

**СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНОЙ
ПОПУЛЯЦИИ
У ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова
Труды, вып. 60 (63)

Структура локальной
популяции
у пресноводных рыб

Рыбинск 1990

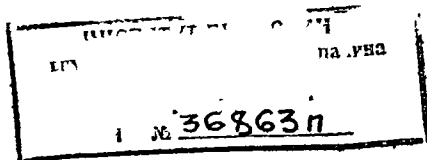
Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. 208 с.

Представлена обобщенная информация о полиморфизме локальных популяций рыб, факторах относительной изоляции особей локальных стад на репродуктивных, нагульных и зимовальных биотопах, дифференциация взрослых особей стада на характерные для каждого периода годового цикла функциональные территориальные обособления. Показан принцип подбора производителей в репродуктивные группировки и оценен их физиолого-биохимический статус. Обоснована необходимость сохранения устойчивости количественного и качественного состава внутривидовых группировок рыб при промысловой эксплуатации их запасов в пресноводных экосистемах.

Для специалистов экологов, физиологов, биохимиков, работающих в области рационального природопользования, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Ответственный редактор

А. Г. Поддубный



Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования

Обобщены новые данные о популяционных структурах рыб, полученные этолого-хорологическим, морфо-биологическим, физиолого-биохимическим и популяционно-генетическим методами.

Локальное стадо рыб — разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка особей вида, связанных общностью происхождения в одном репродуктивном биотопе и имеющих определенные места нагула и зимовки [34]. Фактор относительной изоляции локального стада на ограниченной акватории может способствовать возникновению у сосуществующих особей набора признаков, достоверно отличающих данную локальную популяцию от соседних. Степень различий в структуре и функционировании зависит от силы специфичного воздействия на генотип особей среды: в одних случаях различия минимальны или отсутствуют, в других — весьма существенны и выходят за рамки видового стереотипа, ставя вопрос о необходимости выделения уклонившейся локальной популяции в самостоятельную таксономическую категорию.

Факт существования вида в форме локальных стад к настоящему времени можно считать полностью установленным, так как в масштабах мировой фауны, особенно в последние десятилетия, получен массовый документальный

материал, подтверждающий локализацию у разных по экологии, систематическому положению и численности популяций рыб [35].

Ареалы разных локальных стад могут существенно различаться по величине. Это зависит от компактности взаиморасположения в водоеме триады необходимых для жизнеобеспечения биотопов (репродуктивный, нагульный и зимовальный) и структуры локального стада (наличие или отсутствие в нем проходных, озимых, яровых рыб, особей с выраженными генотипическими отклонениями, со стойловым и пастбищным типами освоения нагульной территории и т. д.).

Компактностью взаиморасположения триады биотопов определяется меньшая миграционная активность особей локального стада и в целом меньший его ареал [35].

Простейшей по хронологической структуре является локальная популяция, нашедшая все необходимые условия существования в пределах одного биотопа и осуществляющая на нем полный жизненный цикл (многие литоральные и пелагические виды рыб), а наиболее сложными — популяции проходных рыб, воспроизводственные участки которых значительно удалены от нагульных и зимовальных (осетровые и лососевые).

Большинство локальных стад рыб внутренних водоемов занимают по этому признаку среднее положение.

Собственный воспроизводственный участок является центром образования локального стада. Здесь ежегодно размножается основная масса половозрелых особей стада, и отсюда идет расселение новых генераций по ареалу и за его пределы.

Воспроизводственный участок используется одними и теми же производителями многократно на протяжении их половой жизни.

Состав нерестовой части стада ежегодно пополняется впервые созревающими особями. Количество их определяется условиями выживания соответствующих поколений и емкостью воспроизводственного участка. Впервые созревающие рыбы дают основной фонд «бродяг», способных вливаться в соседние локальные стада или формировать новые [35].

На основе анализа миграционного поведения рыб, относящихся к разным экологическим группам и обитающих в разных водосмах, видимое многообразие их миграционных циклов сведено нами к нескольким четко определяемым

типам [35]. Популяция (локальное стадо, группа стад) постоянно обитает на относительно изолированном участке озера, водохранилища или моря и перемещается в пределах этого участка по сложной траектории. Относительная изоляция популяций обеспечивается наличием во многих зонах ареала условий для размножения, нагула и зимовки особей вида и спецификой гидродинамического режима данного участка водоема (наличие циркуляционных течений).

Популяции первого типа не совершают активных миграций, но могут перемещаться на большие расстояния, дрейфуя с течениями и осуществляя основные жизненные функции на тех или иных участках кольца дрейфа в сезоны и сроки, обусловленные ритмами их созревания и биологической активности. Этот тип миграций характерен для многих видов сельдевых, карповых и сиговых рыб, имеющих пелагическую икру и обитающих в толще воды открытых плесов водоемов.

Территориальная группировка особей II типа используется для размножения участков литорали водоема, а нагуливается и зимует на смежных с ним биотопах сублиторали и батналя, не заходя в притоки. У производителей четко выражена нерестовая миграция из глубины в прибрежье, ориентированная по градиентам температуры, солености и, возможно, комплекса химических веществ, характеризующих «запах» репродукционного биотопа. С производителями часто подходят на нерестилища неполовозрелые особи, причем их миграция является нагульной, так как в прогретой литорали весной, как правило, больше пищи.

После икрометания производители постепенно перемещаются на нагульные биотопы батналя. Первыми покидают репродукционный биотоп активные мигранты. Молодь задерживается в литорали до осени и затем уходит на зимовку в сублитораль. Нагульные и предзимовальные перемещения особей на биотопах батналя и сублиторали у локальных стад с данным типом миграционного цикла невелики по расстоянию, могут быть разнонаправленны и у разных скоплений происходить несинхронно во времени.

При зимнем (летнем) локальном дефиците кислорода в ряде озер и водохранилищ, подверженных сильному антропогенному воздействию, часто наблюдаются вынужденные массовые миграции рыб, носящие характер «бегства» и направленные в стороны от заморной водной массы, обычно от периферии плесов к центру водоема, а в водохрани-

ляцах — в приплотинную зону верхнего бьефа с возможным скатом части особей в нижний бьеф.

Второй тип миграций проявляют особи многих локальных стад фитофильных и псаммофильных карповых, окуневых, сиговых, сомовых, тресковых и других рыб.

Третий тип миграций характерен для яровых особей локальных стад проходных и полупроходных рыб. В эту категорию объединяются как классические мигранты (лососевые, осетровые и некоторые сельдевые), преодолевающие при входе в реки солевой барьер, так и мигранты из локальных стад туводных рыб. Общим для них является исторически или генетически закрепленная резкая пространственная удаленность репродукционных биотопов от мест нагула, определяемая повышенной требовательностью производителей к качеству и степени стабильности условий на нерестилищах и отсутствием этих условий в основном водоеме, используемом для нагула.

Эти рыбы, за которыми можно с полным правом сохранить название проходных, ежегодно или через интервал в несколько лет один раз в жизни или многократно совершают массовые преднерестовые миграции в реки к местам размножения, а после икрометания — столь же массовые, но часто растянутые во времени преднагульные миграции. У рыб с одноразовым нерестом последние у производителей отсутствуют, а миграционный цикл составляют покатная нагульная миграция молодежи, ее зимовальные перемещения в основном водоеме и анадромная преднерестовая миграция взрослых зрелых рыб к местам икрометания, расположенным в верхнем, среднем или нижнем течении рек.

Подвариантом III типа миграций являются перемещения озимых экологических групп локальных стад проходных рыб, размножающихся весной, но заходящих в реки в районы репродуктивных биотопов осенью предыдущего года.

Четвертый тип миграционных циклов свойствен ряду местных популяций проходных рыб озер и водохранилищ, освоивших репродукционные биотопы в реках, вытекающих из нагульного водоема. Эти рыбы совершают преднерестовую миграцию вниз по течению реки, а после икрометания возвращаются на озерные нагульные биотопы, где обитают до следующего нерестового периода. В локальных стадах здесь также обнаружены группы озимых особей, уходящих в район нерестилищ осенью, т. е. совершающих зимовально-нерестовую миграцию.

Молодь этих рыб по достижении определенного размера

и возраста мигрирует вверх по реке и постепенно проникает в основной водоем, где затем оседло живет до наступления половой зрелости. Этот тип миграций описан пока только для ряда видов карповых рыб.

Пятый тип миграций характерен для речных угрей, репродукционные биотопы которых находятся в море, а нагульные и зимовальные — в пресных речных и проточных озерных водах. Известно, что личинки речного угря приносятся течениями от морских нерестилищ к устьям рек, проходят метафорфоз и затем поднимаются в реки, где обитают до наступления половой зрелости, после чего совершают катадромную миграцию из рек в море, участвуют в икрометании и погибают.

Жилые речные рыбы (реофилы) размножаются на биотопах перекатов, нагуливаются и зимуют в углублениях русел, заливах и водоемах придаточной системы, расположенных ниже по течению (I тип).

II тип миграций свойствен жилым лимнореофильным рыбам, использующим в качестве репродукционных биотопов заливаемой во время половодья поймы, покрытые луговой или земноводной растительностью. Здесь же отнерестившиеся производители и неполовозрелые особи осуществляют нагул, если пойма находится в залитом состоянии более или менее длительное время или рыба сразу скатывается в русло реки, где обитает до наступления очередного подъема уровня воды.

Перечисленные типы миграционных циклов характерны для ихтиофауны в целом и проявляются вне зависимости от географического положения ареала популяций и типа водоема.

Репродуктивный биотоп локального стада у разных по экологии и степени стенобионтности видов рыб может представлять собой достаточно обширное поле разной величины, общее нерестилище или очень конкретный его участок [34, 35]. В связи с этим различен и репродуктивный хоминг.

Для подавляющего большинства локальных стад массовых фитофильных рыб озер и водохранилищ репродуктивным биотопом является общее нерестилище на защищенных островами или косами от прямого действия волны участке литорали. Здесь на залитой прошлогодней растительности происходит откладка икры, воспитание личинок и ранней молоди. Весьма распространен и представляет, на наш взгляд, особый интерес, вариант репродуктивного биотопа в зоне притока озера или водохранилища. Его со-

ставляют озерное нерестилище в эстуарии притока и на прилегающей литорали и нерестовые участки вверх по течению притока, отличающиеся по качеству от нижележащих озерных.

Массовым мечением и прослеживанием рыб, несущих ультразвуковые передатчики, показано [33, 35], что и нижние, и верхние нерестилища используются производителями одного локального стада, в период нагула и зимовки не выходящими за пределы его ареала. Подход к нерестилищам осуществляется либо осенью (озимые рыбы), либо весной (яровые). Стереотип поведения производителей, идущих на нерест в реку, не отличается от описанного для типично проходных рыб [35].

Известно, что каждой популяции вида как биологической самовоспроизводящейся и способной в определенных пределах изменяться системе свойственна определенная структура, в значительной мере зависящая от характера распределения и динамики условий жизни в пределах его ареала. При дискретном распределении условий обитания, размножения и обеспеченности пищей вид в целом и его местные популяции обычно имеют полиморфную структуру. При отсутствии таких дискретностей наблюдается клинальная изменчивость [56]. С позиций популяционной биологии феномен разнокачественности особей обычно рассматривается как многообразие форм проявления адаптивных возможностей вида, генетически запрограммированных в качестве норм его реакций на воздействие различных факторов среды [42, 43].

Глубокие исследования структуры и функционирования локальной популяции еще только начинаются, и изучение внутривидовой изменчивости на уровне обособленных группировок популяций вида остается одной из основных задач популяционной экологии. Оно должно осуществляться в 6 взаимосвязанных аспектах: морфобиологическом, физиологическом, биохимическом, этологическом, генетическом, хорологическом и биоценологическом. Именно в комплексном подходе к рассмотрению популяционной структуры видов нам видится методология подобных исследований, так как внутривидовая дифференциация особей на территориальные группировки может проявляться на разных, в определенной степени соподчиненных уровнях их организации и иметь различную степень выраженности.

В последние годы в литературе появилось большое количество новых работ, свидетельствующих о наличии в по-

пуляциях как морских и проходных, так и типично пресноводных рыб в разной степени устойчивых внутрипопуляционных обособлений с морфобиологическими отклонениями. Так, Э. П. Цыплаковым [40] установлены 3 постоянные скопления стерляди в Куйбышевском водохранилище. М. А. Дятловым [11] на основании морфо-биологических материалов показана популяционная неоднородность мелкой ладожской ряпушки (*Coregonus albula* L.). Выделенные им 3 местные популяции этого вида отличались по ряду морфологических признаков, численности, местам нагула и нереста, продолжительности жизни, темпу роста и плодовитости. Показаны различия в величине икринок и периви телинового пространства, в темпе эмбрионального развития, в морфологических характеристиках взрослых особей между локальными популяциями ряпушки Псковско-Чудского озера [26].

По данным мечения, локальные стада гольца (*Salvelinus pamaucushi*) оз. Супериор (Канада) обособлены друг от друга не только по местам, но и срокам размножения [53]. На основании анализа структуры зон сближенных склеритов на чешуе есть указания о возможности дифференциации локальных группировок нерки в бассейне р. Камчатки [6] и идентификации локальных стад дальневосточных лососей по паразитологическим меткам [17]. Использование трематод в качестве биоиндикатора подтвердило существование локальных группировок малопозвонковой сельди в Белом море [22].

У атлантического палтуса с двух нерестилищ Северной Норвегии морфологические (15 измерений) и меристические (6) признаки в то же время оказались непригодными для разграничения его нерестовых стад [49].

У нерки различных локальных стад Северной Америки с использованием рентгенографии установлены различия в числе позвонков и жаберных тычинок, закономерно увеличивавшемся в направлении с юга на север. На основании этого локальные стада нерки можно разделить на 3 группы — южную, центральную и северную. Отмечается возможность идентификации локальных стад нерки по этим признакам [44].

С помощью многомерного морфометрического анализа обнаружены различия у популяций мойвы Северо-Западной Атлантики. Промерами, внесшими наибольший вклад в отмеченные различия, были высота тела и длина рыла у самцов [55]. По размерному составу, половой структуре и

репродуктивному потенциалу выявлена устойчивая дифференциация локальных стад тупорылого макруруса в Северной Атлантике [10].

Доказано существование 5 локальных стад окуня (*Perca fluviatilis* L.) в отдельных участках Куйбышевского водохранилища и нижнем бьефе плотины. Незначительная внутривидовая изменчивость 21 физиологического признака (гематологические показатели, параметры углеводного обмена и ионного состава плазмы крови) обнаружена у окуня в озерах Швеции [50]. На основании различий физиологических показателей, характеризующих уровень обмена веществ, признано существование локальных стад донского и кубанского судака [8].

Отмечена локальность в распределении лжеосмана-горца (*Schizopygopsis stoliczkae* Steindachner) из оз. Яшил-Куль (Памир). Выявленные группировки различались по характеру питания, длине кишечника, структуре ротового аппарата, числу жаберных тычинок [37]. По мнению этих авторов, возможна репродуктивная изоляция стад, в основе формирования же их лежит трофическая дивергенция, бедность ихтиофауны, наличие свободных экологических ниш и полная изоляция центральноазиатской фауны в условиях высокогорья.

Обширный материал по популяционной структуре имеется и по карповым рыбам. Д. Мисюнене и др. [30] исследовали фенетическую и генетическую изменчивость популяционной структуры плотвы в разнотипных водоемах Литвы. Было обнаружено, что в водоемах-охладителях под действием тепловой нагрузки произошло разделение рыб на локальные стада, различающиеся по ряду морфо-биологических показателей. В озерах Выштынецкой группы (Калининградская обл.) обнаружена дифференциация плотвы по частотам эстераз, что вероятно, обусловлено действием отбора и изоляции [15]. Л. В. Кузнецовым по биологическим признакам [21] выявлена разнокачественность стад плотвы и окуня в Братском водохранилище. У предшественника корюшковых — снетка установлено наличие в Псковско-Чудском озере 2 местных популяций, имеющих морфометрические отличия [18]. В озере Иссык-Куль существует 3 больших локальных стада чебака, различающиеся по соотношению полов, размерно-массовой и возрастной структуре, плодовитости [14].

Имеется довольно обширный материал по популяционной структуре широко распространенного в пресных водое-

мах представителя бентофагов — леща. Так, А. М. Божко и Г. А. Петровой [5] установлено, что в северной и центральной частях оз. Водлозеро обитают различающиеся по морфо-физиологическим показателям стада леща. В верхней части Волгоградского водохранилища обнаружены 2, а в его средней части — 3 разные по морфологическим и биохимическим показателям группы леща [13]. Локализация отдельных популяций леща отмечена и в Камском водохранилище [36]. Несколько стад леща есть и в Онежском озере, фенотипический облик которых, судя по морфометрическим признакам, испытывает межгодовые изменения [19]. Пространственно разобщены и имеют разный темп роста локальные стада этого вида в Ладожском озере, что свидетельствует о возможной их изоляции и в нагульный период [41]. Многолетние биотелеметрические исследования, проведенные на Рыбинском водохранилище, показали, что в первые годы его существования отмечалась четкая пространственная обособленность нескольких групп леща, приуроченных к устьям рек и притоков, впадающих в водоем [33]. Причиной этому послужила относительная изолированность речных плесов водохранилища, вызванная наличием в нем барьеров из затопленных лесов, сильным волнением на обширных участках открытого прибрежья. Через 10—15 лет существования этого водоема ареал леща увеличился почти в 2 раза за счет освоения популяцией пойменных участков в озерной части водохранилища. В связи с этим образовались новые группировки рыб с центром формирования на нерестилищах озерной части. Пополнение популяции шло за счет особей как речных, так и озерных локальных стад. В последующие 20 лет ареал леща еще больше увеличился, однако за счет размыва прибрежных мелководий в озерной части водоема постепенно стали сокращаться нерестилища как этого, так и других фитофильных видов рыб. Это привело к сокращению, а затем и к полному исчезновению отдельных локальных стад. В настоящее время сохраняются нерестилища леща только в устьях и в самих реках, впадающих в водохранилище, и на хорошо защищенных от ветровых волнений участках литорали [35].

При выявлении элементарных популяций у морских и проходных рыб использованы три параметра: характер кривой распределения длины тела рыб, соотношение полов и особенности сопряжения уловов на акватории [1] При идентификации основных локальных стад и группировок

нерки бассейна р. Камчатка В. Ф. Бугаев [6, 7] применял такие признаки, как расстояние между склеритами в первой зоне роста, тип зон сближения склеритов, число зон сближенных склеритов и зараженность рыб дифиллоботриозом. При этом им учитывались общая численность выделяемых стад и группировок, их численность по сезонным расам, вероятные сроки нереста. Ошибка идентификации в этом случае не превышала 10%. Предложен метод разграничения по размерам и массе икринок и оценки состава нерестового стада 2 популяций нерки р. Стикин (северо-восточная Аляска), нерестящихся в разных участках реки [46]. Мизре и Карскадену [55] удалось с помощью многомерного морфометрического анализа обнаружить достоверные различия между группировками мойвы Северо-Западной Атлантики.

Сравнение результатов морфобиологических исследований разнокачественности особей видовых популяций, отловленных в разных участках водоема, с данными прямых наблюдений за перемещениями меченых рыб (хорологический и этологический аспекты), состоянием, качеством и взаиморасположением на этих участках трнад биотопов (биоценотический аспект) позволило оценить синэкологическую природу возникающих различий во внешнем облике и строении рыб.

Прежде всего было установлено [34], что местные отклонения меристических, пластических и экстерьерных признаков от эталонной нормы для водоема или региона возникают, как правило, у особей не отдельных локальных стад, связанных общностью происхождения на одном нерестилище, а захватывают группу стад, размножающихся на разных нерестилищах, но населяющих участок водоема, по условиям достаточно резко отличающийся от соседних.

В качестве ведущих факторов среды здесь выступают режимы проточности, температуры и химизма воды, тип мозаичности биотопных полей, пригодных для нагула и зимовки, а также характер трофических связей, определяемых структурой и состоянием местного сообщества растений и животных.

Биохимические, иммуногенетические и генетические исследования особей из разных локальных популяций, особенно активизировавшихся в последние годы, существенно расширили перечень признаков наличия или отсутствия разнокачественности между территориально разобщенными группировками. Обнаружена, например, генетическая раз-

общенность между стадами мерлузы (*Merluccius capensis*) различных регионов у берегов Южной Америки. У этого вида 98.3% всего генетического разнообразия относится к различиям между полами, 0.7% — между локальностями и 0.3% — между регионами [48]. В то же время кластерный анализ частот аллелей 4 полиморфных локусов не позволил выявить генетические различия между стадами атлантического палтуса с разных нерестилищ Северной Норвегии; обнаружена лишь клинальная изменчивость изменений аллельных частот фосфоглюкомутазы [49]. На основании морфобиологических и иммуногенетических материалов выявлено два репродуктивно изолированных стада в популяции морского окуня в Северной Атлантике — флеминг-капское и ньюфаундлендское, а также вскрыта очевидная подразделенность популяции анчоуса в Азовском море. Этими же методами показана генетическая неоднородность локальных стад у дальневосточных лососевых — кеты, нерки и горбуши. Так, по генам мышечной лактатдегидрогеназы курильские популяции кеты отличаются друг от друга и одновременно значительно разнятся от всех сахалинских популяций, сходных по этому признаку [1]. Согласно иммуногенетическим различиям севрюга в Северном Каспии образует две локальные группировки — волжскую и уральскую с репродуктивной изоляцией [29].

Появились публикации результатов аналогичных исследований, выполненных на типично пресноводных видах рыб, обитающих в значительно меньших по величине, чем морские, водоемах и имеющих небольшую протяженность миграционных перемещений. Так, показано наличие пяти обособлений в популяции европейской ряпушки Ладожского озера, отличающихся аллельными частотами 9 полиморфных белковых локусов [32]. При этом уровень генетических отличий между мелкой и крупной (рипус) формами ряпушки не превышал уровня различий между локальными стадами мелкой ряпушки. В популяции судака, населяющей Каховское водохранилище, выделены две экологические группировки, отличающиеся по соотношению альбуминовых и гамма-глобулиновых фракций сывороточных белков [38]. Паразитологическими и генетико-биохимическими методами выявлена дифференциация популяции плотвы оз. Вышнецкого (Калининградская область) на 2 локальных стада [12].

Вместе с тем обнаруженные генетико-биохимические различия, также как и морфо-биологические, не могут дать

однозначного ответа на вопрос, имеем ли мы дело с одним локальным стадом или с их группой, освоившей общие назульные и зимовальные биотопы.

В этой связи особое значение приобретают комплексные исследования нерестовых группировок особей локального стада в период их четкой репродуктивной изоляции на своем нерестилище или его конкретном участке. Именно в это время наблюдается и дифференциация нерестовой части каждого локального стада на более мелкие внутрививадные подразделения, ярким примером чему могут служить дальневосточные лососи, каждому локальному стаду которых свойственна определенная нерестовая река, а отдельным внутрививадным группировкам — тот или иной ее нерестовый участок. Например, в оз. Азабачьем [17] выделено 3 типа экологически различающихся нерестилищ: озерные, на которых размножаются преимущественно позднемигрирующие особи нерки (летняя раса), а также нерестовые участки, приуроченные к ручьям и «чашам», характеризующимся более низкой, чем в озере температурой воды, в которых происходит нерест раннемигрирующих групп (весенняя раса). По данным Ю. А. Алтухова [1], в течение нерестового сезона в этом озере может находиться до 30—40 таких субпопуляций с разными электрофоретическими вариантами сывороточных белков крови.

Обнаружены субпопуляции, отличающиеся разными частотами аллелей, и внутри размножающейся части популяции азовской хамсы, а также морского окуня. Показана сопряженность морфо-биологической дифференциации выделенных группировок у анчоуса и других видов рыб (нерка, кета, горбуша, морской окунь) с отклонениями по ряду генетико-биохимических признаков [1]. Основными диагностическими параметрами, позволяющими наиболее точно разделять эти субпопуляции, оказались кривые распределения длины тела особей. Выяснилось, что у азовского анчоуса они отличаются и по частотам аллозимов [2].

Аналогичные внутрививадные группировки обнаружены в стаде северокаспийской воблы при сравнении генетической структуры ее популяции по трансферрину, лактат- и малатдегидрогеназе в период нерестовой миграции [39]. Эти группировки воблы отличались также по срокам и продолжительности нерестового хода.

Неоднородность локальных стад имеет место и у типичных пресноводных видов. Их внутренний полиморфизм проявляется не только в индивидуальной изменчивости био-

логических признаков, но и в ежегодно повторяющейся внутривидовой дифференциации взрослых особей на характерные для определенного периода годового цикла биологические группировки. Например, в Куйбышевском водохранилище отмечена одновременность подхода к нересту лещей с одно- и двухрядными глоточными зубами [20]. У этого вида рыб в водохранилищах Волжского каскада обнаруживаются 2 группы особей — мигранты и оседлые, различающиеся по степени двигательной активности [35].

Ареал оседлых особей невелик, и как показали биотелеметрические наблюдения, они используют для нагула репродуктивный биотоп и близлежащие зоны аккумуляции биомассы. Мигрирующие особи локального стада после размножения совершают типичную пократную миграцию и нагуливаются на периферии ареала. К началу зимовки лещ образует два основных внутривидовых скопления, зимующих на разном удалении от устья нерестового притока, которые можно условно назвать яровой и озимой формами [34] по аналогии с осетровыми и лососевыми [4]. В период нереста яровой и озимый лещ приходят на свойственный всему локальному стаду репродуктивный участок, но вопрос о местах и сроках нереста этих экоформ в нерестовом притоке остается открытым. Совершенно не ясен и принцип подбора производителей в разные зимовальные скопления и не раскрыты внутренние механизмы, побуждающие половозрелых особей проявлять различную поисковую активность в нагульный период. Наконец, не выяснена связь между циклично образующимися у леща в течение года внутривидовыми группировками, не рассматривалась его популяционная структура с генетико-биохимических позиций. Тем не менее, у типично пресноводных видов рыб, как и у морских и проходных, обнаруживается сходная по многим признакам подразделенность локальных стад на более мелкие группировки, также имеющие пространственно-временную устойчивость и собственный физиолого-биохимический облик.

Многолетним мечение взрослых особей контрольных локальных стад леща установлено, что группы производителей формируются осенью после окончания нагула, зимуют на одном участке и синхронно устремляются весной к своим нерестилищам, расположенным в устье или верховьях притоков, у некоторых из этих групп обнаруживается сходная кореллограмма роста чешуи и близость ряда массовых характеристик [35]. Однако это еще не дает ос-

нования идентифицировать их с элементарными популяциями [25].

В результате двухлетних работ на Рыбинском водохранилище (1987—1988 гг.) нами показана дифференциация самцов леща в нерестовой части локального стада на 2 группы, отличающиеся местом размножения в свойственном всему стаду нерестовом притоке, размерно-массовыми показателями, физиолого-биохимическими признаками, напоминающие по своим общебиологическим характеристикам озимую и яровую формы. С помощью многофакторного анализа удалось вскрыть существенные отличия этих внутростадных нерестовых группировок друг от друга по совокупности показателей как общелипидного, так и фосфолипидного состава органов и тканей (В. В. Халько, наст. кн.), что свидетельствует о принципиальной возможности идентификации мигрирующих на нерест в реку производителей рыб по их биохимическим признакам.

Е. М. Крекс [23] показал, что сдвиги в жирнокислотном составе липидов имеют огромное значение в изменчивости и наследственности животных. Изменения состава жирных кислот и количества липидов иногда резко меняют функции липопротеидов клеточных мембран и приводят к перестройке нуклеиновых кислот клеточных ядер [16]. Поэтому изучение внутрипопуляционной изменчивости структурных и запасных липидов может внести много нового в представление о степени физиологической однородности особей в субпопуляциях, их физиолого-биохимическом облике в разных локальных стадах, объяснить в какой-то мере причины разновременности нереста и начала миграционных перемещений рыб различных внутрипопуляционных группировок и оценить степень функциональных и генетических различий особей в этих обособлениях, поскольку композиционный состав структурных липидов, как и белковых систем биомембран, обладает высокой степенью наследуемости [24].

Генетики понимают под локальным стадом исторически сложившуюся совокупность в разной степени изолированных субпопуляций, обменивающихся друг с другом генетическим материалом [2].

Несмотря на дискуссионность ряда вопросов, связанных с наследуемостью биологических признаков особями локальных стад и их составляющих, можно считать обоснованной принципиальную возможность обнаружения у разных видов рыб двух уровней популяционной организации:

а) генетически стабильных популяционных систем, в той или иной мере соответствующих моделям подразделенных популяций, б) более простых, порой весьма изменчивых популяционных единиц, являющихся структурными элементами популяционных систем и в наибольшей мере соответствующих модели «менделевской» популяции, обычно рассматриваемой в качестве элементарной единицы эволюционного процесса [3].

Согласно концепции генетического полиморфизма [47], эффект отбора определяется «наличием в популяции двух или более аллелей одного локуса, встречающихся с оптимальной частотой» [45], когда наряду с гетерозиготным полиморфизмом практически у любого вида существует обширный запас скрытой наследственной изменчивости, связанной со сложной гетерозиготной системой генов, контролирующей полигенные признаки фенотипа [9]. Именно на этом представлении основывается концепция «балансовой» школы в популяционной генетике, составляющая суть современной теории вида и видообразования и понятия об адаптивной норме популяции, а также явления внутри- и межпопуляционной разнокачественности [27]. Концепция «адаптивной нормы» популяций отвергает типологическое представление о генетической структуре вида и постулирует, что за внешне «нормальными», наиболее приспособленными «средними» фенотипами стоит множество разнообразных генотипов, селективная ценность которых может меняться в условиях изменяющейся среды. Это обеспечивает широкую норму реакции популяции как целостной системы на флуктуирующие условия внешней среды, т. е. ее экологическую пластичность. Вопрос же об общем числе полиморфных локусов генома и механизмах поддержания изменчивости — одна из главных проблем в современной популяционной генетике и, соответственно, главный источник противоречий между приверженцами типологической и популяционной, балансовой концепции генетической структуры вида.

В рамках дискуссии между «селекционистами» и «нейтралистами» отсутствие пространственной дифференциации нередко объясняется миграцией и при этом считается, что достаточно даже одного мигранта на поколение, чтобы стереть генетические различия между локальными популяциями [27]. На основании этого утверждается, что вследствие столь высокой эффективности миграции пространственные различия в генах концентрируются между отдельными вы-

нутренних вод им. И. Д. Пачакина

АН СССР

БИБЛИОТЕКА

Инд. № 36863-п

17

борками объясняются влиянием гетерогенности среды на ареалы громадных панмиктических популяций.

Теоретические исследования свойств подразделенных популяций, проведенные на разных моделях популяционной структуры — «островной» [59], «изоляции расстоянием» [54, 58], и «ступенчатой» [51], показали способность таких популяций поддерживать значительно большее генетическое разнообразие в сравнении с панмиктическими популяциями сопоставимого размера [52]. Считается, что именно такое разнообразие и позволяет подразделенной популяции более эффективно реагировать на изменения среды и вслед за ними изменять свою генотипическую структуру — тезис, играющий решающую роль в теории эволюции Райта, известной под названием «теории пиков и впадин». В этой модели важнейшее заключение состоит в том, что «эволюционный процесс зависит от постоянно смещающегося, но никогда не исчезающего состояния баланса между факторами стабильности и изменений и, что наиболее благоприятное условие для этого — наличие тонко подразделенной структуры, в которой изоляция и перекрестная коммуникация поддерживаются в соответствующем равновесии» [59]. Вуд с соавторами [57] математически моделировали случайные смешанные выборки из гипотетических совокупностей рыб, объединявших стада, различавшиеся по аллельным частотам во многих локусах (частоты генотипов в каждом из стад подчинялись распределению Харди-Вейнберга). Мерой генетического различия по данному локусу служило «генетическое расстояние» Нея. Ими установлено, что смещение оценок тем меньше, а точность тем выше, чем меньше стад, чем сильнее различия между ними, чем больше изучено локусов и чем многочисленнее обучающие и смешанные выборки. Влияние числа стад оказалось в целом незначительным.

К сожалению, и в большинстве популяционно-генетических работ фигурируют не реальные популяции, а случайные выборки, не позволяющие составить адекватного суждения о специфике генетических процессов, протекающих в природных системах. Поэтому устойчивость локальных стад и их составных элементов во времени, и, соответственно их генетическая природа остаются пока одним из открытых вопросов.

Объективно установленным следует считать реальность существования локальных стад как сложноорганизованных систем, осуществляющих обмен информацией, в том числе

и генетической, через свои внутривидовые элементы.

Пространственно-временная разобщенность разнокачественных внутривидовых группировок особей выступает важным фактором повышенной устойчивости локальных стад и требует особое внимание к сохранению оптимальной в данных условиях структуры местных популяций.

Стратегия же рыбного хозяйства во внутренних водоемах, подобно и морскому промыслу, основывается на поиске с помощью эхометрической аппаратуры плотных скоплений рыб, которые экономически выгодно облавливать. Тем самым нарушается научная основа промысла, так как облов ведется без учета популяционной структуры эксплуатируемого вида. В этом случае, как отмечалось и ранее [1, 35] происходит разрушение популяционной системы по частям за счет перелова одних и недолова других субпопуляций, что в целом нарушает адаптивную генетическую структуру стада. Аналогичные ситуации имеют место и в рыболовных мероприятиях, когда отлов производителей ведется без учета их принадлежности к той или иной внутривидовой группировке. В осетроводстве этот вопрос сейчас стоит наиболее остро и довольно успешно разрабатывается на основе полифункциональной оценки качества производителей и их потомства [28].

Судя по усиливающемуся с каждым годом антропогенному давлению на пресноводные экосистемы и возрастающему спросу на рыбную продукцию, эта проблема не минует и типично пресноводных видов рыб. На сегодняшний день совершенно ясно то, что главная задача рыбохозяйственных мероприятий — не создание оптимальных условий воспроизводства для одной, перспективной в производственном отношении группы особей [31], а поддержание естественной разнокачественности локального стада и популяции в целом за счет сохранности репродуктивных участков. Именно в этом, на наш взгляд, должен заключаться принципиально новый подход к эксплуатации и воспроизводству нативных популяций рыб. Рыбоводная помощь последним должна сводиться не только к стремлению добиться бионормативных показателей выращиваемой молодежи, но и в учете действительного состояния составных элементов популяционной системы.

К настоящему времени выполнена первая типизация локальных стад у пресноводных рыб, показавшая принципиальную возможность идентификации их по структурно-плотностным, продукционным показателям и стереотипам

поведения особей. Это указывает на реальность установления связей между имеющимися наследуемыми и приобретенными показателями жизнедеятельности особей и популяций с дальнейшим использованием их в практике управления рыбопродуктивностью локальных стад и элементарных структур в экосистемах разного типа.

Успех дальнейших исследований во многом зависит от степени консолидации сил для комплексного изучения структуры и функционирования локальных стад, выполняемых синхронно и синтопно с применением новейших методов популяционно-генетического, эколого-биохимического, этологического и биоценологического анализов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974.
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1983.
3. Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость//Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 5.
4. Берг Л. С. Ярвые и озимые расы у проходных рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953.
5. Божко А. М., Петрова Г. А. Внутрипопуляционная изменчивость морфофизиологических признаков леща оз. Волдозеро//5 Съезд Всес. гидробиол. о-ва. Тольятти, 15—19 сент. 1986: Тез. докл. Куйбышев, 1986. Ч. 2.
6. Бугаев В. Ф. Об использовании структуры зон сближенных склеритов на чешуе в качестве критерия для идентификации локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Камчатки//Вопр. ихтиологии 1978. Т. 18, вып. 5 (112).
7. Бугаев В. Ф. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна р. Камчатки//Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, № 4.
8. Голованенко Л. Ф., Шуватова Т. Ф. Некоторые физиологические показатели азовского судака *Luciorerca luciorerka* L. из разных районов обитания//Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 5 (94).
9. Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций//Журн. общ. биол. 1948. Т. 9, № 3.
10. Дущенко В. В., Савватийский П. И. Внутривидовая структура тупорылого макруруса *Corephaenoides rupestris* Gunnerus Северной Атлантики: Изменчивость локальных группировок и предпосылки их формирования//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, № 5.
11. Дятлов М. А. О популяционной неоднородности ряпушки *Coregonus alba* L. Ладожского озера//Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 4 (111).
12. Евланов И. А. Изучение внутрипопуляционной структуры плотвы *Rutilus rutilus* (L.) озера Выштынецкого//Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, № 3.
13. Елизарова Н. С. Результаты мечения леща в Волгоградском водохранилище//Тр. Саратов отд. ГосНИОРХ. 1976. Т. 14.

