *S. tenuis* Hust. В июле при интенсивном прогревании воды в глубоководной зоне продолжали господствовать диатомеи, среди которых выделялась *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge (12.2 млн. кл./л). На различных биотопах прибрежья в это время сложились свои ценозы водорослей. На самой мелководной ст. 1а доминировала *Eudorina elegans* Ehr. (1.3 млн. кл./л). Развитие этого вида сопровождается при-

сутствием в планктоне еще одного представителя вольвоксовых - *Volvox globator* (L.) Raifs (270 тыс. кл./л). На ст. 2а *Eudorina elegans* сохранила высокую плотность - 950 тыс. кл./л, а *Volvox globator* даже увеличил ее до 605 тыс. кл./л, но здесь уже попадались и синезеленые - *Anabaena lemmermanii* P. Richt. (110 тыс. кл./л) и *A. scheremetievi* Elenk. (94 тыс. кл./л). На ст. 3 и особенно на ст. 4 синезеленые занимали господствующее положение. На ст. 3 они были представлены главным образом *Microcystis aeruginosa* Kütz. и *Anabaena lemmermanii*, достигавших плотности 2 млн. кл./л, а также *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Raifs (650 тыс. кл./л). Им сопутствовали зеленые *Coelastrum microporum* Naeg. (64 тыс. кл./л) и *Crucigenia irregularis* Wille (126 тыс. кл./л). На ст. 4 наибольшего развития достигал *Aphanizomenon flos-aquae* (3 млн. кл./л) и не уступавшие ему по численности в момент максимума виды рода *Anabaena*.

В августе в результате постепенного падения уровня воды в водохранилище ст. 1а оказалась на суше. На ст. 2а в это время продолжала господствовать *Eudorina elegans* (360 тыс. кл./л), но в меньшем количестве, чем в июле. На ст. 3 ее численность, напротив, повысилась до 1 млн. кл./л. На ст. 4 после резкого снижения температуры воды, отмечавшегося в августе (рис. 2), была зарегистрирована вспышка *Skeletonema subsalsum* (10.8 млн. кл./л). В глубоководной же зоне в массе развивались синезеленые водоросли - *Microcystis aeruginosa* (60 млн. кл./л), обуславливавшие летний максимум фитопланктона (рис. 4).

В сентябре доминирующим видом на глубоководном участке и на наиболее близко к нему расположенном мелководном (ст. 4) была *Skeletonema subsalsum* (до 2 млн. кл./л). На ст. 3 по-прежнему преобладали представители рода *Anabaena*, однако с невысокой численностью - 127 тыс. кл./л. К октябрю все мелководные участки высыхали, а в глубоководной зоне водохранилища вегетация фитопланктона завершалась при численном преимуществе синезеленых - *Microcystis aeruginosa* (2 млн. кл./л).

В 1975 г. смена доминирующих видов фитопланктона на глубоководном участке и в прибрежной зоне имела в целом сходный характер (рис. 5). В мае развитие водорослей на обоих участках определялось *Stephanodiscus tenuis* (4 млн. кл./л) и *S. incognitus* (2.9 млн. кл./л). Однако *S. incognitus* самой высокой плотности достигал в прибрежье на ст. 4.

В июне наряду с этими видами господствовала *Skeletonema subsalsum*. В условиях жаркого лета 1975 г. пик ее развития был (на ст. 1 - 7.6 млн. кл./л, на ст. 4 - 6.9 млн. кл./л) смещен на конец июня по сравнению с предыдущим годом. *Stephanodiscus incognitus* и *S. tenuis* продолжали поддерживать высокую численность в открытой части водохранилища (до 1 млн. кл./л), но местом их массового развития (6 млн. кл./л) по-прежнему оставался прибрежный участок. В июле-августе нарастание плотности популяций синезеленых происходило намного интенсивнее, чем в предыдущий год. При этом *Microcystis aeruginosa*,

число клеток которого в литре воды на ст.1 составляло 113,6 млн., а на ст. 4 - 76 млн., не уступал *Aphanizomenon flos-aquae*, на ст. 1 имевшему численность 66,8 млн. кл./л, на ст. 4 - 77,9 млн. кл./л.

В сентябре в глубоководной зоне продолжали интенсивно вегетировать синезеленые, в основном *Microcystis aeruginosa* (14,8 млн. кл./л). На мелководной же станции на фоне резкого снижения численности синезеленых зарегистрирована вспышка *Stephanodiscus incognitus*, намного превышающая весеннюю (25,4 млн. кл./л). Вегетация фитопланктона завершилась на глубоководном участке диатомовыми с руководящим видом *S. binderanus* Kütz. (5 млн. кл./л).

Для сезонной динамики суммарной биомассы фитопланктона на исследованных участках характерны следующие особенности. На глубоководной станции в 1974 г. кроме августовского пика хорошо был выражен майский (рис. 6). Осенний максимум выделялся только в 1975 г. (рис. 7). Сезонный ход общей биомассы фитопланктона определяли диатомовые. При этом помимо многочисленных мелкоклеточных форм *Stephanodiscus incognitus*, *S. tenuis* и *Skeletonema subsalsum* приобретали большое значение крупные виды - *Melosira italica*, *M. islandica*, *O. Müll.*, *Stephanodiscus astraea* Ehr. и *S. binderanus*. В период летнего максимума значительный вклад в общую биомассу вносили и синезеленые водоросли - *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Биомасса зеленых на этом участке на фоне интенсивного развития диатомовых и синезеленых водорослей не ощущалась.

На ст. 4, наиболее близко расположенной к глубоководной зоне водохранилища, в 1974 г. наблюдалось относительное сходство в сезонном колебании биомассы фитопланктона со ст. 1 (рис. 6). В 1975 г. подобное сходство проявлялось в меньшей степени - для динамики суммарной биомассы водорослей было характерно образование сравнительно равновеликих ежемесячных пиков (рис. 7). Это связано главным образом с более однородным составом доминирующих видов (диатомовых и синезеленых), большинство из которых составляло более 50% от общей биомассы. По сравнению с предыдущим годом на ст. 4 в 1975 г. значительно увеличилась доля синезеленых водорослей (табл. 3). Из водорослей других отделов существенную часть от суммарной биомассы составляли зеленые. Особенно отчетливо это заметно в июне 1974 г. за счет *Mougeotia* sp. и в конце августа 1975 г. - *Chlamidomonas* sp.

На самых мелководных и изолированных участках побережья (1974 г.) диатомовые создавали основу биомассы лишь в июне. В последующие периоды наблюдений здесь сильно возросла доля зеленых, которые по численности, как уже упоминалось, преобладали над другими группами водорослей. На ст. 1а и 2а летом господствовали десмидиевые. В период завершения вегетации на ст. 2а (в августе) и на ст. 3 (в сентябре) основную часть биомассы составлял *Oedogonium* sp. (рис. 6). Синезеленые за-

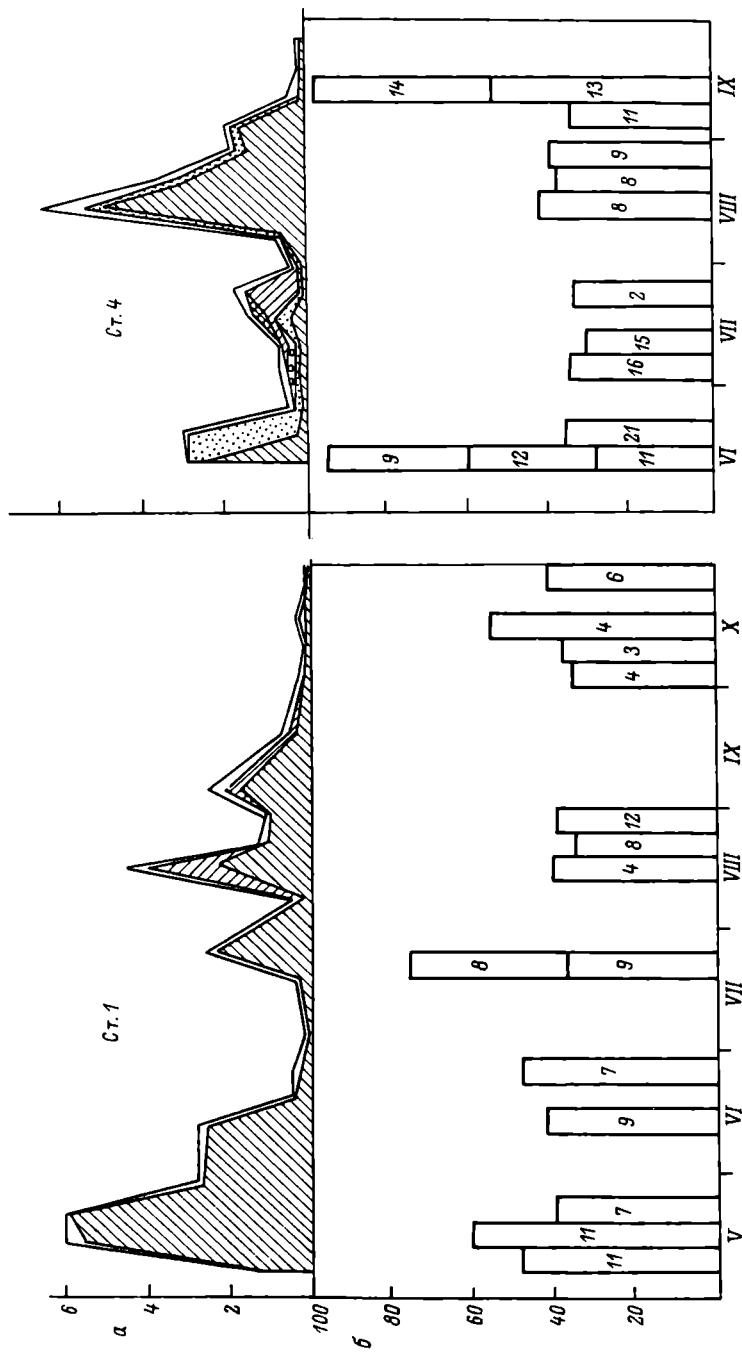
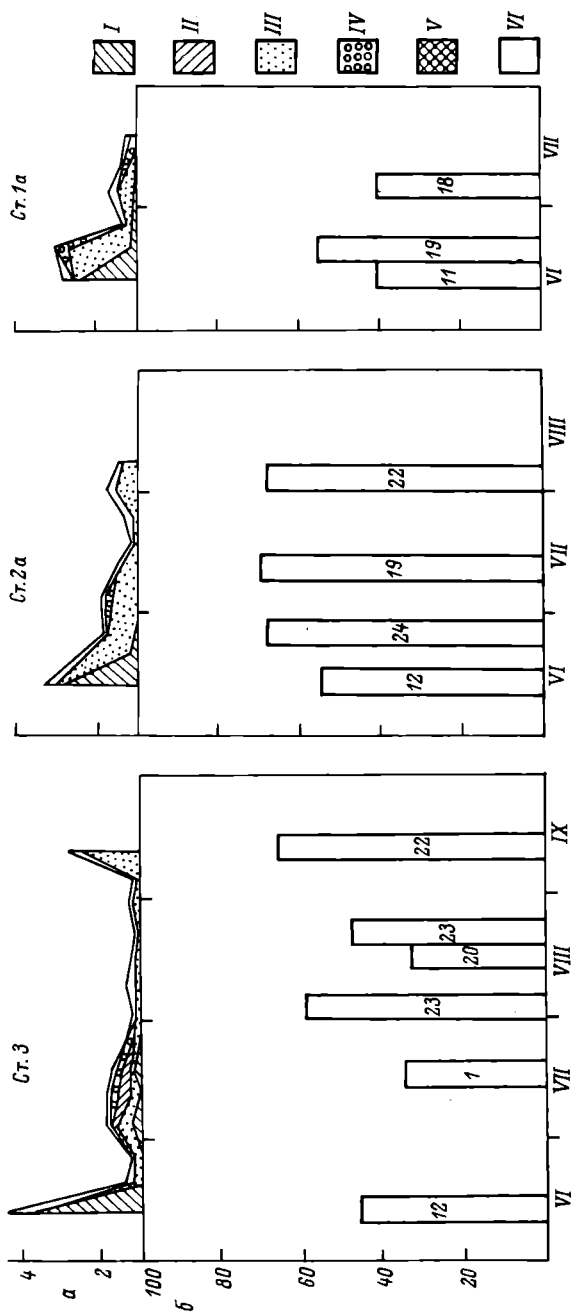


Рис. 6. Сезонные изменения суммарной биомассы фитопланктона (а) и соотношение его доминирующих видов (б) на раегичных биотопах в 1974 г.

I - диатомовые, II - синезеленые, III - зеленые, IV - эвгленовые, V - пиррофитовые, VI - прочие водоросли. Синезеленые: 1 - *Anabaena lemmermannii*, 2 - *A. scheremetievi*, 3 - *Aphanizomenon flos-aquae*, 4 - *Microcystis aeruginosa*; диатомовые: 5 - *Fragilaria capucina*, 6 - *Melosira italica*, 7 - *M. is-*



landica, 8 - *Skeletonema subsalsum*, 9 - *Stephanodiscus astraea*, 10 - *S. binderanus*, 11 - *S. incognitus*, 12 - *Stephanodiscus tenuis*; пирофитовые: 13 - *Glenodinium* sp. sp.; эвгленовые: 14 - *Euglena* sp. sp., 15 - *Trachelomonas volvocinopsis*, 16 - *Trachelomonas* sp. sp.; зеленые: 17 - *Chlamidomonas* sp., 18 - *Closterium peracerosum*, 19 - *Cosmarium* sp. sp., 20 - *Eudorina elegans*, 21 - *Mougeotia* sp., 22 - *Oedogonium* sp., 23 - *Pediastrum boryanum*, 24 - *Staurastrum* sp. sp. По оси ординат: а - биомасса, мг/л, б - соотношения видов, % от общей биомассы; по оси абсцисс - месяцы.

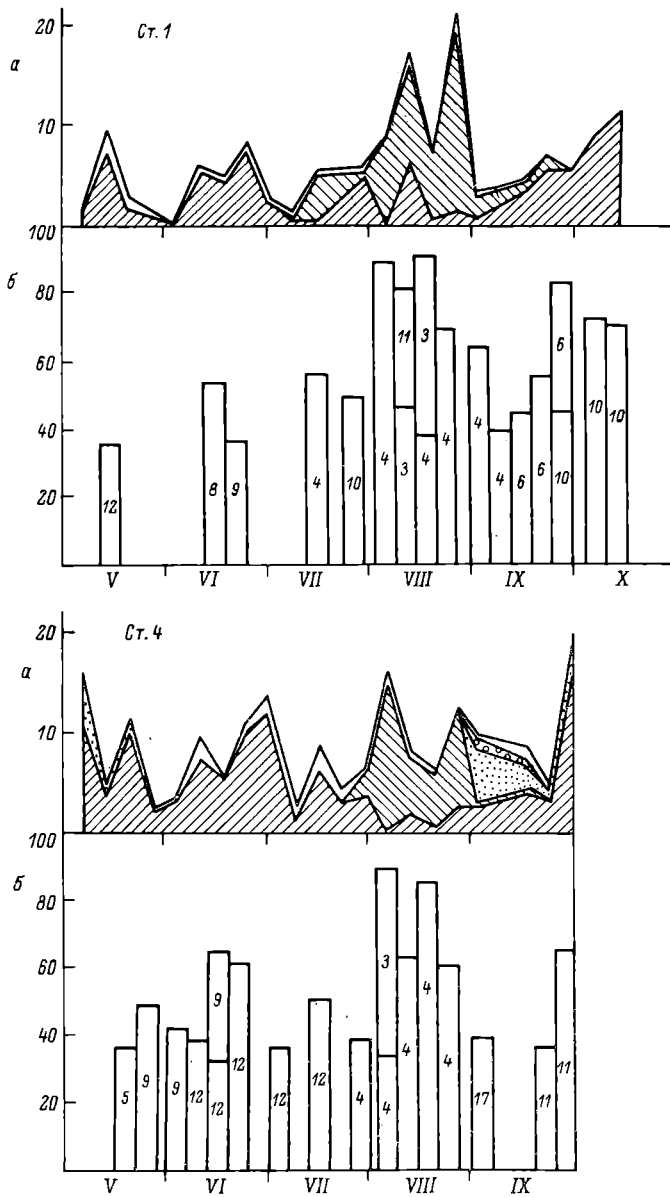


Рис. 7. Сезонное изменение суммарной биомассы фитопланктона (а) и соотношение его доминирующих видов (б) на различных био-топах в 1975 г.

Обозначения те же, что и на рис. 6.

Т а б л и ц а 3

Биомасса фитопланктона для разных таксонов водорослей (в среднем за вегетационный сезон) на исследованных участках в разные годы, мг/л

Год	Станция	Период на- блюдений	Синезеле- ные	Диато- мовые	Золотис- тые	Пирофи- товые	Эвглено- вые	Зеле- ные	Общая биомасса
1953	3	Май-	0.03	1.20	-	-	-	0.10	1.48
	4	сентябрь	0.11	0.67	-	-	-	0.36	1.70
1955	3	Май-	8.63	2.36	-	-	-	0.18	3.70
	4	сентябрь	0.97	0.94	-	-	-	0.23	2.60
1971	2а	Май-	0.15	0.90	-	-	-	0.60	2.25
	3	октябрь	-	4.30	-	-	-	0.40	5.10
	4		0.30	3.80	-	-	-	0.60	4.90
	1		0.40	5.30	-	-	-	0.20	6.00
1972	4	Май-	2.00	4.30	-	-	-	1.20	8.10
	1	октябрь	1.50	9.30	-	-	-	0.60	11.70
1974	1а	Май-	0.008	0.28	0.02	0.02	0.009	0.41	0.86
	2а	октябрь	0.02	0.28	0.006	0.002	0.05	0.46	0.83
	3		0.07	0.29	0.01	0.01	0.06	0.32	0.76
	4		0.16	0.92	0.005	0.06	0.05	0.39	1.60
	1		0.20	1.21	0.006	0.03	0.008	0.08	1.53
1975	4	Май-	2.07	5.49	0.13	0.05	0.17	0.74	8.95
	1	октябрь	2.35	4.48	0.002	0.04	0.015	0.12	7.28

П р и м е ч а н и е. Для 1953 и 1955 гг. использованы данные К.А. Гусевой [4], для 1971, 1972 гг. - данные Е.Л. Башкатовой (2).

метную биомассу создавали только на ст. 3 - в основном за счет *Anabaena lemmermanii*.

Средняя за вегетационный сезон (среднеарифметическая) биомасса фитопланктона на различных мелководных станциях по данным 1974-1975 гг. колебалась от 0.76 до 8.95 мг/л (при наиболее высоких значениях на ст. 4), а на глубоководной - от 1.53 до 7.28 мг/л (табл. 3). Предельные биомассы наблюдались в 1975 г., когда уровень воды в водохранилище был значительно ниже. Если сравнить эти данные с аналогичными данными предыдущих работ (табл. 3), то можно также отметить, что наибольшая биомасса водорослей относилась к маловодному и жаркому 1972 г. [2]. В целом же биомасса фитопланктона в прибрежной зоне водохранилища в течение всего 20-летнего периода наблюдений была одного порядка.

Таким образом, на прибрежных участках водохранилища в летний период формировались своеобразные фитопланктонные комплексы, основную долю биомассы которых составляли зеленые водоросли. Это зависело от степени изолированности биотопов и интенсивности водообмена с открытой частью водохранилища. Наиболее близким к глубоководной зоной - как по характеру сезонного развития фитопланктона, так и по составу его доминирующих видов - оказался участок прибрежья, непосредственно примыкающий к ней. На остальных мелководных участках это сходство проявлялось лишь в период весеннего наполнения водохранилища за счет поступления фитопланктона с водами из его открытой части.

Л и т е р а т у р а

1. Б а к а с т о в С.С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения. - В кн.: Гидрологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 13-22.
2. Б а ш к а т о в а Е.Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971-1972 гг. - В кн.: Гидрологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 84-105.
3. Г и л я р о в А.М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия. - Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 6, с. 652-657.
4. Г у с е в а К.А. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. - Тр. биол. ст. „Борок”, 1958, вып. 3, с. 112-124.
5. Д е в я т к и н В.Г., М и т р о п о л ь с к а я И.В. Фитопланктон и его фотосинтетическая активность в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища. - В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 27-42.

6. Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73-87.
7. Мордухай - Болтовской Ф.Д. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ верхней Волги. - В кн.: Гидрологический режим прибрежных мелководий верхне-волжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 3-12.
8. Приймаченко А.Д. Фитопланктон зоны Рыбинского водохранилища. - Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 1(4), с. 82-101.
9. Revelante N., Gilmartin M. Microplankton diversity indices as indicators of eutrophication in the Northern Adriatic Sea. - Hydrobiologia, 1980, vol. 70, N 3, p. 277-286.

СОСТАВ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОПЛАНКТОНА
В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Сведения о фитопланктоне и его продукции на мелководных участках Рыбинского водохранилища содержатся в ряде работ [1, 3, 10, 12, 14-16]. Более полно изучен фитопланктон полузащищенных „заостровных“ мелководий Волжского плеса. Открытое побережье и находящиеся в зоне подпора устьевые участки рек изучены более слабо, хотя именно они наиболее интересны в плане мониторинга. Дальнейшее исследование фитопланктона прибрежной зоны представляет, на наш взгляд, заметный интерес.

В 1977 г. нами изучался фитопланктон на 2 станциях Волжского плеса. Первая (ст. 1) характеризовала закрытое побережье, а вторая (ст. 2) типична для незащищенных мелководий [5]. В 1979 г. наблюдения 1977 г. были продолжены. Кроме того, в 1979-1980 гг. исследовался фитопланктон закрытого мелководья в устье рек Шуморовка (ст. 3а) и Суножка (ст. 3б). Обе станции в течение вегетационного периода были в зоне подпора водохранилища.

Биомасса и фотосинтетическая активность фитопланктона определялись в 1979 г. на ст. 1 и 2 по 2-4 раза в месяц. Кроме того, в районе ст. 3а ежедневно измерялась фотосинтетическая активность фитопланктона (140 определений), а биомасса оценивалась здесь через 1-3 дня (61 серия проб). В 1980 г. в районе ст. 3б были проведены почти ежедневные измерения интенсивности фотосинтеза (100 определений в течение сезона).

Пробы отбирались 1,5-литровым батометром Руттнера с глубины 0,5 м. Несколько объемов сливали в общую емкость, из которой вода разливалась по склянкам для определения интенсивности фотосинтеза и биомассы фитопланктона. Первая измерялась скляночным методом в его кислородной модификации [11, 13]. Опытные склянки (в 2-3 повторностях „темные“ и в 3-5 - „светлые“) экспонировались в течение суток на глубине 0,25 м. Биомасса подсчитывалась по принятой в ИБВВ АН СССР стандартной методике [7].

Динамика доминирующих видов
и суммарной биомассы фитопланктона

Быстрый рост биомассы наблюдался на всех станциях после прогрева воды выше 10°С во второй и третьей декадах мая. В это время доминировали диатомовые, среди которых в районе ст. 1

преобладали *Stephanodiscus tenuis* Hust. в сопровождении мелких форм *Stephanodiscus* sp. sp. и *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs. В число преобладающих форм в районе Спичинского залива входила также *Synedra acus* Kütz., а в открытом прибрежье (ст. 2) - *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge.

В июне биомасса диатомовых заметно понизилась, однако набор доминантов изменился мало. В открытом прибрежье *Stephanodiscus tenuis* был замещен *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., а в районе ст. 1 вместо *Synedra* в заметном количестве появился *Cryptomonas marssonii* Skuja.

В июле в открытом прибрежье вновь доминировали *Stephanodiscus tenuis* и *Melosira granulata*, а в закрытом (ст. 1) - *Melosira granulata*, *Cryptomonas marssonii* и *Skeletonema subsalsum*.

В августе и сентябре *Melosira granulata* по-прежнему входила в число руководящих видов открытого прибрежья, но в сопровождении *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal и *Skeletonema subsalsum*.

В сентябре к ним присоединился *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. В августе в закрытом прибрежье *Melosira* была замещена *Stephanodiscus tenuis*. В это же время отмечена короткая вспышка развития *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh. В начале сентября вновь доминировали *Melosira granulata* и *Cryptomonas marssonii*, а в самом конце месяца наблюдалась мощная вспышка *Synura peterssenii* Korsch. с биомассой до 6 г/м^3 (максимальной для этого вида в Рыбинском водохранилище).

Таким образом, в районе ст. 1 и 2 состав доминирующих видов в 1977 и 1979 гг. оказался сходным. Правда, *Melosira varians* Ag. - одна из преобладающих форм открытого прибрежья 1977 г. - в 1979 г. развивалась слабо, но это факультативно-планктонный вид. Соотношение основных групп, динамика биомассы фитопланктона и ее среднесезонные значения также были сходными (рис. 1, табл. 1).

Полученные данные позволяют охарактеризовать динамику в районе ст. 3а более детально (рис. 2).

Как и на других станциях, быстрый рост обилия фитопланктона наблюдался во второй декаде мая. Так, с 8 по 14 мая биомасса возросла с 0.1 до 2 г/м^3 , а к концу месяца достигла 14 г/м^3 . Основу весеннего фитопланктона здесь также составляли диатомовые, но в сопровождении пиропитовых и зеленых водорослей. Доминирующими видами были *Melosira italica*, *Synedra acus* и *S. ulna* в сопровождении мелких форм рода *Stephanodiscus*. Смена преобладающего комплекса произошла в конце третьей декады мая, когда в массе появились *Stephanodiscus tenuis* и *Diatoma elongatum*. С конца первой декады июня и до середины месяца доминировали *Melosira granulata*, *Stephanodiscus binderanus*, *Diatoma elongatum*.

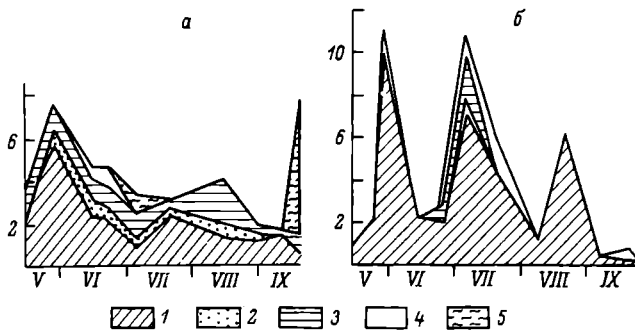


Рис. 1. Динамика биомассы фитопланктона в районе ст. 1 (а) и 2 (б) в 1979 г.

1 - диатомовые, 2 - зеленые, 3 - пиррофитовые, 4 - синезеленые, 5 - золотистые водоросли. По оси ординат - биомасса, г/м³; по оси абсцисс - месяцы.

Т а б л и ц а 1

Биомасса фитопланктона в прибрежной зоне Волжского плеса в разные годы, г/м³

Год	Стан-ция	Таксоны водорослей						Общая био-масса
		синезе- лные	диато- мовые	золо- тистые	пирофи- товые	эвгле- новые	зеле- ные	
1953	3	0,27	1,00	0,01	0,05	0,02	0,82	2,27
	4	0,26	0,85	0,04	0,09	0,04	0,86	2,15
	5	0,13	0,13	0,06	0,05	0,13	0,75	1,20
	6	0,39	0,11	0,21	0,03	0,08	1,12	1,96
1955	3	0,68	2,65	0,01	0,07	0,01	0,29	3,71
	4	0,92	1,06	0,03	0,04	0,07	0,26	2,38
	5	0,50	0,53	0,10	0,01	0,10	0,16	1,40
	6	0,49	0,26	0,30	0,00	0,22	0,37	1,64
1971	4	0,3	3,8	-	-	-	0,6	4,9
1977	1	0,21	2,49	0,00	1,34	0,03	0,71	4,78
	2	0,27	2,40	0,00	0,94	0,05	0,37	4,03
1979	1	0,11	2,01	0,85	0,89	0,04	0,29	4,21
	2	0,22	3,22	0,04	0,33	0,05	0,16	4,02
	3а	0,42	2,16	0,18	1,36	0,20	0,64	4,96

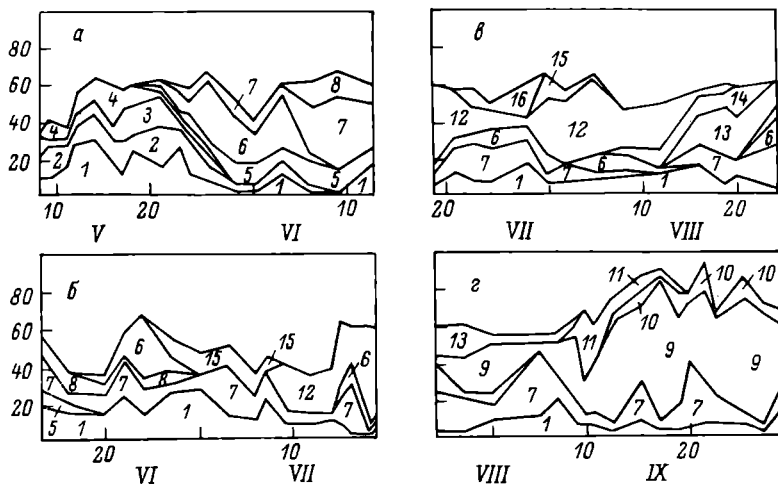


Рис. 2. Соотношение доминирующих видов водорослей в районе ст.3а в мае-сентябре 1979 г. (а-г).

1 - *Stephanodiscus* sp. sp., 2 - *Synedra acus*, 3 - *S. ulna*, 4 - *Diatoma elongatum*, 5 - *Skeletonema sub-salsum*, 6 - *Stephanodiscus tenuis*, 7 - *Melosira granulata*, 8 - *M. italica*, 9 - *Cryptomonas marssonii*, 10 - *Stephanodiscus binderanus*, 11 - *Mallomonas caudatus*, 12 - *Ceratium hirundinella*, 13 - *Trachelomonas pseudophelix*, 14 - *Chroomonas acuta*, 15 - *Anabaena scheinmetievi*, 16 - *A. lemmermanii*. По оси ординат - соотношение видов, %; по оси абсцисс - даты.

Начиная с середины июня относительная роль диатомовых сильно уменьшилась. В то же время увеличилась биомасса пиропитовых и зеленых водорослей. Уменьшилось количество *Diatoma elongatum*, но возросло обилие мелких форм *Stephanodiscus*. Наряду с ними в третьей декаде июня в число доминантов по-прежнему входили *Melosira granulata* и *Stephanodiscus binderanus*. К ним на непродолжительное время присоединился *S. tenuis*.

В конце июня в заметном количестве появились синезеленые, среди которых наибольшей биомассы достигла *Anabaena scheinmetievi* Elenk., входившая в число доминантов до середины первой декады июля. Виды *Stephanodiscus* в это время отмечались в небольшом количестве, но *Melosira granulata* сохранила ведущую роль.

С середины первой декады июля и до конца сезона пиропитовые водоросли соперничали по биомассе с диатомовыми. С конца первой декады июля и до середины августа одним из основных доминантов был *Ceratium hirundinella*, которого постоянно сопровождали *Melosira granulata*, *Stephanodiscus tenuis*, *Stephano-*

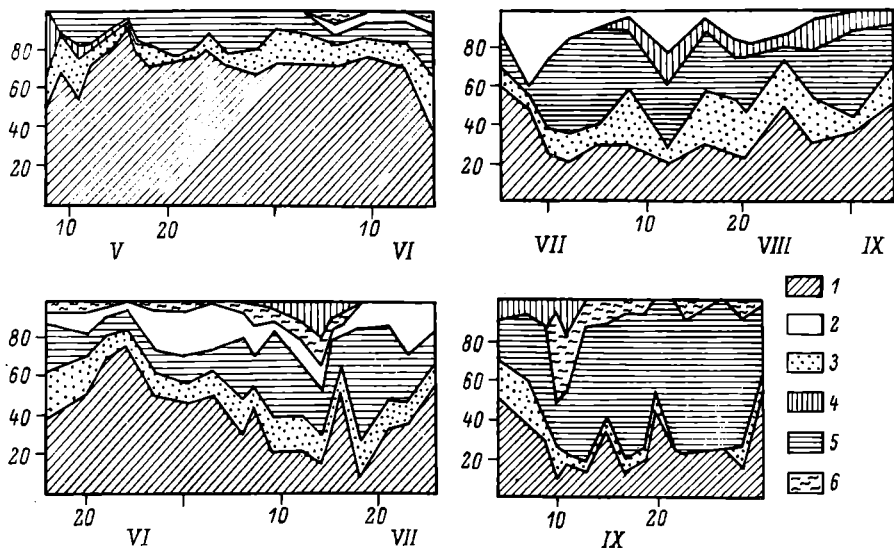


Рис. 3. Соотношение основных групп водорослей в районе ст. За в мае-сентябре 1979 г.

1 - диатомовые, 2 - синезеленые, 3 - зеленые, 4 - эвгленовые, 5 - пиррофитовые, 6 - золотистые водоросли. По оси ординат - соотношение видов, %; по оси абсцисс - даты.

discus sp. В конце июля к ним на короткое время присоединялась *Anabaena affinis* Lemm., а в начале августа - *A. scheremetievi*.

В середине августа произошла очередная перестройка сообщества. *Ceratium* замещался *Glenodinium quadridens* (Stein) Schiller и *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. Также значительную роль играла *Melosira granulata*, оставшаяся в числе доминирующих видов до конца вегетационного периода. При выпадении *Glenodinium* и *Chlamydomonas* в третьей декаде августа появился *Cryptomonas marssonii*, относительное значение которого постоянно возрастало до конца сентября.

В середине сентября появился *Mallomonas caudata* Jwan., а в конце месяца - *Chroomonas acuta* Uterm.

В целом в фитопланктоне р.Шуморовки (рис. 2) весной (до середины июня) преобладали диатомовые водоросли, составлявшие около 70% общей биомассы. Летом и особенно осенью относительная роль диатомей была значительно ниже. Их биомасса обычно не превышала 20-40% общей. Наиболее разнообразным состав фитопланктона был в летний период, когда наряду с диатомовыми в массе развивались зеленые, пиррофитовые и эвгленовые водоросли. В это же время наблюдалось значительное количество синезеленых, которые, однако, не были руководящей группой фитопланктона. Осенью (сен-

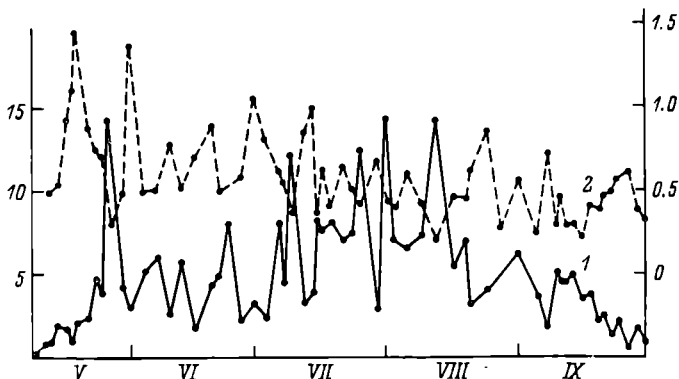


Рис. 4. Динамика биомассы (1) и Ф/Б коэффициента (2) в районе ст. 3а в 1979 г.

По оси ординат: слева - биомасса, г/м^3 , справа - значения Ф/Б коэффициента; по оси абсцисс - месяцы.

Т а б л и ц а 2

Биомасса доминирующих видов на разных станциях по данным 1979 г., % от общей

Доминирующие виды	Ст. 2	Ст. 1	Ст. 3а
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	12	2	2
<i>St. tenuis</i>	8	7	15
<i>St. sp. sp.</i>	8	9	10
<i>Melosira granulata</i>	19	9	11
<i>Skeletonema subsalsum</i>	14	4	3
<i>Synura peterssenii</i>	0.4	14	0.2
<i>Cryptomonas marssonii</i>	2	10	13
<i>Ceratium hirundinella</i>	3	2	11

тябрь) доминировали пиропитовые водоросли в сопровождении диатомовых и золотистых (рис. 3).

Динамика биомассы фитопланктона р.Шуморовки имеет вид многовершинной кривой (рис. 4). Возможно, многочисленные подъемы и понижения характерны и для динамики биомассы на других станциях, но они не были выявлены, так как наблюдения велись не часто. Среднесезонные значения биомассы на разных станциях различались мало (табл. 1).

В общем набор доминирующих видов фитопланктона исследованных участков был сходен (табл. 2). Однако в открытом прибрежье значение видов - доминантов из группы диатомовых (*Stephanodiscus*, *Melosira*, *Skeletonema*) - было заметно выше. В закры-

Т а б л и ц а 3

Значения индекса биоценотического разнообразия
на разных станциях прибрежной зоны по месяцам

Год	№ стан- ции	У	У1	УИ	УIII	1X	Среднее
1953	3	1.62	2.98	3.12	1.92	-	2.41
	4	2.39	2.88	1.39	2.62	2.03	2.26
	5	1.92	2.50	1.64	1.91	1.71	1.94
	6	1.98	2.28	2.34	1.74	1.04	1.88
	12	1.86	2.56	2.05	1.99	2.44	2.18
	13	1.78	2.99	2.34	1.05	1.35	1.90
1955	3	2.23	2.12	2.92	2.70	1.91	2.38
	4	2.11	2.59	2.20	2.56	2.68	2.43
	5	1.35	2.56	1.69	2.36	2.29	2.05
	6	1.88	1.65	1.84	1.75	-	1.78
1979	2	2.62	3.27	3.11	2.08	2.71	2.76
	1	3.29	3.56	3.42	3.27	2.27	3.16
	3а	3.97	4.26	4.41	4.35	2.84	3.97

том побережье более значительную роль играли пиропитовые водоросли. В районе ст. 1 в массе развивалась *Synura peterssenii*.

Данные 1979 г. подтвердили отмеченное нами ранее [5] уменьшение в настоящее время в планктоне значения массовых видов фитопланктона 50-х гг. *Asterionella formosa* Hass. и *Diatoma elongatum*. Роль видов рода *Stephanodiscus* и криптонад возрастает.

По сравнению с пелагическим прибрежный фитопланктон более разнообразен и полидоминантен. Летом в прибрежной зоне, особенно в закрытых ее участках, появляются представители всех основных групп водорослей. Пестрота видового состава и полидоминантность руководящего комплекса наиболее характерны для планктона р. Шуморовки. Преобладающие виды (их обычно 4-6) в сумме составляют, как правило, не более половины общей биомассы. О степени разнообразия фитопланктона можно судить по величине индекса биоценотического разнообразия Маргалефа, рассчитанного по формуле Шеннона [2] (табл. 3). В закрытых участках побережья, особенно в районе ст. 3а, значения индекса заметно выше, чем в открытой литорали. Наиболее высокие значения индекса разнообразия отмечены здесь летом. По сравнению с начальным периодом существования водохранилища величины этого индекса заметно возросли, что свидетельствует об увеличении видовой насыщенности планктонных альгоценозов, так как между числом видов, отмеченных в пробе, и значениями индекса разнообразия наблюдается отчетливая положительная корреляция ($r \approx 0.9$). Последнее отмечалось нами и ранее [4].

Т а б л и ц а 4

Биомасса жгутиконосцев на разных станциях
прибрежной зоны по месяцам, % от общей

Год	№ стан- ции	V	VI	VII	VIII	IX	Средняя
1953	3	1	13	73	8	-	35
	4	7	48	86	34	3	45
	5	34	37	93	47	84	71
	6	47	9	22	57	1	17
	12	69	35	37	66	23	57
	13	38	60	17	18	2	34
1955	3	1	2	6	29	1	6
	4	7	12	7	31	2	10
	5	22	32	14	66	63	24
	6	42	48	23	23	-	37
1979	2	6	15	18	5	34	13
	1	22	46	36	56	80	48
	3а	22	22	49	55	72	45

Помимо высокого видового разнообразия и полидоминантности сообщества отличительная особенность прибрежного фитопланктона – постоянное присутствие в нем значительного количества жгутиковых форм. В планктоне Рыбинского водохранилища это преимущественно представители родов *Chlamydomonas*, *Eudorina* и *Pandorina* (Chlorophyta), *Trachelomonas* и *Euglena* (Euglenophyta), *Cryptomonas* и *Ceratium* (Pyrrophyta), а также *Dinobryon*, *Synura* и *Mallomonas* (Chrysophyta). В более защищенных и мелководных участках (ст. 1 и 3а) относительная роль жгутиковых форм в 1979 г. была выше, чем в открытом прибрежье (ст. 2) (табл. 4).

По данным 1953 и 1955 гг. жгутиковые формы также играли значительную роль в формировании фитопланктона полузащищенного прибрежья, причем в маловодном 1953 г. их относительное обилие было выше, чем в многоводном 1955 г. По мере приближения к берегу (ст. 3 более глубоководная, а ст. 6 наиболее мелководная) значение жгутиковых форм возрастало (табл. 4). Исключение составляют данные по ст. 6, в районе которой в 1953 г. в массе развивались нитчатые зеленые водоросли.

Несмотря на постоянное присутствие в прибрежном фитопланктоне некоторого количества бентосных и литоральных видов, их биомасса обычно не превышает нескольких процентов общей. Основу прибрежного фитопланктона создают типичные планктеры. Однако среди зарослей высшей водной растительности часто в значительном количестве встречаются нитчатые зеленые, а также десмидиевые

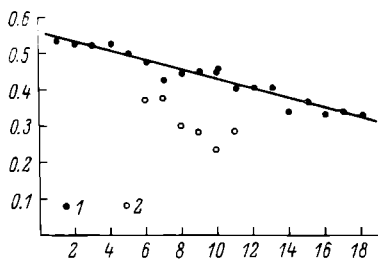


Рис. 5. Коэффициенты сходства фитопланктона при разном интервале дискретности в разные годы. 1 - 1979 г., 2 - 1953-1955 гг. По оси ординат - коэффициенты сходства; по оси абсцисс - сутки.

водоросли, биомасса которых может достигать нескольких десятков процентов от общей.

Большой интерес представляют данные о скорости трансформации сообщества фитопланктона во времени, так как можно предположить, что в сильно евтрофированных и загрязненных экосистемах планктонные сообщества менее устойчивы, а изменения, происходящие в них, менее плавны, чем в стабильных биоценозах. Для оценки скорости изменений планктонных альгоценозов в разные годы мы рассчитали значения коэффициентов относительного сходства [6], сравнивая при этом соотношение видов в пробах, отобранных с разным интервалом дискретности. Были рассчитаны значения коэффициентов между последовательными сериями проб для фитопланктона р.Шуморовки. Средние значения коэффициентов рассчитаны по 15-30 определениям (рис. 5). С возрастанием интервала дискретности средние значения коэффициентов в общем уменьшаются. Коэффициент корреляции между средними значениями коэффициента сходства и временным интервалом, выраженным в сутках, равен 0,97, а уравнение прямолинейной регрессии имеет вид

$$y = 0.56 x - 0.013, \quad (1)$$

где y - значения коэффициентов сходства, x - время, сутки.

Для сравнения скоростей изменений соотношения видов во времени в первые годы существования водохранилища и в настоящее время были рассчитаны также средние значения коэффициентов сходства для проб фитопланктона, собранных в прибрежье Волжского плеса в 1953-1955 гг. (рис. 5). Полученные по данным 1953-1955 гг. значения коэффициентов оказались несколько ниже, чем в 1979 г. На основании этих данных, по-видимому, можно считать, что современный фитопланктон прибрежной зоны не менее стабилен во времени, чем в первые годы существования водохранилища.

Сезонная и годовая динамика фотосинтетической активности фитопланктона

Сведения о скорости продуцирования органического вещества фитопланктоном прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища немногочисленны. Все они получены в результате определений, проводившихся в Волжском плесе. Так, в 1967-1968 гг. Ю.И.Сорокин

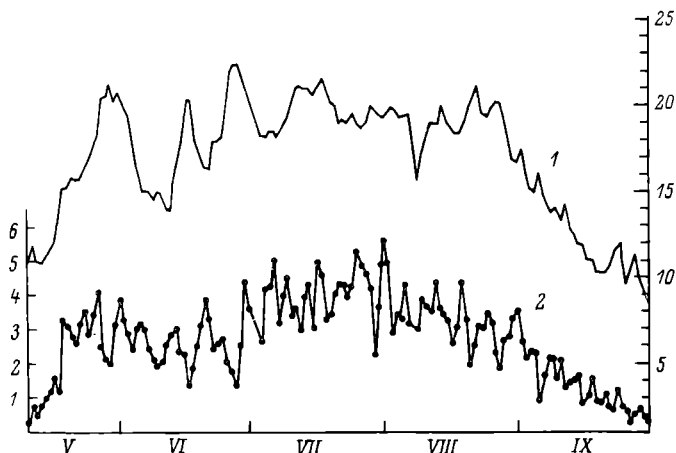


Рис. 6. Динамика температуры воды (1) и валовой продукции фитопланктона (2) в районе ст. 3а в 1979 г.

По оси ординат: справа – температура, °С, слева – валовая продукция, мг O_2 /(л·сут); по оси абсцисс – месяцы.

и Д.М. Старикова [14–16], а в 1972 г. Г.Л. Марголина [8] радиоуглеродным методом провели измерение скорости фотосинтеза. В 1971–1972 гг. интенсивность фотосинтеза определялась кислородным методом И.Л. Пыриной, Е.Л. Башкатовой и Л.Е. Сигаревой [12].

Наши наблюдения проводились в 1977, 1979 и 1980 гг. Данные 1977 г. рассмотрены нами ранее [5]. Динамика и уровень фотосинтетической активности фитопланктона в районе ст. 1 и 2 в 1977 и 1979 гг. оказались сходными (табл. 4).

Ежедневные определения фотосинтеза, проведенные в районе ст. 3а с 10 мая по 30 сентября 1979 г., показали, что на фоне сезонных изменений продуктивности фитопланктона наблюдаются ее кратковременные периодические колебания. Период этих колебаний равен нескольким суткам, а амплитуда довольно велика. В целом же сезонная динамика фотосинтетической активности фитопланктона довольно тесно коррелирует с ходом сезонных изменений температуры воды (рис. 6).

В 1980 г. определение фотосинтетической активности фитопланктона проводилось в районе ст. 3б. Особенностью динамики продуктивности фитопланктона в 1980 г. было резкое снижение скорости фотосинтеза в начале июля. В это время прошли обильные дожди и в воде наблюдалось высокое содержание минеральных и органических взвесей, а количество водорослей сильно уменьшилось. Однако в целом, как и в 1979 г., динамика интенсивности фотосинтеза в течение сезона следовала за изменениями температуры воды (рис. 7). Среднесезонные показатели продуктивности фитопланктона

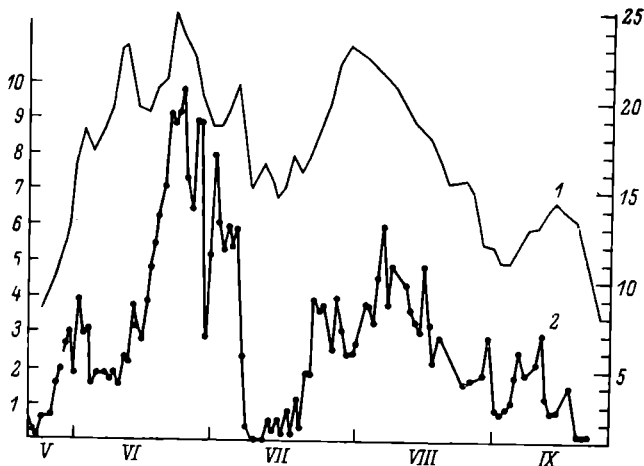


Рис. 7. Динамика температуры воды (1) и валовой продукции фитопланктона (2) в районе ст. 36 в 1980 г.

Обозначения те же, что и на рис. 6.

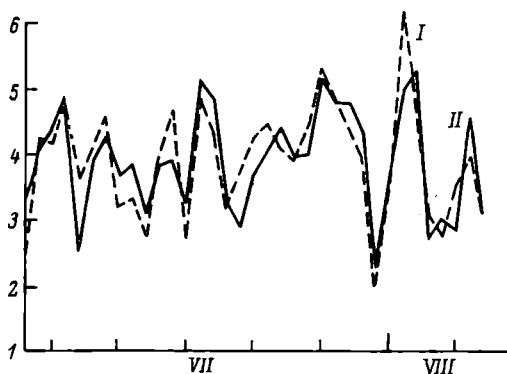


Рис. 8. Динамика валовой продукции фитопланктона по данным параллельных определений в районе ст. 3а в 1979 г.

I - точка 1, II - точка 2. По оси ординат - валовая продукция, мг O_2 /(л·сут); по оси абсцисс - месяцы.

на ст. 3а и 3б мало различались по сравнению с другими станциями (табл. 5).

Для выяснения зависимости продуктивности фитопланктона от его горизонтального распределения летом 1979 г. пробы отбирались одновременно в 2 точках, расположенных в районе ст. 3а на расстоянии ≈ 200 м. Динамика интенсивности фотосинтеза по данным параллельных определений оказалась весьма сходной (рис. 8). В 1980 г. определения продуктивности фитопланктона в тех же точ-

Т а б л и ц а 5

Валовая продукция фитопланктона (по месяцам)
на глубине 0.25 м, мг O₂/ (л·сут),
средняя арифметическая

Год	№ стан- ции	У	У1	УII	УIII	1X	Средняя
1971	4м	2.52(2)	2.67(4)	3.86(3)	3.00(3)	0.34(2)	2.48(14)
1977	2	2.77(3)	3.14(4)	3.42(3)	1.19(3)	1.44(2)	2.39(15)
	2а	-	0.66(2)	5.86(4)	2.43(5)	0.88(5)	2.46(16)
1979	1	2.10(4)	3.21(4)	3.84(4)	2.40(4)	0.71(4)	2.45(20)
	2	2.52(3)	1.49(2)	4.37(3)	1.72(2)	0.24(2)	2.07(12)
1980	1	1.86(3)	2.78(2)	2.61(2)	2.06(2)	0.88(2)	2.04(11)
	3а	2.25(22)	2.62(30)	4.00(29)	3.23(31)	1.25(30)	2.67(142)
	3б	1.39(9)	4.83(28)	2.59(29)	3.52(20)	1.29(14)	2.72(100)

П р и м е ч а н и е. 1971 г. рассчитан нами по данным И.Л.Пыриной с соавторами [12]. В скобках - число определений.

Т а б л и ц а 6

Деструкция на разных станциях прибрежной зоны по месяцам

Год	№ стан- ции	У	У1	УII	УIII	1X	Средняя
1977	2	$\frac{1.08}{39}$	$\frac{1.10}{35}$	$\frac{1.65}{48}$	$\frac{0.33}{28}$	$\frac{0.72}{50}$	$\frac{0.98}{41}$
	1	$\frac{0.78}{37}$	$\frac{1.16}{36}$	$\frac{1.78}{46}$	$\frac{0.72}{30}$	$\frac{0.25}{35}$	$\frac{0.83}{38}$
1979	2	$\frac{0.80}{32}$	$\frac{0.50}{34}$	$\frac{0.75}{17}$	$\frac{0.58}{34}$	$\frac{0.18}{75}$	$\frac{0.56}{27}$
	1	$\frac{0.60}{32}$	$\frac{1.00}{36}$	$\frac{1.32}{50}$	$\frac{0.66}{32}$	$\frac{0.32}{36}$	$\frac{0.78}{38}$
1980	3а	$\frac{0.76}{34}$	$\frac{0.90}{34}$	$\frac{1.10}{28}$	$\frac{1.24}{38}$	$\frac{0.54}{43}$	$\frac{0.91}{34}$
	3б	$\frac{0.68}{49}$	$\frac{1.97}{41}$	$\frac{1.13}{44}$	$\frac{1.19}{34}$	$\frac{0.31}{24}$	$\frac{1.06}{39}$

П р и м е ч а н и е. Над чертой - деструкция, мг O₂/ (л·сут),
под чертой - деструкция, % от валовой продукции.

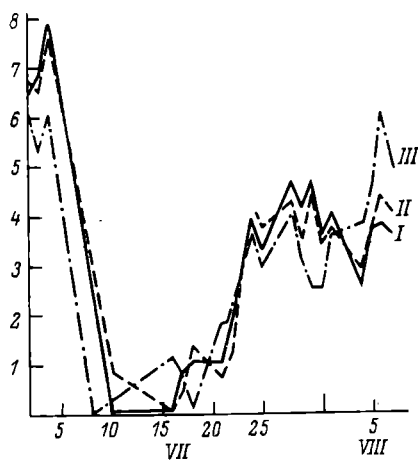


Рис. 9. Динамика валовой продукции фитопланктона по данным параллельных определений в 1980 г.

I - точка 1 в районе ст. За, II - точка 2 в районе ст. За, III - ст. Зб. Остальные обозначения те же, что и на рис. 8.

как в районе ст. За были проведены одновременно с определениями в районе ст. Зб. И в этом случае динамика изменений фотосинтетической активности по данным одновременных наблюдений оказалась сходной (рис. 9).

Для выяснения репрезентативности поверхностной пробы по отношению ко всему столбу воды в 1980 г. в районе ст. За одновременно определялся фотосинтез фитопланктона, отобранного с глубины 0.5 м, а также из интегрированной пробы, полученной путем смешивания проб, отбирившихся через каждые 0.5 м от поверхности до дна при глубине около 3 м. Пробы (поверхностная и интегрированная) экспонировались одновременно на глубине 0.25 м. Различия в интенсивности фотосинтеза были невелики.

Таким образом, на близко расположенных станциях как кратковременные, так и более длительные изменения интенсивности фотосинтеза происходят одновременно и, как правило, не выходят за пределы ошибки метода, что, по-видимому, свидетельствует о сравнительно равномерном горизонтальном и вертикальном распределении фитопланктона на данном участке водоема.

Динамика суточного потребления кислорода фитопланктоном в „темных“ склянках в общем соответствовала динамике его валовой продукции и достаточно тесно коррелировала с изменениями температуры воды. В среднем за время вегетации суточное потребление кислорода составляло 0.6–1.0 мг O_2 /л (табл. 6). В целом интенсивность аэробных деструкционных процессов в прибрежной зоне, особенно в защищенных ее участках, выше, чем в пелагиали водохранилища.

Важным показателем физиологического состояния фитопланктона является скорость продуцирования органического вещества единицей его биомассы при оптимальных условиях освещенности, т.е. Ф/Б-коэффициент. Нами для фитопланктона прибрежной зоны получены сравнительно высокие значения этого показателя. Обычно соотношение Ф/Б колебалось в пределах 0.3–0.6, тогда как для фитопланктона пелагиали характерны более низкие его величины. Видимо, высокие значения этого коэффициента вообще характерны для литорального фитопланктона водохранилища. Для разных станций прибрежья

Т а б л и ц а 7

Значения Ф/Б коэффициента в разные годы наблюдений по месяцам

Год	№ стан- ции	У	У1	VII	VIII	IX	Средняя
1977	1	0.62	0.63	0.80	0.70	0.40	0.63
	2	0.42	0.79	0.59	0.60	0.67	0.61
	1	0.34	0.62	0.85	0.70	0.19	0.54
1979	2	0.34	0.60	0.54	0.53	0.47	0.54
	3а	0.64	0.60	0.57	0.47	0.41	0.54

Т а б л и ц а 8

Коэффициенты корреляции между деструкцией, показателями продуктивности фитопланктона, температурой и энергией солнечной радиации

Показатели	Биомасса водорослей	Температура воды	Энергия солнечной радиации
------------	---------------------	------------------	----------------------------

1979 г.

Деструкция	0.58	0.77	-
Чистая продукция	0.65	0.48	0.46
Валовая продукция	0.76	0.67	0.45
Биомасса водорослей	-	0.48	-
Ф/Б-коэффициент	-0.42	0.11*	0.42
Число видов в пробе	0.60	0.67	-
Индекс разнообразия Маргалефа	0.46	0.72	-

1980 г.

Деструкция	-	0.64	-
Чистая продукция	-	0.56	0.29
Валовая продукция	-	0.66	0.38

* - уровень значимости < 0.05 .

получены близкие величины Ф/Б, которые мало изменялись в течение сезона и в разные годы наблюдений. Можно отметить лишь некоторое понижение активности продукционных процессов осенью (табл. 7).

Таким образом, „оборачиваемость“ фитопланктона литорали Рыбинского водохранилища высока. Исходя из полученных данных, ориентировочно можно считать, что планктонные водоросли за сутки продуцируют примерно такое же количество органического вещества, которое содержится в их биомассе.

Для количественной оценки связи между показателями обилия и продуктивности фитопланктона, температурой и энергией падающей на единицу поверхности солнечной радиации были рассчитаны частные коэффициенты корреляции. Значения этих коэффициентов подтверждают наличие отмеченной выше положительной корреляции между температурой и многими важными характеристиками фитопланктонного сообщества. Отчетливо коррелирует с температурой и скорость потребления кислорода в „темных“ склянках. Слабо коррелирует с ней лишь удельная продуктивность единицы биомассы водорослей (табл. 8).

В меньшей степени показатели продуктивности фитопланктона коррелируют с энергией солнечной радиации, поскольку экспозиция опытных склянок проводилась в верхнем горизонте воды. Однако осенью (сентябрь) значения коэффициентов корреляции между энергией солнечной радиации и валовой продукцией повышаются до 0.7–0.8. Видимо, в это время фитопланктон испытывает световое голодание.

Как и следовало ожидать, чистая и валовая продукция фитопланктона положительно коррелируют с его биомассой, а Ф/Б-коэффициент – отрицательно. Между величиной деструкции и биомассой водорослей также отмечена положительная корреляция (табл. 8).

Оценка репрезентативности показателей обилия и продуктивности фитопланктона

Хорошо известно, что многие гидробиологические показатели, в том числе показатели обилия и продуктивности фитопланктона, сильно колеблются во времени. В результате их усредненные значения (за месяц, сезон, год) имеют некоторую, часто значительную ошибку. Это необходимо учитывать при сопоставлении гидробиологических данных, относящихся к разным водоемам или к одному водоему, но полученных в разные годы, например при изучении процессов антропогенного евтрофирования.

Существующие стандартные методы статистической обработки данных позволяют оценивать вероятную ошибку полученных результатов. Однако в практике альгологических исследований такого рода оценки далеко не повсеместное явление, что, видимо, обусловлено высокой трудоемкостью получения достаточно длинных для статистической обработки рядов наблюдений.

Т а б л и ц а 9

Вероятные пределы колебаний генеральной средней ($\pm \Delta$) при разной частоте наблюдений, % от величины выборочной средней

Показатели	Интервал между наблюдениями, сут				
	1	3	7	14	30
1979 г.					
Деструкция	8	13	22	32	53
Чистая продукция	10	17	27	40	67
Валовая продукция	8	13	22	32	53
Биомасса	11	20	32	47	80
Ф/Б-коэффициент	8	13	22	32	54
Температура	3	6	10	14	24
Прозрачность	3	5	8	11	19
Энергия солнечной радиации	7	12	20	29	49
1980 г.					
Деструкция	12	22	34	49	82
Чистая продукция	17	29	46	67	112
Валовая продукция	13	23	37	54	90
Температура	4	7	11	16	27
Прозрачность	7	12	18	27	44

Сравнительно большие ряды показателей обилия и продуктивности фитопланктона, полученные в 1979-1980 гг., были подвергнуты простейшему статистическому анализу. Обработка данных проводилась на ЭВМ Минск-22. На основании критерия λ Колмогорова-Смирнова [9] было установлено, что распределение исследованных величин близко к нормальному.

Вероятные пределы колебаний генеральной средней ($\pm \Delta$) определялись по формуле $\Delta = t \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, где t - критерий Стьюдента

для 0.05 уровня значимости, σ - выборочное среднее квадратическое отклонение, n - величина исследуемой выборки [9].

Результаты статистического анализа свидетельствуют, что средние за вегетационный период значения показателей обилия и продуктивности фитопланктона оцениваются с заметной величиной возможной ошибки даже при ежедневных определениях. Так, вероятные пределы колебаний средних за вегетацию величин чистой и валовой продукции при ежедневных определениях составляли по данным 1979 г. 8-10, а по данным 1980 г. 13-17% (табл. 9). Более устойчивы физические параметры водной среды. Так, величина $\pm \Delta$

Т а б л и ц а 10

Число определений и минимальный интервал между ними при разной величине Δ

Показатели	$\Delta \pm 10\%$		$\Delta \pm 20\%$	
	Число определений	Интервал, сут	Число определений	Интервал, сут
1979 г.				
Деструкция	101	1.4	25	6
Чистая продукция	133	1.1	33	4
Валовая продукция	85	1.7	21	7
Биомасса	190	0.8	47	3
Ф/Б-коэффициент	85	1.7	21	7
1980 г.				
Деструкция	200	0.7	50	3
Чистая продукция	373	0.4	93	1
Валовая продукция	239	0.6	60	2

температуры и прозрачности по данным 1979 г. равнялась 3%, а 1980 г. - 4 и 7% соответственно. Возрастание изменчивости температуры и прозрачности воды в 1980 г. было обусловлено неустойчивостью погодных условий, что в свою очередь оказалось причиной более значительных колебаний биологических показателей по сравнению с 1979 г.

С уменьшением частоты отбора проб точность определения средних значений биомассы и фотосинтетической активности фитопланктона, естественно, понижается. Так, при еженедельном отборе проб $\pm \Delta$ составляла по данным 1979 г. 20-30%, а по данным 1980 г. 35-45% средних величин. Более значительна ошибка средних величин при двухнедельном интервале между наблюдениями, а при ежемесячных определениях среднесезонные значения показателей обилия и продуктивности фитопланктона прибрежной зоны оцениваются с еще меньшей точностью (табл. 9).

Полученные данные, видимо, можно использовать при планировании необходимой частоты отбора проб в литорали Рыбинского водохранилища (табл. 10).

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что фитопланктон исследованных участков прибрежной зоны характеризуется высокой видовой насыщенностью альгоценозов, полидоминантностью сообщества, высокой удельной продуктивностью. Несмотря на постоянное присутствие бентосных форм, их значение в формировании прибрежного фитопланктона невелико, за исключением участков, занятых густыми зарослями высшей водной растительности. Отличительной особенностью прибрежного фитопланктона по сравнению

с пелагическим является постоянное присутствие значительного количества жгутиковых форм.

За годы существования водохранилища в прибрежном фитопланктоне произошли значительные изменения комплекса доминирующих видов, однако показатели обилия, продуктивности и скорости трансформации сообщества во времени остались на уровне, характерном для 50-х гг., что свидетельствует об относительной стабильности прибрежных планктонных альгоценозов в последние десятилетия.

Изучение динамики биомассы и фотосинтетической активности прибрежного фитопланктона с помощью наблюдений, проводимых с малым интервалом дискретности, свидетельствует о сильной изменчивости этих показателей, а также о необходимости сравнительно частого отбора проб для получения реального представления о сезонной периодичности развития планктонного сообщества и достоверной оценки среднесезонных значений показателей его обилия и продуктивности.