14. Жадин А. Б. Локальная изменчивость ирискульского чебака// Биологические основы рыбного хозяйства водосоев Средней Азии и Казахстана: Тез докл., Ашхабад, 1986.
15. Зейкин В. С., Цыганков В. Ю., Оверкайте Т. М. Генетическая дифференциация плотвы из Куршского залива и пяти озер Выштынецкой группы по полиморфным белкам//Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. 6 Всес. конф. по экол. физiol. и биохимии рыб, сент., 1985. Вильнюс, 1985.
16. Кладябухов Н. И. Некоторые физиологические вопросы таксономической изменчивости млекопитающих//Экология. 1972. № 6.
17. Коновалов С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л., 1980.
18. Кудерский Л. А., Дорожкина Т. Я. Локальные стада сетка в Псковско-Чудском водосоеме//Научн. тр. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва. 1985. № 236.
19. Кудерский Л. А., Александрова Т. Н. Локальные стада леща в Онежском озере//Научн. тр. ГосНИИ оз. и речн. рыб. х-ва. 1986. № 242.
20. Кузнецов В. А. Внутрипопуляционная дифференциация рыб в условиях зарегулированного стока рек//Экология. 1975. № 4.
21. Кузнецов Л. В. О разнокачественности промысловых стад плотвы и окуня Братского водохранилища//5 Конф. молодых ученых вузов Иркутск. обл.: Тез. докл., Иркутск, 1987. Ч. 2.
22. Кулячкова В. Г., Гроздилова Т. А. О популяционной структуре стада беломорской сельди (на основе различий в зараженности трематодами)//Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл., Архангельск, 1985.
23. Крепс Е. М. Фосфолипиды клеточных мембран нервной системы в развитии животного мира. Л.; 1967.
24. Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Л.; 1981.
25. Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М.; 1967.
26. Лебедева О. А., Гольцова М. З. О популяционной неоднородности европейской ряпушки Псковско-Чудского озера//Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987.
27. Левонти П. С. Генетические основы эволюции. М., 1978.
28. Лукьяненко В. И. Полифункциональный принцип оценки качества производителей и заводской молоди осетровых в связи с определением оптимальных сроков ее выпуска//Тр. ЦНИОРХ 1971. Т. 3.
29. Лукьяненко В. И. Актуальные вопросы осетрового хозяйства в условиях комплексного использования внутренних водосоев СССР. Астрахань, 1979.
30. Мисюнене Д., Астраускас А., Коткус А., Кяминас В., Лукшенис Д. Образование локальностей в популяциях рыб в разнотипных водоемах Литвы//5 съезд Всес. гидробиол. о ва, Тольятти, 15—19 сент., 1986: Тез. докл. Куйбышев, 1986. Ч. 2.
31. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М., 1980.
32. Перелыгин А. А. Популяционно-генетический анализ европейской ряпушки *Coregonus albus*. Дифференциация симпатрических популяций мелкой и крупной ряпушки Ладожского озера. Цитология и генетика. 1988. Т. 22, № 1.
33. Поддубный А. Г. О степени устойчивости ареала локального стада рыб//Биология рыб в волжских водохранилищах. М.; Л., 1966.
34. Поддубный А. Г. Экологическая топография п вуля чай рыб в водохранилищах. Л., 1971.

35. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграция рыб во внутренних водоемах. М., 1988.
36. Пропова Т. А., Костарев Г. В. Первые результаты меченых рыб в Камском водохранилище//Уч. зап. Пермск. ун-та. 1975. № 338.
37. Саввайтова К. А., Шанин А. Ю., Максимов В. А. О внутривидовой дифференциации лжеосмана-нагорца *Schizopygopsis stoliczkaei* Steindachner, 1886 из водоемов Памира//Вестн. Моск. ун-та. Биол. 1987. № 2.
38. Сальников Н. Е., Мицнер А. О. О влиянии зарегулирования стока рек на образование экологических популяций рыб//Тр. ВНИРО. 1975. Т. 107.
39. Седов С. И., Андриянова С. Б. Физиолого-биохимическая характеристика и генетическая структура северокаспийской волды в проблема регуляции ее воспроизводства//Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. 6 Всес. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб, сент. 1985; Вильнюс. 1985.
40. Цыплаков Э. П. Миграции и распределение стерляди *Acipenser ruthenus* (L.) в Куйбышевском водохранилище//Вопр. иктиологии. 1978. Т. 18, вып. 6 (113).
41. Чижикова М. Ф. Лещ Ладожского озера//Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 92.
42. Шмальгаузен И. И. Основы дарвинизма. Л.; 1969.
43. Baug E. Einführung in die experimentelle Vererbungalehre. Berlin, 1911.
44. Beauchamp T. D. Variation in number of vertebrae and gill rakers of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in North America//Environ. Biol. Fish. 1985. Vol. 14, n 2—3.
45. Cavalli-Sforza L. L., Bodmer W. F. The genetics of human populations. San Francisco; 1971.
46. Craig P. C. Identification of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stocks in the Stikine River based on egg size measurements//Can. J. Fish and Aquat. Sci. 1985. Vol. 42, N 11.
47. Ford E. Polymorphism and taxonomy//The new systematics. Oxford: 1940.
48. Grant W. S., Leslie R. W., Becker I. I. Genetic stock structure of the southern African hakes *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987. Vol. 41, N 1.
49. Haug T., Fevolden S. E. Morphology and biochemical genetics of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.), from various spawning grounds//J. Fish. Biol. 1986. Vol. 28, N 3. 8.
50. Haux C., Larsson A., Sjöbeck M.—L., Lithner G. Few intra-lake variations of physiological parameters in perch, *Perca fluviatilis*//Comp. Biochem. and Physiol. 1987. Vol. A 86. N 4.
51. Kimura M. "Stepping stone" model of population//Annu Rep. Nat. Inst. Genet. Mishima, 1953. Vol. 3.
52. Kimura M. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles//Genet. Res. 1968. Vol. 11.
53. Loftus K. H. Studies on river-spawning populations of lake in Eastern Lake Superior//Trans. Amer. Fish. Soc. 1958. Vol. 87.
54. Malecot G. Identical loci and relationship//V-th Berkeley Symp. Math. Stat. Prob. Berkeley, 1967. Vol. 4.
55. Misra R. K., Carscadden J. E. A multivariate analysis of morphometrics to detect differences in populations of capelin (*Mallotus villosus*)//J. Cons. Int. explor. mer. 1987. Vol. 43, N 2.
56. (Одум J) Одум Ю. Основы экология. М.: 1975.

57. Wood C. C., McKinnell S., Mulligan T. J., Fournier D. A. Stock identification with the maximum-likelihood mixture model: sensitivity analysis and application to complex problems//Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, N 4.

58. Wright S. Isolation by distance//Genetics. 1943. Vol. 28.

59. Wright S. The genetical structure of populations//Ann. Eugenics. 1951. Vol. 15.

УДК 597-151/152

Л. К. МАЛИНИН, В. И. КИЯШКО, В. Д. ЛИННИК

*(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова
АН СССР)*

Экологическая дифференциация нагульных скоплений леща

Рассматриваются результаты биотелеметрических наблюдений за нагульным поведением леща и особенности его питания. Показано, что в нагульных скоплениях по масштабам перемещений и спектру питания выделяются две группы особей: оседлые и номадные.

В настоящее время установлено, что популяции многих пресноводных рыб включают в себя мобильных и оседлых особей, различающихся диапазоном перемещений и инстинктом возвращения (хомингом) [8, 19, 23]. Массовым мечением леща в Рыбинском водохранилище показано, что в его отдельных локальных стадах присутствуют мобильные и оседлые особи [8]. Биотелеметрическими наблюдениями выявлены большие индивидуальные различия в степени привязанности к нагульным участкам: одни особи (оседлые) длительное время осваивают сравнительно небольшие по площади участки водоема, другие (номадные) не задерживаются на одном биотопе, перемещаясь по значительной акватории, в несколько раз большей, чем у оседлых особей [6, 7].

В данной работе проводится сравнение диапазона нагульных перемещений леща со спецификой его питания.

Исследования были проведены в июне—июле 1986 г. на открытом участке Главного плеса Рыбинского водохранилища. Материал собирали в рейсах на эс «Ареал»

(тип ПТС), оборудованном траловыми лебедками и гидроакустической рыбопоисковой аппаратурой.

При полевых исследованиях использовано сочетание трех методов: биотелеметрического (для выяснения масштаба нагульных перемещений), эхометрического (для оценки плотности рыб и выяснения характера их распределения) и контрольных обловов (для идентификации эхозапесей, биоанализа рыб и отбора проб для характеристики их питания). Сущность биотелеметрического метода заключается в мечении рыб небольшими ультразвуковыми передатчиками-метками, по сигналам которых определяют местоположение этих рыб в водоеме и картируют пути их передвижения. Нами применены передатчики, разработанные во ВНИРО [10] и изготовленные в ИБВВ АН СССР. Они выполнены в форме цилиндра длиной 28 мм, диаметром 17 мм, массой 12 г. Передатчики четко разделялись по своим сигналам за счет разнесения несущей частоты от 30 до 50 кГц и частоты следования импульсов от 1 до 4 Гц. Технология мечения, процессы пеленгации рыб, картирование их передвижений изложены нами ранее [9]. Длительность прослеживания отдельных рыб в наших наблюдениях составляла 13—37 сут. Первые 5 сут. местоположение меченых рыб регистрировали с интервалом 1—5 ч, в последующие 10 сут. — каждые 10—20 ч. Всего были трассированы перемещения 9 особей с длиной тела от 36 до 44 см.

Эхометрические съемки осуществляли с помощью рыбопоискового эхолота «Scipfer-607» с подключением к нему эхointегратора АЦЭИ-01. Кроме того, использовали эхолот «Koden CVS-888» с цветным дисплеем. Эхосъемки и расчет плотности, в ходе которых выявляли места скопления придонных и пелагических рыб на акватории 12X X 12 км, проводили по известной схеме [12].

Рыб отлавливали донным и пелагическим тралами с ячеей в кутке 6—12 мм. Время траления составляло 5—10 мин. для пелагического трала и 20 мин. для донного.

В закоряженных участках, где траления были невозможны, рыбу отлавливали разноячейными сетями. Весь улов подвергали биоанализу. Всего проведено 30 тралений и 10 проверок стандартного набора выставляемых сетей. Просмотрено содержимое кишечников 57 рыб, взятых из одного трала. В различных точках изучаемого района с помощью дночерпателя ДАК-1250 отобрано 40 проб бенто-

са. Фоновые характеристики среды (температура, содержание кислорода, величина рН, электропроводность, прозрачность воды) определяли с помощью гидроизмерителя «Ногита U-7».

Район наблюдений представлял собой типичный озерный участок Рыбинского водохранилища с глубиной на его русловой части 13—17 м, а на затопленной пойме — 7—10 м. Здесь встречались обширные закоряженные массивы, чередовавшиеся со впадинами озер или ровными участками бывших пахотных полей. Температура воды во время наблюдений варьировала от 16 до 18°C, скорость ветра от 0 до 8—10 м/с, облачность от 0 до 10 баллов, температура воздуха от 14 до 25°C. Существенных различий на обследованных участках в физико-химических показателях не отмечено: содержание кислорода варьировало от 7 до 10 мг/л, рН — 6.8—7.6, прозрачность по диску Секки колебалась в пределах 1.2—1.5 м.

В толще воды, преимущественно в горизонтах 4—7 м, в уловах доминировали снеток, ряпушка, синец и разновидовая молодь. Здесь встречались также чехонь, судак, плотва, окунь, единично ерш и лещ. Лещ был представлен в основном младшими и средневозрастными (3—6-летними) особями. Придонный комплекс был значительно беднее как по видовому, так и по возрастному составу рыб. Основную часть уловов на русле составляли крупный половозрелый лещ и синец (табл. 1).

Таблица 1

Численность (над чертой, — шт, под чертой — %) и биомасса (над чертой — кг, под чертой — %) уловов донных траленей (в пересчете на 10 мин траления)

Показатели	Лещ	Судак	Ерш	Синец	Окунь
Численность	28	1	12	35	1
	36	1	16	46	1
Биомасса	17.1	0.6	0.2	8.8	0.2
	63.3	2.6	0.7	32.6	0.8

Из этих рыб только лещ и ерш типичные бентофаги, синец интенсивно питается в придонных слоях воды фито- и зоопланктоном, а судак и окунь — хищничают. В закоряженных участках плотность леща была значительно ниже,

чем на русле, но наряду с лещом в придонных слоях часто встречались плотва, окунь, судак, налим, ерш и щука.

На исследованном участке водохранилища лещ распределялся неравномерно с колебаниями плотности от 10^{-3} до $3 \cdot 10^{-2}$ шт./м². Обычно на русле его плотность была значительно выше, чем на пойменных участках (в среднем $3.6 \cdot 10^{-3}$ шт./м²). Нередко на русле обнаруживали очень плотные концентрации, в то время как на смежных пойменных участках, отстоящих всего на 50—100 м, рыб оказывалось в сотни раз меньше. Скопления леща на русле были более устойчивы и во времени.

Рыбу для мечения отбирали из одного нагульного скопления. Фактически все наши подопытные особи до мечения обитали на одном небольшом участке русла (путь траления за 5 мин составлял около 300 м).

В первые сутки после мечения все особи продолжали оставаться вблизи места выпуска. На вторые сутки две из них отделились от основной группы и сместились на 1.5—2 км: одна — вверх, другая — вниз по течению. На третьи сутки еще один лещ стал постепенно подниматься вверх по руслу. На 4-е сутки сформировалось две группы рыб, условно названные нами номадной (особи, перемещающиеся на большой территории) и оседлой (менее подвижной). К этому времени три особи из первой группы удалились от места выпуска на расстояние 2—4 км (см. рисунок). Скорость не превышала 0.5—1 км/сут. Эти особи иногда задерживались, совершая поиск в разных направлениях с выходом на смежные участки затопленной поймы. Особи второй группы двигались вдоль русла, отклоняясь от места выпуска не более, чем на 500 м.

В последующие 10 суток картина распределения меченых рыб существенно не изменилась. К концу регулярных наблюдений, т. е. на 15-е сутки две поднимавшиеся вверх по руслу особи удалились от места выпуска соответственно на 7 и 5 км. При этом одна рыба перемещалась только в русле, а другая вышла на пойму. Особь, скатившаяся вниз, неоднократно пересекала русло и в конечном счете оказалась в одном из закоряженных участков на расстоянии около 4 км от русла, где на 13-е сутки наблюдений контакт с нею был потерян.

Оседлые особи оставались весь период наблюдений вблизи места выпуска, преимущественно на русловом участке с глубиной 13—17 м. В ряде случаев они выходили на глубины 8—10 м, но от русла не удалялись более



Трассы перемещений меченых лещей в открытой части Главного плеса.

1 — зона выпуска меченых рыб; местонахождение оседлых рыб, 2 — перемещения кочевых особей, 3 — заторное русло р. Мологи, старицы, озера.

чем на 0.2—0.5 км и пробыли на пойменных участках всего 10—15% общего времени.

Дальнейшие наблюдения за распределением меченых рыб были возобновлены на 26-е и 34-е сутки после выпуска. 4 особи из группы оседлых рыб по-прежнему фиксировали в 0.5—1 км от места выпуска. Одну из них отловили рыбаки через 3.5 мес. Из группы кочевых обнаружены только две особи, ушедшие вверх по течению: одна — в 10 км на русле, другая — в 6 км на смежном с руслом участке. С остальными рыбами контакт восстановить не удалось. Заметим, что поиск оседлых рыб в значительной степени облегчался малым диапазоном их перемещений. Несложной была регистрация кочевых особей, находящихся на русле.

Итак, в ходе телеметрических наблюдений за распределением меченых рыб из одного нагульного скопления было подтверждено существование двух типов особей, различающихся масштабом перемещений: одни — оседлые, длительное время занимали ограниченную территорию, составив-

Различия в составе пищи 2-х групп леща, % по массе

Организмы	Лещ с «сухим» спектром питания	Лещ в «спиром» спектром питания	Критерий Стьюдента t_{st}	Критерий Фьюшера F
	$\bar{x} \pm m \pm$	$\bar{x} \pm m \pm$		
<i>Oligochaeta</i>	77.60±4.77	54.85±8.81	2.27	1.01
<i>Procladius</i> sp.	17.86±3.06	16.85±5.56	0.16	1.02
<i>Cyrtotrichonemus</i> sp.	—	4.54±4.36	—	—
<i>Chironomus</i> sp.	—	1.44±0.98	—	—
<i>Tanytarsus</i> sp.	0.14±0.08	0.05±0.03	1.05	28.89
Куколки хирономид	0.01±0.01	0.14±0.09	1.44	24.50
<i>Sphaerium</i> sp.	3.60±1.74	20.49±6.53	2.50	4.16
<i>Acanthocyclops</i> sp.	0.13±0.12	0.30±0.13	0.96	2.83
<i>Cyclops</i> sp.	0.01±0.01	0.005±0.005	0.45	5.00
<i>Bosmina</i> sp.	0.034±0.031	0.12±0.11	0.75	3.13
<i>Leptodora kindtii</i>	0.58±0.30	1.18±0.74	0.75	1.84
<i>Vydrotrephes longimanus</i>	—	0.03±0.03	—	—
Количество исследованных рыб, шт.	44	13	—	—

шую по длине русла около 1—1.5 км, район перемещения других — номадных, был в 4—5 раз больше.

Анализ кишечников лещей, взятых с того же участка русла, где были отобраны рыбы для мечения, показал, что по спектру питания выловленных особей можно условно разделить на две группы, объединить в одну из них рыб с «широким» спектром питания, так как в их пищевом коме встречалось от 5 до 13 таксономических групп беспозвоночных, в другую — с «узким», включавшим 1—4 таксона кормовых организмов. В целом в составе пищи рыб из первой группы отмечено 17, а второй 10 компонентов (табл. 2). Основная часть пищи у особей обеих групп была представлена олигохетами, второе место занимали хирономиды и моллюски. В сумме эти организмы составляли более 90% от массы пищевого комка. Судя по критерию Стьюдента, лещи с «узким» спектром питания потребляли больше олигохет и меньше моллюсков, чем особи с «широким» спектром. Установлены статистически достоверные (по критерию Фишера F) различия в количестве потребления рыбами пищевых организмов: моллюсков *Spherium*, личинок хирономид *Tanytarsus*, куколок хирономид и ракообразных *Acanthocyclops*, *Bosmina*, *Cyclops*.

Качественные различия в питании выражались в полном отсутствии в кишечниках у лещей с «узким» спектром личинок *Chironomus*, *Syrptochironomus*, куколок хирономид, а также некоторых планктонных (*Bythotrephes*) и бентосных организмов (*Bithynia*, *Ostracoda*). (табл. 2).

Из данных (табл. 3) видно, что выделенные по характеру питания группы рыб достоверно ($t_{\alpha} = 3.59$, $P < 0.0005$) отличались и по индексам наполнения кишечников: у рыб с «широким» спектром питания этот показатель был почти в 2 раза выше, чем у рыб другой группы, хотя особи обеих групп имели одинаковую длину и массу тела.

Таблица 3

Средние размеры, масса тела и закармливаемость двух групп лещей

Группа рыб	Индекс наполнения кишечника, %00	Длина тела, мм	Масса тела без внутренних органов, г	Количество исследованных рыб, шт.
С «узким» спектром питания	106.80 ± 9.03	341.29 ± 5.62	767.16 ± 30.53	44
С «широким» спектром питания	182.51 ± 19.04	341.38 ± 14.71	760.77 ± 69.29	13

Таблица 4
Биомасса и агрегативность бентоса на исследуемом участке водохранилища в 1986 г.

Организмы	Русло		Сублитераль		Критерий Связности для биомасс
	Биомасса, г/м ³	Коэф. Ллойда	Биомасса, г/м ³	Коэф. Ллойда	
	<i>Oligochaeta</i>	1.81±0.57	1.92±0.53	2.93±0.72	
<i>Procladius</i> sp.	0.13±0.07	4.16±2.92	0.49±0.11	2.39±0.60*	2.72
<i>Chironomus plumosus</i>	1.21±0.68	4.80±3.43	0.47±0.19	5.60±2.92	1.04
<i>Cryptochironomus</i> sp.	—	—	0.005±0.003	2.50±4.39	—
<i>Tanytarsus</i> sp.	—	—	0.005±0.004	12.86±20.55	—
<i>Sphaeriidae</i>	0.16±0.07	3.17±1.76	0.31±0.18	10.67±8.40	0.77
<i>Dreissena polymorpha</i>	—	—	0.20±0.14	15.35±14.99	—
<i>Hirudinea</i>	—	—	0.012±0.006	6.83±6.36	—
Общий бентос	3.31±1.07	2.52±1.00	4.41±0.71	2.03±0.39*	0.62

Примечание. * — статистически достоверные ($P < 0.05$) значения коэффициента агрегативности Ллойда.

Таким образом, на данном конкретном биотопе разнообразность особей отмечена не только в стереотипах поведения, но и в питании рыб. Вполне логично отождествлять оседлых рыб с группой особей, имеющих «узкий», а Nomadных — «широкий» спектр питания, что, возможно, связано с освоением небольших нагульных акваторий первыми и откормом на обширной и неоднородной по биотопной структуре территории — вторых.

Анализ бентической фауны на русловых и пойменных участках показал, что при небольшом преобладании биомассы бентоса на пойме имелись существенные различия в его качественном составе (табл. 4). Так, если на русле бентос был представлен 4, то на пойме — 8 таксонами. Отсюда можно заключить, что выход на пойму обеспечивает Nomadным особям более широкий выбор кормовых организмов.

Наши данные согласуются с результатами, полученными Т. С. Житеновой [2—4] по исследованию питания леща в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в нагульный период, которая установила, что лещ, кроме участков затопленного русла р. Волги, использует для нагула смежные с руслом районы затопленной поймы, где обычно откармливаются мелкоразмерные особи с длиной тела 160—260 мм (возраст 4+—7+) и реже — более крупные (более 270 мм) половозрелые лещи. При нагуле на затопленной пойме состав пищи леща расширяется за счет личинок хирономид родов *Procladius*, *Cryptochironomus*, *Tanytarsus*, а также моллюсков *Pisidiidae* и зоопланктона. Основную же часть пищи составляют *Chironomus plumosus* и олигохеты. Судя по интенсивности использования лещом кормовых организмов в период с мая по октябрь, условия нагула на пойме, по мнению Т. С. Житеновой [4, 5], не хуже, чем на русле.

Экстраполируя результаты биотелеметрических наблюдений и особенности питания на отдельные скопления леща, можно предположить, что летом скопления состоят из особей с различным диапазоном перемещений и разным типом освоения нагульных биотопов. Одна из этих группировок (оседлые особи) использует кормовые ресурсы на ограниченной акватории, за пределы которой она не выходит длительное время. По терминологии И. А. Шилова [11], это интенсивный способ освоения территории. Группировка, перемещающаяся в поисках пищи на гораздо большей по площади территории (мобильные особи — экс-

тенсивный способ освоения территории), имеет большой выбор кормовых объектов, обеспечивающих соответственно более широкий спектр и интенсивность питания.

Разнокачественность поведения особей, т. е. дифференциация их на номадных и оседлых, обнаружена и у других видов рыб. Так, в популяции судака р. Северн на долю оседлых особей приходится 54%. Номадные особи уходят с мест поймки на 2—4 км, а отдельные из них выловлены в 22—34 км вверх и вниз по течению [22].

В популяции обыкновенного окуня в оз. Виндермере (Англия) подавляющее большинство особей ведет оседлый образ жизни, а в популяции щуки этого же водоема доля мобильных особей была значительно больше [24]. По данным одних авторов [7, 15, 25], щука — хищник — засадчик способна длительное время находиться на малых по площади участках, другие исследователи [14, 16] отмечают противоположную тенденцию в поведении у представителей этого вида.

В составе популяции другого хищника — бледноперого судака из оз. Чаутаука (штат Нью-Йорк) выявлены три группы особей. Большинство рыб (55%) использовали только один участок нагула, а часть (12%) — несколько участков. Остальные 27% особей не имели выраженных индивидуальных участков и были кочующими [17, 18].

Среди помеченных особей большеротого окуня озера в штате Миссисипи и оз. Мэри не было ни одной номадной [31, 33]. Исследования популяций этого вида другими авторами [13, 26, 27] в озере штата Мичиган показали отсутствие тенденции к оседлости, а у этого же вида из оз. Джорж (штат Флорида) и из озер штата Висконсин четко выделяются две группировки: оседлые и мобильные.

Противоречивые данные о разнокачественности в поведении одних и тех же видов из разных мест ареала, наличие или отсутствие в популяции двух групп особей (номадных и оседлых) и непостоянство в их соотношении объясняется, по-видимому, зависимостью этих показателей не только от экологии вида, но и от абнотических и биотических факторов среды конкретного водосема или биотопа, а также сезона года и времени суток, размеров-возрастного состава популяций и т. д.

Сезонные изменения площади домашних участков отмечены у озерных гольцов в двух сообщающихся высокогорных озерах Колорадо. Домашние участки весной, летом и осенью по площади значительно больше, чем в зимний период [30].

В р. Темзе и малой р. Моле (Англия) большая часть популяций плотвы и пескаря в период нагула осваивают ограниченные участки рек, а в нерестовый сезон перемещения носят более активный характер, при этом номадные особи перемещаются на большие расстояния [29, 32]. Сезонное варьирование в соотношении оседлых, «странствующих» и рыб с неуставленным типом освоения акватории отмечено для малоротых окуней в водохранилище Пиквик (р. Теннесси, США) [21].

Известно, что разнокачественность в поведении у рыб одной популяции может определяться размерами особей. Так, мечение разноразмерных большеротых окуней в одном из водоемов-охладителей в штате Южная Каролина показало, что номадные особи популяции были представлены крупными рыбами, а мелкие и среднеразмерные вели оседлый образ жизни [28].

При массовом мечении жилой форели и последующих многократных отловах ее на двух участках р. Гвиддон (Южн. Уэлс, Англия) установлено, что одни и те же особи форели время от времени меняют тактику освоения территории — становятся из оседлых «странствующими» и наоборот [20]. Причем зарегистрировано увеличение в естественной популяции форели доли номадного компонента, вызванное вселением в реку ювенильной форели, подращенной на рыбоводном заводе.

Таким образом, соотношение номадных и оседлых особей в популяциях есть величина непостоянная и определяется как состоянием окружающей среды, так и индивидуальными особенностями самих рыб, а смена стратегии пищевого поведения может быть как сезонной, так, возможно, и суточной. Например, в период нагула доля номадных особей леща в Главном плесе Рыбинского водохранилища составляет около 30%, а в Волжском — до 60%. При этом в обоих плесах оседлые особи не уходят с русла далее чем на 0.7—1.5 км от точки мечения, а номадные, нигде подолгу не задерживаясь, двигаются ориентированно вверх и вниз по течению на 6 км и более. Судя по уловам и эхометрическим съемкам, плотность рыб на обследованных участках русел была весьма незначительна — 10^{-4} — $3 \cdot 10^{-4}$ шт./м². В то же время кормовая база характеризовалась высокими биомассами бентоса — более 15 г/м². Кажется очевидным, что при столь обильной пище и низких плотностях ее потребителей (в нашем случае бентофагов) энергетически рыбам более выгодно открываться на ограниченных

участках, не затрачивая энергию на большие перемещения. Тем не менее часть особей показала относительно большой диапазон нагульных перемещений, масштабность которых определяется, по-видимому, не только обилием и доступностью пищи, но и индивидуальными особенностями самих рыб.

Из данных по перемещению меченых телеметрическими передатчиками лещей видно, что более половины (30 из 48) рыб в первые 3 суток остаются на площади радиусом не более 2 км. Однако четкую границу по разделению 2 групп провести нельзя, поскольку среди подопытных особей были рыбы с промежуточным диапазоном перемещений (большим, чем у оседлых, и меньшим, чем у мобильных):

расстояние от места выпуска в первые 3 сут	количество рыб, шт.
менее 1	13
1—2	17
2—4	7
4—6	3
6—8	4
более 8	4

В целом же поведение большинства прослеженных рыб отражает оседлый образ жизни, приверженность к ограниченному участку, а не к постоянному «блужданию» по обширной акватории. Отдельные особи, как было установлено при наблюдениях за поведением леща в руслах рек, могут оставаться на небольшом участке (несколько десятков метров) до 2 сут. [7].

Большая стабильность гидрологических условий русел в период нагула леща, четкая очерченность глубин (на их склонах всегда имеется резкий их перепад) упрощают ориентацию рыб в пределах русел, а это в свою очередь способствует формированию на таких участках устойчивых скоплений рыб с интенсивным типом освоения территории.

Пойменные участки Рыбинского водохранилища осваиваются лещом преимущественно экстенсивным путем. Характерной особенностью этих участков является большое экологическое разнообразие и мозаичность условий среды. Это четко прослеживается в специфике распределения грунтов, градиентов глубин и биомасс бентоса. Обычно на пойме бентос более агрегирован, чем на русле [1]. Большое влияние на длительность задержки рыб на пойменных участках, как и в прибрежье, несомненно, оказывают вет-

ровые волнения: при устойчивых ветрах значительная часть особой «сваливается» на русло, бывшие озера, подводные углубления, впадины, где глубина превышает 10 м. Но если глубоководные зоны (глубины более 10 м) используются рыбами постоянно и интенсивно, то пойменные и прибрежные, куда лещ выходит при благоприятных метеорологических условиях, осваиваются по экстенсивному способу.

Сочетание интенсивного и экстенсивного типов освоения нагульных территорий является одной из важных адаптивных сторон стратегии питания эвритопных видов, обитающих в относительно нестабильных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И. Качественное развитие зообентоса в водохранилищах Советского Союза//ИВВВ АН СССР. 1985. 84 с. — Деп. в ВИНТИ. 15.10.1985, № 2968—85 деп.
2. Житенева Т. С. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища. I//Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1980. № 46.
3. Житенева Т. С. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища. II//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 48.
4. Житенева Т. С. Особенности питания леща (*Abramis brama L.*) на биотопе серого ила в разных плесах Рыбинского водохранилища//Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981.
5. Житенева Т. С., Стрижнюкова Л. Н. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища. III//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 49.
6. Линник В. Д., Герасимов Ю. В. Поведение леща в нагульный период на высококорийном участке Рыбинского водохранилища//Конф. молодых ученых и специалистов СеврыбНИИпроекта: Тез докл. Петрозаводск, 1984.
7. Малинин Л. К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плесе Рыбинского водохранилища//Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971.
8. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.
9. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Спектор Ю. И. Биотелеметрия в рыбохозяйственной науке и практике. М., 1979.
10. Саранчов С. И. Разработка и результаты использования ультразвуковых передатчиков для мечения рыб//Вопросы промышленной гидроакустики. М., 1983.
11. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.
12. Юдаков К. И., Калихан И. Л., Теслер В. Д. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М., 1984.
13. Wall R. C. A tagging experiment on the fish population of Third Sister Lake, Michigan//Trans. Amer. Fish. Soc. 1947. Vol. 74, N 3
14. Chapman C. A., Maskay W. C. Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox lucius L.*//J. Fish. Biol. 1984. Vol. 25, N 1

15. Crossman E. J. Displacement, and home range movements of muskellunge determined by ultrasonic tracking//*Environ. Biol. Fishes.* 1977. Vol. 1, N 2.
16. Diana J. S. Diel activity patterns and swimming speeds of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta//*Can. J. Fish and Aquatic. Sci.* 1980. Vol. 37, N 9.
17. Ferguson R. G., Derksen A. J. Migrations of adult and juvenile walleyes (*Stizostedion vitreum vitreum*) in southern Lake Huron, Lake St. Clair, Lake Erie and connecting waters//*J. Fish. Res. Board. Canada.* 1971. Vol. 28, N 8.
18. Forney J. L. Distribution and movement of marked walleyes in Oneida Lake, New York//*Trans. Amer. Fish. Soc.* 1963. Vol. 92, N 1.
19. Gerking S. D. Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes//*Ecology.* 1953. Vol. 34, N 2.
20. Harcup M. F., Williams R., Ellis D. M. Movements of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Gwyddon, South Wales//*J. Fish. Biol.* 1984. Vol. 24, N 4.
21. Hubert A. W., Lackey R. T. Habitat of adult smallmouth bass in a Tennessee River Reservoir//*Trans. Amer. Fish. Soc.* 1980. Vol. 109, N 4.
22. Hunt P. C., Jones J. W. A population study of *Barbus barbus* (L.) in the River Severn, England. II. Movements//*J. Fish. Biol.* 1964. Vol. 6, N 3.
23. Kennedy G. J. A. Individual variation in homing tendency in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.)//*Anim. Behav.* 1981. Vol. 29, N 2.
24. Kipling C., LeGren E. D. Mark-recapture experiments on fish in Windermere, 1943—1982//*J. Fish. Biol.* 1984. Vol. 24, N 4.
25. Mackay W. C., Craig J. F. A comparison of four systems for studying the activity of pike and perch//*Proc. 4 Int. Wildlife Biotelemetry Conf. Halifax, Canada, 1983.*
26. Moody H. L. Recaptures of adult largemouth bass from the St. John's River, Florida//*Trans. Amer. Fish. Soc.* 1960. Vol. 89, N 3.
27. Parker R. A., Hasler A. D. Movement of some displaced centrarchids//*Copeia.* 1959. N 1.
28. Quinn T., Esch W., Hazen T. C., Gibbons J. W. Long range movement and homing by largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in a thermally altered reservoir//*Copeia.* 1978. N 3.
29. Stott B. The movements and population densities of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) in the River Mole//*J. Animal. Ecol.* 1967. Vol. 36, N 2.
30. Walch L. A., Bergersen E. P. Home range and activity patterns of lake trout in Central Colorado//*Fish. Res. (Amsterdam).* 1982. Vol. 1, N 4.
31. Warden R. L., Lorio W. J. Movements of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in impounded waters as determined by underwater telemetry//*Trans. Amer. Fish. Soc.* 1975. Vol. 104, N 4.
32. Williams W. P. The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bleak (*Alburnus alburnus* L.), dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the River Thames at Reading//*J. Animal. Ecol.* 1965. Vol. 34, N 1.
33. Winter J. D. Summer home range movements and habitat use by four largemouth bass in Mary Lake, Minnesota//*Trans. Amer. Fish. Soc.* 1977. Vol. 106, N 4.

Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища

Приводятся материалы по сезонной и возрастной изменчивости избираемых и летальных температур, а также анализируются механизмы термоадаптационных свойств леща.

Если проанализировать круг вопросов, касающихся адаптации холоднокровных животных к температуре [1, 10, 20, 23, 32, 36, 53, 58, 69, 72, 78, 87], то понятие термоадаптации в наиболее общем виде, очевидно, можно сформулировать так. Термоадаптация — это комплекс процессов и механизмов поведенческого, физиологического, биохимического и генетического характера, которые обеспечивают пойкилотермным организмам устойчивое функционирование (сохранение целостности структурно-функциональной организации системы) в определенных температурных интервалах и промежутках времени и направлены на частичную компенсацию скоростей метаболических процессов в меняющихся температурных условиях среды обитания животных.

Важное место в проблеме термоадаптации пойкилотермных животных занимают вопросы, связанные с изучением терморегуляционного поведения, а именно, процессов направленного самопроизвольного выбора живыми организмами в термоградиентной среде определенных температурных зон, которые рассматриваются как экологические оптимумы холоднокровных животных [21, 28, 65, 69, 72]. Другим основополагающим аспектом в исследовании термоадаптационных свойств холоднокровных животных является установление температурных границ термоустойчивости или толерантности. Между тем, возрастные и сезонные особенности указанных показателей, которые представляют и научный интерес в плане разработки теоретических основ термоадаптационных свойств рыб, и при

кладной, например, в аспекте аквакультуры и управления поведением животных, изучены недостаточно полно.

В настоящей работе обосновываются методы исследований, приводятся результаты сезонной и возрастной динамики избираемых и летальных температур, строятся модели и анализируются механизмы термоадаптации леща Волжской популяции Рыбинского водохранилища, а также рассматривается возможность использования этих показателей для оценки внутривидового и межвидового полиморфизма леща Центрального и Волжского плесов¹.