Л и т е р а т у р а

1. Башкатова Е.Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971-1972 гг. - В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 84-105.
2. Гильров А.М. Теория информации в экологии. - Успехи соврем. биол., 1967, т. 64, вып. 1/4, с. 107-115.
3. Гусева К.А. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. - Тр. биол. ст. „Борок“, 1958, вып. 3, с. 42-124.
4. Девяткин В.Г. Фитопланктон в нижнем плесе Иваньковского водохранилища зимой. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1975, с. 67-75.
5. Девяткин В.Н., Митропольская И.В. Фитопланктон и его фотосинтетическая активность в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища. - В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 27-42.
6. Константинов А.С. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе. - Успехи соврем. биол., 1969, т. 67, вып. 1, с. 99-108.
7. Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73-87.
8. Марголина Г.Л. Микробиологическая характеристика прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. - В кн.: Гидрохимическая деятельность микроорганизмов в водоемах и месторождениях полезных ископаемых. М., 1973, с. 76-77.
9. Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 362 с.

10. П р и м а ч е н к о А.Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. - Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 1 (4), с. 82-101.
11. П ы р и н а И.Л. Первичная продукция фитопланктона. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 91-110.
12. П ы р и н а И.Л., Б а ш к а т о в а Е.Л., С и г а р е - в а Л.Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971-1972 гг. - В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 106-132.
13. Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л., 1974. 194 с.
14. С о р о к и н Ю.И. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1969, № 3, с. 7-10.
15. С о р о к и н Ю.И. Сравнительная оценка продуктивности мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 5-22.
16. С т а р и к о в а Д.М., С о р о к и н Ю.И. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1971, № 11, с. 8-14.

ПРОДУКЦИЯ ВЫСШЕЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Высшая растительность – один из важных компонентов водных биогеоценозов. Заросшие мелководья служат нерестилищами фитофильных рыб, местом гнездований водоплавающих птиц, кормовой базой и местообитанием некоторых пушных млекопитающих.

Прибрежно-водная и водная растительность, поглощая и аккумулируя биогенные элементы, органические соединения и токсические вещества, может влиять на процессы формирования качества воды, снижая или повышая степень евтрофирования водоема в целом и его мелководной зоны в особенности.

В то же время гидрофильные растения служат резервом кормовых угодий, дополнительным источником дешевых полноценных кормов. В связи с этим оценка растительных ресурсов и урожайности кормовых макрофитов открывает большие возможности для развития животноводства в районах, непосредственно прилегающих к водоемам, что особенно важно для областей степной и полупустынной зоны.

Изучение продуктивности высшей растительности водохранилищ имеет особое значение, так как крупные искусственные водоемы, занимая большие территории, стали неотъемлемой частью ландшафта нашей страны. Если для большинства из них основным источником органических веществ служит фитопланктон, то в некоторых водоемах ведущую роль в создании первичной продукции играют фитоценозы макрофитов. Однако до сих пор еще очень мало конкретных данных о доле их участия в первичной продукции водохранилищ волжского каскада.

Целью настоящей работы явилось определение количественных показателей высшей растительности и ее роли в создании первичной продукции волжских водохранилищ.

В процессе исследований решались такие основные задачи, как определение фитомассы и вычисление годовой продукции сообществ макрофитов Ивановского, Угличского, Горьковского, Волгоградского водохранилищ; выяснение изменения фитомассы и годовой продукции растительного покрова в зависимости от возраста водоема на примере Ивановского и Угличского водохранилищ; выявление зависимости продукции водных фитоценозов от их ярусной структуры и доминантного состава; сравнение фитопродукции искусственных водоемов (водохранилищ Верхней Волги) с естественными водоемами (озерами Верхневолжья).

Продукцию высшей растительности Горьковского водохранилища определяли в 1970 г., Угличского – в 1971 г., Волгоградского – в 1972 г., Ивановского – в 1973 г. Исследование динамики фитомассы в течение сезона вегетации проводили в одном из заливов Ивановского плеса Ивановского водохранилища с мая по сентябрь 1973 г., зависимости фитомассы от ярусной структуры и доминантного состава фитоценозов – в заливах срединной части Угличского водохранилища в 1974 г. Количественные показатели растительности озер Верхневолжья определяли на 23 озерах бассейна рр. Мсты и Волчины (Калининская область) в 1977–1979 гг.

Изучение растительности водохранилищ проводилось путем экспедиционных маршрутных исследований и стационарных наблюдений. В работе мы придерживались методов, предложенных в руководстве для геоботанических исследований [4, 5] и руководстве по изучению озер и водохранилищ [1]. Названия растений приведены по „Флоре средней полосы европейской части СССР“ П.Ф. Маевского [3].

За годовую продукцию растительного покрова водохранилищ мы принимаем произведение двух составляющих: средней фитомассы в период максимального развития макрофитов и площади зарослей. Фитомассу растительных сообществ определяли в июле–августе в ассоциациях, занимавших различные биотопы. Растения срезали у поверхности грунта с 1 м² площади зарослей. Образцы брали в 10–15-кратной повторности. Всего отобрано и проанализировано более 1000 укосов. Учитывали массу, число экземпляров на 1 м², высоту растений. Полученные результаты были обработаны статистически. Результаты считали достоверными при вероятности 0.95.

Учет площадей растительных формаций выполнен путем глазомерного картирования, а на Ивановском водохранилище дополнительно методом аэрофотосъемки. Картирование растительности осуществлено на крупномасштабной топографической основе 1 : 10 000.

Особенности растительного покрова и степень зарастания водохранилищ

Зарастание искусственных водоемов определяется в первую очередь наличием мелководий. Участки глубиной 2 м, как правило, заселяются высшей растительностью. Более глубокому проникновению растений препятствует малая прозрачность воды волжских водохранилищ.

Ивановское водохранилище – водоем долинно–руслового типа, наиболее заросший в волжском каскаде, что объясняется прежде всего его мелководностью: 48% площади занимают мелководья с глубинами до 2 м.

Общая площадь растительного покрова равна 7630 га, что составляет 23% площади акватории, т.е. зарастает около половины мелководной территории водохранилища. На водоеме широко распространены заросли хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin.), рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.), рдеста пронзен-

нолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.), рдеста блестящего (*P. lucens* L.), телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides* L.).

Характерная особенность растительного покрова Ивановского водохранилища – образование сплавины. Это – один из признаков заболачивания водоемов. Сплавины занимают огромные территории – 1730 га, или почти 1/4 всех зарослей водохранилища. Особенно интенсивно зарастают отдельные участки Ивановского и Шошинского плесов. Последнее объясняется наличием условий, благоприятных для сплавинообразования. Массовое распространение ассоциаций с господством хвоща приречного (1600 га) и телореза алоэвидного (710 га) также в определенной степени способствует заболачиванию водоема.

Угличское водохранилище зарастает значительно меньше Ивановского. Мелководья занимают 36%, водоем руслового типа. Площадь растительности равна 1230 га, или 5% площади водоема. На водохранилище господствуют те же виды, что и на Ивановском, но процесс сплавинообразования еще не развился в такой степени, как на первом. Однако увеличение площадей сплавинной растительности, телорезовых и хвощовых зарослей в последние годы свидетельствует об интенсивном заболачивании изолированных участков.

Горьковское водохранилище мелководно на 23%, водоем долинно-руслового типа. Гидрофильная растительность занимает 1.4% акватории водоема, или 2220 га. На большом протяжении берега водохранилища круты и обрывисты, почти лишены зарослей. Растительность сосредоточена главным образом в костромском расширении, где распространены ассоциации *Phragmites communis*, *Equisetum fluviatile*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*.

Волгоградское водохранилище имеет наименьший процент площади мелководий – 18, степень зарастания его гидрофильной растительностью 0.9%, или 3250 га. Для растительного покрова характерно подавляющее преобладание воздушно-водной растительности, среди которой доминирующими являются рогозовые заросли – *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L. (рогоз широколистный), *T. laxmannii* L. (рогоз Лаксмана).

Верхневолжские озера зарастают преимущественно на 5–13%. Для большинства из них свойственны исключительно простые по строению и составу фитоценозы с доминированием группировок воздушно-водных растений.

Фитомасса растительных формаций волжских водохранилищ

Максимальную фитомассу в воздушно-сухой и абсолютно-сухой массе на всех обследованных водохранилищах создают формации воздушно-водной растительности, среди которых наиболее высокими показателями отличаются фитоценозы тростника – 770–1367 г/м² (абсолютно-сухая масса), рогоза узколистного – 662–1873 г/м², хвоща приречного – 551–1034 г/м², манника большого – (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) – 644–774 г/м². Кроме перечисленных высокопродуктивны сообщества рогоза Лаксмана на

Волгоградском водохранилище – 1034 г/м² и рогозовые сплавины на Ивановском – 960 г/м².

Для погруженной растительности и полупогруженной свойственны невысокие показатели. Последнее связано с особенностью жизни под водой и на поверхности воды. Так, фитоценозы рдеста пронзеннолистного создают 52–259 г/м², рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.) – 80–167 г/м², рдеста блестящего на верхневолжских водохранилищах – 128–336 г/м², на Волгоградском выше – 543 г/м², урути колосистой (*Myriophyllum spicatum* L.) – 126–228 г/м². Исключение составляют заросли телореза, фитомасса которого 474–1021 г/м².

Статистическая обработка позволила оценить точность определения количественных показателей растительности с 1 м² площади. Фитомасса сообществ воздушно-водной растительности Ивановского водохранилища определена с точностью 6–12% (исключением являются фитоценозы *Glyceria maxima* – 20%), Угличского – с точностью 8–13, Волгоградского – 10–18%. Биомасса сообществ погруженных растений определена с меньшей точностью, что связано в первую очередь с несовершенством методики. На Ивановском водохранилище точность определения указанной экологической группы равна 9–20%, на Угличском – 8–12, на Волгоградском – 7–21%.

Максимальные и минимальные значения фитомассы растительных сообществ верхневолжских водохранилищ различаются в 2–3 раза, Волгоградского – в 5–7 раз. Меньший разброс показателей на Ивановском и Угличском водохранилищах указывает на то, что на старых водоемах, где процесс формирования растительности протекал длительный период, растительный покров по продуктивности в целом однороднее, нежели на более молодом Волгоградском.

Величины фитомассы одних и тех же зарослей 4 волжских водохранилищ в большинстве случаев близки. Однако наблюдается различие структурных особенностей фитоценозов: на Волгоградском водохранилище в наиболее распространенных тростниковых, рогозовых и камышовых зарослях плотность травостоя меньше, чем на верхневолжских водохранилищах, но масса, диаметр стебля и высота побегов больше.

Направленное изменение фитомассы в зависимости от широтного расположения водоемов проявляется лишь в двух формациях: *Potamogeton lucens* и *Typha angustifolia*. При этом с севера на юг в первой наблюдается увеличение биомассы, во второй – уменьшение.

Сравнение фитомассы искусственных водоемов – водохранилищ Верхней Волги с естественными водоемами – озерами показывает, что в большинстве случаев растительные группировки водохранилищ характеризуются более высокими показателями. Тот факт, что производительность зарослей некоторых озер Верхневолжья ниже, объясняется прежде всего меньшим притоком биогенных элементов с водосборной площади, меньшей проточностью и слабым перемешиванием водных масс озер.

Для выяснения изменений биомассы растительных сообществ в зависимости от возраста водоема проанализированы материалы по фитомассе Ивановского водохранилища 1960 и 1973 гг. Согласно данным статистической обработки, фитомасса сообществ *Equisetum fluviatile* увеличилась на 70%, *Phragmites communis* — на 95%, *Typha angustifolia* — на 109%. Заметное увеличение фитомассы тростниковых, рогозовых, хвощовых ассоциаций имеет большое значение, так как именно они занимают огромные территории и составляют весомую долю в продукции макрофитов Ивановского водохранилища.

Коэффициент вариации фитомассы формаций *Typha angustifolia*, *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*, *Potamogeton lucens* уменьшился особенно значительно у рогоза узколистного — с 56 до 16%, тростника обыкновенного — с 53 до 25%, камыша озерного — с 35 до 8%. Заросли этих видов в 1973 г. на разных участках водохранилища были примерно одинаковы по плотности, высоте и жизнеспособности. Коэффициент вариации прогрессирующих в последние годы сообществ *Equisetum fluviatile*, *Stratiotes aloides* увеличился: фитоценозов хвоща — с 38 до 54%, телореза — с 15 до 34%. Сообщества этих видов быстро заселяют новые площади, занимая свободные пространства и вытесняя другие виды. В результате в настоящее время на водохранилище имеются различные по возрасту, степени сформированности и продуктивности фитоценозы.

Кроме исследований биомассы в сравнительном аспекте были проведены наблюдения количественных показателей в зависимости от структуры и состава ассоциаций. Для этого в формации *Scirpus lacustris* выделены и обследованы ассоциации *Scirpus lacustris*, *Scirpus lacustris* + *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*—*Ceratophyllum demersum*. В формации *Equisetum fluviatile* обследованы ассоциации *Equisetum fluviatile*, *Equisetum fluviatile* + *Phragmites communis*, *Equisetum fluviatile*—*Spirodela polyrrhiza*—*Stratiotes aloides*, *Equisetum fluviatile*—*Nuphar lutea* + *Spirodela polyrrhiza*—*Ceratophyllum demersum*.

В односоставных фитоценозах камыша озерного и хвоща преречного отмечены самые высокие значения фитомассы. Превышение продукции монодоминантных сообществ *Scirpus lacustris* и *Equisetum fluviatile* по сравнению с полидоминантными составляет от 13 до 91%. Жесткие условия водной среды обуславливают развитие и процветание одного вида, более приспособленного к определенному экологу, который вытесняет другие виды и достигает здесь самой высокой продуктивности.

Чистая годовая продукция надводной части растительности Ивановского водохранилища равна 310 тыс. т в сырой массе, 67 тыс. т в воздушно-сухой, 60 тыс. т в абсолютно сухой и 54 тыс. т в органическом веществе.

Свыше 60% органического вещества создают фитоценозы группы формаций воздушно-водных растений, которые занимают значительные площади и отличаются высокой фитомассой. Наибольшее количество органического вещества продуцируют ассоциации *Equisetum fluviatile*, *Phragmites communis*, *Typha angustifolia* и *T. latifolia* (табл. 1).

Весьма значительную роль в продукционных процессах мелководий Ивановского водохранилища играет растительность сплавины, за счет которой создается более 30% всей годовой продукции макрофитов. Распределение фитопродукции в пределах водохранилища неравномерно (табл. 2). Наиболее продуктивен Шошинский плес. Годовая продукция фитоценозов макрофитов Ивановского плеса втрое меньше Шошинского, и наименьшее количество органического вещества создается в Волжском плесе.

По истечении 15 лет годовая продукция растительного покрова Ивановского водохранилища возросла вдвое. В 1957 г. она составляла менее 25 тыс. т органического вещества, в 1973 г. — более 54 тыс. т. Если при первом обследовании половину годовой продукции создавали сообщества *Glyceria maxima* и *Carex acuta* L. (осоки острой), то в 1973 г. — фитоценозы, обуславливающие заболачивание: *Equisetum fluviatile*, *Stratiotes aloides* и сплавины. Через 15 лет продукция хвощовых зарослей возросла в 5 раз, телорезовых — в 8 раз.

Сопоставление продукции высшей растительности и фитопланктона, по данным И.Л. Пыриной [2], показывает, что продукция макрофитов составляет 22% от общей первичной продукции водохранилища, а в Шошинском плесе — 33% от общей первичной продукции плеса. Следовательно, в общем балансе органического вещества всего водоема, и особенно отдельных участков, высшей растительности принадлежит немаловажная роль.

Чистая годовая продукция растительности Угличского водохранилища равна 61 тыс. т в сырой массе, 8 тыс. т воздушно-сухой, 7 тыс. т в абсолютно сухой и 6 тыс. т в органическом веществе. Основу фитопродукции создают сообщества группы формаций воздушно-водных растений — 69%, — среди которых наибольшей продуктивностью отличаются заросли *Glyceria maxima* и *Phragmites communis*. Из группы свободноплавающих растений высокую продукцию создают ассоциации *Stratiotes aloides*; растительность сплавины продуцирует 14% органического вещества (табл. 3).

Сравнение данных 1958 и 1971 г. показывает, что при уменьшении общей площади зарастания продукция гидрофильной растительности возросла почти вдвое. Увеличение произошло вследствие замены низкопродуктивных сообществ фитоценозами более продуктив-

Т а б л и ц а 1

Годовая продукция высшей растительности
Иваньковского водохранилища, 1973 г.

Формации	Органическое вещество	
	т	%
<u>Воздушно-водные</u>		
Carex acuta	950	1.8
Glyceria maxima	1090	2.0
Phragmites communis	6120	11.3
Equisetum fluviatile	14210	26.2
Typha angustifolia, T. latifolia	4970	9.2
Scirpus lacustris	150	0.3
Прочие	6170	11.3
И т о г о:	33660	62.1
<u>С плавающими листьями</u>		
Polygonum amphibium	170	0.3
Nymphaea candida	560	1.0
Прочие	60	2.0
И т о г о:	790	1.5
<u>Погруженные</u>		
Potamogeton sp.	350	0.6
Прочие	50	0.1
И т о г о:	400	0.7
<u>Свободноплавающие</u>		
Stratiotes aloides	2710	5.0
Ceratophyllum demersum	50	0.1
И т о г о:	2760	5.1
Сплавнины	16430	30.4
Прочие	90	0.2
В с е г о:	54130	100.0

Т а б л и ц а 2

Продукция высшей растительности
Иваньковского водохранилища, 1973 г. (органическое вещество)

Плес	Продукция		
	на единицу площади, г/м ²	зарослей, г/м ²	общая, т (%)
Шошинский	327	803	34600(64)
Иваньковский	88	616	12500(23)
Волжский	94	537	7000(13)
Иваньковское водо- охранилище	165	708	54100(100)

ными. Заметно (в 3.6 раза) возросла фитопродукция сообществ, способствующих заболачиванию водоема, – телорезовых, хвощовых зарослей и сплавин. Количество органического вещества, продуцируемого фитоценозами макрофитов Углицкого водохранилища, составляет 27 г/м² площади водоема, – величина, позволяющая говорить о заметной роли высшей растительности в создании первичной продукции водоема. Чистая годовая продукция растительности Горьковского водохранилища равна 71 тыс. т в сырой массе, 12 тыс. т в воздушно-сухой, 11 тыс. т в абсолютно сухой, 10 тыс. т в органическом веществе.

Как и на предыдущих водохранилищах, большую часть продукции – 68% – создают сообщества гидрофитов и 32% – фитоценозы гидрофитов. Сплавинная растительность занимает незначительные площади и не играет заметной роли в создании органического вещества мелководий. Доминирующие продуценты – тростниковые, хвощовые и телорезовые заросли (табл. 4). Распределение продукции высшей растительности в пределах водохранилища крайне неравномерно (табл. 5).

Самым продуктивным является Костромской плес. Количество органического вещества, создаваемого фитоценозами макрофитов на 1 м² площади водоема, всего лишь 6 г/м², т.е. роль растительности в продукционных процессах всего водоема невелика, но на отдельных участках, в частности в костромском расширении, не учитывать последнюю нельзя.

Чистая годовая продукция растительности Волгоградского водохранилища равна 104 тыс. т в сырой массе, 23 тыс. т в воздушно-сухой, 22 тыс. т в абсолютно сухой и 20 тыс. т в органическом веществе. Более 90% органического вещества продуцируют сообщества воздушно-водной растительности. Значение остальных групп формаций невелико. Доминирующую роль в продукционных процессах литоральной зоны водохранилища играют рогозовые заросли (*Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. Laxmannii*), которые

Т а б л и ц а 3

Годовая продукция высшей растительности
Угличского водохранилища, 1971 г.

Формации	Органическое вещество	
	т	%
<u>Воздушно-водные</u>		
Carex acuta	260	3.9
Glyceria maxima	1730	25.8
Phragmites communis	1550	23.1
Equisetum fluviatile	640	9.5
Typha angustifolia	40	0.6
Scirpus lacustris	370	5.5
Прочие	50	0.8
И т о г о :	4640	69.2
<u>С плавающими листьями</u>		
Polygonum amphibium	1	0.0
Nymphaea candida	3	0.0
Nuphar lutea	22	0.3
Potamogeton natans	4	0.1
И т о г о :	30	0.4
<u>Погруженные</u>		
Potamogeton perfoliatus	70	1.0
P. pectinatus	70	1.0
P. lucens	10	0.2
Myriophyllum spicatum	60	0.9
И т о г о :	210	3.1
<u>Свободноплавающие</u>		
Stratiotes aloides	900	13.5
Сплавнины	930	13.8
В с е г о :	6710	100.0

создают более половины (59%) всего органического вещества (табл. 6).

Самые большие показатели фитопродукции свойственны Верхнему плесу. Количество органического вещества, рассчитанное на 1 м² площади водоема, такое же, как и на Горьковском, - 6 г/м², т.е. высшая растительность не играет существенной роли в создании

Т а б л и ц а 4

Годовая продукция высшей растительности
Горьковского водохранилища, 1970 г.

Формации	Органическое вещество	
	т	%
<u>Воздушно-водные</u>		
Carex acuta	600	6.0
C. rostrata	330	3.3
Glyceria maxima	990	9.9
Phragmites communis	1630	16.3
Equisetum fluviatile	1630	16.3
Typha latifolia	180	1.7
Scirpus lacustris	900	9.0
Прочие	580	5.8
И т о г о:	6840	68.3
<u>С плавающими листьями</u>		
Polygonum amphibium	100	1.0
Nymphaea candida	20	0.2
Potamogeton natans	40	0.4
И т о г о:	160	1.6
<u>Погруженные</u>		
Potamogeton perfoliatus	520	5.2
P. pectinatus	430	4.4
P. lucens	40	0.4
И т о г о:	990	10.0
<u>Свободноплавающие</u>		
Ceratophyllum demersum	600	5.9
Stratiotes aloides	1330	13.3
И т о г о:	1930	19.2
Сплавины	90	0.9
В с е г о:	10010	100.0

Т а б л и ц а 5

Продукция высшей растительности Горьковского водохранилища, 1970 г. (органическое вещество)

Плес	Продукция		
	на единицу площади, г/м ²	зарослей, г/м ²	общая, т (%)
Костромской	24	541	6300(63)
Речной	8	334	2700(27)
Озерный	1	399	1000(10)
Горьковское водохранилище	6	450	10000(1000)

первичной продукции всего водохранилища, ее влияние может проявиться на отдельных участках Верхнего плеса (табл. 7).

Полученные данные по четырем волжским водохранилищам показывают, что наибольшее количество органического вещества продуцируют фитоценозы макрофитов Ивановского водохранилища, затем Волгоградского, Горьковского и наименьшее - Угличского. Самый высокий количественный показатель, рассчитанный на 1 м² акватории, 1 м² мелководий и 1 л объема, имеет Ивановское водохранилище, ниже эти показатели для Угличского и приблизительно равны для Горьковского и Волгоградского (табл. 8).

Распределение продукции органического вещества на 1 м² зарослей несколько иное: наибольшей урожайностью отличаются заросли Ивановского и Волгоградского водохранилища, наименьшей - заросли Горьковского водохранилища.

Приведенный фактический материал позволяет заключить, что растительные ресурсы волжских водохранилищ значительны. Производительность зарослей обследованных водоемов - 57-90 ц/га (воздушно-сухая масса), что примерно в 5-7 раз превышает урожайность естественных лугов Центрально-Черноземного района. С учетом этого фитоценозы прибрежно-водных растений могут быть использованы как один из дополнительных источников получения кормов для животноводства, особенно в зоне степей и полупустынь, где расположено Волгоградское водохранилище.

Чрезмерное зарастание мелководий приводит к заболачиванию и, следовательно, к ухудшению качества воды водохранилищ. Так, в настоящее время стоит проблема борьбы с зарастанием мелководий Ивановского водохранилища. В будущем возможна подобная ситуация и на Волгоградском водохранилище выше г. Саратова, участок которого представляет сплошной лабиринт зарастающих проток и островов.

Т а б л и ц а 6

Годовая продукция высшей растительности
Волгоградского водохранилища, 1972 г.

Формации	Органическое ве- щество	
	т	%
<u>Воздушно-водные</u>		
<i>Carex acuta</i>	320	1.5
<i>Phragmites communis</i>	5220	25.6
<i>Typha angustifolia</i>	7950	39.0
<i>T. latifolia</i>	2470	12.1
<i>T. Laxmannii</i>	1740	8.5
<i>Phalaroides arundinacea</i>	270	1.3
<i>Scirpus Tabernaemontanii</i>	120	0.6
Прочие	330	1.6
И т о г о:	18420	90.4
<u>Погруженные</u>		
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	140	0.6
<i>P. lucens</i>	370	1.9
<i>P. crispus</i>	20	0.1
<i>Myriophyllum spicatum</i>	150	0.7
И т о г о:	680	3.3
<u>Свободноплавающие</u>		
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1280	6.3
В с е г о:	20380	100

С завершением исследований по водохранилищам Верхней Волги возникла необходимость сравнения продукционных показателей высшей растительности искусственных водоемов с естественными — озерами Верхневолжья.

Годовая продукция растительных группировок озер составляет 4–84 г/м² органического вещества. Большая часть озер по количеству продуцируемого органического вещества на 1 м² площади акватории близка или несколько превышает тот же показатель для Угличского водохранилища или костромского расширения Горьковского водохранилища, но ниже более евтрофированного Ивановского. Однако, несмотря на то что сообщества макрофитов на озерах создают приблизительно такую же продукцию на единицу площади, как и на водохранилищах, роль их в продукционных процессах несколько иная. Если на водохранилищах влияние растительности

Т а б л и ц а 7

Продукция высшей растительности Волгоградского водохранилища, 1972 г. (органическое вещество)

Плес	Продукция		
	на единицу площади, г/м ²	зарослей, г/м ²	общее количество, т (%)
Верхний	14	540	9500(47)
Средний	6	719	9300(46)
Нижний	1	787	1500(7)
Волгоградское водохранилище	6	626	20300(100)

Т а б л и ц а 8

Годовая продукция растительности волжских водохранилищ

Водохранилище	Органическое вещество				
	т	на 1 м ² акватории, г	на 1 л воды, мг	на 1 м ² мелководий, г	на 1 м ² зарослей, г
Иваньковское	54100	165	48	347	708
Угличское	6700	27	5	75	546
Горьковское	10000	6	1	27	450
Волгоградское	20300	6	1	36	626

сказывается прежде всего в мелководной зоне и зоне зарослей, то в озерах фитоценозы гидрофильных растений часто становятся основными продуцентами органического вещества.

Таким образом, годовая продукция растительного покрова Иваньковского водохранилища равна 54 тыс. т органического вещества (165 г/м² площади водоема), Угличского - 6 тыс. т (27 г/м²), Горьковского - 10 тыс. т (6 г/м²), Волгоградского - 20 тыс. т (6 г/м²).

Роль высшей растительности в создании первичной продукции в небольших мелководных водохранилищах Верхней Волги - Иваньковском и Угличском - существенна для водоемов в целом. На водохранилищах-гигантах - Горьковском и Волгоградском - влияние макрофитов проявляется лишь на локальных участках (на Горьковском - костромское расширение, на Волгоградском - верхний участок).

Основу годовой продукции (60–90%) создают фитоценозы группы воздушно-водных растений, образующие высокую фитомассу и занимающие большие площади. На Ивановском, Угличском, Горьковском водохранилищах основные продуценты органического вещества – сообщества с господством *Equisetum fluviatile*, *Phragmites communis*, *Glyceria maxima*, на Волгоградском – *Phragmites communis*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. laxmannii*.

На Ивановском и Угличском водохранилищах, подверженных заболачиванию, немалую долю в общей фитопродукции составляет растительность сплавин: на Ивановском – 30%, на Угличском – 14%.

По истечении полутора десятков лет растительные ресурсы Ивановского и Угличского водохранилищ увеличились вдвое. Увеличение фитопродукции произошло главным образом в результате замены низкопродуктивных фитоценозов первых лет существования водохранилищ высокопродуктивными прогрессирующими сообществами *Equisetum fluviatile*, *Stratiotes aloides*, *Typha angustifolia* и сплавин за счет возросшей фитомассы тростниковых, хвощовых и рогозовых зарослей.

Естественные водоемы Верхневолжья (озера Калининской области) по уровню продуцируемого органического вещества с 1 м² площади акватории близки к Угличскому водохранилищу и костремскому расширению Горьковского водохранилища, но значительно ниже более евтрофированного Ивановского.

Производительность зарослей водных и прибрежно-водных фитоценозов зависит от их структуры и состава. Чем сложнее водный фитоценоз по ярусному строению, видовому и доминантному составу, тем он менее продуктивен. Превышение продукции монодоминантных ценозов *Scirpus lacustris* и *Equisetum fluviatile* по сравнению с полидоминантными составляет 13–91%.

Заросшие мелководья водохранилищ могут служить дополнительной базой кормопроизводства. Наибольший практический интерес представляют заросли манниковые, тростниковые, телорезовые и риса широколистного, отличающиеся большой урожайностью (от 53 до 143 ц/га) и высокими кормовыми достоинствами.

Л и т е р а т у р а

1. Жадин В.И. Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1950, т. 3. 910 с.
2. Ивановское водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.
3. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1964. 911 с.
4. Полевая геоботаника. Л., 1972, т. 4. 336 с.
5. Полевая геоботаника. Л., 1976, т. 5. 320 с.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ЗООПЛАНКТОНА
И ЕГО ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС В КУЙБЫШЕВСКОМ
И САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

В мае-октябре 1974-1978 гг. в нижнем бьефе Куйбышевского гидроузла (верховье Саратовского водохранилища) и в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища исследовался состав и динамика численности природных популяций зоопланктона. Планктон отлавливался сетью Джудая (диаметр 19,5 см, газ № 64) тотально от дна до поверхности и 10-литровым планктобатором Дьяченко фракционно с горизонтов 0, 2, 5, 10 и далее до дна через каждые 5 м. Количественная обработка проб проводилась по общепринятой методике. Одновременно изучался рост и размножение 26 наиболее массовых видов, в числе которых 9 коловраток (*Asplanchna priodonta*, *A. girodi*, *A. sieboldi*, *Euchlanis dilatata*, *Brachionus calyciflorus*, *B. diversicornis*, *B. angularis*, *Keratella cochlearis*, *K. valga*), 7 клодоцер (*Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *D. cristata*, *Bosmina longirostris*, *B. longispina*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus*), 4 циклопиды (*Cyclops vicinus*, *C. kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops vernalis*), 4 каланиды (*Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Heterocope caspia*, *Eurytemora velox*).

Подопытные организмы содержались в специальных садках, подвешенных на глубину 1 м на расстоянии 20-30 м от берега. Просмотр животных производился ежедневно или через день. У рачков регистрировалась скорость роста на различных возрастных стадиях, у коловраток - продолжительность развития яиц, время генерации. У всех организмов определялась плодовитость, частота пометов, продолжительность жизни.

Для получения весовой характеристики отдельных видов и систематических групп по методу С.Н. Уломского [16] производилось взвешивание живых рачков всех размерных групп с интервалом 0,1 мм. Математическая обработка полученных данных позволила составить уравнения зависимости массы тела от длины:¹ для *D. longispina* $W=0.116 L^{2.48}$, *D. cucullata* $W=0.086 L^{1.24}$, *Leptodora kindtii* $W=0.026 L^{2.54}$, *Bythotrephes longimanus* $W=0.136 L^{2.86}$, циклопид (*C. kolensis*

¹ Математическая обработка выполнена на ЭВМ в ИБВВ АН СССР.

sis, *C. vicinus*, *M. leuckarti*) $W = 0.053 L^{2.02}$, каланид (*E. gracilis* и *E. graciloides*) $W = 0.036 L^{2.7}$, где W - масса, мг, L - длина, мм.

Масса босмин и *Ch. sphaericus* рассчитана по уравнениям [9, 18] с использованием данных по длине тела этих рачков в районах наблюдений. Масса яиц и науплиусов определена по формулам объема шара или эллипса.

Дыхание зоопланктона определяли по формулам, предложенным Л.М. Сушеной [13] для ракообразных, А.Г. Крыловой [10] для коловраток, Т.В. Хлебович [17] для простейших. При переводе показателей дыхания, выраженных в кислородных единицах, в калории принимался оксикалорийный коэффициент, равный 3.15 кал/мг O_2 .

Продукцию видовых популяций клadoцер и копепоид определяли по массовому приросту с использованием данных по росту и размножению массовых видов [14, 15], коловраток - по методу Г.А. Галковской [3]. Расчет продукции планктонных простейших производили путем умножения их биомассы (условно принята равной 0.1 всего зоопланктона) на Р/В-коэффициент, найденный для коловраток этого района.¹ Калорийность зоопланктона (без *Asplanchna*) принята равной 0.6 ккал, *Asplanchna* - 0.3 ккал на 1 г сырой массы [1]. Рационы зоопланктона рассчитаны по уравнению балансового равенства [2]. Данные по дыханию, продукции и рационам весьма ориентировочны, поскольку в соответствующих расчетах есть некоторые условности и допущения.

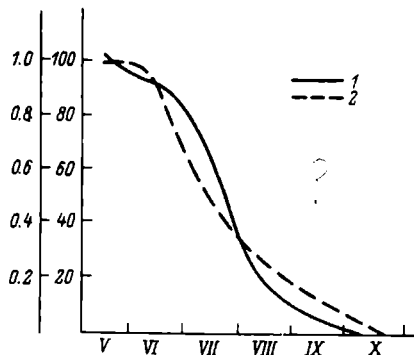
В настоящем сообщении приводятся данные по продукции, дыханию и рациону зоопланктона для 1975-1976 гг., значительно отличающихся гидрометеорологических условиями. В 1975 г. отмечена исключительно малая водность, интенсивный прогрев воды и продолжительный вегетационный период. 1976 г. характеризовался значительно большим притоком воды, медленным прогревом, меньшей суммой тепла и коротким периодом вегетации.

Состав зоопланктона в районах наблюдений довольно разнообразен. Отмечен 71 вид, из этого числа 56 - постоянные компоненты планктона, 15 встречаются спорадически. Значительную роль в продуцировании органического вещества играет небольшая группа организмов. Наиболее многочисленны циклопы (главным образом *C. vicinus*, *C. kolensis*, *M. leuckarti*, *A. vernalis*), составляющие за период вегетации от 53 до 74% численности и от 50 до 76% биомассы зоопланктона. Второе место по биомассе занимают клadoцеры (*D. longispina*, *D. cucullata*, *B. longirostris*, *Ch. sphaericus*), хотя по численности они уступают коловраткам, среди которых преобладают *A. priodonta*, *K. quadrata*, *B. calyciflorus*, *E. dilatata*. Значение отдельных систематических групп меняется по сезонам (табл. 1). В мае-июне доминируют

¹ Полученная величина для простейших очень приближительна, так как специальных исследований Protozoa нами не проводилось.

Сезонные изменения численности (1) и биомассы (2) зоопланктона (среднее за 1974-1978 гг.).

По оси ординат: слева направо - биомасса, г/м³, численность, тыс. экз./м³; по оси абсцисс - месяцы.



циклопы, в июле-августе повышается значение клadoпер и каланид, в сентябре по численности преобладают коловратки.

В течение весеннего сезона максимум обусловлен массовым размножением циклопов, главным образом *C. kolensis* и *C. vicinus* (см. рисунок). В зависимости от сроков наступления биологической весны и степени прогрева вод пики численности и биомассы могут смещаться во времени. В динамике численности и биомассы основных систематических групп также четко выражена одновершинность. Исключение составляют коловратки, у которых отмечено 2, в отдельные годы - 3 пика с максимумом в мае за счет развития *A. priodonta*, *K. quadrata* и *Synchaeta*. Значительное количество зоопланктона наблюдается с мая по июль, для остального периода характерны низкие величины его численности и биомассы.

Т а б л и ц а 1

Соотношение численности и биомассы систематических групп зоопланктона по сезонам (среднее за 1974-1978 гг.),%

Группа	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Rotatoria	<u>24.5</u>	<u>20.9</u>	<u>26.9</u>	<u>10.3</u>	<u>47.9</u>
	16.8	7.7	4.1	2.3	25.7
Cladocera	<u>0.7</u>	<u>8.1</u>	<u>16.4</u>	<u>10.1</u>	<u>6.4</u>
	1.6	18.9	47.4	34.2	13.3
Cyclopoida	<u>74.1</u>	<u>69.7</u>	<u>48.5</u>	<u>55.3</u>	<u>26.7</u>
	79.9	70.1	36.6	29.1	23.2
Calanoida	<u>0.7</u>	<u>1.3</u>	<u>8.2</u>	<u>24.3</u>	<u>19.0</u>
	1.7	3.3	11.9	34.4	37.8

Примечание. Над чертой - численность, под чертой - биомасса. $\mu\text{г}/\text{м}^3$

Т а б л и ц а 2

Сезонные изменения биомассы (В) и продукции (Р)
мирного и хищного зоопланктона, ккал/м³

Трофический уровень	В/Р	У	У1	УII	УIII	1X	У-1X	Р/В У-1X
1975 г.								
Мирный	Р	2.5	5.0	1.6	1.3	0.3	10.7	28
Тот же	В	0.4	0.8	0.4	0.3	0.04	ср. 0.4	
Хищный	Р	1.4	1.1	0.4	0.3	0.01	3.2	24
Тот же	В	0.3	0.2	0.1	0.1	0.002	ср. 0.1	
1976 г.								
Мирный	Р	0.2	1.7	0.8	0.6	1.1	4.4	29
Тот же	В	0.05	0.3	0.2	0.1	0.1	ср. 0.2	
Хищный	Р	0.2	0.6	0.3	0.1	0.02	1.2	17
Тот же	В	0.1	0.07	0.07	0.03	0.01	ср. 0.07	

Средние за вегетационный сезон показатели численности и биомассы зоопланктона отличаются по годам в 4–5 раз, что обусловлено гидрологическими особенностями анализируемых лет. Максимальные показатели отмечены в аномально теплом и маловодном 1975 г. (84 тыс. экз./м³, 0.9 г/м³), минимальные – в холодном и многоводном 1974 г. (21 тыс. экз./м³, 0.2 г/м³).

В районе исследований зоопланктон был представлен двумя трофическими уровнями. К хищникам относятся циклопы старших возрастов, клadoцеры *L. kindtii* и *B. longimanus*, каланиды рода *Heterosore*, коловратки рода *Asplanchna* [4, 12].¹ Значение хищных и мирных зоопланктеров в общей массе планктона меняется по сезонам. В мае–июне в планктоне преобладают циклопы и коловратки (род *Asplanchna*), биомасса которых в 2–3 раза превышает биомассу мирных форм. В июне соотношение хищного и мирного зоопланктона несколько выравнивается, но в течение всего вегетационного периода хищники составляют значительную часть планктона. В верховье Саратовского водохранилища количество хищников относительно больше, чем в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища. С мая по сентябрь 1975 г. хищники составляли в нижнем бьефе 36%, в 1976 г. – 39%, в Приплотинном плесе соответственно 18 и 27% биомассы всего зоопланктона.

Из двух анализируемых лет наибольшая продукция зоопланктона была в 1975 г. (табл. 2). В среднем для двух районов в 1975 г.

¹ *Asplanchna* относится к полифагам, поэтому условно причисляли к хищникам половину ее численности.

Т а б л и ц а 3

Соотношение продукции отдельных видов
и групп зоопланктона, %

Группа, вид	Мирный		Хищный	
	1975 г.	1976 г.	1975 г.	1976 г.
Protozoa	21	21	-	-
Asplanchna priodonta	3	3	11	11
Brachionus calyciflorus	3	1	-	-
Остальные Rotatoria	4	18	-	-
Daphnia longispina	37	12	-	-
Bythotrephes+Leptodora	-	-	10	6
Остальные Cladocera	5	2	-	-
Cyclops vicinus	5	7	22	27
C. kolensis	2	5	16	20
Mesocyclops leuckarti	1	1	9	22
Acanthocyclops vernalis	3	1	21	10
Остальные Cyclopoida	12	15	7	2
Eudiaptomus gracilis	2	5	-	-
Остальные Calanoida	2	9	4	2

П р и м е ч а н и е. К мирному зоопланктону отнесена молодь циклопов.

она составила 13,9 ккал/м³, в 1976 г. - 5,6 ккал/м³, при этом на долю мирного зоопланктона приходилось 77-79%. Максимальная часть продукции создается в мае-июне в период массового размножения циклопов и коловраток. По показателям P/V коэффициентов можно считать, что более высокая скорость воспроизводства характерна для мирных форм.

О роли отдельных видов и групп в продуцировании органического вещества можно судить по данным, представленным в табл. 3.

Основу продукции мирного зоопланктона составляют *D. longispina*, простейшие, молодь циклопов и коловратки. В создании продукции хищного зоопланктона участвуют главным образом 4 вида циклопид старших возрастов (*C. vicinus*, *C. kolensis*, *M. leuckarti*, *A. vernalis*). Значение других компонентов планктона сравнительно невелико.

Отношение продукции хищного зоопланктона к продукции мирного составляла в 1975 г. 30%, в 1976 г. 32%, что характерно для водоемов с достаточно высоким притоком аллохтонного органического вещества [7].

Общая величина дыхания зоопланктона в среднем для двух районов составила в 1975 г. 31,4 ккал/м³, в 1976 г. 14,6 ккал/м³. Существенное различие этих величин обусловлено аномально высокой

Таблица 4

Дыхание зоопланктона, ккал/м³

Трофический уровень	У	УI	УII	УIII	1X	X	За сезон
1975 г.							
Мирный	8.1	7.6	5.4	4.1	0.6	0.05	26.0
Хищный	2.2	1.9	0.8	0.5	0.01	0.01	5.4
1976 г.							
Мирный	1.2	3.9	2.4	1.5	2.2	0.3	11.5
Хищный	1.4	1.0	0.7	0.3	0.04	0.01	3.5

за 5-летний период исследования биомассой зоопланктона в 1975 г. Основываясь на литературных данных по общей деструкции в Саратовском водохранилище [5, 6], можно предположить, что за период вегетации суммарная величина дыхания зоопланктона составляет в среднем от 7 до 15% общей деструкции при значительном диапазоне сезонных колебаний.

Максимальные величины дыхания отмечены в мае-июле, т.е. в период наиболее высокой биомассы, минимальные - в октябре (табл. 4).

Доминирующее положение в общей величине дыхания зоопланктона занимают мирные формы, хищники составляют от 17 до 23%. Доля отдельных видов в общей величине дыхания сравнительно невелика, наибольшее значение из них имеют *D. longispina* (8), *C. kolensis* (8), *C. vicinus* (5), *M. leuckarti* (5), *A. vernalis* (5), *E. gracilis* (5). Величины рационов, рассчитанные для двух трофических уровней зоопланктона, представлены в табл. 5.

Наиболее напряженные трофические связи создаются в начале вегетационного периода. В частности, в мае 1975 г. рацион хищников превышал продукцию мирного зоопланктона в 1.8 раза, а в 1976 г. - в 9.5 раз. Пищевые потребности хищников в этот период не могут быть удовлетворены количеством органического вещества, продуцируемого мирным зоопланктоном. Можно предположить, что недостаток корма восполняется хищниками путем каннибализма, потреблением фитопланктона, бактерий и детрита. Подобные предположения были высказаны для других водоемов [8, 11]. Напряженность трофических связей несколько ослабевает в летний период, когда снижается численность циклопов и *Asplanchna* и увеличивается количество мирных кладоцер, коловраток и каланид. Однако в течение вегетационного сезона, за исключением сентября, создаются малоблагоприятные для хищников условия, что объясняется преобладанием в исследуемых районах циклопов.

Т а б л и ц а 5

Рационы зоопланктона, ккал/м³

Трофический уровень	У	У1	УII	УIII	1X	За сезон
1975 г.						
Мирный	17.7	21.0	11.7	9.1	1.5	61.0
Хищный	4.5	3.8	1.5	1.1	0.02	10.9
1976 г.						
Мирный	2.3	9.3	5.3	3.6	5.5	26.0
Хищный	2.0	2.1	1.2	0.5	0.08	5.8

Т а б л и ц а 6

Энергетический баланс зоопланктона
за вегетационный сезон, ккал/м³

Трофический уровень	B	P	P/B	K ₁	K ₂	I/U	R	A	C
1975 г.									
Мирный	0.38	10.7	28	0.18	0.29	0.6	26.0	36.7	61
Хищный	0.13	3.2	24	0.29	0.37	0.8	5.5	8.7	11
1976 г.									
Мирный	0.15	4.4	29	0.18	0.30	0.6	10.3	14.7	25
Хищный	0.07	1.4	17	0.20	0.26	0.8	3.4	4.6	5.6

П р и м е ч а н и е. B - биомасса, P - продукция, K₁ - коэффициент использования потребленной пищи на прирост, K₂ - коэффициент использования ассимилированной пищи на прирост, I / U - усвояемость пищи, R - траты на дыхание, A - ассимилированная пища, C - рацион.

Отношение рациона хищников к продукции мирного зоопланктона в среднем за вегетационный сезон составляет 100-130%. На основании этих расчетов можно предположить, что внутри сообщества зоопланктона рассеивается практически вся энергия, создаваемая мирными формами.

Данные по продукции и рационам позволили рассчитать для сообщества в целом коэффициенты K_1 и K_2 , представляющие собой отношение продукции биоценоза в целом к количеству пищи, потребленной и ассимилированной мирным зоопланктоном. Для 1975 г. K_1 составил 5%, K_2 – 8%, для 1976 г. соответственно 1 и 1.5%. Низкие показатели K_1 и K_2 особенно в 1976 г. свидетельствуют о малой эффективности использования зоопланктоном потребленного и усвоенного корма на прирост.

По данным продукции и рационам рассчитана так называемая „реальная” продукция, т.е. количество пищи, которое может быть потреблено рыбами. С учетом средних глубин „реальная” продукция составила в 1975 г. 33.4 ккал/м², в 1976 г. 2.3 ккал/м². Можно предположить, что в 1975 г. условия для рыб-планктофагов были более благоприятными, чем в 1976 г.

Основные элементы энергетического баланса зоопланктона разнообразны (табл. 6), что обусловлено гидрологическими особенностями анализируемых лет. Поток энергии, проходящий через сообщество мирного зоопланктона, составляет от 25 до 61 ккал/м³, через сообщество хищников – от 6 до 11 ккал/м³.

Таким образом, выполненные исследования показали, что в теплые и маловодные годы, т.е. сходные по гидрологическим показателям с 1975 г., может создаваться высокая биомасса и продукция преимущественно мирного зоопланктона и соответственно повышается его роль в откорме рыб и в деструкционных процессах. В более холодные многоводные годы, сходные с 1976 г., продуктивность зоопланктона может снижаться.

Л и т е р а т у р а

1. Андронникова И.Н. Продукция зоопланктона. – В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л., 1976, с. 160–180.
2. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 251 с.
3. Галковская Г.А. Методы определения продукции планктонных коловраток. – Тр. Белорус. НИИ рыб. хоз-ва, 1972, т. 8, с. 98–104.
4. Гилляров А.М. Наблюдения над составом пищи коловраток рода *Asplanchna*. – Зоол. журн., 1977, т. 56, № 12, с. 1874–1876.
5. Дзюбан А.Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в воде Саратовского водохранилища в 1972 г. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1976, № 31, с. 13–16.
6. Дзюбан А.Н. Первичная продукция, деструкция органического вещества и численность бактерий в воде Саратовского водохранилища. – Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 1, с. 81–85.

7. И в а н о в а М.Б. Биолого-продукционные исследования зоопланктона в озерах и водохранилищах СССР (по итогам МБП). - Изв. АН СССР. Сер. биол. 1975, № 1, с. 104-113.
8. И в а н о в а М.Б., Г у т е л ь м а х е р Б.Л., К р ы л о в П.И. Поток энергии в зоопланктоне Тюпского залива. - В кн.: Гидробиологические исследования на р. Тюп и Тюпском заливе оз. Иссык-Куль. Л., 1977, с. 71-77.
9. К о н с т а н т и н о в а Н.С. О темпе роста ветвистоусых рачков и определение их продукции. - Вопр. ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 2(19), с. 363-367.
10. К р ы л о в а А.Г. О газообмене коловраток. - Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 1, с. 109-114.
11. К у д р и н с к а я О.И., В о р о н ч у к Л.В. Превращение вещества и энергии хищным зоопланктоном в различных биотопах Кременчугского водохранилища. - В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота. Лиственичное на Байкале, 1977, с. 212.
12. М о н а к о в А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных Copepoda. Автореф. докт. дис. Л., 1974. 21 с.
13. С у щ е н я Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 196 с.
14. Т и м о х и н а А.Ф. Динамика численности и продукция массовых видов циклопов в верхней части Саратовского водохранилища. - Биол. науки, 1978, № 5, с. 41-46.
15. Т и м о х и н а А.Ф. Рост, размножение и продукция некоторых Cladocera Саратовского водохранилища. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980, с. 96-102.
16. У л о м с к и й С.Н. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. - Тр. проблем. и тематич. сов. Пробл. гидробиол. внутр. вод. М., 1951, вып. 1, с. 121-130.
17. Х л е б о в и ч Т.В. Интенсивность обмена у инфузорий различного размера. - В кн.: Отчетная науч. сессия по итогам работ ЗИН за 1972 г. Л., 1973, с. 21.
18. Щ е р б а к о в А.П. Соотношение размеров и весов у пресноводных планктонных ракообразных. - ДАН СССР, 1952, т. 84, № 1, с. 153-156.

К ВОПРОСУ О КАЛОРИЙНОСТИ ПЛАНКТОНА
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В Рыбинском водохранилище молодь рыб нагуливается как в открытых частях водоема, так и в защищенном побережье, питаясь главным образом планктонными организмами. По мере роста молоди происходит изменение спектра питания, увеличивается размер потребляемых организмов. Знание калорийности пелагического и прибрежного планктона различных размерных и таксономических фракций позволит более полно оценить условия нагула молоди рыб в Рыбинском водохранилище.

Сбор материала проводился в защищенном побережье и на русловой части Волжского плеса с июня по октябрь 1980 г. Пробы планктона на русле отбирались планктонной сетью (газ № 64), в побережье – сачком. Пробы общего планктона разделялись на размерные фракции, включавшие различные виды беспозвоночных. Разделение проводили путем процеживания проб через сита из газа № 9, 19, 38, 64. Как правило, на фильтре из газа № 9 оставались взрослые (размер свыше 1 мм) представители родов *Daphnia*, *Sida*, *Eurycercus*, *Alona*, *Mesocyclops*, *Eudiaptomus*, *Macrocyclops*, *Eucyclops* прибрежного планктона и *Daphnia*, *Leptodora*, *Limnospida*, *Bosmina*, *Cyclops*, *Acanthocyclops*, *Eudiaptomus*, *Heterocope* – пелагического. Ситом из газа № 19 в основном задерживались ракообразные размером 0.5–1.0 мм: *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Acroperus*, *Chydorus*, *Bosmina*, молодь веслоногих рачков из побережья, *Daphnia*, *Bosmina*, *Limnospida*, *Chydorus*, молодь веслоногих и ветвистоусых из пелагиали. В следующей размерной фракции прибрежного и пелагического планктона (сито из газа № 38) доминировали мелкие особи (0.2–0.5 мм) из родов *Bosmina*, *Chydorus*, молодь веслоногих рачков. Среди организмов, задержанных ситом из газа № 64 (размерная группа 0.1–0.2 мм), преобладали науплиусы, мелкие коловратки *Keratella*, *Polyarthra*, *Brachionus* из прибрежного планктона и *Keratella* из пелагического. В двух последних фракциях планктона (особенно среди беспозвоночных размерной группы 0.1–0.2 мм) присутствовали примеси в виде фитопланктона, составлявшие в ряде случаев до 60–70% всей фракции.

Другая часть собранных проб процеживалась только через сито из газа № 9. Рачки, не прошедшие сквозь этот фильтр, разделялись на веслоногих и ветвистоусых по признакам подотрядов. В пробах планктона из открытой части плеса из ветвистоусых ракообразных

преобладали *Daphnia*, *Limnosa*, *Leptodora*, *Bosmina*, из веслоногих - *Eudiaptomus*, *Cyclops*, *Acanthocyclops*, *Mesocyclops*, *Heteroscope*. В защищенном прибрежье ветвистые были представлены в большей степени зарослевыми формами: *Sida*, *Ceriodaphnia*, *Alona*, *Eurycercus*, *Daphnia*, *Simoccephalus*, *Bosmina*; среди веслоногих наиболее часто встречались *Mesocyclops*, *Macroscyclops*, *Eudiaptomus*, *Eucyclops*. Таким образом, были выделены размерные и таксономические фракции в прибрежном и пелагическом планктоне.

Калорийность определяли методом бихроматной окисляемости, принимая оксикалорийный коэффициент равным 4 кал/мгО₂ [1]. Для оценки качества приготовленной хромовой смеси использовалась бензойная кислота с теплотой сгорания 6302±1 кал/г. Предварительно пробы подвергались кратковременной заморозке, что облегчало дальнейшую сортировку их на таксономические фракции. Проведенные нами эксперименты по влиянию кратковременной заморозки (1-5 сут) при температуре -5°C на величину калорийности гидробионтов показали отсутствие существенных различий между калорийностью живого и замороженного материалов ($P < 0.95$). В качестве испытуемого объекта брались взрослые особи диаптомид.

Рассортированный материал высушивался до постоянной массы при температуре 104°C. Определения калорийности проведены в 4-8 повторностях. Всего выполнено 320 определений. Результаты определения калорийности планктона различных размерных и таксономических фракций показали наличие сезонных изменений этой величины для прибрежного и пелагического планктона (табл. 1).

В летний период содержание сухого вещества в прибрежном планктоне в зависимости от размера беспозвоночных варьировало в пределах 10.7-13.1%, калорийность сухого вещества - 3.36-4.70 ккал/г, сырого - 0.42-0.62 ккал/г. Пелагический планктон характеризовался несколько иными показателями: содержание сухого вещества изменялось в пределах 10.9-12.1%; калорийность сухого вещества - 3.02-4.09 ккал/г, сырого - 0.33-0.45 ккал/г (табл. 1). В прибрежном и в пелагическом планктоне энергетическая ценность сухого и сырого вещества организмов снижалась с уменьшением их размеров. В прибрежном планктоне калорийность рачков, размеры которых превышали 1 мм, составляла в среднем 4.70 ккал/г сухого вещества, а самых мелких (0.1-0.2 мм) - 3.36 ккал/г. В пелагическом планктоне наблюдалась такая же тенденция, но калорийность рачков всех размерных фракций была ниже, чем в прибрежном. Калорийность сухого вещества пелагических и прибрежных организмов размером свыше 1 мм отличалась в среднем на 15%. Еще большие различия проявлялись в энергетической ценности сырого вещества.

При сопоставлении калорийности беспозвоночных разных биотопов Волжского плеса по размерным группам выявлена другая особенность: с увеличением размеров ракообразных увеличивалась разница между величинами калорийности сырого вещества прибрежных и пелагических организмов одноразмерных групп (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Калорийность тотального планктона различных размерных фракций в летний период

Размерная фракция, мм	Сухое вещество, %	Калорийность, ккал/г	
		сухое вещество	сырое вещество
Защищенное побережье			
Более 1 мм	<u>13.1</u>	<u>4.70</u>	<u>0.62</u>
	11.7-13.8	4.68-4.72	0.55-0.65
0.5-1.0	<u>12.1</u>	<u>4.55</u>	<u>0.55</u>
	11.5-12.6	4.43-4.71	0.51-0.59
0.2-0.5	<u>10.7</u>	<u>3.90</u>	<u>0.42</u>
	9.8-11.2	3.80-3.94	0.37-0.44
0.1-0.2	<u>12.6</u>	<u>3.36</u>	<u>0.43</u>
	12.1-13.0	3.15-3.52	0.38-0.46
Открытая часть плеса			
Более 1 мм	<u>11.3</u>	<u>4.01</u>	<u>0.45</u>
	10.1-12.0	3.82-4.19	0.39-0.50
0.5-1.0	<u>10.9</u>	<u>4.09</u>	<u>0.43</u>
	10.2-11.5	3.97-4.20	0.40-0.48
0.2-0.5	<u>12.1</u>	<u>3.21</u>	<u>0.39</u>
	10.8-13.1	3.07-3.31	0.33-0.43
0.1-0.2	<u>11.2</u>	<u>3.02</u>	<u>0.33</u>
	10.9-12.3	2.89-3.12	0.31-0.38

П р и м е ч а н и е. Над чертой - среднее значение, под чертой - пределы колебаний.

В Рыбинском водохранилище молодь различных видов рыб, начиная с ранних этапов развития, нагуливается как в защищенном побережье, так и в открытой части плеса. В ряде случаев часть молоди одного вида рыб (например, окунь) выносятся ветровыми течениями в открытую часть водоема и там нагуливается, а другая часть остается в защищенном побережье [2]. Молодь окуня по мере роста должна потреблять более крупных беспозвоночных. Питательная ценность кормовых объектов, как было показано выше, в пелагиали и в литорали различна, и эта разница увеличивается с увеличением размеров ракообразных. Поэтому при прочих равных условиях молодь окуня, нагуливающаяся в открытом водохранилище

Т а б л и ц а 2

Калорийность тотального планктона
различных размерных фракций в осенний период

Размерная фракция, мм	Сухое веще- ство, %	Калорийность, ккал/г	
		сухое вещество	сырое вещество
Защищенное побережье			
Более 1 мм	<u>11.3</u>	<u>4.98</u>	<u>0.56</u>
	10.9-11.7	4.86-5.10	0.53-0.60
0.5-1.0	<u>11.4</u>	<u>4.64</u>	<u>0.53</u>
	10.9-11.9	4.53-4.75	0.49-0.57
0.2-0.5	<u>13.3</u>	<u>2.77</u>	<u>0.37</u>
	12.6-14.0	2.62-2.93	0.33-0.41
0.1-0.2	<u>14.1</u>	<u>2.89</u>	<u>0.41</u>
	13.4-14.8	2.88-2.90	0.39-0.43
Открытая часть плеса			
Более 1 мм	<u>10.0</u>	<u>4.26</u>	<u>0.43</u>
	9.6-10.4	4.14-4.38	0.40-0.45
0.5-1.0	<u>10.6</u>	<u>4.12</u>	<u>0.44</u>
	10.2-11.0	3.91-4.32	0.40-0.47
0.2-0.5	<u>13.1</u>	<u>2.65</u>	<u>0.35</u>
	12.4-13.8	2.49-2.82	0.31-0.39
0.1-0.2	<u>11.3</u>	<u>2.23</u>	<u>0.25</u>
	10.6-12.0	2.10-2.35	0.22-0.28

П р и м е ч а н и е. Над чертой - среднее значение, под чертой - пределы колебаний.

должна потреблять большее количество пищи для удовлетворения пищевых потребностей, чем молодь окуня, питающаяся в защищенном побережье.

В осенний период калорийность рачков всех размерных фракций была выше в побережье (табл. 2). Сохранялась тенденция снижения калорийности сухого и сырого вещества беспозвоночных с уменьшением их размеров в прибрежном и пелагическом планктоне. Так, калорийность организмов из открытой части водоема, имевших размеры свыше 1 мм и 0.1-0.2 мм, составила в среднем 4.26 и 2.23 ккал/г сухого вещества соответственно.

Осенью калорийность сырого вещества прибрежных и пелагических беспозвоночных всех размерных фракций оказалась ниже, чем

в летний период (табл. 1, 2), что обусловлено, с одной стороны, снижением калорийности сухого вещества мелких организмов (0.2–0.5 мм и 0.1–0.2 мм), с другой – повышением количества воды у рачков остальных размерных групп (0.5–1.0 мм и свыше 1 мм). Тем не менее и в осенний период отмечена тенденция увеличения разницы между величинами калорийности сырого вещества одноразмерных организмов литорали и пелагиали при увеличении их размеров.

Следует отметить, что на калорийность планктонных ракообразных разноразмерных фракций (литорали и пелагиали) оказывали влияние видовой и возрастной состав организмов в каждой размерной группе и примеси в виде фитопланктона. Различная энергетическая ценность беспозвоночных размером 0.5–1.0 мм и свыше 1 мм обусловлена в большей степени видовым и возрастным составом рачков. В этих размерных группах отсутствовал фитопланктон, а примеси иного происхождения удалялись.

В большой сводке по калорийности гидробионтов, составленной Л.П. Суценой [7], приведены величины среднего содержания органического вещества, составляющие для синезеленых водорослей 55.8% сухого вещества, зеленых – 88.6%, диатомовых – 46.3; у веслоногих и ветвистоусых ракообразных этот показатель выше – 82.9–95.7 и 88.3–93.2% соответственно. Следовательно, различия калорийности организмов двух последних размерных фракций (0.2–0.5 мм и 0.1–0.2 мм) связаны не только с видовым и возрастным составом беспозвоночных, но и с наличием примесей в виде фитопланктона. Несмотря на это, величину калорийности рачков этих размерных групп, вероятно, можно использовать в расчетах пищевых потребностей молоди рыб, поскольку в пище личинок рыб встречается не только коловраточный планктон, но и фитопланктон.

Таким образом, в летний и осенний периоды калорийность планктона на различных биотопах Волжского плеса неодинакова. Также отличается и энергетическая ценность одноразмерных организмов, населяющих защищенное побережье и открытую часть плеса, что главным образом обусловлено видовым составом планктона на этих биотопах. Калорийность сухого вещества прибрежных ракообразных всех размерных фракций в среднем на 13%, а калорийность сырого вещества на 20% выше пелагических. По-видимому, это объясняется более высоким содержанием липидов в прибрежном планктоне ($5.0 \pm 0.4\%$ сырой массы) по сравнению с пелагическим ($2.6 \pm 0.1\%$ сырой массы) [3]. Учитывая, что в прибрежной зоне Волжского плеса биомасса планктона выше, чем в открытой части [5, 6], можно предположить, что молодь рыб, нагуливающаяся в защищенном побережье, должна быть лучше обеспечена пищей, чем в открытой части плеса.

При определении пищевых потребностей рыб с узким спектром питания, что бывает при высокой обеспеченности пищей, обычно пользуются величинами калорийности отдельных беспозвоночных. Когда же питание разнообразно, использование для этой цели калорийности отдельных кормовых объектов затруднительно. Поэтому

при ориентировочных расчетах часто применяется величина калорийности не отдельных беспозвоночных, а таксономической группы. Вследствие этого интересно сопоставить калорийность планктона пелагической и прибрежной зон водохранилища по таксономическим группам организмов, учитывая энергетическую разнокачественность однородных беспозвоночных на этих участках водоема.

В летний период веслоногие рачки прибрежного планктона уступали ветвистоусым по калорийности сухого вещества в среднем на 6.5% и на 9.4% – по калорийности сырого. Осенью калорийность сырого вещества рачков двух таксономических групп оказалась близкой по величине: 0.59 ккал/г у веслоногих и 0.57 ккал/г у ветвистоусых. Менее выраженными были и различия в энергетической ценности сухого вещества (табл. 3). В открытой части плеса калорийность веслоногих и ветвистоусых рачков в летний период достигала 4.16 и 4.02 ккал/г сухого вещества и 0.49, 0.41 ккал/г сырого вещества соответственно. Осенью и летом веслоногие были калорийнее ветвистоусых.

Таким образом, сопоставление калорийности по сухому веществу планктона разных таксономических групп из литорали и пелагиали показало, что летом эта величина у копепод в прибрежье на 10%, а у кладоцер на 17% выше, чем в открытой части водоема. Осенью веслоногие и ветвистоусые рачки прибрежно-фитофильного комплекса калорийнее пелагических представителей этих таксономических групп в среднем на 8% и 13% соответственно. Энергетическая разнокачественность прибрежного и пелагического планктона разных таксономических групп, видимо, обусловлена видовым составом гидробионтов.

Полученные нами величины калорийности сухого вещества прибрежного и пелагического планктона разных размерных и таксономических фракций близки к имеющимся в литературе [4, 7–9]. Так, в Кременчугском водохранилище весь планктон характеризуется следующими показателями: калорийность сухого вещества колеблется от 1.31 до 5.81 ккал/г, сухое вещество составляет в среднем 16.8% в весенний период, 16.4 в летний и 15.3% в осенний [8, 9].

Однако по сравнению с этим водоемом содержание сухого вещества во всем прибрежном ($10.3 \pm 1.1\%$) и пелагическом ($9.9 \pm 1.1\%$) планктоне Рыбинского водохранилища [3], а также среднее значение этого показателя для беспозвоночных различных размерных групп (наши данные) ниже. Вследствие этого энергетическая ценность сырого вещества пелагических организмов (средняя для разноразмерных особей) составила в летний период 0.40 ккал/г, прибрежных – 0.51 ккал/г; осенью – 0.38 ккал/г и 0.48 ккал/г соответственно. В Кременчугском водохранилище калорийность сырого вещества летнего и осеннего планктона выше – 0.65 ккал/г и 0.52 ккал/г [9].

Таким образом, калорийность прибрежного и пелагического планктона в Рыбинском водохранилище неодинакова, и различия по этому показателю проявляются между беспозвоночными одинаковых размерных и таксономических групп.

Т а б л и ц а 3

Калорийность зоошланктона различных таксономических фракций на разных биооплах плеса

Ракообразные	Летний период				Осенний период	
	Сухое вещество, %	Калорийность, ккал/г		Сухое вещество, %	Калорийность, ккал/г	
		сухое вещество	сырое вещество		сухое вещество	сырое вещество
Веслоногие	$\frac{12.6}{12.0-13.5}$	Защищенное прибрежье		$\frac{12.5}{11.9-13.1}$	0.59	
		$\frac{4.60}{4.28-4.79}$	$\frac{0.58}{0.51-0.65}$		$\frac{4.76}{4.64-4.87}$	$\frac{0.55-0.64}{0.52-0.60}$
Ветвистоусые	$\frac{13.1}{12.5-14.0}$	Открытая часть плеса		$\frac{12.3}{11.5-12.8}$	0.57	
		$\frac{4.92}{4.72-5.08}$	$\frac{0.64}{0.59-0.71}$		$\frac{4.64}{4.56-4.71}$	
Веслоногие	$\frac{11.9}{10.7-12.3}$	Защищенное прибрежье		$\frac{11.5}{11.0-12.0}$	0.43	
		$\frac{4.16}{4.00-4.30}$	$\frac{0.49}{0.43-0.53}$		$\frac{4.38}{4.29-4.46}$	$\frac{0.47-0.53}{0.41-0.45}$
Ветвистоусые	$\frac{10.2}{9.0-10.7}$	Открытая часть плеса		$\frac{10.4}{10.1-10.8}$	0.43	
		$\frac{4.02}{3.84-4.13}$	$\frac{0.41}{0.35-0.44}$		$\frac{4.12}{4.09-4.15}$	

П р и м е ч а н и е. Над чертой - среднее значение, под чертой - пределы колебаний.

В летне-осенний период прибрежные организмы разных размеров групп превосходят пелагических по калорийности сухого вещества в среднем на 12%, а по калорийности сырого – на 22%.

С увеличением размеров беспозвоночных возрастает разница между величинами калорийности сырого вещества прибрежного и пелагического планктона одноразмерных фракций.

Летом калорийность сухого вещества веслоногих ракообразных в среднем на 10%, а ветвистоусых на 17% (осенью – на 8 и 13% соответственно) выше в защищенном прибрежье, чем в открытой части водоема.

Л и т е р а т у р а

1. Г и г и н я к Ю.Г. Калорийность водных беспозвоночных животных. – В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 43–57.
2. К о н о б е е в а В.К., К о н о б е е в А.Г., П о д д у б н ы й А.Г. О механизме образования скоплений молоди окуня (*Perca fluviatilis* L.) в открытой части водохранилища озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища). – Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 2, с. 258–271.
3. К у з ь м и н а В.В., Л и с и ц к а я Н.Б., П о л о в к о - в а С.Н., С и л к и н а Н.И., Б а к а н о в А.И. Биохимический состав некоторых кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1979, № 44, с. 58–61.
4. О с т а п е н я А.П., С у щ е н я Л.М., Х м е л е в а Н.Н. Калорийность планктона тропической зоны океана. – Океанология, 1967, т. 7, вып. 6, с. 1100–1107.
5. С т о л б у н о в а В.Н. О зоопланктоне прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по данным 1971 г. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1973, № 20, с. 25–29.
6. С т о л б у н о в а В.Н. Особенности зоопланктона прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1972 г. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1974, № 22, с. 21–23.
7. С у щ е н я Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 185 с.
8. Ш е р с т ю к В.В. Калорийность кормовых организмов в Кременчугском водохранилище. – Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 6, с. 99–103.
9. Ш е р с т ю к В.В. Некоторые показатели энергетической ценности беспозвоночных и рыб Кременчугского водохранилища. – В кн.: Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. Киев, 1973, с. 132–148.

ДОННАЯ ФАУНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА
И ЕЕ БИОЦЕНОЗЫ

Интерес к исследованию донной фауны Онежского озера возник еще в прошлом столетии в связи с выдвинутой С. Ловеном [27] гипотезой о соединении Балтийского и Белого морей в Иольдево время. Первые сведения о фауне донных беспозвоночных Онежского озера принадлежат К.Ф. Кесслеру [15], посетившему этот водоем в 1866 г. Эта работа в дальнейшем послужила основой гидробиологического изучения Онежского озера. Несколько позже Ф.Ф. Яржинским [26] и А.К. Линько [17] сведения по бентосу были дополнены.

Систематическое разностороннее изучение Онежского озера, в том числе его донной фауны, проводится в послереволюционное время. Начало ему положено работами Онежской экспедиции Государственного гидрологического института, общее руководство которой осуществлялось С.А. Советовым. Первые сборы бентоса проводились в 1929 г. Н.П. Предтеченским и В.А. Толмачевым. В последующие годы (1930-1932) гидробиологические исследования на Онежском озере велись Б.М. Александровым с применением методики качественного и количественного изучения донного населения. Работы велись почти по всему озеру.

Новый этап в исследованиях Онежского озера начался со времени организации в 1931 г. Карельского отделения ГосНИОРХ. Здесь проводится регулярное изучение донной фауны и ее кормового использования рыбами. С 1935 по 1938 г. работы по бентосу выполнялись С.В. Гердом [9], а с 1938 по 1940 г. и в послевоенные годы (до 1969 г.) - Б.М. Александровым [1, 4, 7], внесшим большой вклад в изучение донных беспозвоночных этого водоема. В последнее время сведения по донной фауне Онежского озера дополнены работами В.А. Соколовой [21, 22], Т.Д. Слепухиной [23], В.И. Попченко [19].

За весь период работы на Онежском озере сборы бентоса произведены почти на 1600 станциях.

Для сбора бентоса применялся главным образом утяжеленный дночерпатель Экмана-Бержа площадью 18x18 см, дночерпатель Петерсена (малой модели), трал Сигсби, трал для лова нектонобентоса, различные драги, скребки. Организмы, живущие на камнях и между ними у уреза воды, собирались сачком с площадки 0,25 м². Промывка грунта производилась в сетке из шелкового газа № 23,

27, что позволяло сохранить микробентос. На каждой станции брались по 2–3 дночерпательных пробы, а на плотных грунтах – до 5–10. Разборка значительной части отмытых проб выполнялась с помощью бинокля с последующим подсчетом и взвешиванием на торсионных или аналитических весах. Выбранная фауна фиксировалась 75%-ным спиртом.

Условия обитания донной фауны

Котловина Онежского озера образована глубокими тектоническими трещинами и сбросами в первичных породах земной коры. Окончательное формирование ее завершилось ледниковой эрозией.

Озеро расчленено на ряд плесов и заливов, различающихся между собой не только размерами площадей и глубинами, но и степенью трофности (см. рисунок). Так, средние глубины в Большом Онего составляют 42 м, в Центральном – 32 м, а в Унишской губе, Пялемском и Толвуйском Онего снижаются до 10–11,5 м. Еще меньше средние глубины в губах Челмужской, Кефтень и Святухе – 2,5–3,5 м. Рельеф дна имеет очень сложное строение. Для озера характерны многочисленные впадины, ямы и повышения дна (сельги, луды, гряды).

Онежское озеро – олиготрофный водоем, но это справедливо только по отношению к его главным плесам (Большое, Центральное и Малое Онего) и некоторым глубоким большим заливам (губы Кондопожская, Чорга и др.), так как некоторые части озера и заливы имеют черты, свойственные мезотрофному (Пялемское Онего, губы Великая, Возрица и др.) и евтрофному типам (Челмужская, Оровгуба и др.). Различие в уровне трофии Онежского озера отмечено также И.В. Барановым (8).

По термике озеро относится к холодноводным водоемам, но по состоянию и ходу термических процессов неоднородно. Холодноводные плесы (Большое, Центральное, Малое, Свирское Онего, Большая губа), составляющие не менее 75% общей площади этого водоема, характеризуются однородными, мало изменяющимися в течение года низкими температурами в придонных слоях воды. В наиболее глубоких местах озера температура у дна летом не превышает 5–5,5°C, годовые колебания ее составляют не более 3°C, в придонных горизонтах с глубинами до 30–40 м – 5–7°C. Мелководные заливы (Челмужская губа, Оровгуба, Великая губа и др.) в летний период хорошо прогреваются (до 18°C у дна).

Грунты озера отличаются большим разнообразием состава и характером залегания. Около 70% площади дна озера покрыто илами, различающимися по механическому составу, структуре и другим признакам. Верхняя граница залегания илов в больших глубоководных плесах проходит на глубинах 25–40 м, а в мелководных плесах северо-восточной части озера – менее 10–12 м; в мелководных заливах илы встречаются уже на глубинах 3–5 м. Илстые отложения центральных частей плесов обычно состоят из 3 слоев:

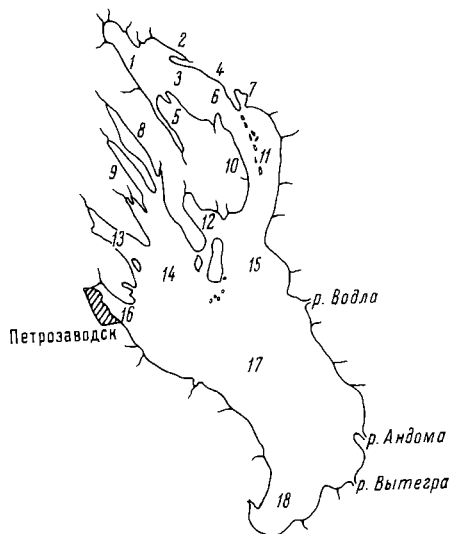


Схема районов Онежского озера.

1 - Большая губа, 2 - Оров-губа, 3 - Повенецкое Онего, 4 - Великая губа, 5 - губа Святуха, 6 - Толвуйское Онего, 7 - Челмужская губа, 8 - Уницкая губа, 9 - губа Чорга, 10 - Кузарандское Онего, 11 - Пялемское Онего, 12 - Великая губа, 13 - Кондопожская губа, 14 - Большое Онего, 15 - Малое Онего, 16 - Петрозаводская губа, 17 - Центральное Онего, 18 - Свирское Онего.

верхнего, легко взмучиваемого, толщиной до 3-5 см; слоя железистой черно-бурой корки различной плотности, достигающей толщины 1-2 см или иногда только намеченной; основной массы вязкого или зеленовато-серой или серой окраски. По данным механического анализа, на долю илистой и глинистой фракций основной толщи ила приходится до 70-90%, остальное составляют главным образом пылевато-песчаные частицы. В верхнем слое ила много отмерших диатомей, остатков клadoцeр и других организмов. По краям иловой зоны располагается сплошная полоса бурого ила с примесью песка и железо-марганцевой руды.

Песчано-иловые грунты залегают в больших плесах с глубины 20-30 м, а в неглубоких местах - с 10-20 м. В прибрежной полосе подводных склонов, на лудах, сельгах, грядах представлены разнообразные каменистые грунты (валунно-галечные, обломочные, скалистые и др.), а также каменисто-песчаные, занимающие не менее 10-15% площади озера. Песчаные грунты выстилают дно в Центральном и Свирском Онего, где тянутся широкой полосой у восточных берегов этих плесов. На песчаные, песчано-гравийные и песчано-иловые отложения приходится около 15-20% площади дна озера [3].

Гидрохимические условия озера весьма благоприятны для существования донных организмов. Насыщенность растворенным кислородом в придонном слое воды высокая в течение года - 8-14 мг/л (90-100% насыщения); в зимнее время дефицит кислорода не превышает 20% нормального насыщения. Некоторое исключение составляют отдельные малые заливы, обособленные от озера, в которых недостаток кислорода может быть выше в зимний период.

Высшая водная растительность в Онежском озере мало распространена. Ее заросли встречаются почти исключительно в северной

части озера, в небольших заливах и в закрытых от волнения местах. Характер зарослей водных макрофитов определяется главным образом степенью закрытости участка от ветров и волнового воздействия, глубинами и типом донных отложений. В мелководных губах Повенецкого залива растениями покрыто от 20 (Лумбушская) до 42% (Войгуба) водной площади, в глубоководной Пергубе – 8% [16]. Общая тротяженность зарослей – около 1% длины береговой линии Онежского озера.

Флористический состав растений, по данным Е.А. Клюкиной [16], представлен 42 видами. Доминируют тростник, хвощ, рдесты, гореч земноводный, кубышка, шелковник, ситняг болотный и частуха. Годовая продукция макрофитов сравнительно невысокая: в Повенецком заливе она составляет около 2.8 т, или, в пересчете на единицу площади, каждый квадратный метр зарослей ежегодно дает 1.1 г органического вещества.

Состав донной фауны и ее распределение

В состав бентоса Онежского озера входят представители почти всех групп донных организмов, обитающих в пресных водах.

Губки (Spongillidae). В озере обитают 3 вида. Наиболее распространена *Spongilla lacustris* (L.). *Ephydatia mülleri* (Lieb.), *Spongilla fragilis* Leidy встречаются реже. Обитают в литорали, но могут встречаться на глубине 10–12 м.

Гидры (Hydrozoa). Из 2 видов гидр, обитающих в озере, наиболее часто встречается *Pelmatohydra oligactis* (Pall.), реже – *Hydra vulgaris* (Pall.). Обитают в литорали, в том числе прибойной каменистой. Нахождение гидр на глубинах до 13–16 м довольно обычно. В некоторых местах встречаются на глубине 21 м.

Ресничные черви (Turbellaria). Зарегистрировано 6 видов, однако имеются основания ожидать более значительного видового разнообразия этой группы в Онежском озере. Турбеллярии встречаются во многих биотопах, от побережья до наибольших глубин, но обычно в небольших количествах. Из них характерна *Plagiostomum lemni* (Plesn) [24]. Этот вид встречается довольно часто, главным образом в профундали, достигая максимальных глубин. Местонахождения *Dendrocoelum lacteum* (Müll.), *Bdellocephala punctata* (Pall.) и *Polycelis nigra* (Müll.) отмечены преимущественно в прибрежной полосе. Первые 2 вида могут проникать до значительных глубин с илистыми грунтами (15–20 м и более), *P. nigra* найден у берега. Виды из родов *Typhloplana* и *Mesostoma* не установлены из-за невозможности их определения в фиксированном состоянии.

Круглые черви (Nematodes). Известно 18 видов нематод. Встречаются повсеместно, часто в большом количестве. Их численность колеблется в основных плесах от 17 до 160 тыс. экз./м², биомасса достигает 1 г/м². Наиболее широко на разных глубинах

распространены *Monocochus niddensis* Skwara и *Ironus tenuicaudatus* de Mann. Нередки также виды *Trilobus* (*T. medius*, *T. grandipapilloides*, *T. gracilis*). Кроме того, отмечены виды родов *Dorylaimus*, *Actinolaimus*, *Prochomatodorella*, *Punctodora*, *Chromadorita* и *Diplogaster*, указанные в списке С.В. Герда [9].

Мермитиды (Mermithidae). Мермитиды попадают довольно часто в разных биотопах, начиная с литорали и кончая максимальными глубинами. Нередок *Gordius aquaticus* L., обитающий в литорали.

Малощетинковые черви (Oligochaeta). В настоящее время из Онежского озера известен 61 вид олигохет. В комплексе малощетинковых червей, населяющих иловую зону основных плесов, наиболее выделяются *Pelosclex ferox* (Eisen), *Lamprodrilus isoporus* f. *variabilis* Svetlov, *Stylodrilus heringianus* Clapar., *Alexandrovia onegensis* Hrabě, *Tubifex tubifex* (Müll.). Местами к ним присоединяются *Tig-notus* (Stolš), *Rhynchelmis granuensis* f. *onegensis* Hrabě и некоторые другие виды. Перечисленные виды дают более высокие показатели численности и биомассы не только среди малощетинковых червей, но часто и по сравнению с другими группами бентоса. Заметна роль *Isochaetides newaensis* Mich., *Psammoryctides albicola* (Mich.) и *Ps. barbatus* (Grube), обитающих на илисто-песчаных грунтах. Представителям сем. *Naididae* (*Stylaria lacustris* (L.), *Nais barbata* Müll., *N. simplex* Pig., *N. communis* Pig., *Ripistes parasa* (Schmidt) и др.) свойственны преимущественно литорали, хотя некоторые из них способны проникать и в профундаль. *Arc-teonais lomondi* (Martin), например, нередко встречается на глубинах свыше 50 м. Остальные виды из родов *Potamo-thrix*, *Limnodrilus*, *Rhyacodrilus*, *Lumbriculus* и др. встречаются значительно реже и в меньших количествах. Основной комплекс олигохет Онежского озера сходен с обитающими в Ладожском озере [13, 24].

Олигохеты - ведущая группа среди донного населения водоема. Особенно велика их роль в основных глубоких плесах и заливах озера, где по численности и биомассе они занимают первое место среди бентоса. С увеличением глубины их количество возрастает, достигая наиболее значительных показателей на дне глубоких впадин. В глубоководных плесах и заливах (Большое и Центральное Онего, губы Большая, Кондопожская, Чорга и др.) олигохеты составляют 67-73% валовой биомассы (около 0.8 г/м²). В неглубоких плесах роль олигохет снижается, но остается все же значительной (до 0.3 г/м²). Лишь в мелководных евтрофированных районах озера и заливах олигохеты уступают свое первенство хирономидам и понтоторее. В целом по озеру малощетинковые черви составляют 60% валовой биомассы (0.7 г/м²) и 53% общей численности (303 экз./м²) макробентоса.

Олигохеты Онежского озера представляют большой интерес в зоогеографическом отношении. Наряду с широко распространенными видами в озере обитают *Lamprodrilus isoporus*, *L. achaetus* *Isosimof*, известные из оз. Байкал; близкие виды р. *Lamprodrilus*, по данным С. Грабье [11], встречаются лишь в оз. Охрида (Югославия). Байкальский эндемик *L. achaetus*, кроме Онежского озера, обнаружен нами в озерах Карелии [18] ледниково-тектонического происхождения (Ладозеро, Путкозеро), а также ледниковых озерах Архангельской области (Кенозеро) и Финляндии. В Онежском озере найдены *Rhynchelmis granuensis*, *Tatrella slovenica* Hr., обнаруженные С. Грабье в горных ручьях Словакии. Описан из Онежского озера новый род *Alexandrovvia*, по ряду признаков сходный с олигохетами, обитающими в Калифорнии [11], и новый вид *Tubifex Kessleri* Hrabě. Гипотетическим мы считаем в прошлом существование связи фауны озер Карелии, и в частности Онежского озера, с фауной других водоемов.

Пиявки (Hirudinea). В озере обитает 13 широко распространенных видов пиявок, встречающихся в литоральной зоне, преимущественно затишного типа. Из них обычны *Glossiphonia complanata* L. и *Erpobdella octoculata* (L.). Нередко встречается *Haemopsis sanguisuga* (L.). Другие виды попадаются значительно реже. Пиявки, паразитирующие на рыбах, представлены *Piscicola geometra* L. и *Acanthobdella peledina* Grube.

Мшанки (Bryozoa) в литорали и сублиторали озера - обычные компоненты донной фауны. При наличии плотных грунтов они проникают до глубины 14-15 м и более. Из 5 видов, обитающих в озере, наиболее характерны *Paludicella articulata* (Ehr.) *Fredericella sultana* (Blümenb.), встречаемые и на значительных глубинах. Виды рода *Plumatella* (*P. repens*, *P. emarginata*) населяют верхнюю литораль. Среди зарослей водной растительности изредка попадаются *Cristatella mucedo* Cuv.

Брюхоногие моллюски (Gastropoda). Гастроподы представлены 28 широко распространенными видами. Вместе с тем следует отметить некоторое обеднение состава онежских гастропод по сравнению с таковым Ладожского озера и водоемов, находящихся южнее Онежского озера. Брюхоногие моллюски - обычные обитатели литоральной зоны и мелководий (луд); ряд видов проникает и в сублитораль. Однако основная масса их населяет верхнюю часть литорали, где они местами встречаются в большом количестве. Для преобладающей в озере прибойной каменистой литорали характерны *Radix ovata* (Drap.) с разновидностями, *Galba palustris peregriformis* Mull., *Anisus gredleri* (Bielz) Gredl. В полузатишной литорали к ним присоединяются *A. vortex* (L.), *A. contortus* (L.), *Amphipeplea glutinosa* (Mull.) и другие виды. Наиболее разнообразна фауна гастропод в затишной литорали среди зарослей макрофитов. Здесь, кроме многих из названных видов, обычны *Limnaea stagnalis* (L.), нередко *Physa* form-

tinalis (L.), *Coretus corneus* (L.) и др. В нижней литорали и сублиторали часто встречается *Valvata cristata* Mull., нередко *V. piscinalis* var. *borealis* Milach. и мелкие *Radix ovata* (Drap.), иногда *V. sibirica* и *A. gredleri*. Остальные виды моллюсков, приведенные в статьях В.А. Соколовой [20] и Т.Д. Слепухиной [23], попадают сравнительно реже.

Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*)¹ играют важную роль в бентофауне. Они встречаются почти во всех биотопах, но особенно характерны для илистых и илисто-песчаных грунтов, где входят в состав ведущего комплекса биоценозов. Из 21 вида, встречающегося в озере, 14 видов относятся к роду *Pisidium*, 5 - к роду *Sphaerium* и по 1 виду - к родам *Anadonta* и *Unio*. Для илистых, илисто-песчаных и песчаных грунтов глубоководных плесов характерен *Pisidium conventus* Cless., встречаемый во всех частях озера, но в небольшом количестве (4-9% от общей численности бентоса). Неглубокие плесы озера (Пялемское, Кузарандское, Толвуйское Онего) населены, кроме указанного вида, *P. lillyeborgi* Cless., *P. henslowanum* (Schepp.), *P. subtilestriatum* Lindh., *P. casertanum* (Poli) и др. Биомасса видов пизидиума в этих плесах богаче. Приведенный выше комплекс встречается также и в ряде заливов озера. Для последних, а также неглубоких плесов, кроме того, характерны *Sphaerium corneum* (L.), *S. subsolidum* (Norm.), *Anadonta anatina* (L.). Остальные виды пизидиума и других родов, указанные для Онежского озера Б.М. Александровым [4, 5] и Т.Д. Слепухиной [23], встречаются значительно реже и главным образом в мелководных заливах. *Unio tumidus* Philips отмечен в Челмужской губе. Вообще беззубки и перловицы отличаются рассеянным распространением в Онежском озере и не образуют каких-либо скоплений. В связи с этим они не играют существенной роли в количественных показателях бентоса. Невелика также и плотность видов сфериума.

Биомасса сфериид в больших глубоких плесах составляет в общем от 2.5 до 5% валовой массы бентоса (0.03-0.05 г/м²), но в неглубоких районах и заливах повышается до 10-14% (0.08-0.12 г/м²). В среднем для озера величина биомассы сфериид близка к 5% (0.05 г/м²).

Низшие ракообразные (*Cladocera, Copepoda, Ostracoda*)² По данным З.И. Филимоновой [25] и Т.Д. Слепухиной [23], в Онежском озере насчитывается не менее 25 видов клadoцер, в значительной степени связанных с дном литорали, мелководных районов и водной растительностью, а также 6 видов циклопид. Из клadoцер довольно обычны *Eurycercus lamellatus* (O.F. Mull.), *Sida crystallina* (O.F. Mull.), *Ophryxus gracilis* Sars, *Alona* sp., *Polyphemus pediculus* и др. Из циклопид

¹ Двустворчатые моллюски определены по В.И. Жадину [12].

² В работе рассматриваются лишь придонно-зрелые формы.

наиболее характерен *Acanthocyclops gigas* (Claus), обитающий в профундали и входящий в комплекс глубинной фауны. Также встречаются виды *Eucyclops*, *Macrocylops* и др.

Как показали исследования последних лет, в Онежском озере широко распространены *Harpacticoida*. Их численность на илистых грунтах колеблется от 7 до 26 тыс. экз./м². К сожалению, видовой состав этой группы еще полностью не изучен. Известно лишь 5 видов из родов *Camphocamptus*, *Attheyella*, *Moraria*, *Bryocamptus*.

Ракушковые рачки (*Ostracoda*) встречаются как у берегов, так и в иловой зоне озера. В отличие от гарпактиид их численность не превышает 600 экз./м². В озере найдено 11 видов этой группы. Из них наиболее распространены *Cytherissa lacustris* Sars, *Limnocythere inopinata* (Baird.), *L. sancti-patricii* Br. et Rob., обитающие на разных грунтах и глубинах во многих районах озера. В мелководных участках встречаются виды *Candona*, *Candida*, остальные виды довольно редки.

Высшие ракообразные представлены небольшим числом видов, но широко распространены и играют важную роль в биоценозах. Из них весьма обычен водяной ослик (*Asellus aquaticus* L.), обитающий в зарослях макрофитов и у берега в местах, защищенных от волнобоя, а иногда и на открытых прибойных участках. Встречается он и на подводных склонах в некоторых местах озера на глубинах до 12 и более метров, а также на лудах, изредка — на сельгах.

Из бокоплавов в озере обитают *Gammarus lacustris* Sars, *G. scandinavicus* Kar. Встречаются они преимущественно в верхней части каменистой литорали (обычно у залеска) и в небольшом количестве.

Палласея (*Pallasea quadrispinosa* Sars) — очень распространенный, типичный вид для Онежского озера. Встречается повсеместно на различных грунтах, начиная с литорали, где его можно найти иногда вместе с гаммарусом, и кончая наибольшими глубинами впадин. Из всех реликтовых рачков озера палласея встречается наиболее широко. Этот подвижный рачок не образует значительных скоплений, и численность его невелика. Он лучше приспособлен к условиям внешней среды, чем другие реликтовые ракообразные. Палласея населяет поверхность грунта, но может держаться в придонных слоях воды. При невысокой биомассе (средняя — 0,03 г/м², максимальная — 0,16 г/м²), но при широком распространении в озере общие запасы этого рачка составляют значительную величину [2].

Гаммаракантус (*Gammaracanthus lacustris* Sars.) отличается от характерным представителем фауны Онежского озера. В отличие от других реликтовых рачков гаммаракантус обитает лишь в глубоких плесах и заливах, в области профундали с низкими, мало меняющимися температурами, не превышающими 8–10°C. Летом встречается на глубинах более 30–40 м. Ведет преимущественно придонный образ жизни и не образует значительных скоплений.

В среднем численность этого бокоплава в Большом Онего составляет 1 экз./м², а в Центральном Онего - 1 экз. на 5 м²; биомасса - 0.02-0.01 г/м² [2].

Понтопорей (*Pontoporeia affinis* Lindstr.) относится к типичным, широко распространенным обитателям Онежского озера. Встречается во всех его районах и во многих заливах. Понтопорей предпочитает поверхностные слои илистых, песчано-глинистых грунтов, богатых легколабильным органическим веществом. Наиболее плотно (до 1.5 тыс./м² и 3 г/м²) она заселяет подводные склоны с глубинами не менее 40-50 м. Такие скопления обычны в Толвуйском, Пялемском, Кузарандском, Малом Онего, вдоль юго-восточного побережья Центрального Онего, в Свирской, Петрозаводской и Великой губах. В более глубоких участках озера этот рачок встречается единично.

В периоды поступления холодных глубинных вод в прибрежье и при наличии в последнем благоприятных грунтов стеногермно-холодолобивая понтопорей способна мигрировать на мелководья и образовывать на глубинах до 2 м значительные скопления. Наиболее значительный удельный вес понтопорей в составе биомассы приходится на неглубокие северо-восточные плесы озера и на Малое Онего, где она составляет в среднем 28-38% от общей массы бентоса (С.4-0.6 г/м²). В глубоководных плесах (Большое и Центральное Онего) доля этого рачка в составе биомассы не превышает 16-12% (0.18-0.14 г/м²).

Мизис (*Mysis oculata* var. *relicta* (Lov.)) также принадлежит к числу типичных, широко распространенных видов. За исключением некоторых небольших мелководных заливов, слабо сообщаемых с озером, этот вид встречается во всех без исключения плесах озера, начиная с прибрежной зоны (на глубине 1-2 м) и до наибольших глубин профундали. Способен совершать вертикальные миграции в толщу воды [2]. С увеличением глубины численность и биомасса мизид возрастает, достигая максимума у дна впадин, ям и подножья сельг (до 75 экз./м² и 0.3-0.6 г/м²). Средняя численность и биомасса мизид в глубоководных районах составляет 11-9 экз./м² и 0.11-0.09 г/м², а в мелководном Свирском Онего - 8 экз./м² и 0.08 г/м².

Кроме указанных выше ракообразных, в Онежском озере обитает длиннопалый рак (*Astacus leptodactylus leptodactylus* Esch.). Встречается он в небольшом количестве в отдельных губах водоема (Петрозаводская, Деревянская, Горская, Лижемская и др.) и промыслового значения не имеет [6].

Водяные клещи (*Hydrachnellae*). В настоящее время известно 42 вида водяных клещей. Большинство из них относится к широко распространенным эвритермным видам, обитающим в затишно-зарослевой литорали. Для прибойной каменистой литорали характерна *Lebertia stackelbergi saxicola* Sok., обитающая во многих его участках; реже встречаются другие виды - *Lebertia riabuschinskii* Thor., *L. porosa* (Thor), *Hydrobates fluviatilis* (Strom.), *Forekia liliacea* (Mull.).

Небольшая часть видов проникает в глубокие участки озера, достигая 15–36 м глубины. К последним принадлежат *Lebertia densa* Koen., *Hydrobates nigromaculatus* Leb., *H. octopus* (Dad.), *Acaliptonotus violaceus* Walt. В остальных биотопах озера, кроме затишно-зарослевой литорали, водяные клещи попадают в небольшом количестве.

В указанное число видов гидрахнел входят также 4 широко распространенных вида галагарид (*Halacaridae*), обитающих в различных биотопах от литорали до наибольших глубин, но, как правило, в небольшом количестве. Из них чаще всего отмечаются *Soldanelonyx chappnisi* Walt., *S. monardi* Walt., реже - *Parasoldanelonyx parvisculatus* (Walt.) и *Porolomannella violacea* (Kram.).

Стрекозы (Odonata). В затишно-зарослевой литорали заливов озера на глубинах до 2 м найдены личинки 8 видов. Среди них виды *Aeschna*, *Onychogomphus*, *Agrion*, *Sympetrum*, *Cordulia* и др. Численность их невелика. В питании рыб играют второстепенную роль.

Поденки (Ephemeroptera). В озере выявлено 20 видов. Большинство их географически широко распространены, а некоторые относятся к северным представителям фауны. Обитают преимущественно в верхней части литоральной зоны. Для прибойной каменистой литорали характерны виды *Heptagenia* - *H. dabecarlica* Bngtss, *H. sulphurea* Mull., *H. fuscogrisea* (Retz), - а также виды родов *Baetis*, *Ephemerella*, *Ordella* и др. Более разнообразен состав поденок в полузатишной литорали. Здесь, кроме указанных выше видов, встречаются *Siphonurus*, *Cloen*, *Centroptilum* и др. Часть поденок обитает и в нижележащих зонах. К их числу принадлежат *Ephemera vulgata* L., распространенная в заливах озера до глубин 5–9 м. На глубинах 3–4 м встречается *Ordella horaria* L., *O. modesta* Bgts., *Ephemerella ignita* Poda, а на меньших - *Centroptilum* sp. и *Cloen practextum* Bgts.

Веснянки (Plecoptera) - мало изученная группа донной фауны озера. Известно лишь 6 видов, обитающих в литоральной зоне, преимущественно в ее верхней части. Для прибойной литорали характерны *Perlodidae*, часто встречающиеся на нижней поверхности камней. Озеро также населяют представители родов *Leyctra*, *Nemura*, *Taenipteryx*, *Chloroperla* и *Capnia*.

Водяные клопы (Hemiptera). В затишно-зарослевой литорали озера найдено 14 видов водяных клопов. Обычны виды *Geris*, *Cymata*, *Micronecta*, *Notonecta* и др.

Ручейники (Trichoptera). В настоящее время известно 42 вида ручейников. Их фауна в озере состоит из широко распространенных палеарктических и европейских видов и видов сибирского происхождения [14]. Среди онежских ручейников встречаются многочисленные лимнофильные виды, в большой степени связанные с условиями полузатишной и затишно-зарослевой литорали, а также реофильные виды открытого прибойного побережья. Из последних

характерны *Rhyacophila nubila* Zett., *Polycentropus flavomaculatus* Pict., *Potamophylax stellatus* Curt., *Apatania wallengreni* McL., *Leptocerus annulicornis* Steph., виды *Hydropsiche* и *Chaetopteryx*. В затишно-зарослевой литорали обычны *Limnophilus*, *Phryganea*, *Oxyethira*, *Mystacides*, *Leptocerus*, на песчаных грунтах затишных и полузатишных участков прибрежья - *Molanna*, *Anabolia*, *Molannoides*, *Oecetis* и др. Дальше других видов в глубь озера проникают *Cyrnus flavidus* McL. и некоторые представители сем. *Leptoceridae*.

Жуки (Coleoptera). К настоящему времени в фауне озера зарегистрировано 86 видов жуков. Они обитают преимущественно в области затишно-зарослевой литорали, но изредка встречаются у берега в прибойной зоне. Из многочисленных видов сравнительно чаще других групп отмечены *Haliplus*, *Hygrotus*, *Oreodites*, *Agabus*, *Pibius*, *Gyrinus*, *Laccobius*, *Donacia*.

Хиროномиды (Chironomidae). Из всех групп донной фауны, населяющих Онежское озеро, хиროномиды занимают первое место по встречаемости и распространению. Они представлены во всех без исключения биотопах озера, а в мелководных заливах составляют основное ядро донного населения. Расчленение озера на части с разными естественными условиями создает богатство и разнообразие видового состава хиროномид. Из Онежского озера известен 101 вид комаров сем. *Chironomidae*. Большинство их обитает в заливах и неглубоководных районах озера - не менее 85% всего видового состава хиროномид озера. В основных глубоководных плесах и заливах (Центральное, Большое, Малое Онего, Большая губа, Чорга и др.) встречаются немногочисленные, преимущественно оксибионтные и холодолюбивые представители ортокладин, диамезин и хиროномин. Для профундали глубоководных районов особенно характерна личинка *Orthocladius parataticus* Tschern., обитающая повсеместно на илистых и песчано-илистых грунтах; местами единично встречаются *Limnophyes karelicus* (Tschern.), *Prodiamesa bathyphila* Kieff., *Protanypus* Kieff., *Cryptochironomus camptolabis* K., *Procladius choreus* (Mg.), реже - другие виды.

В иловой зоне евтрофированных заливов (заливы Шхерного района, губа Святуха и др.) обитают хиროномиды рода *Chironomus* (*Ch. plumosus* L., *Ch. anthracinus* Zett.), *Einfeldia carbonaria* (Mg.) и др. В затишно-зарослевой зоне особенно многочисленны виды родов *Glyptotendipes*, *Cryptochironomus*, *Endochironomus*. В прибойной каменистой литорали обычны *Cricotopus silvestris* F., *C. algarum* K., *C. saxicola* K., обитающие в водорослевых обрастаниях.

Удельный вес хиროномид в показателях биомассы озера невелик и составляет в среднем для всего водоема около 10% общей массы (0,1 г/м²) при средней численности около 17% общего количества макробентоса. В больших глубоководных плесах они в среднем не превышают 7-9% валовой биомассы (0,08-0,09 г/м²). Заметно

повышается их масса в составе биомассы неглубоких районов озера (Пялемское Онего и его близлежащие участки), доходя до 19% (0.2–0.3 г/м²). Но в небольших по площади евтрофированных заливах биомасса хирономид может достигать 90% от валовой биомассы бентоса (2–3 г/м²).

Из других представителей донной фауны следует упомянуть о видах, нередко встречаемых во многих районах озера, среди которых выделяются *Bezzia*, *Culicoides*, *Sialis lutaria* L., *Chaoborus crystallinus* Licht. и другие двукрылые. Систематика многих из них изучена слабо.

К настоящему времени из бентоса Онежского озера известно 547 видов беспозвоночных (табл. 1), составляющих не менее 40% донного населения озер Карелии. Наиболее разнообразны и обильны водные насекомые, на которых приходится почти 55% от общего числа видов донных беспозвоночных водоема.

Число видов в Онежском озере по некоторым группам мало уступает их общему числу в озерах Карелии (нематоды, пиявки, мшанки и др.); по другим группам разница в количестве видов значительна (ручейники, жуки, водяные клещи и др.).

Приведенные для сравнения данные по составу бентоса Ладожского озера показывают, что оно превосходит Онежское озеро по числу видов многих групп. Исключение составляют лишь нематоды, остракоды, жуки. Эти различия обусловлены не только степенью изученности донной фауны, но и более богатым составом донного населения Ладожского озера по сравнению с Онежским. Вместе с тем обращает на себя внимание большое число общих видов в обоих озерах, количество которых достигает 319 (около 60% состава бентоса Онежского и свыше 50% – Ладожского озера). Эти озера также слабо различаются составом доминирующих видов и структурой биоценозов [13, 24].

В общем составе донной фауны Онежского озера основное место занимают широко распространенные палеарктические виды, значительную роль играют также северные и европейские формы, в меньшей степени – сибирские, в еще меньшей – западноевропейские представители, свойственные только Карелии (5 видов олигохет) и оз. Байкал (*Lamprodrilus achaetus*). Характерно наличие реликтовых организмов. Такой разнородный состав донной фауны Онежского озера и вообще озер Карелии обусловлен их географическим положением, разнообразием естественных условий и историческими причинами.

Из выявленных в бентосе Онежского озера 547 видов около 25–30% широко распространены в водоеме, остальные встречаются реже. Более 80% от общего числа видов населяют преимущественно прибрежную область, а открытые части озера – менее 20%. Около 70% видов обитают в основном на поверхности грунта и в придонном слое воды, в толще донных отложений живут не менее 30% видов онежского бентоса.

Многие виды ракообразных, водяных клещей и представителей некоторых других групп фауны совершают активные миграции

Т а б л и ц а 1

Количество видов донной фауны в озерах Онежском, Ладожском и Карелии

Группы	Онежское озеро	Ладожское озеро	Общие виды	Озера Карелии
Губки	3	3	2	4
Гидры	2	2	2	3
Турбеллярии	6	15	4	16
Нематоды	18	10	9	19
Олигохеты	61	41	38	105
Пиявки	13	14	10	17
Мшанки	5	5	4	6
Гастроподы	28	30	27	34
Двустворчатые моллюски	21	21	14	28
Кладоцеры (придонные)	23	34	20	59
Копеподы (придонные)	11	10	7	29
Остракоды	11	4	3	25
Высшие ракообразные	8	9	7	10
Водяные клещи	42	81	28	140
Стрекозы	8	15	3	32
Поденки	20	27	17	44
Веснянки	6	7	3	18
Водяные клопы	14	19	9	50
Ручейники	42	78	32	177
Жуки	86	29	19	215
Хирономиды	101	103	60	140
Прочие группы	18	13	10	46
Всего:	547	570	321	1203

в вышележащие слои воды, где держатся более или менее продолжительное время. Особый интерес из них представляют ценные в кормовом отношении реликтовые рачки мизис, палласея и гаммаракантус. В глубоких плесах их численность в среднем колеблется от 10 до 12 экз./м², биомасса составляет в среднем около 0.15–0.14 г/м². При этом 64–73% массы приходится на долю мизид, до 20–21% – на палласею и 7–10% – на гаммаракантуса. В северо-восточных неглубоких районах нектобентосных рачков (мизис, палласея) значительно меньше, чем в основных плесах. По приближенным подсчетам их биомасса составляет в этих районах менее 0.1 г/м² и в среднем для озера близка к 0.1 г/м².

Значительное место среди донной фауны Онежского озера занимают представители мезо- и микробентоса. К их числу относятся нематоды, галакариды, гарпактишиды, циклопиды, остракоды, мелкие турбеллярии, корненожки, тардиграды и др. Численность мезо- и микробентоса очень велика – от нескольких десятков тысяч до 200 тыс. экз./м². Особенно многочисленны нематоды (17–160 тыс. экз./м²), циклопиды (14–30 тыс. экз./м²) и гарпактишиды (7–26 тыс. экз./м²). Биомасса их достигает 1–2 г/м².

Разнообразие состава донной фауны в Онежском озере делает ее в кормовом отношении весьма ценной для рыб. В питании последних особенно велика роль водных насекомых, которых потребляет более 20 видов рыб. Из них в питании наиболее широко используются хирономиды (более 20 видов рыб), ручейники (17), поденки (11). Из высших ракообразных в питании рыб выделяются палласея (14 видов рыб), мизис (13), понтопорей (9), гаммаракантус (5). Далее следуют прочие ракообразные (15 видов рыб), гастроподы (11), сферииды (7). Велика также и роль олигохет как корма для рыб.

Состав пищи рыб во многом зависит от места их нагула. В глубоких районах значительно повышается роль реликтовых ракообразных, а в прибрежных зонах и заливах возрастает потребление водных насекомых (преимущественно хирономид, ручейников), а также моллюсков. Перечисленные группы донной фауны составляют основу существования бентосоядных рыб в Онежском озере. Роль остальных групп бентоса в питании рыб незначительна.

Основные типы биоценозов

Комплексный подход к исследованию донной фауны Онежского озера [1–3, 5, 19, 22, 23] позволил пересмотреть основные типы биоценозов донных беспозвоночных Онежского озера и критически подойти к схеме, предложенной С.В. Гердом (10) для характеристики биоценозов бентоса больших озер Карелии. Особую роль в этом сыграли исследования Б.М. Александрова – основоположника классификации сообществ донного населения этого крупнейшего в Европе водоема.

По ряду сходных признаков, обусловленных общим характером субстрата, где особенно учитывались нами физико-химические условия и биотические структурные связи, биоценозы бентоса Онежского озера можно объединить в пять основных групп: пелофильные, псаммофильные, псаммофильно-литореофильные, литофильные и фитофильные (табл. 2). Для каждой биоценотической группировки свойствен определенный состав биоценозов, имеющих ряд общих компонентов донной фауны.

Наибольшим богатством и разнообразием фауны в Онежском озере отличается каменистая прибойная литораль. Характерным для литофильных группировок бентоса, свойственным каменистой и ска-

Схема основных донных типов биоценозов Онежского озера

Биоценоз	Глубина, м	Грунт	Зона озера	Район озера
I Пелофильный: Oligochaeta-Gammaracanthus Lamprodrilus-Gammaracanthus Pontoporeia-Gammaracanthus беленый Oligochaeta-Gammaracanthus	30-40 50 30-40 30	Ил Тот же " " Ил, песчано-иловистый, песок с гравием Ил	Глубоководная профундаль Та же " " Верхняя профундаль, сублитораль	Глубоководные плесы Глубоководные заливы Тот же " "
Pontoporeia-Sphaerium	10-30	Ил	Мелководная профундаль Та же " "	Мелководные плесы Мелководные заливы Тот же
Chironomidae-Pontoporeia Chironomidae-Pisidium	5-15 5-15	Тот же " "	Та же " "	Мелководные заливы Тот же
II Псаммофильный: Oligochaeta-Pisidium	5-10	Гесек	" "	" "
III Лито-псаммофильный: Paludicella-Valvata	5-25	Каменисто-песчаный	Сублитораль, сельги	Подводные склоны
IV Литофильный, лито-псаммофильный: Herpagnia-Limnaeidae	до 10-20	Каменистый, каменисто-песчаный	Литораль, луги	У побережья главных плесов
V Фитофильный: зрелой Phragmites зрелой Potamogeton	до 3-5 до 3-5	Каменисто-песчаный с детритом Песчаный с детритом	Загишная литораль Та же	Закрытые заливы и проливы Тот же

листой литорали, а также каменистым мелям-лудам озера следует считать биоценоз *Heptagenia-Limnaeidae*.

Основными его компонентами выступают поденки рода *Heptagenia*, веснянки *Perlodidae*, брюхоногие моллюски *Radix ovata*, *Galba palustris perigriformis*, *Cyraulax gredleri*, ручейники *Potamophylax stellatus*, *Chaetopteryx* sp., хиროномиды *Cricotopus algarum*, *C. silvestris*, *Orthocladius saxicola*, водяные клещи *Lebertia stakelbergi saxicola* и другие представители донной фауны. Среди этого биотопа значительной бедностью фауны отличаются прибойная скалистая литораль и в особенности галечное побережье, характеризующиеся низкой плотностью населения и небольшим числом представителей биоценоза *Heptagenia-Limnaeidae*.

На чистых песках озера господствует псаммофильная биоценотическая группировка бентоса. Она отличается бедностью состава и разреженностью населения, среди которого встречаются представители пелофильной группировки (хиროномиды, олигохеты, пизидиумы и др.), а также реликтовые ракообразные (мизис, понтопорей и палласей). Биомасса бентоса на чистых песках колебалась в пределах от 0,05 до 0,93 г/м² при преобладающей роли малощетинковых червей *Pelosclex ferox*, *Lamprodrilus isoporus* и хиროномид *Procladius choreus* (Mg.), *Microtendipes chloris*.

Наиболее бедно население песчаных грунтов прибрежной литорали (восточное побережье Центрального Онего), где обитают преимущественно хиროномиды (*Cryptochironomus rolli*). Беспозвоночные распространены главным образом в благоприятной для жизни нижней зоне литорали. Псаммофильный биоценоз *Oligochaeta-Pisidium*, характерный для мелководной Свирской губы, более богат в качественном и в количественном отношении. Наличие в этом районе истока из Онежского озера создает благоприятные условия для существования - помимо указанных представителей олигохет и моллюсков из родов *Eupisidium*, *Euglesa* - также для понтопореи, мизис, сфержума, вальваты, нематод, хиროномид и других фаунистических групп. Средняя биомасса бентоса этого участка колеблется от 0,6 до 4 г/м² песчанистого дна. По данным Б.М. Александрова [5], Свирское Онего служит местом нагула сигов и других бентосоядных рыб.

Каменисто-песчаные грунты sublиторальной зоны озера населены элементами донной фауны смешанных биоценологических группировок. Здесь распространены как литоральные виды *Anisis conventus*, *Cyraulax gredleri*, *Acroloxus lacustris*, *Spongilla* sp., *Asellus aquaticus*, *Areteomalis lomandi*, *Lumbriculus variegatus* и др., так и представители пелофильной группировки *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Pelosclex ferox*, *Lamprodrilus isoporus*, *Pisidium conventus* и др., а также мизис и палласей. Сравнительно часто встречаются мшанки *Poludicella articulata*, *Valvata cristata*, водяные клещи и хиროномиды (*Procladius*, *Tanytarsus verralis* и др.). Несмотря на значительное разнообразие качественного состава,

этот биоценоз (*Poludicella-Valvata*) значительно разрежен. Средняя биомасса бентоса в этой зоне колеблется от 0.2–0.3 до 2.8 г/м². Сублитораль Онежского озера, обладающая довольно благоприятными физико-химическими условиями и населенная крупными и разнообразными донными организмами, представляет собой зону нагула многих стад ихтиофауны.

Состав фитофильного биоценоза наиболее разнообразен и богат количественно. Среди водорослевых обрастаний стеблей и листьев водных макрофитов и их корневых сплетений встречается около половины видов и форм, известных для всего Онежского озера. Распространение макрофитов в Онежском озере ограничено небольшими закрытыми заливами преимущественно в северной части водоема, поэтому их фитофильные биоценозические группировки пространственно ограничены. Из водной растительности, среди которой наиболее развиты заросли тростника и разные виды рдестов, встречаются губки, мшанки, олигохеты (*Ripistes parasita*, *Stylaria lacustris*, *Aeolosoma hemprichi*), виды родов *Nais*, *Chaetogaster*, *Pristina*, а также широко распространенный *Lumbriculus variegatus*, хирономиды (преимущественно из трибы *Tanytarsus*, *Procladius* и др.), поденки (*Ephemera vulgata*, *Ordella horaria*), вислокрылки и ручейники (*Cynys flavidus*, *Limnophilus stigma*), стрекозы (роды *Aeschna*, *Gomphus*), водяные клопы, жуки, клещи и другие представители фауны. Биоценоз бентоса зарослей изучен недостаточно.

В илистых мелководных (глубины менее 10–15 м) участках небольших закрытых заливов (губы Великая, Челмужская, Святуха и др.) господствующими пиллофильными биоценозами являются *Chironomidae-Pontoporeia*, *Chironomidae-Sphaeriidae*. Такие участки озера отличаются значительной евтрофностью, что приближает их к ряду малых и средних озер Карелии. Поэтому биоценозы бентоса губ Великой, Челмужской, Святухи и некоторых других сходны с биоценозами небольших евтрофированных карельских озер и не типичны для глубоководного и холодноводного Онежского озера. Кроме доминирующих личинок хирономид (*Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus nigridens*) и понтопореи, в составе биоценоза *Chironomidae-Pontoporeia* видное место занимают двустворчатые моллюски из родов *Neopisidium*, *Euglesa*, а также малощетинковые черви *Pelosclex ferox*, *Tubifex tubifex*. Роль остальных групп бентоса менее значительна. Средние величины биомассы донных беспозвоночных значительны (до 6 г/м²), причем больше половины ее приходится на долю понтопореи и хирономид.

В состав биоценоза *Chironomidae-Euglesa*, кроме доминирующих хирономид (род *Chironomus*) и пизидиумов, входят олигохеты (*Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*), нематоды и представители других групп бентоса. Средние величины биомассы колеблются от 1.4 до 5 г/м² при доминирующей роли хирономид.

Профундальной зоне свойственны пелофильные биоценозы. Среди них наиболее характерны *Oligochaeta-Gammaracanthus*, *Pontoporeia-Sphaeriidae*, *Chironomidae-Pontoporeia*, *Chironomidae-Pisidium*.

Самым большим по размерам занятой площади следует считать глубинный биоценоз *Oligochaeta-Gammaracanthus*. Он приурочен к профундали основных глубоководных плесов (Центральное, Большая, Малое Оного, Большая и Чорга и др.) и занимает более 40% площади дна озера с глубинами свыше 30-40 м. Характеризуется наличием структурных шлов и постоянно низкими придонными температурами, мало меняющимися в течение года.

Главную роль в составе биоценоза играют малощетинковые черви *Lamprodrilus isoporus*, *Peloscoclex ferox*, *Stylodrilus heringianus*. Среди них часты *Alexandrovia onegenensis*, *Tubifex tubifex*, *Rhynchelmis granuensis*, *S. parvus*. Однако для этого биоценоза характерен реликтовый рачок *Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris*. Его местонахождение и определяет общие границы рассматриваемого биоценоза. Из других элементов бентоса обычны хирономиды (характерен *Orthocladus paratahricus*), понтопорея, мизис, лизидиум (характерен *Neopisidium conventus*), а также нередки палласея, циклопиды, галакариды, нематоды. Эти представители фауны, встречаясь во всех участках глубинной области, определяют основной состав донного биоценоза. Другие же компоненты бентоса обычно редки и малочисленны. Ряд представителей этого биоценоза широко распространен в озере и входит в состав других биоценозов.

В пределах основного биоценоза *Oligochaeta-Gammaracanthus* Б.М. Александров выделяет два подтипа: *Lamprodrilus-Gammaracanthus* и *Pontoporeia-Gammaracanthus*. Несмотря на то что в них полностью сохраняется состав основного биоценологического комплекса, в первом из них, распространенном в наиболее глубоких участках озера, доминируют лампродрилюс и гаммаракантус, во втором - численность понтопореи достигает уровня олигохет, являющихся вообще преобладающей группой в основном биоценозе. В участках с глубинами до 30-50 м господствует подтип *Pontoporeia-Gammaracanthus*. Большие скопления здесь понтопореи широко используются в питании нагульных стад рыб (в частности, сигов ямного и лудоги).

Из всех представителей фауны донных беспозвоночных в составе биоценоза *Oligochaeta-Gammaracanthus* наиболее высокие количественные показатели дают олигохеты (до 0,5 г/м²) и понтопорея (до 1 г/м²). Однако по периферии этого биоценоза заметно не только снижение встречаемости отдельных видов малощетинковых червей, но и общее сокращение их численности. Эти участки дна приходятся на верхнюю профундаль, часто на сублитораль (глубины менее 30 м). Биомасса бентоса здесь колеблется в пределах от 0,5 до 1 г/м². Кроме основных групп биоценоза *Oligochaeta-Gammaracanthus* большую роль в составе донной фауны этой полосы озера играют лизидиум, мизис, не-

матода, палласея и др. Эта зона посещается бентосоядными рыбами для нагула.

Пелофильный биоценоз - Pontoporeia-Sphaeriidae свойствен илстым грунтам профундали неглубоких (10-30 м) северо-восточных районов озера с летними придонными температурами 10°C и выше (Кузарандское, Пялемское, Толвуйское, часть Повенецкого Онего). Бентос представлен здесь главным образом понтопореей и моллюсками из сем. Sphaeriidae (*Euglesa henslovana*, *E. liljeborgi*, *N. conventus*, *Amesoda solida*), из других групп часты хирономиды, нематоды, микробентические ракообразные. С уменьшением глубины озера удельный вес олигохет в биоценозе постепенно убывает. Однако биомасса бентоса здесь довольно высокая (свыше 5 г/м² дна), причем первое место в ней принадлежит понтопорее (30-40% биомассы).

Количественная оценка зообентоса

Характер распределения количественных показателей бентоса в Онежском озере подчиняется определенной закономерности: средние величины численности и биомассы донной фауны возрастают с увеличением глубины и от плотных грунтов к жидким илам. Однако роль доминирующих групп в составе биомассы неодинакова: до глубин 40-50 м преобладают понтопореея, а в более глубоких местах - малощетинковые черви. Повышение удельного веса той или другой группы бентоса и определяют его биомассу в профундальной зоне.

Самые высокие количественные показатели бентоса (1.8 г/м²) свойственны впадинам и ямам с глубинами до 40-50 м в Толвуйском, Пялемском, Кузарандском, Большом, Центральном Онего. Такие величины биомассы обусловлены значительным развитием здесь понтопореей, моллюсков (особенно сфериум), хирономид (крупных мотылей), ручейников, поленок и других групп фауны, имеющих довольно большую индивидуальную массу тела. В остальных плесах и заливах Онежского озера показатели биомассы несколько ниже и колеблются от 0.8 до 1.2 г/м² (табл. 3, 4).

Анализируя средние многолетние величины биомассы донной фауны (табл. 3, 4), видно, что показатели ее изменяются незначительно. В среднем для Онежского озера биомасса макробентоса колебалась по годам от 1.1 (1954) до 2.6 г/м² (1966) при изменении средней численности от 1100 (1954) до 2800 экз./м² (1964) (см. табл. 6). На период 1974 г. средняя биомасса бентоса составила 1.8 г/м² при средней численности 1800 экз./м² (табл. 5). Средняя многолетняя биомасса донной фауны Онежского озера равна 1.15 г/м², а средняя многолетняя численность - 572 экз./м².

Как видно из табл. 3-5, численность и биомассу бентоса определяют малощетинковые черви (до 60% биомассы и 42% численности), понтопореея (около 20% биомассы, 12% численности), хирономиды (около 8-10% биомассы, свыше 15% численности),

Т а б л и ц а 3

Распределение донной фауны по районам
Онежского озера, г/м²

Район озера	Олигохеты	Понтопорей	Хирономиды	Лизидиум	Прочие группы	Всего
Большая губа	0.78	0.14	0.09	0.03	0.02	1.06
Повенецкое Онего	0.46	0.29	0.12	0.04	0.05	0.96
Толвуйское Онего	0.28	0.63	0.19	0.09	0.52	1.71
Пялемское Онего	0.27	0.34	0.23	0.12	0.25	1.21
Кузарандское Онего	0.31	0.39	0.20	0.08	0.20	1.18
Малое Онего	0.56	0.46	0.09	0.05	0.04	1.20
Большое Онего	0.80	0.14	0.08	0.05	0.03	1.10
Центральное Онего	0.81	0.18	0.10	0.04	0.05	1.18
Петрозаводская губа	0.36	0.25	0.14	0.05	0.04	0.84
Кондопожская губа	0.47	0.03	0.08	0.02	0.06	0.66
Губа Чорга	0.68	0.18	0.11	0.05	0.08	1.10
Свирское Онего	0.33	0.25	0.16	0.05	0.09	0.88
Среднее для озера	0.69	0.23	0.11	0.05	0.07	1.15
То же, %	60.0	20.0	9.6	4.3	6.1	100

Примечание. Представлены средние многолетние показатели биомассы бентоса.

пизидиумы (3–4% биомассы и численности). Роль прочих групп незначительна. Кроме макробентоса, встречаются нектобентические ракообразные (мизис, палласея, гаммаракантус), которые в общей биомассе, по данным Б.М. Александрова, составляют в среднем около 0.1 г/м².

Анализируя фауну донных беспозвоночных Онежского озера, следует отметить устойчивость ее состава и незначительные флуктуации количественных показателей во все годы и все сезоны (табл. 6).

Устойчивый характер донной фауны обусловлен преобладанием в озере первичноводных элементов. Малошетиновые черви, определяющие наряду с понтопореей в общих чертах основные количественные показатели бентоса благодаря многолетнему жизненному циклу, – постоянный компонент донного населения. Биология реликтового рачка понтопорей и двустворчатых моллюсков из родов *Euglesa* и *Neopisidium* также позволяет им во все сезоны года быть постоянными элементами бентоса.

Все это несомненно повышает ценность кормовых организмов для бентосоядных рыб. Донная фауна используется рыбами в разной степени. Наиболее ценно и легкодоступно для рыб население нижней литорали биоценозов *Poludicella-Valvata*, *Pontoporeia-Sphaeriidae*, *Chironomidae-Pontoporeia*, *Pontoporeia-Gammaracanthus*, а также фауна луд и сельг озера. В этих зонах

Т а б л и ц а 4

Распределение донной фауны по численности (I), экз./м², и биомассе (II), г/м², по районам Онежского озера (1974 г.)

Район озера	Олигохелы		Понгопорей		Хирономиды		Пизидиум		Прочие группы		Всего	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
	Большая губа	385	1.276	539	0.077	88	0.066	11	0.011	297	0.011	1320
Повенецкое Онего	244	0.634	125	0.128	235	0.106	11	0.002	504	0.114	1119	0.984
Толвуйское Онего	367	0.041	253	0.341	107	0.08	57	0.083	233	0.088	1017	0.553
Малое Онего	173	0.356	330	0.521	33	0.022	29	0.011	111	0.007	676	0.917
Центральное Онего	424	0.561	399	0.932	330	0.162	22	0.019	366	0.079	1541	1.693
Большое Онего	1797	0.829	212	0.284	378	0.177	80	0.128	852	0.429	3319	1.847
Свирское Онего	376	0.687	60	0.032	369	0.195	55	0.058	123	0.032	989	1.004
Среднее для озера	538	0.626	274	0.371	220	0.116	38	0.045	355	0.100	-	-

Т а б л и ц а 5

Средние величины численности и биомассы бентоса
Онежского озера (1974 г.)

Название группы	Численность		Биомасса	
	экз./м ²	%	г/м ²	%
Oligochaeta	724	42.4	0.135	62.6
Pontoporeia	212	12.4	0.316	17.4
Chironomidae	267	15.7	0.140	7.7
Pisidium	52	3.1	0.063	3.5
Valvata	3	0.2	0.006	0.3
Nematoda	359	21.0	0.014	0.8
Cyclopoida	50	2.9	0.007	0.3
Hydrachnellae	6	0.4	0.003	0.2
Ostracoda	8	0.5	0.001	0.1
Sphaerium	3	0.2	0.095	5.2
Прочие группы	22	1.2	0.034	1.9
В с е г о:	1706	100.0	1.814	100.0

Т а б л и ц а 6

Годовые показатели средних величин численности
и биомассы бентоса Онежского озера

Год исследования	Средняя численность, экз./м ²	Средняя биомасса, г/м ²	Доминирующая группа
1954	1093	1.166	Олигохеты, понтопорейя
1955	1688	1.996	То же
1960	2084	1.465	" "
1964	2807	1.815	Олигохеты, понтопорейя, пизидиум
1966	2119	2.671	Олигохеты, понтопорейя
1974	1706	1.814	То же

обитают не только представители литорального комплекса бентоса, но и профундального, включая население глубинных участков водоема. Глубокие холодноводные части озера (глубже 40-50 м), населенные преимущественно олигохетами (*Lamprodrilus*, *Stylo-drilus*), по мнению Б.М. Александра [2], рыбами не используются. Однако в результате проведенных исследований на других водоемах [18] имеются основания предполагать, что состав основ-

ного биоценоза Онежского озера *Oligochaeta-Gammaracanthus*, с его группировкой *Lamprodrilus-Gammaracanthus* потребляется рыбами в достаточной мере. Значительно слабее используются ихтиофауной, в частности сигами, скопления понтопореи в Толвуйском и Пялемском Онего, а также запасы мизид, обитающих как у дна, так и в водной толще озера.