Принципы и методы исследования термоадаптационных характеристик рыб

Изучение термоадаптационных свойств рыб показывает, что для каждого организма существует определенный температурный интервал, в пределах которого продолжительность жизни животного меняется от 7—14 сут. на границах интервала до максимальной величины при температурах, оптимальных для жизнедеятельности. Эта величина, очевидно, соизмерима с максимальной продолжительностью жизни организмов конкретного вида. Данный интервал называют зоной температурной толерантности (терпимости, переносимости) животного, а его границы — границами зоны толерантности — пороговыми летальными температурами [71, 72]. Феноменологически организм на границе толерантности можно представить в виде сбалансированной системы, в которой скорость разрушения структурно-функциональной организации скомпенсирована скоростью восстановительных процессов (рис. 1). Процессы, приводящие к повреждению, и, в конечном счете, к смерти организма, могут иметь самые разнообразные механизмы в зависимости от продолжительности и интенсивности температурного воздействия [72, 87]. Наиболее типичными

¹ В Рыбинском водохранилище на основании массового мечения леща выявлены три группировки локальных стад (популяций) — Шекснинская, Моложская, Волжская, которые считаются достаточно изолированными системами и характеризуются определенными местами нереста, лагула и зямовки [43, 44]. Кроме того, выделяют четыре зоны жизнеобитания леща — Шекснинскую, Моложскую, Главную (Центральный плес) и Волжскую, отличающиеся морфологическими признаками — корреляторами [24].

причинами гибели считаются недостаток кислорода (гипоксия), чрезмерное увеличение или снижение проницаемости клеточных мембран, дефицит энергии для осуществления сопряженных ферментативных реакций, ослабление интегрирующей роли центральной нервной системы и целый ряд других факторов.

Кроме того установлено, что границы толерантности могут варьировать в определенных пределах, в частности, пороговая летальная температура меняется в зависимости от температуры акклимации и других факторов внешней среды. Самая высокая верхняя и самая низкая нижняя границы толерантности называются «предельными» или «конечными» пороговыми границами [72]. Именно конечная пороговая граница толерантности служит показателем, характеризующим предельные генетически определенные адаптивные возможности организма к температурному воздействию [58]. Предполагается, что внутри толерантной зоны процессы восстановления преобладают над разрушительными, чем и обуславливается значительный срок жизни животных в этой зоне, достигающий максимума в области оптимальных температур (рис. 1).

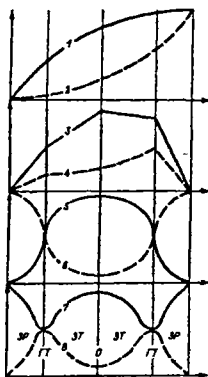
В энергетическом аспекте границы зоны толерантности определяются количественными взаимоотношениями между уровнями общего и основного обмена (рис. 1). Общий обмен, оцениваемый по интенсивности потребления кислорода при предельной нагрузке, отражает максимальные возможности образования в системе свободной энергии, т. е. энергии, способной совершать работу. Он всегда превышает уровень основного (или стандартного) метаболизма, который измеряется в состоянии покоя и отражает минимальные затраты свободной энергии на поддержание структурно-функциональной организации животного, или, иными словами, обеспечивает сохранение индивидуальной целостности системы [7, 19, 71, 72]. При этом состояние покоя представляется менее упорядоченным (организованным) по сравнению с активным режимом [28]. В количественном отношении толерантная зона может быть охарактеризована запасом свободной энергии, оцениваемым по разности между общим и основным обменом, и рядом других параметров, которые на границе толерантности резко меняют свои значения (рис. 1). Как известно, свободная энергия расходуется на развитие, рост, репродуктивные процессы, адаптивные перестройки, обеспечивая устойчивое функционирование организма при изменении условий сре-

ды. Поэтому зона толерантности может быть также названа областью температурной акклимации [72] или полем стационарных состояний животных [28, 32, 33].

Если температура среды превышает верхнюю границу зоны толерантности или опускается до значений, меньших нижней ее границы, то организм оказывается в зоне резистентности (сопротивляемости), где процессы разрушения преобладают над восстановительными (рис. 1).

Рис. 1. Схема некоторых характеристик холоднокровного организма в зависимости от температуры окружающей среды.

1 — интенсивность обмена при максимальной нагрузке [71, 72], 2 — то же в состоянии покоя [71, 72], 3 — параметры системы при максимальной нагрузке: интенсивность обмена, неравномерность, степень открытости, мощность, свободная энергия, упорядоченность или структурно-функциональная организация системы, 4 — то же в состоянии покоя, 5 — продолжительность жизни животного при постоянных температурах, относительная интенсивность восстановительных процессов, энергия для совершения работы (разность между общими и основным обменом) [71, 72], скоординированность действий [21], вклад дальнего порядка в организацию системы, частота встречемости организма в термобарической среде, устойчивость организма к внешним и внутренним воздействиям, количество возможных состояний системы, разнообразие изоформ белковых молекул, быстроедействие, разность между значениями одного и того же параметра (из числа входящих в пункты 3 и 4) у организма, находящегося под нагрузкой и в покое, 6 — относительная интенсивность разрушительных процессов, [71, 72], количество допустимых ошибок, время, необходимое для координации процессов, вклад ближнего порядка в организацию системы, 7 — число степеней свободы в системе, 8 — «напряжение» организма [21], сила взаимодействия между элементами системы; ЗР — зоны резистентных температур [71, 72], зоны стационарных процессов, ЗТ — зона толерантных температур [71, 72], зона стационарных процессов, ГТ — границы толерантных температур [71, 72], температура «фазового перехода» и инверсия показателей числа степеней свободы и силы взаимодействия. О — зона оптимальных температур [71, 72], область экстремума функционалов, описываемых кривыми 6—8. По оси ординат — параметры живой системы, по оси абсцисс — температура.



Зона резистентности характеризуется существенным сокращением продолжительности жизни организма по сравнению со средневидовой. Практически этот срок не превышает 7—14 сут. и резко уменьшается по мере удаления от границ толерантности, доходя до нескольких минут. Минимальный срок жизни обусловлен временем, необходимым для изменения температуры тела животного, и рассматривается как мгновенная смерть.

В зоне резистентности и вблизи ее границ как при постоянной, так и при непрерывно меняющейся температуре в поведении животных наступают характерные изменения, подразделяемые на три последовательно сменяющие друг друга фазы. В первой фазе наблюдаются такие поведенческие аномалии, как прекращение питания, внезапная взрывная активность с бросками на стенки аквариума и в глубину, вращение особей вокруг своей оси и быстрые движения жаберных крышек. Для второй фазы характерно состояние покоя с нарушенной координацией положения тела в пространстве в виде переворота на бок или вверх брюшком, прерываемое короткими вспышками плавания часто в этих же неестественных положениях тела, повышение частоты дыхания. Третья фаза определяется медленным прерывистым движением жаберных крышек, грудных плавников и глаз. Если рыб, находящихся в первой или второй фазе рассматриваемого процесса, снова перенести в более прохладную и насыщенную кислородом воду, то их жизнедеятельность практически всегда возвращается к норме, в то время как при переносе рыб с третьей фазы, все особи погибают [70]. Исходя из вышеприведенных теоретических положений и экспериментальных данных а также учитывая результаты опытов, указывающих на снижение интенсивности потребления кислорода при высоких неблагоприятных для жизнедеятельности рыб температурах [50], мы считаем, что метаболические характеристики резистентных зон, в дополнение к представлениям Фрая [71, 72], должны представлять собой убывающие от температуры функции (рис. 1). Итак, резистентные зоны могут рассматриваться как температурные интервалы, в которых невозможны процессы акклимации животных, или как области температур нестационарных процессов [33].

В экспериментальных условиях пороговые и конечные пороговые границы можно получить с определенной точностью двумя способами — методом «температурного скачка» и методом «критического термического максимума — минимума».

Суть метода температурного скачка состоит в том, что большое число особей одного и того же вида и возраста акклимируют к определенной температуре, характерной для жизнеобитания объекта, а затем помещают в серию аквариумов с дискретным набором различных постоянных значений температуры, высоких при определе ии верхней границы толерантности и низких при оценке ниж-

ней границы, и определяют в каждом аквариуме процент погибших в течение 7 или 14 сут. рыб. Затем на кривой зависимости процента гибели рыб от предоставленных температур путем интерполяции находят температуру, при которой за 7 или 14 сут. погибло бы 50% особей. Ее и называют пороговой летальной температурой. Для получения конечных пороговых летальных температур изменяют температуры акклимации животных до тех пор, пока пороговые летальные значения не достигнут предельной величины. Достоинством метода температурного скачка считается получение информации о динамике процессов в зоне резистентности [70, 72]. К недостаткам относят процесс резкой переброски рыб из одного аквариума в другой с различными температурами [90], дополнительное стрессующее воздействие переноса рыбы, не связанное непосредственно с температурой [70], чрезвычайную трудоемкость и большой расход подопытного материала [72].

Учитывая изложенное, а также основную цель нашей работы — изучение закономерностей изменения границ толерантности в зависимости от возраста рыб, сезона года и их принадлежности к той или иной популяции, мы использовали второй, менее трудоемкий способ — метод критического термического максимума — минимума.

Сущность этого метода состоит в том, что однородную группу организмов (или единичную особь), содержащуюся при определенных температурах акклимаций, помещают в аквариум и затем повышают (критический термический максимум) или понижают (критический термический минимум) температуру воды по закону, близкому к линейному, со скоростью, не допускающей отставания температуры тела от температуры окружающей среды. При этом синхронно регистрируют ряд последовательных изменений в поведении животного и соответствующую температуру среды. Для определения летальной температуры обычно используется наиболее четкая форма локомоторного ответа рыб, заключающаяся в потере равновесия — повороте на бок или на спину, и соответствующая второму типу поведенческой реакции по Эллиотту [70]. Оставленные при этой температуре животные, как правило, вскоре погибают¹, но выживают при возвращении в исходные темпера-

¹ Специальные опыты, проведенные нами на молоди леща, показали, что особи, оставленные при той же температуре, при которой произошел их переворот вверх брюшком, как правило, погибали в течение 0.1—1.2 ч, причем это время уменьшалось по мере увеличения скорости температурного воздействия.

турные условия. При установлении летальной температуры той или иной выборки особей для вычисления среднеарифметического значения обычно используют показания тех индивидов, которые выжили после контрольного помещения рыб в аквариумы со стартовой температурой. Остальные рыбы выбраковываются как получившие температурную нагрузку, превышающую уровень, необходимый для выявления пороговой границы [68, 76]. Экспериментальные исследования показывают, что при воздействии на организм рыб температурой со скоростью от долей до одного градуса в сутки летальные уровни, соответствующие конечным пороговым летальным температурам, достигаются методом температурного скачка [67, 70, 72, 90]. Используя высокие скорости температурных воздействий порядка $5-10^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ при одинаковых температурах акклимации и отсутствии разницы между температурой окружающей среды и телом рыбы, которая, помимо скорости температурного воздействия, зависит еще от массы животного и теплопроводности его тканей, получают летальный уровень, близкий по величине к пороговым летальным температурам, регистрируемым методом температурного скачка [6, 67, 70, 72]. И хотя в настоящее время метод критического термического максимума — минимума теоретически менее обоснован, чем метод температурного скачка, и не позволяет судить об особенностях протекания процессов в резистентной зоне [70, 72], тем не менее он получил широкое распространение в исследовании границ толерантности. Мы полагаем, что если будут известны время (t), в течение которого наступает реакция переворота на спину при определении пороговой летальной температуры методом температурного скачка, и разница между температурой акклимации и летальным пороговым уровнем (ΔT), то можно найти скорость, равную $\Delta T/t$, при которой величины критического термического максимума (минимума) и пороговой летальной температуры совпадут.

В настоящей работе при изучении границ толерантности рыб мы использовали две скорости температурных воздействий: $1^{\circ}\text{C}/\text{сут.}$ (или $0,042^{\circ}\text{C}/\text{ч}$) и $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$. Эквивалентом летального исхода служил переворот животных на бок или на спину. Число рыб в одной серии опытов составляло от 1 до 10 экз. Контроль за выживанием животных проводили только в отдельных сериях опытов. При этом возвращение температуры к акклимационному уровню осуществляли постепенно во избежание вторичных повреждающих про-

цессов. Опыты показали, что при скорости изменения температуры 0,042 и 5°C/ч рыбы, потерявшие координацию движений в результате термального стресса, при медленном возвращении их в аквариум с исходной температурой, как правило, выживают. Помимо описанных опытов, провели также ряд других контрольных экспериментов. В задачу одного из них входило проверить, действительно ли при скорости изменения температуры 0,042°C/ч мы получаем летальный уровень, соответствующий конечной пороговой летальной температуре. С этой целью летом сеголетков и половозрелых лещей акклимировали к различным температурам, а затем нагревали или же охлаждали со скоростью 0,042°C/ч до наступления реакции переворота. В результате было установлено, что внутри каждой возрастной группы исследованных рыб различия в летальных уровнях, соответствующих разным температурам акклимации, находятся в пределах погрешности метода (рис. 2, а). Таким образом, при данной скорости действительно достигаются значения конечных пороговых летальных температур.

Другая серия опытов была направлена на поиск скорости температурных изменений, которая позволила бы в широком интервале масс (возрастов) объектов определять пороговые летальные уровни. С этой целью использовали не прямой метод регистрации температуры внутренних тканей животного, который связан с рядом технических трудностей [14], а косвенный, основанный на сравнении летальных температур при высоких скоростях температурных воздействий, с конечным пороговым уровнем. Пороговые уровни при правильно выбранной скорости изменения температуры не должны превышать конечного летального уровня ни для одной из возрастных групп животных.

Был проведен сравнительный анализ летальных температур у рыб, подвергающихся в одном случае быстрым температурным воздействиям (5, 10 и 15°C/ч), а в другом — медленным (0,042°C/ч). В эксперименте участвовали особи леща от личинок до 16-летнего возраста массой от 0,01 до 1400 г, акклимированные к одной и той же температуре (18±2)°C. Как показывали результаты опытов, при скорости 15°C/ч у леща, начиная с 4-летнего возраста, летальные температуры систематически превышают конечный пороговый уровень, полученный при скорости 0,042°C/ч, что свидетельствует о появлении задержки между температурами водной среды и телом особи. Такого отставания не на-

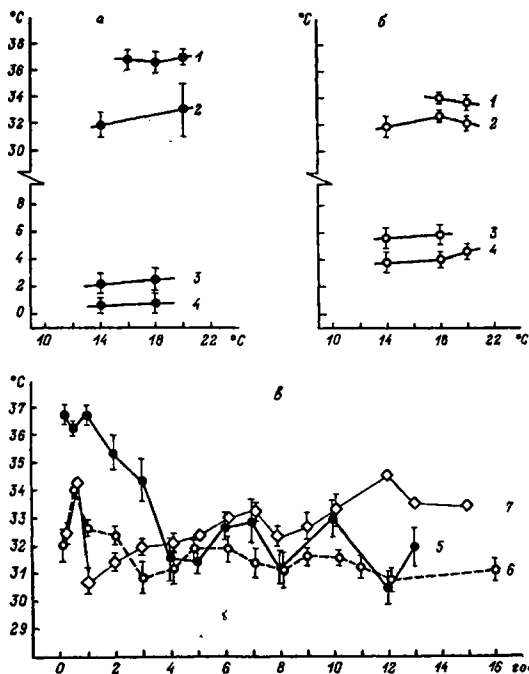


Рис. 2. Зависимость летальной температуры леща летом от температуры акклимации при скорости $0,042^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ (а) и $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ (б) и от возраста рыб (в).

1 — верхняя летальная температура молоди, 2 — то же половозрелых, 3 — нижняя летальная температура половозрелых рыб, 4 — то же молоди, 5 — верхняя летальная температура при скорости нагрева $0,042^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, 6 — то же при $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, 7 — то же при $15^{\circ}\text{C}/\text{ч}$. По оси ординат — летальная температура, по оси абсцисс: а, б — температура акклимации.

блюдается при скоростях 5 и $10^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, меньшая из которых в целях повышения надежности определения пороговых летальных температур и была выбрана для проведения экспериментальных работ (рис. 2, в).

При скорости 5 °С/ч ни сеголетки, ни половозрелые особи леща, акклиматизированные к температурам 14, 18 и 20 °С, не проявили существенных отличий при пороговых летальных уровнях (рис. 2, 6). Однако отсутствие зависимости термостойкости рыб от температуры акклиматизации в данном случае, очевидно, обусловлено тем, что использовались температуры, являющиеся типичными для летнего сезона, и не приводящие к качественным перестройкам в состоянии организма. Температурозависимые характеристики летальных исходов при скорости 5 °С/ч, по нашему мнению, должны проявиться в более широком интервале температур акклиматизации, и поэтому выбранная скорость температурного воздействия в целом отвечает определению пороговой летальной температуры.

Как известно, внутри зоны толерантности находятся области оптимальных температур. Хотя концепция оптимальности в биологии до конца не разработана, важнейшие положения этой области знаний очерчены. В их основе лежит экстремальный принцип, т. е. процедура отыскания минимального или максимального значения некоторой функции, описывающей тот или иной процесс, либо поведение целостной системы, а чаще процедуру отыскания функционала, являющегося обобщенной величиной ряда функций, экстремум которого и принимается за критерий оптимальности.

Одним из наиболее распространенных способов установления температурного оптимума подвижных животных является изучение их терморегуляционного поведения. При этом в роли интегрального функционала, служащего критерием оптимальности, обычно выступает максимальная частота самопроизвольного посещения объектами определенных температур в гетеротермальной среде. Эта зона температур рассматривается как область притяжения [72, 88], зона устойчивого стационарного состояния [28, 32—34] или область устойчивого неравновесия, если пользоваться терминологией Э. С. Бауэра [4].

Температуру, избираемую животными, В. С. Ивлев [21] связывал с экологическим оптимумом, т. е. с таким состоянием, в котором все физиологические процессы скоординированы наилучшим образом, а сам организм находится в минимальном напряжении. Понятие «минимального напряжения» организма нами интерпретируется как минимальная сила взаимодействия между элементами в живой системе. Действительно, в дальнейшем было показано, что организм рыб при избираемой температуре обладает мак-

симальной физиологической лабильностью (быстродействием), минимизирует число допускаемых ошибок и время установления скоординированных процессов, характеризуется наибольшей способностью к адаптивной перестройке своего внутреннего состояния, что, в частности, проявляется в наибольшем разнообразии изоформ белковых молекул [28, 32, 34]. В области избираемых температур обнаружены экстремумы и многих других физиологических процессов: например скорость роста, кровяное давление в покое и под нагрузкой [66]. Энергетическую сторону температурного оптимума Фрай [71, 72] связывал с максимальной величиной энергии, которая может расходоваться на совершение работы. Изучая температурные зависимости интенсивности потребления кислорода в состоянии покоя и под нагрузкой одновременно с избираемыми температурами рыб, Бретт [66] и другие исследователи [65] установили, что максимальная разница между общим и стандартным обменами реализуется именно в зоне избираемых животными температур. С позиций термодинамики и теории автоматического регулирования [28] этот факт может быть интерпретирован как проявление системой максимального возможного запаса (дисбаланса) свободной энергии при оптимальной температуре, как повышение устойчивости организма к ряду внешних воздействий, коррелятивное увеличение разнообразия и числа степеней свободы в пределах зоны толерантности системы (рис. 1).

По-видимому, результатом удовлетворения температурных требований, возникающих на каждой из стадий жизненного цикла организма, должно стать максимальное увеличение продолжительности его жизни. Следовательно, кривая изменения избираемой температуры в процессе онтогенеза животного может быть названа оптимальным температурным крестом.

Избираемая температура, по мнению ряда исследователей [65], является видоспецифическим и, очевидно, наследуемым показателем. Полагают, что видовая норма поведенческих, физиологических и биохимических реакций организма, в частности, таких как предпочитаемая температура, наследуется полигенно, т. е. обеспечивается большим числом генов [25, 73]. В то же время известно, что значения избираемых рыбами температур в пределах генетически детерминированной нормы реакции могут меняться под воздействием различных факторов, таких как заболевание [15, 89], голодание [12, 16, 80], соленость [79], уровень

освещенности [60, 81] и т. д. Это свидетельствует о наличии в явлении термоизбирания и средовой, фенотипической компоненты.

В настоящее время установлено также, что в толерантной зоне температур организм рыб может проявлять либо один, либо два температурных оптимума. Число избираемых уровней для большинства исследованных видов постоянно на протяжении жизненного цикла животного, но имеются виды, у которых количество оптимальных температурных уровней меняется в процессе онтогенеза [11, 30, 32—34].

Как следует из вышеизложенного, для определения оптимальных температур могут использоваться различные показатели и, следовательно, различные методы исследования. В данной работе применяли поведенческий критерий, оценивающий частоту встречаемости животных в интервале температур их жизнеобитания. Экстремум частоты встречаемости и принимали за оптимальную температуру. Известны две различные методики, позволяющие получать такие данные. Основу первой составляет процесс самопроизвольного перемещения рыб в пространстве с распределенным градиентом температур, включающим все значения температур толерантной зоны, в результате чего организмы сосредотачиваются в определенном участке установки с требуемой температурой [45, 82]. Вторая группа способов определения избираемой температуры может быть условно названа «временной». Сущность этой методики заключается в том, что в установке автоматически осуществляется нагрев или охлаждение воды до нужной температуры, причем сигналом для изменения термального режима служит местонахождение рыбы в одном из двух отсеков устройства. Таким образом, само животное управляет процессом изменения температуры, со временем добываясь создания оптимальных для себя температурных условий [84].

Мы применяли первую методику, поскольку она позволяет проводить исследования как на единичных особях, так и на группе животных различных размеров. Опыты проводили, как правило, с группой особей, состоящей из 3—10 экз., в установках с горизонтально распределенным градиентом температур [33]. Рыб помещали в ту часть установки, в которой температура воды отвечала условиям их предыдущего пребывания. Время наблюдения за распределением рыб в термоградиентной установке составляло 10—15 сут. [33, 34], т. е. оно заведомо соответствовало та-

кому промежуток, в течение которого животные всегда успевали выбрать в термоградиентной среде определенную температуру и находиться в этой зоне в течение 3—6 суток [34]. Таким образом, время наблюдения за перемещением рыб в термоградиентной среде от момента их помещения в установку до выбора ими статистически не различающихся друг от друга среднесуточных значений температур отвечало наиболее вероятному времени акклимации сахарных животных к новым условиям [58]. За сутки обычно производили от 4 до 8 измерений, отражающих распределение рыб в термоградиентной среде. Затем строилась кривая динамики среднесуточного распределения рыб в зависимости от температуры за все время проведения эксперимента, а за избираемую (оптимальную) температуру принималось среднее значение среднесуточных температур на стационарном участке.

Все опыты по изучению летальных и оптимальных температур леща проводили при естественном фотопериоде. За температуру акклимации рыб принимали средние значения температур их пребывания в естественных или лабораторных условиях за последние 10 сут. до посадки животных в экспериментальные установки. Подопытных рыб кормили в акклимационных аквариумах и в экспериментальных установках дождевыми червями, олигохетами или рыбным фаршем только при температурах выше 10°C, так как при более низких температурах животные в основном не питались. В опытах по определению летальных температур при скорости температурного воздействия 5°C/ч рыб не кормили, поскольку эксперименты были непродолжительными.

Для установления общей картины возрастных и сезонных изменений избираемых и летальных температур были привлечены результаты всех опытов, накопленных к настоящему времени в лаборатории. Статистическую обработку экспериментального материала проводили по общепринятой методике [42] с доверительным интервалом для уровня значимости 0.05.

Сезонные особенности термоадаптационных свойств молоди и половозрелых особей леща

Исследование избираемых и летальных температур леща в зависимости от сезона года были выполнены на двух возрастных группах рыб, различающихся между собой таким важным качественным признаком как режим функцио-

нирования половой системы, — молоди (сеголетки, годовики, двухлетки) и половозрелых особях (возраст от 8 до 16 лет).

При изучении сезонной динамики избираемых температур молоди проведены следующие серии экспериментов. В первой серии опытов рыб ежемесячно отлавливали из водоема и помещали в отсеки термоградиентной установки с температурой, соответствующей природной. В результате было установлено (рис. 3, а), что с октября по март молодь в термоградиенте выбирает температуру $(5.5 \pm 0.6)^\circ\text{C}$, тогда как с апреля по август $(27.6 \pm 0.5)^\circ\text{C}$. В сентябре рыбы, температура содержания которых до опыта не опускалась ниже 15°C , предпочитали летний уровень температуры, а особи, содержавшиеся при температурах 14°C и ниже — зимний уровень. Таким образом, молодь леща по отношению к температуре проявляет в течение года два уровня избираемой температуры или два устойчивых стационарных состояния [27, 29, 34, 35, 45], к которым она стремится в термоградиентных условиях зимой и летом, и которые, судя по литературе [22, 65, 66], должны характеризоваться различным энергетическим бюджетом.

Приведенные выше данные не давали ясного представления о сезонной смене зимнего избираемого уровня температуры на летний и наоборот. Поэтому зимой и летом были проведены дополнительные эксперименты, в которых сеголетков и годовиков леща акклимировали к постоянным температурам, охватывающим весь толерантный диапазон: 2, 5, 10, 15, 20, 25 и 30°C . Температуру воды после отлова рыб плавно доводили до соответствующего уровня со скоростью $0.042^\circ\text{C}/\text{ч}$, после чего животных содержали при постоянных температурных условиях не менее 2 нед.

Как зимой, так и летом, молодь, акклимированная к температурам от 2 до 13°C , выбирала в термоградиенте преимущественно зону с температурой $6-7^\circ\text{C}$, хотя рыбы без видимых нарушений в поведении свободно перемещались в установке с температурой от 0 до $15-17^\circ\text{C}$ (рис. 3, б). Особи, акклимированные к температурам $15-30^\circ\text{C}$, сосредотачивались в зоне около 27°C , однако свободно могли плавать и при температурах от $13-14$ до 37°C [13]. Иногда рыбы самопроизвольно [45] или принудительно перемещались из отсеки с летним значением температуры и обратно. В случаях, когда животные не могли сразу выйти из секций установки с неблагоприятными температурами или вовремя

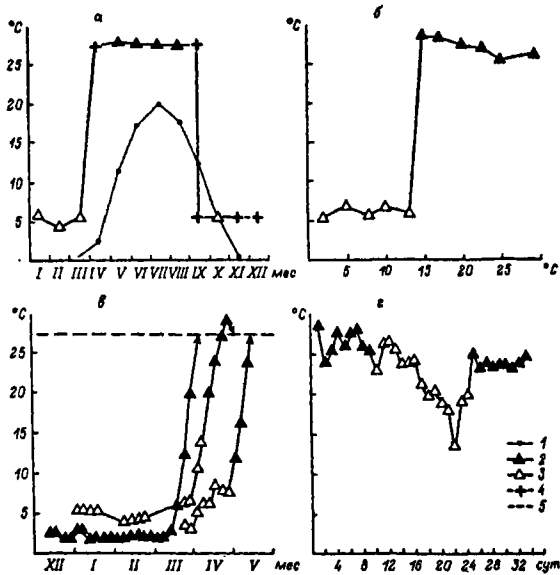


Рис. 3. Зависимость избирасмой температуры молоди леща от сезона года (а), температуры акклимации (б), сезона года и наличия корма в термоградентной установке (в) и режима кормления в летний сезон (г).

1 — сезонный ход температуры в водоеме, 2 — избирасемая температура рыб при наличии корма, 3 — то же при отсутствии корма, 4 — вероятные значения избирасемой температуры рыб (точные значения не были получены ввиду ограниченного интервала предоставленных в градиенте температур), 5 — летний уровень избирасемой температуры. По ось абсцисс: б — температура акклимации.

не были перенесены экспериментатором в прежде выбранные термозоны, у них наблюдается сначала потеря координации движения, затем переворот вверх брюшком (шоковое состояние), и через некоторый промежуток времени часть особей погибает.

Таким образом, эти экспериментальные данные свидетельствуют о том, что молодь леща можно перевести с од-

ного избираемого уровня на другой посредством внешнего температурного воздействия в любой сезон года при постепенном изменении температуры среды и акклимации животных в течение 2 нед. к постоянной температуре. Зона переходных температур, ниже которых происходит выбор низкого энергетического уровня, а выше которых — высокого, приходится на область 14 °С.

В третьей серии опытов исследовали влияние корма на переход рыб с одного избираемого уровня температуры на другой. При длительном (до полугода) содержании в термоградиентной установке и наличии в ней пищи, рыбы, акклимированные к температурам ниже 15 °С и помещенные в установку в декабре, пребывали при низких зимних температурах вплоть до марта, не питаясь (рис. 3, в). В начале марта молодь проявила пищевую активность, а в середине месяца перешла в зону летнего избираемого уровня [45]. В то же время при отсутствии корма в установке особи оставались в отсеках с низкими температурами до конца мая. Перевод рыб на летний уровень в период с середины марта до июня осуществлялся только при внесении в установку пищи. Молодь, длительно голодавшая летом (август — сентябрь) в термоградиентных условиях, сначала понизила свой избираемый уровень с 27 до 14 °С, а затем вновь увеличила его до 20 °С [12]. Такое поведение рыб, по нашему мнению, обусловлено тремя основными причинами: ограничением нижнего предела температур, перемещениями рыб в поисках пищи и питанием рыб обрастаниями со стенок установки на 10—15 суток с момента голодания. Внесение в термоградиентную установку в это время корма позволяло рыбам в течение 2 сут. практически полностью возвратиться на прежний уровень 25—27 °С (рис. 3, г).

Изучение границ термоустойчивости молоди, акклимированной к температурам, соответствующим или близким сезонной термике в водоеме, показало (рис. 4, а), что при нагреве среды со скоростью 0.042 °С/ч значения верхних летальных температур составляют около 37 °С и практически не зависят от фазы годового цикла жизнедеятельности. Нижние летальные температуры при медленном термальном воздействии летом имеют значения 0,8 °С, а зимой рыбы переносят температуры, близкие к нулевым. Летальный уровень для этой возрастной группы животных, по-видимому, лежит в отрицательной области температур и его предельным значением служит температура замерзания жидкости тела пресноводных рыб — 0.55 °С [86].

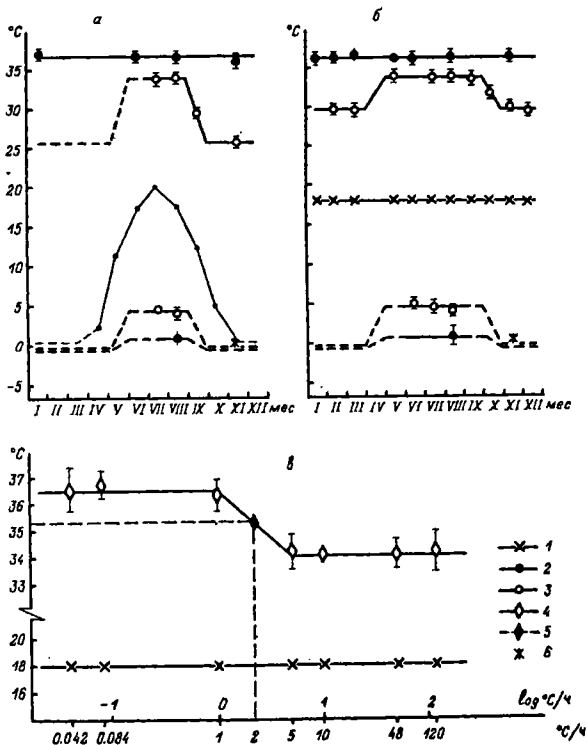


Рис. 4. Летальные температуры молоди леща при температуре акклимации, соответствующей естественному ходу температур в водоеме (а), и экспериментальной, постоянной во все сезоны года (б), и различных скоростях нагрева в летний сезон (в).

1 — температура акклимации (18 ± 2) °C, 2 — верхняя и нижняя летальные температуры при скорости воздействия 0.042 °C/ч, 3 — то же при 5 °C/ч, 4 — верхняя летальная температура при различных скоростях нагрева, 5 — летальная температура для критической скорости температурного воздействия, 6 — отсутствие летального исхода при температурах около 0.1 °C для скоростей охлаждения 0.042 и 5 °C/ч. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Для скорости температурного воздействия $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ наличие сезонной динамики летальных температур обозначилось более четко. Так, при нагреве в летний период летальные температуры составили 34°C , а в зимний — 26°C . При охлаждении летом летальный исход наблюдался при 4.5°C . Зимой резкое охлаждение тела рыб с температурой акклиматизации $2-5^{\circ}\text{C}$, типичной для этого сезона, вплоть до нулевых температур, не вызывало потери координации движений животных, а, следовательно, и их гибели в данных температурных условиях.

Для того, чтобы выяснить, какой вклад в общую термостойчивость вносят непосредственно явления акклиматизации, осуществляющиеся, как известно, за одну-две недели, а какая доля обусловлена более продолжительными внутренними циклами, не связанными с температурными изменениями в природе, в течение года были проведены исследования летальных уровней на рыбах, акклимированных к одной и той же температуре. Эта температура, выбранная в виде средней 18°C между нулевым значением и верхней летальной границей 37°C реального интервала жизнеобитания молоди леща, принадлежит к области акклиматизационных температур, из которых рыбы предпочитают избирать летний оптимальный уровень — 27° .

Данные опыты показали, что летальные температуры при скорости $0.042^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ практически не изменились по отношению к полученным при температурах акклиматизации, соответствующих годовому термальному циклу (рис. 4, б). При высокой скорости нагрева $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ разницы в летальных температурах молоди леща, акклимированного к постоянной температуре и взятого из природных условий, в летний сезон также обнаружить не удалось. Зимой же летальный уровень молоди, содержащейся при температуре 18°C , составил 30°C , оказавшись на 4°C выше, чем у рыб, взятых из природной среды. Таким образом, изменения физиологического состояния особи, обусловленные, с одной стороны, навязанным годовым ритмом температуры окружающей среды, а с другой — внутренним циклом жизнедеятельности, вносят приблизительно равный вклад (4°C) в сезонное понижение верхнего летального уровня. Что касается процесса охлаждения в зимний период, то все подопытные особи при температурах, близких к $0.1-0.2^{\circ}\text{C}$, выжили. Выявленные сезонные вариации летальных уровней у молоди леща при скорости изменения температуры воды $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ качественно согласуются с экспериментальными данными,

полученными на 3 видах рыб (*Etheostoma flabellare*, *Etheostoma blennioides*, *Etheostoma caeruleum*), обитающих в реках Северной Америки, летальные значения которых при высоких скоростях нагрева также обнаруживают снижение в зимний период времени и повышение в летний [76].

Совокупные данные по летальным уровням молоди леща в зависимости от акклимационных температур, соответствующих сезонному ходу водоема (рис. 4, а), и при акклимации животных к постоянной температуре в течение года (рис. 4, б), позволяют выделить два периода, характеризующиеся изменением летальных значений: весенний (апрель) и осенний (октябрь). Эти периоды согласуются с сезонными сроками спонтанного перехода рыб с зимнего уровня на летний в условиях термоградиента (март — апрель). Кроме того, время изменения летальных температур совпадает с самопроизвольной сменой хаотического движения рыб на упорядоченное круговое при их содержании в цилиндрических аквариумах с условиями среды, близкими к естественным. Эта смена поведенческой реакции приходится на апрель — май и октябрь — ноябрь [31]. Описанные временные периоды количественных изменений различных показателей рыб мы связываем с качественными изменениями состояний животных, т. е. с определенными физиолого-биохимическими перестройками холоднокровного организма, находящимися под контролем внутреннего окологодового (циркадного) ритма и синхронизирующимися комплексом внешних условий, в том числе фотопериодом и температурой [1, 39, 51, 52, 91].

Помимо статистических параметров, к которым относятся летальные температуры, полученные при константных скоростях термальных воздействий 0.042 и 5°C/ч, у молоди леща были определены и динамические характеристики его термоадаптационных свойств. С этой целью в летний сезон при температуре акклимации 18°C изучали динамику уровня летальных температур рыб в широком интервале скоростей от 0.042 до 120°C/ч. опыты показали, что при скоростях нагрева от 0.042 до 1°C/ч летальные уровни соответствуют конечным пороговым значениям 36.6°C и не зависят от скорости изменения температуры воды (рис. 4, в). Другой стационарный уровень, также не проявляющий достоверных различий в летальных исходах и отражающий значения пороговых температур 34°C, установлен для скоростей 5—120°C/ч. Переход с одного летального уровня на другой осуществляется при скорости 2°C/ч, которую мы

рассматриваем как критическую скорость ($v_{кр}$) изменения адаптивных механизмов, приводящих животных к гибели при более низком значении летальной температуры. Конечный пороговый уровень, выражающий собой предельно допустимые возможности к температурной адаптации, на наш взгляд, отражает скоординированное протекание всего комплекса физиолого-биохимических процессов и характеризуется реализацией наиболее медленных перестроек в целостном организме. Скорость этих перестроек, а, следовательно, и время адаптации соответствует верхней границе интервала скоростей, при которых еще достигаются значения конечных пороговых уровней, т. е. скорости $1^\circ\text{C}/\text{ч}$ (v_1) или времени t_1 , равного 19 ч ($t_1 = \Delta T_1/v_1$, где $\Delta T_1 = T_{к.пл.} - T_{акк.}$). Гибель рыб при медленных температурных воздействиях, по всей видимости, обусловлена дефицитом свободной энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности организма. Пороговый летальный уровень при различных скоростях температурных воздействий указывает на тот факт, что скоординированные взаимодействия между отдельными физиолого-биохимическими процессами, требующие длительного времени, в организме уже не реализуются, что и приводит к более низким значениям летальных температур, которые поддерживаются за счет быстрых перестроек, но обслуживающих уже локальные, частные физиолого-биохимические процессы (или подсистемы). Скорость температурных воздействий, при которых не успевают устанавливаться скоординированные процессы, определяется нижней границей высоких скоростей, т. е. скоростью $5^\circ\text{C}/\text{ч}$ (v_2) или временем t_2 , равным 3 ч ($t_2 = \Delta T_2/v_2$, где $\Delta T_2 = T_{п.л.} - T_{акк.}$). Критическое время ($t_{кр}$), отделяющее временной интервал скоординированного протекания комплексов физиолого-биохимических процессов в организме от периода неупорядоченных взаимодействий определяется как $t_{кр} = T_{кр}/v_{кр}$ и составляет 9 ч. Здесь критическая летальная температура ($T_{кр}$) представляет собой среднюю между конечной пороговой и пороговой летальной температурами, а критическая скорость ($v_{кр}$) устанавливается графически, проекцией значения $T_{кр}$ на ось скоростей (рис. 4, в).

Исходя из вышесказанного, адаптацию молоди леща к меняющимся температурным условиям можно описать следующей моделью.

На уровне целостного организма или макроуровне в интервале температур жизнеобитания молодь леща имеет

два избираемых уровня: низко- и высокотемпературный, которые характеризуются повышенной частотой встречаемости рыб в термоградиентной среде и наибольшей продолжительностью жизни животных при соответствующих температурах. Интервалы температур, из которых происходит выбор нижнего и верхнего уровней, разделены переходной зоной. Состояния рыб при избираемых температурах рассматриваются нами в виде двух дискретных устойчивых неравновесных стационарных состояний и расцениваются как инвариантные, т. е. качественно сходные между собой (рис. 5).

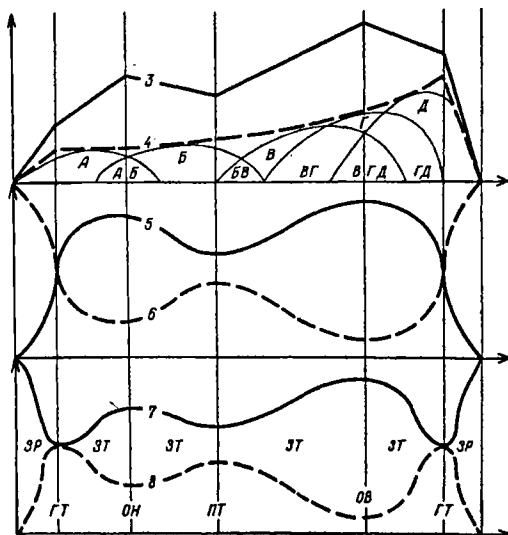


Рис. 5. Схема поведения некоторых параметров молоди леща в зависимости от температуры.

ОН и ОВ — нижний и верхний температурные оптимумы, ПТ — переходная температура, А, Б, В, Г, Д — кривые температурных зависимостей активности гипотетических изоферментов, АБ, БВ и т. д. — температурные интервалы совокупного действия изоферментов. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

На физиологическом или мезоуровне организм можно представить как неоднородную систему, состоящую из множества подсистем — органов, тканей, клеток и т. д., каждая из которых характеризуется своими индивидуальными статическими и динамическими особенностями. Основу функционирования этих подсистем составляют процессы преобразования, хранения и переноса вещества, энергии и информации уже преимущественно на молекулярном уровне организации материи. При таком подходе к анализу живого организма наиболее существенными параметрами, отражающими функционирование сложной открытой гетерогенной системы, на наш взгляд, являются среднестатистические величины разнообразия элементов, силы связи между ними, времени, необходимого для установления скоординированного, кооперативного взаимодействия между компонентами системы, а также разница между величинами интенсивности энергетического обмена, неравномерности, степени упорядоченности в покое и под нагрузкой и т. д. В рамках мезоуровня у молодого леща, как и на макроуровне, выделяются два инвариантных состояния, соответствующие высокому и низкому значениям избираемой температуры. Качественное подобие этих состояний проявляется в аналогичном поведении интегрирующих параметров. Различия между ними носят преимущественно количественный характер и выражаются в неодинаковой амплитуде экстремумов рассматриваемых функционалов (рис. 5).

На молекулярном или микроскопическом уровне организации между двумя рассматриваемыми состояниями является качественное отличие, связанное с адапционными изменениями биохимического состава организма, в частности, с наличием двух различных комплексов изоферментов, липидов и других химических соединений, обеспечивающих существование животного при низких и высоких температурах. Иными словами, смена избираемых уровней у холоднокровных животных во многом определяется сезонной качественной стратегией адаптации в терминологии Хочачки, Сомеро [78].

Связь между множественностью форм изоферментов и энергетическим метаболизмом животных может быть проиллюстрирована следующей упрощенной схемой. Температурная зависимость активности изоферментов, катализирующих одну и ту же биохимическую реакцию, графически представляется в виде последовательного ряда частично пересекающихся куполообразных кривых, которые в сово-

купности охватывают весь интервал температур жизнедеятельности организма (рис. 5). Аналогичную картину можно было бы изобразить и для всех других ключевых ферментов клеточного метаболизма. Суммарный энергетический эффект этих реакций, приводящих в конечном счете к синтезу молекул АТФ, описывается интегральной кривой основного обмена. Области температур, где осуществляется перекрытие кривых ферментативной активности, служащие, по-видимому, источником различных нелинейных эффектов, соответствуют в данной модели зонам предпочитаемых температур животных.

Предполагается, что в состоянии относительного покоя фермент — субстратный комплекс работает при минимальных концентрациях субстрата [78] и отдельные изоферменты вносят более или менее одинаковый вклад в величину основного обмена. При интенсивной физиологической нагрузке концентрация субстрата, согласно представлениям Хочачки и Сомеро [78], приближается к максимальной. Поскольку конкретные молекулярные формы фермента могут существенно различаться по своим кинетическим характеристикам, достигая насыщения при различных концентрациях субстрата, то степень их вклада в величину общего обмена окажется существенно неравноценной. Этот процесс равносителен ограничению разнообразия системы или росту ее упорядоченности. Уменьшение разнообразия при увеличении активности организма может быть достигнуто и за счет вступления отдельных изоферментов или других молекул в сложные комплексы друг с другом (или олигомерные ансамбли). Высокое значение числа степеней свободы, характерное для состояния покоя, в избираемых температурах по сравнению с другими температурами толерантной зоны, достигает максимальных величин. Данное обстоятельство и является основой для создания наиболее высокого уровня организации, неравновесности и энергетического обмена системы в режиме максимальной активности. Неодинаковая степень молекулярного разнообразия системы в состоянии покоя и под нагрузкой приводит к разным температурным зависимостям основного и общего обмена, причем последний, по нашему мнению, у молодых леща должен описываться двухвершинной кривой (рис. 5).

Высокий уровень молекулярного разнообразия, проявляющийся в наличии двух специализированных ферментативных комплексов, обеспечивает молодых леща чрезвычайно широкий интервал температур жизнеобитания (от -0.5

до 37 °С). При этом приспособление к отклонениям от двух основных уровней избираемой температуры (в пределах 0—13 °С и 15—30 °С) осуществляется главным образом за счет модуляционных преобразований низко- или высокотемпературного базового набора белков, например, путем конформационных перестроек ферментов, а также на основе изменения их концентрации, что соответствует «модуляционной» и «количественной» стратегии адаптации в представлении Хочачки и Сомеро [78].

Можно предположить, что высокотемпературный уровень, соответствующий в природных условиях периоду нагула, характеризуется большим дисбалансом свободной энергии и разнообразием биохимического состава организма. В частности, в процессах пищеварения, требующих функционирования различных гидролитических ферментов, могут принимать участие одноименные ферменты микрофлоры и кормовых объектов, увеличивающих разнообразие гидролаз [56]. Низкотемпературный уровень, соответствующий в природе зимнему состоянию, когда рыбы, как правило, не питаются, по-видимому, характеризуется меньшим разнообразием макромолекул, выполняющих те же функции, и пониженной величиной свободной энергии. При быстром перемещении рыб с одного избираемого уровня на другой наступает шоковое состояние организма, зачастую приводящее к летальному исходу. Без угрозы для жизни этот переход может быть осуществлен в любой сезон года путем постепенной переакклимации, достаточно медленной для адаптивной смены биосинтеза новых изоферментов. Смена одного избираемого уровня температуры на другой может реализоваться и спонтанно (рис. 3, в). Так, в условиях термального градиента при естественном фотопериоде и доступности корма подобный переход с низкоэнергетического «зимнего» уровня на более высокий «летний» осуществляется самопроизвольно. Предполагается, что фотопериод в данном случае играет роль фактора, синхронизирующего в организме рыб некоторый эндогенный процесс, подготавливающий организм к предстоящему сезонному изменению его состояния [32, 34]. Необходимой предпосылкой достижения нового энергетического уровня служит присутствие пищи в среде.

Аналогичный спонтанный переход на низкотемпературный уровень возможен и в осенний период, но уже в условиях голодания. Гипотетический механизм этого процесса следующий. Достигнув зоны переходных температур 13—

14°C и пробы там время, необходимое для синтеза новой группы изоферментов (1—2 нед), организм может перейти на более экономичный зимний режим функционирования.

Так же, как и конечная избираемая температура, предельные границы термальной устойчивости (конечные пороговые летальные температуры) и «переходная» температура рыб являются наследуемыми признаками и находятся под контролем цирканного ритма. Внешние факторы, например, акклимация к определенным температурам [87] или отсутствие пищи [37], в известных пределах влияют на положение границ толерантной зоны. Нижняя и верхняя пороговые летальные температуры и переходная температура являются, по-видимому, точками инверсии таких параметров живой системы, как число степеней свободы и сила взаимодействия компонентов.

Перечисленные положения и составляют основу 2-уровневой модели температурной адаптации молодежи леща.

Изучение терморегуляционного поведения половозрелых особей леща в зависимости от сезонного хода температур в водоеме показало, что значения температуры, выбираемые летом и зимой, достоверно не различаются между собой и находятся в интервале от 5 до 10°C (рис. 6, а). Исключе-

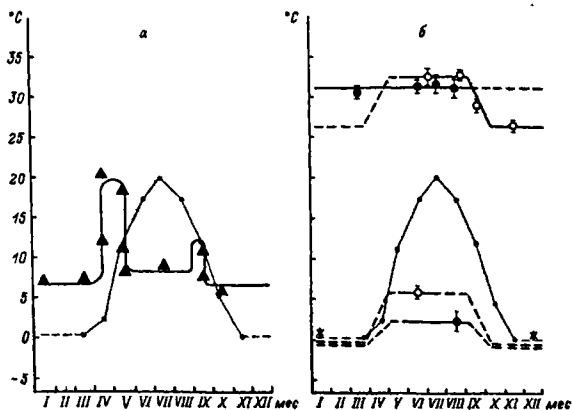


Рис. 6. Избираемые (а) и летальные (б) температуры половозрелого леща в зависимости от сезона года.

Объяснения те же, что и на рис. 3, 4.

ние составляет лишь весенний период (с середины апреля по вторую декаду мая), когда самцы и самки леща находятся на IV, V, VI и VI—II стадиях зрелости гонад и предпочитают температуры 18—20°C. Данный температурный режим соответствует условиям и срокам массового нереста леща Волжской популяции, который обычно происходит также в мае при температуре 14—16°C. При температурах 15—22°C наблюдается наибольший процент выклева нормальных жизнеспособных зародышей леща при искусственной инкубации икры [40, 49]. В посленерестовый период и летом половозрелый лещ уже не выбирает столь высоких значений температуры, предпочитая величины около 7°C. В осенний сезон, как и весной, у производителей леща отмечали второй пик избираемой температуры, имеющий значительно меньшую амплитуду.

Сезонные исследования терморезистентности взрослых особей при медленном нагреве со скоростью 0.042°C/ч, носившие более эпизодический характер по сравнению с изучением избираемых температур, не выявили годовой цикличности верхней летальной температуры, уровень которой в среднем составлял около 32°C (рис. 6, б). Приблизительно те же летальные значения были получены при быстрых температурных воздействиях (5°C/ч) летом, но в осенний период наблюдалось достоверное снижение термоустойчивости рыб, причем к ноябрю летальный уровень упал до минимального значения, равного 26°C. Поскольку у молоди в эти календарные сроки величина летальной температуры уже выходит на стабильный уровень, свойственный зимнему сезону, мы предполагаем, что температура порядка 26°C является характерной для зимнего периода жизненного цикла взрослых особей.

Эксперименты по оценке холодоустойчивости показали, что в летний период при медленных температурных воздействиях значения нижней летальной температуры составили 2°C, а при быстром охлаждении — только 5°C. Зимой разница в устойчивости рыб к быстрому и медленному снижению температуры сглаживается, поскольку в обоих случаях взрослые рыбы так же, как и молодь, не теряют координации движений при нулевых температурах (рис. 6, б).

Полученные результаты послужили основанием для построения следующей термоадаптационной модели функционирования взрослого леща. Половозрелый лещ на протяжении всего годового жизненного цикла имеет одну избирательную температуру, одну область притяжения (аттрактор)

и одно устойчивое состояние. Иначе говоря, поведение основных параметров организма в пределах диапазона температурной толерантности описывается кривыми одним экстремумом (рис. 7, а), приходящим на наиболее вероятную среднегодовую температуру Рыбинского водохранилища 7,5°C. Состояние взрослых особей леща в предпочитаемой ими области температуры, по всей видимости, является приближенным аналогом зимнего стационарного состояния молодежи и обеспечивается работой сходной группы изоферментов, липидов и других молекулярных компонентов системы. В пользу этого предположения свидетельствует близость сопоставляемых избираемых уровней по абсолютной величине, а также тот факт, что значе-

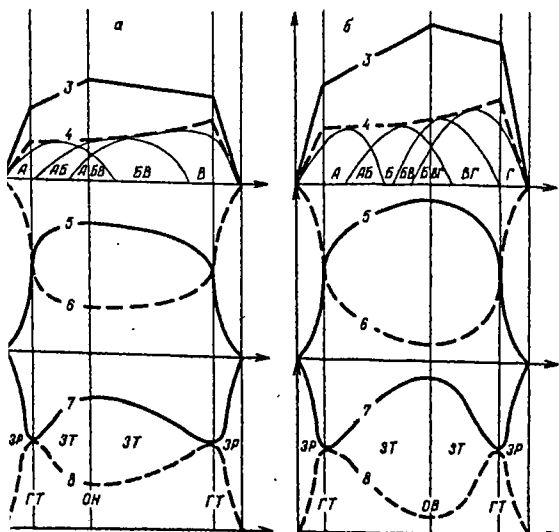


рис. 7. Схема поведения некоторых параметров половозрелого леща в мий и летний сезоны (а) и в весенний нерестовый период (б) в зависимости от температуры.

Обозначения те же, что и на рис. 1, 5.

ния нижней летальной температуры у половозрелых лещей и молоди вполне соизмеримы, в то время как верхняя граница температурной толерантности, составляющая у взрослых рыб 32°C , существенно ниже, чем у молоди — 37°C . По видимому, выбор подобной адаптивной стратегии рыб к температуре осуществляется на популяционном уровне организации в результате смены многих поколений путем отбора таких особей, у которых в процессе онтогенеза происходит частичная или полная репрессия генов, ответственных за синтез высокотемпературных изоферментов, и, напротив, повышается активность генов, кодирующих низкотемпературные изоформы белковых молекул. Акклимация взрослых рыб при тех или иных конкретных температурах в пределах зоны толерантности, вероятно, осуществляется за счет изменения активности отдельных ключевых изоферментов, принадлежащих одному и тому же качественному ансамблю, т. е. преимущественно за счет количественной и модуляционной стратегии адаптации.

По нашему мнению, пределы летальных уровней половозрелого леща независимо от скорости температурного воздействия, изменяющейся от $0,042$ до $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, должны достигать зимой отрицательных температур порядка $0,5^{\circ}\text{C}$ (величина замерзания внутренней жидкой среды организма), а летом — положительных значений до 32°C . Так же, как и избираемые температуры, термальные границы жизнедеятельности половозрелых особей находятся под контролем генетической программы и являются точками инверсии для таких параметров как число степеней свободы и сила взаимодействия элементов живой системы.

Некоторое отклонение термоадаптационных характеристик взрослых особей леща от представленной одноуровневой модели наблюдается в весенний период (рис. 7, б). Эта непродолжительная аномалия, заключающаяся в уходе с основного уровня избираемой температуры (около 7°C) в область повышенных значений (18 — 20°C) в преднерестовый период и непосредственно во время икротетания, является в то же время настолько характерной, что заслуживает специального рассмотрения как существенное дополнение к общей схеме.

Исходя из многочисленных экспериментальных данных, указывающих на положительную корреляцию между температурой акклимации, предпочитаемой температурой и интенсивностью обменных процессов [7, 65, 66], можно пр доложить, что у половозрелых особей леща в период

нереста должно иметь место повышение уровня обмена в покое и под нагрузкой (рис. 7, б). И действительно, прямые измерения интенсивности потребления кислорода показывают, что скорость метаболизма как целостного организма (основной обмен), так и отдельных тканей возрастает в период размножения рыб, а после нереста снижается, стабилизируясь на исходном уровне [55, 62, 64]. Аналогичным образом в сезонном плане ведут себя теплоустойчивость мышц черноморской ставриды [2] (как отмечено Фраем [72] на 4 видах лососевых, теплоустойчивость мышц соизмерима с теплоустойчивостью целостного организма), активность ацетилхолинэстеразы мозга, указывающая на повышение устойчивости к ряду токсикантов [59], активность иммунной системы, свидетельствующая об уменьшении восприимчивости рыб к различным заболеваниям [38], градиент концентрации ионов между клетками и плазмой крови, который связывают с увеличением устойчивости рыб к стрессорным воздействиям [18].

Эти явления в преднерестовый и нерестовый периоды связывают с изменением активности нейрогуморальной системы [3, 8, 77], которая находится под контролем внутреннего цирканного ритма и синхронизируется внешними факторами среды. Экспериментально установлено, что перед нерестом и в период икротетания в организме резко увеличивается концентрация различных гормонов: половых в сыворотке крови и гонадах [77], катехоламинов, служащих регуляторами обмена белков, жиров и углеводов [48] и целого ряда других [5]. Гормоны, как известно, влияют на активность генов [9, 26, 41] и опосредованно изменяют внутреннюю среду организма. В данном случае мы полагаем, что гормоны активизируют гены, ответственные за синтез ключевых изоферментов обмена, в том числе, высоко-температурных. Повышение активности изоферментов в нерестовый период, изменение их температурных зависимостей и качественного состава в конечном итоге приводят к образованию у целостного организма временного температурного избираемого уровня, характеризующегося перекрытием температурных кривых активности других изоферментов (рис. 7, б). После прекращения «гормональной атаки» половозрелый лещ вновь возвращается на низко-температурный избираемый уровень (рис. 7, а).

Врастания динамика избираемых и детальных температур леща.

Изучение возрастных особенностей избираемых рыбами температур проводили во все сезоны года, детальных —

преимущественно в летний и зимний периоды. При определении температурного оптимума акклимационные температуры соответствовали сезонному ходу температур в водоеме. Верхнюю и нижнюю границы толерантности исследовали относительно константной температуры акклимации 18°C при скоростях изменения температуры воды 0,042 и 5°C/ч.

В результате анализа собственных и литературных данных установлено, что возрастные изменения избираемых и летальных температур леща носят сложный характер (рис. 8). Оптимальная температура инкубации икры по материалам А. М. Оруджева [40], П. Н. Резниченко и М. В. Гулидова [49] составляет около 15—22°C. В Рыбинском водохранилище выклев личинок осуществляется преимущественно в мае при температурах 14—16°C. В ходе личиночного и малькового периодов развития избираемые температуры молодежи повышаются, достигая максимальной величины (27°C) у сеголетков в июне—июле, и сохраняются на этом уровне вплоть до октября. В первую же зиму, при воздействии пониженными температурами, мальки леща обнаруживают способность к выбору температур около 6°C (рис. 8, а). Рыбы в возрасте 2—3 лет летом также предпочитают температуры порядка 27°C, а в возрасте 4—5 лет—21°C. Однако среди рыб 3, 4 и 5 лет встречаются особи, которые летом уже избирают низкие температуры (9—12°C). Более старшие возрастные группы леща (от 6 до 15 лет) в летний сезон выбирают только низкие значения температур (около 9°C). В зимний период все возрастные группы животных предпочитают низкие температуры—от 5 до 8°C [11, 32, 33].

Наблюдаемая разноречивость данных по летней избираемой температуре леща в возрасте от 3 до 6 лет, по-видимому, связана с осуществляющейся в этот период коренной сменой 2-уровневого типа термоадаптационной стратегии, характерной для молодежи, на низкотемпературный одноуровневый, присущий половозрелым особям. Эта разноречивость, по нашему мнению, может быть объяснена гено- и фенотипическими особенностями полового созревания и термоадаптации рыб. Например, индивидуальная изменчивость сроков наступления половой зрелости, обусловленная как неоднозначностью экологических условий среды, так и генотипическими свойствами отдельных особей, приводит к тому, что в группу рыб, имеющую один и тот же

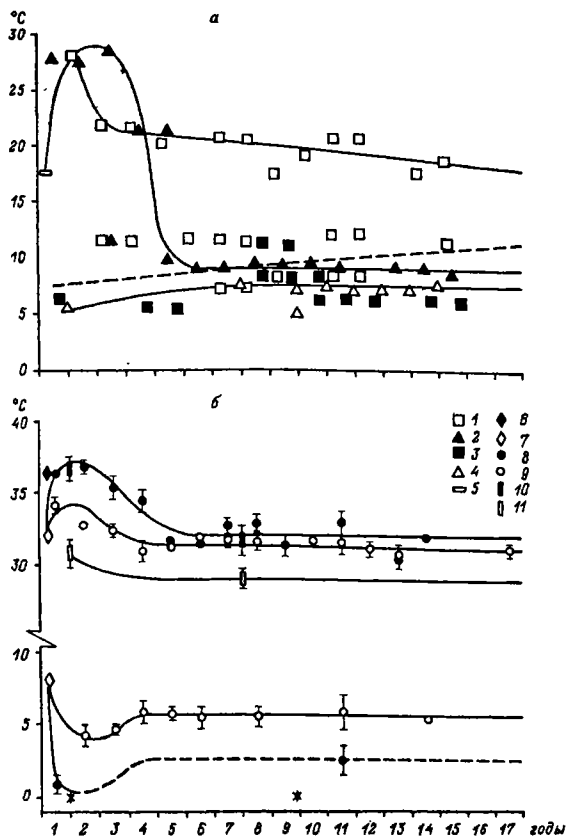


Рис. 8. Возрастная динамика избираемых (а) и летальных (б) температур льда

1 — избираемая температура рыб в весенний сезон года, 2 — то же в летний сезон, 3 — то же в осенний сезон, 4 — то же в зимний сезон, 5 — оптимальная температура выльеза личинок в весенний период [40, 49], 6 — летальная температура в весенний сезон года при скорости изменения 0,042 °C/ч, 7 — то же при 5 °C/ч, 8 — то же в летний сезон при 0,042 °C/ч, 9 — то же при 5 °C/ч, 10 — то же в зимний сезон при 0,042 °C/ч, 11 — то же при 5 °C/ч. Остальные объяснения в тексте и на рис. 4.

календарный возраст, попадают животные, различающиеся по своему физиологическому состоянию и, соответственно, по своим температурным требованиям. Кроме того, в результате случайной изменчивости в популяции может постоянно появляться определенный процент мутантных особей, имеющих наследственную предрасположенность к реализации альтернативных возрастных стратегий термоадаптации, в частности, заключающихся в переходе рыб на высокотемпературный одноуровневый режим в период формирования репродуктивной системы. Однако в зимнее время у лещей любого возраста, в том числе и половозрелых, случаев выбора повышенных температур не отмечалось. Поэтому можно предположить, что особи, не способные осуществлять одноуровневую низкотемпературную стратегию, очевидно, являющуюся наиболее адекватной для данного географического региона, в первую же зиму после переключения на высокотемпературный режим подвергаются избирательной элиминации. По-видимому, механизмы таких возрастных переключений связаны с более или менее прочной репрессией определенной части генома и могут иметь наследственную обусловленность.

Процесс становления репродуктивной системы у животных и человека связан с существенными физиологическими перестройками организма, как известно, нередко сопровождающимися временными нарушениями ритма сердечной деятельности и другими функциональными расстройствами. Если учесть особую значимость термального режима в жизни пойкилотермных животных, то приведенные материалы, показывающие наличие глубоких преобразований температурных требований волжского леща в период полового созревания, позволяют рассматривать этот период в качестве одной из критических фаз в процессе онтогенеза, когда давление отбора на популяцию существенно возрастает.

Весной (апрель, май) лещ от 3 до 15 лет выбирает несколько уровней: один в области температур 22—18°C с тенденцией к снижению по мере увеличения возраста животных, второй в интервале 11—12°C и третий в зоне зимних значений (рис. 8, а). Годовалый лещ в весенний сезон выбирает температуру, соответствующую летнему значению. В осенний период (сентябрь, октябрь) рыбы, как правило, выбирают те же значения температуры, что и зимой, однако имеются особи, предпочитающие температуру 11°C.

По всей видимости, весенний и осенний сезоны представляют собой такие переходные фазы годового жизненного цикла, когда наряду с основными уровнями избираемой температуры повышается вероятность выбора и промежуточных дискретных значений. Однако эти уровни отличаются меньшей устойчивостью и соответственно коротким пребыванием рыб в этих температурных режимах. Важную роль в механизме образования переходных зон предпочтительной температуры, вероятно, играют сезонные изменения гормонального баланса организма, поскольку многие виды гормонов, как отмечалось выше, способны усиливать экспрессию тех или иных генов. Весной, как и в один сезон года, возрастает вероятность попадания в эксперимент неполовозрелых и половозрелых особей, еще пребывающих в зимнем состоянии, и уже перешедших к весенне-летнему режиму функционирования, готовящихся к вымету половых продуктов и находящихся в состоянии посленерестового истощения и т. д. Таким образом, высокий уровень разнообразия регистрируемых в весенний и осенний сезон года избираемых температур, характерный как для взрослых рыб, так и для молоди в значительной степени обусловлен изменениями их функционального состояния.

На основании экспериментальных данных и теоретических представлений о возрастной динамике избираемых температур леща в различные сезоны года нами выбраны следующие типовые зависимости: 1 — для весеннего периода, 2 — летнего, 3 — осеннего и 4 — зимнего (рис. 8, а).

Рассмотрим теперь возрастную динамику термоустойчивости леща. Процесс оплодотворения икры этого вида рыб нарушается уже при температурах $6-10^{\circ}\text{C}$ и выше $27-29^{\circ}\text{C}$ [40, 49]. Дальнейшее индивидуальное развитие леща сопровождается расширением его термоадаптационных возможностей. Так, в летний период при сравнительно высокой скорости нагрева $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ пороговые летальные температуры у личинок на 2—5-е сутки после выклева увеличиваются до 32°C , достигают максимальных значений у 3—5-месячных мальков — 34°C , а, начиная с 5-летнего возраста, стабилизируются на относительно постоянном уровне, составляющем $31-32^{\circ}\text{C}$ (рис. 8, б). Аналогична динамика и конечных летальных температур, определяемых при малой скорости нагрева воды $0.042^{\circ}\text{C}/\text{ч}$.

Характерной чертой возрастных изменений термоустойчивости леща является то, что разница между предельными и пороговыми летальными температурами, составляю-

шая в раннем онтогенезе несколько градусов, в процессе развития сглаживается и с 5-летнего возраста становится статистически недостоверной, несмотря на более чем 100-кратное различие в скорости нагрева. Это, несомненно, свидетельствует о существенных преобразованиях динамических характеристик адаптационного механизма взрослого леща, по-видимому, связанных с оптимальным ограничением биохимического разнообразия — глубокой репрессией части генома и «отбором» мобильного комплекса активированных генов. Таким образом, пороги летальных температур взрослых особей по сравнению с мальками заметно сужаются, обеспечивая взамен некоторый выигрыш в оперативности управления молекулярным составом системы или в быстродействии.

В зимний сезон ход возрастных изменений конечных пороговых летальных температур (скорость нагрева $0,042^{\circ}\text{C}/\text{ч}$) из температур акклимаций рыб 18°C количественно соответствует летней зависимости. Пороговые летальные значения (скорость нагрева $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$) зимой качественно также воспроизводят возрастную динамику летальных температур летнего времени года, но количественно располагаются на $2\text{—}3^{\circ}$ ниже (рис. 8, б).

Изучение нижней границы температурной толерантности рыб показало, что ее возрастная динамика в целом представляет собой зеркальное отражение кривой, полученной для верхних летальных температур. Наименьшая способность к жизни в холодной воде обнаруживается на ранней стадии развития леща. Так, границей оплодотворения служат температуры $6\text{—}10^{\circ}\text{C}$ [40, 49]. Близкие значения летальной температуры (8°C) зарегистрированы нами при охлаждении личинок леща со скоростью $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ на 5—8-е сутки после вылупления. Значительно лучше переносят понижение температуры более старшие особи. Например, в летний период охлаждение со скоростью $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ вызывает летальный исход у двухлеток только при температуре около 4°C , а у взрослых рыб при $5\text{—}6^{\circ}\text{C}$. Тот же характер возрастной динамики наблюдается и при медленном понижении температуры со скоростью $0,042^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, но соответствующая кривая проходит приблизительно на $2,5^{\circ}$ ниже. В зимний сезон молодь и половозрелые особи выживают даже в условиях нулевой температуры, причем не только при низкой, но и при высокой скорости изменения температуры воды [54].

Полученные экспериментальные результаты позволяют

построить следующую канализованную модель возрастной динамики оптимальных и летальных температур для леща Волжской популяции, теоретически отражающую температурные требования одного поколения. Отдельное поколение представляется в виде открытой системы, состоящей из биологических элементов, изменяющихся во времени от одноклеточных гамет до многоклеточных организмов, которые имеют вполне определенную структурно-функциональную организацию и соответствующие ей оптимальные и предельно допустимые температурные условия существования. При этом предполагается, что оптимальные и летальные температуры целостного взрослого организма должны быть оптимальными и летальными для большинства его подсистем, в том числе и для гонад. Исходя из сезонно-возрастной динамики температурных требований целостного организма, выделена последовательность смены состояний поколения леща, согласующаяся с периодом гаметогенеза, и собственно периодами онтогенеза — эмбриональным, личиночным, мальковым, неполовозрелого и половозрелого организма, и старения [17, 39, 47].

Избираемые температуры половозрелых особей в летний, осенний и зимний сезоны года составляют 5—11°C и соответствуют оптимальным температурам начала созревания гамет (II, III и большей части IV стадии зрелости). Избираемые температуры взрослых рыб, равные 18—22°C в весенний нерестовый период, отражают оптимальные температуры последней стадии гаметогенеза — конец IV, V, VI, VI—II стадии зрелости гонад. Итак, можно предположить, что наибольшие изменения оптимальных температур характерны для окончания IV, а также V стадии зрелости гонад. На этом основании период гаметогенеза делится на два подпериода: статический или стационарный, отличающийся большой продолжительностью, и динамический или нестационарный, короткий по времени (рис. 9, а). Стационарный подпериод гаметогенеза рассматривается нами как некритический, так как необходимые для его реализации температуры 5—11°C в Рыбинском водохранилище соответствуют среднегодовому значению температур 7.5°C. Нестационарный подпериод, требующий перехода от температур 5—11°C к 18—22°C, мы расцениваем как критический, поскольку вероятность совпадения быстро изменяющихся температурных требований организма и внешнего термального режима водоема гораздо более низкая. Нестационарный подпериод гаметогенеза можно также назвать подпе-

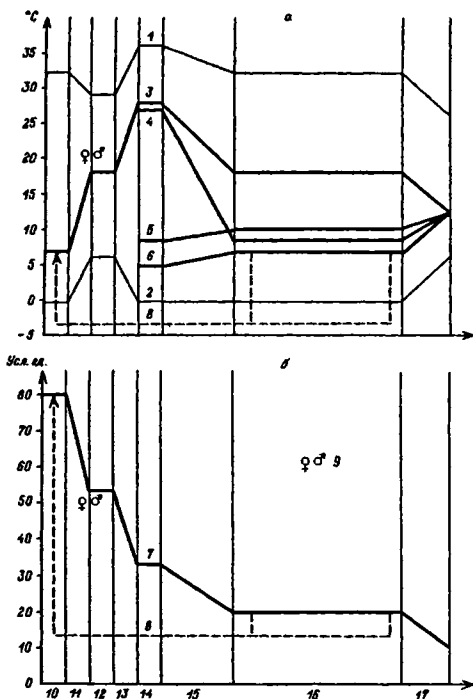


Рис. 9. Схема температурных требований (а) и потенциальной численности (б) отдельного поколения леща Рыбинского водохранилища во времени, начиная с процессов гаметогенеза.

1 — верхняя конечная пороговая летальная температура биологических элементов, 2 — то же нижняя, 3 — оптимальная температура гаметогенеза на протяжении зимы и весны и весенняя избираемая температура особей, 4—6 — температурный optimum гамет и особей популяция соответственно в летний, осенний и зимний сезоны года, 7 — численность биологических элементов, 8 — циклический процесс воспроизводства популяции, 9 — процесс оплодотворения. По оси ординат: б — количество биологических элементов (гамет и особей) одного поколения, усл. эк., по оси абсцисс — периоды жизненного цикла: 10—11 — период гаметогенеза (10 — первый подпериод гаметогенеза (последний этап подпериода, IV стадия зрелости гонад), 11 — второй подпериод (конец IV и V стадия)); 12—17 — периоды онтогенеза (12 — эмбриональный, 13 — личиночный, 14 — мальковый, 15 — период неполовозрелого организма или становления репродуктивной системы, 16 — период половозрелого организма, 17 — период старения).

риодом подготовки животных к оплодотворению (или под- периодом оплодотворения). При этом мы полагаем, что значительные отклонения температуры среды обитания от оптимальных интервалов холоднокровного организма (5—11 °C осенью и зимой и 18—22 °C весной) могут приводить к резорбции половых продуктов.

Эмбриональный период развития требует практически постоянных температурных условий. Ему отвечают весенние избираемые температуры рыб 18—22 °C, и этот период расценивается нами как некритический. Более существенные изменения оптимальных температур с 20 до 27 °C в весенне-летний сезон приходятся на личиночный период, который на этом основании считается критическим. Мальковый период, судя по данным об избираемых и летальных температурах, простирается с месячного возраста до 2—3 лет и наиболее ярко очерчивается стабильными значениями, составляющими в летний сезон около 27 °C для оптимальных и 37 °C для верхней конечной летальной температуры (рис. 8, а; 9, а). Период неполовозрелого организма у леща варьирует от 2—3 до 6—9 лет, характеризуется наиболее существенными перестройками температурных требований (летом с 27 до 9 °C для избираемых и с 37 до 32 °C для летальных) и расценивается как критический. Период половозрелости определяется стабильными значениями избираемых и летальных температур. Заканчивается процесс оитогенеза критическим периодом старения, для которого также предполагаются значительные изменения температурных требований холоднокровных животных.

Наблюдаемые изменения температурных требований биологических элементов отдельного поколения популяции в различные периоды развития мы связываем, в основном, с изменением их биохимического состава, который находится под контролем генетической программы и регулируется условиями внешней среды. При этом, периодам, отличающимся большей термоустойчивостью, приписывается и большее молекулярное разнообразие или большая сложность, а периодам с меньшей термоустойчивостью — меньшая степень молекулярного разнообразия (рис. 9, а).

Исходя из неоднородности температурных требований биологических элементов отдельного поколения, можно построить качественную дифференцированную кривую их убыли во времени для оптимальных температур водоема (рис. 9, б). Максимально возможное количество элементов поколения приходится на первый подпериод гаметогенеза.