Многолетние исследования показали, что Онежское озеро располагает большими запасами ценного корма, который обеспечивает существование рыбных стад. Сравнительно небольшие величины биомассы бентоса на единицу площади озера компенсируются его огромными размерами. Богатство качественного состава бентоса в известной мере способствует жизни в Онежском озере разнообразных представителей ихтиофауны.

Онежское озеро по величине биомассы донной фауны значительно превосходит олиготрофные озера Карелии (Сегозеро, Топозеро, Пяозеро), но зато несколько уступает сходному с ним Ладожскому озеру (биомасса, по данным Г.Н. Стальмаковой [24], составляет в среднем 2 г/м^2).

Результаты многолетних исследований донной фауны Онежского озера показали устойчивый характер ее качественного состава и количественных показателей во все годы и сезоны. Несмотря на влияние на водоем антропогенного фактора (интенсивное развитие промышленности и градостроительства по акватории озера), его экосистема, судя по состоянию зообентоса, в общем почти неизменна; заметны лишь локальные изменения (Кондопожская, Петрозаводская губы), вызванные влиянием сточных вод.

В дальнейшем необходим постоянный контроль за состоянием численности и биомассы массовых видов бентофауны и за степенью устойчивости биоценозов озера. Это позволит разработать мероприятия, направленные на поддержание стабильности сообществ и познание сукцессионных процессов в пресных водоемах, а знание характерных особенностей экосистемы позволит обнаружить изменения ее нормального функционирования.

Л и т е р а т у р а

1. А л е к с а н д р о в Б.М. Схема биоценозов Онежского озера. – В кн.: Гидробиологические исследования. Тарту, 1962, т. 3, с. 181–186.
2. А л е к с а н д р о в Б.М. О нектобентосных реликтовых ракообразных Онежского озера. – В кн.: Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск, 1963, вып. 1, с. 38–41.
3. А л е к с а н д р о в Б.М. К вопросу о влиянии температурных и кормовых условий на распределение рыб-бентофагов в Онежском озере. – В кн.: Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск, 1964, вып. 8, с. 87–103.

4. Александров Б.М. Двустворчатые моллюски озер Карелии. - В кн.: Фауна озер Карелии. М.; Л.; 1965, с. 96-111.
5. Александров Б.М. О микробентосе Онежского озера. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера в 1965 г. Петрозаводск, 1967, вып. 2, с. 40-41.
6. Александров Б.М. О раках Карелии. - Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ, 1968, т. 4, вып. 3, с. 188-209.
7. Александров Б.М. Об изучении состава донной фауны Онежского озера. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск, 1968, вып. 3, с. 37-89.
8. Баранов И.В. Лимнологические типы озер СССР. Л., 1962. 276 с.
9. Герд С.В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии. - Тр. Карел.-Фин. отд-ния ВНИОРХ, 1946, т. 2, с. 26-139.
10. Герд С.В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. - Тр. Карел.-Фин. ун-та, 1949, т. 4, с. 149.
11. Грабье С.А. (Hrabě S.A.) Олигохеты Онежского озера по сборам Б.М. Александрова в 1930-1932 гг. - Spisy Přírodověd. fak. Univ. Brně, 1962, vol. 17, S.272-333.
12. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л., 1952. 376 с.
13. Иоффе Ц.И. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение. - Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 2, вып. 2, с. 89-141.
14. Качалова О.Л. Ручейники Карелии. - В кн.: Фауна озер Карелии. М.; Л., 1965, с.206-208.
15. Кесслер К.Ф. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края преимущественно в зоологическом отношении. - Прилож. к Тр. I съезда русск. естествоисп. СПб. 1868, с. 144.
16. Клякина Е.А. Видовой состав, биомасса и химический состав высшей водной растительности губ Повенецкого залива Онежского озера. - В кн.: Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1974, с. 151-167.
17. Линько А.К. Материалы к фауне Онежского озера. - Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Протокол 7 засед. 1898, т. 29, вып. 1, с. 17-29.
18. Попченко В.И. Олигохеты водоемов Карелии. Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1972. 26 с.
19. Попченко В.И. Характер весеннего зообентоса Онежского озера. - В кн.: Отчетная сессия СевНИОРХ за 1973-1974 гг. Петрозаводск, 1975, с. 141-143. (Тез. докл.).
20. Соколова В.А. Гастроподы озер Карелии. - В кн.: Фауна озер Карелии. М.; Л., 1965, с. 85-96.

21. С о к о л о в а В.А. Исследование бентоса литорали Большой губы Повенецкого залива. – В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозавдск, 1962, вып. 4, с. 101-105.
22. С о к о л о в а В.А. О донной фауне Большой губы Онежского озера. – В кн.: Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозавдск, 1974, с. 168-178.
23. С л е п у х и н а Т.Д. Зообентос литорали Онежского озера. – В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 169-182.
24. С т а л ь м а к о в а Г.К. Зообентос Ладожского озера. – В кн.: Биологические ресурсы Ладожского озера. (Зоология). М.; Л., 1968, с. 4-71.
25. Ф и л и м о н о в а З.И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии. – В кн.: Фауна озер Карелии. М.; Л., 1965, с. 111-146.
26. Я р ж и н с к и й Р.Ф. О фауне ракообразных Онежского озера. – Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Протокол 4 засед. СПб., 1870, вып. 1, с. 61-63.
27. L o v e n S. Till fragen om isshaps faunans utsträckning öfver en del of Nordens festland. – Overs. K. Vet. Acad. Forh., 1862, vol. 19. p. 463-468.

ОБ ОТРИЦАТЕЛЬНОМ ГРАДИЕНТЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
БЕНТОСА В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Куйбышевское водохранилище с его огромным бассейном, включившим до создания Нижнекамского и Чебоксарского гидроузлов такие притоки как Сура, Ока, Ветлуга, Вятка и Белая, получало огромное количество аллохтонного органического вещества. Среднегодовой суточный приход взвешенных веществ в Куйбышевском водохранилище из Волги до зарегулирования составлял 230 кг/с, из Камы – 270 кг/с, а среднегодовой сток был равен приблизительно 15 млн. т [10]. Нет оснований полагать, что за последние годы он существенно уменьшился. Если принять, что органическое вещество во взвешенных речных наносах составляет 5–10% из общей массы, то с водами Волги и Камы в Куйбышевское водохранилище ежегодно вносится более 1 млн. т взвешенного органического вещества.

Взвешенное органическое вещество, поступающее из небольших притоков Куйбышевского водохранилища (Уса, Свияга, Казанка, Меша, Майна, Б. Черемшан и др.), аккумулируется в эстуариях этих рек, образующих заливы, иногда очень обширные, и для самого водохранилища большого значения не имеет. В то же время оно обуславливает высокую бентическую продуктивность в заливах [4].

Интенсивность оседания взвесей теснейшим образом связана с падением скоростей течения вдоль водохранилища. В пределах Волжского плеса¹ скорость течения падает настолько, что поверх коренных волжских грунтов, представленных песками разной крупности, образуется слой илilка за счет выпадения из толши воды илистых фракций. Ранее, за первые годы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища, мы приводили наглядный пример со ст. 50 (бывшее русло Волги между Звениговым и Куренем), находящейся в верхней части Волжского плеса [3], где в течение одного вегетационного периода с уменьшением скорости течения увеличивается прозрачность воды и в десятки раз возрастает биомасса бентоса. Таким образом, в Волжском и Камском плесах ежегодно идет последовательное повышение трофии грунтов за счет выпадения аллохтонных взвесей.

Еще зимой, вслед за сработкой уровня водохранилища для нужд гидроэнергетики, в верхней части Волжского и Камского плесов

¹ Здесь и ниже мы пользуемся принятой на Куйбышевской биостанции номенклатурой плесов Куйбышевского водохранилища [2].

устанавливается речной режим и скорости течения по сравнению с летними значительно увеличиваются, достигая местами 1.30–1.50 м/с [1]. Затем наступает весенний паводок, когда скорости течения возрастают еще больше. Естественно, что легкие фракции донных отложений подхватываются течением и сносятся, переотлагаясь в озеровидных расширениях водохранилища за пределами Волжского плеса. Поскольку динамическая ось потока следует по бывшему руслу Волги, сносимые илистые фракции отлагаются в волжском русле, лишь в слабой степени затрагивая широкие пространства залитой суши. Именно поэтому процессы илообразования на затопленной суши за время существования водохранилища шли очень медленно. Если на бывшем русле Волги в озеровидных плесах, по устному сообщению Л.А. Выхристюк, исследовавшей донные отложения Куйбышевского водохранилища спустя 20 лет после его возникновения, толщина ила достигает 1 м и более, то на затопленной суши до последнего времени дночерпателем прощупываются коренные грунты залитой территории (почва, дерновина и т. п.). Чем далее вниз по водохранилищу, тем меньше аллохтонных волжских взвесей переносится течением, которое на бывшем русле Волги в озеровидных плесах не превышает 15–20 см/с.

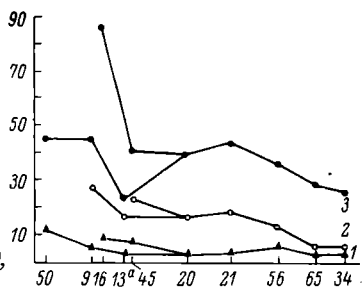
Подавляющее большинство бентических организмов Куйбышевского водохранилища принадлежит к детритоядам, для существования которых накопление органического вещества на дне водохранилища имеет решающее значение. Прежде всего это тубифициды (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Euiliodrilus hammoniensis*, *Eu. moldaviensis*, *Isochaetides newaensis*, *I. michaelsoni*, *Tubifex tubifex* и др.) На их долю приходится в среднем 40% биомассы бентоса в Волжском плесе и более 80% на бывшем русле Волги в озеровидных плесах. В Волжском плесе весьма существенное значение (в среднем около 50% биомассы) имеют пизидииды, фильтрующие придонный сестон и верхний слой донного бактериодетрита. Остальные группы менее существенны, но и среди них к детритоядам относятся мотыль *Chironomus plumosus*, некоторые другие хирономиды и гаммариды. Значение хищников (гидры, пиявки, наидиды, некоторые хирономиды) в общей биомассе бентоса очень невелико.

В процессе анализа распределения бентоса вдоль продольной оси водохранилища были выбраны осредненные значения суммарной биомассы для каждой русловой станции от Волжского плеса до Приплотинного, а также в камской ветви, по трехлетиям – в первые годы существования водохранилища (1963–1965), в начале второго десятилетия (1969–1971) и в последние годы (1975–1977). По этим данным построен общий график (см. рисунок), на котором местоположение станции выдержано по масштабу.¹

¹ Биомасса бентоса дана без крупных моллюсков (униониды, живородка), распространенных в Волжском и Камском плесах, и дрейссены, обитающей повсеместно на различного рода субстратах, пригодных для ее прикрепления.

Средняя биомасса бентоса на бывшем русле Волги и Камы по продольной оси Куйбышевского водохранилища.

1 - 1963-1965 гг., 2 - 1969-1971 гг., 3 - 1975-1977 гг. По оси ординат - биомасса, г/м²; по оси абсцисс - станции: 50 - выше Звенигова (440 км от плотины Куйбышевского гидроузла), 9 - Васильево (385), 13а - Шеланга (330), 20 - Тетюши (240), 21 - ундорское расширение (180), 56 - Шиловка (110), 65 - Подвалье (60), 34 - Жадинский разрез в Приплотинном плесе (20), в камской ветви, 16 - Сорочьи Горы (360), 45 - Лайшево (320).



При рассмотрении графика сразу же обращает на себя внимание общий рост биомассы за время существования водохранилища. Если в 1963-1965 гг. уровень средней биомассы бентоса колебался в пределах 3-12 г/м², то в 1968-1971 гг. он поднялся до 5-27 г/м², а в 1975-1977 гг. достиг 25-86 г/м². Следовательно, отложения органического вещества в водохранилище в многолетнем аспекте носят кумулятивный характер.

Вместе с тем во всех трех случаях бросается в глаза закономерное уменьшение средней биомассы вниз по водохранилищу: в 1963-1965 гг. - в 4 раза по волжской ветви водохранилища в его верховьях и в 3 раза по камской, в 1969-1971 гг. - в 5 раз, в 1975-1977 гг. - в 2 раза по волжской и в 3.5 раза по камской ветви. Можно отметить некоторые нарушения равномерности падения биомассы по оси водохранилища, но и они являются закономерными. Так, падения количества бентоса свойственны ст. 13а и 20. Обе они находятся в сужениях водохранилища, одно у Шеланги в пределах Волжского плеса, другое возле г. Тетюши. Вследствие уменьшения живого сечения потока скорости течения в обоих случаях несколько повышаются. Поэтому седиментация органики здесь несколько ниже, чем в соседних станциях, а в соответствии с этим ниже количество бентоса. Начиная с Ундорского плеса (ст. 21) падение биомассы по водохранилищу выражено почти без отклонений.

Помимо количественных отчетливо выражены качественные изменения бентоса вдоль водохранилища. Для Волжского и Камского плесов характерно распространение реофильной фауны. В верхней части встречаются псаммореофильные виды *Propappus volki*, *Pontogammarus sarsi* и личинки рода *Cryptohironomus*. На всем протяжении плеса распространены пиявки *Glossiphonia* и *Herpobdella*, из олигохет - наидиды и характерные пелореофилы (*Isochaetides newaensis* и *I. michaelsoni*), разнообразная фауна пизидиид.

Число видов различных бентических групп беспозвоночных в Куйбышевском водохранилище по материалам 1975 г.

Группа	Волжский плес	Бывшее русло Влги	Затопленная суша
Олигохеты	38	27	24
Пиявки	4	2	1
Пизидииды	21	27	8
Амфиподы	5	3	3
Хирономиды	19	9	12

Начиная с волго-камского расширения (ст. 45) реофильная фауна, за исключением *Isochaetides*, почти полностью исчезает и количество видов уменьшается. Представление о сужении фаунистического состава бентоса по оси водохранилища дает таблица, в которую включены также данные о бентической фауне затопленной суши, где видовой состав еще более ограничен.

Характерно ли подобное обеднение состава и снижение численности донной фауны? Рассмотрим имеющиеся литературные данные.

Рыбинское водохранилище, занявшее главным образом долины рек Мологи и Шексны и лишь в южной части долину самой Волги от Рыбинска до Угличского гидроузла, имеет в общем блюдобразную форму. На бывшем русле названных рек за счет приносимой ими аллохтонной органики образовывались серые илы, которые заселяют численно богатый бентос с преобладанием *Chironomus plumosus* и *Isochaetides newaensis*. В последние годы он по своему обилию значительно превышает бентос других донных биотопов [5, 7]. По всей вероятности, на серых илах в Моложском и Шекснинском районах водохранилища, где оседает твердый сток рек Мологи и Шексны, такой градиент выражен. Горьковское и Саратовское водохранилища сходны по своей морфологии. У обоих вытянутая речная часть со сравнительно узкой долиной и расширенной нижней частью, особенно хорошо выраженной в Горьковском. В Волгоградском водохранилище такое расширение имеется в средней части, в районе Саратова, в то время как от Саратова до плотины Волгоградского гидроузла долина Волги сравнительно узкая и прямолинейная.

Ни в одном из этих водохранилищ отрицательного градиента количественного распределения бентоса отмечено не было. Авторы, изучавшие бентос [6, 8, 9], объясняют бедность верхних участков повышенными скоростями, препятствующими седиментации взвесей. Вместе с тем в нижней части этих водохранилищ отмечается увеличение количества бентоса по направлению к плотине. Так, в Горьковском водохранилище на бывшем русле Волги Юрьевоцкого створа, верхнего в озерной части, средняя биомасса бентоса в 1976 г. была 4 г/м², Пучежского — 9 г/м² и Чкаловского — 31.4 г/м².

Аналогичная картина с более низкими показателями биомассы свойственна затопленной суше.

В первые годы существования Саратовского водохранилища биомасса мягкого бентоса от верхнего участка к нижнему возрастала с 0.5 до 4.1 г/м². Следовательно, и здесь имела место подобная картина. В Волгоградском водохранилище обильнее других бентос в среднем участке, но из приведенных данных не выделены моллюски, в том числе дрейссена, нередко из-за неравномерности распространения искажающая картину распределения биомассы бентоса.

Очевидно, что в этих водохранилищах природа формирования донных отложений иная, чем в Куйбышевском. Все они, кроме Рыбинского, являются внутрикаскадными водохранилищами, в которых плотинами вышестоящих гидроузлов – Рыбинского для Горьковского водохранилища, Куйбышевского для Саратовского, Саратовского для Волгоградского – оказывается в значительной степени снятым такой важный компонент в балансе органического вещества, как аллохтонные взвеси. Основным источником органики остается в них фитопланктон и прибрежные макрофиты, остатки которых отлагаются на дне по мере их возникновения. Поскольку они сносятся, то чем дальше по водохранилищу, тем их становится больше, а следовательно больше становится и бентоса. Отметим еще раз, что, судя по биомассе, бентическая продуктивность этих водохранилищ значительно ниже, чем Куйбышевского.

Таким образом, отрицательный градиент распределения бентоса, обнаруженный нами в Куйбышевском водохранилище, является для водохранилищ волжского каскада не только не универсальным, но скорее уникальным. Объясняется это тем, что до последнего времени Куйбышевское водохранилище при его огромном бассейне в избытке получало аллохтонное органическое вещество, седиментация которого убывает вдоль по водохранилищу.

Осенью 1979 г. была перекрыта плотина Нижнекамского водохранилища, которая отсекла от Куйбышевского бассейна р. Белую, и осенью 1980 г. – плотина Чебоксарского гидроузла, сразу отделившая бассейны Суры, Оки и Ветлуги, не считая других, более мелких притоков. Теперь аллохтонные взвеси, несомые во время паводка и в межень этими реками вместе с волжскими и камскими водами, вместо Куйбышевского будут аккумулироваться в Чебоксарском и Нижнекамском водохранилищах. Какова бы ни была конструкция паводочных водосбросов этих гидроузлов, в водохранилищах в результате падения скоростей течения будет происходить выпадение взвесей, поступающих с площади их водосбора. Куйбышевское водохранилище будет недополучать значительное количество аллохтонной органики, что не может не сказаться на его биопродуктивности. Каковы будут эти потери, должны показать дальнейшие исследования.

Л и т е р а т у р а

1. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ. Куйбышевское водохранилище. Л., 1973. 268 с.
2. Д з ю б а н Н.А. О районировании Куйбышевского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 8-9, с. 53-56.
3. Л я х о в С.М. Основные черты распределения бентоса в Куйбышевском водохранилище. — В кн.: Матер. Первого научно-технического совещания по изучению Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963, вып. 3, с. 83-88.
4. М и л о в и д о в В.П. Продукция зообентоса заливов Куйбышевского водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 110, с. 73-77.
5. М и т р о п о л ь с к и й В.И. Состояние зообентоса Рыбинского водохранилища в 1973 г. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1978, № 39, с. 18-22.
6. М и т р о п о л ь с к и й В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1975 г. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1978, № 40, с. 24-27.
7. М и т р о п о л ь с к и й В.И. Состояние зообентоса Рыбинского водохранилища в 1976 г. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1979, № 41, с. 39-43.
8. Н е ч в а л е н к о С.П. Донная фауна в первые годы заполнения Саратовского водохранилища. — Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1973, т. 12, с. 94-103.
9. Н е ч в а л е н к о С.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1976, т. 14, с. 83-93.
10. Ш и р о к о в В.М. К вопросу изучения динамики подводного рельефа Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Матер. Первого научно-технического совещания по изучению Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963, вып. 4, с. 141-156.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССОВ
ДЕСТРОБИЛЯЦИИ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ
СТРОБИЛ У ЦЕСТОД

Процесс дестробилиации – широко распространенное явление, отмеченное для разных групп ленточных червей [2–4, 10, 12, 14]. Большинство исследователей считают, что дестробилиация цестод птиц и рыб происходит под влиянием частичного или полного голодания хозяина. Экспериментально показано, что при голодании выплывают цестоды *Raillietina cesticillus* отторглись через сутки, при этом содержание гликогена в их тканях резко понизилось [14]. Процессу дестробилиации способствует повышение температуры, усиливающее резистентность организма хозяина, что приводит к освобождению его от цестод [9, 13]. Устойчивость цестод к повышенным температурам связывают с наличием углеводной пищи. Выхода *Bothriocephalus gowkongensis* из кишечника карпа при температуре 20 °C и регулярном кормлении рыб не наблюдалось [1, 11].

С целью изучения воздействия фактора голодания на динамику и механизм дестробилиации нами проведено исследование цестод *Eubothrium rugosum* из налимов при длительном голодании и восстановление стробилы после последующего кормления в условиях изолированного водоема.

Налимы в количестве 40 экз., отловленные в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, были отсажены в изолированный зимовал и лишены корма. Температура в зимовале в зимний и весенний периоды опыта колебалась от 3,6 °C в январе до 7–11 °C в мае. Первая часть опыта в условиях голодания длилась с января по май, в течение этого времени ежемесячно производилось исследование 5–6 налимов. При этом отмечалось наличие *E. rugosum*, степень их развития и дестробилиация, гистологические и гистохимические показатели (содержание гликогена и липидов). Гликоген выявлялся PAS-реакцией, липиды – осмированием. Одновременно для контроля отлавливались налимы из Рыбинского водохранилища, и обнаруженных в них цестод исследовали по той же схеме.

Для выяснения возможности восстановления стробил червей к группе налимов, голодавших 3 месяца, были даны в качестве корма молодь окуней и лещей, не являющихся промежуточными хозяевами *E. rugosum*, что исключает новое заражение. Налимы были вскрыты через 1,5, 5 мес и 12 мес после начала кормления.

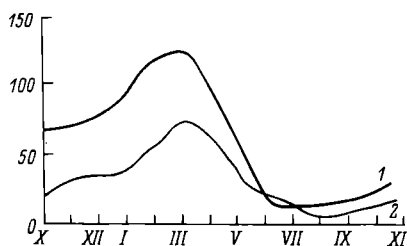


Рис. 1. Сезонные изменения зараженности налимов Рыбинского водохранилища цестодами *Eubothrium rugosum*.

1 - 1972 г., 2 - 1973 г. По оси ординат - средняя интенсивность заражения, экз.; по оси абсцисс - месяцы.

Результаты

Жизненный цикл *E. rugosum* (сем. Amphicotyliidae) впервые описан лишь в последнее время [7, 8]. Развитие этого вида протекает со сменой двух промежуточных хозяев (веслоногие рачки и ерш) и окончательного хозяина (налима). На большом материале из Рыбинского водохранилища, Онежского и Ладожского озер прослежена сезонная динамика заражения и полового развития *E. rugosum* из кишечника налима. Эти цестоды характеризуются годичным циклом, который, однако, выражен не так четко, как у других видов (*Triaenophorus nodulosus*).

В течение года изменяется лишь интенсивность заражения налимов *E. rugosum*, тогда как экстенсивность сохраняется почти на постоянно высоком уровне (около 100%). Заражение налимов молодыми червями новой генерации начинается в сентябре-октябре и связано с подъемом пищевой активности рыб. Заражение растет с ноября по март, достигая своего максимума в апреле (рис. 1). Установлена прямая корреляция между активностью питания налимов ершами и ростом их зараженности *E. rugosum* в осенне-зимний период. В мае и июне происходит дестробилизация и полное отхождение половозрелых червей из кишечника налима. Инвазия налимов молодыми червями новой генерации в Рыбинском водохранилище в летний период почти не наблюдалась. В этот период в кишечнике налимов встречаются сколексы с небольшим участком стробилы, сохранившиеся после отторжения зрелой части червей [8].

Рост стробилы, закладка и формирование полового аппарата *E. rugosum* имеет место осенью (октябрь-ноябрь), уже в декабре в матке крупных червей появляются мелкие незрелые яйца, в течение зимнего и весеннего периодов (январь-апрель) идет процесс формирования в них эмбрионов. В мае и июне в матке половозрелых особей содержится много зрелых инвазионных яиц. В период с октября по июнь популяция *E. rugosum* в кишечнике налимов представлена червями на разных стадиях развития: половозрелые особи, взрослые с гонадами и без гонад, мелкие молодые особи, напоминающие плероцеркоидов. При весеннем повышении температуры быстро уменьшается число незрелых червей в результате ускорения их созревания [8].

В кишечниках налимов, отловленных в январе-марте в Рыбинском водохранилище, были обнаружены черви на разных стадиях развития:

взрослые с незрелыми яйцами, с формирующимися гонадами, молодые особи без гонад. Средняя длина взрослых особей составляла около 300 мм, максимальная – 600 мм.

Гистохимическое изучение среднего участка стробилы червей с полностью сформированной половой системой показало наличие большого количества гликогена, интенсивно заполняющего кортикальную и медуллярную паренхиму (между органами половой системы). Значительно меньше его в субтегументе. Мелкие гранулы гликогена имеются в желточниках и яйчнике, семенники гликогена не содержат. В яйцах, находящихся в яйцевом, мало гликогена, однако при поступлении их в матку содержание его увеличивается (рис. 2).

Липиды в основной своей массе локализованы в медуллярной паренхиме, а также в субтегументе и желточниках. Кортикальная паренхима содержит незначительное количество мелких жировых включений. В зародышах липидов нет, но их много в желточных клетках, окружающих зародыш. Яйчник и семенники липидов не содержат.

1-й месяц голодания. Исследование цестод из кишечника налимов, голодавших 1 мес., показало, что за этот период черви не подвергаются дестробиляции, количество их не уменьшилось, развитие продолжалось. Стробила червей по гистологическому строению не отличается от исследованных в начале опыта. Однако содержание гликогена у паразитов, взятых из голодавших рыб, значительно ниже, чем в контроле. Крупные гранулы немногочисленны, медуллярная и кортикальная паренхимы содержат в основном мелкогранулированный гликоген, а в половой системе он отсутствует. Несколько больше количество липидов, которые более интенсивно заполняют медуллярную паренхиму. Яйца как в опыте, так и в контроле находятся на стадии активного дробления и не отличаются по количеству гликогена и жира.

2-й месяц голодания. В зимовале обнаружено множество отошедших стробил. В кишечнике налимов большая часть червей подвергалась процессу дестробиляции, наблюдалось много фрагментов стробил, сохраняющих активность. Отторжение участков стробилы происходит в области, где полностью сформированы гонады. Заметных изменений в морфологии и расположении клеток паренхимы, субтегумента и половой системы как в дестробилированных фрагментах стробилы, так и в оставшихся в кишечнике участках червей не обнаружено. Зародыши яйца в контроле и опыте находятся на стадии активного дробления. Гликогена в члениках дестробилированных участков и сохранившихся в кишечнике червей очень мало или он полностью отсутствует. Единичные крупные и немногочисленные мелкие гранулы встречаются в кортикальной паренхиме и вокруг матки. В яйцах гликоген находится в виде мелких гранул, и его количество сравнимо с контролем. Липиды в медуллярной паренхиме остатков и в отделившихся фрагментах червей содержатся в больших количествах по сравнению с контролем. Много липидных включений в желточниках и яйцах. Кортикальная паренхима бедна липидами, но их много в области субтегумента.

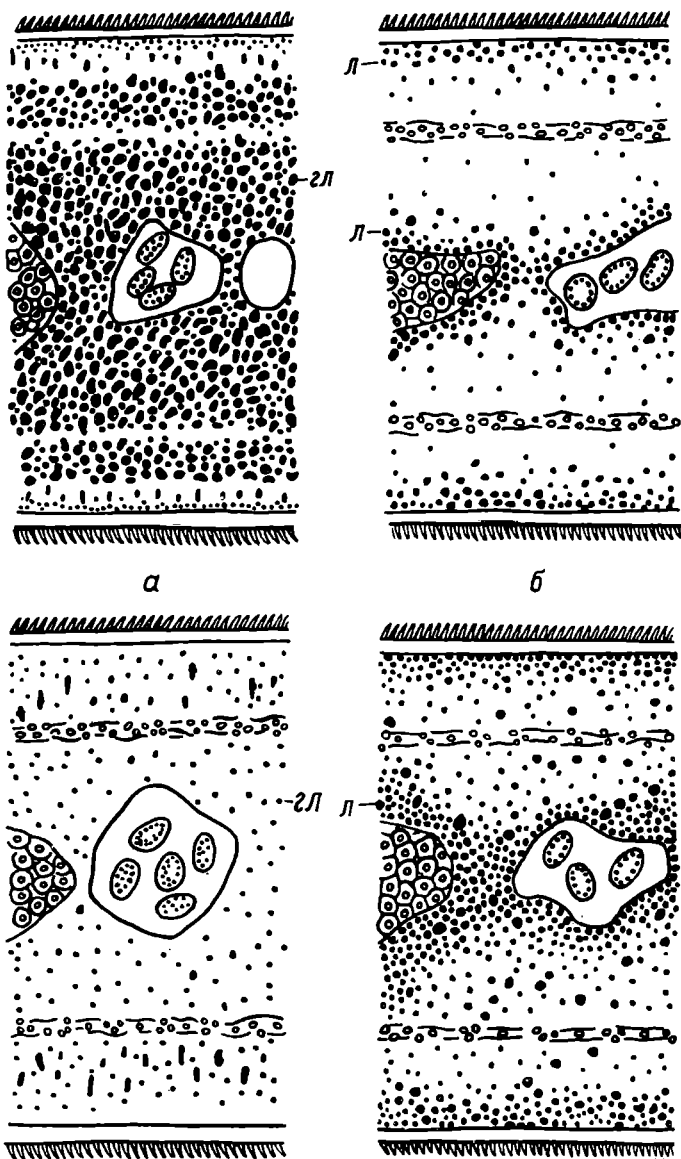


Рис. 2. Распределения гликогена и липидов в стробиле (поперечные срезы) *Eubothrium rugosum*.

а: сверху — содержание гликогена в начале опыта, внизу — после 3-месячного голодания налимов; б — содержание липидов в начале опыта, внизу — после 3-месячного голодания налимов. гЛ — гликоген, л — липиды.

3-й месяц голодания. В кишечнике налимов встречается небольшое число остатков червей, стробилы которых находятся на стадии формирования гонад. У единичных червей гонады уже имеются, матка наполнена формирующимися яйцами. Каких-либо дегенеративных изменений клеточных элементов паренхимы, субтегумента и половых органов не наблюдается. Гликоген в остатках червей и отторгнутых стробилах практически отсутствует. Очень немногочисленные мелкие гранулы рассеяны во внешней паренхиме, однако в яйцах из фрагментов червей гликогена лишь несколько меньше, чем в контроле (рис. 2). Медуллярная паренхима остатков червей и отторгшихся стробил забита липидами, много их в кортикальной паренхиме и особенно в субтегументе. У контрольных червей липидов обнаруживается значительно меньше.

4-й месяц голодания. В кишечнике рыб встречаются единичные дестробилированные черви. При визуальном наблюдении и на гистологических срезах ясно видны дегенеративные изменения их задних концов (лизис покровов, сильная вакуолизация паренхимы). Однако шейка с небольшим участком стробилы сохраняет вполне нормальное гистологическое строение. Мельчайшие гранулы гликогена рассеяны по всей паренхиме стробилы. Липидов в этих участках мало, но значительное количество их обнаруживается в задних дегенерирующих участках стробилы.

Восстановление стробилы (*E. rugosum*). Налимы, голодавшие 3 мес, были пересажены в пруд, где в течение 1.5 мес их кормили. Исследование показало, что интенсивность заражения рыб низкая. Почти все черви после дестробиляции имеют небольшие размеры, в их сохранившихся частях идут активные процессы формирования гонад, а у некоторых экземпляров в матке обнаружены зрелые яйца, содержащие сформированный зародыш. Гликогена в развивающихся стробилах много. Гранулы его заполняют кортикальную и медуллярную паренхиму. В члениках, содержащих зрелые яйца, гликогена меньше и он сосредоточен во внешней паренхиме. Много липидов в участках стробилы с активно формирующимися гонадами и гораздо меньше их в зрелых члениках. Содержание гликогена и липидов полностью соответствует таковому у червей из налимов, отловленных в природе в этот период.

При вскрытии налимов через 5 мес кормления после 3-месячного голодания обнаружено небольшое число *E. rugosum*, представленных сколексом с небольшим участком стробилы (до 20 мм). Морфологически и гистологически они не отличаются от червей из кишечника налимов, отловленных в это время (август) в водохранилище. Гликогена много, и он равномерно распределен по всей паренхиме. Липидов в паренхиме незначительное количество, несколько больше их лишь в области субтегумента.

При исследовании налимов через 1 год после начала кормления наблюдалось полное восстановление стробилы *E. rugosum*. Большинство обнаруженных червей половозрелые, содержащие большое количество яиц с зародышем, некоторые из червей полностью отде-

ляются. По морфологическому и гистологическому строению они полностью соответствуют цестодам этого вида из налимов, исследованных в это время в природе.

Обсуждение

При голодании налимов в зимний период в условиях опыта, приближенных к естественным, большинство *E. rugosum*, паразитирующих в их кишечниках, в течение 2-го месяца голодания подвергаются дестробиляции и теряют большую часть гликогена. Дестробиляция не сопровождается заметными морфологическими и гистологическими изменениями в отделившихся фрагментах и в остатках червей, сохранившихся в кишечнике. Отторжение стробилы происходит в области полностью сформированных гонад, а при дальнейшем голодании хозяина и паразита распространяется на остальные участки червей.

Достаточно быстрое расходование первоначально больших запасов гликогена вполне обосновано его анаэробной утилизацией, с которой связан и процесс накопления экскреторных липидов. Большое количество их у голодающих червей, вероятно, обусловлено активным использованием гликогена и недостаточно быстрым выведением липидов. То, что даже при длительном голодании паразиты сохраняют небольшое количество гликогена, по-видимому, можно объяснить некоторым его пополнением за счет питания слизистыми выделениями кишечника.

Полученные данные свидетельствуют о том, что при общей потере гликогена червями в период голодания значительного уменьшения его в яйцах не отмечено, формирование их продолжается и совпадает или даже несколько опережает этот процесс в природе.

Возобновление питания налимов приводит к быстрому восстановлению запасов гликогена у дестробилированных червей, продолжению процессов формирования гонад и яиц. Полное восстановление стробилы и половое развитие у *E. rugosum* происходит в течение длительного периода и совпадает во времени с аналогичными процессами, наблюдаемыми у этого вида цестод в природе.

Многолетние наблюдения сезонной динамики заражения и полового развития *E. rugosum* из налимов Рыбинского водохранилища показали, что после полового созревания в мае-июне наблюдается естественное отторжение червей, часть из них покидает кишечник целыми, а часть дестробилирует. Сохранившиеся в кишечнике остатки червей переживают летний период, восстанавливают стробилу в осенне-зимний период и достигают половой зрелости весной, т. е. способны ко второй генерации. Гистологически и гистохимически они не отличаются от цестод „нового” заражения этих же налимов, происходящего в осенне-зимний период.

На основании полученных нами в эксперименте данных об интенсивности заражения налимов до и после опытов можно утверждать, что дестробиляция и последующее восстановление стробилы характерны для 1/4 части популяции *E. rugosum*. Следовательно,

эта часть популяции обладает не годичным, как считалось ранее, а двухгодичным и, возможно, более длительным циклом.

Явление дестробиляции у цестод рассматривается как морфофизиологическая адаптация экологического характера, способствующая сохранению паразитов при неблагоприятных условиях их обитания. Основной причиной дестробиляции считают голодание хозяина при анадромных миграциях лососевых [2], залегании рыб в зимовальных ямах [3], при переходе птиц на другой вид корма осенью и зимой [12].

Цестоды сохраняют устойчивость в неблагоприятных алиментарных условиях за счет отторжения части стробилы, обладающей большой абсорбционной способностью [1].

Перед дестробиляцией у цестод наблюдается резкое понижение содержания гликогена при голодании хозяина в опыте [13]. В последнее время на примере *B. gowkongensis* показано, что отторжение стробилы сопряжено со значительным уменьшением количества эндогенного гликогена в ней при голодании хозяина [11]. Процесс дестробиляции ускоряется при значительном повышении температуры [9]. Механизм отделения стробилы в этом случае, по нашему мнению, объясняется тем, что интенсивное расщепление гликогена до глюкозы приводит к нарушению осмотического давления в тканях и их разрыву. Этот процесс наблюдается в участках, наиболее богатых гликогеном, — в половозрелой части стробилы.

Наши исследования дестробиляции и полного отхождения половозрелых цестод *E. rugosum*, *B. gowkongensis* и *T. nodulosus* в естественных условиях в весенне-летний период и опыты с голоданием *E. rugosum* дают основание заключить, что процесс отторжения стробилы у разных видов цестод в различных условиях существенно различается.

Дестробиляция *E. rugosum*, вызванная длительным голоданием налимов в опыте, подтверждает значение этого фактора для цестод, паразитирующих в рыбах, не питающихся в осенне-зимний период, и согласуются с данными, полученными ранее другими авторами [2, 3]. Следует подчеркнуть, что дестробиляция *E. rugosum* при голодании наблюдалась в зимний период, когда в природе происходит активный рост и развитие цестод этого вида в кишечнике интенсивно питающихся налимов. Частичное отторжение червей при низкой температуре в опыте имеет место лишь на 2-й месяц голодания при значительной потере гликогена в них. Аналогичные данные получены в эксперименте с другим видом цестод — *T. nodulosus*, — отделение которых из кишечника шук при содержании рыб без корма и температуре 7–9°C происходило через 25 суток [9].

Естественная дестробиляция половозрелых цестод в весенний период, однако, может зависеть от других факторов. Так, зрелые стробилы *E. rugosum* перед отторжением имеют большие запасы гликогена, меньше его у *B. gowkongensis* и лишь незначительное количество у *T. nodulosus*. Следовательно, дестробиляция половозрелых червей обусловлена не голоданием и полным расходом запасных питательных веществ. Это явление связано с се-

зонными ритмами, сроками развития и созревания и особенностями биологии каждого вида цестод.

Основанием для этого могут служить различия в характере формирования яиц *T. nodulosus* и *E. rugosum*. Яйца *T. nodulosus* полностью развиваются в течение месяца (январь), после чего запасы гликогена значительно уменьшаются, сохраняя этот уровень до весеннего подъема температуры, при котором происходит отторжение червей. У *E. rugosum* развитие яиц и формирование в них зародышей в отличие от *T. nodulosus* происходит в матке червей в течение длительного времени (6 мес) и заканчивается лишь весной. В связи с этим большое количество гликогена, необходимого для их развития, поддерживается до отторжения червей весной.

Следует отметить, что развитие взрослых *T. nodulosus* и *E. rugosum* протекает осенью и зимой при низкой температуре и сроки формирования яиц у них различны. Отхождение обоих видов червей из кишечника окончательных хозяев происходит все же одновременно. Развитие и половое созревание *B. gowkongensis* осуществляется в весеннее и летнее время (май-июнь). Эти данные свидетельствуют о видовой адаптации этих цестод к различной температуре, что подтверждают и разные сроки развития их личинок при одинаковой температуре.

Дестробилизация происходит обычно в зрелой части стробилы, где матка заполнена яйцами и вытесняет другие органы и ткани, вызывая определенные морфологические изменения в них. Непосредственной причиной отторжения может быть нарушение целостности опорных тканей и покровов, что приводит к нарушению трофики червей. Электронно-микроскопическое исследование зрелой части стробилы *E. crassum* из чавычи, не питающейся в пресной воде, и половозрелых *T. nodulosus* из кишечника щуки показало, что в структуре тегумента этих цестод имеются глубокие дегенеративные изменения, в результате которых трофическая функция тегумента в этой части стробилы полностью утрачивается, после чего эта часть стробилы отторгается [5, 7].

Л и т е р а т у р а

1. Д а в ы д о в О.Н. Рост, развитие и плодовитость *Bothriosephalus gowkongensis* (Yeh, 1955) – паразита карповых рыб. – Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 4, с. 70–77.
2. Д о г е л ь В.А., П е т р у ш е в с к и й Г.К. Опыт экологического исследования беломорской семги. – В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1935, № 2, с. 137–169.
3. Д у б и н и н а М.Н. Влияние на паразитофауну рыб, их зимовки в зимовальных ямах дельты Волги. – В кн.: Паразитологический сборник XI. Л., 1949, с. 104–125.

4. Д у б и н и н а М.Н. Дестробиляция у ленточных червей и причины, ее вызывающие. - Зоол. журн., 1950, т. 29, № 2, с. 147-151.
5. К у п е р м а н Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* - паразиты рыб. Л., 1973. 207 с.
6. К у п е р м а н Б.И. Жизненный цикл *Eubothrium rugosum* (Cestoda, Pseudophyllidea). - Тр. Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб, 1974, с. 138-142.
7. К у п е р м а н Б.И. Электронномикроскопическое исследование покровов цестод *Bothriocephalus scorpii* и *Eubothrium crassum* (Pseudophyllidea). - В кн.: II Всесоюзный симпозиум по паразитам и болезням морских животных. Калининград, 1976, с. 37-39.
8. К у п е р м а н Б.И. Биология и цикл развития *Eubothrium rugosum* (Cestoda, Pseudophyllidea). - В кн.: Проблемы гидропаразитологии. Киев, 1978, с. 105-112.
9. К у п е р м а н Б.И., Ш у л ь м а н Р.Е. Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов щуки. - Вестн. ЛГУ, 1972, т. 3, № 1, с. 5-15.
10. С к а р б и л о в и ч Т.С. Феномен сезонной дестробиляции у цестоды *Mesocestoides lineatus*, паразитирующей у серебристо-черных лисиц. - ДАН СССР, 1945, т. 46, № 4, с. 187-188.
11. С т р а ж н и к Л.В., Д а в ы д о в О.Н. О роли повышенных температур в жизнедеятельности некоторых цестод рыб. - Паразитология, 1975, т. 10, № 1, с. 37-46.
12. Ф е д ь ш и н А.В. Новая форма сезонной адаптации у цестод (Cestodes) оседлых птиц. - Зоол. журн., 1946, т. 25, № 2, с. 101-105.
13. К e n n e d y C.R. Seasonal incidence and development of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas) in the river Avon. - Parasitology, 1969, vol.59, p. 783-794.
14. R e i d W.M. Some effects of short starvation periods upon the fowl cestode *Raillientina cesticillus* (Molin). - J. Parasitol., 1940, vol. 26, N 6, p. 16.

О ВЕРТИКАЛЬНОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛЕЩА В ПЕРИОД НАГУЛА

Суточные вертикальные миграции — широко известное явление у многих пелагических планктоядных рыб. Их приспособительное значение, основанное на особенностях оборонительно-пищевого поведения, заключается в уменьшении элиминации популяции от воздействия хищников и в обеспечении оптимальных условий питания [4, 9].

Значительно меньше известно о характере и режиме вертикальных миграций бентосоядных рыб. Имеются отрывочные сведения о том, что некоторые бентофаги совершают регулярные миграции в толщу воды. Предполагается, что ночной подъем этих рыб со дна связан с отдыхом в толще воды и способствует ускорению пищеварения в более теплых поверхностных слоях [1]. Чаше же бентофагов относят к постоянным придонным обитателям, не указывая диапазона их вертикального перемещения.

При изучении распределения рыб мы обратили внимание на то, что лещ, относящийся к группе типичных бентофагов [13], в различных верхневолжских водохранилищах имеет неодинаковый диапазон вертикальных миграций. Это побудило нас провести специальные гидроакустические исследования его распределения в толще воды, результаты которых и анализируются в данной работе.

Методика

Основными методическими приемами исследований были гидроакустический просмотр биотопа и контрольные траления по различным горизонтам. Использовался отечественный гидролокатор „Лещ“, особенности работы которого в мелководных водоемах описаны ранее [8]. Вертикальное распределение рыб оценивалось визуально по эхограммным записям. Известно, что при разреженном распределении гидроакустический метод дает объективную информацию о плотности скоплений рыб, регистрируя в толще воды всех особей, попавших в зону действия прибора. Примерный размер рыб определяется по выставленному диапазону усиления гидролокатора. Идентификация видового состава осуществлялась по траловым уловам. Например, если в уловах лещ составлял 70% от общего количества пойманных рыб, то принималось, что 70% эхотметок на горизонте следования трала соответствует лещу.



Рис. 1. Эхограммы вертикального распределения леща в Рыбинском водохранилище ночью (а) и днем (б).

В гидроакустическом методе имеются ограничения инструментального характера. Так, на ленте прибора фиксируются эхоотметки только от рыб, которые держатся выше грунта на расстоянии более 0,5 м. Погрешность визуального подсчета эхосигналов от рыб при этом минимальна и составляет 10–15%. Когда лещ держится непосредственно на грунте, эхосигналы от него и грунта сливаются. Гидроакустическая оценка плотности рыб невозможна. Поэтому плотность рыб у дна мы рассчитывали по уловам придонных тралений по известной схеме [14].

Гидроакустические показатели распределения рыб анализировались в сочетании с уловами разноглубинного трала. Горизонт прохождения трала задавали длиной поводцов от поплавков к траловым доскам. Расстояние между тралом и дном контролировали с помощью эхолота, помещенного на мотолодку, которая следовала над тралом.

Вертикальное распределение леща нами было изучено на Рыбинском и Ивановском водохранилищах в июле–сентябре 1979–1980 гг. Эхометрические (гидроакустические) съемки проводились по системе определенных разрезов вдоль и поперек русла. На местах устойчивых скоплений леща было сделано 7 суточных станций, в которых съемки и траления производились через каждые 5–7 ч. Всего было выполнено более 200 съемок и 70 тралений по разным горизонтам.

Результаты

Из опыта многолетних контрольных тралений известно, что в Рыбинском водохранилище взрослый лещ держится преимущественно в придонных горизонтах. Уловы пелагического трала, как правило, на 1–2 порядка меньше придонного. Гидроакустические съемки на местах концентрации леща в целом подтверждают эти данные. Но имеются заметные различия вертикального распределения леща в зависимости от времени суток и сезона.

Распределение леща в светлое время суток. В дневных записях гидролокатора на Рыбинском водохранилище не всегда возможно визуально выделить эхоотметки от рыб и дна (рис. 1, а). На первый взгляд можно неверно заключить, что в таких местах у дна рыбы нет. Но придонный трал дает существенный улов леща, в то время как в толще воды его улов единичен. Отсюда ясно, что днем

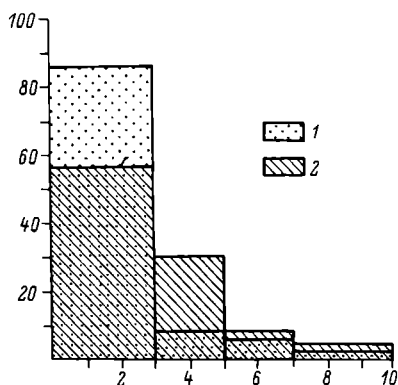


Рис. 2. Вертикальное распределение леща в Рыбинском (1) и Ивановском (2) водохранилищах.

По оси ординат - распределение леща, %; по оси абсцисс - расстояние от грунта, м.

основная масса леща держится непосредственно на грунте. На рис. 2 дан график вертикального распределения рыбы в процентном соотношении. За 100% принято общее количество леща во всем столбе воды от поверхности до грунта. Видно, что по мере удаления от грунта численность рыбы резко уменьшается. Максимум численности (80-90%) приходится на собственно придонный горизонт. Такая картина сохраняется независимо от плотности леща, которая, судя по уловам, колебалась на различных участках от $0.7 \cdot 10^{-3}$ до $1.4 \cdot 10^{-2}$ экз./м² (сеголетки и годовики в расчет не принимались). Судя по размерному составу рыб из уловов по разным горизонтам, в толще воды в основном представлены неполовозрелые особи в возрасте 2-5 лет (табл. 1). У дна концентрируются особи почти всех возрастных классов с явным преобладанием половозрелых рыб.

Сравнение вертикального распределения леща с температурными условиями показало отсутствие заметной связи между этими величинами рыбы. Лещ держится в придонных слоях как на стратифицированных участках водоема, где термоградиент между поверхностью и дном достигает 8-9 °С, так и на прогреваемых или перемешиваемых участках с перепадом температур 2-2.5 °С. За счет этого в июле на одних участках (Главный плес) лещ нагуливается у дна при температуре воды 9-10 °С, а на других (Волжский плес), в более теплых водах, - при 16-17 °С. Глубины на русле здесь существенно не отличаются (14-17 м).

Наблюдения в сентябре показали, что при понижении температуры воды до 10-11 °С лещ на русловых участках чаще отрывается от дна. Но основная его масса в светлое время суток концентрируется, как и летом, непосредственно у грунта.

В Ивановском водохранилище наибольшие уловы леща отмечались в зоне слабого подогрева воды у Конаковской ГРЭС в районе устья р. Созь. Это отмечалось и ранее по данным траловых, сетных неводных и любительских уловов [10]. Траловые уловы на 70-90% состояли из леща. Единично в трал попадали судак, налим, густера, плотва. Численность ерша в трале не превышала 10-20 экз. за 10 мин лова.

На устойчивых скоплениях леща в районе устья Созь и проводились наши исследования его вертикального распределения. Было обнаружено, что летом значительная масса рыбы даже в дневное

Т а б л и ц а 1

Размерный состав уловов леща Рыбинского водохранилища на различном удалении от дна

Расстояние от грунта, м	Количество рыб, экз.	Размерные группы пойманных рыб, см	Средний размер рыб, см
3	545	12-41	28
5	58	11-39	24
7	41	10-31	18
10	17	10-24	16

Т а б л и ц а 2

Сравнительный анализ фактического улова и отметок эхолотатора

Фактический улов, экз.	Улов, рассчитанный по записи прибора, экз.	Разница
73	56	1.3
64	42	1.5
51	33	1.5
39	23	1.7

Т а б л и ц а 3

Размерный состав в уловах леща Иваньковского водохранилища на различном удалении от дна

Расстояние от грунта, м	Количество пойманных рыб, экз.	Размерные группы пойманных рыб, см	Средний размер рыб, см
3	82	16-38	22
5	62	14-27	21
7	17	15-26	17
10	14	14-17	15

время распределяется не только у дна, но и на 1-3 м выше. Непосредственно у дна сосредоточивается не более 60-70% общей численности леща (рис. 2).

Особенно заметное увеличение диапазона вертикального распределения леща в Иваньковском водохранилище отмечалось в сентябре, когда температура воды снизилась до 9.3 °С и наступила гомотермия. На эхограммах, записанных днем, визуальное легко раз-

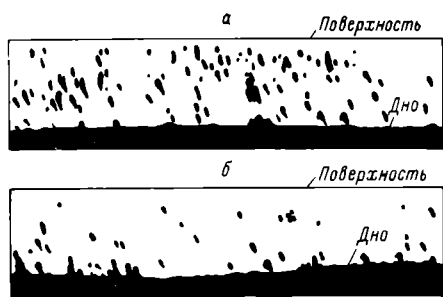


Рис. 3. Эхограммы вертикального распределения леща в Иваньковском водохранилище ночью (а) и днем (б).

гидролокатора заранее рассчитать примерный улов рыбы. Для этого определяли объем воды, просвеченной лучом прибора и процеженной через устье трала, и подсчитывали количество придонных эхоотметок за период лова. Расчет облегчался тем, что объем воды, просвеченной лучом (т. е. зона действия прибора), примерно в 5 раз меньше объема, процеженного тралом. В среднем коэффициент уловистости трала нами оценен как 0.2. Получается, что количество придонных эхоотметок соответствует улову трала. Из данных по фактическому и расчетному количеству рыб в уловах видно, что разница не превышает 1.7 (табл. 2). Это говорит о том, что осенью основная масса леща в Иваньковском водохранилище днем держалась выше 0.5 м от грунта, что и обеспечило сравнительно точное визуальное разделение эхоотметок от рыбы и от дна. Как и в Рыбинском водохранилище, в придонных слоях этого водоема доминировали наиболее крупные особи (табл. 3).

Распределение леща ночью. Через 2–3 ч после захода солнца на местах массовых концентраций леща в записях гидролокатора заметно увеличивается количество придонных эхоотметок на расстоянии 0.5–3 м от грунта. Эти данные, а также уловы трала в 2–3 м от дна свидетельствуют, что ночью в Рыбинском водохранилище многие особи леща поднимаются со дна на 1–3 м. Диапазон вертикального распределения его основной массы увеличивается по сравнению с днем в 2–4 раза (рис. 1).

В Иваньковском водохранилище ночью в толще воды численность леща возрастает еще более резко. Летом рыба регистрируется гидролокатором как у дна, так и в 5–7 м от него, занимая всю толщу воды от линии температурного скачка до грунта. Судя по уловам, выше термоклина ночью проникают только единичные взрослые особи. Еще более контрастная картина отмечается в темные осенние ночи, когда в толще воды держится до 40–50% леща. Это в основном особи размером 12–17 см. Зона основной концентрации леща в придонном слое увеличивается до 5–7 м (рис. 3). Проявляется отмеченная выше закономерность: чем крупнее особи, тем на меньшее расстояние ночью они поднимаются вверх. Вполне допустимо, что многие старые особи вообще не покидают дна.

Гидроакустические наблюдения и контрольные обловы на различных горизонтах показали, что диапазон вертикального распределения основной массы леща в Рыбинском водохранилище охватывает 3-метровый придонный слой воды, а в Ивановском водохранилище – 5-7-метровый. При этом в непосредственной близости от грунта сосредотачивается от 80-90% (Рыбинское водохранилище) до 60-70% (Ивановское) леща от общей численности взрослых рыб этого вида. Вполне допустимо, что указанные величины несколько завышены, так как для идентификации показаний гидролокатора мы использовали результаты уловов разноглубинного трала. Известно, что в толще воды уловистость трала обычно в 2-3 раза меньше, чем у дна [7]. Особенно это характерно при облове крупноразмерных особей рыб, которые в толще воды уходят от трала на глубину. Такая особенность работы разноглубинных тралов в значительной мере ограничивает возможности контрольных тралений для изучения вертикального распределения крупноразмерных рыб, в том числе и леща. Этот недостаток компенсируется при комплексном применении 2 методов – контрольного облова и гидроакустического.

Вертикальное раскрытие трала, используемого в экспериментальных целях, обычно составляет около 3 м. Отсюда ясно, что в Рыбинском водохранилище придонный трал дает более точное представление о численности леща, чем в Ивановском, так как он охватывает всю вертикальную зону основной концентрации рыб. В Ивановском водохранилище придонный трал не облавливает всю область сосредоточения основной массы леща, которая подчас в 2 раза больше высоты устья трала. Поэтому при оценке численности леща в Ивановском водохранилище по траловым уловам необходимо вводить показатель, отражающий специфику его вертикального распределения.

Приверженность леща, особенно старшевозрастных особей, к придонным слоям воды в светлое время суток связана с тем, что он питается хирономидами и олигохетами. Встречаемость леща днем в толще воды, вероятно, объясняется двумя причинами. Первая связана с переходом рыбы с одного участка на другой. Это подтверждают исследования с высокостенными кольцевыми сетями, в которых было показано, что лещ при переходах на мелководье и затем обратно на русло часто перемещается в средних и даже в поверхностных слоях воды параллельно течению [13]. Вторая причина может быть обусловлена тем, что определенное значение в питании леща играют и планктонные организмы – пища в общем-то не свойственная бентофагам [2, 6]. Поднимается лещ в толщу воды для питания планктоном или захватывает его попутно при переходе с одного участка на другой – сказать сейчас трудно. Но днем в толще воды встречаются в основном младшевозрастные особи, у которых доля планктонных организмов в питании больше, чем у взрослых лещей, державшихся преимущественно в придонных слоях.

Т а б л и ц а 4

Сравнительная характеристика участков концентрации биомассы двух водохранилищ за летне-осенний период

Характеристика	Рыбинское водохранилище		Иваньковское водохранилище
	центральные участки	Волжский плес	Иваньковский плес
Средняя биомасса зоопланктона, г/м ³ , по: [5].	0.56-2.0	0.98-2.22	2.72-4.73
Средняя биомасса бентоса, г/м ² , по: [5, 12].	0.1-5.5	5.3-18.0	6.0-21.5
Плотность леща в исследуемых скоплениях, экз./м ²	0.7·10 ⁻³ -1.4·10 ⁻²		0.9·10 ⁻³ -2.5·10 ⁻²
Скорость течения, см/с		3-12	3-16
Диапазон вертикального распределения леща, м		0-3	0-7

Остановимся на причинах различий диапазона вертикального распределения леща в исследуемых водоемах. Рыбинское водохранилище в отличие от Иваньковского – водоем озерного типа. Площадь его русловых участков составляет около 5%. На руслах нагуливаются в основном половозрелые особи, тогда как младшие возрастные группы леща (до 6-7 лет) осваивают пойменные участки [13]. В Иваньковском водохранилище в популяции леща наиболее многочисленны младшевозрастные группы леща [5], которые нагуливаются как на пойменных, так и на русловых участках. Таким образом, скопление леща на русловых участках указанных водохранилищ имеют разную возрастную структуру.

Иваньковский плес по бентосу и зоопланктону значительно богаче плесов Рыбинского водохранилища (табл. 4). Видимо, это определяет в нем большую плотность леща, популяция которого на руслах на 82.4% представлена 2-5-летками, тогда как в Рыбинском водохранилище в траловых уловах 70.7% приходится на 7-11-летних рыб [5].

Более высокая плотность младшевозрастных групп леща на русловых участках, богатых зоопланктоном, и обуславливает больший диа-

пазон вертикального распределения леща в Иваньковском водохранилище по сравнению с Рыбинским.

Следует отметить, что при массовом вылете хириноид лещ и в Рыбинском водохранилище широко распределяется в толще воды, но это происходит непродолжительное время и не характеризует весь нагульный период.

Вертикальное распределение леща в некоторой степени зависит и от сезона. В конце сентября, когда температура воды падает до 9–10 °С, лещ чаще поднимается в толщу воды. Это может быть связано с началом его перемещений на зимовальные участки. С другой стороны, как отмечает Г.Д. Максимова [6], осенью, когда в Иваньковском водохранилище уменьшается биомасса бентоса, 4–5-летки леща вынуждены переходить на питание зоопланктоном. Так, судя по экосъемкам, в сентябре 1980 г. лещ занимал почти всю толщу воды. Следует добавить, что участки наших исследований – район устья р. Сось – особенно богаты планктоном [5].

Анализ эхограмм, записанных в разное время суток, показывает, что лещ проявляет тенденцию к суточным вертикальным миграциям, но диапазон этих миграций ограничен 1–3 м в Рыбинском и 1–7 м в Иваньковском водохранилищах. Рыба поднимается со дна после захода солнца, а опускается до его восхода. Основная масса леща держится в 1–5 м от дна только в темное время суток, когда освещенность минимальна. Как показали исследования суточного ритма питания, лещ в темное время не питается [3, 11]. Адаптивное значение этих миграций, – видимо, как и у пелагических рыб, – связано с защитным поведением от ночных хищников. Вполне допустимо, что в некоторой степени эти миграции отражают и потребление рыбами зоопланктона. В пользу этого говорит меньший диапазон вертикальных перемещений более крупных особей. Предположение о том, что ночной подъем рыб способствует ускорению процесса пищеварения [1], в данном случае маловероятно, так как разница температур между придонным слоем и в 1–5 м от него обычно незначительна и составляет 0.5–2 °С.

Л и т е р а т у р а

1. Д е н и с о в Л.И. Рыболовство на водохранилищах. М., 1978. 285 с.
2. Ж и т е н е в а Т.С. О питании леща в Рыбинском водохранилище. – Тр. биол. ст. „Борок“, 1958, вып. 3, с. 259–273.
3. З а д о р о ж н а я Е.А. Питание леща *Abramis brama* (L.) в водохранилищах на малых реках (на примере Можайского водохранилища). – Вopr. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 5, с. 890–899.
4. З у с с е р С.Г. Суточные вертикальные миграции рыб. М., 1971. 224 с.
5. И в а н ь к о в с к о е водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.

6. М а к с и м о в а Г.Д. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Ивановского и Угличского водохранилищ. – В кн.: Рыбное хозяйство Калининской области. М., 1974, с. 17–19.
7. М а л и н и н Л.К., Л и н н и к В.Д. О возможности эхометрического определения уловистости активных орудий лова. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1981, № 50, с. 34–36.
8. М а л и н и н Л.К., Т е р е ш е н к о В.Г. Некоторые особенности применения гидролокатора „Лещ” для поиска рыбы в мелководных водоемах. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1981, № 50, с. 37–38.
9. М а н т е й ф е л ь Б.П. Вертикальные миграции морских организмов. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов. – Тр. ИМЖ АН СССР, 1961, вып. 39, с. 5–46.
10. Н и к а н о р о в Б.И., Н и к а н о р о в а Е.А. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на рыб и рыбное хозяйство Ивановского водохранилища. – В кн.: Рыбное хозяйство Калининской области. М. 1974, с. 159–195.
11. П а н а с е н к о В.А. Суточный ритм и рационы питания леща Куршского залива. – Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1973, вып. 53, с. 116–124.
12. П о д д у б н а я Т.Л. Состояние донной фауны Ивановского водохранилища на 32-й год его существования. – В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 143–154.
13. П о д д у б н ы й А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 311 с.
14. П о л о в к о в В.В., П е р м и т и н И.Е. Использование гидроакустических рыбопоисковых приборов на внутренних водоемах. – В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов в пределах их ареалов. Вильнюс, 1976, ч. II, с. 6–14.
15. Р и в ь е р И.К., Ж и т е н е в а Т.С. Планктонное питание леща в Мошковичском заливе Ивановского водохранилища. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1976, № 31, с. 42–46.
16. Р ы б и н с к о е водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ

Наблюдениями многих исследователей [6-9, 13-16, 19, 21, 25] установлено, что индивидуальная плодовитость одноразмерных самок рыб непостоянна и может значительно различаться в отдельные годы. При объяснении подобных флюктуаций исключительную роль обычно отводят условиям нагула рыб в год, предшествовавший нересту. Считается, что чем лучше были эти условия, тем выше плодовитость, и наоборот, Г.В. Никольский [18], обобщив материалы ряда работ по плодовитости, прямо указывал: „Плодовитость приспособительно меняется в связи с изменением условий жизни, в первую очередь обеспеченности пищей“ (с. 67); правда, в другом месте той же работы он высказывался несколько осторожнее, добавив слова „в известных пределах“ (с. 69). И дальше: „В то же время, как видно из излагаемого ниже, улучшение кормовых условий, вызывающее увеличение массы (веса) самок, далеко не во всех случаях влечет за собой увеличение плодовитости“ (с. 69).