Это состояние популяции элементов рассматривается нами как стационарное, ненаправленное хаотическое, характеризующееся слабым взаимодействием гамет между собой и сильным взаимодействием их со средой материнского или отцовского организма, что указывает на высокую степень открытости гаметы как системы в данный промежуток времени. Во втором подпериоде гаметогенеза, особенно после выхода гамет из отцовского и материнского организма, взаимодействие половых клеток с внешней средой уменьшается, но усиливается их взаимодействие между собой, что в целом ведет к уменьшению степени открытости системы. При этом происходит значительное сокращение численности элементов системы в результате слияния двух гамет в одну зиготу, неполной реализации потенциальной возможности встречи каждой яйцеклетки со сперматозоидом, а также вследствие резорбции половых продуктов, вызванной несогласованностью температурных требований гамет и термального режима водоема или какими-то другими неблагоприятными факторами.

Эмбриональный период для своей реализации требует практически константных температурных условий, протекает в достаточно однородной среде и рассматривается нами как стационарный. Личиночный период характеризуется существенными изменениями температурных требований организма и условий среды обитания, а также связан с переходом животных на внешнее питание и на этом основании определяется как критический. Подобным образом, мальковый период расценивается в качестве стационарного, период неполовозрелого организма рассматривается как нестационарный (критический), период половозрелого организма — как стационарный. Завершается процесс эволюции отдельного поколения критическим периодом старения.

Таким образом, изменение сложных систем организменного, популяционного и, по-видимому, других уровней организации материи во времени, представляет собой последовательное чередование двух типов процессов — стационарного и нестационарного [27], которым соответствует ряд антиномий (диалектически противоречивых сущностей): равновесность и неравновесность состояния, непрерывность и дискретность процессов, волновая и корпускулярная природа свойств, скалярность и векторность величин, сильное взаимодействие между элементами системы, но слабое со средой и слабое взаимодействие элементов внутри системы, но сильное с внешней средой, и им подобные диады.

Внутри- и межпопуляционные особенности температурных требований молоди леща

Внутривидовую изменчивость избираемых и летальных температур изучали на сеголетках леща, которых получали искусственно от отдельных пар производителей, выловленных в районе пос. Борок (популяция Волжского плеса) и в р. Сить (популяция Центрального плеса). Полученное потомство содержали в прудах с практически идентичными параметрами среды.

Верхнюю летальную температуру определяли летом и осенью при скорости нагрева воды $5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ у особей, акклиматизированных к комнатной температуре $(18 \pm 2)^{\circ}\text{C}$. Избираемую температуру исследовали у рыб, акклиматизированных к $16-23^{\circ}\text{C}$ в летний сезон и к $7-9^{\circ}\text{C}$ в осенний.

В результате было установлено (см. таблицу), что в пределах погрешности используемых методов статистические характеристики термоадаптационных свойств (избираемая и пороговая летальная температуры) молоди леща достоверно не различаются. Результаты этих экспериментов находятся в соответствии с существующими представлениями о наследственной, видоспецифической природе избираемых и летальных температур [1, 25, 58, 65, 71, 73]. В пользу данных представлений говорят факты о практической неизменности избираемой температуры у мороны, фундулуса, гиреллы и летальной у американского леща в пределах их ареалов обитания [61, 71, 74, 75, 83, 85], а также сведения по теплоустойчивости тканей многих пойкилотермных животных [1]. Однако имеются работы, указывающие на внутривидовые и даже внутривидовые различия в термоустойчивости животных и растительных клеток [1, 63]. При этом популяционную разнокачественность теплоустойчивости клеток В. Я. Александров [1] и А. В. Яблоков [63] связывают с проявлением генотипической изменчивости, которая и определяет начало видовой дивергенции.

Разделяя в целом точку зрения этих авторов, мы хотели бы несколько подробнее остановиться на анализе возможных причин наблюдаемых противоречий.

Как известно, выбор признаков, используемых в качестве критериев внутривидовой дифференцировки, представляет собой сложную проблему [24]. Существуют признаки, находящиеся под контролем структурных генов в большей степени, чем регуляторных, и относительно слабо зависящие от действия внешних факторов. Как правило, те свой-

Избытки и дефициты температуры седелок жень-шуйской Волжского и Центрального лесов

Сезон	Погода						
	1-й парц. пруд № 12	2-й парц. пруд № 11	3-й парц. пруд № 9	из водохрани- лища	1-й парц. пруд № 13	2-й парц. пруд № 14	3-й парц. пруд № 15
Лето	---	27.4±0.4 (34)	---	27.6±0.5 (213)	27.7±0.5 (40)	27.7±0.5 (40)	---
	34.2±0.3 (21)	33.0±1.4 (9)	34.2±0.5 (13)	34.1±0.3 (22)	35.8±0.4 (12)	35.7±0.5 (14)	---
Осень	---	---	---	5.5±0.9 (30)	6.5±0.7 (30)	---	5.3±0.6 (28)
	29.8±0.5 (88)	30.3±0.5 (70)	30.1±0.5 (107)	29.7±0.5 (38)	30.3±0.9 (29)	---	29.7±0.9 (30)

Примечание. Над чертой — избыток температуры, под чертой — дефицит температуры. °С, в скобках — количество обследуемых рядов.

ства организма, которые преимущественно определяются структурными генами, являются весьма стабильными, консервативными. Исследования популяций леща Волжских водохранилищ (Череповецкого, Рыбинского, Ивановского, Горьковского, Куйбышевского) показали, что к таким морфологическим признакам относятся общее число позвонков, количество ветвистых лучей в спинном плавнике и ряд других, средние значения которых у всех изученных популяций леща практически идентичны. По-видимому, к числу подобных признаков принадлежат и статические термоадаптационные характеристики — значения избираемой и летальной температуры. Изменения же подобных признаков, по мнению Ю. Г. Изюмова [24] и В. С. Кирпичникова [25], должны свидетельствовать о глубокой дивергенции вида, сопровождающейся образованием достаточно крупных таксономических групп рангом не ниже подвида или расы. С этих позиций становится понятным отсутствие существенных различий в избираемых и летальных температурах для сравниваемых популяций леща, обитающих у западного побережья Центрального плеса и в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, а также для некоторых видов в пределах их ареалов.

Для выделения групп популяций и отдельных популяций наибольший интерес представляют признаки, обусловленные действием регуляторных генов, с которыми обычно связывают микроэволюционные процессы [24]. Для оценки разнокачественности популяций леща Волжского бассейна в качестве одного из таких конкретных морфологических маркеров Ю. Г. Изюмовым была использована частота встречаемости в отдельных выборках особей, которые характеризуются определенным соотношением между числом позвонков в туловищном и переходном отделах. С помощью этого морфогенетического коррелянта в Волжском каскаде водохранилищ удалось выделить три группы популяций леща. В Рыбинском водохранилище встречаются представители всех трех популяционных группировок, обитающие в Шекснинском, Моложском и в Волжском плесах. Кроме того, выделяется еще четвертый район — Центральный (Главный) плес, где образовалась новая популяция леща со смешанными признаками. Эти данные в определенной степени согласуются с основанными на массовом мечение рыб представлениями А. Г. Поддубного [43, 44, 46] о существовании в Рыбинском водохранилище трех локальных группировок леща — шекснинской, моложской и волжской.

По-видимому, данный вопрос требует дальнейших исследований с привлечением физиологических (биохимических) признаков, обусловленных генами-регуляторами. Такими показателями, на наш взгляд, могут служить динамические параметры организма. По отношению к температурному фактору, в этой роли, очевидно, способны выступать время установления избираемого уровня, величина критической скорости температурного воздействия (рис. 4, в) и динамические показатели теплоустойчивости тканей. Однако подобные признаки могут содержать в себе фенотипическую компоненту, обусловленную прямым воздействием внешней среды на физиологическое состояние особи. По этой причине их применение для выявления внутривидовых группировок требует известной осторожности. В частности, проведению экспериментов в данном случае должна предшествовать длительная акклимация рыб (2 нед) к сходным условиям содержания. Кроме того, как показывают наши исследования, необходимо учитывать сезон года и возраст животных. Точнее говоря, следует сравнивать между собой динамические «портреты» систем, т. е. кривые возрастной изменчивости исследуемого показателя, включающие основные фазы годового цикла животных, приведенных к константным условиям.

При широтном расселении вида, сопровождающемся коренным и длительным изменением температурных условий, у рыб, как правило, происходят достаточно глубокие преобразования настройки системы регуляторных и структурных генов. В ряде случаев явление клинальной географической изменчивости хорошо тестируется числом позвонков [25]. Вероятно, оно также может быть определено на основе анализа такого критерия как изменение типа термоадаптационной стратегии рыб, наблюдаемое, в частности, в онтогенезе леща. Так, у половозрелого леща данный процесс должен означать замену низкотемпературного уровня, характерного для популяций умеренной климатической зоны, высокотемпературным на южной границе ареала.

Таким образом, разноречивость имеющихся в литературе данных по внутривидовому полиморфизму термоадаптационных характеристик рыб объясняется целым комплексом причин. В одних случаях отсутствие достоверных различий в температурных требованиях рыб могло быть обусловлено недостаточной глубиной видовой дифференциации или неадекватным выбором соответствующего параметра, пред-

назначенного для ее установления. В других случаях — генотипическая разнокачественность популяций реально существует, однако маскируется фенотипической изменчивостью. В свою очередь, прямые воздействия средовых факторов способны служить источником ложных выводов о наличии внутривидовой иерархии при отсутствии в системе изменений генетической природы.

Подводя итог, кратко сформулируем основные положения работы.

К числу важнейших термоадаптационных характеристик пойкилотермных животных относятся показатели устойчивости, связанные с представлениями о зонах толерантности и резистентности, и показатели, отражающие оптимальные режимы функционирования системы. В зоне толерантности, характеризующейся значительным сроком жизни, как правило, располагаются одна, две, а возможно и большее число самопроизвольно выбираемых рыбами оптимальных температурных областей. При этих температурах достигается наилучшая координация между большинством физиолого-биохимических процессов организма, обнаруживающая, по нашему мнению, глубокую аналогию с принятым в физике понятием дальнего порядка [57]. Оптимальные состояния живых организмов характеризуются наличием локальных экстремумов ряда интегральных параметров (функционалов), например, таких, как разница между общим и основным обменом и т. п., что позволяет рассматривать эти стационарные состояния устойчивого неравновесия как инвариантные, т. е. качественно подобные. В этом смысле появление у некоторых видов рыб множественности оптимальных температурных уровней способствует расширению диапазона гомеостатирования существенных физиологических параметров организма.

Границы, отделяющие толерантную зону от резистентных, определяются качественным изменением свойств живой системы, характеризующимся резким изломом функциональных зависимостей ряда ее жизненно важных параметров. При этом осуществляется переход от режима функционирования, который в зоне толерантности определяется преобладанием дальнего порядка связи элементов системы и проявляется в сложных формах координации и синхронизации процессов на весьма значительных расстояниях, к режиму ближнего порядка реализующегося на расстояниях, сопоставимых с межклеточными. Такой переход, по нашему мнению, и приводит к существенному с кра

шению продолжительности жизни животных в зоне резистентности.

Температурные требования рыб с возрастом претерпевают существенные изменения. Так, в онтогенезе леща наблюдается смещение границ температурной устойчивости и значений оптимальных температур, проявляющееся как в непрерывном изменении избираемых уровней, так и в качественном переходе с двухуровневого типа термоадаптационной стратегии, характерного для малькового периода развития, на одноуровневый, присущий половозрелым особям. Неоднородность температурных реакций рыб на протяжении жизненного цикла позволяет выделить последовательный ряд стационарных (некритических) и нестационарных (критических) периодов развития. Динамика температурных требований отдельного поколения леща в отличие от свойств индивида, образует расширенный циклический (переходный) процесс, который наряду с онтогенезом в собственном смысле слова, включает в себя и процессы гаметогенеза. При таком рассмотрении стационарные и нестационарные периоды развития проявляются в чередовании периодов замедленной и ускоренной убыли численности элементов данного поколения.

Важное значение для термоадаптации рыб умеренных широт имеет сезонная цикличность термального режима водоемов. Как свидетельствуют результаты проведенных экспериментов, приспособление к годовому циклу температуры у молоди леща пошло по пути выработки двух дискретных стационарных состояний, различающихся по энергетическому уровню и, вероятно, по молекулярному составу. Переключение с одного энергетического уровня на другой происходит по типу триггерного механизма, главным образом за счет изменения температуры акклимации, где переходной является температура 14 °С. Однако в сезонном плане величина переходной температуры находится под контролем эндогенного ритма пищевой активности, синхронизированного с фотопериодом. По-видимому, вкладом этих циркадных ритмов, составляющих непрерывную компоненту процесса адаптации к температурному фактору, и объясняется невозможность полной реализации потенциальной холодоустойчивости организма летом и теплоустойчивости зимой с помощью одной лишь температуры акклимации.

Анализ внутривидовой дифференциации рыб по отношению к температурному фактору среды невозможен без разделения характеристик термоадаптации на статические и

динамические. Статические параметры — избираемая и летальная температуры — обусловлены совокупным действием структурных и регуляторных генов. Динамические же характеристики, к которым относятся время установления избираемого уровня и критическая скорость температурного воздействия, находятся преимущественно под контролем генов-регуляторов и являются более лабильными показателями. Ввиду наличия сезонной и возрастной изменчивости термоадаптационных характеристик организма при изучении генотипической разнокачественности популяций с помощью физиологических и биохимических показателей должны сравниваться между собой животные, находящиеся на одних и тех же периодах развития и приведенные к одинаковым условиям содержания. Иначе говоря, при подобных исследованиях необходимо сопоставление «портретов» физиологических (биохимических) жизненных циклов животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура Л., 1975.
2. Алтухов Ю. П. Сезонные изменения теплоустойчивости изолированной мышечной ткани черноморской ставриды//Цитология. 1963 Т. 5, № 2.
3. Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., 1975.
4. Бауэр Э. С. Теоретическая биология. Л., 1935.
5. Вельев В. И., Николаев В. М., Шульман Г. Е., Юева Т. В. Тканевый обмен у рыб. Киев, 1983.
6. Бугров Л. Ю. Изменчивость потомства разных самок атлантического лосося *Salmo salar* L. по уровню тепловой выносливости//Сб. научн. трудов ГосНИОРХ. 1982. Вып. 178.
7. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности у рыб. Минск, 1956.
8. Гербильский Н. Л. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб//Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб. М., Л., 1965.
9. Галавина О. И., Блок Л. Н., Ставицкая Л. И., Солёнова-Филипова И. П. Возрастные изменения эндокринных функций//Молекулярные и функциональные основы онтогенеза. М., 1970.
10. Голдовский А. М. Основы учения о состояниях организмов Л., 1977.
11. Голованов В. К. Распределение леща, плотвы и карася в термостратифицированных условиях: Автореф. дис. канд. биол. наук М., 1984.
12. Голованов В. К., Базаров М. И. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуни//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50.

13. Голованов В. К., Лапкин В. В., Свирский А. М., Смена энергетических уровней у молоди леща при температурной акклимации//Экологическая энергетика животных. Пушчино, 1988.
14. Голованов В. К., Малинин Л. К., Поддубный А. Г. О температуре тела налима//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976, № 30.
15. Голованов В. К., Микряков В. Р. Реакция карпа в градиенте температур после инокуляции возбудителей бактериальной инфекции//Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс, 1985.
16. Дзян Яо Цин. Изменения предпочитаемых температур у некоторых видов осетровых рыб при разном уровне пищевого насыщения//Научн. сообщ. Ин-та физиол. АН СССР, 1959. Вып. I.
17. Дрягин П. А. Основные направления в изучении жизненных циклов рыб//Научно-техн. бюл. ГосНИОРХ, 1961. № 13—14.
18. Запрудинова Р. А., Мартемьянов В. И. Сезонные изменения концентрации катионов в плазме крови пресноводных рыб//Вопр. иктиологии. 1988. Т. 28, вып. 4.
19. Иванов К. П. Биоэнергетика и температурный гомеостазис Л., 1972.
20. Иванов К. П., Минут-Сорохтина О. П., Майстрях Е. В. и др. Физиология терморегуляции. Л., 1984.
21. Ивлев В. С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды//Тр. совещ. по физиол. рыб. М., 1958.
22. Ивлев В. С. Анализ механизмов распределения рыб в условиях температурного градиента//Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 4.
23. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев, 1981.
24. Изюмов Ю. Г. Популяционная структура леща *Abramis brama* L. в лжских водохранилищах//Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984.
25. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л., 1987.
26. Клименко А. И. Нуклеиновые кислоты и гистоны ядер клеток в онтогенезе//Мол. кулярные и функциональные основы онтогенеза. М., 197.
27. Лапкин В. В. Годовая цикличность жизнедеятельности рыб умеренных широт с позиций термодинамики//Вопр. иктиологии. 1979. Т. 19, вып. 5(118).
28. Лапкин В. В. Принцип оптимальности и температурные условия существования животных/Термодинамика и регуляция биологических процессов М., 1984.
29. Лапкин В. В., Поддубный А. Г., Голованов В. К. Сезонная изменчивость поведения зрелых рыб в термоградиентных условиях среды//Управленческое поведение животных: Тез. докл. Всесоюз. конф. по поведению животных М., 1977.
30. Лапкин В. В., Поддубный А. Г., Свирский А. М., Голованов В. К. Типы адаптации рыб к температуре//Экологическая физиология и биохимия рыб Вильнюс, 1985.
31. Лапкин В. В., Поддубный А. Г., Свирский А. М. Изменения поведения рыб при плотной посадке//Вопр. иктиологии. 1979. Т. 29, вып. 1.
32. Лапкин В. В., Поддубный А. Г., Свирский А. М. Температурные особенности рыб умеренных широт//Вопр. иктиологии. 1982. Т. 23, вып. 2.
33. Лапкин В. В., Свирский А. М., Голованов В. К. Взаимосвязь динамики и биохимических параметров температур рыб//Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 12.

34. Лапки В. В., Сявский А. М., Сопов Ю. Н. Избирательная температура и температура акклимации рыб//Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 11.
35. Лапки В. В., Соболев Г. Н. Распределение молоди леща в термоградиентной среде//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30.
36. Лукьяненко В. И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. М., 1987.
37. Мартемьянов В. И., Лапки В. В., Запруднова Р. А., Лиманский В. В., Бекяна Е. Н. Концентрация ионов в сыворотке (плазме) крови рыб при различных температурах акклимации животных//Экологическая физиол. и биохим. рыб. Вильнюс, 1985.
38. Микряков В. Р., Силкин Н. Ф., Силкина Н. И. Антимикробные свойства сыворотки крови рыб//Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
39. Никольский Г. В. Экология рыб. М., 1974.
40. Оруджев А. М. Влияние температуры на эмбриональное развитие вольты, леща и сазана//Рыб. х-во. 1975. № 9.
41. Парина Е. В. Ферменты в онтогенезе//Молекулярные и функциональные основы онтогенеза. М., 1970.
42. Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970.
43. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.
44. Поддубный А. Г. Теория локальных стад рыб как основа управления рыбопродуктивностью внутренних водоемов//Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
45. Поддубный А. Г., Голованов В. К., Лапки В. В. Сезонная динамика избираемых температур рыб//Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978.
46. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М., 1988.
47. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М., 1966.
48. Пустовойтова-Восляене М. Е. Сезонные колебания содержания катехоламинов и ДОФА в тканях карпа//Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1972. Т. 8, № 1.
49. Резниченко П. Н., Гулидов М. В. Зависимость выживаемости зародышей леща *Abramis brama* (L.) от температуры акклимации//Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М., 1978.
50. Рыжков Л. П. Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск, 1976.
51. Скрипчинский В. В. Фотопериодизм, его происхождение и эволюция. Л., 1975.
52. Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М., 1971.
53. Слоним А. Д. Эволюция терморегуляции. Л., 1986.
54. Соколов В. А. Возрастные изменения нижних летальных температур леща (*Abramis brama* L.)//Биология внутренних вод Информ. бюл. Л., 1987. № 76.
55. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962.
56. Уголев А. М., Кузьмина В. В. Роль процессов андуцированного аутолиза в пищеварении гидробионтов//Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1988. Т. 24, № 5.
57. Физический энциклопедический словарь. М., 1980. Т. 1.
58. Хлебозяич В. В. Акклимация животных организмов. Л., 1981.

59. Чуйко Г. М., Козловская В. И. Сезонные изменения активности ацетилхолинэстеразы мозга окуня *Perca fluviatilis* Рыбинского водохранилища//Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. VII Всесоюз. конф. Ярославль, 1989. Т. 2.
60. Шкорбатов Г. Л. Избираемая температура и фототаксис личинок сигов//Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 10.
61. Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические аспекты микровольности водных животных. Харьков, 1973.
62. Юркевич Г. Н. Сезонная изменчивость тканевого дыхания морского ерша//Вопр. иктиологии. 1972. Т. 12, вып. 2.
63. Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987.
64. Veamish F. W. H., Mookherji P. S. Routine and standard metabolism in trout at different seasons//Canad. J. Zool. 1964. Vol. 42, N 2.
65. Beitinger T. L., Fitzpatrick L. C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish//Amer. Zool. 1979. Vol. 19, N 1.
66. Brett J. R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)//Amer. Zool. 1971. Vol. 11, N 1.
67. Brewer G. Preliminary observations on the lower minimum temperature requirements of the northern anchovy//Marine studies of San Pedro Bay. Los Angeles, 1974.
68. Cox D. K. Effects of three heating rates on the critical thermal maximum of bluegill//Thermal ecology. Springfield, 1974.
69. (Dajoz R.) Дажо Р. Основы экологии. М., 1975.
70. Elliott J. M. Some aspects of thermal stress on freshwater teleost//Stress in Fish. London, 1981.
71. Fry F. E. J. Effects of the environment on animal activity//Publ. Ont. Fish. Res. Lab. Toronto, 1947, N 55, 68.
72. Fry F. E. J. The effect of environmental factors on the physiology of fish//Fish Physiology. N. Y., L., 1971. Vol. 6.
73. Goddard C. L., Tait J. S. Preferred temperature of F_2 to F_5 hybrids of *Salvelinus fontinalis* x *S. namaycush*//J. Fish. Res. Board. Canada. 1976. Vol. 33, N 2.
74. Hall L. W., Hocutt C. H., Stauffer J. R. Implication of geographic location on temperature preference of white perch, *Morone americana*//J. Fish Res. Board Canada. 1978. Vol. 35, N 11.
75. Hart J. S. Geographic variations of some physiological and morphological characteristics on certain freshwater fish//Publ. Ontar. Fish. Lab. Toronto, 1952, N 72.
76. Hlohowskyi J., Wissing T. E. Seasonal changes in the critical thermal maxima of fantail (*Etheostoma flabellare*), greenside (*Etheostoma blennioides*), and rainbow (*Etheostoma caeruleum*) darters//Can. J. Zool. 1985, Vol. 63, N 7.
77. Hoar W. Reproduction//Fish physiology. N. Y., 1969.
78. (Hochachka P. W., Somero G. N.) Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977.
79. Hurlley D. A., Woodall W. L. Responses of young pink salmon to vertical temperature and salinity gradients//Int. Pacific Salin. Fish Commis. 1968. N 19.
80. Javadi M. Y., Anderson J. M. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids//J. Fish. Res. Board Canada. 1967. Vol. 24, N 7.

81. Kwa in W. H., McCauley R. W. Effect of age and overhead illumination on temperature preferred by underyearling rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in a vertical temperature gradient//J. Fish. Res. Board Canada. 1978, Vol. 35, N 11.

82. McCauley R. W. Laboratory methods for determining temperature preference//J. Fish. Res. Board Canada. 1977, Vol. 34, N 5.

83. Melisky E. L., Stauffer J. R., Hocutt C. H. Temperature preference of banded killifish, *Fundulus diaphanus* from Southwestern Pennsylvania//Copeia. 1980. N 2.

84. Neill W. H., Magnuson J. J., Chipman G. G. Behavioral thermoregulation by fishes: a new experimental approach//Science. 1972. Vol. 176, N 4042.

85. Norris S. K. The functions of temperature in the ecology of the parcid fish *Girella nigricans* (Ayres)//Ecol. Monogr. 1963. Vol. 33, N 1.

86. (Prosser C. L.) Проссер Л. Обмен воды: осмотический баланс, гормональная регуляция//Сравнительная физиология животных, М., 1977. Т. 1.

87. (Prosser C. L.) Проссер Л. Температура//Сравнительная физиология животных, М., 1977. Т. 2.

88. Reynolds W. W., Casterlin M. E. Behavioral thermoregulation and the "final preferendum" paradigm//Amer. Zool. 1979. Vol. 19, N 1.

89. Reynolds W. W., Casterlin M. E., Covert J. B. Behavioral fever in teleost fishes//Nature, 1976. Vol. 259, N 5538.

90. Tyler A. V. Some lethal temperature relations of two minnows of the genus *Chrosomus*//Can. J. Zool. 1966. Vol. 44, N 3.

91. (Went F. W.) Вент Ф. В. Термо- и фотопериодические явления, связанные с ростом растений//Биологические часы. М., 1964.

**Внутрипопуляционная изменчивость
гидролитических функций пищеварительной
системы леща на личиночном и мальковом
этапах развития**

Исследованы начальные этапы становления гидролитических функций пищеварительной системы леща из разных мест обитания. Установлены разные темпы размерно-массового роста и развития гидролитических функций у рыб из прудов и различных участков естественных водоемов.

Известно, что пища является одним из важных факторов, лимитирующих численность популяций рыб, влияющих на внутрипопуляционную структуру, а также поведение отдельных особей и их группировок. В литературе неоднократно подчеркивалась сложность определения степени и характера воздействия пищи на естественные популяции рыб [17]. В последние годы предпринимались попытки подойти к решению этого вопроса путем изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости активности некоторых пищеварительных ферментов у разных видов рыб [3, 8, 24, 25].

Гидролитические функции пищеварительного аппарата многих видов рыб из естественных водоемов на ранних этапах онтогенеза ранее практически не исследовались. Вместе с тем, «начиная с личиночного периода, выживание зависит от активного поиска, потребления и усвоения экзогенных источников органических веществ» [16, стр. 24]. При этом недостаточно эффективное питание молодежи может иметь для популяции того или иного вида более драматические последствия, чем в случае неудовлетворительного питания рыб старших возрастных групп.

Сложность исследования молодежи рыб на популяционном уровне связана не только с методическими трудностями, но и с отсутствием убедительных экспериментальных данных об участии и соотношении различных механизмов деполимеризации разных компонентов пищи на ранних этапах

постэмбриогенеза рыб. Последнее осложняется тем, что темпы становления гидролитических функций пищеварительного тракта у рыб разных таксономических групп различны [2].

Однако для всех исследованных видов характерна низкая активность кислых и особенно щелочных протеиназ на ранних этапах постэмбриогенеза [2, 7]. Возможность переваривания и усвоения субстратов белковой природы на тех этапах онтогенеза, когда поджелудочная железа не продуцирует эндопептидазы, осуществляющие начальные этапы гидролиза белков, одни авторы [1] связывают с низкими молекулярными массами субстратов естественных кормов, которые способны разрушаться в зоне мембранного пищеварения, другие [20, 23, 26] — со значительной ролью процессов внутриклеточного пищеварения, третьи [18, 19] — с вкладом экзоферментов жертвы в процессы протеолиза. По всей вероятности, все перечисленные выше механизмы и факторы играют важную роль в процессах переваривания субстратов белковой природы [7].

Кроме того, компенсировать отсутствие активности эндопептидаз в период раннего постэмбриогенеза рыб, по-видимому, способна микрофлора кишечника, обладающая различными гидролазами [10].

Понимание общих закономерностей начальных этапов ассимиляции пищи и разработка мероприятий, направленных на увеличение эффективности этих процессов, возможны лишь в результате комплексного исследования гидролаз пищеварительного тракта рыб. В связи с этим цель работы состояла в изучении активности основных групп кишечных ферментов, участвующих в гидролизе нутриентов белковой и углеводной природы у молоди леща, находящейся на личиночном и мальковом этапах развития, а также сопоставлении активности ферментов у молоди леща из разных мест обитания (пруды, побережье водохранилища с разным гидрологическим режимом) с темпами размерно-массового роста и содержанием белка в мышцах.

В 1986—1988 гг. исследовали молодь леща (*Abgatis brama* (L.)), отловленную в Волжском плесе Рыбинского водохранилища у пос. Борок («канал») и его притоке (р. Сить). Кроме того, исследовали молодь, выращенную в прудах экспериментальной базы «Сунога»¹. В 1986 г. мо-

¹ Авторы приносят глубокую благодарность В. М. Володину и В. В. Халько за предоставление материала. В работе принимали участие С. Д. Егорова и С. Ж. Муржеснова (Астраханский технический институт рыбной промышленности и хозяйства).

лодь леща была получена от производителей, заготавливаемых на естественных нерестилищах вблизи пос. Борок. Оплодотворение икры проводили 15 мая сухим способом. Икру инкубировали в течение 4 сут и после наступления стадии покоя предличинок помещали в кристаллизаторы, по 2000 шт. в каждый. 23 мая, после наступления этапа В₁, личинок пересаживали в земляные пруды.

Размеры прудов экспериментальной базы — 20×40, глубина — 1 м. Пруды значительно различались по кормовой базе. В первом пруду отмечены Protozoa, Cladocera, Copepoda, Rotatoria, Mollusca, Chironomidae, Odonata, Oligochaeta, Trichoptera, Ephemeroptera. Во втором пруду, кроме того, присутствовали Turbellaria, в третьем — Ostracoda, Coleoptera. В первом пруду доминировали Copepoda — 42,3% от общей биомассы (Odonata — 35,9%, Oligochaeta — 21,8%), во втором — Cladocera — 79,3% (Chironomidae — 15,3%, Copepoda — 4,4%, Mollusca — 1%), в третьем — Cladocera — 28,2% и Mollusca — 25,4% (Chironomidae — 17,3%, Odonata — 14,5%, Oligochaeta — 15,6%). Биомасса кормовых объектов в указанных прудах составляла соответственно 8,7, 152,8 и 51,4 г/м³.

В 1987 г. производителей отлавливали в верховье и низовье р. Сить. Икру оплодотворяли 18 мая, после наступления этапа В₁ личинок пересаживали в пруды (3000, 2500 и 1770 экз. в первый, второй и третий соответственно). Во всех прудах доминировали представители Cladocera (52,7, 64,8 и 83,4% от общей численности)¹. Численность Copepodit в разных прудах колебалась от 7 до 11% (здесь и далее — % от общей численности). Для первого пруда было характерно значительное представительство Ostracoda (30,5%) и наличие Rotatoria (5,5%), для второго — присутствие Ostracoda (10,7%), Copepoda (7,3) и Chironomidae (1%). Биомасса кормовых объектов в первых двух прудах была близка — 0,7 г/м³, в третьем пруду — 2,3 г/м³. Биомасса зоопланктона в июне 1987 г. в верховье р. Сить составляла 0,223 г/м³, в устье — 0,692 г/м³. В 1988 г. величины биомассы зоопланктона в июне — августе на обоих нерестилищах были выше (в верховье 1,268, 2,760 и 1,457 г/м³, в устье — 0,985, 2,560 и 1,100 г/м³ соответственно). Видовой состав зоопланктона приведен в статье А. П. Стрельниковой и В. М. Володиной [наст. кн.].

Материал в прудах в 1986 г. собирали с интервалом

¹ Данные предоставлены А. П. Стрельниковой.

1—3 нед., в 1987 г. — в конце нагульного периода. Одновременно исследовали 10—12 экз. молоди из каждого пруда. Использовали различные препараты: скелетные мышцы, ткани желудка и кишечника (суммарно), а также целые организмы рыб.

Морфологические измерения проводили стандартными методами. В качестве ферментативно-активных препаратов использовали гомогенаты, приготовленные из тушек личинок, кишечников с содержимым, а также кишечников, предварительно промытых охлажденным раствором Рингера для холоднокровных животных (рН 7.4). Активность α -амилазы (КФ 3.2.1.1) определяли по убыли крахмала модифицированным методом Смита и Роя [14], общую амилолитическую активность — по приросту гексоз модифицированным методом Нельсона [15], активность кислотных и щелочных протеиназ — по приросту тирозина модифицированным методом Ансона [7]. В качестве субстратов использовали растворимый крахмал (0,1 и 1%), гемоглобин (1%) и казеин (1%). Инкубацию соответствующего субстрата и ферментативноактивного препарата осуществляли в течение 10—60 мин при рН 3—4 и 7.4 (для α -амилазы) температуре 20 и 37°C в специальных качалках с термостатирующим устройством. В некоторых опытах объединяли ткани 5—10 особей. Количество белка в тканях рыб определяли по светопоглощению ультрафиолета при помощи спектрофотометра при длине волны 280 нм (C_2) и методу Лоури и соавторов [21]. Экспериментальные данные обработаны статистически по стандартным программам на ЭВМ MERA CAMAC 125/SM 4A.

Морфо-физиологическая характеристика и содержание белка. Данные, касающиеся морфо-физиологических характеристик всех особей леща, содержащихся в трех прудах, приведены в табл. 1. В течение всего периода наблюдений размер и масса рыб последовательно увеличивались, коэффициенты вариации показателей снижались.

Средние значения концентрации белка в мышечной ткани личинок леща были довольно однородны. Отмечено скачкообразное снижение величины показателя у молоди в возрасте 51 сут., достигающее максимума в конце июля (в 1,24 раза по сравнению с началом месяца). Осенью концентрация белка увеличивалась незначительно. Коэффициент вариации показателя в период наблюдений уменьшился почти в 1,3 раза.

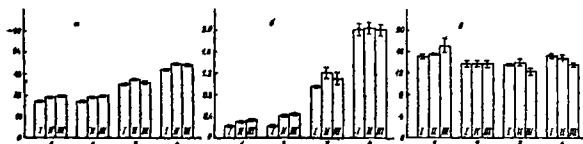
Таблица 1

Характеристика молоди леща, выращенного в прудах в 1966 г.

Дата, возраст	Длина, мм	Масса, мг	Содержание белка в мышцах, г/100 г сырой массы ткани
2 VII 44 сут	29.8±0.4 24.0—33.0	(8) 287.4±13.4 136.0—402.0	(23) 16.6±0.4 13.1—24.0
9 VII 51 сут	29.6±0.4 24.0—35.0	(9) 353.3±14.9 160.0—510.0	(28) 13.8±0.2 10.3—17.1
29 VII 71 сут	41.6±0.5 36.0—46.0	(6) 1100±0.1 800.0—1600.0	(19) 13.4±0.20 11.1—16.3
10 X 102 сут	53.3±0.6 41.0—62.0	(6.6) 2.100±0.06 1.500—2.800	(15.5) 14.8±0.3 12.0—19.0

Примечание: Здесь и в табл. 3—5, 7. Над чертой — средняя арифметическая и стандартная ошибка среднего, под чертой — амплитуда колебания, в скобках — коэффициент вариации.

Ниже сопоставлены характеристики молоди, содержащейся в различных прудах (см. рисунок). Минимальный размер личинок (27.5 мм CV=10%) в возрасте 44 сут. наблюдался у особей из I пруда, максимальный (31.0 мм CV=5%) — у личинок из III пруда. В последующие сроки наблюдений соотношение размерно-массовых характеристик молоди из разных прудов существенно не изменялось.



Размерно-массовый состав и концентрация белка в мышцах сеголетков леща.

По оси абсцисс — возраст рыб: 1—44 сут, 2—51 сут, 3—71 сут, 4—102 сут.
в — длина тела мм б — масса тела, г, в — концентрация белка, г/100 г сырой массы ткани, I—III — номер пруда.

несмотря на увеличение показателей к концу нагульного периода. Масса рыб различалась значительно, особенно в первые сроки наблюдения. Так, в возрасте 44 сут. у личинок из I пруда средние значения массы составляли 222 мг, из III — 320 мг, у личинок в возрасте 51 сут — 233 и 420 мг соответственно. Наибольшая величина коэффициента вариации показателя в оба срока наблюдения характерна для молоди из I пруда — 27 и 18%. В последующие сроки различия в размере и массе рыб сократились. В октябре размер рыб из I, II и третьего прудов составлял 51,2, 54,5 и 54,1 мм, масса — 2,0, 2,3 и 2,1 г соответственно. Коэффициенты вариации первого показателя по сравнению с таковыми начальных сроков наблюдений существенно не изменялись (8,2; 4,3 и 5,9%), второго — снизились, особенно у молоди из I пруда (15,9, 12,7 и 16,7% соответственно).