Представление о связи плодовитости с обеспеченностью самок пищей возникло не случайно. При изучении плодовитости рыб почти все исследователи в зависимости от имевшегося в их распоряжении объема выборки отмечали высокую степень изменчивости количества продуцируемой самками икры и пытались выявить закономерности, которым эта изменчивость могла бы подчиняться. При определенной группировке и осреднении данных часто удается заметить некоторую связь между величиной плодовитости отдельных групп особей и общим состоянием их упитанности и жирности [1-12, 14 и др.]. Поскольку упитанность и жирность действительно отражают условия нагула рыб, то и наблюдаемые колебания плодовитости стали объяснять влиянием данного фактора. Так поступали и мы в своих работах. Например, резкое увеличение плодовитости одноразмерных самок плотвы в 1960 г. по сравнению с 1952-1953 гг. (рис. 1) мы объясняли переходом крупных особей на питание дрейссеной, популяция которой в тот период достигла высокой численности [6]. Аналогичным образом можно было бы объяснить и уменьшение плодовитости, наблюдающееся на современном этапе формирования водоема, когда за счет уничтожения затопленных лесов происходил процесс уменьшения численности дрейссены.

Между тем более подробный анализ как собственных, так и литературных данных по плодовитости различных видов рыб убеждает

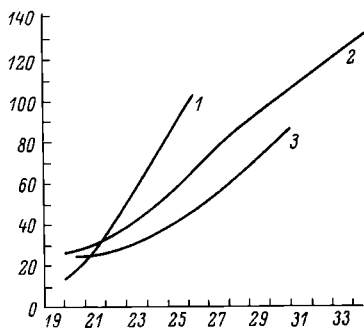


Рис. 1. Плодовитость одноразмерных самок рыбинской плотвы в разные годы.

1 - 1960 г., наши данные, 2 - 1976 г., наши данные, 3 - 1950 г., по [19]. По оси ординат - индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок; по оси абсцисс - длина рыб, мм.

в том, что наблюдаемая связь между темпом роста, упитанностью, жирностью самок и их плодовитостью часто имеет весьма формальный характер. Так, например, наши 3-летние наблюдения за плодовитостью леща Рыбинского водохранилища показали, что наиболее быстрым темпом линейного и особенно весового роста самки всех возрастных групп (поколений) отличались в 1976 г. В 1977 г. они характеризовались средними величинами этих показателей, а в 1978 г. - низкими (табл. 1). Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) одновозрастных рыб в 1976 г. была также более высока, чем в 1977 и 1978 г. С другой стороны, в 1977 и 1978 г. ИАП самок большинства возрастных групп оказалась одинаковой, а у 10- и 11-летних особей в 1978 г. даже большей, чем в 1977 г., несмотря на отмеченную разницу в темпе линейного и весового роста рыб этих двух лет. В отличие от ИАП в 1976 г. индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) наиболее велика была только у 10-, 13- и 14-летних самок, а у остальных практически одинакова. Самой низкой величиной ИОП характеризовались самки всех возрастных групп в 1977 г. Наблюдаемое несоответствие между темпом роста и величиной плодовитости свидетельствует о том, что тот или иной уровень плодовитости определяется не только фенотипической изменчивостью самок, обусловленной условиями нагула, но и факторами чисто внутреннего порядка.

Еще более полное отсутствие связи обнаруживается при анализе плодовитости одноразмерных особей. В этом случае исчезают даже следы закономерности. В качестве примера можно привести материалы по рыбинскому синцу (рис. 2). На рис. 2 графически нанесены некоторые показатели воспроизводительной способности трех групп особей, имеющих совершенно одинаковую длину тела и возраст, но разную упитанность. Как можно заметить, ни плодовитость, ни размеры икринок закономерной связи с упитанностью самок не имеют.

При сравнении плодовитости одноразмерных рыб в разные годы никто из исследователей не уделял должного внимания тому факту, что в каждом случае приходится иметь дело с совершенно разными выборками, с различными совокупностями особей, отличающихся одна от другой прежде всего происхождением и особенностями сво-

их генотипов. Не вызывает сомнения, что, если различия этих свойств существенны, одноразмерные рыбы в разные годы будут неодинаково плодовиты даже при неизменных условиях нагула. Поэтому если и можно говорить о том, что плодовитость приспособительно меняется в связи с изменением условий жизни, в частности с изменением условий питания, то, вероятно, не столько в отношении отдельных особей, сколько в отношении популяции в целом.

Популяция представляет собой совокупность генотипов, разнообразие свойств которых обеспечивает ее существование в конкретных условиях занимаемого региона. Этот генетический полиморфизм позволяет популяции существовать в меняющихся условиях среды не только благодаря способности отдельных особей к фенотипической изменчивости, но и за счет перекомбинации существующего набора генотипов (генотипов) путем повышенной смертности одних индивидуумов и выживания других, чьи свойства в данное время более соответствуют изменившимся условиям.

К числу многочисленных обусловленных генотипом свойств особи относится и ее плодовитость. Резко выраженная у рыб индивидуальная изменчивость плодовитости одноразмерных самок является отражением, вероятнее всего, именно ге-

Т а б л и ц а 1

Длина, масса и плодовитость самок леща в разные годы

Возраст рыб, лет	Длина тела l , мм		Масса тела без внутренностей, г		Абсолютная плодовитость, тыс. икринок		Относительная плодовитость, экз./г		
	1976 г.	1977 г.	1976 г.	1977 г.	1976 г.	1977 г.	1976 г.	1977 г.	1978 г.
10	344	337	704	682	90,2	63,9	128	92	121
11	352	351	750	750	87,7	78,3	120	105	118
12	366	364	839	763	103,6	91,6	123	119	126
13	378	376	920	895	109,1	86,7	119	97	102
14	392	(380)	1000	(900)	128,9	(127,0)	128	(141)	114
15	396	402	1030	1025	123,3	116,5	119	113	119

П р и м е ч а н и е. В скобках - материал представлен в 1 экз.

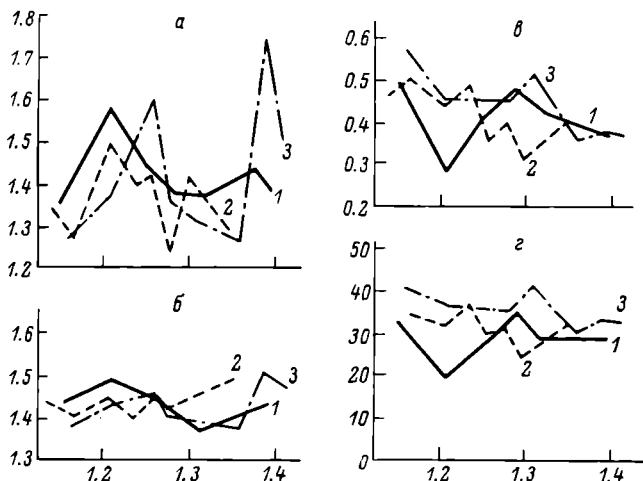


Рис. 2. Некоторые показатели воспроизводительной способности и упитанность одноразмерных самок синца Рыбинского водохранилища.

1 - группа рыб с длиной тела 275 мм, $n = 14$, 2 - то же, 278 мм, $n = 13$, 3 - то же, 280 мм, $n = 11$. По оси ординат: а - масса 1 икринки, мг, б - диаметр икры, мм, в - показатель относительной плодовитости, экз./($г \cdot мм$), г - индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок; по оси абсцисс - коэффициент упитанности рыб по Кларку.

нотипических особенностей каждой особи. Другими словами, способность каждой самки производить большее или меньшее по сравнению с другими количество икринок определяется прежде всего генетически. Условия среды могут вносить известную поправку в общий фон, создаваемый геногипом, но эта фенотипическая изменчивость не является решающей в определении общего уровня плодовитости особи.

Представление о воспроизводительной способности рыб как о проявлении свойств генотипа позволяет по-иному, чем прежде, подойти к объяснению причин наблюдающихся изменений плодовитости одноразмерных самок по годам. Не отрицая возможной фенотипической изменчивости, вызванной теми или иными изменениями условий существования, более верное объяснение данному явлению, как нам кажется, может быть дано путем признания факта постоянной рекомбинации в популяции и ее отдельных локальных стадах соотношения особей, характеризующихся различием свойств генотипов. Популяция - динамичная система, в которой под влиянием окружающей среды одни особи элиминируются, а им на смену появляются новые, отличающиеся иными качествами, чем первые. Преобладание в данный момент времени в составе популяции самок с повышенным генеративным обменом найдет внешнее проявление в

более высокой плодовитости одноразмерных особей, преобладание самок с пониженной воспроизводительной способностью – в более низкой. Колебания системы могут быть вызваны как естественными причинами, так и хозяйственной деятельностью человека (в частности промыслом), сила которой не всегда учитывается должным образом. Еще Э. Майр [17] предупреждал, что „при эксплуатации природных ресурсов необходимо избегать нежелательного отбора“ (с. 163). Наряду с другими примерами он, ссылаясь на Вогана, показал, как в результате нерационального промысла на юго-востоке Аляски произошла практически полная элиминация некоторых популяций горбуши, нерестившихся в более ранние сроки по сравнению с другими. Своевременное введение запрета на лов могло бы сохранить эти популяции с генами, определяющими ранний нерест, при неизменной общей промысловой нагрузке на данный вид рыб в названном регионе. Очевидно, влиянием промысла может быть обусловлено в некоторой степени изменение величины плодовитости одноразмерных самок рыб и в Рыбинском водохранилище в период 50–70-х гг.

Общеизвестно, что среди любого поколения рыб промыслу подвергаются прежде всего наиболее быстрорастущие особи, характеризующиеся более интенсивным по сравнению с медленнорастущими обменом веществ, повышенной плодовитостью и т.д. При интенсивном сегном промысле селективный отлов таких особей должен оказывать существенное влияние на структуру облавливаемых популяций рыб. Т.М. Хашем [24], например, описывая состояние популяции синца в Моложском плесе водохранилища в период с 1957 по 1967 г., отметил ухудшение ее качественного состава. К 1967 г. рыбы в возрасте 11–12 лет стали встречаться редко, размерный состав особей изменился в сторону увеличения количества более мелких рыб, темп линейного роста замедлился, плодовитость одноразмерных самок снизилась. Одну из причин произошедших изменений Т.М. Хашем видел в том, что промысел, производящийся в основном крупноячейными „лещевыми“ сетями, отбирает из популяции наиболее крупных и быстрорастущих производителей. Вследствие этого в водоеме остаются преимущественно мелкие рыбы с плохим темпом роста и пониженной плодовитостью.

Вопрос о степени влияния промысла на структуру облавливаемых популяций рыб вообще изучен пока довольно слабо, хотя, несомненно, требует к себе самого пристального внимания.

Многолетние наблюдения за плодовитостью рыб Рыбинского водохранилища показывают, что функциональная активность половых желез в течение жизни самок, видимо, непостоянна. Так, сопоставление изменений ИАП и ИОП самок отдельных поколений, родившихся в 1963–1966 гг., в течение трех лет, а поколения 1962 г. рождения в течение двух последовательных лет жизни (табл. 2–3) позволяет предположить, что в развитии половых желез существует определенный физиологический ритм, который заключается в последовательном чередовании лет их повышенной функциональной активности с годами относительного отдыха. У самок разных поколений тот или иной период активности приходится на один и тот же возраст, что свиде-

Т а б л и ц а 2

Абсолютная плодовитость самок леща отдельных поколений
в разном возрасте, тыс. икринок

Год рождения поколения	Возраст рыб, лет					
	10	11	12	13	14	15
1961	-	-	-	-	-	123,5
1962	-	-	-	-	128,9	116,2
1963	-	-	-	109,1	127,0	117,0
1964	-	-	103,6	86,7	111,0	-
1965	-	87,7	91,6	83,6	-	-
1966	90,2	78,3	91,6	-	-	-

Т а б л и ц а 3

Относительная плодовитость (экз./г) самок леща
отдельных поколений в разном возрасте

Год рождения поколения	Возраст рыб, лет					
	10	11	12	13	14	15
1961	-	-	-	-	-	119
1962	-	-	-	-	128	113
1963	-	-	-	119	141	119
1964	-	-	123	97	114	-
1965	-	120	119	102	-	-
1966	128	105	126	-	-	-

гельствуем, вероятно, о примерно одинаковых сроках массового полового созревания особей отдельных поколений и о малой зависимости обнаруженной периодичности (по крайней мере на коротком отрезке времени) от экологических условий. Сопоставление показывает также, что уровень плодовитости самок отдельных поколений может различаться. Так, особи поколения 1964 г. рождения явно более плодовиты, чем 1965 и 1966 гг. Последние же по этому показателю, видимо, довольно близки друг к другу.

Период наших наблюдений за плодовитостью леща, разумеется, слишком короток пока для того, чтобы говорить о закономерном характере данного явления иначе, чем в форме предположения. Однако косвенные данные в его пользу можно найти и при анализе некоторых более полных материалов, встречающихся в литературе по плодовитости рыб. Так, В.Д. Спановской и В.А. Григораш [23] удалось проследить динамику плодовитости 3 отдельных поколений плотвы Можайского водохранилища в течение восьми последователь-

Т а б л и ц а 4

Динамика относительных приростов плодовитости у самок отдельных поколений плотвы Можайского водохранилища, гыс. икринок [по: 29]

Год рождения поколения	Нерест						
	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
1960	1,6	9,2	5,5	5,9	0,6	21,5	0,0
1961	0,3	7,4	3,3	11,6	0,0	18,1	0,4
1964	2,3	12,6	8,8	14,8	10,3	16,5	-

ных лет жизни от первого до последнего нереста. ИАП последней колебалась не так резко, как у леща, поэтому по непосредственным данным какую-либо ритмичность изменений заметить не удается. Однако сопоставление годовых приростов плодовитости самок каждого поколения, вычисленных по приведенным в работе этих авторов материалам, показывает, что и у самок плотвы – вида иного фаунистического комплекса, чем лещ, – имеет место явное чередование периодов разной функциональной активности половых желез, аналогичное отмеченному нами у леща (табл. 4). Разница заключается лишь в том, что периоды повышенной активности у леща приходятся на четные возрастные группы, а у плотвы – на нечетные. Неравномерность приростов плодовитости в течение жизни одного поколения плотвы названные авторы объясняют закономерной сменой в составе нерестового стада рыб, характеризующихся разным уровнем генеративного и пластического обмена. Мы в целом согласны со взглядами В.Д. Спановской и В.А. Григораши на механизм данного явления, однако периодичность наблюдаемых изменений, как нам кажется, свидетельствует также и о наличии определенного физиологического ритма в развитии половых желез.

Периодичность функционирования половых желез – обычное явление в мире животных, в том числе и рыб. У последних наиболее яркое проявление она находит в периодичности нереста. „Непрерывный“ нерест многих видов рыб тропических зон по мере продвижения к высоким широтам сменяется порционным, а затем и однократным икромеганием в течение года. Наконец, у некоторых видов, например у сиговых, существует и обязательный пропуск одного-двух нерестовых сезонов. Обнаруженное у самок леща и плотвы чередование периодов разной функциональной активности половых желез, вероятно, относится к явлениям того же порядка, но проявляется оно в более скрытой форме.

Для оценки общей воспроизводительной способности популяции рыб обычно используются такие показатели, как темп полового созревания особей, размерно-половой и возрастной состав нерестового стада, величина абсолютной, относительной и популяционной плодовитости, размер и масса продуцируемой самками икры. В.Д. Спа-

новская и В.А. Григораш [22, 23] особое значение придают изучению относительной плодовитости (ОП) и ее динамики, рассматривая ОП как показатель интенсивности воспроизводительной способности самок. Разнокачественность самок по этому признаку в пределах одного поколения они рекомендуют характеризовать спектром ИОП.

Изучение динамики ИОП и некоторых других показателей в течение жизни трех отдельных поколений плотвы Можайского водохранилища позволило В.Д. Спановской и В.А. Григораш [23] сделать ряд важных в теоретическом и практическом отношении выводов. Главный из них заключается в том, что особи, впервые вступающие в состав нерестового стада, характеризуются значительной разнокачественностью по степени генеративного и пластического обмена, сохраняющейся в течение всей жизни поколения. Предполагается, что интенсивность генеративного обмена тесно связана со скоростью физиологического старения организма. Авторы считают возможным различать особей, рано созревающих и имеющих малую продолжительность жизни, рано созревающих со средней продолжительностью и рыб, созревающих позднее, но отличающихся наибольшей продолжительностью жизни. Судя по изменению спектра ИОП, соотношение этих качественно различающихся групп в течение жизни поколения меняется, причем в основном за счет неодинакового темпа убыли особей каждой из них.

В своем представлении о разнокачественности самок рыб по интенсивности генеративного и пластического обмена и об изменении соотношения различающихся по данному признаку особей в течение жизни одного поколения названные авторы по существу рассматривают плодовитость как проявление специфических свойств генотипа. Они, пожалуй, первыми или одними из первых не стали рассматривать изменение плодовитости как некое приспособление к приведению численности популяции в соответствии с обеспеченностью пищей.

Выбор ИОП в качестве показателя интенсивности воспроизводительной способности рыб наряду с очевидными достоинствами имеет и определенный недостаток. Он связан с таким легко изменяющимся параметром, как масса особи. Известно, что в течение года масса рыб может не только увеличиваться, но при некоторых условиях (например, за период зимовки) и уменьшаться. Поэтому в зависимости от времени взятия пробы и состояния рыб в этот момент при неизменной величине абсолютной плодовитости цифры, характеризующие ИОП одной и той же самки, могут значительно различаться. Учитывая данное соображение, мы считаем необходимым в показатель воспроизводительной способности рыб ввести такой относительно более стабильный параметр, как длина тела. В отличие от массы она по крайней мере не может уменьшаться.

В принципе подобный показатель был предложен еще Б.Г. Иоганзенем [11] в виде следующей формулы:

$$\frac{l \cdot \varphi}{r},$$

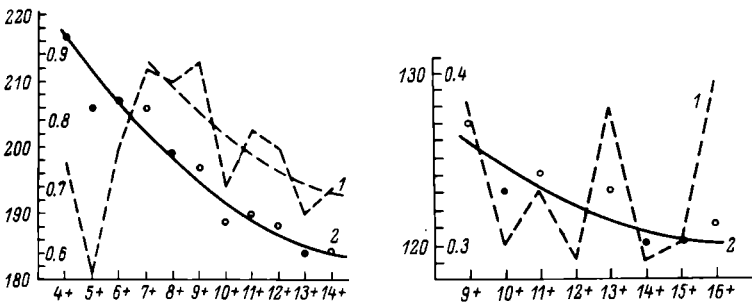


Рис. 3. Возрастные изменения индивидуальной относительной плодовитости и показателя относительной плодовитости у самок плотвы Рыбинского водохранилища.

1 - индивидуальная относительная плодовитость, экз./г, 2 - показатель относительной плодовитости, экз./г·см). По оси ординат: слева - индивидуальная относительная плодовитость, экз./г, справа - показатель относительной плодовитости, экз./г·мм; по оси абсцисс - возраст рыб, годы.

Рис. 4. Возрастные изменения индивидуальной относительной плодовитости и показателя относительной плодовитости у самок леща Рыбинского водохранилища. Обозначения те же, что и на рис. 3.

где l - длина рыб, q - масса тела без внутренностей и r - общее число икринок в рыбе.

Нетрудно заметить, однако, что в этой формуле отображено отношение „массы“ тела к плодовитости, тогда как для показателя воспроизводительной способности оно должно быть обратным, т.е.

$$\frac{r}{l \cdot q},$$

но $\frac{r}{q}$ есть не что иное, как ИОП. Следовательно, отношение $\frac{\text{ИОП}}{l}$ может быть названо показателем относительной плодовитости самки (ПОП). Мы считаем, что даже его осредненные значения более точно отражают изменения воспроизводительной способности самок (рис. 3, 4), чем ИОП, хотя и ПОП в свою очередь далек от идеала. Подводя итоги изложенному, мы приходим к следующему заключению.

Во-первых, индивидуальную плодовитость рыб следует рассматривать как одно из многочисленных свойств особи, обусловленных ее генотипом.

Во-вторых, популяция генетически полиморфна. Она состоит из множества особей, отличающихся разнообразием проявления генотипических свойств, в том числе и плодовитостью. В популяции всегда

присутствуют как высокоплодовитые самки, так и самки с низкой и средней плодовитостью. Их соотношение непостоянно. Оно может изменяться в зависимости от изменения условий существования в занимаемом регионе. Под влиянием среды происходят не только фенотипические изменения, но и различные перекombинации существующего набора генотипов, изменения генофонда. Одни особи элиминируются, на смену им появляются другие, чьи качества наиболее полно отвечают изменившимся условиям. Отбор, естественно, происходит не по признаку той или иной величины плодовитости. Последняя связана, вероятно, со многими другими свойствами организма, имеющими более важное значение для его выживания. Во всяком случае преобладание в данный момент времени в составе популяции особей с повышенным генеративным обменом найдет внешнее проявление в более высокой плодовитости одноразмерных самок, а преобладание особей с пониженным генеративным обменом – в пониженной плодовитости.

В-гретых, особи любого поколения по своей плодовитости так же гетерогенны, как и вся популяция.

В-четвертых, воспроизводительная способность поколения, видимо, меняется от нереста к нересту. Годы повышенной активности половой железы самок рыб чередуются с годами ее относительного покоя. Кроме того, одной из возможных причин происходящих изменений может являться и неравномерная элиминация особей с разным типом генеративного обмена.

Л и т е р а т у р а

1. А н о х и н а Л.Е. О связи плодовитости и жирности салаки (*Clupea harengus membras* L.). – ДАН СССР, 1959, т. 129, № 6, с. 1417-1421.
2. А н о х и н а Л.Е. О связи плодовитости, изменчивости икры и жирности беломорской сельди *Clupea harengus pallasi maris-albi* Berg. – ДАН СССР, 1960, т. 133, № 4, с. 960-964.
3. А н о х и н а Л.Е. О связи плодовитости, жирности рыб и изменчивости размеров икры у сельдевых. – Тр. совещ. икhtiол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 290-295.
4. А н о х и н а Л.Е. Некоторые вопросы плодовитости сельди Онежского залива. – ДАН СССР, 1962, т. 12, № 6, с. 1412-1416.
5. А н о х и н а Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., 1969. 200 с.
6. В о л о д и н В.М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище. – Вопр. икhtiологии, 1963, т. 3, вып. 2(27), с. 266-274.
7. В о л о д и н В.М. Плодовитость чехони *Pelecus cultratus* (L.) в Рыбинском водохранилище. – В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 9-20.

8. 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.
9. Володин В.М. Плодовитость снетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. – В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 165–178.
10. Володин В.М. Плодовитость снетка Белого озера. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1972, № 13, с. 53–58.
11. Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы. – Вопр. ихтиологии, 1955, вып. 3, с. 57–68.
12. Иоганзен Б.Г., Загороднева Д.С. Плодовитость сибирского ельца и факторы ее определяющие. – Учен. зап. Томск. ун-та, 1950, т. 15, с. 117–141.
13. Кагановский А.Г. Некоторые вопросы биологии и динамика численности горбуши. – Изв. Тихоокеан. н.-и. ин-та рыб. хоз-ва и океанограф., 1949, т. 31, с. 3–57.
14. Краснощекоев С.И. О причинах колебания численности омуля в озере Байкал. – Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 238–247.
15. Легичевский М.А. К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря. – Зоол. журн., 1946, т. 25, № 4, с. 351–357.
16. Ловецкая Е.А. Материалы по биологии амурской кеты. – Изв. Тихоокеан. н.-и. ин-та рыб. хоз-ва и океанограф., 1948, т. 27, с. 115–137.
17. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных запасов. М., 1974. 447 с.
18. Пискунов И.А. О плодовитости сельди (*Clupea harengus pallasii* V.), размножающейся у западного берега о. Сахалин. – Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 1, с. 115–121.
19. Сергеев Р.С., Пермитин И.Е., Ястребков А.А. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища. – Тр. биол. ст. „Борок“, 1956, вып. 2, с. 278–300.
20. Соколов Н.П. Плодовитость сазана каспийско-волжского района. – Тр. Среднеазиат. гос. ун-та, 1933, вып. 13, с. 4–16.
21. Пановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икру мечущих рыб. – В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1976, ч. 2, с. 54–62.

22. С п а н о в с к а я В.Д., Г р и г о р а ш В.А. Опыт анализа формирования воспроизводительной способности самок одного поколения на примере плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Можайского водохранилища. - *Вопр. ихтиологии*, 1977, т. 17, вып. 1 (102), с. 39-50.
23. Х а ш е м М.Т. Состояние популяции синца *Abramis balteus* (L.) в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. - *Вопр. ихтиологии*, 1968, т. 8, вып. 5 (52), с. 858-868.
24. Ч у г у н о в а Н.И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. - В кн.: *Рыбы Каспийского моря*. М., 1951, с. 153-170.
25. (М а у р Е.) Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968, 597 с.

О НАСЛЕДСТВЕННОЙ ОБУСЛОВЛЕННОСТИ ПЛОДОВИТОСТИ ПЛОТВЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Многими исследователями [7-10, 15, 20, 22] установлено, что плодовитость одноразмерных самок непостоянна и может испытывать значительные колебания по годам. Такие флюктуации плодовитости обычно объясняют неодинаковыми условиями нагула рыб в разные годы и, главным образом, неодинаковой обеспеченностью пищей [16]. Представление о тесной связи величины плодовитости с обеспеченностью самок пищей основано на том, что при определенной группировке и осреднении фактических данных часто наблюдается определенная связь между величиной плодовитости, темпом роста и состоянием упитанности и жирности самок, которые действительно отражают условия нагула последних [2-10, 13, 14].

Между тем анализ плодовитости не групп, а отдельных рыб показывает, что та или иная ее величина у одноразмерных особей обусловлена не только паратипической компонентой, к которой относятся и условия нагула, но и какими-то внутренними факторами, о чем свидетельствуют наблюдающиеся различия в плодовитости одинаковых по возрасту, размеру и экстерьерным особенностям самок. К ним относится прежде всего генотип особи. Поскольку плодовитость — одно из многочисленных свойств особи как генотипа, то резко выраженная у рыб ее индивидуальная изменчивость, по-видимому, и является в первую очередь отражением генотипических особенностей самок по этому признаку. Условия среды, в частности условия нагула, естественно, вносят определенную поправку в общий фон, создаваемый генотипом, но не являются решающими в определении того или иного уровня плодовитости особи.

Будучи одним из свойств особи как генотипа, общий уровень плодовитости каждой самки определенно должен наследоваться потомством. В пользу этого предположения свидетельствуют некоторые прямые наблюдения в прудовых экспериментах с пелядью и форелью, а также работы с аквариумными рыбами [1, 24]. Решение этого вопроса, так же как и определение степени наследуемости других основных биологических показателей рыб (темп роста, время полового созревания, продолжительность жизни и др.), имеет важное значение для рыбохозяйственной теории и практики. Однако современные методы ихтиологических исследований, к сожалению, пока не позволяют получить какие-либо определенные данные в этом отношении путем непосредственных наблюдений за судь-

бой даже первого поколения какой-либо одной пары производителей в природных популяциях. В связи с этим в настоящее время к природным популяциям применимы лишь косвенные методы анализа генетической обусловленности тех или иных биологических характеристик рыб с помощью естественных маркеров. Для плодовитости наиболее подходящими маркерами могут служить дискретные морфологические признаки. На ряде объектов экспериментально установлено, например, что отбор по таким признакам приводит к изменению плодовитости селекционируемых линий вплоть до полной их стерильности [19, 25], т.е. к нарушению генетического гомеостаза.

В настоящей работе нами предпринят анализ корреляции между маркерными морфологическими признаками (фенами), высокая наследуемость которых не вызывает сомнений, и плодовитостью плотвы Рыбинского водохранилища.

В качестве объекта исследований была выбрана моллюскоядная экоформа плотвы, у которой фены-маркеры были изучены в наших работах и по плодовитости которой собран вполне репрезентативный материал. Всего было исследовано 285 самок, пойманных в нерестовый сезон 1980 г. Выборка представлена особями в возрасте от шести до двадцати лет с длиной тела 160-310 мм, однако для более детального анализа использованы самки главным образом в возрасте восьми и девяти лет. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) определена по общепринятой весовой методике [6, 18], возраст рыб — по *cleitrum*. В качестве естественных меток (фенов) использовалась частота встречаемости дискретных морфологических признаков. Всего для анализа использовано свыше 100 фенов, но в данном исследовании за основу было взято число отверстий каналов сенсорной системы в костях черепа (*dentale*, *praeoperculum*, *frontale*, *parietale*), а также формы парапофизов переходных позвонков (23).

Достоверность различий оценивалась по методу Л.А. Животовского [11] и регрессионным анализом [17].

Выявление корреляции между плодовитостью и фенами-маркерами нами производилось двумя путями. Первый из них, который можно условно назвать „от плодовитости к фенам“, заключается в определении фенетических различий между отдельными группами самок с разным уровнем плодовитости. Второй — „от фена к плодовитости“ — заключается в выявлении уровня плодовитости групп рыб, заведомо различающихся своим генотипом.

В первом случае рыбы каждой возрастной категории были разделены на 2 части: высокоплодовитых и малоплодовитых. При этом в каждой из них были подобраны самки, близкие по длине. Анализ показал, что высокоплодовитые и малоплодовитые особи отличаются друг от друга частотами ряда модальных фенов костей черепа и осевого скелета (табл. 1).

Особенно существенные различия обнаружены по частотам фенов переходного отдела позвоночника (ЛЛА и ЛАА), а также по частоте встречаемости самок с 16 позвонками в туловищном отделе

Т а б л и ц а 1

Частоты некоторых фенов в группах плотвы с разной ИАП

Категории	Возраст рыб, годы	L	ИАП, тыс. экз.	parietale		frontale 5-5	Vi		Va	Vi
				вертикальный 1-1	горизонтальный 2-2		ЛЛА	ЛАА		
Высокоплодовая	8	187.7	20.4	0.807	0.440	0.345	0.414	0.138	0.793	0.690
Низкоплодовая	8	187.7	15.2	0.917	0.375	0.375	0.520	0.080	0.680	0.600
Высокоплодовая	9	196.6	23.8	0.762	0.619	0.261	0.391	0.261	0.826	0.783
Низкоплодовая	9	195.5	17.5	0.892	0.429	0.367	0.483	0.069	0.517	0.655

(VA-16). Сравнение спектров фенов костей черепа показали достоверные их различия у мало- и высокоплодовитых рыб.

Данные показывают (табл. 1), что высокая плодовитость самок рыбинской плотвы маркируется повышенной частотой встречаемости фена ЛАА переходного отдела позвоночника, а малая плодовитость — частотой фена ЛЛА. Исходя из этого в соответствии с возрастом все самки были разделены на две группы, в которые вошли особи с одинаковым количеством (16) позвонков в гуловишном отделе, но разным в переходном: ЛЛА и ЛАА. Затем была определена средняя плодовитость этих групп рыб (2-й путь анализа).

Двухфакторный регрессионный анализ показал, что самки с феном ЛАА имеют в среднем большую ИАП, чем особи с феном ЛЛА (рис. 1). Критерий превышения ряда оказался равным 4,4 при стандартном его значении 3,9.

Таким образом, сопоставление результатов, полученных обоими способами, позволяет сделать заключение, что уровень плодовитости моллюсковидной формы рыбинской плотвы связан с наследственно обусловленными признаками самок и, следовательно, тоже наследственно обусловлен. Рыбинская популяция плотвы генетически полиморфна по плодовитости самок.

В.Д. Спановская и В.А. Григораш [21], исследовав динамику плодовитости трех отдельных поколений плотвы Можайского водохранилища в течение их жизни, от первого до последнего нереста, предположили, что интенсивность генеративного обмена тесно связана со скоростью физиологического старения организма. Они считают возможным различать особей, рано созревающих и имеющих малую продолжительность жизни, особей, созревающих рано, но имеющих среднюю продолжительность жизни, и, наконец, рыб, поздно созревающих, но отличающихся большой продолжительностью жизни. Соотношение этих групп особей в течение жизни поколения меняется, причем предположительно за счет неодинакового их темпа убыли. Наши материалы показывают, что у рыбинской плотвы фен ЛАА, скоррелированный с высокой плодовитостью, встречается у самок в возрасте не старше 15 лет, тогда как рыбы с феном ЛЛА (преимущественно малоплодовитые особи) доживают до 20 лет (рис. 2). Другими словами, высокоплодовитые самки рыбинской популяции плотвы имеют меньшую продолжительность жизни, чем малоплодовитые. Сопоставление данных вышеупомянутых авторов с нашими приводит к мысли, что у высокоплодовитых рыб соотношение между генеративным и пластическим обменом сдвинуто в сторону от оптимального. Такой сдвиг может быть следствием общего нарушения генетического гомеостаза. Генетический гомеостаз развития — гомеорез по терминологии К.Х. Уоддингтона [26] — можно оценить по показателю флюктуирующей асимметрии билатеральных структур [12]. Вычисление этого показателя по количеству отверстий в парных костях черепа — *praeoperculum*, *dentale*, *frontale* — обнаруживает, что высокоплодовитые самки рыбинской плотвы характеризуются большими, чем у малоплодовитых, значениями σ^2/d (табл. 2), т.е. у них генетический гомеостаз сдвинут.

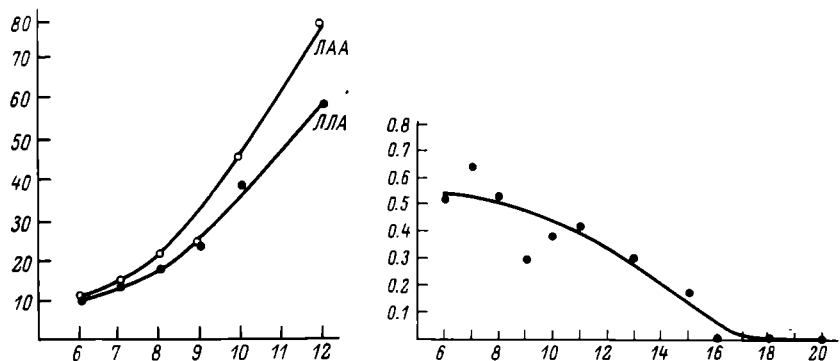


Рис. 1. Плодовитость особей плотвы с фенами ЛЛА или ЛАА в разном возрасте.

По оси ординат – ИАП, тыс. экз.; по оси абсцисс – возраст, годы.

Рис. 2. Соотношение фенов ЛАА и ЛЛА в разных возрастных группах плотвы Рыбинского водохранилища.

По оси ординат – отношение числа рыб с феном ЛАА к таковому с феном ЛЛА; по оси абсцисс – возраст, годы.

Генетически обусловленный полиморфизм самок плотвы по ИАП должен быть сбалансированным, т.е. высокоплодовитые и малоплодовитые особи должны получать преимущество при разных условиях. В противном случае установился бы мономорфизм по плодовитости и скоррелированному с ней признаку – фенам переходного отдела позвоночника. В обычных, средних условиях преимущество в развитии получают рыбы со средним или пониженным уровнем плодовитости, у которых соотношение между генеративным и пластическим обменом близко к оптимальному. При особо благоприятных условиях преимущество могут иметь рыбы, у которых соотношение между пластическим и генеративным обменом сдвинуто в сторону последнего. Пониженная продолжительность жизни таких особей компенсируется большей плодовитостью. Следовательно, общее число потомков одной высокоплодовитой самки в условиях генетического гомеостаза популяции должно быть примерно таким же, как у малоплодовитых, но дольше живущих особей.

Таким образом, плодовитость самок рыбинской плотвы коррелирует с высоконаследуемыми фенами переходного отдела позвоночника, что свидетельствует о ее наследственной обусловленности. Рыбы с повышенным уровнем генеративного обмена имеют меньшую продолжительность жизни, чем особи со средним или низким уровнем плодовитости. Генетический полиморфизм по ИАП в популяции рыбинской плотвы находится в сбалансированном состоянии. В обыч-

Т а б л и ц а 2

Значения σ_d^2 в группах рыб с разной ИАП

Возраст рыб, годы	ИАП, тыс. экз.	Структура		
		praeoperculum	dentale	frontale
8	20,4 <i>n</i> = 29	1,25	0,79	0,61
	15,2 <i>n</i> = 29	0,74	0,50	0,39
9	23,8 <i>n</i> = 23	1,57	0,76	0,59
	17,5 <i>n</i> = 30	0,74	0,62	0,55

ных условиях преимущество в выживании имеют малоплодовитые самки и особи со средней плодовитостью, при особо благоприятных – высокоплодовитые.

Л и т е р а т у р а

1. Андрияшева М.А. Селекционно-генетический анализ маточного стада ендырской пеляди по плодовитости. – Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 130, с. 15–24.
2. Анохина Л.Е. О связи плодовитости и жирности салаки (*Clupea harengus mambra* L.). – ДАН СССР, 1959, т. 129, № 6, с. 1417–1421.
3. Анохина Л.Е. О связи плодовитости, изменчивости икринок и жирности беломорской сельди *Clupea harengus pallasii maris-albi* Berg. – ДАН СССР, 1960, т. 133, № 4, с. 960–964.
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. Володин В.М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище. – Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 2(27), с. 266–274.
8. Володин В.М. Плодовитость чехони *Pelecus cultratus* (L.) в Рыбинском водохранилище. – В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 9–20.

9. В о л о д и н 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.
10. В о л о д и н В.М. Плодовитость снетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. – В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 165–178.
11. Ж и в о г о в с к и й Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. – Журн. общ. биол., 1979, т. 10, № 4, с. 587–603.
12. З а х а р о в В.М., З ю г а н о в В.В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики. – Экология, 1980, № 1, с. 10–16.
13. И о г а н з е н Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы. – Вопр. ихтиологии, 1955, вып. 3, с. 57–68.
14. И о г а н з е н Б.Г., З а г о р о д н е в а Д.С. Плодовитость сибирского ельца и факторы ее определяющие. – Учен. зап. Томск. ун-та, 1950, т. 15, с. 117–141.
15. К р а с н о щ е к о в С.И. О причинах колебания численности омуля в озере Байкал. – Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 238–247.
16. Н и к о л ь с к и й Г.В. Теория динамики стада рыб. М., 1974. 447 с.
17. П л о х и н с к и й И.А. Биометрия. М., 1970. 367 с.
18. П р а в д и н М.Ф. Руководство по изучению рыб. Л., 1966. 245 с.
19. Р о к и ц к и й П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, 1974. 446 с.
20. С о к о л о в Н.П. Плодовитость сазана каспийско-волжского района. – Тр. Среднеазиат. гос. ун-та, 1933, вып. 13, с. 4–16.
21. С п а н о в с к а я В.Д., Г р и г о р а ш В.А. Опыт анализа формирования воспроизводительной способности самок одного поколения на примере плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Можайского водохранилища. – Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 1 (102), с. 39–50.
22. Ч у г у н о в а Н.И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. – В кн.: Рыбы Каспийского моря. М., 1951, с. 153–170.
23. Я к о в л е в В.Н., И з ю м о в Ю.Г., К а с ь я н о в А.Н. Фенетический метод исследования карповых рыб. – Журн. биол. науки, 1981, № 2, с. 98–101.
24. G a l l G.A.E. Genetics of reproduction in domesticated rainbow trout. – J. Anim. Sci., 1975, vol. 40, N 1, p. 19–28.
25. S v ä r d s o n G. Polygenic inheritance in *Lebistes*. – Ark. zool., 1945, 36A, N 6, s. 1–9.
26. (W a d d i n g t o n C.H.) У о д д и н г т о н К.Х. Основные биологические концепции. – В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970, с. 11–31.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СТРУКТУРЫ
ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (L.)
ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Для первого этапа формирования ихтиофауны волжских водохранилищ было характерно резкое уменьшение (вплоть до практически полного исчезновения) численности реофилов наряду со значительной вспышкой численности относительно индифферентных к погоду видов рыб. Последняя в популяции леща сопровождалась уменьшением среднего размера, массы и возраста рыб, а также увеличением относительного количества тугорослых особей, что нашло отражение в снижении средних показателей темпа роста по сравнению с речным периодом. На следующем этапе численность рыб сократилась, однако качественная структура популяций не восстановилась, и в настоящее время она остается по существу такой же, как на первом этапе.

Низкое с рыбохозяйственной точки зрения качество структуры популяций леща в водохранилищах большинство исследователей объясняет исключительно несоответствием (диспропорцией) между численностью рыб и состоянием их кормовой базы. Исходя из этого в качестве одной из радикальных мер, направленных на ее улучшение, часто предлагается произвести разрежение стада рыб путем снижения промысловой меры, либо полной ее отмены и даже путем снятия вообще всяких ограничений промысла.

Между тем более тщательный анализ современного состояния структуры популяций леща волжских водохранилищ, в частности Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского, и сопоставление со структурой отдельных крупных группировок этого вида в р. Волге до зарегулирования стока показывают, что произошедшие изменения связаны не только с обеспеченностью рыб пищей, но и с другими факторами. Это позволяет наметить принципиально иные пути направленного улучшения качественной структуры популяций леща в этих водоемах.

Популяции леща в водохранилищах формировались на основе местных группировок, существовавших в Волге на месте будущих водохранилищ. Структура этих группировок, разумеется, не могла не оказать влияния на состав вновь образующихся популяций. Судя по литературным источникам [25-27, 32, 45, 47], лещ Средней Волги отличался пониженным темпом линейного и весового роста, меньшей упитанностью, более поздним половым созреванием, меньшей плодовитостью одноразмерных самок и т.д. по сравнению с ле-

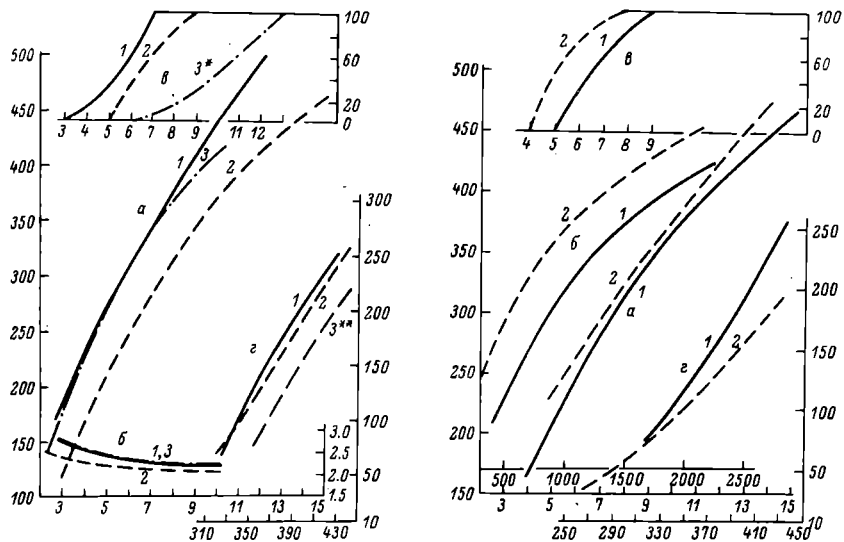


Рис. 1. Линейный рост (а), упитанность (б), половое созревание (в) и плодовитость (г) леща Нижней и Средней Волги и Междуречья

1 - Нижняя Волга, по [47], 2 - Средняя Волга, по [25, 26, 45], 3 - Междуречье, по [20], 3* - Рыбинское водохранилище, 50-е г наши данные, 3** - Рыбинское водохранилище, 50-е гг., по [7, 39] По оси ординат: слева - длина рыб l , мм, справа сверху - количество половозрелых рыб, справа внизу короткая линия - коэффициент упитанности по Фульгону, длинная - индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок; по оси абсцисс: сверху и посередине - возраст рыб, годы, внизу - длина рыб l , мм.

Рис. 2. Линейный рост (а), соотношение длина-масса (б), половое созревание (б) и плодовитость (г) леща Средней Волги и Куйбышевского водохранилища.

1 - Средняя Волга, по [25, 27, 32, 45], 2 - Куйбышевское водохранилище, по [13, 16, 18, 19, 43]. По оси ординат: слева - длина рыб l , мм, справа сверху - количество половозрелых рыб, %, внизу - индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок; по оси абсцисс: сверху вниз - возраст рыб, годы; масса рыб Q , г; возраст рыб, годы; длина рыб l , мм.

шом Нижней Волги (рис. 1). По мнению А.Н. Яковлевой [47], эта неоднородность была обусловлена различиями условий обитания леща в названных регионах - прежде всего температуры и продолжительности вегетационного периода. Продолжительность "теплого сезона", по данным этого автора [47], у г. Астрахани составляет

255–260 дн., у Саратова – 220 и у Тетюшей – 205 дн. Но лещ в Волжско–Моложско–Шекснинском Междуречье по темпу роста и упитанности тоже, видимо, мало отличался от нижеволжского [20], хотя температурный режим и продолжительность вегетационного периода там были явно иными.

С одной стороны, зарегулирование стока способствовало выравниванию экологической обстановки в пределах региона, занимаемого водохранилищем, и сглаживанию различий между мелкими локальными стадами. С другой стороны, оно привело к пространственной изоляции крупных группировок, существовавших в Волге, распаду прежде единой популяции и образованию нескольких новых, отличающихся друг от друга не только основными биологическими показателями составляющих их особей, но и типом динамики численности.

Изменение качественной структуры популяций леща происходило во всех рассматриваемых водохранилищах. В ходе этого процесса наблюдался ряд общих закономерностей, но имелись и некоторые отличия. Так, в Куйбышевском водохранилище, судя по материалам Г.П. Кожевникова с соавторами [13], в 1973–1974 гг. темп линейного роста леща оставался по существу таким же, как в Средней Волге до зарегулирования стока, тогда как упитанность значительно снизилась (рис. 2), и при одной и той же длине тела рыбы стали весить почти на 400 г меньше. Произошло ускорение темпа полового созревания, в результате которого все особи поколения стали созревать на год раньше, чем прежде. В нерестовом стаде увеличилось относительное число рано созревающих рыб и сократилась численность поздно созревающих. Вместе с тем плодовитость одноразмерных самок значительно уменьшилась [18, 19, 28, 42–44].

В отличие от Куйбышевского в Волгоградском водохранилище, по данным А.Н. Яковлевой [47], темп роста молодых рыб оказался несколько выше, чем в Нижней Волге, а особей среднего и особенно старшего возраста – ниже (рис. 3). Вместе с тем размерно-весовая характеристика рыб оказалась практически прежней. В нерестовом стаде несколько увеличилась относительная численность поздно созревающих рыб и возросла плодовитость одноразмерных самок [5, 36].

Наиболее низким темпом линейного и весового роста по сравнению с исходным стадом отличается популяция леща Рыбинского водохранилища (рис. 4). Существенно ухудшилась и размерно-весовая характеристика рыб. В настоящее время при одной и той же длине тела они весят почти на 200 г меньше, чем прежде. К сожалению, в литературе отсутствуют цифровые материалы, характеризующие время полового созревания и плодовитость леща в Междуречье до образования Рыбинского водохранилища. Все же есть основания полагать, что произошли существенные изменения и этих показателей. Так, например, в конце 70-х годов среди половозрелых рыб относительное количество 7-летних особей по сравнению с началом 50-х гг. возросло в 8 раз, 8-летних – в 4, 9-летних – в 2,5 и 10-летних – в 1,5 раза. В то же время относительное количество 11-, 12- и 13-летних рыб уменьшилось в 1,5 раза. В ре-

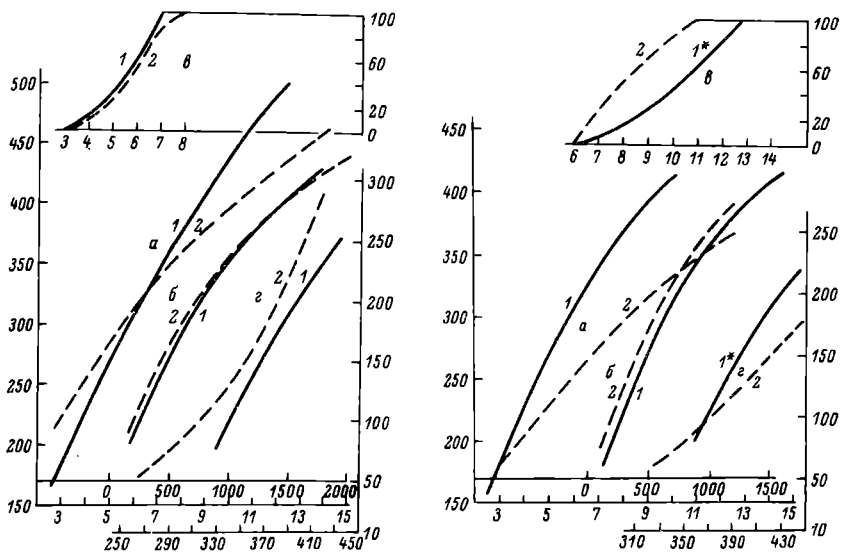


Рис. 3. Линейный рост (а), соотношение длина-масса (б), половое созревание (в) и плодовитость (г) леща Нижней Волги и Волгоградского водохранилища.

1 - Нижняя Волга, по [47], 2 - Волгоградское водохранилище, по [5]. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Рис. 4. Линейный рост (а), соотношение длина-масса (б), половое созревание (в) и плодовитость (г) леща Междуречья и Рыбинского водохранилища.

1 - Междуречье, по [20], 1* - Рыбинское водохранилище, 50-е гг., наши данные, 1** - Рыбинское водохранилище, 50-е гг., по [7, 39], 2 - Рыбинское водохранилище, 70-е гг., наши данные. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

зультате средний возраст производителей в нерестовом стаде леща Рыбинского водохранилища за этот период понизился с 11,3 лет до 10,2 лет. При сравнении данных по плодовитости леща, приведенных в работах Л.К. Захаровой [7] и Р.С. Сергеева с соавторами [39], с нашими данными стало ясно, что заметно понизилась и плодовитость одноразмерных самок.

В литературе совершенно отсутствуют сведения о структуре стада леща в р. Волге на месте Горьковского водохранилища. Нет сомнения, что она претерпела изменения и в этом водоеме. В настоящее время темп роста леща Горьковского водохранилища [13] выше, чем в Средней Волге, но ниже, чем в зоне Междуречья (рис. 5). Соотношение длина-масса хуже, чем в Междуречье и осо-

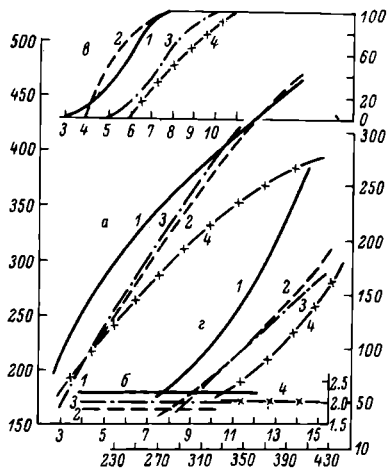
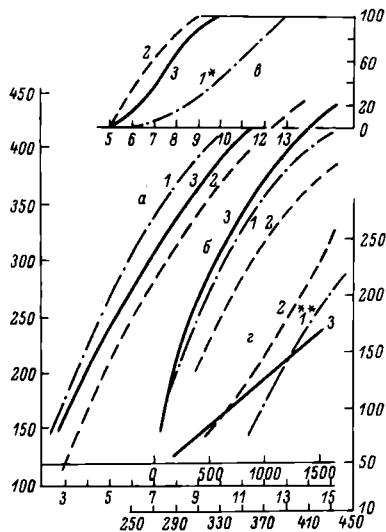


Рис. 5. Линейный рост (а), соотношение длина-масса (б), половое созревание (в) и плодовитость (г) леща Междуречья, Средней Волги и Горьковского водохранилища.

1 - Междуречье, по [20], 2 - Средняя Волга, по [25-27, 32, 45], 3 - Горьковское водохранилище, по [10, 23]. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Рис. 6. Линейный рост (а), упитанность (б), половое созревание (в) и плодовитость (г) леща волжских водохранилищ.

1 - Волгоградское водохранилище, по [5, 6], 2 - Куйбышевское водохранилище, по [13, 16, 18, 19, 28, 43, 44], 3 - Горьковское водохранилище, по [10, 22], 4 - Рыбинское водохранилище, 70-е гг., наши данные. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

бенно в Средней Волге. Горьковский лещ становится половозрелым примерно в те же сроки, что и лещ Средней Волги, на год раньше, чем в Рыбинском водохранилище в современный период, и на три года раньше, чем в начале 50-х гг. Плодовитость одноразмерных самок, видимо, ниже, чем в Средней Волге, но больше, чем в Рыбинском водохранилище [22, 23].

Сравнительный анализ темпа линейного и весового роста, упитанности, скорости полового созревания и плодовитости леща Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ показывает, что в настоящее время лучшими с рыбохозяйственной точки зрения качествами отличается структура популяции этого вида в последнем водоеме. По сравнению с другими в ней преобладают особи с хорошим темпом роста и высокой упитанностью

(рис. 6). Относительно раннее половое созревание и большая плодовитость самок определяют достаточно быструю восстановительную способность нерестового стада, приближающуюся к короткоцикловым видам, а отсюда и поддержание высокой численности популяции. В противоположность волгоградской в популяции леща Рыбинского водохранилища преобладают рыбы с плохим темпом линейного и весового роста, невысокой упитанностью, сравнительно поздним половым созреванием и низкой плодовитостью одноазерных самок. Восстановительная способность нерестового стада Рыбинского леща значительно ниже волгоградского. Следовательно, популяция леща в Волгоградском водохранилище способна выдерживать более высокую промысловую нагрузку, чем в Рыбинском. Популяции леща Горьковского и Куйбышевского водохранилищ по своей качественной структуре занимают промежуточное положение между двумя первыми.

Обзор литературных данных, довольно противоречивых [8, 9, 11, 14, 15, 35, 37, 46, 48], показывает, что эти водохранилища различаются между собой как общей рыбопродуктивностью, продуктивностью рыб-бентофагов, в том числе и леща, так и состоянием кормовой базы рыб, в частности величиной биомассы кормового зообентоса. Исходя из этого, структурные особенности популяций леща каждого из водохранилищ, казалось бы, можно объяснить именно разной обеспеченностью рыб пищей, как это и делает большинство исследователей. Однако даже беглый анализ этих данных обнаруживает, что не только структура популяций, но и рыбопродуктивность водохранилищ имеют весьма слабую связь с численностью и биомассой кормовых организмов.

Так, исследовав ряд опубликованных в литературе показателей плотности населения и биологической продуктивности волжских водохранилищ, А.С. Константинов с соавторами [14] пришли к заключению, что их рыбопродуктивность „в значительной степени зависит от факторов, не относящихся к категории трофических” (с. 238). Это заключение, видимо, справедливо не только в отношении общей рыбопродуктивности, но и в отношении продуктивности рыб-бентофагов, в частности леща. Сопоставление величины промысловых уловов с единицы площади водоема основных рыб-бентофагов и отдельно леща с данными по биомассе зообентоса, приведенными в работе А.С. Константинова с соавторами [14], показывает, что по крайней мере в Волгоградском, Куйбышевском, Горьковском и Рыбинском водохранилищах связь между этими параметрами отсутствует (см. таблицу).

Во-первых, биомасса бентоса в этих водоемах в общем довольно близка, тогда как продукция бентофагов и особенно леща различается более значительно. Во-вторых, в Волгоградском водохранилище, например, величина биомассы бентоса ниже, чем в Горьковском и Куйбышевском, а промысловая рыбопродуктивность рыб-бентофагов в нем самая высокая. В-третьих, биомасса бентоса в Волгоградском и Рыбинском водохранилищах практически одинакова, а продуктивность бентофагов в целом и леща в отдельности существенно различается.

Промысловая рыбопродуктивность бентофагов и биомасса бентоса некоторых волжских водохранилищ

Показатели	Водохранилище				Литературный источник
	Волгоградское	Куйбышевское	Горьковское	Рыбинское	
Промысловые уловы основных бентофагов (лещ, плотва, густера), кг/га	4,2	3,9	3,1	2,6	[11]
Промысловые уловы леща, кг/га	2,8	3,1	1,4	2,0	[9, 46]
Биомасса кормового зообентоса, г/м ²	2,5	4,0	3,0	2,5	[14]
кг/га	25	40	30	25	Тот же
$\frac{\text{Пр}}{\text{Бб}}$ бентофагов	0,17	0,10	0,10	0,10	Наши данные
$\frac{\text{Пр}}{\text{Бб}}$ леща	0,11	0,08	0,05	0,08	Тот же

Для того чтобы более четко представить соотношение между состоянием кормовой базы и величиной рыбопродуктивности водохранилищ, мы вычислили „коэффициент продуктивности“ (Кп) – отношение величины промысловых уловов с единицы площади водоема к величине биомассы кормового зообентоса, принимая, что в рассматриваемых водохранилищах промысловые запасы рыб используются максимально.

$$Кп = \frac{\text{Пр}}{\text{Бб}},$$

где Пр – промысловая рыбопродуктивность, кг/га и Бб – биомасса бентоса, кг/га. Оказалось, что в Куйбышевском, Горьковском и Рыбинском водохранилищах каждая единица биомассы бентоса производит примерно 0,1 единицы продукции рыб-бентофагов, тогда как в Волгоградском – 0,17 единиц (см. таблицу). Что касается леща, то получается, что в последнем водоеме единица биомассы бентоса производит 0,11 продукции этого вида рыб, в Куйбышевском и Рыбинском водохранилищах – 0,08, а в Горьковском – 0,05 единицы. Эти цифры также свидетельствуют о том, что в рассматриваемых водоемах промысловая рыбопродуктивность бентофагов, в частности леща, мало зависит от обеспеченности их пищей.

Как было показано, в Волгоградском водохранилище по сравнению с тремя другими лещ отличается наилучшим качеством структуры популяции. Между тем биомасса кормового бентоса в нем меньше, чем в Горьковском и Куйбышевском. В Рыбинском она такая же, как в Волгоградском, но структура популяции несравненно

хуже. По биомассе бентоса водохранилища в убывающем порядке можно расположить следующим образом: Куйбышевское – Горьковское – Волгоградское и Рыбинское; по структуре популяций леща они располагаются в другом порядке: Волгоградское – Горьковское – Куйбышевское – Рыбинское. Следовательно, как и рыбопродуктивность, структура популяций леща в водохранилищах зависит не столько от обеспеченности пищей, сколько от каких-то других факторов.

Сопоставление качественной структуры популяций леща разных водохранилищ между собой, а также структуры каждого из них со структурой исходных группировок обнаруживает определенную связь их особенностей с гидрологическим режимом водоемов, в частности с проточностью. Об этом свидетельствует следующее. Во-первых, в каждом случае зарегулирование стока и уменьшение проточности сопровождалось явным ухудшением качественной структуры популяций леща во всех водохранилищах, в том числе и водохранилищах речного типа, в которых на отдельных участках сохранилась достаточно высокая проточность. Во-вторых, структура популяций леща в качественном отношении значительно лучше в водохранилищах речного типа (Волгоградское), чем озерно-речного (Горьковское, Куйбышевское) и особенно озерного типа (Рыбинское). Наиболее низкими с рыбохозяйственной точки зрения качествами отличается популяция леща Рыбинского водохранилища. В этом же водоеме величина стоковых течений ничтожна, а скорости и направления ветровых течений непостоянны. Полный водообмен осуществляется всего 2 раза в год [2].

В противоположность Рыбинскому, Волгоградское водохранилище – рекообразный водоем. Несмотря на то что по сравнению с Волгой скорости течений в нем значительно снизились, все же они остаются довольно высокими и в межень на отдельных участках составляют 0,15–0,6 м/с у поверхности и 0,06–0,3 м/с у дна. В паводок же они достигают соответственно 0,3–2,0 м/с и 0,15–1,3 м/с [34]. Показатель водообмена равен 8 [21]. Структура популяции леща в этом водоеме более отвечает рыбохозяйственным требованиям, чем в других водохранилищах. Горьковское и Куйбышевское водохранилища – водоемы промежуточного озерно-речного типа с резко различающимися скоростями течений на отдельных участках. В Горьковском водохранилище скорость стокового течения в верхнем участке достигает 1,4 м/с, в среднем 0,4–0,6 м/с, а в нижнем течения практически отсутствуют [12]. По данным А.К. Леонова [21], показатель водообмена этого водохранилища равен 6. В основной части Куйбышевского водохранилища скорости стокового течения малы и к тому же находятся под влиянием ветровых течений [30]. Полный водообмен происходит примерно 5 раз в год [21]. Качество структуры популяций леща в двух последних водохранилищах среднее между Волгоградским и Рыбинским, но все же в Горьковском несколько лучше, чем в Куйбышевском. Как уже отмечалось, по качественной структуре популяция леща Волгоградского водохранилища стоит на первом месте, Горьковского – на втором,

Куйбышевского – на третьем и Рыбинского – на четвертом, что полностью совпадает с характером проточности этих водоемов.

Корреляция между структурой популяции и проточностью водохранилищ приводит к мысли, что в р. Волге до зарегулирования ее стока существовали по крайней мере две экологические формы леща, которые условно можно назвать „реофильной” и „лимнофильной”. Обитание первой из них могло быть приурочено к участкам с более быстрыми течениями. Особи этой формы, вероятно, характеризовались интенсивным обменом веществ, высоким темпом линейного и весового роста, хорошей упитанностью, сравнительно поздним половым созреванием и повышенной плодовитостью. В составе их пищи, очевидно, преобладали реофильные формы зообентоса. С образованием водохранилищ существенные изменения претерпел не только гидрологический режим, но качественно и количественно изменились водные биоценозы, из состава которых практически полностью исчезли реофильные формы. В результате этих изменений сложились неблагоприятные условия для существования „реофильной” экоформы, которые привели к значительному сокращению ее численности в составе популяции. С другой стороны, с образованием водохранилищ сложились благоприятные условия для развития „лимнофильной” формы, особи которой и дали резкую вспышку численности в новых водоемах. Угнетение первой и расцвет второй привели к тому, что средние величины биологических показателей леща в каждом из водохранилищ изменились в худшую с рыбохозяйственной точки зрения сторону по сравнению с речными условиями, хотя структура популяций леща в них сама по себе в настоящее время, очевидно, вполне соответствует новой экологической обстановке.

О существовании „реофильной” и „лимнофильной” экологических форм леща пока нельзя говорить иначе, чем в виде гипотезы. Тем не менее в пользу предполагаемого существования разных экоформ в отдельных популяциях этого вида могут, как нам кажется, свидетельствовать следующие косвенные данные.

Во-первых, еще Л.П. Сабанеев [38] отмечал, что „вообще в России (за исключением небольших речек, где встречаются только мелкие лещи) различаются три главных периода нереста этой рыбы, которые отделены один от другого семи-десятидневными промежутками” (с. 508). Эти группы производителей отличаются своими размерами. Два подхода на нерест четко выделялись до начала 70-х гг. и в Рыбинском водохранилище. Первый из них совпадал с зацветанием черемухи, второй – с началом колошения ржи. В настоящее время сохранился только первый подход. Два периода нереста существуют в Куйбышевском водохранилище и в современный период. Во время первого нерестового подхода лещ размножается на мелководье в прибрежье, во время второго – в открытых, более глубоких участках водоема. Среди рыб второй группы встречается довольно большое количество особей с двурядными глоточными зубами и меньшим числом чешуй в боковой линии, тогда как среди первой их мало [3, 4, 29–31, 33, 40]. Кроме того, как

показал Н.Н. Данилов [4], среди самок первого подхода меньше особей с тенденцией к порционному икрометанию, чем второго.

Во-вторых, в водохранилищах на участках с повышенной проточностью преобладают рыбы, отличающиеся более быстрым темпом роста, чем на участках с меньшей проточностью и озеровидных. Так, по данным Г.П. Кожевникова с соавторами [13], в Куйбышевском водохранилище на участке Горький-Чебоксары средняя длина лешей у Кстово составляет 327 мм, у Васильсурска - 308 и у Чебоксар - 288 мм. Существенные различия в темпе роста, упитанности и темпе полового созревания обнаружены В.А. Кузнецовым [17] у леща Свяжского залива Куйбышевского водохранилища и незарегулированной части р. Свяги. Разнородность леща Волжского и Ульяновского плесов по темпу роста и плодовитости отмечена Э.П. Цыплаковым [42]. По наблюдениям Т.В. Лесниковой [24], в верхнем участке Горьковского водохранилища одновозрастные лещи имеют несколько большие размеры, чем в нижнем. Кроме того, этим автором обнаружен экологический тип быстрорастущего леща около устья р. Унжи и в костромском расширении. Т.В. Лесниковой [23] установлены также морфологические различия леща из речного и приплотинного участков, касающиеся, в частности, числа позвонков и жаберных тычинок. Она же показала [22], что индивидуальная абсолютная плодовитость одноразмерных самок, видовая плодовитость по Ивлеву и коэффициент видовой плодовитости в верхнем участке также больше, чем в среднем и особенно в нижнем. Преобладание более крупных и быстрорастущих рыб в верхних участках водохранилищ по сравнению с нижними отмечено и некоторыми другими исследователями [1].

В-третьих, помимо более высокого темпа роста локальные стада леща речных участков характеризуются наличием в них большего количества рыб старших возрастных групп, чем в озеровидных. Так, сопоставление структуры нерестовых стад леща Куйбышевского водохранилища [16, 41] показывает, что в верхнем участке у г. Козьмодемьянска рыб старших возрастных групп в 2 раза больше, чем в Свяжском заливе (рис. 7). По данным Т.К. Небольсиной с соавторами [36], в верхнем участке Волгоградского водохранилища в 1959-1961 гг. модальная возрастная группа была представлена 6-годовалыми, в среднем - 5-годовалыми и в нижнем - 4-годовалыми лещами.

Таким образом, популяции леща волжских водохранилищ образовались на основе местных группировок, качественный состав которых не был однородным. Своеобразие их структуры в сочетании с особенностями гидрологического режима каждого из водохранилищ оказало существенное влияние на структуру новых популяций. По мере формирования последних происходил отбор особей, чей генотип наиболее полно соответствовал экологическим условиям водоема. При этом преимущество в выживании получили представители „лимонфильной“ экологической формы. За счет бурного развития именно этой экоформы популяции леща в сравнительно короткий срок смогли полностью освоить вновь залитые угодья, достичь высокой числен-

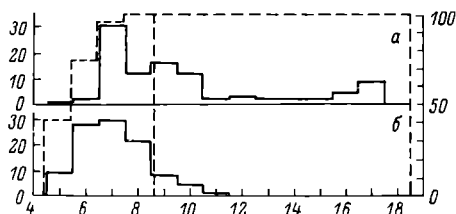


Рис. 7. Возрастной состав нерестового стада и темп полового созревания леща в разных участках Куйбышевского водохранилища.

а – верхний участок у г. Козьмодемьянска, по [43], б – Свяжский залив, по [16]. Сплошная линия – возрастной состав, пунктирная – темп полового созревания. По оси ординат: слева – количество рыб данного возраста, %, справа – количество половозрелых рыб, %; по оси абсцисс – возраст рыб, годы.

ности и составить основу промысловых запасов рыб в водохранилищах. Современная структура популяций соответствует новой экологической обстановке, однако она не вполне отвечает запросам рыбохозяйственной практики. Сравнительно низкие средние биологические показатели рыб отрицательно сказываются как на общей величине промысловой рыбопродукции, так и на ее товарном качестве. В связи с этим все более очевидной становится необходимость искусственной перестройки структуры популяций этого вида во внутренних водоемах в наиболее благоприятном для рыбного хозяйства направлении. Сопоставление промысловой рыбопродуктивности и структуры популяций леща с величиной биомассы кормового зообентоса водохранилищ показывает, что путем простого „разрежения” стада рыб вряд ли можно достичь ощутимых результатов. Они могут быть получены, как нам кажется, лишь путем коренного изменения генофонда и увеличения гетерогенности популяций за счет интродукции в их составе особей, способных оптимально использовать природные ресурсы водоема при сохранении высоких биологических показателей. Эта идея генетического улучшения популяций в принципе не нова. Она достаточно подробно изложена и обоснована с разных позиций в работе Мува с соавторами [49]. Ее суть заключается в гибридизации „диких” и „культурных” рыб с целью получения гибридного потомства, сочетающего в себе высокую продуктивность одного из родителей с приспособленностью к местным условиям существования другого. Первые полученные результаты работ в этом направлении показывают несомненную их перспективность. Только такая коренная перестройка структуры популяций поможет поднять рыбное хозяйство внутренних водоемов на более высокий уровень.

Л и т е р а т у р а

1. Бруенко В.П., Дячук И.Е. Структура нерестовых стад, рост и половое созревание леща *Abramis brama* (L.) Кременчугского водохранилища. – *Вопр. ихтиологии*, 1971, т. 11, вып. 6 (71), с. 954–968.
2. Буторин Н.В., Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Рыбинское водохранилище. – *Изв. ГосНИОРХ*, 1975, т. 102, с. 39–68.
3. Васянин К.Н. Наблюдения за размножением весенне-нерестующих ценных промысловых рыб в 1960–1963 гг. – *Тр. Татар. отд-ния НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*, 1964, вып. 10, с. 166–179.
4. Данилов Н.Н. Условия размножения и предпосылки биологической дифференциации популяции леща *Abramis brama* (L.) Куйбышевского водохранилища. – *Вопр. ихтиологии*, 1975, т. 15, вып. 2 (91), с. 219–225.
5. Елизарова Н.С. Плодовитость леща Волгоградского водохранилища. – В кн.: *Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов*. Л., 1972, № 9, с. 31–33.
6. Елизарова Н.С. Численность и рост леща в условиях Волгоградского водохранилища после создания Саратовской ГЭС. – *Тр. Саратов. отд-ния НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*, 1976, т. 14, с. 134–144.
7. Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. – *Тр. Биол. ст. „Борок“*, 1955, вып. 2, с. 200–265.
8. Иванова М.Н., Половкова С.Н., Кияшко В.И., Баканов А.И. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в водохранилищах волжского каскада. – В кн.: *Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ*. Л., 1978, с. 55–77.
9. Ковалева М.П. Уловы и рыбопродуктивность водохранилищ СССР. – В кн.: *Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов*. Л., 1972, № 11, с. 38–60.
10. Кожевников Г.П. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования. – В кн.: *Рыбохозяйственное освоение Горьковского водохранилища*. Л., 1965, с. 43–97.
11. Кожевников Г.П. Промысловые рыбы волжско-камских водохранилищ. – В кн.: *Водоохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение*. Л., 1978, с. 30–44.
12. Кожевников Г.П., Лесникова Т.В. Горьковское водохранилище. – *Изв. ГосНИОРХ*, 1975, т. 102, с. 87–104.
13. Кожевников Г.П., Лесникова Т.В., Хариотонова Э.Д., Афанасьев Ю.И. Состояние рыбных запасов водоемов зоны затопления Чебоксарского водохранилища и возможные уловы рыбы. – *Изв. ГосНИОРХ*, 1978, т. 138, с. 97–111.

14. Константинов А.С., Никольский Г.В., Поддубный А.Г., Романенко В.И., Строганов Н.С., Яковлева А.Н. Рыбпродуктивность волжских водохранилищ и пути ее повышения в условиях комплексного использования водных ресурсов. - *Вопр. ихтиологии*, 1976, т. 16, вып. 2 (97), с. 233-246.
15. Кудерский Л.А. Основные принципы ведения рационального рыбного хозяйства на водохранилищах. - В кн.: Биологические и промысловые ресурсы водохранилищ. Л., 1972, с. 78-107.
16. Кузнецов В.А. Характеристика стада производителей леща Свяжского залива. - *Учен. зап. Казан. гос. ун-та*, 1963, т. 123, кн. 7, с. 204-214.
17. Кузнецов В.А. Особенности размножения леща в Свяжском заливе. - В кн.: Сборник аспирантских работ Казанского университета. Естественные науки. Казань, 1965, с. 61-76.
18. Кузнецов В.А. Изменение плодовитости леща в период формирования Куйбышевского водохранилища. - В кн.: Сборник аспирантских работ Казанского университета. Биологические науки. Казань, 1966, ч. 2, с. 25-38.
19. Кузнецов В.А. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) и качество его икры. - *Вопр. ихтиологии*, 1973, т. 13, вып. 5 (82), с. 805-815.
20. Кулемин А.А. Промысловая ихтиофауна бассейна Верхней Волги. - *Учен. зап. Ярослав. гос. пед. ин-та*, 1944, т. 2, с. 64-100.
21. Леонов А.К. Некоторые особенности гидрологического режима водохранилищ Волжско-Камского каскада и возможные пути их изменения в интересах рыбного хозяйства. - *Изв. ГосНИОРХ*, 1972, т. 77, с. 154-174.
22. Лесникова Т.В. О плодовитости леща Горьковского водохранилища. - *Изв. ГосНИОРХ*, 1972, т. 77, с. 127-136.
23. Лесникова Т.В. О размножении леща в Горьковском водохранилище. - В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1975, № 16, с. 24-29.
24. Лесникова Т.В. О некоторых особенностях роста леща Горьковского водохранилища. - В кн.: Сборник научных трудов гос. н.-и. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1979, т. 142, с. 131-133.
25. Логашов М.В. Рыбное хозяйство реки Волги в границах Татарской республики. - *Изв. Центр. н.-и. ин-та осетров. хоз-ва*, 1933, т. 17, с. 49-98.
26. Лукин А.В. Некоторые данные о биологии промысловых рыб бассейна р. Волги в пределах ТАГАССР. - *Учен. зап. Казан. ун-та*, 1934, т. 94, кн. 4, вып. 2, с. 174-189.
27. Лукин А.В. Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб, как один из факторов борьбы за существование. - *Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук*, 1949, вып. 1, с. 63-79.

28. Лукин А.В. Состояние запасов и темп роста леща в Куйбышевском водохранилище (по наблюдениям 1958 и 1959 гг.). – Тр. Татар. отд-ния НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1960, вып. 9, с. 253–269.
29. Лукин А.В. Биологическая дифференциация популяций весенне-нерестующих рыб после зарегулирования стока рек (на примере леща Куйбышевского водохранилища). – В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Ташкент, 1972, с. 357–359. (Тез. докл.).
30. Лукин А.В. Куйбышевское водохранилище. – Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 105–117.
31. Лукин А.В., Курбангалиева Х.М. Свяжский залив Куйбышевского водохранилища и его значение в воспроизводстве рыбных запасов. – В кн.: Результаты комплексного изучения фауны Свяжского залива. Казань, 1965, с. 3–30.
32. Лукин А.В., Штейнфельд А.Л. Плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги. – Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук, 1949, вып. 1, с. 87–106.
33. Махотин Ю.М. Влияние некоторых факторов среды на эффективность размножения и распределения молоди в Куйбышевском водохранилище. – Тр. Татар. отд-ния НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1970, т. 11, с. 109–120.
34. Небольсина Т.К. Волгоградское водохранилище. – Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 130–147.
35. Небольсина Т.К. Биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища и мероприятия по повышению его рыбопродуктивности. – В кн.: Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л., 1978, с. 83–96.
36. Небольсина Т.К., Елизарова Н.С., Роненко О.В., Абрамова Л.П. Численность промысловых рыб Волгоградского водохранилища и мероприятия по повышению его продуктивности. – Тр. Саратов. отд-ния гос. н.-и. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1971, т. 10, с. 129–175.
37. Пирожников П.Л. Биологические ресурсы водохранилищ (история изучения, состояние, рыбохозяйственное значение). – Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 77, с. 5–77.
38. Сабанеев Л.П. Рыбы России. Жизнь и ловля (ужение) наших пресноводных рыб. М., 1911. 1062 с.
39. Сергеев Р.С., Пермитин И.Е., Ястребков А.А. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища. – Тр. биол. ст. „Борок“, 1955, вып. 2, с. 278–300.
40. Суворова Т.Ф. Характеристика морфологических признаков леща *Abramis brama* (L.) и густеры *Blicca bjoerkna* (L.) Свяжского залива Куйбышевского водохранилища в связи с биологической неоднородностью локальных стад. – Вопр. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 6 (95), с. 1120–1124.

41. Т р о ф и м о в В.С. Возрастной состав стада производителей леща и нерест его в реке Волге в районе г. Козьмодемьянска. - В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1975, № 14, с. 27-30.
42. Ц ы п л а к о в Э.П. Изменчивость воспроизводительной способности стада леща Куйбышевского водохранилища. - Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 1 (54), с. 90-101.
43. Ц ы п л а к о в Э.П. Лещ. - В кн.: Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и об-уславливающие их факторы. Казань, 1972, с. 68-113.
44. Ц ы п л а к о в Э.П., С а б и т о в Э.Х. Оценка современного состояния запасов леща в Куйбышевском водохранилище. - Учен. зап. Казан. гос. ун-та, 1963, т. 123, кн. 7, с. 132-151.
45. Ш а п о ш н и к о в а Г.Х. Лещ и перспективы его существования в водохранилище на Волге. - Тр. ЗИН АН СССР, 1948, т. 8, вып. 3, с. 467-502.
46. Ш и м а н о в с к а я Л.Н., Ч и с т о б а е в а Р.Е., Т а н а с и й ч у к Л.Н., Н о в и к о в а Г.А. Рыбохозяйственное освоение внутренних водоемов СССР в 1971-1975 гг. - Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 126, с. 3-62.
47. Я к о в л е в а А.Н. Биологические особенности леща Нижней Волги. - Тр. Саратов. отд-ния Всес. н.-и. ин-га озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1956, т. 4, с. 75-100.
48. Я к о в л е в а А.Н. Кормовые ресурсы и рыбопродуктивность волжских водохранилищ. - Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 138, с. 60.
49. M o a v R., B r o d y T., H u l a t a G. Genetic improvoment of wild fish populations. - Science, 1978, vol. 201, N 4361, p. 1090-1094.

О ЛОКАЛЬНЫХ ГРУППИРОВКАХ ЛЕЩА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В настоящее время все большее внимание уделяется вопросу популяционной структуры рыб [1, 4, 5, 8]. При этом для исследования структуры популяций используются разнообразные методы: генетические, биохимические, физиологические, морфологические, экологические, этологические, паразитологические, иммунологические [3, 4, 8, 16]. Такой подход, как это показано при изучении ряда морских и пресноводных видов рыб, позволяет наиболее полно охарактеризовать особенности внутривидовых группировок и степень смешиваемости между ними.

Настоящая работа посвящена изучению особенностей генетической, паразитологической и иммунологической разнокачественности локальных группировок леща Рыбинского водохранилища.

В августе 1979 г. нами из траловых уловов, проведенных в различных районах водохранилища (рис. 1), взято 5 выборок леща. У лещей определяли основные ихтиологические параметры и регистрировали уровень зараженности гвоздичником (*Caryophyllaeus laticeps*).

В генетических исследованиях использовали сывороточные эстеразы, фенотипы которых определяли методом электрофореза в крахмальном 14%-ном геле с системой буферов по Ганэ [15]. Окрашивание электрофореграмм проводили по стандартной методике с использованием в качестве субстрата α -нафтилацетата и красителя прочного синего РР. У части рыб определяли бактерицидную активность сыворотки крови (БАСК) методом, описанным ранее [7].

Для обработки полученных данных использовали F-статистику Райта [23, 25]. Гетерогенность между локальными группировками определяли как отношение теоретической к практически полученной дисперсии

$$F_{st} = \frac{\sigma_n^2}{p\varphi},$$

где p и φ - частоты аллелей, а $\sigma_n^2 = \frac{\sum (\bar{p}_i - p_i)^2}{K}$, где p - средняя частота i -того аллеля для всех локальностей, а K - их число. Достоверность гетерогенности определяли по формуле

$$\chi^2 = 2N \sum \sigma_{p_i}^2 / \bar{p}_i,$$

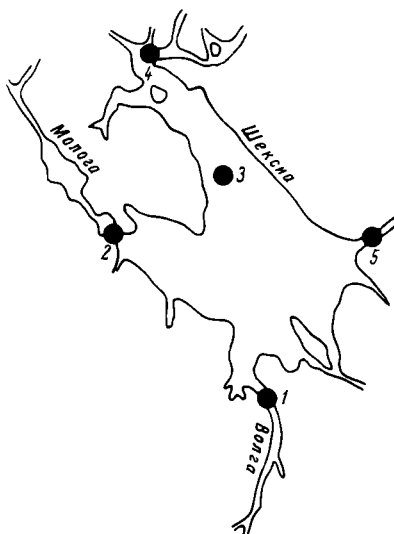


Рис. 1. Станции взятия проб леща в Рыбинском водохранилище.

1 - Волга, 2 - Молога, 3 - Шексна, 4 - Шексна-2, 5 - Южная Шексна.

где $\sigma_{p_i}^2$ и \bar{P}_i - вариация и значение частот i -го аллеля, а N - общее число особей [22].

Генетический анализ. Исследовали сыворотку крови 310 особей 5 выборок лещей. Электрофоретический анализ ранее известной системы эстераз [10, 19] показал, что в медленной зоне этого фермента, обозначенной $Est=2$, наблюдается полиморфизм, обусловленный наличием нулевого (0) и активного (S)

аллелей и представленный двумя фенотипами. Наша интерпретация генетического контроля эстераз сыворотки леща Рыбинского водохранилища в целом совпадает с данными указанных выше авторов. Наличие двух активных аллелей эстераз, постулированное ранее Ниманом [19], для лещей Рыбинского водохранилища неприемлемо. Укажем, что существование нулевого аллеля эстераз - явление, довольно распространенное у рыб [13, 17].

Данные изменчивости соотношения фенотипов и частот аллелей эстераз у леща свидетельствуют об отсутствии существенных различий между выборками рыб из различных районов водохранилища (табл. 1). Использование критерия Стьюдента для сравнения особей с максимально отличными частотами аллелей (Молога-Шексна 1) не подтвердило различий между ними ($P > 0.05$). То же получено при сравнении группировок I и II ($P > 0.05$). Дальнейший анализ при помощи F-статистики Райта, позволяющий судить о наличии одной панмиксной или нескольких изолированных популяций, не подтвердил существование генетической дифференциации исследованных лещей в пределах водохранилища. Полученный критерий $F_{st}=0.013$ указывает на достаточно высокую панмиксичность стад леща в Рыбинском водохранилище. Расчеты показали, что исходная гипотеза о наличии у лещей одной панмиксной популяции не может быть отвергнута ($\chi^2=8.68$, $df=4$).

Паразитологические исследования. Лещ в августе, за редким исключением, был заражен гвоздичником (*Caryophyllaeus laticeps*). Данные паразитологического анализа показали, что между лещами из разных районов Рыбинского водохранилища существуют различия как по показателю средней интенсивности заражения, так и по экстенсивности инвазии (табл. 2). В наибольшей степени за-

Т а б л и ц а 1

Распределение фенотипов и частота нулевого аллеля
 $\Sigma st = 2$ локуса сыворотки крови лещей

Станции	Группировка	Фенотипы		Объем вы-борки	Частота нулевого аллеля	
		S	O		пределы	средняя
Волга	I	17	49	66	0,862±0,042	0,838±0,033
Молога	Та же	20	38	58	0,809±0,052	
Шексна-1	II	9	48	57	0,918±0,038	0,883±0,024
Шексна-2	Та же	16	62	78	0,892±0,035	
Южная Шексна	" "	16	35	51	0,829±0,053	

ражены лещи со ст. Шексна-1, слабо инвазированы рыбы, пойманные на ст. Волга, Обращает на себя внимание сходство по экстенсивности заражения лещей со ст. Волга и Молога, с одной стороны, и рыб с остальных трех станций – с другой стороны. Сходная тенденция обнаружена и по средней интенсивности заражения. Исходя из этого, нами после объединения получены две группировки лещей – I и II соответственно, которые к тому же оказались сходны по среднему возрасту рыб. Это важно, поскольку нами показано, что зараженность лещей гвоздичником зависит не только от места вылова, но и от возраста рыб. Таким образом, различие между лещами Рыбинского водохранилища по видовому составу паразитов находит подтверждение в данных по зараженности лещей I и II группировок гвоздичником.

Иммунологические исследования. Бактерицидная активность сыворотки крови (БАСК) – неспецифический фактор иммунитета, уровень которого колеблется в зависимости от физиологического состояния, возраста частоты контакта организма с антигенами и времени года [6]. Поэтому не случайно показатели БАСК в сыворотке крови лещей из различных районов водохранилища оказались неодинаковы (табл. 3). Отчасти это связано с тем, что у лещей в возрасте от 5 до 12 лет средний показатель БАСК изменяется в пределах 58,6–83%. При попарном сравнении достоверные различия по БАСК зарегистрированы между всеми выборками леща, за исключением пары Молога-Шексна-2. Однако в последнем случае имеются различия лещей по возрасту ($t=3,88$). Тем не менее именно сходный уровень БАСК при разном возрасте рыб районов Молога и Шексна-2 позволяют считать, что между лещами из этих районов также существуют различия. Взяв для сравнения выборки с одинаковым средним возрастом, получаем достоверные различия между шексинскими и волго-моложскими группировками: уровень БАСК у первых выше, чем у вторых. Исключение составила выборка из районов Южная Шексна, которая отличалась от остальных низким уровнем этого показателя. Таким образом, данные иммунологического анализа не противоречат схеме деления лещей на группы I и II, полученной согласно результатам паразитологического анализа.

Данные о зараженности гвоздичником лещей

Станции, группировки	Средний возраст	Класс зараженности															Средняя интенсивность заражения, экз.	Экстенсивность инвазии, %		
		n																		
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14			15	
Волга	6,8±0,2	22	10	4	2	2	1	4	1	3	-	-	-	-	-	-	1	50	2,2±0,4	54,0±7,0
Молога	7,9±0,2	26	7	6	1	2	3	1	-	2	1	3	-	-	-	-	5	5,2±1,4	55,5±6,5	
Шексна-1	8,6±0,2	15	5	4	3	2	2	3	1	2	1	2	3	-	-	-	11	12,3±3,2	75,0±5,6	
Шексна-2	6,8±0,1	18	8	-	2	5	2	1	1	4	5	4	1	1	-	-	5	6,9±1,5	69,5±6,0	
Южная Шексна	7,1±0,2	15	5	4	5	1	2	3	-	5	2	1	2	1	-	-	4	6,0±1,3	70,6±6,4	
I	7,3±0,2	48	17	10	3	4	4	5	1	3	2	1	3	-	-	-	6	4,1±0,8	54,6±4,8	
II	7,5±0,1	48	18	8	10	8	6	7	2	11	9	5	4	3	1	-	20	8,2±1,3	71,8±3,5	

Сопоставление I и II группировок лещей по среднему уровню БАСК не показало различий между ними, однако характер распределения рыб по данному показателю имеет противоположную тенденцию (рис. 2). Распределение лещей I группировки одновершинное, тогда как у рыб II группировки оно имеет две вершины, занимающие крайние положения. В последнем случае наблюдается отрицательный эксцесс. Критерий Колмогорова-Смирнова подтвердил наличие различий в распределении лещей I и II группировок по уровню БАСК ($\lambda=1,9$). Таким образом, объединение 5 выборок лещей в группировки I и II по показателю бактерицидной активности сыворотки крови является оправданным. Результаты иммунологического анализа находятся в полном соответствии с данными, согласно которым между лещами из Волжского и Шекснинского отрогов водохранилища существуют количественные различия по антигенному составу сывороточных белков [2].

Высокая панмиктичность рыб неоднократно отмечалась другими исследователями в пределах одного водоема. Так, у ушастого окуня (*Lepomis macrochirus*, Rafinesque) в водохранилищах США

Т а б л и ц а 3

Уровень бактерицидной активности сыворотки крови лещей

Станции, группировки	БАСК, %	Возраст	Объем выборки
Волга	53,56 \pm 3,16	6,7 \pm 0,2	43
Молога	68,38 \pm 2,99	8,3 \pm 0,3	40
Шексна-1	85,83 \pm 1,59	8,7 \pm 0,2	48
Шексна-2	63,19 \pm 3,84	6,9 \pm 0,2	36
Южная Шексна	25,00 \pm 7,53	7,4 \pm 0,4	20
I	61,08 \pm 2,66	7,5 \pm 0,4	83
II	66,16 \pm 3,10	7,8 \pm 0,1	104

изменчивость генетических маркеров невелика, что позволяет предполагать высокую степень панмиксии популяций этого вида по сравнению, например, с популяциями мышей из соседних ферм или наземными моллюсками в пределах одного города [12].

Экологическая дифференциация леща на две группировки выглядит достаточно убедительно. Различие между волго-моложской и шекснинскими группировками по экологическим параметрам связано со спецификой их взаимодействия с окружающей средой. Множество экологических переменных создают условия для уникальной жизнедеятельности на конкретной территории. Поэтому экологическая дифференциация часто возникает как следствие разделенности популяций в пространстве, но наследуется лишь при видообразовании. В силу этого у рыб можно наблюдать экотипы неясной систематической категории [9]. Сложность их идентификации обусловлена отсутствием генетической дифференциации при наличии репродуктивной изоляции. Например, в одном из озер Швеции обнаружены 2 репродуктивно изолированные симпатрические популяции форели (*Salmo trutta*), имеющие разные размерно-весовые показатели. У этих популяций фиксировались различные аллели ЛДГ-2, что указывает на отсутствие смещения между ними, однако генетическое расстояние по критерию Нэи [18] составило только 0,025, что соответствовало межпопуляционному уровню [20]. Слабые генетические различия между симпатрическими видами, исследованными методом электрофореза, также не составляет исключения. По данным некоторых авторов [11], генетическое расстояние между видами разных родов (*Hesperoleucus symmetricus* Lavinia *evilicauda*) составляет 0,05, что не превышает популяционный уровень.

В свете изложенных данных леща Рыбинского водохранилища можно представить состоящим из двух экологических группировок, между которыми в силу достаточно высокой панмиксии отсутствуют генетические различия.

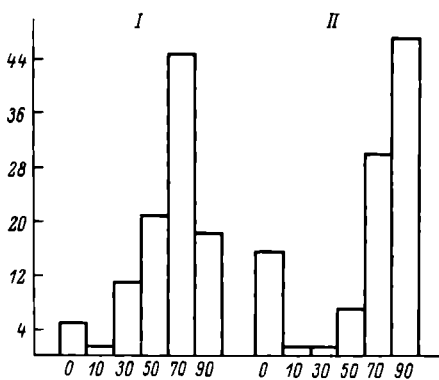


Рис. 2. Распределение лещей по уровню бактерицидной активности сыворотки крови.

I - волго-моложская, II - шекснинская группировки лещей, По оси ординат - доля особей, %; по оси абсцисс - уровень БАСК, %.

Таким образом, между локальными стадами леща Рыбинского водохранилища генетических различий по частоте аллелей $Est=2$ локуса не обнаружено. Кроме того, критерий F_{st} Райта показывает высокую степень их панмиксии.

Л и т е р а т у р а

1. Алгухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М., 1974. 247 с.
2. Балахин И.А. Опыт применения реакции преципитации для установления родственных связей (лещ Рыбинского водохранилища). - *Вопр. ихтиологии*, 1964, т. 4, вып. 3, с. 595-598.
3. Добринская Л.А. Иммунологическая дифференциация видов и популяций рыб. - В кн.: *Экспериментальные исследования проблемы вида*. Свердловск, 1973, с. 95-107.
4. Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л., 1980, 237 с.
5. Лебедев Н.В. Элементарные популяции рыб. М., 1967. 211 с.
6. Микряков В.Р. Актуальные вопросы иммунологии рыб. - В кн.: *Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ*. Л., 1978, с. 116-134.
7. Микряков В.Р., Гончаров Г.Д., Романенко В.И. Использование гетеротрофной ассимиляции углекислоты для изучения бактериостатических свойств сыворотки крови рыб. - *ДАН СССР*, 1967, т. 177, № 5, с. 1216-1218.
8. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 300 с.
9. Саввантова К.А. О структуре вида в родах гольцов *Salvelinus* и благородных лососей *Salmo* (*Salmoniformes*, *Salmonidae*). - В кн.: *Итоги науки и техники*. М., 1979, т. 10, с. 31-60.

10. Таммерт М. О полиморфизме глобулинов и эстераз сыворотки крови леща. - В кн.: Матер. I межреспубликанской конференции по проблемам генетики и селекции. Вильнюс, 1971, с. 95.
11. Avise J.C., Ayala F. Genetic differentiation in speciose versus depauperate phyladsa evidaence from the california minnows. - Evolution, 1976, vol. 30, N 1, p. 46-58.
12. Avise J.C., Felle y J. Population structure of freshwater fishes. Genetic variation of blugill, *Lepomis macrochirus*, population in man-made reservoirs. - Evolution, 1979, vol. 33, N 1, p. 15-26.
13. Brody T., Moaw R., Abramson Z., Hulata G., Wohlfarth G. Application of electrophoretic genetic marcercs to fish breeding. 11. Genetic variation within maternal half-sibs in carp. - Aquaculture, 1976, vol. 9, N 4, p. 351-366.
14. Eanes W.F., Koehn R.K. An analysis of genetic structure in the monarch butherfly, *Danaus plexippus*. - Evolution, 1978, vol. 32, N 4, p. 787-797.
15. Gahne B. Studies on the interifange of electrophoretic forms of transferrins, albumins, prealbumins and esterases of horses. - Genetics, 1966, vol. 53, N 6, p. 681-694.
16. Hildeman W.H. Immunogenetic studies of poikilothermic. - Amer. Naturalist, 1962, vol. 96, N 889, p. 195-199.
17. McCabe M.M., Dean D.M. Esterase polimorphism in the scipjack tuna, *Katsuvonues pelamis*. - Compar. Biochem. Physiol, 1970, vol. 34, N 3, p. 671-681.
18. Nei M. Molecular population genetics and evolutions. - In: North-Holland Publication. Amsterdam, 1975. 282 p.
19. Nyman L. Polimorphic serum esterase in the species of fresh-water fishes. - J. fish. res. Board Can., 1969, vol. 26, N 9, p. 2532-2534.
20. Ryman N., Allendorf F.W., Stane G. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric population of brown trout, *Salmo trutta*. - Genetics, 1979, vol. 92, N 1, p. 247-262.
21. Selander R.K., Hudson R.O. Animal population structure under clise inbreeding: Holland snail *Ruminia* in Southarn France. - Amer. Naturalist, 1976, vol. 110, N 974, p. 695-718.

22. W o r k m a n n P.L., N i s w a n d e r J.D.
Population structure on south-western Indian tribes.
11. Local genetic differentiation in the Parado. -
Amer. J. Human Genet., 1970, vol. 22, p. 24-29.
23. W r i g h t S. Isolation by distance. - Genetics,
1943, vol. 28, N 1, p. 114-138.
24. W r i g h t S. The genetical structure of popu-
lation. - Ann. Eugen., 1951, vol. 15, N 2, p. 323-
354.
25. W r i g h t S. The interpretation of population
structure by F-statistics with special regard to sys-
tems of mating. - Evolution, 1965, vol. 9, N 3,
p. 395-420.

О ГРУППИРОВКАХ МОЛОДИ РЫБ
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Одной из основных задач современной экологии рыб следует считать проблему их миграций и группового поведения. Решение этой задачи связано с четкой документацией и выяснением биологического значения территориальных группировок разного ранга и раскрытием механизма миграций [18]. В работах, касающихся распределения молоди туводных рыб, в основном констатируется лишь факт нахождения того или иного вида в прибрежье или в открытой части водохранилища [3, 4, 7, 10, 17], тогда как динамике этого процесса, причинно-следственным связям, срокам перемещения разных видов на различных станциях и структуре группировок специального внимания обычно не уделяется.

В данной работе нами исследована сезонная динамика видового состава молоди рыб в различных экологических зонах Рыбинского водохранилища. Проанализированы возможные причины, обуславливающие различия распределения молоди разных видов в первые месяцы ее жизни, приведены результаты наблюдений за территориальными группировками молоди.

Материал и методика

Работа проведена на Рыбинском водохранилище в мае-октябре 1977-1978 гг. Молодь рыб отлавливали на 111 станциях в мае-июне еженедельно, в остальное время - ежемесячно. На основании анализа локальных особенностей физико-химических условий, видового состава и плотности населения А.Г. Поддубный [20] предложил различать в равнинных водохранилищах Верхней и Средней Волги 11 стадий обитания гидробионтов в трех ярусах: литорали, сублиторали и батииали. Стации в том или ином наборе составляют биотопы перемещающихся животных и молоди рыб. В соответствии с данной классификацией и было выбрано местоположение наших станций в пелагиали над экологическими зонами литорали, сублиторали и батииали на станциях защищенного прибрежья с растительностью и без растительности, песчаных плато, размываемых почв сублиторали и серых илов [13, 21, 22].

Молодь в соответствии с этапом ее развития отлавливали на горизонтах 0-2 м и 3-5 м различными орудиями лова: сеткой Кори, сачком, волокушей, рамовым и мальковым тралами. Была исполь-

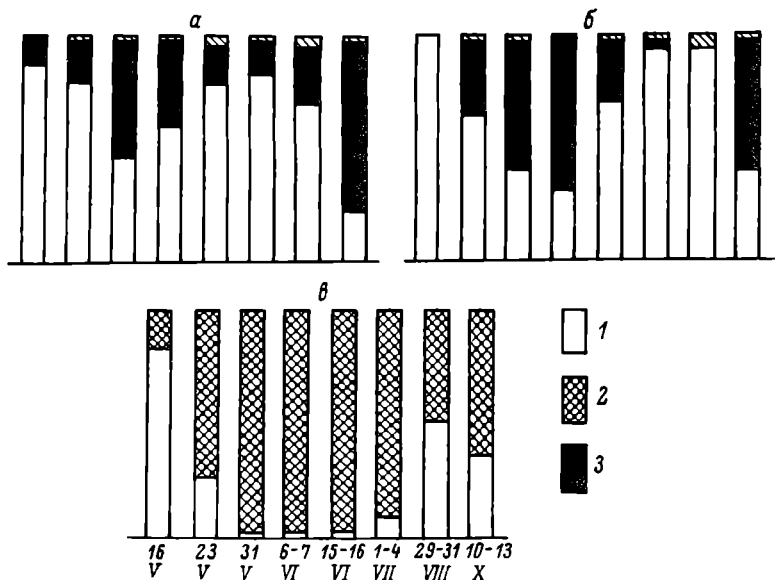


Рис. 1. Соотношение видового состава молоди рыб в уловах (%) на разных станциях обитания в Рыбинском водохранилище.

а – станции батнали, б – sublittорали, в – литорали. 1 – окуневые, 2 – карповые, 3 – лососевые, корюшковые. По оси абсцисс – дни, месяцы.

зована также методика мечения молоди и водных масс и наблюдений за их перемещениями [9]. Этапы развития определялись по В.В. Васнецову [1], Н.О. Ланге и др. [15]. При обработке материалов по длине, массе и упитанности использованы вариационно-статистические методы [14]. Все статистические характеристики обработаны на ЭВМ „Минск-22“.

Однородные группировки выделяли с помощью программы, составленной для ЭВМ В.П. Сеитовым. Были использованы такие показатели как линейные размеры, характер вариационного ряда этих размеров и этап развития молоди.

Всего за время наблюдения проанализировано более 208 тыс. экз. рыб.

Результаты

Динамика видового состава в различных экологических зонах.

Анализ уловов молоди рыб позволяет говорить о существенных различиях видового состава разных экологических зон Рыбинского водохранилища. Защищенное побережье с растительностью заселено

в основном молодью плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)), леща (*Abramis brama* (L.)), густеры (*Blicca bjoerkna* (L.)), ельца (*Leuciscus leuciscus* L.), уклей (*Alburnus alburnus* (L.)) и др. (рис. 1), а в пелагиали над зонами сублиторали и батииали с мая по октябрь держатся преимущественно сеголетки окуня (*Perca fluviatilis* L.), судака (*Lucioperca lucioperca* (L.)), ерша (*Acerina cernua* L.), ряпушки (*Coregonus albula* (L.)) и снетка (*Osmerus eperlanus* (L.)). Небольшое количество молоди карповых встречается и в открытой части водохранилища: чехонь (*Pelecus cultratus* (L.)), синец (*Abramis ballerus* (L.)), лещ, плотва, густера, а молоди окуня в отдельные месяцы довольно много и в прибрежье.

Визуальные наблюдения и эксперименты по мечению молоди рыб показали, что на ранних этапах развития она в значительных количествах выносятся с прибрежных нерестилищ в открытую часть водоема. В пелагиали над зонами сублиторали и батииали под действием ветровых течений молодь перемещается вместе с водными массами [9]. Однако течения на молодь различных видов влияют по-разному. Степень выноса эмбрионов и личинок рыб в открытую часть связана в первую очередь с расположением нерестилищ. Нерестилища снетка и ряпушки, на долю которых приходится около половины уловов молоди в открытой части водохранилища, находятся на песчаных плато сублиторали [5], т.е. на участках, где они сразу после выклева подвергаются воздействию ветровых течений. Хотя отдельные особи снетка в июле-августе иногда и встречаются в уловах в прибрежье, все же распределение лососевых *Salmonidae* и корюшковых *Osmeridae* в Рыбинском водохранилище приурочено в основном к зонам сублиторали и батииали.

В таком же положении и молодь чехони, нерестилища которой удалены от берегов и находятся обычно на участках с плотным грунтом и небольшим движением водных масс [19]. Вылупившиеся личинки сразу после рождения и до конца осени держатся в толще воды над стациями сублиторали и батииали и к берегам не подходят.

Вынос большого количества окуневых *Percidae* в открытую часть водохранилища также во многом обусловлен условиями нереста. Нерестилища судака в Рыбинском водохранилище расположены на глубине 1,5 м и больше [6]. Молодь этого вида, так же как и молодь снетка, ряпушки и чехони, не связана с густыми зарослями прибрежной растительности и в самом раннем возрасте, перемещаясь вместе с водными массами, попадает в открытую часть водоема.

Окунь откладывает икру на коряги и на остатки прошлогодней растительности на сравнительно небольшой глубине. Он нерестится довольно рано, в конце апреля-начале мая [8]. Сроки нереста обычно совпадают с резким повышением уровня воды в водохранилище. За период эмбрионального развития уровень на нерестилище поднимается почти на метр, эмбрионы после вылупления сразу попадают в зону действия ветровых течений. Выносу ранней молоди окуня во

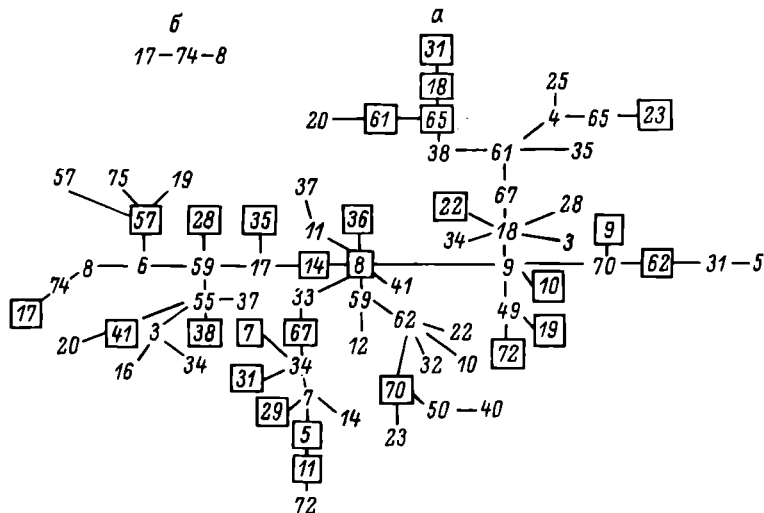


Рис. 2. Выделение однородных группировок по кратчайшей коррелятивной сети признаков рыб на станциях.

а – кратчайшая коррелятивная сеть признаков рыб на разных станциях, составленная ЭВМ, б – способ выделения однородных группировок по коррелятивной схеме,

многим способствуют ее биологические особенности. У вылупившихся эмбрионов мало желтка, имеется большая жировая капля и длинный хвост, что делает их очень легкими и способными хорошо плавать. Они ведут пелагический образ жизни [12]. Эмбрионы светлюбивы, держатся в освещенных слоях воды, а при затемнении проявляют беспокойство, поднимаются к поверхности или перемещаются в освещенную сторону. Так как нерест иногда затягивается, икра откладывается на разной глубине и в различном удалении от береговой линии. В связи с этим вероятность выноса эмбрионов, вылупившихся в более поздние сроки, с нерестилиц в открытую часть водоема уменьшается. Видимо, именно поэтому часть молоди окуня и остается в защищенном прибрежье с растительностью и держится там в течение всего лета.

Результаты опытных уловов (рис. 1) показывают, что в середине мая, когда идет выклев и начинается вынос эмбрионов окуня в открытую часть водохранилища, основная масса их еще находится в защищенном прибрежье и над размываемыми почвами сублиторали рядом с нерестилищами. С конца мая большая часть молоди окуня сосредоточивается в открытой части водохранилища, где вместе с водными массами она дрейфует над разными экологическими зонами. В июле-августе мальки образуют большие скопления в зонах илонакопления. В августе-сентябре доля окуня в уловах прибрежья

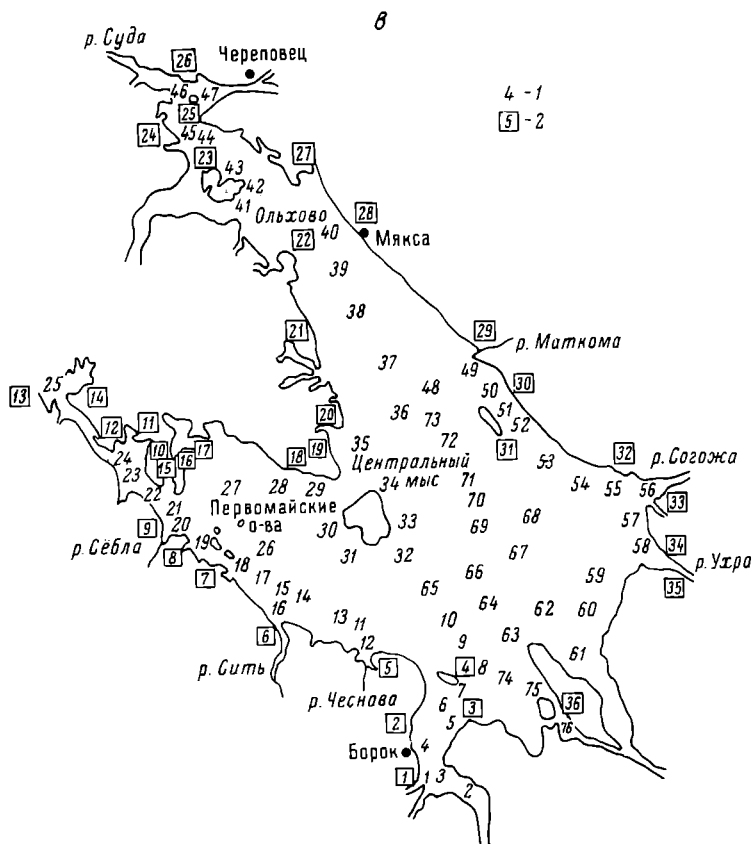


Рис. 2 (продолжение).

в – схема расположения станций в Рыбинском водохранилище. 1 – номер станции на горизонте 1–2 м, 2 – номер станции на горизонте 3–4 м.

несколько увеличивается, что, вероятно, обуславливается штормовой погодой, обычной в Рыбинском водохранилище в этот период, и образованием мощных ветровых течений, разбивающих скопления.

Молодь фитофильных карповых также выносятся с нерестилищ ветровыми течениями, но в гораздо меньшем количестве, чем окуневые. Это обусловлено тем, что нерест карповых проходит в более поздние сроки. Икра откладывается на только что залитую прошлогоднюю растительность на глубине 30–70 см [6]. Со времени откладки икры до выклева эмбрионов уровень в водохранилище повышается незначительно. Эмбрионы после вытупления от действия течений защищены зарослями растений. Кроме того, они задерживаются на нерестилище благодаря своим биологическим особенностям и

поведенческим реакциям. Длинное туловище, короткий хвост, отсутствие жировой капли обуславливают их относительно невысокие гидростатические способности по сравнению с окуневыми. Сразу же после вылупления из оболочек эмбрионы карповых или опускаются на дно, или с помощью желез приклеивания подвешиваются к растениям. В таком состоянии они живут от 3 до 10 дней [11]. В открытой части водоема молодь карповых начинает появляться лишь в середине мая (рис. 1), причем в очень небольшом количестве (0,08% от общего улова). В июне-августе ее численность в зонах батигали и сублитогали увеличивается до 5,13-4,70% к общему числу других видов, хотя основная масса молодежи все же приурочена к защищенному растительностью побережью. При продолжительных сгонных ветрах ее вынос в открытую часть может быть значительным. Среди карповых ветровыми течениями в открытую часть водохранилища чаще выносятся молодь видов с относительно ранним нерестом: язя (*Leuciscus idus* (L.)), синца, плотвы и леща; реже - поздненерестящихся: уклей, густеры и др.

Внутривидовые группировки молоди рыб. А.Г. Поддубным [21] установлено, что в Рыбинском водохранилище популяции видов существуют в виде множества локальных стад, полностью изолированных в период размножения, но имеющих общие с соседними места нагула и зимовки. Стада состоят из особей, характеризующихся разным возрастом, темпом роста и половым созреванием. Такая разнокачественность предполагает существование внутри стада более мелких и сравнительно однородных биологических группировок, подобных элементарным популяциям, описанным Н.В. Лебедевым [16]. Однако до сих пор этот вопрос никем не исследован.

Сравнение линейных размеров, характера их вариационного ряда и этапов развития молоди окуня Рыбинского водохранилища показало, что по этим признакам рыбы, пойманные на отдельных станциях, имеют большое сходство и могут быть объединены в отдельные группы. Чтобы исключить субъективность при выделении таких однородных группировок, нами с помощью ЭВМ была построена кратчайшая сеть признаков, характеризующих рыб на разных станциях (рис. 2а). На станциях, стоящих в этой схеме рядом, сходство признаков наибольшее. Чем дальше станции удалены друг от друга, тем больше различия между ними. Однако для обоснованного выделения отдельных группировок одного физиологического сходства входящих в их состав особей явно недостаточно. Рыбинское водохранилище - довольно крупный водоем, и на различных отдаленных друг от друга его участках существуют сходные условия для обитания молоди, следствием которых может явиться физиологическое сходство рыб. Поэтому при выделении однородных группировок должно учитываться не только физиологическое сходство (показателями его в нашем случае являются размеры, масса, упитанность, этапы развития), но и экологическое, под которым вслед за Н.В. Лебедевым [16] мы понимаем одинаковые реакции рыб на различные

факторы среды, выработавшиеся в результате длительного совместного существования молоди в одинаковых условиях.

В качестве примера выделения однородных группировок на основании кратчайшей коррелятивной сети признаков рыб на разных станциях рассмотрим следующий случай. По схеме у окуня на станциях 17, 74, 8 обнаруживается большое физиологическое сходство (рис. 2, а, б), но ст. 8 и 74 расположены в водохранилище рядом, а ст. 17 находится совершенно в другом участке водоема (рис. 2, в). Следовательно, между ними не может быть экологической общности и в состав однородной группировки должна быть включена только молодь, пойманная на ст. 8 и 74.

Когда молодь со станции, находящейся на границе двух четко выделяемых группировок, отнести к какой-либо из них было трудно, особое внимание мы уделяли статистическим характеристикам и вариационным кривым линейных размеров рыб. Если эта кривая имела многовершинный характер, а коэффициент вариаций был высок, считали, что на этой станции происходит смешение различных однородных группировок. Объединяя таким образом станции, мы оконтуривали границы группировок, внутри которых рыбы наиболее близки по качественному составу. Схема расположения однородных группировок окуня в Рыбинском водохранилище в июле 1977 и 1978 г. представлена на рис. 3.

При анализе причин, обуславливающих возникновение и существование однородных группировок, следует учитывать два аспекта: 1 – различия между отдельными группировками и их обусловленность, 2 – сходство рыб отдельных группировок в пределах одной группы и его обусловленность. Рассмотрим каждый из них. Во-первых, в образовании отдельных группировок большую роль, вероятно, играет разнокачественность икры как внутри яичника одной самки, так и разное качество икры отдельных самок, усугубляемое растянутостью нереста. Первое определяется неодинаковыми условиями развития и роста овоцитов в яичнике самки [2], второе – фенотипом отдельных самок по этому признаку. То и другое определяет разнокачественность эмбрионов по их вытуплению из оболочек, а впоследствии и разные качественные характеристики личинок и мальков. Эта первичная дифференциация приводит к тому, что эмбрионы, вытупившиеся из икры в одни и те же сроки, выносятся с нерестилищ в разное время: вначале – наиболее мелкие и слабые из них, затем остальные. Во-вторых, образованию отдельных группировок способствует растянутость нереста, неодновременность вытупления и разновременность выноса потомства отдельных самок. Пассивный дрейф эмбрионов и личинок вместе с водными массами обеспечивает продолжительное сохранение обособленности отдельных их групп, а следовательно, и их различий. Последнему способствует к тому же неоднородность экологических условий в отдельных участках водохранилища. Наконец, в-третьих, образованию отдельных группировок молоди способствует и пространственная разобщенность нерестилищ в водоеме.



Рис. 3. Расположение однородных группировок окуня в Рыбинском водохранилище.

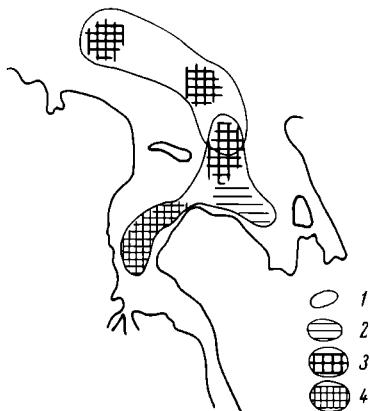
а - июль 1977 г., б - июль 1978 г. 1 - границы группировок, 2 - места траления.

Обнаруженные отдельные группировки молоди окуня довольно устойчивы и сохраняются продолжительное время. Наблюдения за перемещениями группировки, родившейся на контрольном нерестилище „А“, с мая 1977 по май 1978 г. [9] показали, что она, видимо, может существовать по крайней мере около года. При этом в отличие от косяков и стай рыбы одной группировки в зависимости от их биологического состояния и условий внешней среды могут вести себя различно: то собираться в плотные скопления, то рассеиваться, не образуя ни одной стаи. Но и в рассеянном состоянии группировки все же сохраняют свою пространственную обособленность от других групп и могут быть оконтурены, несмотря на временные низкие уловы в пределах их ареала (рис. 4). В некоторых случаях однородные группировки по своим границам частично смешиваются, и это смешение отражается на характере вариационных кривых.

Длительное наблюдение за группировкой, родившейся на контрольном нерестилище „А“, показало, что границы ее ареала в течение года меняются. Так, в июле 1977 г. эта группировка распределялась на площади до 20 км² и ее особи держались сравнительно разреженно. К осени агрегированность мальков значительно увеличилась, а занимаемая группировкой площадь уменьшилась до 5 км². В мае следующего года, когда годовики начали перемещаться в прибрежные участки, площадь группировки снова увеличилась (рис. 5).

Рис. 4. Плотность молоди и расположение однородных группировок.

1 - границы группировок; плотность: 2 - низкая, 3 - средняя, 4 - высокая.



Перемещение однородных группировок и их ареал определяются ветровыми течениями, рельефом дна и конфигурацией береговой линии каждого конкретного участка водохранилища. Так, группировка „Б” отличалась от группировки „А” не только физиологическим состоянием (см. таблицу), но и относительной „оседлостью”. Ее миграции в течение года были незначительны, в то время как группировка „А” перемещалась на расстояние до 30 км (рис. 5). Группировки из верхних участков водохранилища, видимо, могут совершать еще более длительные миграции.

Чтобы выяснить, как изменяется состав группировок, рассмотрим в качестве примера динамику вариационных кривых линейных размеров рыб групп „А” и „Б” с мая 1977 г. по май 1978 г. (рис. 6).

В мае сразу же после выклева вариационная кривая линейных размеров рыб группы „А” сильно сжата с боков (рис. 6, а), это свидетельствует, что в указанный период вариабельность размеров эмбрионов и личинок невелика. В конце мая, когда молодь, вынесенная с нерестилищ ветровыми течениями, перемещалась над различными станциями в открытой части водохранилища, разнокачественность ее увеличилась. В июне с уменьшением скорости роста разнокачественность внутри группировки проявилась еще более резко и вариационная кривая, сохраняя характерный двувершинный вид, как бы „осела” и „растянулась” вдоль оси абсцисс. В июле, когда молодь скапливается в зонах аккумуляции, дисперсия (D) и среднее квадратическое отклонение (σ) ее размеров увеличились еще больше (см. таблицу). Такие же особенности изменения вариационных кривых линейных размеров окуня отмечены для группировки „Б” (рис. 6, б).

Таким образом, анализ вариационных кривых линейных размеров рыб показывает, что в скоплениях, образующихся в зонах аккумуляции, вероятно, происходит некоторое объединение группировок и перераспределение особей между ними. Однако обмен особями происходит главным образом за счет крайних вариантов. Мы предполагаем, что, несмотря на некоторое перемешивание, однородные группировки все же сохраняют свою обособленность благодаря сезонной и суточной ритмике жизнедеятельности (изоляция во времени и пространстве). Анализ показывает, что сходство качественно

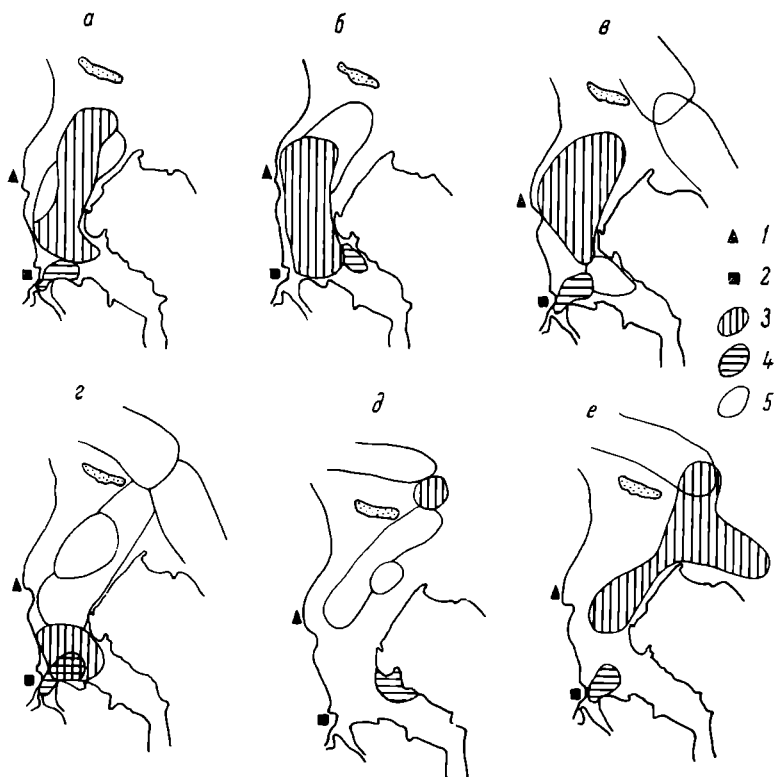


Рис. 5. Перемещение однородных группировок с контрольных нерестилищ с мая 1977 по май 1978 г.

а - 23 мая, б - 30 мая, в - июнь, г - июль, д - август 1977 г., е - май 1978 г. 1 - контрольное нерестилище А, 2 - контрольное нерестилище Б, 3 - группировка „А“, 4 - группировка „Б“, 5 - другие группировки.

го состава уловов на разных горизонтах одной станции наблюдается всего лишь в 20% случаев.

Весьма вероятно, что обнаруженные нами группировки окуня являются теми „кирпичиками“, из которых образуется структура стада. Статистическая обработка материалов по длине, массе, упитанности молоди в Рыбинском водохранилище обнаружила наибольшие различия между скоплениями молоди из Волжского и Шекснинского плесов. Кроме того, четко выделяются по составу скопления в районе устья Чеснавы, у Первомайских островов, в устье Согожи и у Центрального мыса (рис. 7).

Материалы по распределению молоди окуня позволяют говорить о том, что на первом году жизни она образует группировки наиболее однородных по своему составу особей. Определяя иерархическое

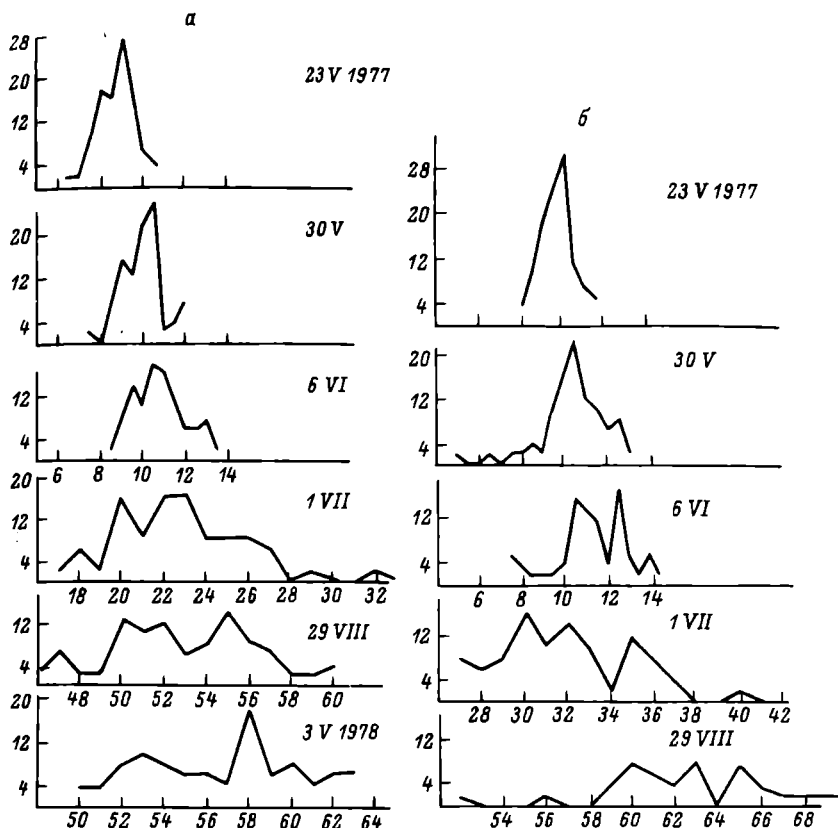


Рис. 6. Динамика вариационных кривых линейных размеров рыб однородных группировок окуня с контрольных нерестилищ а и б, май 1977–май 1978 г. По оси ординат – количество одноразмерных рыб, %; по оси абсцисс – длина рыб, мм.

положение этих группировок, следует отметить, что они меньше стада, так как состоят из особей одного возраста, но это не косяки и не стаи, потому что агрегированность в них может значительно меняться. Несмотря на различную плотность, группировку тем не менее можно оконтурить. Это внутривидовые группировки физиологически сходных рыб, которые, перемещаясь вместе с водными массами над различными экологическими зонами водохранилища, длительное время существуют вместе в одинаковых условиях. В этом проявляется не только физиологическая, но и их экологическая общность. Весьма вероятно, что стада рыб и состоят именно из таких однородных группировок, которые определяют их ареал, а также пути нагульных и нерестовых миграций, т.е. это самый простой элемент структуры вида.

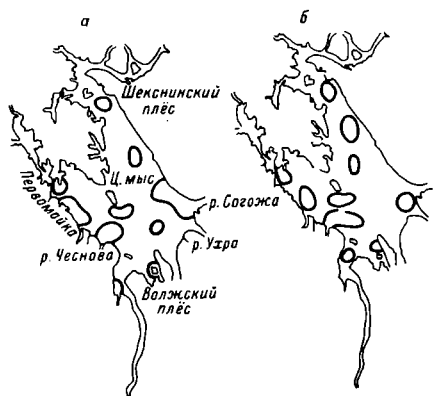


Рис. 7. Районы водохранилища с молодь, наиболее отличающейся по качественному составу (а - 1977 г., б - 1978 г.).

Сравнение процесса образования, структуры, пространственного распределения, длительности существования элементарных популяций Н.В. Лебедева [16] и однородных группировок, выделенных нами у окуня из Рыбинского водохранилища, показывает большое сходство между ними.

Таким образом, вероятность выноса молоди с нерестилищ определяется расположением нерестилищ, сроками нереста, биологическими особенностями молоди и влиянием ветровых течений.

Распределение сеголеток окуня в открытой части Рыбинского водохранилища не случайно, а носит упорядоченный характер. Молодь образует группировки, объединяющие физиологически и экологически сходных рыб. Такие однородные группировки образуют стадо и являются наиболее простым элементом иерархической структуры вида.

Статистические характеристики линейных размеров группировок окуня с двух контрольных нерестилищ

Дата	Группировка „А“					Группировка „Б“				
	\bar{x} , мм	D	σ	CV	m_x	\bar{x} , мм	D	σ	CV	m_x
1977 г.										
23 У	8,73	0,74	0,86	0,10	0,12	9,72	0,59	0,77	0,08	0,11
30 У	9,98	1,01	1,00	0,10	0,14	10,37	2,31	1,52	0,15	0,22
6 У1	10,80	1,56	1,25	0,12	0,18	11,22	3,06	1,75	0,16	0,25
1 УII	22,74	9,38	3,06	0,13	0,43	31,71	8,21	2,87	0,09	0,41
29 УIII	52,67	12,75	3,57	0,07	0,50	62,63	15,70	3,96	0,06	0,76
1978 г.										
4 У	56,42	15,43	3,93	0,07	0,56					

Л и г е р а г у р а

1. Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб. - В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953, с. 207-217.