Концентрация белка в мышцах у молоди из разных прудов, сохраняя отмеченную выше временную динамику, также варьировала. Так, в первый срок наблюдения у личинок из III пруда она была значительно выше, чем у личинок из двух первых прудов (15,1, 15,7 и 17,2 г/100 г сырой массы ткани в I, II и III пруду соответственно). В последующие сроки наблюдалось выравнивание показателей, причем концентрация белка в мышцах личинок из I пруда оказалась сопоставимой или превышающей уровень этого показателя у рыб из других прудов. Особенно значительно к концу нагульного периода снижалась концентрация белка у молоди из III пруда — до 13,8 г/100 г сырой массы ткани (для рыб из первых 2 прудов изменения не были отмечены — 15,4 и 15,8 г/100 г сырой массы ткани соответственно). Также следует отметить, что во многих случаях наблюдаемые в одни и те же сроки различия в величине исследуемых показателей были статистически недостоверными.

Активность ферментов. Как известно, на ранних личиночных стадиях развития рыб поджелудочная железа не функционирует. Способность поджелудочной железы продуцировать пищеварительные ферменты у карпа и, видимо, у других рыб сем. карповых появляется в возрасте 2 нед. [11]. От темпов развития синтетических функций этого органа в значительной мере зависит способность личинок и мальков рыб осуществлять начальные этапы гидролиза пищевых субстратов, а следовательно, эффективность питания и, в конечном счете, способность рыб к выживанию. Определение уровня

активности щелочных протеиназ у личинок леща в возрасте 22 сут. при температуре 37 °С позволило выявить лишь следовую активность (0,05 мкмоль/(г·мин)). При температуре 20 °С активность была близка 0. Поскольку собственный ферментативный аппарат личинок в этом возрасте еще практически не функционирует, определяли активность кислых и щелочных протеиназ в организме кормовых объектов (зоопланктон). Установлено, что в зоне кислых значений рН (3,8) общая протеолитическая активность суммарных проб зоопланктона соответствовала $0,28 \pm 0,09$ мкмоль/(г·мин), в зоне щелочных значений рН (7,4) — $0,17 \pm 0,06$ мкмоль/(г·мин).

Уровень активности щелочных протеиназ у всех исследованных сеголетков был крайне низок и в большинстве случаев не превышал 0,5 мкмоль/(г·мин) (табл. 2). При этом обращает внимание неизменно более высокий уровень общей протеолитической активности у молоди из II пруда, а наиболее низкий — у рыб из I пруда. К концу первого нагульного периода уровень активности кишечных протеиназ у леща в ряде случаев достигал значений, характерных для взрослых особей. Однако функциональная зрелость кишечника наблюдалась лишь у молоди из III и особенно II пруда. Уровень ферментативной активности у рыб из I пруда даже в конце нагульного периода продолжал оставаться крайне низким. Поскольку выявленные различия свидетельствуют о значительной внутривидовой изменчивости темпов становления и мощности гидролитического аппарата кишечника леща, целесообразно указать амплитуду колебания и коэффициент вариации анализируемого показателя. Так, уровень общей протеолитической

Таблица 2

Активность щелочных протеиназ в кишечнике личинок и мальков леща, мкмоль/(г·мин)

Номер пруда	Возраст рыб., сут.			
	44	51	71	102
I	0	0.19	0.19	0.60 ± 0.09
II	0.37	0.74	0.37	8.92 ± 0.55
III	0.19	0.57	0.28	2.02 ± 0.53

активности кишечника рыб из I пруда осенью колебался от 0.20 до 1.30 мкмоль/(г·мин) (CV=50.1%), из II — от 4.44 до 10.20 мкмоль/(г·мин) (CV=19.5%), из III — от 0.60 до 6.29 мкмоль/(г·мин) (CV=82.6%).

Столь значительная вариабельность уровня ферментативной активности позволяет предположить существование различий морфологических характеристик пищеварительного тракта. Действительно, тенденции, отмеченные при сопоставлении активности протеиназ, обнаруживаются и при анализе размерно-массовых характеристик кишечника молоди леща (табл. 3).

Таблица 3

Размер и масса кишечника мальков леща в конце нагульного периода (октябрь)

Показатель	Номер пруда		
	I	II	III
Размер кишки, мм	49.6±1.7	59.3±1.9	56.2±1.7
	42.0—56.0 (10.6)	52.0—74.0 (10.3)	47.0—63.0 (9.3)
Масса кишки, мг	47.2±3.2	81.8±6.0	53.7±5.3
	31.0—60.0 (21.1)	53.0—110.0 (23.1)	24.0—86.0 (31.4)

Расчет на основании приведенных данных тотальной активности ферментов (активности, рассчитанной не на единицу массы органа, а на его общую массу показывает, что различия в обеспеченности протеиназами рыб из разных прудов были еще более значительными. Так, средние величины тотальной активности протеиназ у рыб из I пруда соответствовали 0,03 мкмоль/мин, из II — 0,73 мкмоль/мин, из III — 0,11 мкмоль/мин. Следовательно, активность ферментов, функционирующих во всем кишечнике у рыб из II пруда была в 24,3 раза выше, чем у рыб из I пруда и в 6,6 раза выше, чем у рыб из III пруда (при расчете стандартных величин активности — 14,9 и 4,4 раза соответственно).

Таким образом, размерно-массовые характеристики молоди леща, выращенной в разных прудах, изменялись в течение первого нагульного периода однонаправленно. Отмечено достоверное отставание в темпах линейного, а в ряде случаев и роста массы у особей из первого пруда, которое коррелирует с уровнем активности пищеваритель-

ных ферментов, обеспечивающих начальные этапы ассимиляции белка.

В вышеописанных наблюдениях исследовали потомство производителей, отловленных на одном нерестилище (контрольно-наблюдательный пункт в районе п. Борок) и входящих в одну преднерестовую группировку. Задача последующих наблюдений состояла в выявлении изменчивости морфо-физиологических характеристик молоди, полученной от производителей, входящих в разные преднерестовые группировки. В табл. 4 приведены характеристики мальков леща, полученных в 1987 г. от производителей, отловленных в верховье и низовье р. Сить и выращенных в прудах. В I и II прудах содержалось потомство производителей, отловленных в верховье р. Сить, в III пруду — в низовье р. Сить.

Размерно-массовые характеристики у мальков из I пруда были достоверно ниже, чем у мальков из II и III, а коэффициенты вариации показателя — значительно выше. Различия между показателями у молоди из II и III пруда были статически недостоверными. Содержание белка в мышцах, оцениваемое спектрофотометрически, минимально у рыб в II пруду, максимально — у потомства производителей, полученных из низовья р. Сить. Величины концентрации белка, получаемые по методу Лоури, были значительно выше, а различия между указанными выборками — статистически недостоверны. Уровень активности протеиназ в июле максимален у рыб из III пруда (8.5 ± 0.9), (9.6 ± 1.3) и (10.3 ± 1.6) мкмоль/(г·мин) соответственно).

При исследовании молоди леща, обитающей в районе нерестилищ, на которых были отловлены производители молоди, выращенной в прудах, были установлены достоверные различия в массе (822 ± 26) мг и (946 ± 24) мг у мальков из верховья и низовья р. Сить соответственно). Уровень белка, определяемого спектрофотометрически, был ниже у рыб из верховья, определяемого по Лоури — у рыб из низовья (11.8 ± 0.2) и (14.5 ± 0.7). (20.2 ± 1.7) и (17.7 ± 0.2) г/100 г сырой массы ткани соответственно). Несмотря на различие величин отношения C_1/C_2 , они всегда были меньше 1. В естественном водоеме активность протеолитических ферментов в кишечнике рыб была ниже, чем у молоди из прудов (1.3 ± 0.2) и 4.1 ± 0.3 мкмоль/(г·мин) в верховье и низовье р. Сить соответственно).

Результаты, полученные осенью при исследовании потомства леща, отловленного в р. Сить и выращенного в прудах, в значительной мере близки к вышеописанным

Таблица 4

Морфо-физиологическая характеристика молоди леща (июль 1987 г.)

Номер пруда	Длина, мм	Масса, г	Содержание белка, г/100 г сырой массы тканей	
			C1	C2
I	28.6 ± 0.8	398.2 ± 28.9	19.9 ± 0.5	24.2 ± 1.0
	$26.0-33.0$	$31.0-57.0$	$17.6-22.0$	$19.6-29.2$
II	34.4 ± 0.4	651.1 ± 21.4	18.4 ± 0.3	23.4 ± 0.4
	$30.0-37.0$	$42.0-75.0$	$16.8-19.8$	$20.8-24.8$
III	33.6 ± 0.8	678.4 ± 19.9	20.7 ± 1.0	24.4 ± 1.3
	$29.0-39.0$	$48.3-82.0$	$14.0-23.0$	$16.8-28.8$

Таблица 5

Морфо-физиологическая характеристика молоди леща (октябрь 1987 г.)

Номер пруда	Длина, мм	Масса, г	Содержание белка, г/100 г сырой массы тканей					
			в мышцах		в кишечнике		C ₃	
			C ₁	C ₂	C ₁	C ₂	C ₁	C ₂
I	42.9 ± 0.7	1.2 ± 0.1	25.5 ± 1.6	20.5 ± 0.8	14.8 ± 1.0	14.8 ± 1.0	22.8	
	$38.0-45.0$	$0.7-1.7$	16.9	16.4	$16.6-25.0$	$10.4-20.4$	(22.8)	
II	53.9 ± 0.5	2.4 ± 0.1	23.1 ± 1.0	21.0 ± 1.1	16.4 ± 1.4	16.4 ± 1.4	(26.9)	
	$51.0-56.0$	$1.8-2.8$	(8.0)	(13.9)	$16.2-27.0$	$7.6-22.0$	(26.9)	
III	54.1 ± 1.3	2.8 ± 0.2	23.1 ± 1.0	26.9 ± 1.6	21.2 ± 0.7	21.2 ± 0.7	(9.8)	
	$49.0-62.0$	$2.2-3.8$	(12.1)	(18.9)	$20.0-30.0$	$17.6-25.2$	(9.8)	

(табл. 5). Темпы линейно-массового роста у молоди из I пруда до конца нагульного периода продолжали оставаться более низкими, чем у рыб из других прудов. Наиболее высокие темпы роста массы были отмечены для молоди из III пруда. Концентрация белка в мышцах, напротив, была максимальной у потомства производителей, отловленных в верховьях р. Сить. Оценивая концентрацию белка в кишечнике, следует отметить более высокие значения у потомства рыб из низовья р. Сить, а также инверсию значений коэффициента C_1/C_2 , во всех случаях оказывающегося больше 1.

Таким образом, были подтверждены полученные ранее данные о значительной изменчивости исследованных морфо-физиологических характеристик леща на ранних этапах онтогенеза и установлены разные значения коэффициента отношения C_1/C_2 для мышц и кишечника (в первом случае показатель меньше 1, во втором — больше 1).

Задача следующей серии наблюдений состояла в сопоставлении морфо-физиологических характеристик молоди леща, обитающего в естественном водоеме. Определения, проведенные в середине июля, свидетельствуют о значительно большем размере и массе молоди из прибрежья Рыбинского водохранилища («канал») по сравнению с молодь леща р. Сить. Уровень активности кислых и особенно щелочных протеиназ в кишечнике у тех и других был достаточно близок, уровень общей амилолитической активности максимален у рыб из прибрежья, минимален — у молоди из низовья р. Сить (табл. 6). Определение уровня ферментативной активности кишечников с содержимым и без содержимого показало, что в первом случае активность щелочных протеиназ и карбогидраз выше, чем во втором. Молодь из р. Сить достигла размеров, позволяющих провести подробный анализ ферментативной активности, лишь в августе (табл. 7). Размер и масса рыб из низовья были достоверно выше, чем у рыб из верховья. Это в равной мере относится и к данным по длине и массе кишечника. Активность ферментов, напротив, выше у рыб из верховья р. Сить. Так, уровень общей протеолитической активности препаратов, содержащих химус, у молоди из верховья в 2.8 раза, общей амилолитической активности — в 1.8 раза, а амилазы — в 1.4 раза выше, чем у молоди из низовья. Различия в уровне активности тех же ферментов в кишечниках без содержимого во всех случаях были статистически недостоверными. При этом вариабельность значений

Таблица 6

Морфо-физиологическая характеристика молоди леща (июль 1988 г.)

Показатели	Прибрежье Рыбинского водохра- нилища	р. Сить	
		низовые	верховые
Длина по Смиту, мм	47.7 ± 1.6	29.7 ± 0.92	28.2 ± 2.1
Длина тела, мм	42.3 ± 1.6	27.7 ± 1.23	27.3 ± 1.88
Масса порки, г	1.00 ± 0.1	0.28 ± 0.01	0.31 ± 0.02
Общая протеолитическая ак- тивность, pH 4,0 мкмоль/(г·мин)	3.0 ± 1.2	3.9	—
	4.4 ± 0.9	—	2.2
Общая протеолитическая ак- тивность, pH 7,4, мкмоль/(г·мин)	7.9 ± 1.1	7.9	7.5
	3.0 ± 0.3	—	5.3
Общая амиллитическая ак- тивность, мкмоль/(г·мин)	9.3 ± 0.2	6.9	8.2
	5.7 ± 0.4	—	6.0
Активность сахарозы, мкмоль/(г·мин)	0.41 ± 0.01	—	—
	0.24 ± 0.01	—	—

Примечание. Над чертой — активность ферментов в кишечниках без содержимого, под чертой — суммарная активность ферментов кишечника.

общей протеолитической активности в большинстве случаев выше вариабельности общей амиллитической активности, а в ряде случаев и активности α -амилазы.

Таким образом, не только темпы линейно-массового роста, но и темпы становления гидролитических функций кишечника у сеголетков леща, обитающего в естественном водосе, значительно варьируют в зависимости от местообитания рыб. В участках со слабым водообменом («канал») темп роста выше, чем в водотоках. Уровень активности одноименных ферментов, функционирующих в единице массы органа, не зависит от размера рыб. Тотальная активность также далеко не всегда повышается с увеличением размера рыб.

В заключение необходимо сопоставить результаты различных серий наблюдений и обратить внимание на ряд не обсуждавшихся в литературе фактов. Прежде всего следует отметить, что полученные материалы свидетельствуют о разных темпах становления гидролитических функций кишечника у молоди леща, обитающей в разных прудах или отдельных участках естественных водоемов. В ряде случа-

Таблица 7

Морфо-физиологическая характеристика молоди леща из р. Сить
(август 1988 г.)

Показатели	Низовые (n=40)	(Верховые (n=16))
Длина по Смигу, мм	50.8 ± 0.6 (6.9)	46.3 ± 1.4 (12.4)
	45.0—58.0	36.0—54.0
Длина тела, мм	45.8 ± 0.6 (7.7)	41.3 ± 1.4 (14.0)
	40.0—53.0	31.0—50.0
Масса порки, г	1.2 ± 0.04 (19.8)	1.1 ± 0.01 (36.1)
	0.7—1.7	0.61—1.31
Длина кишечника, мм	40.1 ± 0.7 (11.5)	38.8 ± 1.5 (15.1)
	32.0—55.0	30.0—51.0
Масса кишечника без смыва, мг	69.1 ± 3.54 (22.9)	38.7 ± 5.5 (29.5)
	40.0—103.0	20.0—57.0
Масса кишечника со смывом, мг	46.2 ± 4.6 (46.0)	38.7 ± 5.5 (40.5)
	25.0—102.4	20.0—58.0
Общая протеолитическая активность, рН 4.0, мкмоль/(г. мин)		
кишечник без химуса	1.87 ± 0.28 (66.3)	3.16 ± 0.22 (20.1)
	0.74—4.81	2.03—3.88
кишечник с химусом	2.23 ± 0.27 (54.8)	3.04 ± 0.72 (67.1)
	0.92—3.88	0.32—6.84
Общая протеолитическая активность, рН 7.4, мкмоль/(г. мин)		
кишечник без химуса	3.88 ± 0.58 (67.2)	10.72 ± 1.42 (37.5)
	1.85—8.14	4.9—16.5
кишечник с химусом	6.00 ± 0.51 (37.9)	7.31 ± 1.21 (46.8)
	2.59—11.3	1.7—11.5
Общая амилолитическая активность, мкмоль/(г. мин)		
кишечник без химуса	3.48 ± 0.15 (19.0)	6.10 ± 0.48 (22.4)
	2.47—4.81	4.12—7.58
кишечник с химусом	5.67 ± 0.26 (20.68)	5.70 ± 0.40 (19.7)
	3.25—7.67	3.46—6.80
Активность α -амилазы, мг/(г. мин)		
кишечник без химуса	20.32 ± 1.86 (40.9)	27.37 ± 2.54 (26.3)
	20.3—37.0	20.3—40.6
кишечник с химусом	20.01 ± 1.90 (38.7)	23.56 ± 2.42 (29.1)
	10.15—35.2	10.15—34.15

Примечание. n — число исследованных рыб.

ев наблюдаемые различия могут быть объяснены разной степенью развития кормовой базы. В частности, летом 1986 г. биомасса зоопланктона во II пруду была почти в 30 раз выше, чем в I и в 3 раза выше, чем в III. Также существенно, что высокая биомасса зоопланктона в этом пруду была обусловлена простейшими, слабо представленными в 2 других прудах. Видимо, именно с этим связана высокая активность протенназ на самых ранних этапах постэмбриогенеза леща и высокие темпы роста молоди из II пруда, а также отставание по всем показателям рыб из I пруда. У последних увеличение указанных показателей отмечено лишь после прохождения этапов, характеризующихся расширением спектра питания [13]. Аналогичные результаты получены в следующем году: максимальные темпы роста наблюдались у рыб из III пруда, отличающегося в 3 раза большей биомассой потенциальных кормовых объектов и меньшей плотностью посадки молоди леща.

Кроме того, при исследовании леща были подтверждены данные о крайне низком уровне активности щелочных протенназ на ранних этапах постэмбриогенеза рыб сем. карповых [1]. Вместе с тем показано, что темпы формирования гидролитической функции кишечника рыб могут быть различными и определяться не только генетическими, но и экологическими факторами, в частности, степенью развития кормовой базы. При этом у рыб из естественного водоема значения общей протеолитической активности достигают уровня, характерного для взрослых особей в более ранние сроки (июль), чем у рыб, развивающихся в прудах. Также заслуживают внимания результаты изучения активности карбогидраз. Ранее нами были даны подробные характеристики этой группы ферментов у рыб старших возрастных групп [5]. Имелись также некоторые сведения об активности различных карбогидраз у леща из Волжского плеса Рыбинского водохранилища в возрасте 1+—5+ [4, 6]. Сопоставление полученных данных свидетельствует о том, что у молоди леща в возрасте 2—3 мес. уровень общей амнлолитической активности и особенно α -амилазы может превышать таковой у рыб старших возрастных групп в 2 раза и более. С одной стороны, этот факт подтверждает представления о наибольшем диапазоне устойчивости, внутри которого возможна реализация адаптивных процессов у рыб на этой стадии онтогенеза [9, 12], с другой стороны дает основание считать, что условия обитания, в том числе питания рыб, в этот период не менее

существенны для судьбы того или иного поколения, чем в период перехода личинок на экзогенное питание [16].

Об этом же косвенно свидетельствуют данные о содержании белка в кишечнике и мышцах молоди леща, полученные при помощи разных методов. Известно, что метод Лоури основан на определении в молекулах белка количества ароматических аминокислот (преимущественно тирозина). Также известно, что тирозин у позвоночных животных является предшественником синтеза гормонов щитовидной железы (тироксина), гормонов мозгового слоя надпочечников (адреналина) и меланинов. В свою очередь синтез пищеварительных ферментов находится под гормональным контролем. Особо следует отметить, что тироксин выполняет ряд функций, в том числе увеличивает энергетический обмен, рост и дифференцировку тканей. У костистых рыб, кроме того, тироксин стимулирует метаморфоз. Недавно была высказана гипотеза, согласно которой основная роль тиреоидных гормонов у рыб заключается в регуляции преадаптаций животных за счет изменений в кишечнике и других структурах, связанных с начальными этапами ассимиляции пищи [22]. Отсюда ясна исключительно важная роль тирозина на ранних этапах онтогенеза костистых рыб.

Различные коэффициенты C_1/C_2 , полученные для кишечника и мышц молоди леща свидетельствуют не только о поступлении с пищей белков, содержащих меньше тирозина, чем в их мышцах, но и о разном соотношении тирозинсодержащих белков в кормовых объектах рыб из разных мест обитания. Следовательно, биотопическая изменчивость различных морфо-физиологических показателей молоди рыб, имеющая сложный системный характер, в определенной степени зависит от биохимического состава кормовых объектов, в частности, содержания тирозина в их белковых компонентах. Известно, что изменчивость размеров и массы тела, обусловленная собственным генотипом растущего организма на ранних этапах онтогенеза, невелика и определяется главным образом условиями жизни популяций, в том числе обеспеченностью пищей молоди рыб [16]. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что эффективность функционирования пищеварительной системы сеголетков леща также в значительной мере определяется условиями питания. При этом существуют глубокие и разнообразные зависимости между кормовой базой и структурой популяций рыб, в том числе, по-видимому, и структурой

рой их локальных стад. Последнее ставит вопрос о необходимости усиления контроля за состоянием молоди естественных популяций рыб, который должен включать, помимо изучения ее морфо-физиологических характеристик, исследование биохимического состава и различных показателей пищевой ценности кормовых объектов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ильина И. Д. Физиолого-биохимические аспекты белкового питания личинок карпа: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1986.
2. Ильина И. Д., Туредский В. И. Развитие пищеварительной функции у рыб//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 5.
3. Кузьмина В. В. Распределение активности α -амилазы вдоль кишечника у пресноводных костистых рыб//Вопр. ихтиологии. 1979 Т. 19, вып. 4(117).
4. Кузьмина В. В. Влияние возраста на активность некоторых собственно-кишечных ферментов рыб//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985.
5. Кузьмина В. В. Общие закономерности мембранного пищеварения у рыб и его адаптивные перестройки: Автореф. дис... докт. биол. наук. Л., 1986.
6. Кузьмина В. В., Голованова И. Л. Возрастная изменчивость активности карбогидраз кишечника рыб//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 64.
7. Кузьмина В. В., Егорова С. Д. Морфо-физиологическая характеристика щуки и леща на ранних этапах онтогенеза (размерно-весовой рост, содержание белка и активность протеаз//ИВВВ АН СССР. 1988, 50 с. Деп. в ВИНТИ. 14.01.1988 г. № 319 В—88 деп.
8. Кузьмина В. В., Помазанская Л. Ф., Забелинский С. А., Пустовой В. К. Жирнокислотный состав слизистой кишечника пресноводных костистых рыб// Ж. эвол. биохим. и физиол. 1982. № 6.
9. Лапкин В. В., Свирский А. М., Голованов В. К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб//Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 12.
10. Лубянские В. Н., Янкявичюс К. К., Вирбикас Ю. Б. и др. К вопросу облигатного симбиоза между макроорганизмом (рыба) и микрофлорой его пищеварительного тракта//Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. Вильнюс, 1985.
11. Остроумова И. Н., Дементьева М. А. О начале функционирования поджелудочной железы в пищеварительном процессе личинок карпа (*Cyprinus carpio*)//Ж. эвол. биохим. и физиол. 1981. Т. 17, № 3.
12. Соколов В. А. Возрастные изменения диапазона термостойчивости леща//Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. Ярославль, 1989.
13. Стрельникова А. П. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых пресноводных рыб в раннем онтогенезе: Автореф. дис. канд. биол. наук. Иркутск 1987.
14. Уголев А. М. Определение амилolyтической активности// Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л., 1969.

15. Уголев А. М., Иезунтова Н. Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз//Исследование пищеварительного аппарата у человека. (Обзор современных методов). Л., 1969.
16. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М., 1980.
17. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972.
18. Dabrowski K. Proteolytic enzyme activity decline in starving fish alvelins and larvae//Environ. Biol. Fish. 1982. Vol. 7, N 1.
19. Dabrowski K., Glogowski J. Studies on the proteolytic enzymes of invertebrates constituting fish food//Hydrobiol. (Hagua). 1977. Vol. 52, N 2—3.
20. Govoni J. J., Boehlert G. W., Watanabe Y. The physiology of digestion in fish larvae//Environ. Biol. Fish. 1986. Vol. 16, N 1—3.
21. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol-reagent//J. biol. Chem. 1951. Vol. 193.
22. Specker J. L. Preadaptive role of thyroid hormones in larval and juvenile salmon: growth the gut and evolutionary considerations//Amer. Zool. 1988. Vol. 28, N 2.
23. Stroband H. W. J., Kroon A. G. The development of the stomach in *Clarias lazera* and the intestinal absorption of protein macromolecules//Cell tiss. Res. 1981. Vol. 215.
24. Torrissen K. R. Genetic variation of tripsin-like isozymes correlated to fish size of atlantic salmon (*Salmo salar*)//Aquaculture. 1987. Vol. 62, N 1.
25. Torrissen K. R., Torrissen O. J. Digestive proteases of atlantic salmon (*Salmo salar*) from different river strains; development after hatching, rearing temperature effect and effect of sex and maturation//Comp. Bioch. Physiol. 1984. Vol. 77B, N 1.
26. Watanabe Y. Intracellular digestion of horseradish peroxidase by the intestinal cells of teleost larvae and juveniles//Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1982. Vol. 48, N 1.

Дифференциация самцов леща во время нерестового хода в притоки Рыбинского водохранилища по биохимическим признакам

**Рассмотрены особенности липидного состава мышечной
ткани и гонад у самцов леща устьевых и речных преднерес-
товых скоплений.**

К настоящему времени в литературе накоплен обширный материал, свидетельствующий о подразделенности населяющих разнотипные водоемы популяций рыб на локальные стада. Последние представляют собой сложноорганизованные системы, экологическая пластичность структуры которых обеспечивает их целостность. Неотъемлемым атрибутом любого локального стада является наличие собственного репродуктивного биотопа [18]. Именно в нерестовый период наиболее отчетливо проявляется и подразделенность особей в каждом из стад на репродуктивные группировки. У проходных рыб, например, у осетровых, это выражается в одновременности захода в нерестовую реку озимой и яровой рас [5], или в репродуктивной изоляции отдельных локальных стад и нерестовых частей их субпопуляций, имеющей место у лососевых [7, 11]. Дифференциация производителей по местам размножения обнаружена и в популяциях морских рыб [4, 8, 35]. С помощью мечения и биотелеметрических наблюдений выявлено аналогичное явление в локальных стадах и у пресноводных рыб [18, 19]. По сравнению с морскими и проходными рыбами, у которых сопряженность морфо-биологических, физиологических и генетико-биохимических признаков с принадлежностью особей к различным внутривидовым группировкам уже неоднократно рассматривалась в литературе [1, 2, 13, 30, 34], пресноводные виды в этом отношении пока слабо исследованы. Вместе с тем подобная информация крайне необходима для углубления существующих представлений о биологическом смысле внутривидовой диф-

ференциации у пресноводных рыб в различные периоды годового цикла и выяснения целого ряда вопросов, связанных с проблемой популяционной организации видов.

Лещ — важный промысловый объект во внутренних водоемах, как и многие другие виды рыб, весной образует в нерестовых притоках озер и водохранилищ в основном два пространственно изолированных друг от друга внутриводоемных репродуктивных скопления — устьевое и речное, соответствующих количеству и местонахождению в реке основных воспроизводственных участков [18, 19]. В настоящей работе на примере нерестовой части одного из локальных стад леща, приуроченного к западному побережью Главного плеса Рыбинского водохранилища и использующего в качестве нерестового притока впадающую в водоем р. Сить [18], был проведен сравнительный анализ общего биохимического, а также липидного состава мышц и гонад самцов, приходящих на известные устьевые и речные нерестилища питающих этот водоем рек.

Рыб для анализа отлавливали в мае 1987—1988 гг. В связи с затяжной весной 1987 г. массовый заход производителей леща в р. Сить начался только в конце первой декады мая. Судя по контрольным обловам 100-метровым неводом, они появились в районе речных нерестилищ к середине второй декады месяца. В этот момент времени (15—19 мая), когда нерест леща на разных по удаленности от устья реки нерестилищах еще не начался, были отловлены две равные по количеству партии рыб (IV стадия зрелости), одна из которых — на нерестовых участках, расположенных в устье реки, другая — примерно в 7—12 км выше по ее руслу. В 1988 г. весна была более теплой, и первые производители леща появились на речных нерестилищах уже в первой декаде мая. В это время был проведен одновременный отлов рыб на тех же, что и в 1987 г., воспроизводственных участках р. Сить. В период отлова рыб в 1987 г. температура воды на речных нерестилищах составляла 12,7°C, на устьевых — 10,3°C, в 1988 г. — 13,4 и 9,9°C соответственно.

После общего биологического анализа у каждой особи брали пробы мышц и гонад массой в 1 г. Количественное определение общих липидов проводили по методу Фолча и др. [33]. Обезжиренный остаток доводили до постоянной массы высушиванием при температуре 104°C. Поскольку в теле рыб он более чем на 90% состоит из белка [25, 26], принимали, что количество сухого обезжиренного остатка

соответствует содержанию белка. Количество воды определяли по разности между сырой начальной массой и сухой конечной, полученной суммированием величин сухого обезжиренного остатка и липидов после доведения их до постоянной массы. Количество экстрактивных веществ, содержащихся в водно-метаноловой фазе, в расчетах не учитывалось. Экстрагированные и очищенные от водорастворимых примесей липиды разделяли на основные классы методом тонкослойной хроматографии в системе растворителей гексан — диэтиловый эфир — уксусная кислота (90:10:1). Хроматографирование структурных липидов вели в системе растворителей хлороформ — метанол — вода (65:25:4) с добавлением в адсорбент сульфата аммония в количестве 0,4%, что позволило отделить лизофосфатидляхолин от других фосфолипидов [38]. Количественное определение общих фосфолипидов и триацилглицеринов осуществляли по методу Волша и др. [40] в модификации В. С. Сидорова и др. [22], свободного холестерина и его эфиров — по методу Энгельбрехта и др. [32], индивидуальных фосфолипидов — по фосфору [16]. Всего обследовано 107 лещей. Полученные результаты подвергнуты статистическому анализу [28] на ЭВМ «Мега-SAMAC».

Результаты двухлетних наблюдений показали, что между самцами леща из устьевых и речных преднерестовых скоплений существуют устойчивые по годам и достоверные при $P=0.05$ различия по размерно-массовым и некоторым биохимическим показателям. На устьевых нерестилищах самцы оказывались крупнее (табл. 1). В сухой массе их мышц ежегодно обнаруживали значительно большее коли-

Таблица 1

Размерно-массовые показатели самцов леща на нерестилищах р. Сить

Показатель	1987 г.	1988 г.
Длина, см	34.8 ± 0.6	34.5 ± 0.5
	36.8 ± 0.3 (2.98)*	37.0 ± 0.4 (3.91)*
Масса, г	866 ± 37	852 ± 37
	992 ± 24 (2.86)*	1023 ± 35 (3.36)*
Количество рыб, шт.	25	30

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой — речные скопления, под чертой — устьевые, в скобках — фактическое значение критерия Стьюдента, * — различия достоверны при $P=0.05$.

Таблица 2

Общий биохимический состав инада и гонад у самок леща из речных и устьевых предречных стоячих водоемов

Биохимический состав	Инада		Гонады	
	1987 г.	1988 г.	1987 г.	1988 г.
Белок, % от сухой массы	95.2 ± 0.1 96.0 ± 0.1	95.5 ± 0.1 96.1 ± 0.1	82.9 ± 0.4 82.2 ± 0.6	84.0 ± 0.3 83.0 ± 0.2
Липиды, % от сухой массы	4.8 ± 0.1 3.9 ± 0.1	4.4 ± 0.1 3.9 ± 0.1	17.1 ± 0.4 17.8 ± 0.6	15.9 ± 0.3 17.0 ± 0.2
Белок, % от сырой массы	18.1 ± 0.2 17.7 ± 0.2	18.0 ± 0.1 17.5 ± 0.1	10.7 ± 0.2 10.5 ± 0.1	10.7 ± 0.1 11.0 ± 0.1
Липиды, % от сырой массы	0.8 ± 0.04 0.7 ± 0.02	0.8 ± 0.02 0.7 ± 0.02	2.2 ± 0.1 2.3 ± 0.1	2.0 ± 0.04 2.2 ± 0.03
Вода, % от сырой массы	81.1 ± 0.2 81.6 ± 0.2	81.2 ± 0.1 81.8 ± 0.1	87.1 ± 0.2 87.2 ± 0.2	87.2 ± 0.1 86.7 ± 0.1
Количество рыб, шт.	25	30	25	30
	25	30	25	30

чество белка и меньше — липидов. При расчете аналогичных показателей на сырую массу мышц их соотношение у самцов из сравниваемых преднерестовых скоплений в основном сохранялось, но статистически значимыми из года в год оставались только различия в содержании липидов (табл. 2). По сравнению с мышцами, гонады самцов характеризовались меньшими запасами белка и большими — липидов и воды (табл. 2). Устойчивых по годам достоверных различий между гонадами самцов с устьевых и речных нерестилищ ни по одному из показателей общего биохимического состава этого органа не обнаружено. Так, если в 1988 г. гонады самцов с этих воспроизводственных участков существенно отличались по содержанию белка, липидов и воды ($P < 0.05$), то в предыдущем году значимые различия между теми же параметрами отсутствовали.

Качественный состав общих липидов в мышцах и гонадах был идентичным. Не отличался он у самцов из разных преднерестовых скоплений. В липидах отчетливо выделялись фракции фосфолипидов, триацилглицеринов, свободного холестерина и его эфиров, а также неэстерифицированных жирных кислот. Последние, как правило, присутствовали в следовых количествах и поэтому в расчетах нами не учитывались. Доминирующими компонентами являлись фосфолипиды и триацилглицерины (рис. 1, 2). По сравнению с гонадами, концентрация холестерина (4.0—6.1%) в мышцах была почти в 2.5 раза ниже, а триацилглицеринов (7.8—20.1%) и эфиров холестерина (1.1—1.8%) — значительно выше. Однако абсолютное количество всех липидных компонентов оказалось более высоким в гонадах, запасы общих липидов в которых более, чем в 2 раза превосходили таковые в мышцах.

Оставаясь качественно неизменным, состав общих липидов в проанализированных тканях варьировал по годам в количественном отношении. Так, в 1988 г. на устьевые и речные нерестилища р. Сить пришли самцы с существенно меньшими, по сравнению с 1987 г., запасами триацилглицеринов (0.32—0.58% сухой массы), но большими — холестерина (0.19—0.27% сухой массы) и его эфиров (0.05—0.08% сухой массы) в мышцах (рис. 1). Сходная картина наблюдалась и при сравнении липидного состава гонад самцов — в 1987 г. они были богаче общими липидами (17.1—17.8% сухой массы) и, в частности, триацилглицеринами (2.67—3.22% сухой массы) и эфирами холестерина (0.10—0.11% сухой массы), но беднее — свободным холес-

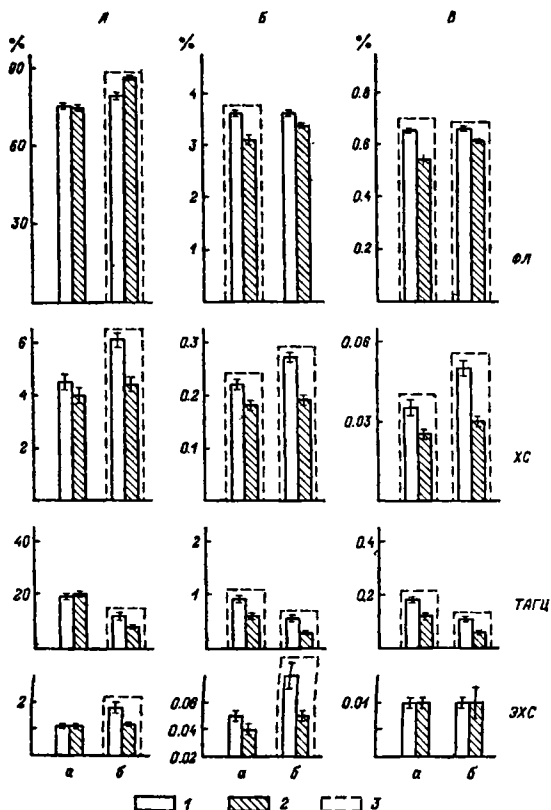


Рис. 1. Состав общих липидов в мышцах самцов льда с речных (1) и устьевых (2) нерестящих р. Ситья. а — 1987 г., б — 1988 г.; З — различия достоверны при $P=0.05$; ФЛ — фосфолипиды, ХС — холестерин, ТАГЦ — триацилглицерин, ЭКС — эфиры холестерина. По оси ординат — липиды: А — $\frac{1}{2}$ от общих, Б — $\frac{1}{2}$ от сухой массы, В — $\frac{1}{2}$ от сырой массы.