2. В о л о д и н В.М. О разнокачественности половых продук-
тов леща Рыбинского водохранилища. - Бюл. Ин-та биол. водохр.,
1961, № 11, с. 28-32.
3. Г и н з б у р г Я.И. О биологии и урожайности молоди рыб
в Цимлянском водохранилище (по наблюдениям 1953-1955 гг.). -
Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 45, с. 111-141.
4. З а х а р о в а Л.К. Распределение нерестилищ промысловых
рыб в Рыбинском водохранилище. - Тр. биол. ст. "Борок",
1958, вып. 3, с. 304-320.
5. И в а н о в а М.Н., П о л о в к о в а С.Н. Типы нерес-
тилищ и экология нереста снетка в Рыбинском водохранили-
ще. - Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 4 (75), с. 684-
692.
6. И л ь и н а Л.К. Биология рыб. - В кн.: Рыбпромисловый
атлас Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1963, с. 9-15.
7. И л ь и н а Л.К. Выедание икры фигофильных рыб хищника-
ми на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища. -
В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л., 1966,
с. 46-50.
8. И л ь и н а Л.К. Рыбы. - В кн.: Рыбинское водохранилище.
Л., 1972, с. 335-338.
9. К о н о б е е в а В.К., К о н о б е е в А.Г., П о д-
д у б н ы й А.Г. О механизме образования скоплений моло-
ди окуня *Perca Fluviatilis* (L.) в открытой части водо-
хранилищ озерного типа (на примере Рыбинского водохранили-
ща). - Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 2 (121), с. 258-
271.
10. К о н о в а л о в а Л.Ф. Особенности биологии размноже-
ния окуня. - Тр. Ин-та биол. водохр., 1955, вып. 2, с. 266-
277.
11. К р ы ж а н о в с к и й С.Г. Эколого-морфологические за-
кономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. -
Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1949, вып. 1, с. 5-
331.
12. К р ы ж а н о в с к и й С.Г., Д и с л е р Н.Н., С м и р-
н о в а Е.Н. Эколого-морфологические закономерности разви-
тия окуневых (*Percidae*). - Тр. Ин-та морфол. животных
АН СССР, 1953, вып. 10, с. 3-138.
13. К у р д и н В.П., З и м и н о в а Н.А. Об изменениях в
грунтовой комплекс Рыбинского водохранилища. - В кн.: Био-
логия внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1968, № 2, с. 38-41.
14. Л а к и н Г.Ф. Биометрия. М., 1968. 287 с.
15. Л а н г е Н.О., Д м и т р и е в а Е.Н., С м и р н о-
в а Е.Н., П е н я з М. Методика исследования морфоэко-
логических особенностей развития рыб в зародышевый, личиноч-
ный и мальковый периоды. - В кн.: Типовые методики исследо-
вания продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Виль-
нюс, 1974, с. 56-71.

16. Лебедев Н.В. Элементарные популяции рыб. М., 1967. 212 с.
17. Махотин Ю.М. Условия нереста и распределение молоди рыб в Куйбышевском водохранилище. - Тр. Татар. отд-ния гос. н.-и. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1972, т. 12, с. 46-67.
18. Никольский Г.В. Экология рыб. М., 1974. 357 с.
19. Поддубный А.Г. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища. - Тр. биол. ст. "Борок", 1955, т. 2, с. 184-190.
20. Поддубный А.Г. Территориальные группировки рыб в водохранилищах. Автореф. докт. дис. М., 1969. 46 с.
21. Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 311 с.
22. Форгунатов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. - Тр. Ин-та водохр. АН СССР, 1959, вып. 2 (5), с. 246-357.

ВЛИЯНИЕ ПОЛИХЛОРПИНЕНА НА ОБМЕН НАТРИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРУ ЖАБР И ФЕРМЕНТАТИВНУЮ АКТИВНОСТЬ В ТКАНЯХ У КАРАСЯ

Полихлорпинен (ПХП) – высокотоксичное хлорорганическое соединение, способное накапливаться и циркулировать в воде, грунтах и звеньях трофической цепи [3,13]. Показано, что этот токсикант особо опасен для рыб и вызывает нарушение проницаемости тканей жабр для Na^+ [2], деструкцию респираторного эпителия, непосредственно контактирующего с внешней средой [5, 7]. На основании физиологических и гистологических исследований было высказано предположение, что токсическое действие ПХП на рыб связано с нарушением адгезивных свойств клеточных мембран. Цель настоящей работы – исследование механизмов действия полихлорпинена на структуру и функцию клеток, формирующих жаберный эпителий.

Опыты проводились на карасях (*Carassius carassius* L.) весной при температуре 18–22 °С и осенью при 15–18 °С. В весенних экспериментах LC_{50} 48 ч превышала 0.25 мг/л ПХП, LC_{50} 24 ч – 0.6 мг/л. В осенних опытах LC_{50} 48 ч составляла 0.2 мг/л, а при концентрации 0.6 мг/л рыбы выживали 13–15 ч. Плотность посадки – одна рыба на 2 л раствора.

Скорость потери Na^+ определяли следующим образом. Карасей или жаберные лепестки помещали на 10 мин в сосуды с дистиллированной водой, содержащей ПХП в той же концентрации, что и в экспериментальном аквариуме. Затем в этих сосудах методом фотометрии в пламени измеряли концентрацию Na^+ . При изучении влияния ПХП на клеточную проницаемость жаберные лепестки предварительно отмывали в дистиллированной воде, содержащей гепарин. В физиологических экспериментах каждое измерение проводили на 4–8 карасях.

Материал для цитологических исследований (средние участки 2-й и 3-й жаберных пластинок) фиксировали в 2.5%-ном глютаральдегиде на 0.1 м Na^+ -К-фосфатном буфере с рН 7.4, дофиксировали 1%-ным раствором четырехоксида осмия с добавлением танина, обезвоживание производили в восходящем ряду спиртов и окиси пропилена, пробы заливали в аралит. Одновременно исследовались жабры 5 особей. Ультратонкие срезы просматривали под электронными микроскопами TESLA-613 и JEM-100 С при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Активность СДГ (сукцинатоксидоредуктаза 1.3.99.1) определяли методом Кинга в модификации Ю.В. Наточина и др. [8]. Измерение

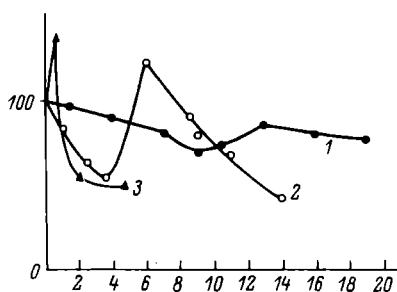


Рис. 1. Влияние различных концентраций ПХП (мг/л) на проницаемость жаберного эпителия для натрия.

1 — 0.15, 2 — 0.25, 3 — 0.60. По оси ординат — проницаемость для Na^+ , % от контроля; по оси абсцисс — время, ч.

активности Mg^{2+} - и $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ -АТФаз проводили при 30°C , как было описано нами ранее [12]. Одновременно использовалось 4–12 животных.

Влияние 0.8 мг/л ПХП на проницаемость жаберного эпителия при различном ионном составе исследовали, используя дистиллированную воду, раствор CaCl_2 (50 мг/л Ca) и речную воду (50 мг/л Ca).

Исследование скорости потери Na у карасей, подвергнутых действию ПХП в концентрации 0.15, 0.25 мг/л и 0.6 мг/л, выявило ряд сходных черт во влиянии этих доз токсиканта на проницаемость эпителия жабр. Во всех случаях проницаемость первоначально снижается, затем увеличивается и в дальнейшем снова уменьшается. Скорость и амплитуда этих процессов зависит от концентрации ПХП (рис. 1).

В отличие от тканевой клеточная проницаемость для Na^+ и K^+ при действии различных доз ПХП достоверно не изменяется. При 2 мг/л токсиканта в среде клеточная проницаемость через 0.5, 1.0, 1.5 ч и 3.0 ч от начала воздействия составляла для Na^+ от 93 до 108%, для K^+ от 88 до 109% от контроля. Эти данные свидетельствуют о нарушении в первую очередь межклеточной проницаемости, что, вероятно, объясняется изменением свойств клеточных мембран, ответственных за адгезионное взаимодействие.

Параллельное изучение ультраструктуры жабр у карасей, подвергнутых воздействию ПХП в концентрации 0.25 мг/л, показало незначительное набухание митохондрий и трубочек агранулярного цитоплазматического ретикулума через 0.5 ч. Это рассматривается в настоящее время как первоначальная неспецифическая реакция на изменение ионного состава среды [1].

Через 2.5 ч нарушается целостность наружных цитоплазматических мембран клеток, формирующих жаберный эпителий, и увеличиваются по сравнению с контролем межклеточные пространства на большом протяжении зон клеточных контактов (рис. 2, а, в). В хлоридных клетках большая часть митохондрий, смещенных в апикальную зону клетки, существенно не отличается по своей структуре от контрольных (рис. 2, б, г). Однако в тех же клетках наблюдается присутствие небольшого числа митохондрий с просветленным матриксом. Увеличение числа свободных рибосом в цитоплазме и большее, чем в контроле, развитие системы гранулярного эндоплазматического ретикулума может свидетельствовать об усилении



Рис. 2. Ультраструктура хлоридных клеток жабр карася при действии ПХП в концентрации 0.25 мг/л.

а - клеточные контакты (контроль), б - группа митохондрий из хлоридных клеток (контроль), в - расширение межклеточных пространств и перфорация наружных цитоплазматических мембран, ПХП, 2.5 ч, г - апикальный участок хлоридной клетки, ПХП, 2.5 ч. д - расширение межклеточных пространств ПХП, 4.5 ч, е - то же, 8.5 ч, ж - группа митохондрий, ПХП, 10.5 ч, з - максимальное расширение межклеточных пространств, ПХП, 10.5 ч. Увел.: а, б - 15 500, в - 26 000, г, д, ж - 10 000, е, з - 20 000. КМ - клеточная мембрана, МП - межклеточное пространство, ПМ - перфорация мембраны, М - митохондрия, АР - агранулярный ретикулум, ГЭР - гранулярный эндоплазматический ретикулум, Р - рибосомы.

синтеза белка в клетке. Это рассматривается нами как защитная реакция на действие повреждающего фактора среды; аналогичные процессы наблюдались нами ранее при изменении pH и солености среды в хлоридных клетках карася [6, 11].

Через 4.5 и 8.5 ч с начала токсического воздействия существенных изменений ультраструктуры хлоридных клеток по сравнению с предыдущим сроком эксперимента не обнаружено. Дальнейшее увеличение межклеточных пространств, особенно ярко выраженное в дистальных участках жаберного эпителия (рис. 2, д, е), свидетельствует о нарушении адгезионных механизмов взаимодействия клеток.

Через 10.5 ч увеличение межклеточных пространств в жабрах достигает максимума при сохранении практически нормальной ультраструктуры хлоридных клеток (рис. 2, ж, з).

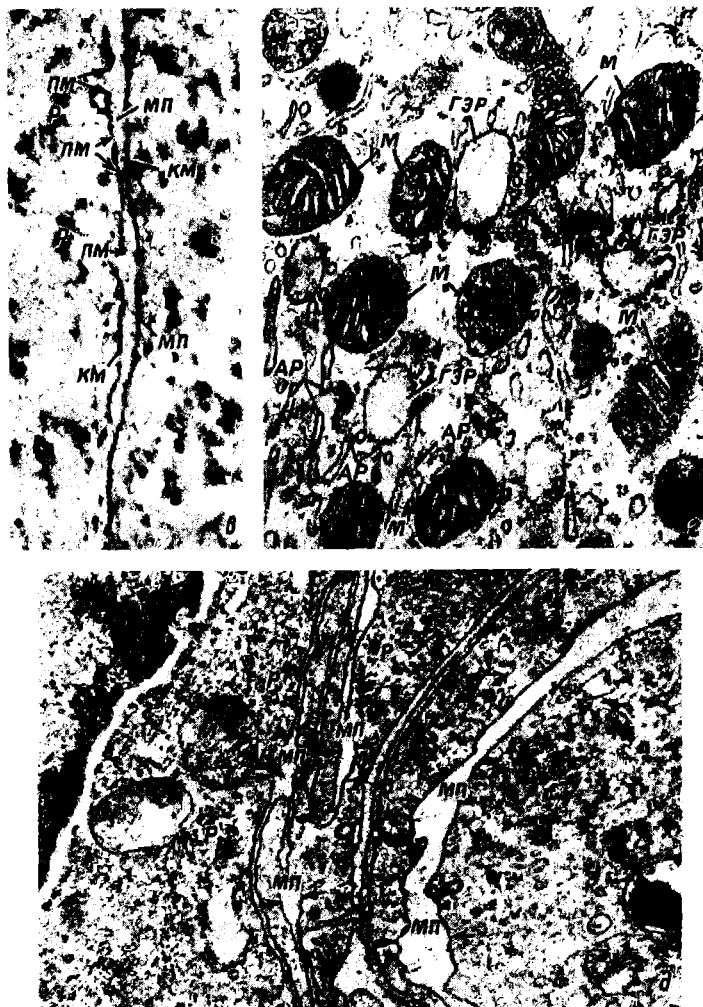


Рис. 2 (продолжение).

Отмеченные при действии ПХП нарушения адгезионных свойств клеточных мембран приводят к слущиванию поверхностных слоев вставочного эпителия жабр, отслоению его эндотелия капилляров и образованию обширных полостей, что описано ранее [5]. Значительные изменения наблюдаются при действии этого токсиканта и при кровоснабжении жабр [5, 11]. Вероятно, многообразие патологических процессов, развивающихся в жабрах, объясняются сложными колебаниями их проницаемости у рыб при отравлении ПХП.

Эксперименты показали, что после помещения рыб из речной воды в раствор CaCl_2 через 4 ч проницаемость жабр для Na снижается на 75%, однако после добавления ПХП она вновь быстро

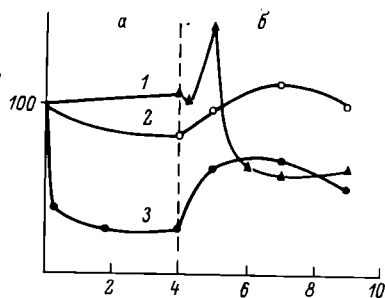


Рис. 2 (продолжение).

увеличивается, оставаясь при этом несколько ниже, чем до помещения в раствор CaCl_2 (рис. 3). У рыб, акклиматизированных в течение 4 ч к дистиллированной воде, после добавления ПХП проницаемость также увеличивается. Динамика этого процесса в целом совпадает с таковой в растворе CaCl_2 , однако потери Na^+ в бескальциевой дистиллированной воде примерно в 2 раза выше, чем в присутствии Ca . В речной воде проницаемость изменяется иначе. Кратковременное увеличение выхода Na^+ сменяется его значительным снижением. Известно, что Ca входит в состав межклеточного цемента и обладает способностью регулировать проницаемость мембран, а также влияет на состояние межклеточных контактов [4, 9, 10]. Наши данные

Рис. 3. Влияние 0.8 мг/л ПХП на проницаемость жаберного эпителия при различном ионном составе среды.

а - до внесения ПХП в среду, б - после внесения ПХП в среду. 1 - речная вода 50 мг/л Ca , 2 - дистиллированная вода, 3 - раствор $CaCl_2$ 50 мг/л. По оси ординат - проницаемость для Na , % от контроля; по оси абсцисс - время, ч.



Т а б л и ц а 1

Влияние 0.6 мг/л ПХП в опытах *in vivo* на активность СДГ в тканях жабр и почек карася

Время от начала опыта, ч	Активность СДГ, % от контроля ($x \pm t_{0.5} \cdot S\bar{x}$)	
	Жабры	Почки
Контроль	100±4.44	100±5.97
2-3	119.43±12.60	98.65±10.10
7-8	119.19±8.80	100.00±8.70
13-15	112.43±8.90	103.84±9.10

Т а б л и ц а 2

Влияние 0.2 мг/л ПХП в опытах *in vivo* на активность АТФаз жабр и мозга карася

Время от начала опыта, ч	Активность АТФаз, мкМ P_i /мг белка, ч ($x \pm t_{0.5} \cdot S\bar{x}$)			
	Жабры		Мозг	
	$Na^+ + K^+$ - АТФаза	Mg^{++} - АТФаза	$Na^+ + K^+$ - АТФаза	Mg^{++} - АТФаза
Контроль	2.90±0.72	12.00±0.72	6.05±0.52	10.89±0.73
24	3.10±2.04	11.60±2.10	-	-
48	2.89±0.60	13.70±3.10	5.80±0.86	11.37±1.81

показывают, что помимо Ca результат действия ПХП на проницаемость жабр зависит от присутствия в среде других ионов.

При высокой, остротоксичной концентрации ПХП 0.8 мг/л у карасей наряду с изменениями проницаемости в отличие от действия более низких концентраций [2] через 2-5 ч наблюдается полное угнетение поглощения Na^+ в жабрах.

В опытах *in vivo*, проводимых в осенний период, низкие концентрации ПХП (до 0.25 мг/л) не вызывали изменений активности СДГ жабр карася. Более высокие концентрации токсиканта (0.6-

Т а б л и ц а 3

Влияние ПХП на АТФазную активность жабр и мозга в опытах *in vitro*

Концентрация ПХП, мг/л	Активность АТФаз; % от контроля ($x \pm t_{0.5} \cdot S\bar{x}$)		
	Общая АТФазная активность жабр	$Na^+ + K^+$ -АТФаза мозга	Mg^{++} -АТФаза мозга
Контроль	100 \pm 3.2	100 \pm 7.1	100 \pm 7.5
1	89.2 \pm 4.1	148.89 \pm 15.36	84.03 \pm 4.45
5	68.0 \pm 10.7	134.71 \pm 18.10	82.98 \pm 7.29
10	59.8 \pm 9.1	102.56 \pm 7.69	74.74 \pm 10.71

0.8 мг/л), начиная с 2–3 ч от начала опыта, приводят к увеличению активности фермента. Перед гибелью (13–15 ч) наблюдается частичное восстановление активности фермента (табл. 1). Изменения активности СДГ в жабрах, наблюдавшиеся в осенних экспериментах, не отличаются от таковых в весенних опытах. В почках в отличие от жабр активность фермента не меняется при высоких концентрациях ПХП.

Активность Mg^{++} и $Na^+ + K^+$ -АТФаз в жабрах и в мозгу карася не изменяется при действии ПХП в концентрации 0,2 мг/л в опытах *in vivo* вплоть до гибели рыб (табл. 2). Соотношение активности $Na^+ + K^+$ - и Mg^{++} -АТФаз мозга также остается постоянным.

В опытах *in vitro* ПХП в концентрациях 1–10 мг/л угнетает общую АТФазную активность жабр. Степень ингибирования увеличивается с повышением дозы токсиканта в инкубационной среде (табл. 3).

При действии ПХП в концентрации 1 мг/л Mg^{++} -АТФазная активность мозга снижается до 84% от контроля, а при 10 мг/л составляет 75%. При добавлении в инкубационную среду ПХП $Na^+ + K^+$ -АТФазная активность мозга повышается. Максимальное увеличение наблюдается при действии ПХП в концентрации 1 мг/л. С увеличением концентрации пестицидов степень активации фермента снижается. Так, при 10 мг/л ПХП в среде $Na^+ + K^+$ -АТФазная активность почти не отличается от контроля (табл. 3).

Анализ полученных результатов показал, что ПХП в летальных концентрациях вызывает специфические колебательные изменения межклеточной натриевой проницаемости и существенно не влияет на клеточную проницаемость для Na^+ и K^+ . Эти данные коррелируют с результатами исследований ультраструктуры жабр при действии ПХП и указывают на то, что основной „мишенью“ для токсиканта служат наружные цитоплазматические мембраны, определяющие способность клеток к адгезионным взаимодействиям.

Концентрации ПХП ниже LC_{50} в течение 48 ч не влияют на метаболические процессы в клетках, поскольку не происходит существенных изменений в транспорте Na^+ , активности СДГ и АТФазы. Ультраструктура хлоридных клеток также не меняется. В остротоксических концентрациях ПХП угнетает транспорт Na^+ , нарушает метаболические процессы в жабрах, *in vitro* в мозгу стимулирует $Na^+ + K^+$ -АТФазную активность и угнетает Mg^{++} -АТФазу.

1. Алмагамбетов Т.Н. Контроль осмотичности при изучении ранних изменений ультраструктуры эпителиальных клеток. — В кн.: XI Всесоюзная конференция по электронной микроскопии. Таллин, 1979, т. 2. 84 с. (Тез. докл.).
2. Виноградов Г.А., Жариков Г.П., Флеров Б.А. Действие полихлорпинена и гексахлорана на дыхание и осморегуляцию карасей. — В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 26–31.
3. Гдовский П.А., Флеров Б.А. Физиолого-биохимические механизмы действия хлорорганических соединений у водных животных. — Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 6, с. 76–85.
4. Маленков А.Г., Чуич Г.А. Межклеточные контакты и реакции ткани. М., 1979. 136 с.
5. Матей В.Е., Мальгина Н.А. Действие пестицидов на жаберный эпителий карася. — В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 68–80.
6. Матей В.Е., Харазова А.Д., Виноградов Г.А. Реакция хлоридных клеток жаберного эпителия колюшки на изменения рН и солености среды. — Цитология, 1981, т. 23, № 2, с. 159–165.
7. Межнин Ф.И. Патогистологические изменения органов и тканей гуппи *Lebistes reticulatus* L. при остром экспериментальном отравлении полихлорпиненом, фенолом и при повышенной солевой нагрузке. — В кн.: Влияние фенола на гидробионтов. Л., 1973, с. 53–66.
8. Наточин Ю.В., Резник П.В., Шахматова Е.И., Лаврова Е.А. Адаптивные изменения активности сукцинатдегидрогеназы при различных функциональных состояниях почки крысы. — ДАН СССР, 1977, т. 237, № 2, с. 487–489.
9. Пирюзян Л.А., Ковалев В.И., Лаврецкая Э.Ф. Действие физиологически активных соединений на биологические мембраны. М., 1974. 388 с.
10. Снигиревская Е.С., Комиссарчик Я.Ю. Ультраструктура специализированных межклеточных контактов. — Цитология, 1980, т. 22, № 9, с. 1011–1136.
11. Турстон Р.В., Виноградов Г.А., Комов В.Т., Матей В.Е. Влияние низких значений рН, солей аммония и обессоливания на активность ферментов, обмен Na в жабрах и ультраструктуру хлоридных клеток у пресноводных рыб. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1979, № 43, с. 18–23.
12. Турстон Р.В., Виноградов Г.А., Комов В.Т., Матей В.Е. Влияние низких значений рН, солей аммония и обессоливания на активность ферментов, обмен Na в жабрах и ультраструктуру хлоридных клеток у пресноводных рыб. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1979, № 44, с. 75–79.
13. Флеров Б.А. Полихлорпинен и его влияние на водные организмы. — В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Рига, 1973, вып. 4, с. 104–111.

УРОВЕНЬ АКТИВНОСТИ α -АМИЛАЗЫ В КИШЕЧНИКЕ И КРОВИ У ЛЕЩА ШЕКСНИНСКОГО И РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Для индустриального производства ихтиомассы во внутренних водоемах необходимы сведения о состоянии кормовой базы и интенсивности питания рыб в естественных условиях. В связи с этим особое значение приобретает поиск методов оценки обеспеченности пищей, а также интенсивности и эффективности питания рыб. Вопрос об обеспеченности рыб пищей, т. е. вопрос о комплексе факторов, определяющих интенсивность и эффективность потребления пищи, в настоящее время рассматривается как соотношение между количеством пищи, фактически потребляемой рыбой, и количеством пищи, необходимой для удовлетворения ее оптимальных потребностей [10]. Отечественной физиологией рыб разработан ряд методов, позволяющих в эксперименте решать вопросы, связанные с определением оптимальных потребностей рыб в корме [4, 8, 9]. Однако эти методы, как правило, дают хорошие результаты только при изучении молоди рыб.

В связи с этим в последнее время более популярными стали методы определения эффекта потребления пищи по интенсивности роста, плодовитости и накоплению резервных веществ, особенно жиронакоплению [26]. По мнению Г.Е. Шульмана [47], наиболее точно обеспеченность рыб пищей может быть охарактеризована по суммарному эффекту потребления пищи, т. е. по совокупности белкового роста и жиронакопления. Однако сам автор подчеркивает трудность сравнения белкового роста у рыб разных популяций, особенно у рыб старших возрастных групп. В результате репрезентативным оказывается определение прироста только у сеголетков, которые у длинноцикловых рыб составляют меньшую часть популяции. К тому же оценка состояния рыб на основании указанных характеристик, как правило, бывает возможна лишь к концу нагульного периода. Вместе с тем интенсивные формы ведения рыбного хозяйства нуждаются в оценке интенсивности и эффективности питания популяций рыб в любой конкретный период. Опыт прудового рыбоводства показывает, что при оценке полноценности рационов достаточно хорошие результаты дают различные биохимические тесты [27, 28, 41], в том числе данные по уровню активности пищеварительных ферментов и особенностям абсорбции нутриентов [5, 42, 48–50].

Использование последних представляется особенно перспективным, поскольку регистрируется состояние системы, ответственной за на-

чальные этапы ассимиляции пищи. Кроме того, известно о существовании корреляции между интенсивностью питания и активностью пищеварительных ферментов рыб [1, 3, 15-17, 19, 20, 29-33, 44, 45].

Однако до последнего времени существует несоответствие в уровнях исследования кормовой базы и пищеварительной системы рыб. Так, исследование кормовой базы и особенностей питания той или иной популяции рыб проводится в естественных условиях, в то время как изучение ферментативных систем, осуществляющих пищеварение, ведется в лабораторных условиях на небольших выборках рыб [12, 15, 29, 51-53].

В последние годы мы провели цикл работ, результаты которого свидетельствуют о целесообразности использования данных об уровне ферментативной активности для оценки эффективности функционирования пищеварительной системы рыб на популяционном уровне [19, 20, 22]. Указанные исследования были проведены на леще одной популяции, обитающей в Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

Цель данной работы состоит в сопоставлении характеристик пищеварительной системы леща из разных популяций Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. В качестве модельного фермента исследовали α -амилазу, осуществляющую начальные этапы гидролиза углеводов, поскольку при изменении интенсивности и типа питания активность этого фермента изменяется значительно, чем ферментов, связанных с заключительными этапами процесса [15, 16].

Материал и методика

Материал собран в июле 1978 и 1980 г. Кишечники исследованы у 324 экз. леща (151 экз. из популяции, обитающей в Волжском плесе, и 91 экз. из популяции, обитающей в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища, а также 80 экз. леща из безозерской популяции Шекснинского водохранилища). Кровь исследована у 446 экз. леща из 5 плесов Рыбинского водохранилища: Северо- и Южно-Шекснинского, Моложского, Волжского и Центрального. Помимо общепринятых параметров измеряли длину кишки и активность α -амилазы (К.Ф.З. 2.1.1.) в полости кишечника и крови. Активность фермента определяли по методу Смита и Роя в модификации А.М. Уголева [43]. В качестве субстрата использовали раствор крахмала (1 г/л), приготовленный на растворе Рингера для холоднокровных. Инкубацию ферментативно-активного препарата и субстрата проводили при pH 7.0 и температуре $20 \pm 1^\circ \text{C}$ в водяной чашке (150 циклов/мин.) с термостатирующим устройством. Об уровне ферментативной активности судили по убыли субстрата за 1 мин инкубации в расчете на 1 см кишки ($\text{мкг} \cdot \text{см}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$) или 1 мл крови ($\text{мг} \cdot \text{мл}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$).¹ Материалы обработаны статистически по методу Стьюдента.

¹ В тексте единицы ферментативной активности обозначены как условные единицы (у. е.).

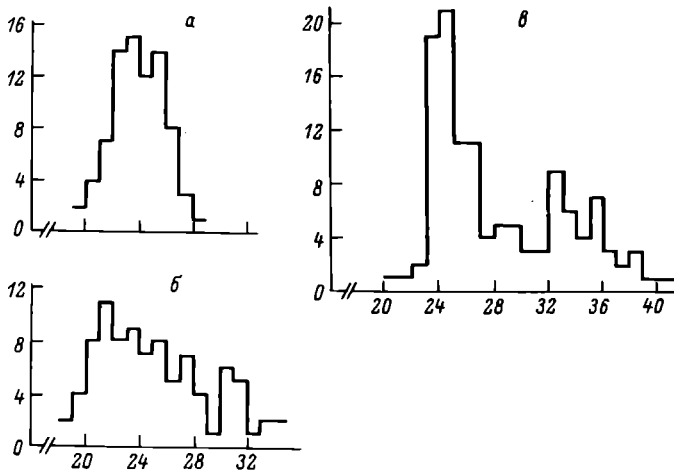


Рис. 1. Размерный состав леща белозерской (а), шекснинской (б) и волжской (в) популяций.

По оси ординат – количество рыб, экз.; по оси абсцисс – размер рыб, см.

Результаты

Уровень активности α -амилазы в кишечнике леща

Размерный состав популяций леща. Размерный состав исследованных популяций неодинаков (рис. 1). Длина тела леща белозерской популяции колеблется от 19 до 29 см (модальная группа – 22–26 см), шекснинской – от 18 до 37 см (модальная группа – 20–24 см), волжской – от 20–43 см (модальная группа – 23–25 см). При этом выборки различаются не только размером рыб, но и характером распределения рыб разного возраста. Так, размер леща белозерской популяции близок к нормальному распределению, в то время как для шекснинской и волжской выборок характерно увеличение числа рыб старших возрастных групп.

В связи с этим рыб из двух последних популяций условно делили на две группы: „мелкие” – размер тела 18–29 см, что соответствует размеру рыб в белозерской популяции, и „крупные” – свыше 29 см.

Упитанность леща. Упитанность рыб оценивалась по двум показателям – коэффициентам Кларка и Фультона (табл. 1). Наибольшей упитанностью отличаются рыбы меньшего размера, причем и в случае коэффициента Кларка, и в случае коэффициента Фультона различия между 2 выборками статистически недостоверны: для рыб белозерской популяции отмечены меньшие значения и вариабельность показателя.

Т а б л и ц а 1

Показатели упитанности леща

Место обитания	Выборка	Коэффициент Кларка		
		$M \pm m$	CV	S_{CV}
Волжский плес	1 (152)	1.96 \pm 0.02	10.99	0.63
	2 (91)	2.04 \pm 0.02	10.23	0.73
	3 (61)	1.86 \pm 0.02	9.70	0.88
Шекснинский плес	1 (91)	2.04 \pm 0.02	10.59	0.78
	2 (77)	2.05 \pm 0.03	10.91	0.88
	3 (14)	1.99 \pm 0.04	8.30	1.57
Белое озеро	1 (80)	2.02 \pm 0.01	6.89	0.55
	2 (80)	2.02 \pm 0.01	6.89	0.55
	3 -	-	-	-
Место обитания	Выборка	Коэффициент Фультона		
		$M \pm m$	CV	S_{CV}
Волжский плес	1 (152)	2.22 \pm 0.02	10.77	0.62
	2 (91)	2.31 \pm 0.02	9.70	0.72
	3 (61)	2.09 \pm 0.03	9.70	0.88
Шекснинский плес	1 (91)	2.32 \pm 0.03	10.93	0.81
	2 (77)	2.33 \pm 0.03	11.10	0.89
	3 (14)	2.23 \pm 0.05	9.10	1.72
Белое озеро	1 (80)	2.25 \pm 0.01	7.10	0.56
	2 (80)	2.25 \pm 0.01	7.10	0.56
	3 -	-	-	-

П р и м е ч а н и я. Здесь и в табл. 2, 3: 1 - общее число рыб, 2 - „мелкие“ рыбы, 3 - „крупные“ рыбы. M - среднее арифметическое, m - стандартная ошибка среднего, CV - коэффициент вариации, S_{CV} - ошибка коэффициента вариации. В скобках указано количество исследованных рыб.

Построение гистограмм позволило выявить дополнительные различия упитанности рыб исследованных популяций, особенно у леща из Шекснинского плеса, причем амплитуда колебания коэффициента Фультона выше, чем коэффициента Кларка (рис. 2, 3). При этом наименьшие значения отмечены для модальной группы рыб белозерской популяции (1.9-2.1), большие - для рыб волжской (1.9-2.5) и максимальные - для рыб шекснинской популяции (2.3-2.5). Интересно, что диапазон значений различается не только у модальных групп, но и у всей исследованной выборки. Так, в первом случае амплитуда показателя колеблется в пределах 1.5-2.5, во втором - 1.5-3.1, в третьем - 1.1-3.3. Эти показатели свидетельствуют о том, что упитанность рыб исследованных популяций, особенно рыб

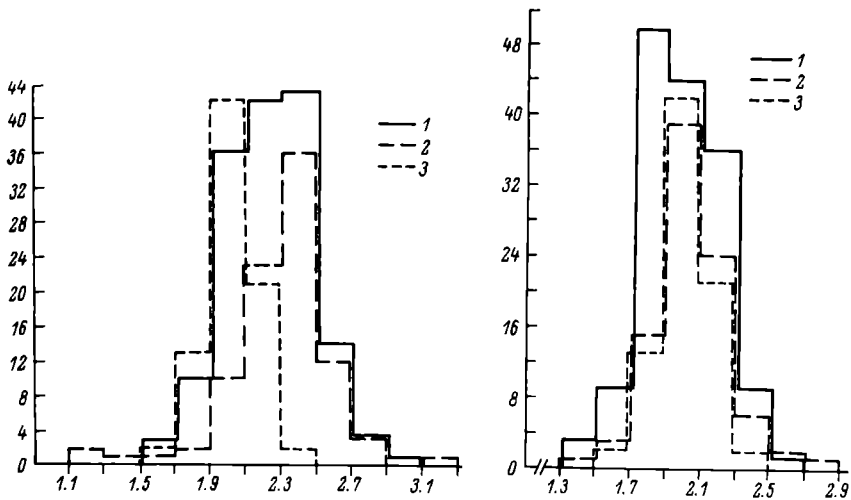


Рис. 2. Значения коэффициента упитанности леща (по Фультону). Популяции: 1 - волжская, 2 - шекснинская, 3 - белозерская.

По оси ординат - частота встречаемости; по оси абсцисс - значения коэффициента упитанности.

Рис. 3. Значения коэффициента упитанности леща (по Кларку). Обозначения те же, что и на рис. 2.

Рыбинского водохранилища, находится на одном уровне. Данные, рассчитанные по коэффициенту Кларка, дают еще более близкие результаты. Обращает на себя внимание совпадение значений упитанности модальных групп, наиболее четко выраженное у рыб из шекснинской и белозерской популяций. Так, коэффициент Кларка у этих групп изменяется от 1.9 до 2.3, в то время как для рыб из волжской популяции отмечены меньшие величины - 1.7-2.3. Амплитуда колебания у рыб исследованных популяций близка, однако у рыб Рыбинского водохранилища она несколько больше, чем у рыб белозерской популяции.

Таким образом, данные, полученные с использованием параметров, принятых в ихтиологии, свидетельствуют об отсутствии значительных различий упитанности одноразмерных рыб исследованных популяций и меньшей упитанности рыб старших возрастных групп (особенно из волжской популяции).

Активность α -амилазы. Расчеты, произведенные по общепринятому способу, когда активность фермента рассчитывается на единицу массы или длины кишки, показывают, что уровень ферментативной активности у исследованных групп рыб различен (табл. 2). При этом активность α -амилазы у рыб волжской популяции достоверно выше, чем у рыб двух других популяций. Дифференцированный

Т а б л и ц а 2

Уровень активности α -амилазы в кишечнике леща,
мкг · см⁻¹ · мин⁻¹

Место обитания	Выборка	Средняя активность		
		$M \pm m$	CV	S_{CV}
Волжский плес	1 (151)	4.52±0.34	92.22	5.31
	2 (88)	3.46±0.15	40.13	3.11
	3 (63)	6.00±0.75	99.28	8.82
Шекснинский плес	1 (93)	3.34±0.22	61.00	4.47
	2 (79)	2.92±0.16	47.64	3.78
	3 (14)	5.70±0.87	55.52	10.50
Белое озеро	1 (80)	2.95±0.16	49.66	3.92
	2 (80)	2.95±0.16	49.66	3.92
	3 -	-	-	-
Место обитания	Выборка	Тотальная активность		
		$M \pm m$	CV	S_{CV}
Волжский плес	1 (151)	180.74±15.76	107.19	6.17
	2 (88)	121.20±5.77	44.65	3.37
	3 (63)	263.90±34.42	103.53	9.23
Шекснинский плес	1 (93)	122.70±9.89	77.74	5.69
	2 (79)	100.74±7.14	62.97	5.00
	3 (14)	246.69±38.52	58.43	11.05
Белое озеро	1 (80)	88.87±5.42	54.59	4.31
	2 (80)	88.87±5.42	54.59	4.31
	3 -	-	-	-

анализ данных свидетельствует, что у крупных рыб активность приблизительно в 2 раза выше, чем у мелких, причем различия между популяциями в пределах одной размерной группы минимальны и, как правило, статистически недостоверны. Величины коэффициента вариации у рыб младшей возрастной группы из разных популяций близки, а у крупных рыб из Волжского плеса характеризуются повышенными значениями.

В исследованиях, выполненных на рыбах [19, 22, 40], подчеркивается, что активность, рассчитанная на единицу массы или длины кишечника, не всегда достаточно точно отражает перестройки ферментативных систем пищеварительного тракта в ответ на изменение абиотических и биотических факторов среды, так как с увеличением возраста рыб увеличивается длина кишки и масса слизистой, однако замедляется скорость синтеза ферментов.

В связи с этим нами определялась тотальная активность, или, по терминологии Н.С. Строганова и Н.С. Бузиновой [39], „обеспеченность“ рыб ферментом. Определение активности всей α -амилазы, содержащейся в полости кишечника, также позволило выявить как размерно-возрастные различия у рыб из одной популяции, так

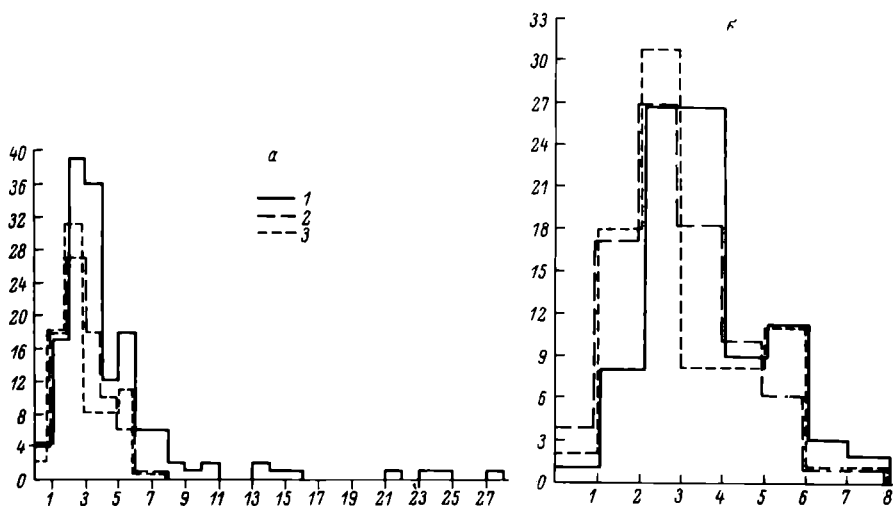


Рис. 4. Активность α -амилазы у леща волжской (1), шекснинской (2) и белозерской (3) популяций.

а - вся выборка, б - „мелкие” рыбы. По оси ординат - частота встречаемости; по оси абсцисс - активность α -амилазы, $\text{мкг} \cdot \text{см}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$.

Т а б л и ц а 3

Значения относительной тотальной активности α -амилазы в кишечнике леща

Место обитания	Выборка	Относительная тотальная активность α -амилазы		
		$M \pm m$	CV	S_{cv}
Волжский плес	1 (151)	366.4 \pm 24.5	82.20	5.06
	2 (88)	367.8 \pm 24.8	63.30	4.77
	3 (63)	364.4 \pm 47.8	104.00	9.27
Шекснинский плес	1 (93)	359.8 \pm 21.5	57.63	4.22
	2 (79)	361.0 \pm 23.6	57.97	4.58
	3 (14)	352.8 \pm 54.3	57.62	10.90
Белое озеро	1 (80)	314.2 \pm 20.3	57.76	4.57
	2 (80)	314.2 \pm 20.3	57.76	4.57
	3 -	-	-	-

и межпопуляционные в пределах одной размерно-возрастной группы (табл. 2). При этом различия уровня тотальной ферментативной активности у рыб старших возрастных групп, обитающих в разных участках Рыбинского водохранилища, оказались статистически недостоверными.

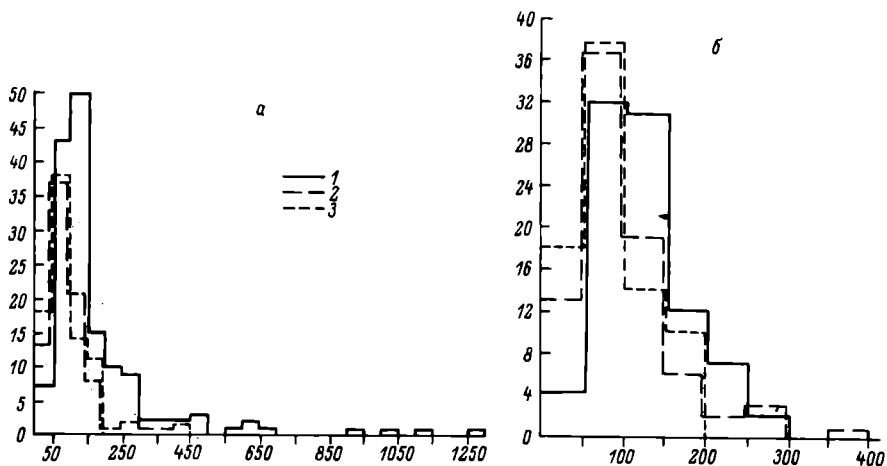


Рис. 5. Тотальная активность α -амилазы у леща из трех популяций.

Обозначения те же, что и на рис. 4.

Кроме того, ранее мы предложили рассчитывать величину относительной тотальной активности фермента [19], так как этот параметр точнее характеризует „обеспеченность“ ферментом, чем тотальная активность. Вычисление относительной тотальной активности α -амилазы (по отношению к единице массы) показало, что в большинстве случаев не существует достоверных различий между разными выборками (табл. 3).

Для более детального анализа распределения исследуемых параметров у леща из разных популяций был использован графический метод (построение гистограмм). Данные об уровне активности α -амилазы в исследуемых популяциях при расчете активности полостного фермента на единицу длины кишки показывают, что максимальная активность фермента соответствует 28 у. е., однако столь высокие значения встречаются только у крупных рыб из волжской популяции (рис. 4). Основная масса рыб имеет активность в пределах 8 у. е., причем уровень ферментативной активности модальных групп для всех популяций совпадает 2–3 (для леща волжской популяции – 2–4). Зарегистрировано смещение величин активности модальной группы влево, особенно в выборке леща волжской популяции, включающей обе размерно-возрастные группы (рис. 4).

Активность α -амилазы во всем кишечнике леща из всех популяций почти в 50 раз выше, чем активность, рассчитанная на единицу длины кишки рыб (рис. 5). При этом характер распределения показателя близок описанному ранее, однако наблюдается еще более значительное смещение величин модальных групп влево. Так, максимальные значения (около 1300 у. е. – у волжской, 450 у. е. – у шекснинской, 200 у. е. – у белозерской популяции) отличаются от величин модальных групп (50–150 у. е.) приблизительно в 13,

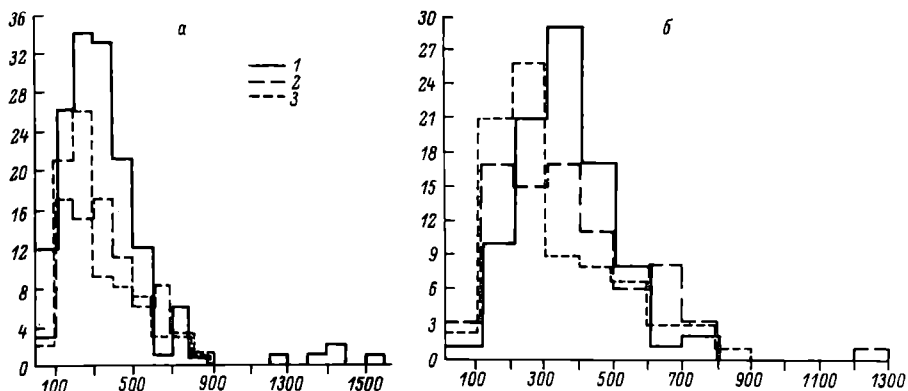


Рис. 6. Относительная totalная активность α -амилазы в кишечнике леща.

По оси ординат — частота встречаемости; по оси абсцисс — активность α -амилазы, $\text{мкг} \cdot \text{см}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1} / \text{кг}$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

4.5 и 2 раза. Вместе с тем эти различия обусловлены крупными особями. Максимальные величины активности в группе мелких рыб превышают характерные для модальных групп лишь в 4.3 и 2 раза.

Расчеты относительной totalной активности α -амилазы показали, что распределение этого параметра наиболее близко к нормальному (рис. 6). Несмотря на то что активность основной массы рыб одинакова и не превышает 900 у. е./кг массы тела, и в этом случае можно отметить меньшую активность α -амилазы у рыб белозерской популяции. Так, уровень ферментативной активности у рыб модальной группы соответствует 200–300 у. е./кг массы тела, в то время как у рыб волжской популяции — 300–400, а у шекснинской — 160–400 у. е./кг массы тела.

Таким образом, анализ данных по уровню ферментативной активности кишечника у леща из указанных популяций показывает, что при всех способах оценки активность α -амилазы различна. Минимальные значения обнаружены у рыб белозерской популяции Шекснинского водохранилища, максимальные — у леща из Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

Уровень активности α -амилазы в крови леща

Сопоставление полученных данных свидетельствует о различной активности α -амилазы у леща из разных мест обитания (рис. 7). У рыб из Волжского, Северо- и Южно-Шекснинского плесов активность фермента выше, чем у рыб из Моложского и Центрального плесов, а различия внутри указанных групп статистически недостоверны (1.06 ± 0.06 ; 1.00 ± 0.02 ; 1.06 ± 0.04 ; 0.83 ± 0.05 и $0.77 \pm$

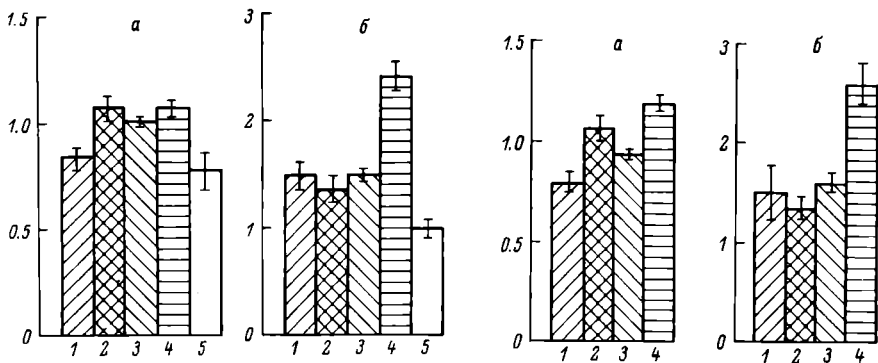


Рис. 7. Уровень абсолютной (а) и относительной (б) активности α -амилазы в крови леща из разных участков Рыбинского водохранилища.

По оси ординат - активность α -амилазы, мг·мл⁻¹·мин⁻¹/кг (а), мг·мл⁻¹·мин⁻¹/кг (б); по оси абсцисс - плесы: 1 - Моложский, 2 - Волжский, 3 - Северо-Шекснинский, 4 - Южно-Шекснинский, 5 - Центральный.

Рис. 8. Уровень активности α -амилазы в крови леща из разных участков водохранилища утром.

Обозначения те же, что и на рис. 7.

± 0.09 у. е. соответственно). Результаты вычисления относительной активности фермента (в расчете на 1 кг массы тела) несколько отличаются от вышеприведенных (рис. 7). Так, исчезают различия между характеристиками леща из Моложского, Волжского и Северо-Шекснинского плесов (1.48 ± 0.13 ; 1.34 ± 0.13 ; 1.49 ± 0.05 у. е. /кг массы тела), но резко проявляются они между характеристиками рыб из этих и 2 других плесов (2.39 ± 0.14 и 0.97 ± 0.08 у. е./кг массы тела для Южно-Шекснинского и Центрального плесов соответственно). Поскольку интенсивность питания рыб в течение суток различна, имеющиеся материалы целесообразно рассматривать дифференцированно. Данные по активности α -амилазы крови, полученные в одно и то же время суток, подтверждают существование различий уровня амилолитической активности крови леща из разных участков водохранилища. Так, утром (рис. 8, а) наибольшая активность фермента наблюдалась у рыб из Южно-Шекснинского (1.19 ± 0.04 у. е.) и Волжского (1.06 ± 0.06 у. е.) плесов, достоверно меньшая - у рыб из Моложского (0.79 ± 0.05) и Северо-Шекснинского (0.98 ± 0.04 у. е.) плесов; относительная активность фермента в крови рыб из Южно-Шекснинского плеса оказалась в 1.6-1.9 раз выше, чем у рыб из других участков водохранилища (рис. 8, б).

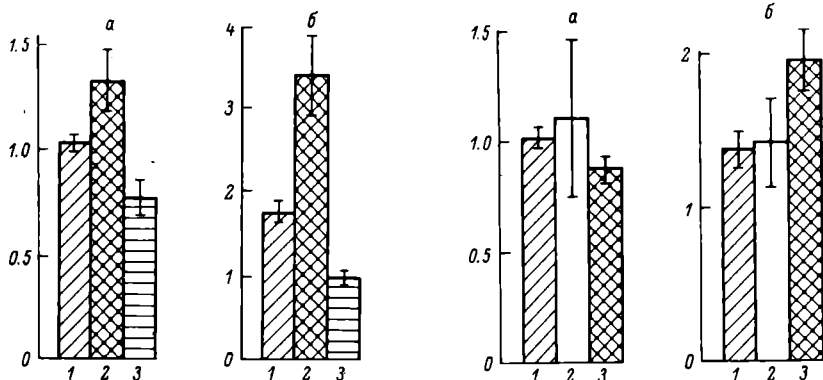


Рис. 9. Уровень активности α -амилазы в крови леща из разных участков водохранилища днем.

По оси абсцисс – плесы: 1 – Северо-Шекснинский, 2 – Южно-Шекснинский, 3 – Центральный. Остальные обозначения те же, что и на рис. 7.

Рис. 10. Уровень активности α -амилазы в крови леща из разных участков водохранилища вечером.

По оси абсцисс – 1 (Мякса), 2 (Торово) – Северо-Шекснинский плес, 3 – Южно-Шекснинский плес. Остальные обозначения те же что и на рис. 7.

Сходная картина отмечена днем (рис. 9). При этом максимальная абсолютная и относительная активность α -амилазы также обнаружена у рыб Южно-Шекснинского плеса (1.34 ± 0.15 у. е. и 3.39 ± 0.47 у. е./кг массы тела), минимальная – у рыб из Центрального плеса (0.77 ± 0.09 у. е. и 0.97 ± 0.08 у. е./кг массы тела). Различия уровня ферментативной активности у рыб из 3 плесов статистически достоверны.

В вечерние часы определения амилолитической крови проводились лишь в трех участках водохранилища, два из которых входят в состав Северо-Шекснинского плеса. Различия уровней абсолютной и относительной активности фермента у рыб из этих участков статистически недостоверны, у рыб Южно-Шекснинского плеса в первом случае ниже, во втором – достоверно выше по сравнению с данными, полученными для рыб из Северо-Шекснинского плеса (рис. 10).

На примере рыб из Южно- и Северо-Шекснинского плесов (рис. 11) показано, что в дневные часы активность фермента выше, чем в утренние; в вечерние часы ситуация может быть различной. Изменение уровня относительной активности фермента у тех же рыб имеет сходный характер. У рыб из других участков водохранилища также отмечены различия уровня активности α -амилазы в утренние

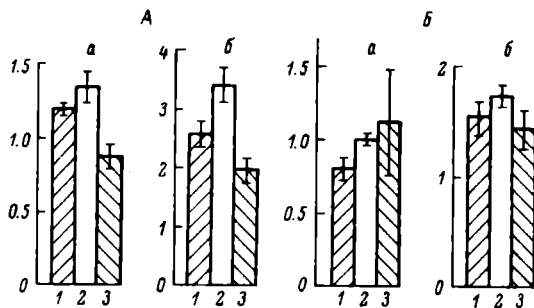


Рис. 11. Суточная динамика амилолитической активности крови леща из Северо-Шекснинского (А) и Южно-Шекснинского (Б) плесов.

1 - утро, 2 - день, 3 - вечер. Остальные обозначения те же, что и на рис. 7.

и вечерние часы, причем в большинстве случаев получены результаты, близкие описанным. Данные по амплитуде колебания и величине показателя модальных групп представлены на гистограммах (рис. 12-13). У рыб Волжского плеса активность α -амилазы крови колеблется в интервале от 0.20 у. е. до 2.20 у. е., у рыб модальной группы - от 1.00 у. е. до 1.40 у. е. (рис. 12), у леща из Моложского плеса минимальные величины активности также соответствуют 0.20 у. е., однако величина модальной группы сдвигается влево - 0.60-1.00 у. е., и лишь одна особь имеет активность в диапазоне 1.40-2.20 у. е.

У леща из Северо-Шекснинского плеса величина модальных групп в разное время суток совпадает (0.60-1.40 у. е.), но наблюдается некоторое сужение амплитуды колебания показателя в дневные и вечерние часы (рис. 13).

У большинства рыб из Южно-Шекснинского плеса уровень активности α -амилазы находится в интервале 0.20-2.20 у. е., и только одна особь в вечерние часы имеет активность, превышающую 3.00 у. е. (рис. 13). Нетрудно заметить, что при довольно близких границах колебания показателя величина ферментативной активности модальных групп в вечерние часы значительно ниже, чем в утренние.

Отсутствие сведений об объеме крови у исследованных рыб не позволило рассчитать тотальную активность α -амилазы. Использование литературных данных затруднено, так как известно о значительных различиях (в 1.5-2 раза) этого показателя у рыб одного и того же вида [11]. Вместе с тем наличие такого рода материалов было бы важно для решения поставленного вопроса, так как в ряде случаев наблюдаемые изменения величин абсолютной активности α -амилазы в течение суток не совпадали с изменением значений относительной активности. Нами было сделано предположение, что в основе этого явления лежит изменение относительных величин

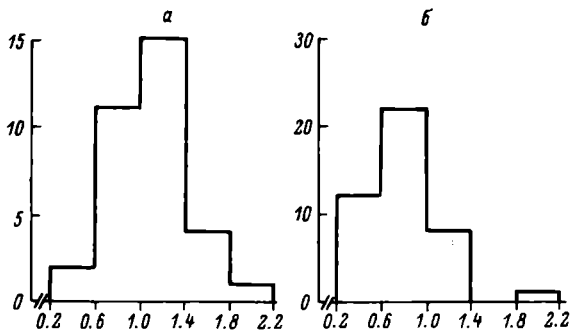


Рис. 12. Гистограмма распределения лещей из Волжского (а) и Моложского (б) плесов по уровню активности α -амилазы в крови.

По оси ординат - число рыб, экз.; по оси абсцисс - активность фермента, $\text{мг}\cdot\text{мл}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$.

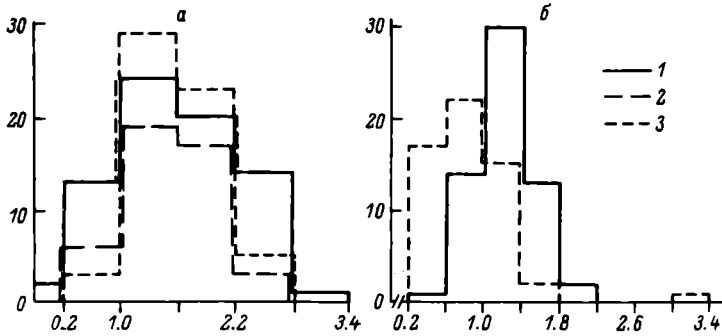


Рис. 13. Гистограмма распределения лещей из Северо-Шекснинского (а) и Южно-Шекснинского (б) плесов по уровню активности α -амилазы.

1 - утро, 2 - день, 3 - вечер. Остальные обозначения те же, что и на рис. 12.

активности у рыб разных размерно-возрастных групп. В связи с этим была предпринята попытка выявить зависимость между активностью фермента и размером (возрастом) рыб. Изменения абсолютных величин активности фермента крови по мере увеличения размера (возраста) рыб не наблюдается, тогда как изменения относительной активности α -амилазы обратно пропорциональны размеру (возрасту) рыб (рис. 14). Таким образом, относительная активность α -амилазы в крови с увеличением размера (возраста) рыб уменьшается,

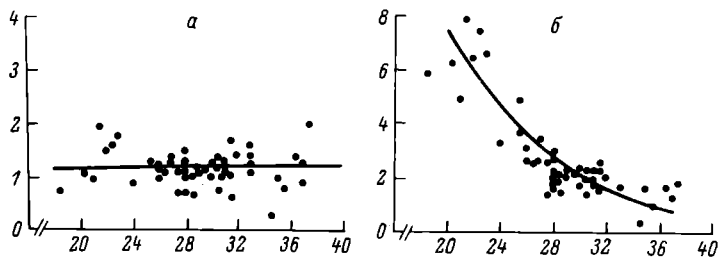


Рис. 14. Зависимость величин абсолютной (а) и относительной (б) активности α -амилазы крови от размера (возраста) рыб.

По оси ординат – активность α -амилазы, $\text{мг} \cdot \text{мл}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1} / \text{кг}$ (а), $\text{мг} \cdot \text{мл}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1} / \text{кг}$ (б); по оси абсцисс – длина тела, см.

что хорошо согласуется с данными, полученными при исследовании кишечника. Сходство описанных характеристик дает основание предположить, что по аналогии с данными, полученными для кишечника, величина тотальной активности крови с увеличением возраста рыб увеличивается, а величина относительной тотальной активности уменьшается.

Обсуждение

Полученные данные свидетельствуют о том, что у леща всех исследованных популяций уровень активности α -амилазы, функционирующей в кишечнике, достаточно высок, что соответствует результатам предыдущих исследований [14, 16, 20, 33]. Вместе с тем подтвержден факт влияния способа оценки ферментативной активности на результаты исследования ферментных систем рыб на популяционном уровне [19]. Так, при расчете активности α -амилазы леща волжской популяции на единицу длины кишки модальную группу составляют рыбы, имеющие ферментативную активность от 2.0 до 4.0 у. е., а максимальная активность составляет 28.0 у. е. При расчете активности фермента той же волжской популяции на длину всей кишки величины активности модальной группы колеблются в пределах 50.0–150.0 у. е., а максимальное значение равно 1300 у. е. При расчете относительной ферментативной активности значения модальной группы изменяются от 100 до 400 у. е./кг массы тела, а максимальное значение – 1800 у. е./кг массы тела. Подобные различия ферментативной активности получены и для других популяций. Вместе с тем нельзя не заметить, что результаты, полученные при исследовании рыб из разных популяций, близки по всем анализируемым показателям, особенно для рыб из волжской и шекснинской популяций.

Кроме того, необходимо подчеркнуть удивительную однородность значений относительной тотальной активности α -амилазы (табл. 3).

Подобный феномен не был отмечен в литературе. Обращает на себя внимание не только отсутствие достоверных различий у разновозрастных рыб из одной популяции, но и их незначительность у леща из разных популяций. По всей вероятности, существует некий уровень интенсивности синтеза ферментов той или иной цепи, обусловленный как эндогенными потребностями, так и композицией пищи. При этом не исключено, что для обеспечения нормального функционирования различных систем организма требуется определенное, относительно постоянное количество нутриентов, обусловленное интенсивностью обмена, характерного для той или иной популяции.

Данные, полученные при исследовании крови, трудно сопоставить с имеющимися в литературе, так как работы, касающиеся активности α -амилазы в крови рыб, выполнены на небольшом материале в экспериментальных условиях [17, 21, 54]. Результаты, полученные нами ранее в июле — 0.73 ± 0.05 у. е. [21], близки результатам, представленным в этой работе.

Активность ферментов в крови леща Рыбинского водохранилища варьирует в довольно широких пределах — от 0.14 до 3.56 у. е. В утренние часы амплитуда колебания показателя, как правило, выше, чем днем и вечером. В большинстве случаев активность фермента находится в интервале 0.60–1.40 у. е. При этом абсолютные величины активности α -амилазы не изменяются с увеличением размера (возраста) рыб, относительные — уменьшаются. Эти данные, по-видимому, отражают снижение интенсивности синтеза фермента в результате уменьшения интенсивности обменных процессов у рыб старших размерно-возрастных групп, что хорошо согласуется с результатами, полученными при исследовании кишечника рыб.

По всей вероятности, при исследовании функционирования пищеварительной системы различных популяций рыб целесообразно использовать показатель средней активности фермента в расчете на 1 мл крови, так как его величина не зависит от возраста рыб. Сопоставление величин относительной активности фермента возможно лишь при описании характеристик одновозрастных особей в качестве показателя интенсивности обменных процессов у рыб из разных популяций.

Сравнивая суточную ритмику изменения активности фермента, интересно отметить, что активность α -амилазы возрастает к дневным часам, снижаясь в большинстве случаев к вечеру, что, по-видимому, отражает изменение интенсивности питания в течение суток. При этом важно иметь в виду, что ферменты крови не столько отражают уровень секреции в момент взятия крови, сколько характеризуют средний уровень работы поджелудочной железы за более длительные интервалы времени, что исключает случайные колебания уровня ферментативной активности [43].

Как указывалось ранее, активность α -амилазы в крови у рыб из Волжского, Южно- и Северо-Шекснинского плесов достоверно выше, чем активность фермента в крови рыб из Моложского и Центрального плесов. Поскольку активность пищеварительных ферментов при изменении интенсивности питания меняется [3, 15–20,

32, 44], можно предположить, что наблюдающиеся различия отражают разную интенсивность питания рыб, обитающих в разных частях водохранилища. Исходя из этого, можно заключить, что обеспеченность пищей рыб, обитающих в Волжском, Южно- и Северо-Шекснинском плесах, выше, а состояние кормовой базы лучше, чем у рыб, обитающих в Моложском и Центральном плесах. Максимальная активность α -амилазы обнаружена у рыб, обитающих вблизи населенных пунктов (г. Рыбинск и г. Пошехонье-Володарск) - зоне повышенной эвтрофикации водоема.