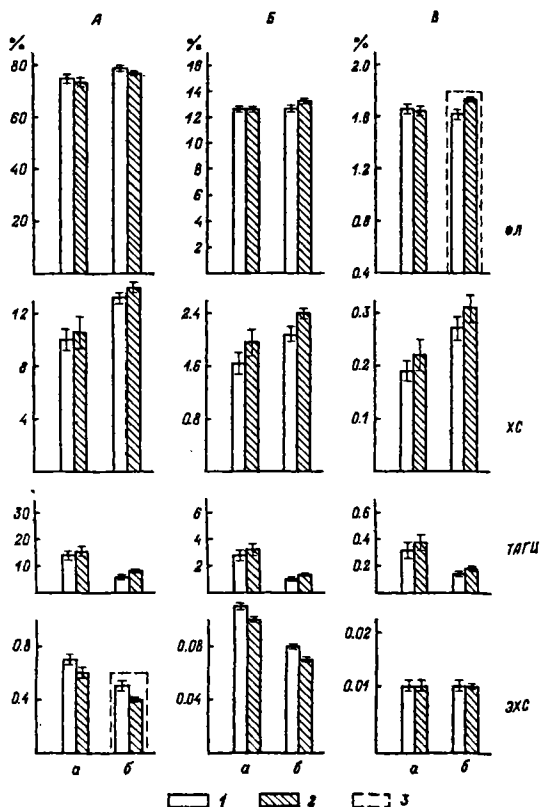


Рис. 2. Состав общих липидов в гонадах самцов леща с речных (1) и устьевых (2) нерестилищ р. Сить. Обозначения те же, что и на рис. 1.

териндом (1.62—1.78% сухой массы), нежели весной 1988 г. (рис. 2). При этом оказалось, что абсолютное содержание холестерина и триацилглицеринов в расчете как на сухую (0.22—0.27% и 0.58—0.92% соответственно), так и на сырую (0.03—0.05% и 0.11—0.18% соответственно) массу мышц у самцов, приходящих на речные нерестилища, ежегодно выше ($P < 0.05$), чем у рыб с устьевых воспроизводственных участков (рис. 1). Статистически значимыми и устойчивыми по годам были различия между самцами из сравниваемых преднерестовых скоплений и по содержанию фосфолипидов в сырой массе мышечной ткани. У рыб с устьевых нерестилищ их количество (0.54—0.65%) всегда оказывалось меньше.

В отличие от мышц, количественный состав общих липидов в гонадах у рыб из разных группировок, несколько варьируя по годам, оставался в большей степени сходным (рис. 2). Ни по одному из пяти выявленных липидных компонентов ежегодно повторявшихся достоверных различий между особями из анализируемых скоплений не обнаружено. В целом, проведенные исследования показали, что устьевые по годам различия между самцами леща с устьевых и речных нерестилищ проявлялись, главным образом, по биохимическим характеристикам их мышечной ткани. Степень же их выраженности несколько варьировала по годам. Так, в 1988 г. различия оказались статистически значимыми по большему числу проанализированных признаков, чем в предшествовавшем ему (табл. 1, рис. 1). Следует отметить, что особи рассматриваемых скоплений отличались не только по отдельным биохимическим признакам, характеризующим состав общих липидов, но и по их совокупности при $P = 0.01$, о чем свидетельствуют результаты сравнения этих рыб по двухвыборочной T2-статистике Хотеллинга (табл. 3).

Качественный состав фосфолипидов в мышцах и гонадах самцов из речных и устьевых преднерестовых скоплений включал 6 фракций — лизофосфатидилхолин, сфингомиелин, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, кардиолипин и неидентифицированный нами фосфолипид, занимавший на хроматограммах промежуточное положение между пятнами кардиолипина и фосфатидилэтаноламина. Доминирующими компонентами всегда были фосфатидилхолин и фосфатидилэтаноламин. Тканевая специфичность фосфолипидного состава у самцов проявлялась как при сравнении его на уровне концентрации индивидуальных фосфолипидов,

так и их абсолютного содержания в расчете на сухую и сырую массу ткани (рис. 3, 4). По сравнению с мышцами, концентрация сфингомиелина (11.4—17.5%) и фосфатидилэтаноламина (32.4—35.7%) в гонадах всегда была выше, а фосфатидилхолина (44.9—49.4%) — ниже. Однако в связи с более высоким количеством общих фосфолипидов в гонадах абсолютное содержание всех фосфолипидных компонентов в сухой и сырой массе мышц оказалось ниже.

Несмотря на полное сходство профилей фосфолипидного состава мышц и гонад у особей, выловленных на разных нерестовых участках р. Сить, имели место межгодовая изменчивость и биотопические различия их составляющих.

Таблица 3

Результаты сравнения состава общих липидов и фосфолипидов в мышцах и гонадах самцов леща из двух преднерестовых скоплений по двухвыборочной T2-статистике Хотеллинга

Показатель	Мышцы		Гонады	
	1987 г.	1988 г.	1987 г.	1988 г.
Общие липиды				
Расстояние Махалобиса	7.2	7.1	3.1	8.5
Критерий Хотеллинга	86.5	106.2	37.5	126.9
Критерий Фишера	20.2	19.8	5.6	19.3
p_1	4	5	6	6
p_2	43	54	42	53
t_1	3.78	3.38	3.26	3.16
	18.88	31.05	43.08	39.81
Фосфолипиды				
Расстояние Махалобиса	17.2	17.8	6.1	3.6
Критерий Хотеллинга	206.3	267.8	73.3	53.3
Критерий Фишера	21.9	40.8	10.9	8.1
p_1	8	6	6	6
p_2	39	53	41	52
t_1	3.00	3.13	3.28	3.17
	66.80	108.40	41.38	45.00

Примечание. t_1 — табличное значение критерия Фишера для $P=0.01$, p_1 — количество главных компонент, p_2 — количество рыб, шт.

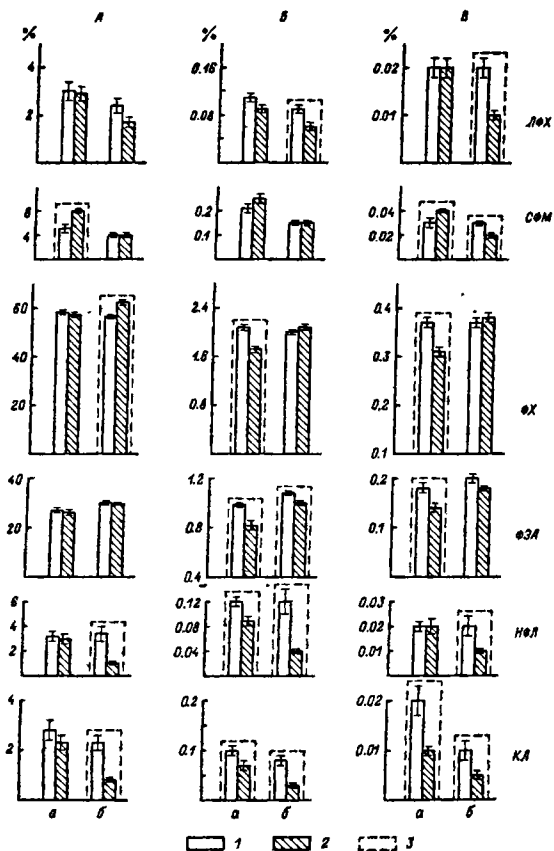


Рис. 3. Состав фосфолипидов в мышцах самцов леща с речных (1) и устьевых (2) перестилей р. Сить.

ЛФХ — лизофосфатидилхолин, СФМ — сфингомиелин, ФХ — фосфатидилхолин, ФЭА — фосфатидилэтаноламин, ПФЛ — неидентифицированный фосфолипид, КЛ — кардиолипин.

По оси ординат — фосфолипиды: А — % от суммы.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

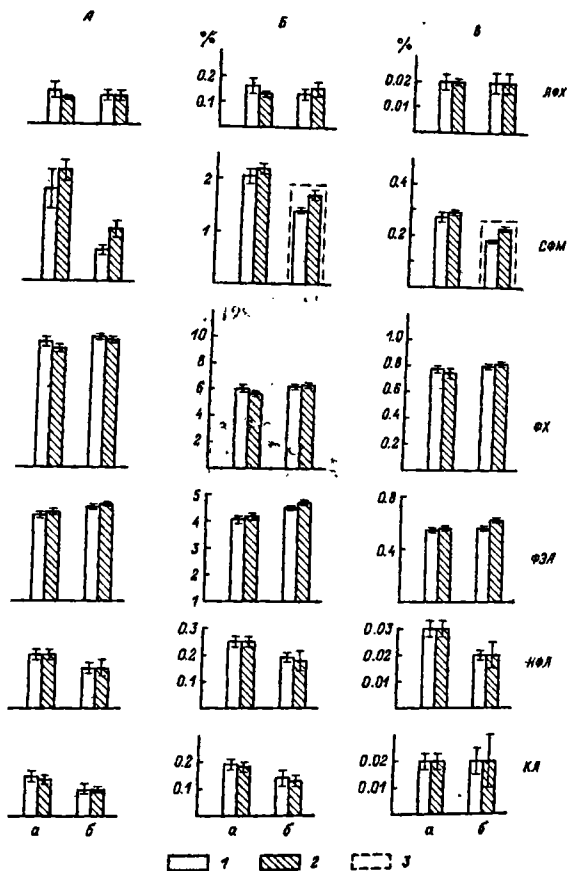


Рис. 4. Состав фосфолипидов в гонядах самцов леща с речных (1) и устьевых (2) нерестилищ р. Сить. Обозначены те же, что и на рис. 1, 2.

Так, самцы, пришедшие на нерест в 1988 г., отличались от особей, отловленных в 1987 г., более низким содержанием сфингомиелина в мышцах (0.15% сухой массы) и гонадах (1.42—1.73% сухой массы), а также кардиолипина (0.03—0.08% и 0.13—0.14% сухой массы, соответственно), но повышенным количеством фосфатидилэтаноламина (0.99—1.08% и 4.47—4.71% сухой массы, соответственно). Выяснилось, что биотопические различия затрагивают в основном фосфолипидный состав мышечной ткани самцов. При этом мышцы рыб с устьевых нерестилищ из года в год оказывались достоверно беднее фосфатидилэтаноламином (0.81—1.08%), неидентифицированным фосфолипидом (0.04—0.09%) и кардиолипином (0.03—0.07%) в расчете на сухую массу ткани (рис. 3). Относительно ее сырой массы аналогичные различия сохранялись только по содержанию кардиолипина. В отличие от мышц, фосфолипидный состав гонад у самцов с речных и устьевых нерестовых участков р. Сить оказался практически идентичным в количественном отношении, за исключением имевшей место в 1988 г. достоверной разницы между ними по содержанию сфингомиелина в сухой и сырой массе гонад (рис. 4). Однако устойчивых по годам значимых различий между гонадами самцов из разных преднерестовых группировок ни по одному из фосфолипидных компонентов не выявлено. В то же время по совокупности признаков, характеризующих количественный состав структурных липидов, гонады этих рыб, как и их мышцы, существенно отличались при $P=0.01$ (табл. 3).

Учитывая неодинаковый размерно-массовый состав леца на разных нерестилищах р. Сить, мы попытались выявить наличие коррелятивной связи между морфометрическими признаками рыб и теми биохимическими характеристиками их мышечной ткани, по которым ежегодно обнаруживались достоверные биотопические различия. Статистический анализ не подтвердил существования такой функциональной связи ни по одному из взятых биохимических показателей (табл. 4).

Полученные нами данные свидетельствуют, что заходящие для размножения в р. Сить самцы леца ежегодно дифференцируются на две основные репродуктивные группировки, отличающиеся по размерно-массовому составу и физиолого-биохимическим показателям входящих в их состав особей. Наряду с межгодовой вариабельностью значений биологических признаков сохраняется устойчивое

Значения коэффициента корреляции между размерно-массовыми характеристиками самцов леща и некоторыми биохимическими показателями их мышечной ткани по данным 1987—1988 гг.

Биохимический показатель	Длина тела	Масса тела
При расчете на сухую массу		
Белок	+0.21	+0.20
Общие липиды	-0.21	-0.20
Триацилглицерины	-0.08	-0.12
Свободный холестерин	-0.03	-0.02
Фосфатидилэтаноламин	-0.09	-0.07
Неидентифицированный фосфолипид	+0.003	+0.04
Кардиолипин	-0.03	-0.03
При расчете на сырую массу		
Общие липиды	-0.27	-0.26
Суммарные фосфолипиды	-0.19	-0.14
Свободный холестерин	-0.07	-0.06
Триацилглицерины	-0.08	-0.12
Кардиолипин	+0.02	+0.02

соотношение по некоторым из них между самцами этих скоплений. Как правило, на речные нерестилища поднимаются более мелкие, но менее истощенные за зимовку особи. Сравнительно крупные, но с меньшей жирностью мышцы самцы осваивают устьевые воспроизводственные участки нерестового притока. Рассматривая возможные причины устойчивости ежегодно обнаруживаемых различий между особями из этих репродуктивных скоплений по ряду показателей, характеризующих общий биохимический и липидный составы их мышц, следует отметить, что значения этих признаков у пришедших на нерестилища рыб являются результирующими их изменений, происходящих при усилении той или иной физиологической функции у рыб в период нерестовой миграции, биосинтеза половых гормонов перед нерестом и модификации биомембран, связанной со сменой температурных условий во время миграции с мест зимовки на места размножения.

Известно, что при систематических тренировках в скелетных мышцах животных повышается содержание фос-

фолипидов [14]. Основные же пути образования АТФ, универсального источника энергии для физиологических процессов, в том числе и мышечных сокращений — это окислительные реакции, протекающие в митохондриях, процессы тканевого дыхания. Митохондрии — генераторы энергии в биологических системах, в мышцах расположены в непосредственной близости к сократительному аппарату мышечной клетки — миофибриллам. Специфическим, маркерным липидом митохондриальных мембран является кардиолипин [12]. По нашим данным, мышцы самцов, поднимающихся на речные нерестилища, значительно богаче суммарными фосфолипидами и в частности, кардиолипином, чем аналогичные ткани у приходящих на устьевые нерестовые участки рыб. Это может указывать на то, что концентрация митохондриальных мембран (а по этой причине, вероятно, и самих митохондрий) в мышечной ткани у последних ниже и что на речные нерестилища поднимаются самцы, обладающие большей мышечной активностью и способные выдерживать более высокие функциональные нагрузки.

Установлено, что проницаемость клеточных мембран и, соответственно их барьерная функция, тесно связаны с жидкостью липидного бислоя, которая, в свою очередь, определяется степенью ненасыщенности мембранных липидов [12, 36]. Уровень ненасыщенности мембранных липидов, изменения которого являются тем пусковым механизмом, который осуществляет функциональную настройку мембраны (ферментативную ее часть) на различного рода адаптации, связан обратной зависимостью с температурой внешней среды [36]. Фосфатидилэтаноламин же является самым ненасыщенным [12] среди структурных липидов и наиболее «отзывчивым» на воздействие факторов среды [31] соединением. Обычно при наступлении предшествующих зимовке рыб устойчивых осенних похолоданий [22, 24] или в случае длительного содержания гидробионтов при низких температурах [39] в их организме возрастает содержание этого фосфолипида, что, по-видимому, способствует увеличению общей ненасыщенности структурных липидов и, соответственно, проницаемости клеточных мембран, играющей основную роль в обеспечении пассивного транспорта питательных веществ при снижении общего уровня обмена у рыб в зимнее время года. Доказано, что компенсация температурных воздействий быстрее всего сказывается на жирнокислотном составе большинства липидов, а не на содержании отдельных их классов или

семейств, например на относительном содержании фосфатидилхолинов, фосфатидилэтаноламинов и сфингомиелинов [12]. Поэтому обнаруженные нами различия в содержании индивидуальных фосфолипидов (в том числе и фосфатидилэтаноламина) в мышцах между пришедшими на речные и устьевые нерестилища самцами леща трудно объяснить только особенностями температурных градиентов, преодолеваемых ими во время миграции к неодинаково удаленным от устья реки воспроизводственным участкам. В то же время известно существование прямой связи между уровнем функциональной активности рыб и степенью насыщенности липидов их клеточных мембран [6, 21], а также содержанием в мембранах незаменимой среди полиеновых жирных кислот докозоексаеновой ($C_{22:6\omega3}$) кислоты [27]. На карповых рыбах было доказано, что чем меньше двигается рыба в период зимовки (а этому способствует низкая проницаемость мембран мышц), тем меньше она расходует энергии и тем больше шансов, что запасенных энергетических ресурсов ей хватит на обеспечение обменных процессов вплоть до наступления весной активного образа жизни и начала активного питания [6]. Это позволяет предположить, что именно к началу зимовки в соответствии с особенностями питания в нагульный период и количеством накопленных в организме за это время энергетических ресурсов и закладывается достаточное для сохранения должной проницаемости клеточных мембран в холодное время года содержание фосфатидилэтаноламина в мышечной ткани у рыб. Менее упитанным особям, очевидно, «выгоднее» иметь при прочих равных условиях соответственно меньшую проницаемость клеточных мембран и невысокую по этой причине концентрацию фосфатидилэтаноламина в мышцах не только в зимний, но и в другие периоды годового цикла, в том числе и в нерестовый. В результате этого и подвижность таких рыб должна быть ниже, чем у более упитанных особей. По нашим данным, наибольшим содержанием фосфатидилэтаноламина в мышцах ежегодно характеризовались самцы леща, мигрирующие на речные нерестилища. Поэтому, несмотря на то, что жирнокислотный состав мышечных фосфолипидов и степень их насыщенности у рыб в целом нами не оценивались, можно полагать, что не только к началу нерестовой миграции, но и перед зимовкой проницаемость мембран в мышцах этих самцов, как и их энергетические ресурсы, были выше, чем у лещей, приходящих на устьевые нерести-

лица. Очевидно, за счет повышенной по этим причинам метаболической и функциональной активности мембран в мышцах и обеспечивается более высокая подвижность этих рыб в преднерестовый период.

Следует отметить, что в связи с более высокой температурой воды на речных нерестилищах проницаемость мембран в мышечной ткани у мигрирующих на них самцов должна снижаться по мере продвижения рыб от устья реки к ее верховьям. Этому может способствовать не только уменьшение ненасыщенности жирнокислотного пула в суммарных фосфолипидах, но и включение в фосфолипидную фазу биомембран свободного холестерина [12]. В отличие от фосфатидилэтаноламина, который вместе с фосфатидилхолином создает в монослоях плазматической мембраны определенную асимметрию (важную при работе ферментных систем), полициклический спирт — холестерин благодаря наличию в своей молекуле углеводородного «хвоста» в положении С-17 и малым размером ее полярной части хорошо встраивается в наружные плазматические мембраны, заполняя тем самым пустоты в их углеводородной части [9]. Основная структурная функция холестерина в мембранах заключается в стабилизации гидрофобной части бислоя за счет уменьшения подвижности углеводородных цепей при высоких температурах и увеличения их подвижности при низких температурах. Так, на митохондриях карпа, адаптировавшегося к 10, 26 и 32 °С, было показано, что при повышении температуры снижается концентрация фосфатидилэтаноламина и заметно увеличивается молярное отношение холестерин-фосфолипиды [41]. Поэтому содержание холестерина в мышцах пришедших на репродуктивные биотопы самцов леща можно считать результирующим его расхода в организме как на синтез половых гормонов в преднерестовый период [20, 29, 37], так и на упорядочивание углеводородных цепей в клеточных мембранах в условиях естественного термоградента, создающегося весной в системе «водоем-нерестовый приток». По нашим данным, наибольшим содержанием холестерина в мышцах ежегодно характеризовались самцы леща, пришедшие на речные нерестилища, температура воды на которых, как правило, была выше, чем на устьевых нерестовых участках. Принимая во внимание значительное сходство функциональных показателей генеративных органов у самцов из разных преднерестовых скоплений, основной причиной неодинакового содержания холестерина в их мышцах, на наш

взгляд, являются различные температурные условия на речных и устьевых нерестилищах. Учитывая, что самцы леща, как и многих других карповых рыб, приходят на места размножения раньше самок [15, 23], то во время их нерестовой миграции температурный градиент в системе «речные — устьевые нерестилища» должен быть несколько выше, чем в период миграции самок, так как по мере поступления с верховьев реки теплых талых вод и прогрева прибрежных мелководий разница в температуре воды на речных и устьевых нерестилищах постепенно сглаживается и охлаждающее влияние водных масс водохранилища на устье рек уменьшается. Следовательно, различия в содержании холестерина в мышцах у приходящих на те же нерестилища самок по сравнению с самцами должны быть менее выраженными.

Триацилглицерины являются основными запасными липидами; они не входят в состав клеточных мембран, а депонируются в межклеточном пространстве, откуда интенсивно извлекаются для обеспечения обменных процессов в организме при ухудшении условий питания и значительных функциональных нагрузках. Обнаруженные нами устойчивые различия между самцами, выловленными на устьевых и речных нерестилищах р. Сить, по содержанию триацилглицеринов в мышцах трудно объяснить неодинаковой протяженностью их миграций с мест зимовки к репродуктивным биотопам, так как возможная разница в удаленности мест зимовки особей в пределах ареала одного локального стада не столь велика, чтобы оказать существенное влияние на запасы общих липидов и, в частности, триацилглицеринов в мышцах рыб. Так, во время нерестового хода амурской кеты в реки прохождение ею первых 220 км от моря сопровождается снижением содержания жира в мышцах у самок лишь на 0.5%, у самцов же его запасы не изменяются [17]. Длина Рыбинского водохранилища при НПУ составляет всего 112 км, а максимальная его ширина — 56 км [10]. Размеры Главного плеса — одного из пяти плесов водохранилища, в котором проводились наши исследования, еще меньше. Поэтому главной причиной неодинакового содержания триацилглицеринов и общих липидов в мышцах пришедших на нерестилища самцов леща мы считаем различия между ними в уровне жировых запасов, накопленных к началу зимовки.

Менее понятны причины неодинакового содержания в мышцах рыб из речных и устьевых преднерестовых скоп-

лений неидентифицированного фосфолипида, так как нам удалось установить только его принадлежность к классу фосфолипидов без уточнения молекулярной структуры.

Установлено, что в водохранилищах, в том числе и Рыбинском, каждое локальное стадо леща распадается поздней осенью на два основных скопления, одно из которых (озимый лещ) зимует на участках сублиторали вблизи от устья нерестовых рек, другое (яровой лещ) — в озерной части водохранилищ [18, 19]. Учитывая, что самцы, приходящие на речные нерестилища, ежегодно имели меньшие размеры и массу тела, но большие запасы липидов в мышцах и меньшую оводненность этих тканей, можно предположить, что они являются озимой формой, так как, по данным А. Г. Поддубного [18], озимый лещ мельче, но упитаннее ярового. Основываясь на этих рассуждениях, основным местом размножения ярового леща можно считать устьевые участки рек. Поскольку начало нерестовой миграции и самого нереста в основе обычно является нейро-гормональной реакцией, то он становится возможным только при одновременном наличии внешних раздражителей (повышение температуры и уровня воды) и стимуляторов (наличие нерестового субстрата и индуцирования гормональной активности в организме самки выделяемыми в воду стероидными гормонами самца) [3, 15]. Поэтому самцы озимого леща, раньше ярового испытывающие привлекающее влияние поступающих из реки в водохранилище теплых талых вод, вероятно, первыми заходят в нерестовый приток. В связи с отсутствием в это время самок на устьевых участках они продолжают подниматься вверх по руслу реки, дозревая в процессе миграции и осваивая расположенные в верховьях рек репродуктивные биотопы. Этому могут способствовать и отмеченные выше функциональные особенности их мышечной ткани. Вследствие большей истощенности за зимовку яровой лещ, очевидно, не заходит в реку дальше ее устьевых нерестилищ и до появления на них самок не уходит с этой территории, образуя в последующем с частью самок устьевые нерестовые скопления. Следуя логике этих рассуждений, необходимо признать возможной и дифференциацию самок леща в локальном стаде по местам размножения, мотивы которой, правда, могут быть иными.

Отсутствие функциональной связи между размерно-массовыми показателями самцов и теми биохимическими характеристиками их мышц, по которым ежегодно выявля-

лись достоверные различия между особями из сравниваемых преднерестовых скоплений, указывает на наличие иных причин подбора рыб в репродуктивные, а также зимовальные скопления. Несмотря на то, что липидный состав клеточных мембран задан генетически через набор расщепляющих и синтезирующих ферментов, он сохраняется достаточно постоянным только при неизменных условиях существования. Изменение же их сказывается на количественном составе мембранных липидов, их упаковке, конформации и движении в липидном бислое мембраны [9]. Поэтому на основании данных только по особенностям фосфолипидного состава мышц и гонад самцов из разных репродуктивных скоплений сложно судить о генетической обусловленности их дифференциации. Случаен или закономерен подбор особей в зимовальные и репродуктивные скопления в пределах локального стада леща — на это могут ответить дополнительные исследования этих рыб в генетико-биохимическом аспекте, а также проведение массового мечения рыб на местах размножения и зимовки. Во всяком случае, выяснение вопроса о повторяемости прихода одних и тех же особей на устьевые и речные нерестилища имеет принципиальное значение для окончательного вывода о причине дифференциации самцов на группы в различные периоды годового цикла. Аналогичная задача была успешно решена Ю. П. Алтуховым [1, 2] и С. В. Коноваловым [11], установившими генетическую обусловленность дифференциации по местам размножения как отдельных локальных стад лососевых, так и их структурных компонентов.

Следовательно, на речные нерестилища впадающих в водоем рек поднимаются самцы леща, обладающие большей мышечной активностью, менее истощенные за зимовку и способные выдерживать более высокие функциональные нагрузки. Приходящие на речные и устьевые нерестилища особи различаются в большей степени по общему биохимическому и липидному составу мышц, нежели гонад. Особенности размерно-массового состава рыб в речных и устьевых преднерестовых скоплениях не оказывают существенного влияния на соотношение их биохимических показателей. Физиолого-биохимическая разнокачественность мигрирующих на нерест самцов леща и подбор их в речное или устьевое репродуктивное скопление в значительной мере обусловлены индивидуальной изменчивостью уровня энергетических ресурсов, накопленных рыбами накануне зимовки.

Таким образом, на примере р. Сить установлено, что во время нерестового хода в притоки водохранилища самцы леща дифференцируются на две основные внутривидовые репродуктивные группировки, различающиеся функциональным состоянием особей, местом размножения и напоминающие по своим экстерьерным признакам яровую и озимую формы леща. Это явление можно рассматривать в качестве приспособительного свойства нерестовой части локального стада, позволяющего ему наиболее полно использовать площади нерестового притока.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974.
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1982.
3. Бараникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., 1975.
4. Беляев В. А., Рябов В. С. Популяционная структура восточной скумбрии *Scomber japonicus* Noftuun в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, № 2.
5. Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953.
6. Богдан В. В. Липиды молоди карпа в процессе зимовки: Автореф. дис. канд. биол. наук. Харьков, 1986.
7. Горшков С. А. Некоторые особенности внутривидовой структуры у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae). 2. Морфобологическая изменчивость и пространственная обособленность нерестовых группировок // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 4.
8. Дущенко В. В., Савватянский П. И. Внутривидовая структура тупорылого макруруса *Coregphaenoides tupesiris* Gunnerus Северной Атлантики: изменчивость локальных группировок и предпосылки их формирования // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, № 5.
9. Ивков В. Г., Берестовский Г. Н. Динамическая структура липидного слоя. М., 1981.
10. Исаев А. И., Карпова Е. И. Рыбное хозяйство водохранилищ: Справочник. М., 1980.
11. Коновалов С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л., 1980.
12. Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Л., 1981.
13. Лукьяненко В. И., Каратаева А. А., Терентьев А. А. Иммуногенетическая специфичность сезонных рас русского осетра // ДАН СССР. 1978. Т. 213, № 2.
14. Мешкова Н. П. Биохимия мышц. М., 1979.
15. Никольский Г. В. Экология рыб. М., 1974.
16. Новицкая Г. В. Методическое руководство по тонкослойной хроматографии фосфолипидов. М., 1972.
17. Пентегов Б. П., Мейтов Ю. А., Курнаев Е. Ф. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты // Изв. Тихоок. ин-та рыбн. х-ва и океанограф. 1928. Т. 2.
18. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах.

19. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграция рыб во внутренних водоемах. М., 1983.
20. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л., 1983.
21. Сидоров В. С., Болгова О. М., Яржомбек А. А., Лизенко Е. И. Жирнокислотный состав фосфатидилхолина у «слабых» и «сильных» годовиков карпа в конце зимовки//Биохимия молодых пресноводных рыб. Петрозаводск, 1985.
22. Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность липидов ряпушки *Coregonus albula L.*//Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1972. Вып. 1.
23. Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, 1972.
24. Халько В. В. Динамика содержания запасных и структурных липидов у леща в мальковый период//I Симп. по экол. биохимии рыб: Тез. докл. Ярославль, 1987.
25. Шульман Г. Е., Коккоз Л. М. Особенности белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб//Биология моря. 1968. Вып. 15.
26. Шульман Г. Е., Коккоз Л. М. Содержание обезжиренного сухого вещества в теле некоторых черноморских рыб//Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 2.
27. Шульман Г. Е., Юнева Т. В. Функциональная роль докозгексаеновой кислоты в адаптации рыб//I Симп. по экол. биохимии рыб: Тез. докл. Ярославль, 1987.
28. (Affifi A. A., Azen S. P.) Афифи А. А., Эйзен С. Статистический анализ. М., 1982.
29. В а п о У., Н а м е е д Т Seasonal changes in cholesterol content of the muscle of the cat-fish *Crarias batrachus L.*//Ind. J. Exp. Biol. 1979. Vol. 17.
30. В e a c h a m Т. D., W i t h l e r R. E., G o u l d А. P. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in southern British Columbia and Puget Soud//Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1985. Vol. 42.
31. C h a n g M. C. I., R o o t s B. I. The effect of temperature—and oxygenacclimation on phospholipids of goldfish (*Carassius auratus L.*) brain mitochondria //Neurochem. Res. 1985. Vol. 10, N 9.
32. E n g e l b r e c h t F. M., M o r i F., A n d e r s o n I. T. Cholesterol determinations in serum. A rapid direct method//S. A. Med. J. 1974. N 48.
33. F o l c h J., L e e s M., S t o n l e y A. A simple method for isolation and purification of total lipides from animal tissues//J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226.
34. G r a n t W. S. Biochemical genetic variation in the cape anchovy *Engraulis capensis gilchrist*//S. Afr. J. Mar. Sci. 1985. N 3.
35. H a u g T., F e v o l d e n S. E. Morphology and biochemical genetics of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus (L.)*, from various spawning grounds//J. Fish. Biol. 1986. Vol. 28, N 3.
36. (H o c h a c h k a P. W., S o m e r o G. N.) Х о ч а ч к а П., С о м е р о Д. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977.
37. J a f r i A. K., S h r e n i K. D. Variations in the liver cholesterol of the carp *Cirrhina myrigma* during maturation//Inf. J. Fish. 1974. Vol. 21.
38. (K i r c h n e r J. G.) К и р х н е р Ю. Тонкослойная хроматография. М., 1981. Т. 2.

39. Selivanick D. P., Johnston P. V., Roots B. I. Acyl and alkenyl group composition of bairn subcellular fractions of goldfish (*Carassius auratus* L.) acclimated to different environmental temperatures//*Neurochem. Res.* 1977. Vol. 2.

40. Walsh D. E., Banasik O. I., Gilles K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of Barley or malt lipid classes and their fatty acids//*J. Chromatography*, 1966. Vol. 17.

41. Wodtke E. Lipid adaptation in liver mitochondrial membranes of carp acclimated to different environmental temperatures. Phospholipid composition, fatty acid pattern and cholesterol content//*Biochim. biophys. acta.* 1978. Vol. 529.

УДК 597.08:591.1.5

В. В. КУЗЬМИНА, И. Л. ГОЛОВАНОВА

*(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР)*

Внутрипопуляционная изменчивость некоторых физиолого-биохимических характеристик леща в преднерестовый период.

Исследовано 15 морфо-физиологических и физиолого-биохимических показателей леща из речной и устьевой преднерестовых группировок. Обнаружены достоверные различия ряда анализируемых характеристик.

Разработка теоретических и методических основ управления популяциями массовых видов рыб требует комплексного подхода, включающего наряду с генетическими исследованиями изучение физиолого-биохимических особенностей составляющих их индивидов, которые обусловлены различными эндо- и экзогенными факторами. Как подчеркивал А. В. Яблоков [17, стр. 293], «...гены являются лишь «медиаторами» фенотипа и именно фенотипы (а не гены и их аллели) составляют любую природную популяцию». При этом существует несколько аспектов изучения фенотипической изменчивости физиолого-биохимических признаков. С одной стороны, это изучение признаков, характеризующих необратимые перестройки, связанные с

генетическими изменениями популяций, с другой стороны — обратимые. Последние изначально лабильны, поскольку обусловлены широкой нормой реакции. Первые обычно описываются как адаптации и анализируются в контексте микроэволюции, вторые — как акклимация.

Одним из важнейших факторов, определяющих динамику численности, поведенческие реакции и экстерьерные признаки той или иной популяции рыб, является кормовая база [1, 2, 9, 10, 15, 16]. Трофологическая структура водных биоценозов чрезвычайно сложна и в значительной мере определяется такими явлениями, как пластичность питания особей, формирование их группировок с определенной интенсивностью питания, роста и скоростью накопления энергетических резервов, дающих возможность популяциям полнее осваивать кормовую базу и тем самым сохранять свою устойчивость [15].

В цикле работ по физиологии питания ряда массовых видов пресноводных рыб была установлена значительная пластичность ферментных систем пищеварительного тракта, а также их способность адаптироваться к спектру питания и другим факторам среды [4, 6—8]. При этом подчеркивалось, что эффективность питания зависит не только от наличия кормовых объектов, но и от способности рыб усваивать те или иные компоненты корма. Последнее в значительной мере обусловлено интенсивностью синтеза и кинетическими характеристиками различных пищеварительных гидролаз. Торрисеном [20] при помощи метода изоэлектрофокусирования было показано, что существует связь между размером, массой тела мальков атлантического лосося и спектром трипсиноподобных ферментов. Это дает основание полагать, что параллельное изучение активности пищеварительных ферментов и ряда морфо-физиологических показателей у рыб из одной и той же популяции позволит не только полнее охарактеризовать внутрипопуляционные группировки, но и, возможно, выявить показатели, которые можно было бы в дальнейшем использовать в качестве маркеров.

Цель работы состояла в сравнении активности ряда пищеварительных ферментов, а также некоторых морфо-физиологических показателей у производителей леща из разных преднерестовых скоплений, ежегодно образующихся в устье и верховье нерестовых притоков.