Высказанное выше предположение хорошо согласуется с результатами гидробиологических работ, свидетельствующих, что биомасса бентоса в Центральном плесе составляет 2-3 г/м², а в предустьевых районах - 10-20 г/м², т. е. основная масса бентоса локализуется в речных плесах и по периферии водоема [7, 23].

Таким образом, приведенные материалы свидетельствуют о том, что уровень активности α -амилазы в крови является достаточно информативным показателем при оценке интенсивности процессов пищеварения и интенсивности питания рыб.

В связи с этим следует подчеркнуть, что до последнего времени условия для нагула леща в Рыбинском водохранилище не считались очень благоприятными [6, 34]. Эти данные хорошо согласовывались с результатами определения жира в мышцах, когда было зарегистрировано крайне низкое содержание общих липидов, особенно триглицеридов, у леща из Волжского и Шекснинского плесов [13]. Поэтому высокий уровень ферментативной активности и коэффициентов упитанности у исследованных рыб был неожиданным. Работы последних лет показали, что состояние кормовой базы леща Рыбинского водохранилища улучшилось, причем значительно увеличилось количество хирономид [2, 7]. Этот факт подтверждает, что показатели, характеризующие ферментативный аппарат пищеварительной системы рыб, достаточно хорошо отражают интенсивность питания рыб. При этом наиболее удобным оказывается сопоставление величин относительной тотальной активности и величин „средней“ активности ферментов, рассчитанных на единицу длины кишечника, так как первый параметр учитывает возрастное изменение интенсивности обменных процессов, а второй - лишь интенсивность гидролиза соответствующих компонентов пищи. Также перспективным представляется исследование крови, поскольку анализ крови менее трудоемок по сравнению с анализом кишечника, что позволяет осуществлять большие сборы материала.

При сопоставлении характеристик отдельных популяций рыб целесообразно анализировать не только данные по уровню ферментативной активности, но и по коэффициенту вариации исследуемых показателей. Ранее при исследовании морфологических показателей была установлена зависимость варибельности признаков от условий питания рыб, причем увеличение варибельности соответствовало худшим условиям [24-26, 35-38]. При исследовании сезонной динамики активности α -амилазы у леща было обнаружено, что наименьшая варибельность значений ферментативной активности у

леща из волжской популяции приходится на период наиболее активного питания всех его возрастных групп [20]. Это дало возможность высказать предположение, что интенсивность питания можно оценивать по соотношению уровня ферментативной активности и коэффициента его вариации. Анализ приведенного материала свидетельствует, что у рыб из разных популяций различаются не только средние значения активности, но и коэффициенты вариации исследованных характеристик. Интересно, что близкие в количественном отношении группы „мелких“ рыб имеют и близкий уровень ферментативной активности, и близкие значения коэффициента вариации, что может свидетельствовать о приблизительно одинаковой интенсивности их питания. В то же время высокие значения коэффициента вариации всех исследованных характеристик кишечной α -амилазы у „крупных“ рыб из Волжского плеса могут быть показателем разной интенсивности питания отдельных особей. Этот факт наряду с низкими значениями упитанности и высокими значениями уровня ферментативной активности дает основание предположить, что меньшая упитанность этих рыб обусловлена не столько худшим состоянием кормовой базы, сколько неблагоприятными условиями, предшествующими периоду нагула (возможно, условиями нереста).

В заключение позволим себе сравнить рассмотренные нами подходы с традиционными методами оценки состояния питания рыб. Известно, что начиная с 40-х гг. двадцатого столетия ихтиология для решения своих основных задач – проблем динамики численности рыб и продуктивности ихтиофауны – активно привлекает различные физиолого-биохимические индикаторы. Многие из перечисленных во введении методов широко используются для оценки состояния питания отдельных популяций рыб, однако наряду с определенными достоинствами они обладают рядом существенных недостатков.

Действительно, применение ихтиологических показателей без учета химического состава корма, скорости его продвижения по пищеварительному тракту, без знания степени его перевариваемости и усвояемости, равно как и калорийности, дает далеко не полное, а часто и искаженное представление об обеспеченности рыб пищей. Однако они позволяют определить видовой состав корма, соотношение кормовых объектов и тем самым как-то оценить пищевые взаимоотношения рыб. Исследование азотистого баланса и энергетического балансового равенства наряду с определением количества резервных веществ дает возможность помимо оценки обеспеченности рыб кормом рассчитать энергию прироста, а метод Г.Г. Винберга [4], кроме того, позволяет сделать расчеты потока энергии через ту или иную популяцию.

Но перечисленные методы имеют ряд погрешностей и допущений, снижающих достоверность результатов [47]. Направление, развиваемое Г.Е. Шульманом [46, 47], лишено основных их недостатков, поскольку исследуются конечные продукты обмена у свежельвовленных рыб, не претерпевших изменений обмена в условиях эксперимента. К тому же в данном случае возможен массовый сбор материала, что увеличивает достоверность данных. Однако и у этого подхода

есть негативные стороны. На протяжении годового цикла уровень жира у рыб сильно меняется, и для правильной оценки данных нужно знать „норму“ для конкретного периода. Жирность и жиронакопление являются конечным этапом и включают деятельность многих систем организма, так что на результат оказывает влияние не только состояние кормовой базы и пищеварительной системы, но и состояние других систем организма, которые также находятся в сложных взаимоотношениях со средой. К тому же этот метод дает возможность судить о состоянии кормовой базы только к концу нагульного периода.

Таким образом, все перечисленные методы обладают определенной информативностью и определенными ограничениями. В связи с этим нельзя не согласиться с мнением Г.Е. Шульмана [47], считающего целесообразным применение различных методов с последующим сопоставлением их результатов.

Полученные нами материалы свидетельствуют о том, что исследования ферментов, осуществляющих начальные этапы ассимиляции пищи, могут быть положены в основу разработки новых методических подходов для оценки интенсивности и эффективности питания рыб в конкретный период.

Л и т е р а т у р а

1. А н а н и ч е в А.В. Пищеварительные ферменты рыб и сезонная изменчивость их активности. — Биохимия, 1959, т. 24, вып. 6, с. 1033–1040.
2. Б а к а н о в А.И., С т р и ж н и к о в а Л.Н. О связи между изменениями кормовой базы и питанием леща *Abramis brama orientalis* Berg в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 1 (114), с. 134–141.
3. Б е р м а н С.А., С а л и е н и ц е И.К. Пристеночное пищеварение у рыб. — Вопр. ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 4 (41), с. 720–724.
4. В и н б е р г Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Науч. тр. Белорус. ун-та, 1956, с. 1–254.
5. Д е м е н т ь е в а М.А. Некоторые результаты изучения протеолитической активности пищеварительного тракта молоди радужной форели на разных рационах. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, ч. 2, с. 80–81.
6. Ж и т е н е в а Т.С. О питании леща в Рыбинском водохранилище. — Тр. Биол. ст. „Борок“, 1958, вып. 3, с. 259–272.
7. И в а н о в а М.Н., П о л о в к о в а С.Н., К и я ш к о В.И., Б а к а н о в А.И. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в водохранилищах Волжского каскада. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978, с. 55–77.

8. И в л е в В.С. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой. — Тр. УИ Науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики, 1962, с. 132–137.
9. К а р з и н к и н Г.С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., 1952. 341 с.
10. К а р з и н к и н Г.С. Развитие проблемы биологической продуктивности водоемов за пятьдесят лет Советской власти. — Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, вып 5 (46), с. 879–905.
11. К о р ж у е в П.А. Гемоглобин. Сравнительная физиология и биохимия. М., 1964. 364 с.
12. К р а ю х и н Б.В. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. М.; Л., 1963. 139 с.
13. К у з ь м и н а В.В. Липидный состав мышц леща. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 4, с. 108–111.
14. К у з ь м и н а В.В. Особенности мембранного пищеварения у рыб разных экологических групп. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, ч. 2, с. 109–110.
15. К у з ь м и н а В.В. Мембранное пищеварение у круглоротых и рыб. — Вопр. ихтиологии, 1978а, т. 18, вып. 4 (111), с. 684–696.
16. К у з ь м и н а В.В. Адаптации пищеварительной системы к типу питания у рыб разных экологических групп (на примере активности карбогидраз у рыб Рыбинского водохранилища). — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978б, с. 174–186.
17. К у з ь м и н а В.В. Уровень активности α -амилазы в крови у пресноводных костистых рыб. — Вопр. ихтиологии, 1979а, т. 19, вып. 2 (115), с. 332–340.
18. К у з ь м и н а В.В. Распределение активности α -амилазы вдоль кишечника у пресноводных костистых рыб. — Вопр. ихтиологии, 1979б, т. 19, вып. 4 (117), с. 698–708.
19. К у з ь м и н а В.В. Сезонные и возрастные изменения активности α -амилазы у леща *Abramis brama* (L.). — Вопр. ихтиологии, 1980а, т. 20, вып. 1 (120), с. 128–133.
20. К у з ь м и н а В.В. Фенотипическая изменчивость некоторых характеристик пищеварительной системы леща *Abramis brama* (L.). — Вопр. ихтиологии, 1980б, т. 20, вып. 6 (125), с. 912–920.
21. К у з ь м и н а В.В., М о р о з о в а Е.Н. Содержание α -амилазы в крови пресноводных костистых рыб. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1977, № 34, с. 51–55.
22. К у з ь м и н а В.В., П о д д у б н ы й А.Г., Л а н д с б е р г Д.Е. Возрастная и сезонная изменчивость активности α -амилазы у леща Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Астрахань, 1979, ч. 2, с. 118–119.

23. Л я х о в С.М., М о р д у х а й-Б о л т о в с к о й Ф.Д. Современное состояние бентоса Волжских водохранилищ. - В кн.: Докл. 2-й конф. по изучению водоемов бассейна Волги, „Волга-2“. Борок, 1974, с. 40-43.
24. Н и к о л ь с к и й Г.В. Об изменчивости организмов. - Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 4, с. 723-734.
25. Н и к о л ь с к и й Г.В. О причинах флюктуаций численности у рыб. - Вопр. ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 4 (21), с. 659-665.
26. Н и к о л ь с к и й Г.В. Теория динамики стада рыб. М., 1974. 447 с.
27. О с т р о у м о в а И.Н. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб при индустриальных методах разведения. - В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, ч. 1, с. 27-29.
28. О с т р о у м о в а И.Н. Итоги и перспективы физиологических исследований, связанных с разработкой вопросов круглогодичного кормления карпа на теплых водах. - В кн.: Экологическая физиология рыб. Астрахань, 1979, ч. 1, с. 38-40.
29. П е г е л ь В.А. Физиология пищеварения рыб. Томск, 1950. 199 с.
30. П е г е л ь В.А., А н т и п и н А.С. Влияние некоторых эндогенных и экзогенных факторов на амилолитическую активность пристеночного и полостного пищеварения рыб. - В кн.: Экологическая физиология рыб. М., 1973, с. 171-173.
31. П е г е л ь В.А., А н т и п и н А.С. Изменение амилолитической активности пищеварительного тракта у некоторых пресноводных рыб в зависимости от температуры, питания и сезона. - Тр. НИИ при Томском ун-те, 1975, т. 5, с. 79-84.
32. П е г е л ь В.А., Р е м о р о в В.А., А н т и п и н А.С., Н о в а к В.А. К вопросу о пристеночном и полостном пищеварении в кишечнике разных видов пресноводных рыб. - В кн.: У научное совещание памяти акад. А.А. Орбели. Л., 1968, с. 198-199. (Тез. докл.).
33. П е г е л ь В.А., Р е м о р о в В.А., А н т и п и н А.С., Н о в а к В.А. Исследование пристеночного и полостного пищеварения в кишечнике разных видов пресноводных рыб. - Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки, 1971, № 10, с. 30-33.
34. П о д д у б н ы й А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 312 с.
35. П о л я к о в Г.Д. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа. - Зоол. журн., 1958, т. 37, № 3, с. 403-415.
36. П о л я к о в Г.Д. Приспособительные изменения размерно-весовой структуры одновозрастной популяции рыб в связи с условиями питания. - Вопр. ихтиологии, 1960, вып. 16, с. 11-33.
37. П о л я к о в Г.Д. Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств популяции рыб. - Тр. Совещ. по динамике численности рыб, 1961, с. 158-172.

38. Поляков Г.Д. Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяции рыб с условиями питания. - Тр. Ин-та морфол. животных им. А.Н. Северцова, 1962, вып. 42, с. 5-63.
39. Строганов Н.С., Бузинова Н.С. Активность ферментов пищеварительного тракта белого амура. Сообщение 1. Амилаза и липаза. - Вестн. МГУ. Сер. биол., 1969, № 3, с. 27-31.
40. Строганов Н.С., Бузинова Н.С. Сезонные и возрастные изменения обеспеченности амура и толстолобика пищеварительными ферментами. - Вестн. МГУ. Сер. биол., 1970, № 5, с. 11-15.
41. Тимошина Л.А., Ермаков С.В., Соколов Ю.И. Влияние разнокачественных рационов на фонд свободных аминокислот в сыворотке крови и мышцах форели и карпа. - В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, ч. 2, с. 93-95.
42. Трямкина С.П. Локализация и интенсивность всасывания питательных веществ в пищеварительном тракте радужной форели в зависимости от сроков адаптации к корму. - В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, ч. 2, с. 86-87.
43. Уголев А.М., Иезуитова Н.Н., Масевич Ц.Г., Надирова Т.Я., Тимофеева Н.М. Исследование пищеварительного аппарата у человека. Обзор современных методов. Л., 1969. 216 с.
44. Уголев А.М., Гельман А.Г., Гредин В.Г. и др. Некоторые характеристики ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение у рыб. - В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, ч. 2, с. 78-80.
45. Халилов Ф.Х. Материалы по морфологии и гистологии пищеварительной системы костистых рыб. Алма-Ата, 1969. 131 с.
46. Шульман Г.Е. Развитие исследований обмена веществ у рыб в Советском Союзе. - Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 5 (46), с. 816-846.
47. Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972. 367 с.
48. Щербина М.А. Определение перевариваемости искусственных кормов прудовых рыб при помощи инертного вещества. - Вопр. ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 4 (33), с. 672-678.
49. Щербина М.А. Физиологические основы кормления рыб. - В кн.: Современные вопросы экологической физиологии рыб. М., 1979, с. 50-59.
50. Щербина М.А., Трямкина С.П. Особенности пищеварения у рыб, связанные с различиями в строении пищеварительного тракта. - В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб. Астрахань, 1979, ч. 1, с. 54-56.

51. B a r r i n g t o n E.J.W. The alimentary canal and digestion. - In: Physiology of fishes. New York, 1957, vol. 1, p. 109-161.
52. P h i l l i p s A.M.Jr. Nutrition, digestion and energy utilisation. - In: Fish. Physiology. London; New York, 1969, vol. 1, p. 391-432.
53. K a p o o r B.L., S m i t H., V e r i g h i - n a J.A. The alimentary canal and digestion in teleosts. - Advances marine Biol., 1975, vol. 13, p. 109-239.
54. M c G e a c h i n R.L., D e b m a n J.W. Amylase in fresh water fish. - Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med., 1960, vol. 103, p. 814-815.

ДИНАМИКА КОНЦЕНТРАЦИЙ ЭЛЕКТРОЛИТОВ
У ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ ПРИ СТРЕССЕ

Важной основой нормального функционирования организма является поддержание постоянства водно-солевого обмена. В постоянных условиях среды ионный гомеостаз рыб поддерживается на определенном уровне. Однако постоянство внешней среды весьма относительно и может меняться по разнообразным причинам. К настоящему времени все более накапливаются факты, которые показывают, что различные воздействия приводят к изменению концентраций ионов в организме рыб (см. таблицу). Эти данные настолько противоречивы, что на их основе невозможно говорить о каких-либо общих закономерностях в изменении ионного баланса рыб при стрессе. Как правило, в большей части работ показаны колебания концентраций ионов только в сыворотке крови рыб. Очень мало экспериментов, в которых изучалась бы одновременно динамика концентраций ионов в сыворотке крови и тканях рыб. Нет данных и по изменению концентраций электролитов в самые первые минуты и часы от начала воздействия. Противоречивость данных некоторые авторы объясняют различиями методического подхода, другие — недостатком фактического материала. Некоторые исследователи не упоминают о противоречиях вследствие трудной интерпретации данных. Очень часто одинаковые по качеству воздействия, например только хендлинг или только температура, вызывают противоположные эффекты и, наоборот, на разнокачественные воздействия организм рыб отвечает сходным образом. Все это мешает понять сущность происходящих изменений ионного гомеостаза у пресноводных рыб от начала каких-либо воздействий до полного завершения процесса акклимации к ним.

Нами было установлено, что независимо от вида рыб при стрессе, вызываемом поимкой разнообразными орудиями лова [5, 8], в сыворотке крови (плазме) происходит понижение концентрации ионов Na^+ и Ca^{2+} и повышение K^+ . Самые резкие изменения наблюдались в течение первых часов после поимки. При акклимации рыб в лабораторных условиях концентрации электролитов возвращались к исходным значениям. В процессе изучения обнаружили такие изменения содержания ионов сыворотки крови, которые не согласуются с вышеприведенными закономерностями. Так, например, у карпа (*Cyprinus carpio* L.) и леща (*Abramis brama* L.) в сыворотке крови при повышении и понижении температуры на 5°C происходило в основном снижение концентрации ионов Na^+ и по-

Изменения концентраций ионов Na^+ , K^+ и Ca^{2+} в сыворотке крови и некоторых тканях пресноводных рыб в ответ на различные воздействия

Вид	Na						K						Ca			Литератур- ный источ- ник	
	плазма			ткань			плазма			ткань			плазма				
	повы- шение	пони- жение	нет	повы- шение	пони- жение	нет	повы- шение	пони- жение	нет	повы- шение	пони- жение	нет	повы- шение	пони- жение	нет		
Хенлинг <i>Salvelinus fontinalis</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	[21]
<i>S. fontinalis</i>	xx	-	-	-	Мш	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	[19,20]
<i>Carassius auratus</i> L.	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[27]
<i>C. auratus</i> L.	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[28]
<i>Esox lucius</i> L.	-	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	[26]
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	x	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	[12]
Температурные воздействия	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[18]
<i>Salmo gairdneri</i>	x	-	-	-	Мш	-	x	-	x	-	-	-	Мз	-	-	-	[17]
<i>Carassius auratus</i> L.	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	Мш	-	-	[24]
<i>Salmo gairdneri</i>	-	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	[23]
<i>Tinca tinca</i> L.	-	x	-	-	Мш, Пч	-	x	-	-	-	-	-	-	Мш, Пч	-	x	[15]
<i>Cyprinus carpio</i> L.	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[15]
Обработка форма- лином	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[29]
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	
<i>Salmo gairdneri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	

П р и м е ч а н и е. Наблюдаемый эффект: x - в плазме, Мш - в мышце, Пч - в печени, Мз - в мозгу.

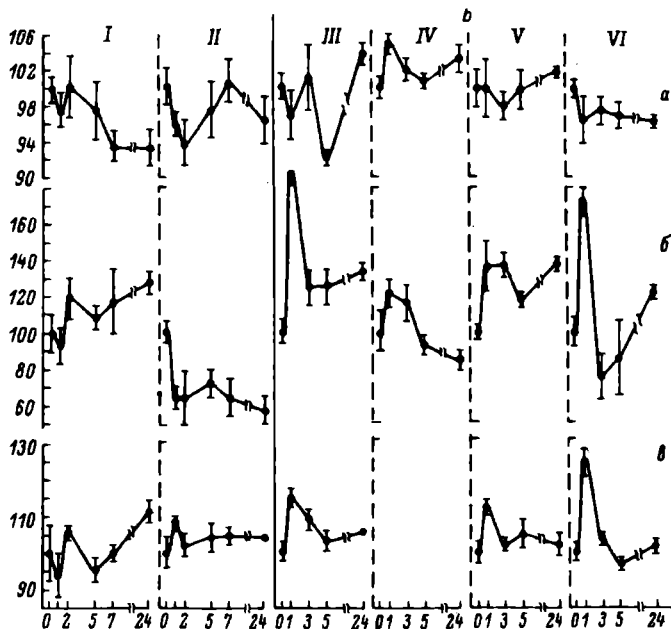


Рис. 1. Динамика концентраций ионов Na^+ , K^+ и Ca^{2+} в сыворотке крови годовиков карпа при перемещении рыб из воды с одной температурой в другую, которая отличается на 5°C .

А - январь 1981 г., Б - февраль 1980 г. а - натрий, б - калий, в - кальций. I - из 18°C в 13°C , II - из 13°C в 18°C , III - из 29°C в 24°C , IV - из 24°C в 29°C , V - из 34°C в 29°C , VI - из 29°C в 34°C . По оси ординат - отклонения концентраций ионов, % относительно исходных значений, принятых за 100%; по оси абсцисс - время, часы.

вышение K^+ и Ca^{2+} (рис. 1). Однако наблюдались случаи, когда концентрация Na^+ в сыворотке крови при помещении рыб из воды 24°C в 29°C наоборот повышалась (рис. 1, а). Кроме того, концентрация Na^+ при пересадке рыб из воды 29°C в 24°C изменялась в виде гармонического колебания (рис. 1, а). Зарегистрирован случай, когда концентрация K^+ в сыворотке крови карпа понижалась (рис. 1, б). Повышение концентрации Na^+ в сыворотке крови леща происходило при пересадке рыб лишь из аквариума с водой 22°C в 17°C , а в остальных случаях - понижение.

Изменение концентраций ионов Na^+ , K^+ и Ca^{2+} в сыворотке крови рыб при стрессе могло происходить за счет их перераспределения между кровью и клетками тканей тела. Чтобы проверить это предположение, у 3 видов пресноводных рыб Рыбинского водохранилища - леща, плотвы (*Rutilus rutilus*) и щуки (*Esox lucius* L.) - при стрессе одновременно измеряли концентрации ионов Na^+ , K^+ и Ca^{2+} в плазме, эритроцитах и мышечной ткани.

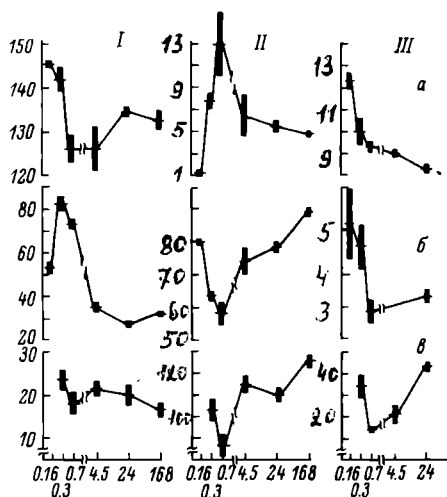


Рис. 2. Изменение концентраций ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} в плазме (а), эритроцитах (б) и мышечной ткани (в) щуки после поимки неводом, транспортировки и при акклимации в лабораторном бассейне.

I - натрий, II - калий, III - кальций. По оси ординат - концентрация, мэкв./л для плазмы и эритроцитов, мэкв./кг сырой массы для мышечной ткани; по оси абсцисс - время, часы от начала лова.

Изменения концентраций ионов у всех 3 видов рыб были качественно одинаковыми. Видовая специфика ответа определялась лишь разной скоростью и амплитудой наблюдаемых изменений. Наиболее реактивной оказалась щука.

В качестве примера разберем динамику перераспределения ионов Na^+ , K^+ и Ca^{2+} между внеклеточной (плазма) и клеточной (эритроциты, мышечная ткань) средами у щуки (рис. 2). Повышение концентрации ионов K^+ в плазме крови обусловлено поступлением этого иона из клеток тела (мышечная ткань, эритроциты). Концентрация K^+ в клетках (мышцы 103 мэкв./кг, эритроциты 80 мэкв./л) намного выше, чем в плазме (1.15 мэкв./л), поэтому движение ионов K^+ из клеток тела во внеклеточную среду происходит по концентрационному градиенту. Это свидетельствует о том, что проницаемость мембран мышечных клеток и эритроцитов для ионов K^+ при стрессе повышается. Более продолжительно происходила утечка K^+ из мышечной ткани. Эритроциты теряли K^+ в течение первых нескольких минут от начала стрессорного воздействия, а затем преобладал процесс активного транспорта K^+ внутрь клеток.

Концентрация Na^+ в плазме (146 мэкв./л) выше, чем в эритроцитах (53 мэкв./л) и мышцах (24 мэкв./л). В течение нескольких минут после начала стрессорного воздействия ионы Na^+ из плазмы по градиенту поступали в эритроциты, что указывает на увеличение проницаемости их мембран для этого иона. Однако вскоре поступление Na^+ в эритроциты прекратилось, и в результате усиления системы активного транспорта ионы Na^+ стали выкачиваться из них против концентрационного градиента. Из мышечной ткани ионы Na^+ с самого начала стрессорного воздействия выкачивались против градиента. Из мышечных клеток ионы Na^+ могут поступать только в межклеточную жидкость, а из нее в плазму крови. Из эритроцитов же ионы Na^+ могут поступать только в плазму. В связи с этим уменьшение концентрации Na^+ в мышцах и эритроцитах должно было бы сопровождаться повышением содержания его

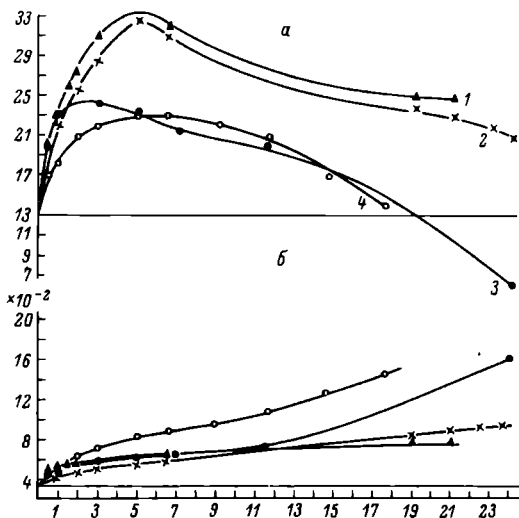


Рис. 3. Динамика концентраций ионов Na^+ и K^+ при стрессе между организмом леща и окружающей водой по [4].

а - натрий, б - калий. 1, 2, 3, 4 - номера опытов. По оси ординат - изменения концентраций ионов в наружной среде, мэкв./кг сырой массы \cdot ч относительно исходного содержания в воде (проведены горизонтальные линии); по оси абсцисс - время, ч.

в плазме крови. Однако чаще всего именно понижение концентрации ионов Na^+ происходило в плазме (рис. 1, 2). Дополнительные эксперименты показали, что при стрессе, вызываемом хендлингом, происходило усиление утечки во внешнюю среду Na^+ и незначительно K^+ (рис. 3). Утечка Na^+ через жабры из плазмы крови во внешнюю среду происходит и при воздействии низких значений рН среды и полихлорпинена [1-3].

Последовательность ионных изменений можно представить следующим образом. Стрессирующее воздействие приводит к нарушению осморегуляторной функции жабр рыб (возможно, и почек), в результате чего ионы Na^+ из плазмы крови по концентрационному градиенту выходят в воду. При этом чрезмерное снижение Na^+ в плазме крови (до 50%) приводит к необратимым тяжелым последствиям вплоть до гибели рыб [8]. Чтобы воспрепятствовать этому, включаются защитные механизмы, которые усиливают работу систем, выкачивающих Na^+ из клеток тела, тем самым компенсируя убыль в плазме ионов Na^+ , уходящих во внешнюю среду. После восстановления осморегуляторной функции жабр выход Na^+ во внешнюю среду прекращается и, наоборот, усиливается процесс активного транспорта из внешней среды в организм (рис. 3). Поступление Na^+ из внешней среды в плазму крови позволяет организму восстановить содержание Na^+ до исходных значений и в клетках тела.

Следует отметить, что если отток ионов Na^+ из плазмы крови во внешнюю среду выше, чем поступление их из клеток тела, то в плазме их концентрация будет понижаться. Наоборот, концентрация ионов Na^+ в плазме будет повышаться, если их приток из клеток тела в плазму выше, чем отток во внешнюю среду. При стрессе в какой-то период может преобладать приток ионов из клеток тела в плазму, в другой – отток Na^+ из плазмы крови во внешнюю среду. Динамика концентрации иона в плазме крови во времени в этом случае будет иметь вид колебательной кривой (рис. 1, а, III).

Измеряя концентрации электролитов в плазме крови пресноводных рыб при стрессе в разные периоды его развития, исследователь может получить разнообразные формы их изменений. Все будет зависеть от того, что преобладает в данный момент – приток иона из клеток тела в плазму или отток из плазмы в воду. Именно этими причинами, вероятно, объясняется противоречивость литературных данных (см. таблицу). Отсутствие изменений, наблюдавшееся некоторыми авторами, может создать впечатление, что рыбы не реагировали на действие стрессорного фактора. Подобное явление, на наш взгляд, можно объяснить следующим. Во многих исследованиях анализ рыб, как правило, проводился спустя много часов от начала воздействия. Однако самые сильные изменения концентраций электролитов в тканях рыб происходят в первые минуты и часы от начала воздействия, после чего следует восстановительный процесс. Поэтому, если пробы взяты спустя несколько часов от начала воздействия, самые резкие первоначальные изменения не смогут быть уловлены.

Разнообразные ситуации по изменению уровня электролитов в плазме крови рыб при стрессе можно наблюдать не только для некоторых ионов, но и для суммарной концентрации веществ. Уидоски с соавторами [31] в своей работе описывают, что после поимки пресноводной форели (*Salmo gairdneri*) на удочку в одних случаях осмоляльность сыворотки крови повышалась, в других, наоборот, понижалась. Повышение осмоляльности сыворотки крови может обуславливаться преобладанием суммарного притока веществ из клеток тела в плазму по сравнению с суммарным оттоком из плазмы во внешнюю среду. Понижение осмоляльности сыворотки крови связано с тем, что суммарный отток веществ из плазмы крови во внешнюю среду выше, чем суммарный приток из клеток тела. Осмоляльность сыворотки крови может также изменяться не только за счет перераспределения ионов и других веществ, но и воды.

Если в плазме крови рыб при стрессе наблюдаются разнообразные картины динамики концентраций ионов, то в клеточном объеме (эритроциты, мышечная ткань) и во внешней среде тенденции изменений уровней электролитов более однозначны. При стрессе клетки некоторых тканей всегда теряют ионы K^+ и, за исключением начального кратковременного периода, выкачивают Na^+ , а затем в процессе адаптации происходит восстановление концентраций этих веществ до исходных значений. Сразу после воздействия происходит

преобладание выхода из организма рыб во внешнюю среду Na^+ и K^+ . В процессе адаптации из воды вновь реабсорбируется только Na^+ . Использование изменения концентрации электролитов в плазме крови рыб как индикаторов состояния организма при стрессе мало перспективно из-за неоднозначности полученных данных. Более целесообразно с этой точки зрения регистрировать содержание ионов в тканях.

Как показывают исследования, в первые минуты стресса ионы Na^+ и K^+ двигаются по концентрационным градиентам, что указывает на нарушение проницаемости клеточных мембран и (или) ингибирование активного транспорта ионов. Механизм нарушения осморегуляции при стрессе, приводящий к движению ионов по градиентам как между внутренней средой и клетками тканей тела (рис. 2), так и между организмом и внешней средой (рис. 3), не совсем ясен. Можно лишь предполагать, что при различных воздействиях накапливающиеся в организме рыб, особенно в жабрах, токсические вещества гемолитического действия [6, 7, 9-11] оказывают влияние как на структуры мембран клеток, так и на ионные насосы. На пресноводных лососевых, например, установлено, что отлов и двухчасовая транспортировка приводят к 3-кратному снижению АТФазной активности жабр [22] и закислению крови при стрессе, вызываемом поимкой рыбы [16], а ионы H^+ , воздействуя на мембраны клеток, вызывают обессоливание организма [2]. Детальное исследование токсических веществ (продуктов перекисного окисления липидов), появляющихся в организме при стрессе и приводящих к различным нарушениям, а также веществ (гормоны и прочее), активирующих защитные механизмы и обеспечивающих восстановление, позволит в будущем управлять процессами жизнеобеспечения рыб при экстремальных нагрузках. Следует отметить, что уже предпринимаются попытки идентификации токсических веществ, накапливающихся в организме рыб при стрессе, и начата разработка мероприятий по их нейтрализации [6, 7, 9-11].

Наши наблюдения за динамикой электролитов позволяют сделать заключение, что концентрация Ca^{2+} в сыворотке (плазме) крови рыб зависит от силы стрессирующего воздействия. При умеренных воздействиях (перепад температур в 5°C) уровень Ca^{2+} в сыворотке повышается и затем возвращается к исходному значению (рис. 1). С увеличением силы воздействия (после неводных уловов) концентрация Ca^{2+} первоначально повышается, а затем понижается ниже исходного значения, восстанавливаясь впоследствии [8]. С еще более сильным увеличением нагрузки (после траловых и сетных уловов) первоначальное повышение концентрации Ca^{2+} в сыворотке меньше как по амплитуде, так и по продолжительности, а последующее снижение больше, чем в предыдущем случае. При определенной силе воздействия повышения концентрации Ca^{2+} в сыворотке крови вообще не происходит, а следует сразу понижение. Для щуки, которая по сравнению с карповыми рыбами более реактивна на воздействие, уже поимка неводом оказывается столь сильным воздействием, что

концентрация Ca^{2+} в плазме крови понижается с первых минут стресса (рис. 2).

Зависимость изменения концентрации Ca^{2+} в сыворотке от силы воздействия можно объяснить следующим образом. Как уже указывалось, стрессирующее воздействие приводит к появлению в организме токсических веществ гемолитического воздействия, которые нарушают проницаемость клеточных мембран, в результате чего ионы Na^+ и K^+ движутся по градиентам. Известно, что кальций действует как стабилизатор мембраны, снижая ее проницаемость к ионам (13, 14, 30). При стрессе организм нуждается в повышенной концентрации ионов Ca^{2+} , для того чтобы стабилизировать клеточные мембраны, подвергшиеся воздействию гемолитически активных веществ [14, 15, 30]. Можно предположить, что в процессе эволюции выработались защитные системы, функции которых при стрессорных ситуациях направлены на повышение концентрации Ca^{2+} в плазме крови и наиболее жизненно важных органах (печень, нервная и эндокринная системы) за счет перераспределения из одних участков в другие. При умеренных воздействиях дестабилизация мембран невелика и преобладает защитный процесс, направленный на повышение концентрации Ca^{2+} в плазме. С повышением силы воздействия (увеличение количества токсических веществ и степени их действия) все больше и больше ионов Ca^{2+} затрачивается на стабилизацию мембран. Системы, функция которых направлена на повышение концентрации Ca^{2+} в плазме крови, имеют свой предел работы, а также и сам фонд депо Ca^{2+} ограничен. В тот момент, когда нарушения проницаемости преобладают над способностью защитных систем мобилизовать Ca^{2+} , происходит снижение концентрации Ca^{2+} в плазме и в тканях. При очень сильных стрессовых воздействиях нарушающий компонент мембран настолько велик, что мощности защитных систем, направленных на нейтрализацию вредных последствий, становится недостаточно. В результате содержание Ca^{2+} в плазме, эритроцитах и мышечной ткани снижается с первых минут стрессорного воздействия (рис. 2).

Итак, при действии стрессирующего фактора на рыб, с одной стороны, происходит нарушение проницаемости клеточных мембран и (или) ингибирование активного транспорта, в результате чего ионы Na^+ и K^+ движутся по концентрационным градиентам; с другой — усиливается работа активных систем, которые не только прекращают потоки Na^+ и K^+ по градиентам, но и приводят к обратным процессам, устраняя нарушения.

Придерживаясь положений об общем адаптационном синдроме [25], следует отметить, что начальное снижение резистентности соответствует нарушению клеточных мембран и (или) ингибированию активного транспорта ионов, в результате чего они движутся по концентрационным градиентам, повышение резистентности — усиление активных процессов, направляющих потоки Na^+ и K^+ против концентрационных градиентов, установление „плато“ резистентности — стабилизации ионных градиентов.

Таким образом, различные экстремальные воздействия вызывают нарушение ион-регулирующей функции клеточных мембран организма рыб. Это приводит к тому, что электролиты движутся по концентрационным градиентам как между клеточной массой и внеклеточной, так и между организмом и внешней средой. Na^+ из плазмы крови – в основном через жаберный эпителий – поступает во внешнюю среду. Эта утечка частично компенсируется поступлением Na^+ из клеток тела в плазму. Калий из клеток тела поступает в плазму крови и незначительно во внешнюю среду. Ионы Ca^{2+} затрачиваются на стабилизацию клеточных мембран. В зависимости от того, что преобладает в данный момент после воздействия – приток ионов из клеток тела в плазму крови или отток из них в воду, – в плазме может наблюдаться как повышение концентрации электролита, так и понижение. Стрессирующий фактор не только приводит к нарушению осморегуляции, но и запускает защитные системы организма, которые выправляют нарушения и в процессе акклимации стабилизируют ионный гомеостаз пресноводных рыб.

Л и т е р а т у р а

1. В и н о г р а д о в Г.А. Адаптация водных животных с различными типами осморегуляции к понижению рН внешней среды. – В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 17–25.
2. В и н о г р а д о в Г.А., Г д о в с к и й П.А., М а т е й В.Е. Закисление водоемов и его влияние на метаболизм у пресноводных животных. – В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 3–16.
3. В и н о г р а д о в Г.А., Ж а р и к о в Г.П., Ф л е р о в Б.А. Действие полихлорпинена и гексахлорана на дыхание и осморегуляцию карасей. – В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 26–31.
4. М а р т е м ь я н о в В.И. Динамика электролитов между организмом леща и окружающей водой при стрессе. – Рук. деп. в ВИНТИ, № 2132–81. 1981. 15 с.
5. М а р т е м ь я н о в В.И., Ф л е р о в а Г.И. Влияние разных способов поймки и транспортировки на ионный состав сыворотки крови у пресноводных рыб. – В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1981, № 50, с. 62–65.
6. П а н ю ш к и н Ю.А., Т а р у с о в Б.Н. Содержание антиокислителей и продуктов окисления липидов у осетровых рыб, находящихся в различных условиях осмотического давления. – Биол. науки, 1968, № 4, с. 54–57.
7. П а н ю ш к и н Ю.А., Т а р у с о в Б.Н. О роли липидных антиоксидантов в адаптации рыб к различным осмотическим условиям. – Вопр. ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 5, с. 949–952.

8. Ф л е р о в а Г.И., М а р т е м ь я н о в В.И., З а п р у д - н о в а Р.А. Содержание электролитов в сыворотке крови пресноводных рыб. - Биол. науки, 1980, № 3, с. 46-51.
9. Ч е р н ы ш о в В.И., К о з л о в Ю.П. О природе неспецифичности физико-химических механизмов адаптации при действии на рыб метаболитов синезеленых водорослей и ряда других повреждающих факторов. - В кн.: Процессы адаптации и биологически активные вещества. Владивосток, 1976, с. 127-132.
10. Ч е р н ы ш о в В.И., Т е л и т ч е н к о М.М. Физико-химические аспекты развития патологических процессов у *Cyprinus carpio L.* при резких перепадах температуры, содержания O_2 в воде и интоксикациях ядами разной природы. - Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1 (78), с. 155-166.
11. Я к у б о в С.М., Ч е р н ы ш о в В.И., С а х а р о в Г.Н. Исследование зависимости антиокислительной активности структурных липидов тканей рыб от генотипа и условий внешней среды. - В кн.: Сверхслабые свечения в биологии. М., 1972, с. 141-144.
12. A l d r i n J.F., M e s s a g e r J.L., M e - v e l M. Essaisur le stress de transport chez le saumon coho juvenile (*Oncorhynchus kisutch*). - Aquaculture, 1979, vol. 17, p. 279-289.
13. B e n e d e t t i E.L., E m m e l a t P. Structure and function of the plasma membrane isolated from liver. - In: The membranes / Eds. Dalton and F. Haguenau. Ultrastructure in Biological systems. New York, 1968, vol. 1. 360 p.
14. (C l e g g P., C l e g g A.) К л е г г П., К л е г г А. Гормоны, клетки, организм. М., 1971. 280 с.
15. G r i g o F. Inwieweit wirkt die Temperatur als stressor bei Karpfen (*Cyprinus carpio L.*)? I. Stoffliche Zusammensetzung des Blutes unter besonderer Berücksichtigung der Serumelektrolyte. - Zool. anz., Jena, 1975, Bd 194, N 3/4, S. 215-234.
16. H a t t i n g h F., P l e t z e n A.F.J. The influence of capture and transportation on some blood parameters of fresh water fish. - Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 49A, N 3A, p. 607-609.
17. H e i n i c k e E.A., H o u s t o n A.H. Effect of thermal acclimation and sublethal heat shock upon ionic regulation in the goldfish, *Carassius auratus L.* - J. Fish. Res. Bd. Can., 1965, vol. 22, N 6, p. 1455-1476.
18. H i c k m a n C.P., M c N a b b R.A., N e l - s o n J.S., V a n B r e e m e n E.D., C o m - f o r t D. Effect of cold acclimation on electrolyte distribution in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). - Canad. J. Zool., 1964, vol. 42, N 4, p. 577-597.

19. H o u s t o n A.H., M a d d e n J.A., W o -
o d s R.J., M i l e s H.M. Some physiological
effects of handling and tricaine methanesulphonate
anaesthetization upon the brook trout. - J. Fish.
Res. Bd. Can., 1971, vol. 28, N 5, p. 625-633.
20. H o u s t o n A.H., M a d d e n J.A., W o -
o d s R.J., M i l e s H.M. Variation in the blood
and tissue chemistry of brook trout, *Salvelinus fon-*
tinalis, subsequent to handling, anesthesia, and sur-
gery. - J. Fish. Res. Bd. Can., 1971, vol. 28, N 5,
p. 635-642.
21. H o u s t o n A.H., W i l d e M.A., M a d -
d e n J.A. Some physiological consequences of
aortic catheterization in the brook trout (*Salvelinus*
fontinalis). - J. Fish. Res. Bd. Can., 1969, vol. 26,
N 7, p. 1847-1856.
22. L a s s e r r e P., P o e u f G., H a r a c h e Y.
Osmotic adaptation of *Oncorhynchus kisutch* Walbaum.
I. Seasonal variation of gill $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -ATPase
activity in coho salmon, 0+-age and yearling, reared
in fresh water. - Aquaculture, 1978, vol. 14,
N 4, p. 365-382.
23. M e i n c k e K.F. Der Einfluß von Temperaturänderun-
gen auf den Ionen- und Wassergehalt in Blutplasma
und Geweben von *Tinca tinca*. - Marine Biology,
1970, vol. 6, p. 281-290.
24. R e a v e s R.S., H o u s t o n A.H., M a d -
d e n J.A. Environmental temperature and the body
fluid system of the fresh water teleost, II. Ionic regu-
lation in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, following
abrupt thermal shock. - Comp. Biochem. Physiol.,
1968, vol. 25, N 3, p. 849-860.
25. (S e l g e G.) С е л ь е Г. На уровне целого организма.
M., 1972. 123 с.
26. S o i v i o A., O i k a r i A. Haematological effects
of stress on a teleost, *Esox lucius* L. - J. Fish.
Biol., 1976, vol. 8, N 5, p. 397-411.
27. U m m i n g e r B.L. Death induced by injection
stress in cold-acclimated goldfish, *Carassius auratus*. - Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 45A,
N 3A, p. 883-887.
28. U m m i n g e r B.L., G i s t D.H. Effects of
thermal acclimation on physiological responses to
handling stress cortisol and aldosterone injections
in the goldfish, *Carassius auratus*. - Comp. Biochem.
Physiol., 1973, vol. 44A, N 3A, p. 967-977.
29. W e d e m e y e r G.A., Y a s u t a k e W.T.
Stress of formalin treatment in juvenile spring chi-
nook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steel-

- head trout (*Salmo qairdneri*). - J. Fish. Res. Bd. Can., 1973, vol. 31, N 2, p. 179-184.
30. W o l m a n M., W i e n e r H. Changes in the constitution of myelin caused by ions. - Nature, Lond., 1963, vol. 200, N 4909, p. 886-887.
31. W y d o s k i R.S., W e d e m e y e r G.A., N e l s o n N.C. Physiological response to hooking stress in hatchery and wild rainbow trout (*Salmo qairdneri*). - Trans. Am. Fish. Soc., 1976, vol 105, N 5, p. 601-606.

	Стр.
Н.А. Лаптева. Микробиологическая характеристика некоторых карстовых озер Марийской АССР	3
Н.А. Лаптева. Численность олигокарбофильных бактерий в пресных озерах	17
Л.Е. Сигарева. Некоторые данные о состоянии хлорофилл-белково-липидного комплекса фитопланктона	24
Результаты	25
Т.Ф. Микрякова. Влияние солей тяжелых металлов на рост и накопительную способность ряски малой (<i>Lemna minor</i>)	31
Л.Г. Корнева. Планктонные альгоценозы побережья Рыбинского водохранилища	38
В.Г. Девяткин. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища	52
Динамика доминирующих видов суммарной биомассы фитопланктона	52
Сезонная и годовичная динамика фотосинтетической активности фитопланктона	60
Оценка репрезентативности показателей обилия и продуктивности фитопланктона	66
И.В. Добня. Продукция высшей растительности волжских водохранилищ	71
Особенности растительного покрова и степень зарастания водохранилищ	72
Фитомасса растительных формаций волжских водохранилищ	73
Годовая продукция растительного покрова водохранилищ	76
А.Ф. Тимохина. Структура сообщества зоопланктона и его энергетический баланс в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах	85
В.В. Халько. К вопросу о калорийности планктона Рыбинского водохранилища	94
В.И. Попченко, Б.М. Александров. Донная фауна Онежского озера и ее биоценозы	102
Условия обитания донной фауны	103
Состав донной фауны и ее распределение	105
Основные типы биоценозов	115
Количественная оценка зообентоса	120
С.М. Ляхов. Об отрицательном градиенте распределения бентоса в Куйбышевском водохранилище	127
Б.И. Куперман, В.Г. Давыдов. Экспериментальное изучение процессов дестробиляции и восстановления стробил у цестод	133
Результаты	134
	210

	Обсуждение	138
Л.К.	Малинин, М.И. Базаров. О вертикальном распределении леща в период нагула	142
	Методика	142
	Результаты	143
	Обсуждение	147
В.М.	Володин. Некоторые аспекты изучения плодовитости рыб	151
Ю.Г.	Изымов, В.М. Володин, А.Н. Касьянов, В.Н. Яковлев. О наследственной обусловленности плодовитости плотвы Рыбинского водохранилища	163
В.М.	Володин. Некоторые особенности формирования и современное состояние структуры популяций леща <i>Abramis brama</i> L. волжских водохранилищ	170
И.А.	Балахин, Б.И. Куперман, В.Р. Микряков, С.В. Межжерин. О локальных группировках леща в Рыбинском водохранилище	185
В.К.	Конобеева. О группировках молоди рыб в Рыбинском водохранилище	193
	Материал и методика	193
	Результаты	194
Г.А.	Виноградов, В.Т. Комов, В.Е. Матей, Е.С. Даль. Влияние полихлорпинена на обмен натрия, ультраструктуру жабр и ферментативную активность в тканях у карася	207
В.В.	Кузьмина, А.Г. Поддубный, Д.Е. Бескровный, А.Н. Неваленный. Уровень активности α -амилазы в кишечнике и крови у леща Шекснинского и Рыбинского водохранилищ	215
	Материал и методика	216
	Результаты	217
	Уровень активности α -амилазы в кишечнике леща	217
	Уровень активности α -амилазы в крови леща	223
	Обсуждение	228
В.И.	Мартемьянов. Динамика концентраций электролитов у пресноводных рыб при стрессе	237

УДК 576. 8 : 577. 472 (470. 316)

Микробиологическая характеристика некоторых карстовых озер Марийской АССР. Лаптева Н.А. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 3–16..

Изучено два типа карстовых озер Марийской АССР: димиктические и меромиктические. Неравномерное распределение физико-химических факторов в евтрофных меромиктических озерах определило специфику протекания микробиологических процессов, а также качественный и количественный состав микроорганизмов. В зоне эпиплимниона интенсивно протекают процессы продукции и деструкции органического вещества. Максимальное число бактерий и их активная деятельность наблюдаются в зоне термоклина и придонном слое гипоплимниона. Здесь обитает и разнообразная по формам микрофлора. При наличии света H_2S в анаэробных условиях создаются экологические ниши фотосинтезирующих серных бактерий. В олиготрофном димиктическом озере микробиологические процессы идут с меньшей интенсивностью, а микроорганизмы имеют обычные формы. Лит. – 9 назв., ил. – 6.

УДК 577.12 : 576.8

Численность олигокарбофильных бактерий в пресных озерах. Лаптева Н.А. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 17–23.

Численность олигокарбофильных микроорганизмов в пресных озерах равняется, как правило, 10–1000 тыс. в 1 мл воды и зависит от типа трофии водоемов и физико-химических факторов, которые обуславливают их развитие. К ним относятся: температура, наличие кислорода, сульфатов и железа. Количество олигокарбофильных бактерий в основном ниже на 1–2 порядка по сравнению с прямым счетом и выше сапрофитов на 2–4 порядка. В зоне фотосинтеза и термоклина некоторых мезотрофных и евтрофных озер число олигокарбофилов определялось той же величиной, что и общее количество. Лит. – 7 назв., табл. – 1.

УДК 581. 132. 1

Некоторые данные о состоянии хлорофилл–белково–липидного комплекса фитопланктона. Сигарева Л.Е. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 24–30.

Состояние хлорофилл–белково–липидного комплекса фитопланктона изучалось на основе данных об избирательной извлекаемости слабосвязанного хлорофилла 60%–ным ацетоном. Прослежены изменения состояния хлорофилл–белково–липидного комплекса в сезонном аспекте на фоне динамики хлорофилла фитопланктона на участках с различной продуктивностью. Обсуждаются некоторые причины изменений состояния хлорофилла. Лит. – 14 назв., ил. – 1, табл. – 1.

УДК 574. 64 + 582. 247. 2

Влияние солей тяжелых металлов на рост и накопительную способность ряски малой (*Lemna minor*). Микрякова Т.Ф. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 31–37.

В лабораторных условиях изучали влияние солей тяжелых металлов (Cd, Cu и Pb) на рост и накопительную способность ряски малой. Выяснено, что степень ингибирующего воздействия зависит от металла и его концентрации в среде. Самым токсичным оказался кадмий. Ряска в процессе роста поглощает и накапливает ионы металлов, при этом наиболее сильное поглощение наблюдалось в первые сутки культивирования. Лит. – 14 назв., ил. – 1, табл. – 4.

УДК 574. 583 (28) : 581

Планктонные альгоценозы побережья Рыбинского водохранилища. Корнева Л.Г. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 38–51.

Изучался фитопланктон участка мелководной и глубоководной зоны водохранилища в условиях высокого (1974 г.) и низкого уровня воды (1975 г.). По периодичности сезонного развития фитопланктона и составу доминирующих видов наиболее близким к открытой части водоема оказался участок побережья, непосредственно примыкающий к ней. Динамика численности водорослей здесь характеризовалась кривой с максимумом в августе, обусловленным развитием синезеленых. На остальных мелководных участках сходство проявлялось только в период весеннего наполнения водохранилища, когда доминировали диатомовые. Летом в побережье формировались своеобразные планктонные альгоценозы, где основную долю численности и биомассы составляли зеленые водоросли. Лит. – 9 назв., ил. – 7, табл. – 3.

УДК 574. 583 (28) : 581

Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Девяткин В.Г. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 52–70.

Рассматриваются особенности литорального фитопланктона в сравнении с пелагическим. Приведены данные по динамике массовых видов. Определены изменения фотосинтетической активности фитопланктона по данным ежедневных определений. Оценивается влияние частоты отбора проб на среднесезонные показатели его обилия и продуктивности. Рассматриваются изменения в структуре и продуктивности планктонных альгоценозов за годы существования водохранилища. Лит. – 16 назв., ил. – 9, табл. – 10.

УДК 574. 5 (28) : 581

Продукция высшей растительности волжских водохранилищ. Довбня И.В. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 71–84.

Представлены данные по годовой продукции надземной части гидрофильной растительности Ивановского, Угличского, Горьковского, Волгоградского водохранилищ. Дана оценка роли макрофитов в создании органического вещества каждого водоема в целом и его мелководной зоны. Лит. – 5., табл – 8.

УДК 574. 55

Структура сообщества зоопланктона и его энергетический баланс в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. Тимохина А.Ф. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 85–93.

В мае–октябре 1974–1978 гг. в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах исследовали структуру и динамику численности и биомассы зоопланктона, изучали рост и размножение 26 наиболее массовых видов. Максимальная часть продукции создается в мае–июне за счет циклопов и коловраток. В среднем за период вегетации хищники составляли 30–32% продукции мирного зоопланктона. Суммарная величина дыхания зоопланктона колеблется от 7 до 15% от общей деструкции органического вещества в водоеме. Высокие показатели рациона хищников по сравнению с продукцией мирного зоопланктона, особенно в начале вегетационного сезона, свидетельствуют о напряженности трофических связей. Лит. – 18 назв., ил. – 1, табл. – 6.

УДК 574. 583 (285.2) + 574. 56

К вопросу о калорийности планктона Рыбинского водохранилища. Халько В.В. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с.94–101.

Приводятся данные по энергетической ценности прибрежного и пелагического планктона Рыбинского водохранилища. Установлено, что калорийность планктона на разных глубинах неодинакова и различия по этому показателю проявляются между беспозвоночными одинаковых размерных и таксономических групп. В летне–осенний период прибрежные организмы различных размерных групп превосходят пелагических по калорийности сухого вещества в среднем на 12%, а по калорийности сырого – на 22%. Летом калорийность сухого вещества веслоногих ракообразных в среднем на 10%, а ветвистоусых – на 17% (осенью – на 8 и 13% соответственно) выше в защищенном прибрежье, чем в открытой части водоема. Лит. – 9 назв., табл. – 3.

УДК 03

Донная фауна Онежского озера и ее биоценозы. Попченко В.И., [Александров Б.М.] – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с.102–126.

В Онежском озере обнаружено 547 видов зообентоса, составляющего около 40% донного населения озер Карелии. Средние величины численности и биомассы возрастают с увеличением глубины и от плотных грунтов к жидким илам. Роль доминирующих групп в составе биомассы неодинакова: до глубины 40–50 м преобладает понтопорея, а в более глубоких местах – малощетинковые черви. Средняя многолетняя биомасса зообентоса составляет 1.8 г/м², а численность – около 2 тыс. экз./м². Отмечена устойчивость его состава и незначительные флюктуации количественных показателей во все годы и все сезоны. Лит. – 27 назв., ил. – 1, табл. – 6.

УДК 574. 52

Об отрицательном градиенте распределения бентоса в Куйбышевском водохранилище. Ляхов С.М. – В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с.127–132.

Вследствие аккумуляции в Куйбышевском водохранилище большого количества взвешенного органического вещества, оседающего преимущественно в верхней части водохранилища, количество бентоса в нем убывает сверху вниз. Одновременно снижается разнообразие бентоса. По характеру распределения и количеству бентоса водохранилище существенно отличается от других водохранилищ волжского каскада, являющихся внутрикаскадными. Лит. – 10 назв., ил. – 1, табл. – 1.

Экспериментальное изучение процессов дестробиляции и восстановления стробил у цестод. Куперман Б.И., Давыдов В.Г. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 133-141.

Установлены различия в характере дестробиляции у разных видов цестод рыб. Наряду с фактором голодания и потерей гликогена существенное значение для отторжения стробил имеют сроки развития, созревания и особенности биологии каждого вида цестод. Выявлено, что дестробиляция и последующее восстановление стробилы происходит у 1/4 части популяции *Eubothrium rugosum* из кишечника налима. Следовательно, часть этого вида цестод обладает не годичным, а двухгодичным и, возможно, более длительным жизненным циклом. Анализируются возможные причины и механизм отделения стробилы у цестод. Лит. - 14 назв., ил. - 2.

УДК 597

О вертикальном распределении леща в период нагула. Малинин Л.К., Базаров М.И. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, с. 142-150.

С помощью гидроакустических приборов и контрольных тралений показано, что основная масса леща на русловых участках в Рыбинском водохранилище располагается в 0-3 м, а в Ивановском водохранилище в 0-7 м от грунта. В Ивановском водохранилище преобладают особи младших возрастных групп. Обнаружена тенденция к суточным вертикальным перемещениям. Лит. - 16 назв., ил. - 3, табл. - 4.

УДК 597.0/5-11

Некоторые аспекты изучения плодовитости рыб. Володин В.М. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 151-162.

Индивидуальная плодовитость рыб рассматривается как проявление одного из многочисленных свойств особи как генотипа. Для оценки воспроизводительной способности самок предложен новый показатель - показатель относительной плодовитости (ПОП):

$$\text{ПОП} = \frac{r}{q \cdot l}$$

Этот показатель более точно отражает характер изменений воспроизводительной способности рыб, чем относительная плодовитость. Предполагается, что функциональная активность половых желез самок рыб испытывает периодические колебания. Годы повышенной активности чередуются с годами относительного покоя. Лит. - 25 назв., ил. - 4, табл. - 4.

УДК 597. 554. 3-115.

О наследственной обусловленности плодовитости плотвы Рыбинского водохранилища. Изюмов Ю.Г., Володин В.М., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 163-169.

Изучена связь между индивидуальной абсолютной плодовитостью (ИАП) плотвы и наследственными признаками костей черепа и осевого скелета. Высокоплодовитые самки (ВПС) по большей части маркированы феном ЛАА переходного отдела позвоночника, а низкоплодовитые (НПС) - феном ЛЛА. Продолжительность жизни ВПС не более

15 лет против 20 лет у НПС. Генетический гомеостаз у ВПС сдвинут, что отражается повышенным показателем флюктуирующей асимметрии. Высказывается предположение о сбалажированности генетического полиморфизма по ИАП у плотвы условиями обитания. Лит. - 26 назв., ил. - 2, табл. - 2.

УДК 597.0/5-11

Некоторые особенности формирования и современное состояние структуры популяций леща Abramis brama (L.) волжских водохранилищ. Володин В.М. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 170-184.

Рассматриваются некоторые особенности формирования и современное состояние качественной структуры популяций леща Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. Современная структура популяций леща соответствует экологической обстановке водохранилищ, но не вполне отвечает запросам рыбохозяйственной практики. В качестве одной из мер, направленных на их улучшение, предлагается коренное изменение генофонда популяций и увеличение их гетерогенности путем интродукции особей, способных оптимально использовать природные ресурсы водоема при сохранении высоких биологических показателей. Лит. - 49 назв., ил. - 7, табл. - 1.

УДК 597.0/5

О локальных группировках леща в Рыбинском водохранилище. Балахнин И.А., Куперман Б.И., Микряков В.Р., Межжерин С.В. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с.185-192.

Исследовали 5 выборки леща (310 экз.), взятых из различных районов Рыбинского водохранилища. Показано, что локальные стада его различаются по частоте аллелей полиморфного локуса сывороточных эстераз. Анализ, проведенный F-статистикой Райта (Wright), также подтвердил наличие высокой степени панмиксии этого вида в исследованном водоеме. Наряду с этим у исследованных рыб установлены достоверные различия по зараженности гвоздичником (Caryophyllaeus laticeps) и уровню бактерицидной активности сыворотки крови. Средняя интенсивность заражения лещей шекнинской группировки в 2 раза выше, чем у рыб волго-моложской группировки. Предполагается, что экологическая дифференциация у рыб может приводить к генетической только в ряду эволюционной дивергенции. Лит. - 25 назв., ил. - 2, табл. - 3.

УДК 597-152.6 (28)

О группировках молоди рыб в Рыбинском водохранилище. Конобеева В.К. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с.193-206.

Исследована сезонная динамика видового состава молоди рыб в различных экологических зонах Рыбинского водохранилища. Проанализированы возможные причины, обуславливающие различия в распределении молоди разных видов в первые месяцы ее жизни. Приведены результаты наблюдения за территориальными группировками молоди. Лит. - 22 назв., ил. - 7, табл. - 1.

УДК 574.64 : 597

Влияние полихлорпипина на обмен натрия, ультраструктуру жабр и ферментативную активность в тканях у карася. Виноградов Г.А., Комов В.Т., Матвей В.Е., Даль Е.С. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с.207-214.

Исследовались механизмы действия полихлорпинена (ПХП) на структуру и функции клеток, формирующих жаберный эпителий карася. Показано, что ПХП в летальных концентрациях вызывает специфические колебательные изменения межклеточной натриевой проницаемости, нарушение строения наружных цитоплазматических мембран и увеличение межклеточных пространств. Клеточная проницаемость для Na^+ и K^+ существенно не изменяется. Концентрация ПХП ниже LC_{50} 48 ч не влияет на метаболические процессы в клетках и не изменяет их ультраструктуру. В остротоксических концентрациях ПХП угнетает транспорт Na^+ , нарушает метаболические процессы в жабрах, *in vitro* в мозгу стимулирует активность Na^+/K^+ -АТФазы и угнетает Mg^{2+} - АТФазу. Лит. - 13 назв., ил. - 3, табл. - 3.

УДК 591. 132.05:597

Уровень активности α -амилазы в кишечнике и крови леща Шекснинского и Рыбинского водохранилищ. Кузьмина В.В., Поддубный А.Г., Бескровный Д.Е., Неваленный А.Н. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 215-236.

Приводятся данные об уровне абсолютной и относительной (в расчете на единицу массы тела) активности α -амилазы в кишечнике и крови леща из разных участков Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. Минимальная активность фермента, функционирующего в кишечнике, отмечена у леща белозерской популяции Шекснинского водохранилища, максимальная - у рыб волжской популяции Рыбинского водохранилища. При исследовании α -амилазы в крови леща из разных участков Рыбинского водохранилища отмечены различия, коррелирующие с состоянием кормовой базы рыб. Лит. - 54 назв., ил. - 14, табл. - 3.

УДК 597-152. 4: 574. 23

Динамика концентраций электролитов у пресноводных рыб при стрессе. Мартемьянов В.И. - В кн.: Пресноводные гидробионты и их биология. Л., Наука, 1983, с. 237-248.

Обобщены собственные и литературные данные по изменению содержания электролитов в организме пресноводных рыб в ответ на различные воздействия. С позиции адаптационного синдрома выработаны общие представления о закономерностях перераспределения ионов как внутри организма рыб, так и между организмом и внешней средой при стрессе. Лит. - 31 назв., ил. - 3, табл. - 1.