Работу проводили в мае 1987 и 1988 гг. Исследовали 222 экз. леща (*Abramis brama* (L.)), отловленного на не-

рестилище в устье р. Сить, а также на ее воспроизводственном участке, расположенном на 8—15 км выше по руслу и условно названном «верховье». Анализировали рыб обоего пола, находящихся на IV стадии зрелости гонад. Помимо стандартных ихтиологических промеров определяли массу и индекс сердца, концентрацию белка в спинной и сердечной мускулатуре, а также активность ферментов, обеспечивающих гидролиз белка, полисахаридов, дипептидов, дисахаридов и эфиров орто-фосфорной кислоты. Ткани изымали в полевых условиях сразу после поимки рыб. Навески мышечной ткани и кишечника помещали в морозильную камеру, хранили в течение нескольких суток при температуре —20°C, транспортировали для обработки в лаборатории. Гомогенизацию тканей осуществляли в стеклянном гомогенизаторе с использованием охлажденного раствора Рингера для холоднокровных животных (рН 7. 4). Гомогенаты мышц сердца готовили с использованием триглицинового буфера (рН 8. 3). Концентрацию растворимого белка — после центрифугирования гомогенатов на центрифуге К-24 (ГДР) при 10000 об./мин в условиях низкой температуры в течение 60 мин. Общую протеолитическую активность определяли по методу Ансона [18] в некоторой модификации, дипептидаз (КФ 3. 4. 13. 2) — по методу Линдберга в модификации И. Л. Тарвид и Р. И. Кушака [12], общую амилолитическую активность и активность сахаразы (КФ 3. 2. 1. 48) — по методу Нельсона в модификации А. М. Уголева и Н. Н. Иезуитовой [16], активность мальтазы (КФ 3. 2. 1. 26) — по методу Городецкого в модификации тех же авторов [16], щелочной фосфатазы (КФ 3. 1. 3. 1) — по приросту п—нитрофенола, образующегося при гидролизе, п—нитрофенилфосфата натрия (на СФ-4А при длине волны 405 нм). В качестве субстратов использовали 1%-ный раствор казенна, 10 ммоль/л раствор глицил-L-лейцина, 1.8%-ный раствор растворимого крахмала, 50 ммоль/л растворы мальтозы и сахарозы, 0.6 ммоль/л раствор п-нитрофинилфосфата натрия, приготовленные на растворе Рингера для холоднокровных животных (рН 7. 4). Инкубацию ферментативно-активного препарата и субстрата проводили при температуре 20°C (при определении общей протеолитической активности — 37°C) при постоянном перемешивании. Полученные данные обработаны статистически по стандартным программам на ЭВМ MERA SAMAC SM 125/4 А. В 1987 г. было исследовано 15 морфо-физиологических

и физиолого-биохимических показателей леща, нерестящегося в верховье и низовье р. Сить (табл. 1, 2). Размерный состав исследованных выборок леща неодинаков: и самцы, и самки, отловленные в верховье р. Сить, достоверно мельче по сравнению с рыбами из устья. Также значительно различались масса тела и масса порки. При этом коэффициенты вариации размера самок были близки — порядка 5%, у самцов из верховья значительно выше, чем из устья (соответственно 7.9 и 4.3%). Коэффициент вариации показателей массы, особенно у самцов, также был выше. Обращают на себя внимание большие различия минимальных значений у исследованных выборок рыб. В частности, минимальные величины длины тела леща отличались у указанных 4 групп на 44 мм, максимальные — лишь на 15 мм, минимальные величины массы порки — на 85 г, максимальные — на 35 г.

Масса сердца у рыб из низовья недостоверно выше, чем у рыб из верховья, индексы сердца, напротив, достоверно ниже ($p < 0.05$). Концентрация белка в сердечной мышце рыб с речного нерестилища также несколько выше, чем у рыб с устьевого, но различия недостоверны. Особого внимания, однако, заслуживает то, что содержание белка, растворимого в триглицидном буфере, у рыб из верховья было в 1.5 раза выше, чем у рыб из устья, так как этот факт свидетельствует не только о достоверных различиях ($p < 0.01$) выборок по данному признаку, но и о большей функциональной активности рыб из верховья. При этом соотношение концентрации общего и растворимого белка у самцов и самок леща из верховья составляло 4 и 3.6, у рыб из устья — соответственно 5.6 и 4.9. Концентрация белка в мышцах в трех из четырех исследованных групп рыб была одинаковой — 17—18%, у самцов из верховья — несколько выше — 19.7%. При этом максимальные, а в ряде случаев и минимальные значения концентрации белка у рыб из верховья были значительно выше, чем у рыб из устья р. Сить. Данные о содержании белка в мышцах леща близки имеющимся в литературе [5].

При исследовании основных групп ферментов, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов корма, достоверных различий в уровне ферментативной активности в большинстве случаев не было выявлено (табл. 2). Так, величина общей протеолитической активности у самцов из верховья р. Сить колебалась от 0.74 до 20.00 мкмоль/(г·мин). Значения, полученные для других

Морфо-физиологические показатели леща из различных

Пол, количество рыб	Длина по Смыту, мм	Длина тела, мм	Масса тела, г	Масса порки, г
Верховье				
Самцы, 27	377.7 ± 5.7	346.7 ± 5.3	854.1 ± 35.7	763.2 ± 31.4
	324—440 (7.8)	301—405 (7.9)	560—1230 (21.7)	505—1110 (21.4)
Самки, 25	394.7 ± 4.1	363.7 ± 4.0	1023.8 ± 36.2	815.0 ± 27.3
	360—430 (5.2)	330—400 (5.5)	710—1450 (17.7)	585—1145 (16.7)
Низовье				
Самцы, 24	400.6 ± 3.5	368.8 ± 3.2	992.7 ± 24.4	900.6 ± 21.8
	362—428 (4.2)	335—397 (4.3)	750—1200 (12.1)	670—1100 (11.8)
Самки, 24	412.4 ± 3.8	379.5 ± 3.9	1141.6 ± 34.2	919.5 ± 23.0
	375—443 (4.6)	345—412 (5.0)	800—1440 (14.0)	655—1100 (12.3)

Примечание. Здесь в табл. 2, 5, 6: над чертой — средняя средняя, под чертой — амплитуда колебания показателя, в

выборке, лежали в пределах этого диапазона. При этом у самок и самцов из верховья средние значения уровня ферментативной активности были одинаковыми—4.3 и 4.4 мкмоль/г·мин), а для рыб из низовья характерен половой диморфизм—у самок активность в 1.7 раза выше, чем у самцов. Активность днпептидаз в обоих случаях у самок достоверно выше, чем у самцов, причем у последних амплитуда колебания показателя близка, у самок из низовья значительно шире, чем у самок из верховья.

Уровень общей амилолитической активности у рыб разного пола из верховья близок, у самок из низовья в 1.4 раза выше, чем у самцов с того же нерестилища. Несмотря на то, что коэффициент вариации этого признака был в 2—3 раза ниже по сравнению с показателем общей протеолитической активности, характер их изменчивости у исследованных рыб оказался сходным. Интересно, что соотношение общей протеолитической активности у самцов из

Таблица 1

преднерестовых группировок отловленных в р. Сить в 1987 г.

Масса сердца, г	Индекс сердца, ‰	Концентрация белка в сердце, г/100 г сырой массы		Концентрация белка в мышцах, г/100 г сырой массы
		общий	растворимый	
0.85±0.02	1.11±0.03	16.6±0.6	4.14±0.19	19.7±0.5
0.60—1.15 (19.2)	0.95—1.41 (12.8)	10.3—23.5 (17.6)	2.73—7.70 (19.4)	13.4—25.0 (14.1)
0.93±0.03	1.13±0.03	16.0±0.5	4.05±0.09	17.9±0.7
0.60—1.30 (18.0)	0.77—1.47 (13.1)	10.3—21.0 (14.9)	3.10—5.70 (27.2)	11.2—25.4 (20.5)
0.87±0.03	0.97±0.03	15.6±0.5	2.81±0.14	17.5±0.7
0.50—1.10 (18.6)	0.62—1.36 (14.7)	10.1—20.1 (15.6)	1.07—4.50 (24.9)	11.0—22.2 (18.2)
0.94±0.03	1.01±0.03	15.0±0.3	3.05±0.15	17.0±0.6
0.60—1.35 (21.9)	0.81—1.37 (16.1)	11.7—18.9 (9.9)	2.14—5.67 (32.0)	11.6—21.0 (17.2)

арифметическая и стандартная ошибка
скобках — коэффициент вариации.

устья выше, чем у самцов из верховья (2.43 ± 0.15 и 2.26 ± 0.20); для самок различия не были отмечены (соответственно 2.11 ± 0.13 и 2.12 ± 0.18).

Активность ферментов группы мальтаз у рыб из низовья несколько выше, причем у самок выше, чем у самцов, но различия в большинстве случаев статистически недостоверны. Диапазон колебания и коэффициент вариации этого показателя у всех групп рыб близок. Отсутствуют также существенные различия в величине уровня активности щелочной фосфатазы. Особого внимания заслуживают данные, полученные при исследовании сахаразы. Оказалось, что уровень активности этого фермента у самцов и самок из верховья в 1.5 и 1.4 раза выше, чем у рыб из устья. При этом важно отметить, что достоверно ($p < 0.01$) отличались не только средние значения уровня ферментативной активности, но и диапазон изменений.

В частности, минимальные величины активности саха-

Таблица 2
Активность некоторых ферментов в слюистой кишечника леща из различных предриестовых группировок, отловленных в р. Сеть в 1987 г., мкмоль/(г·мин)

Пол Количество рыб, шт.	Общая протеоли- тическая активность	Активность дишпептаз	Общая амилоли- ческая активность	Активность ферментов группы мальтаз	Активность сахаразы	Активность щелочной фосфатазы, мкмоль/ (г·мин)
Самцы, 27	4.38 ± 0.90	1.82 ± 0.28	6.13 ± 0.42	2.46 ± 0.11	0.54 ± 0.04	39.12 ± 2.03
	$0.74-20.00$ (106.2)	$0.01-6.53$ (79.4)	$3.35-11.16$ (36.0)	$1.07-3.38$ (23.5)	$0.28-1.04$ (35.9)	$24.4-60.7$ (26.9)
Самки, 25	4.31 ± 0.68	2.20 ± 0.28	6.42 ± 0.47	2.93 ± 0.12	0.53 ± 0.04	38.60 ± 2.54
	$1.11-13.10$ (79.1)	$0.01-5.19$ (66.6)	$1.75-11.08$ (36.8)	$1.66-4.44$ (20.2)	$0.28-1.01$ (41.0)	$18.9-71.0$ (32.9)
Самцы, 24	2.90 ± 0.50	1.90 ± 0.33	Низовые	3.15 ± 0.16	0.36 ± 0.04	42.34 ± 2.98
	$1.11-10.00$ (87.7)	$0.01-6.33$ (86.3)	5.16 ± 0.25 $3.25-8.41$ (24.1)	$1.60-4.58$ (24.7)	$0.12-0.67$ (49.7)	$13.3-66.7$ (34.5)
Самки, 24	5.05 ± 0.86	2.66 ± 0.39	Низовые	3.29 ± 0.16	0.37 ± 0.03	40.05 ± 2.36
	$0.92-13.52$ (83.7)	$0.01-8.88$ (71.1)	7.01 ± 0.59 $3.08-11.75$ (40.9)	$1.24-4.27$ (23.5)	$0.14-0.64$ (42.3)	$21.0-61.4$ (28.7)

разы у рыб из верховья были в 2 раза, максимальные — в 1.5 раза выше, чем у рыб из низовья. Половые различия ни у той, ни у другой преднерестовой группировки не выявлены.

В заключение следует отметить, что совокупность исследованных показателей достоверно различается по критерию Фишера (при $P=0,01$) как у всей выборки рыб, нерестящихся в верховье р. Сить, по сравнению с устьевыми, так и у самцов и самок, входящих в состав исследованных выборок. Поскольку размер и масса рыб из верховья были достоверно меньшими, чем у рыб из низовья р. Сить, в основе наблюдаемых морфо-физиологических различий могли лежать возрастные особенности. Для проверки этого предположения были проанализированы наиболее значительно различающиеся морфо-физиологические (табл. 3) и физиолого-биохимические (табл. 4) характеристики леща из разных нерестилищ.

Возраст рыб, отловленных на разных нерестилищах, действительно был различным. Особи, поднимающиеся на нерест вверх по течению р. Сить, моложе (10—14 лет) нерестящихся в устье (13—17 лет). Вместе с тем ни значения индекса сердца, ни величины концентрации белка у указанных возрастных групп не претерпевают ярко выраженных направленных возрастных изменений. Более того, у одно-возрастных особей из верховья (13—14 лет) и значения индексов сердца, и величины концентрации белка выше, чем у рыб низовья. Аналогичная ситуация обнаружена и при анализе уровня ферментативной активности слизистой кишечника (табл. 4). Нетрудно заметить отсутствие возрастных изменений для всех шести исследованных показателей, включая активность сахаразы.

Эти данные наряду с вышеприведенными показывают, что более высокий уровень функционально-активных белков в тканях рыб, нерестящихся в верховье р. Сить, обусловлен не возрастом, а другими, по всей вероятности, экологическими факторами. В частности, более высокий уровень растворимого белка и более высокие индексы сердца могут свидетельствовать о большей функциональной нагрузке, а также большей мышечной активности нерестящихся в верховье р. Сить рыб и в другие периоды годового цикла (возможно, горизонтальные и вертикальные миграции в нагульный период).

Прежде всего необходимо было выяснить, насколько лабильны исследованные показатели и устойчивы выяв-

Таблица 3
 Значения влажности сердца (вид чертой, %/в) и содержание растворимого белка (под чертой, г/100 г сухой массы) в тканях сердца у леща разных возрастных групп в 1987 г.

Пол	Возраст							
	10+	11+	12+	13+	14+	15+	16+	17+
Самцы	1.05±0.04	1.19±0.08	1.04±0.05	Верхние				
	(1.05—1.13)	(0.95—1.39)	(0.93—1.19)	1.01±0.02	1.21±0.06	—	—	—
	4.33±0.54	4.02±0.26	3.99±0.20	(0.93—1.06)	(1.00—1.41)	—	—	—
Самки	—	(2.73—4.80)	(3.20—4.30)	4.18±0.33	4.69±0.68	—	—	—
	—	1.13±0.05	1.00±0.05	(3.50—5.40)	(3.25—7.70)	—	—	—
	(0.97—1.27)	(0.98—1.30)	(1.18—1.47)	1.27±0.07	0.99±9.13	—	—	—
Самцы	3.85±0.18	3.83±0.21	4.00±0.30	Низовые				
	(3.18—4.40)	(3.17—4.90)	(3.47—4.60)	1.06±0.08	1.06±0.07	0.97±0.03	0.87±0.02	1.05
	—	—	—	(0.79—1.25)	(0.97—1.03)	(0.88—1.05)	(0.80—0.93)	(1.00—1.09)
Самки	—	—	—	2.31±0.14	2.89±0.50	3.16±0.14	3.11±0.60	2.21±0.12
	—	—	—	(1.77—2.58)	(2.17—3.75)	(2.85—3.78)	(1.07—4.50)	(2.05—2.43)
	—	—	—	1.03±0.24	0.99±0.03	1.04±0.04	0.98±0.06	—
Самцы	—	—	—	(0.91—1.37)	(0.86—1.07)	(0.93—1.09)	(0.86—1.06)	—
	—	—	—	3.31±0.48	3.08±0.46	3.63±0.62	2.63±0.32	—
	—	—	—	(2.44—5.19)	(2.19—5.21)	(2.14—5.67)	(2.22—3.54)	—

Примечание. Данные по возрасту рыб любезно предоставлены А. С. Марининым. В скобках — амплитуда колебаний показателей.

Таблица 4
Активность ферментов в слюнной кишке и кишечника лежа разных возрастных групп в 1987 г., мкмоль/(г·мин)

Пол, возраст	Общая протеолитическая активность	Активность амилазы	Общая амилитическая активность	Активность ферментов группы мальтазы	Активность сахаразы	Активность щелочной фосфатазы, мкмоль/(г·мин)
Самцы			Верхояе			
11+	4.9±2.3	2.4±0.8	5.9±1.2	2.6±0.2	0.60±0.11	38.6±5.1
12+	3.9±1.5	3.3±1.1	6.0±0.9	2.9±0.2	0.55±0.12	42.8±6.1
13+	3.5±0.9	1.2±0.5	5.9±0.6	2.9±0.4	0.48±0.05	41.9±5.2
14+	5.5±3.2	1.7±0.4	5.7±1.1	2.3±0.2	0.58±0.07	35.5±3.3
Самки						
11+	3.2±1.0	1.7±0.4	5.9±0.5	3.1±0.4	0.51±0.06	35.9±6.0
12+	5.1±1.0	2.0±0.4	7.0±1.0	3.0±0.2	0.69±0.09	48.7±6.3
13+	5.2±1.9	2.5±1.1	7.4±1.4	2.6±0.5	0.55±0.07	30.0±2.4
14+	2.9±0.7	3.6±1.4	5.9±0.8	3.2±0.3	0.35±0.07	46.4±9.3
Самцы			Низовые			
13+	2.5±0.3	1.8±0.6	5.1±0.4	2.9±0.4	0.39±0.10	34.9±3.8
14+	1.6±0.1	2.3±0.8	5.9±0.7	3.5±0.5	0.48±0.13	37.7±4.7
15+	3.6±1.3	1.5±0.5	5.3±0.9	3.1±0.3	0.33±0.10	29.5±9.2
16+	2.0±0.5	1.6±1.0	5.6±0.5	3.3±0.4	0.24±0.04	62.2±6.1
17+	3.7±2.3	0.5±0.3	4.8±1.1	3.6±0.5	0.39±0.15	42.7±3.9

Таблица 4 (продолжение)

Пол, возраст	Общая протео- литическая ак- тивность	Активность дипептидаз	Общая амилло- литическая ак- тивность	Активность ферментов группы мальтазы	Активность сахаразы	Активность ще- лочной фосфа- тазы, мкмоль/ (кг·мин)
Семка						
13+	4.0±1.4	4.0±1.3	6.2±1.0	3.4±0.3	0.37±0.06	44.7±3.5
14+	4.2±1.3	2.3±0.8	6.6±1.1	3.5±0.5	0.37±0.07	37.1±4.8
15+	4.4±2.6	2.9±0.2	6.0±2.1	3.7±0.3	0.41±0.12	43.7±9.1
16+	6.0±2.4	1.0±0.1	8.3±1.3	3.0±0.4	0.26±0.05	36.6±5.2

ленные различия характеристик преднерестовых группировок леща. В связи с этим в 1988 г. были проведены повторные исследования наиболее важных морфо-физиологических характеристик леща, отловленного на тех же нерестилищах (табл. 5, 6). Различия размерно-массового состава леща из разных нерестилищ р. Сить были значительно меньшими, чем в предыдущем году (достоверные различия были отмечены лишь для самцов). Особо следует отметить достоверно большие величины концентрации растворимого белка в тканях сердца у рыб, поднимающихся на нерест в верховья р. Сить, выявленные на фоне меньших значений концентрации общего белка. Это подтверждает полученные ранее результаты о существовании различий в уровне функционально активных белков у различных преднерестовых группировок леща. Концентрация белка в мышцах рыб в 1988 г. была значительно ниже, чем в 1987 г. При этом, однако, величина этого показателя у самцов из верховья была достоверно выше, чем у рыб из низовья р. Сить.

Данные по активности пищеварительных ферментов свидетельствуют об отсутствии значительных различий гидролитических функций у рыб различных нерестовых группировок (табл. 6). Действительно, уровень общей амилотической активности у самцов и самок из разных нерестилищ был очень близким. Однако при исследовании сахаразы у самцов из верховья р. Сить выявлены достоверно меньшие значения ферментативной активности.

Стандартизация материала путем исключения из статистического анализа особей, не имеющих полного набора характеристик (табл. 5, 6) показала, что несмотря на заметное уменьшение размера выборок, отмеченные для 1988 г. тенденции были полностью подтверждены: размер и масса лещей, поднимающихся на нерест вверх по течению р. Сить, были меньше, чем рыб, нерестящихся в устье, концентрация общего белка в мышцах и растворимого белка в сердце, напротив, выше. Активность протеаз была выше у рыб из верховья, активность сахаразы — у рыб из низовья.

Сопоставление результатов, полученных в разные годы, свидетельствует как о существовании достаточно стабильных тенденций, так и о значительной межгодовой вариабельности исследованных характеристик у рыб из сравниваемых преднерестовых группировок. Действительно, размерно-массовые характеристики рыб, отловленных на речном нерестилище, в большинстве случаев достоверно ниже, чем у рыб с устьевого нерестилища, значения ржа

Таблица 5
Морфологические характеристики преднерстных групповых леща из р. Сить в 1988 г.

Пол, количест- во рыб, шт.	Длина по Сыту, мм	Длина тела, мм	Масса тела, г	Масса порки, г	Масса сердца, г	Индекс сердца, %
Верховье						
Самцы 31	374.5±5.1	345.5±4.9	858.1±35.8	765.9±32.4	0.67±0.035	0.87±0.03
	320—435 (7.6)	292—404 (7.9)	458—1370 (23.2)	435—1250 (23.2)	0.45—1.23 (27)	0.63—1.17 (14.4)
Самки 30	406.8±4.2	376.2±3.9	1173.8±39.3	948.1±31.2	0.84±0.028	0.90±0.02
	357—458 (5.8)	327—420 (5.7)	765—1740 (18.3)	635—1375 (17.7)	0.52—1.20 (17.7)	0.65—1.18 (14.9)
Низовье						
Самцы 31	400.4±4.3	369.4±4.3	1019.0±34.5	930.3±31.5	0.87±0.033	0.92±0.03
	364—471 (6.0)	328—436 (6.4)	790—1640 (18.9)	725—1505 (18.9)	0.65—1.21 (20.3)	0.71—1.18 (13.0)
Самки 30	413.8±3.6	382.1±3.5	1176.7±26.8	965.0±24.4	0.88±0.037	0.92±0.03
	376—468 (4.8)	347—437 (5.0)	880—1500 (12.5)	680—1275 (13.8)	0.48—1.42 (22.3)	0.71—1.38 (17.9)

Продолжение табл. 5

Под- количество рыб, шт.	Длина по Смяту, мм	Длина тела, мм	Масса тела, г	Масса почки, г	Масса сердца, г	Индекс сердца, %
Верховье						
Самцы 22	379,2±5,0	350,2±4,9	882,5±34,7	779,8±29,7	0,68±0,036	0,87±0,03
	320—420 (6,2)	292—395 (6,6)	530—1235 (18,4)	475—1050 (17,9)	0,45—1,23 (27,4)	0,63—1,17 (15,3)
Самки 23	407,2±4,9	376,4±4,6	1175,4±44,9	946,0±34,9	0,84±0,027	0,92±0,03
	357—458 (6,1)	327—420 (6,1)	765—1740 (19,1)	635—1375 (18,5)	0,52—1,20 (18,2)	0,65—1,18 (14,9)
Низовье						
Самцы 27	402,3±4,8	371,1±4,7	1035,6±37,9	945,0±34,8	0,86±0,021	0,92±0,02
	364—471 (6,2)	328—436 (6,6)	805—1164 (19)	735—1505 (19,1)	0,64—1,21 (20,5)	0,74—1,18 (13,2)
Самки 24	416,7±3,9	384,0±3,8	1191,9±26,5	983,1±24,9	0,91±0,034	0,92±0,03
	380—468 (4,6)	352—437 (4,8)	935—1500 (10,9)	790—1275 (12,4)	0,50—1,42 (21,2)	0,74—1,38 (17,9)

Таблица 6
Концентрация белка в тканях и уровень активности некоторых ферментов в слизистой мышечника леща в 1968 г.

Пол, количество рыб, шт.	Концентрация белка в сердце, г/100 г сырой массы		Концентрация белка в мышцах, г/100 г сырой массы	Общая протеолити- ческая активность, мкмоль/(г·мин)	Общая ампוליтическая активность, мкмоль/(г·мин)	Активность сахаразы, мкмоль/(г·мин)
	общий	растворимый				
Верховье						
Самцы, 31	12.5±0.3	4.20±0.28	12.8±0.3	4.72±0.41	6.33±0.25	0.52±0.03
	9.4—15.8 (12.3)	1.5—6.3 (31.7)	10.3—19.6 (14.2)	1.30—10.55 (48.7)	3.31—9.69 (22.4)	0.19—1.03 (36.1)
Самки, 30	12.8±0.3	4.36±0.22	12.0±0.2	4.49±0.49	7.34±0.45	0.72±0.05
	10.0—16.2 (12.5)	1.5—6.4 (26.5)	10.0—14.4 (9.4)	0.18—9.81 (57.7)	3.31—12.65 (33.3)	0.27—1.41 (38.7)
Низовье						
Самцы, 31	14.1±0.4	3.37±0.25	11.8±0.2	2.85±0.55	6.60±0.54	0.93±0.07
	10.8—18.4 (14.2)	1.1—5.5 (38.7)	9.0—14.0 (9.7)	0.37—11.85 (106.5)	3.19—13.22 (44.7)	0.45—2.50 (41.3)
Самки, 30	13.8±0.3	3.31±0.27	11.8±0.2	3.92±0.53	7.27±0.34	0.79±0.05
	11.0—16.6 (10.5)	1.5—6.5 (41.0)	9.8—15.0 (9.9)	0.18—9.44 (71.6)	4.10±11.40 (24.9)	0.37—1.31 (32.4)

Продолжение табл. 5

Пол, количество рыб, шт.	Концентрация белка в сердце, г/100 г сырой массы		Концентрация белка в мышцах, г/100 г сырой массы	Общая проточная активность, мкмоль/(г·мин)	Общая аминокислотная активность, мкмоль/(г·мин)	Активность сахаразы, мкмоль/(г·мин)
	общий	растворимый				
Верховье						
Самцы, 22	12.3±0.3	4.10±0.28	13.2±0.4	4.78±0.49	6.14±0.29	0.47±0.03
	9.4—14.1 (10.2)	1.5—6.3 (31.7)	10.3—19.6 (14.2)	1.85—10.60 (48.9)	3.31±9.69 (22.2)	0.19—0.78 (94.0)
Самки, 25	12.9±0.3	4.39±0.23	12.0±0.2	4.72±0.52	7.51±0.51	0.68±0.05
	10.4—16.2 (11.7)	1.5—6.4 (26.9)	10.0—14.4 (9.2)	0.18—9.81 (55.5)	3.31—12.65 (34.4)	0.27—1.41 (40.2)
Низовье						
Самцы, 27	13.8±0.4	3.40±0.25	11.8±0.2	2.83±0.61	6.53±0.54	0.93±0.08
	10.0—18.4 (15.4)	1.1—5.5 (38.7)	9.0—14.0 (10.0)	0.37—11.85 (112.2)	3.19—12.96 (43.0)	0.45—2.50 (42.4)
Самки, 24	13.9±0.3	3.22±0.25	11.9±0.3	3.56±0.56	7.33±0.35	0.80±0.05
	11.0—16.6 (10.4)	1.5—6.2 (37.8)	9.8—15.0 (10.3)	0.18—8.89 (77.2)	4.10—11.40 (23.0)	0.45—1.31 (30.1)

физиолого-биохимических характеристик, напротив, выше. Так, содержание белка в мышцах у самцов, поднимающихся на нерест вверх по течению р. Сить, на протяжении двух лет наблюдений было выше, чем у рыб, отловленных в устье. Эта тенденция сохранялась несмотря на разный уровень белка в разные годы наблюдений (в 1987 г. средние значения концентрации белка у большинства рыб были близки к 17—18 г, в 1988 г. — к 12 г на 100 г сырой массы ткани). У самцов из верховья в мышцах содержалось 19.7 и 12.8 г белка, у самцов из низовья — 17.5 и 11.8 г на 100 г сырой массы ткани в первый и второй год наблюдений соответственно. Поскольку белок мышц в преднерестовый период интенсивно расходуется на генеративный синтез [15, 16], можно предположить, что репродуктивные процессы у леща в 1988 г. протекали интенсивнее, чем в предыдущем году. Вместе с тем не исключено, что различия определяются разной интенсивностью нагула или другими, не контролируемыми нами факторами, в том числе и антропогенной природы.

Важно отметить, что концентрация белка в тканях сердца в 1987 г. также была выше, чем в 1988 г.: 15.0—16.6 и 13.5—14.1 г на 100 г сырой массы ткани соответственно, причем наблюдаемые различия выражены значительно слабее по сравнению со скелетными мышцами. Особого внимания при этом заслуживает значительная стабильность значений содержания растворимого белка в тканях сердца и достоверно более высокий уровень белка в тканях сердца у рыб из верховья. Эти данные свидетельствуют о большей функциональной активности рыб, пойманных на речном нерестилище. Выше подчеркивалось, что меньшие размер и масса тела наряду с более высокими значениями индекса сердца и концентрации растворимого белка в тканях сердца могут свидетельствовать о меньшем возрасте основной массы рыб. Однако отсутствие четко выраженной тенденции изменения значений исследованных показателей с увеличением возраста рыб и существование различий, в ряде случаев достоверных, между речной и устьевой преднерест выми группировками, позволяют искать другое объяснение наблюдаемых явлений. Большие значения содержания растворимого белка в тканях сердца, а также в ряде случаев индексы сердца могут свидетельствовать о повышенной функциональной активности речной группировки рыб. Это предположение хорошо согласуется с представлениями о существовании в популяциях леща Рыбинского водохра-

нилища локальных стад, различающихся по структуре, двигательной активности, характеру питания и способности освоения ареала [11].

Анализируя данные по уровню активности основных групп пищеварительных ферментов, прежде всего следует отметить значительную стабильность средних значений и амплитуды колебания активности гидролаз, участвующих в деградации поли- и олигомеров белковой и особенно углеводной природы. При этом уровень общей амилолитической активности слюзистой колебался от 3,1 до 11,8 мкмоль/(г·мин) в 1987 г. и от 3,2 до 13,2 мкмоль/(г·мин) в 1988 г. Уровень общей протеолитической активности в те же годы колебался от 0,7 до 20 мкмоль/(г·мин) и от 0,2 до 11,9 мкмоль/(г·мин). Несмотря на то, что и минимальные, и максимальные значения общей протеолитической активности в 1988 г. были ниже, чем в предыдущем, средние величины этого показателя очень близки. Средние значения активности протеаз у самцов устьевых рыб очень устойчивы. Однако поскольку масса рыб, нерестящихся в верховье р. Сить, как правило, была ниже, чем у рыб из низовья, величины относительной активности всех исследованных ферментов в расчете на единицу массы тела у них возрастают, в то время как у рыб из низовья снижаются. Так, средние величины общей протеолитической активности у самцов из верховья в 1987 г. были выше, чем у рыб из низовья в 1,5 раза, в 1988 г. — в 1,7 раза, относительной активности в расчете на 1 г массы тела — в 1,8 и 1,9 раза.

Уровень активности сахаразы в 1988 г. был значительно выше по сравнению с 1987 г. Большая активность этого фермента может быть обусловлена несколькими факторами. Прежде всего влиянием интенсивности синтеза, находящегося под контролем нервной и гормональной систем, и прямо или опосредованно связанным с биохимическим составом пищи (наличием в пище углеводов растительного происхождения). Кроме того, возможно модификационное влияние различных компонентов энтеральной и внутренней среды, в частности адреналина [13]. Наконец, большую роль в функционировании мембранных ферментов играет липидный матрикс мембран энтероцитов, ненасыщенность жирнокислотного состава которого увеличивается под влиянием ряда факторов, в том числе температурного и пищевого. Десатурация жирных кислот увеличивает жидкость мембран, которая позволяет сохранять гибкость

и поддерживать функциональную активность различных ферментов, в том числе и щеточкоаимных [3, 6]. Следовательно, более высокий уровень активности сахаразы в 1988 г. может быть частично или полностью обусловлен перечисленными выше факторами. При этом не исключено, что влияние прямого и опосредованного «субстратного регулирования» ниже модификационного. В частности, возможно и более значительное воздействие температурного и антропогенного факторов, вызывающих у рыб стресс-реакцию, одним из звеньев которой является увеличение продукции адреналина, индуцирующего активность сахаразы.

В то же время в пределах одного года наблюдаются различия в уровне активности одноименных ферментов, в ряде случаев статистически достоверные, указывающие на подбор особей в отдельные группировки, который может быть в значительной мере обусловлен разным пищевым поведением и спектром питания. В частности, стабильно более высокий уровень протеаз у самцов, а в 1988 г. и у самок из верховья р. Сить может указывать на относительно большее количество в их пище белковых компонентов по сравнению с рыбами устьевой группировки.

Данные, касающиеся сахаразы, в первый год наблюдений давали возможность предположить, что рыбы, поднимающиеся на нерест в верховье р. Сить, представляют ту часть популяции леща, которая осенью подходит к прибрежной зоне, зимует в этом районе, а весной поднимается на нерест в реку (высокий уровень сахаразы обусловлен присутствием водорослей, макрофитов и детрита, содержащего остатки растений). Особи, нерестящиеся в устье, осень и зиму проводят в удаленных от берега более глубоких участках водохранилища, не имеющих высшей водной растительности.

Результаты второго года наблюдений подтверждают предположение о том, что речная группировка представлена более активными особями, по-видимому, потенциальными мигрантами (выше концентрация белка в мышцах у самцов, а также содержание растворимого белка в тканях сердца у рыб обоего пола). Данные, касающиеся активности ферментов также свидетельствуют о существовании различий функциональных характеристик у исследованных группировок рыб. В частности, у рыб из речной нерестовой группировки выше активность протеаз, обеспечивающих начальные этапы гидролиза белков, эффективную ассимиляцию и последующее накопление в тканях этих жизненно

важных компонентов. Представляется целесообразным в дальнейшем для характеристики локальных группировок рыб использовать исследованные нами показатели белкового обмена.

В настоящее время не ясно, чем обусловлена более высокая общая амилолитическая активность и активность мальтазы у рыб из устьевой группировки. Однако не исключено, что это связано с более продолжительным обитанием последних в более глубоких участках водоема, которые в меньшей степени обеспечены кислородом. В силу этого и рыбы, и их кормовые объекты в большей степени нуждаются в углеводных компонентах, способствующих протеканию анаэробных процессов (гликолиз, гликогенолиз и др.). Данные по сахаразе интерпретировать трудно ввиду сложной регуляции активности этого фермента и возможного доминирующего влияния стрессорных агентов.

В связи с этим важно отметить, что более низкие индивидуальные величины общей протеолитической активности слизистой кишечника, более низкие значения концентрации белка в сердечной ткани и особенно спинной мускулатуре, а также, видимо, более высокий уровень активности сахаразы в 1988 г. по сравнению с предыдущим годом могут быть результатом прямого влияния загрязнения водоема в результате антропогенных сбросов. Кроме того, изменение степени выраженности различий ряда характеристик в разные годы на фоне сохраняющихся тенденций может свидетельствовать о возможном усилении под влиянием антропогенных факторов эффекта иммиграции рыб.

Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют о значительном различии ряда морфологических и физиолого-биохимических характеристик речной и устьевой группировок леща. Степень наблюдаемых различий непостоянна. Последнее свидетельствует как о значительной зависимости морфологических и функциональных показателей различных преднерестовых группировок леща от экологической ситуации водоема, так, видимо, и о феномене непостоянства характеристик, а также, возможно, состава нерестовых скоплений. Не исключено, что в условиях небольшого водоема, находящегося под неослабевающим прессом антропогенного воздействия, возможно изменение путей миграции части особей из отдельных локальных стад, способствующее уменьшению фенотипических различий их преднерестовых группировок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вильберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.
2. Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., 1952.
3. Крейс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л., 1981.
4. Кузьмина В. В. Адаптация пищеварительной системы к типу питания у рыб разных экологических групп (на примере активности карбогидраз у рыб Рыбинского водохранилища)//Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978.
5. Кузьмина В. В. Биохимический состав и калорийность кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища//ИВБВ АН СССР. 1981. 44 с. Деп. в ВНИИТИ. 21.12.1981, № 5922—81 деп.
6. Кузьмина В. В. Общие закономерности мембранного пищеварения у рыб и его адаптивные перестройки: Автореф. дис... докт. биол. наук. Л., 1986.
7. Кузьмина В. В., Ландсберг Д. Е., Голованова И. Л., Извекова Г. И. Изменение активности карбогидраз в течение онтогенеза щуки (*Esox lucius L.*)//Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1982, № 54.
8. Кузьмина В. В., Поддубный А. Г., Бескровный Д. Е., Неваленный А. Н. Уровень активности α -амилазы в кишечнике и крови у леща Шекснинского и Рыбинского водохранилищ//Пресноводная флора, фауна и биология гидробионтов. Л., 1983.
9. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1974.
10. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.
11. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграция рыб во внутренних водоемах. М., 1988.
12. Тарвид И. Л., Кушак Г. И. Кншечные дипептидазы и их регуляция у цыплят разного возраста//Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1983. Т. 19, № 6.
13. Уголев А. М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л., 1972.
14. Уголев А. М., Иезуитова Н. Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз//Исследование пищеварительного аппарата у человека. (Обзор современных методов). Л., 1969.
15. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М., 1980.
16. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972.
17. Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987.
18. Anson M. The estimation of pepsin, trypsin, papain and cathepsin with hemoglobin//J. gener. Phys. 1938. Vol. 22, N 1.
19. Lowry O. H., Rosebrough N. G., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent//J. biol. Chem. 1951. Vol. 193.
20. Torrissen K. R. Genetic variation of trypsin-like isozymes correlated to fish size of atlantic salmon (*Salmo salar*)//Aquaculture. 1987. Vol. 62, N 1.

Особенности роста и питания молоди леща на речных и эстуарных нерестилищах

Показано, что рост и развитие молоди леща происходят в соответствии с закономерностями формирования и изменениями структуры зоопланктона на речных и эстуарных нерестилищах.

Создание водохранилищ и их рыбохозяйственное освоение требуют глубокого изучения условий формирования ихтиофауны, условий развития молоди рыб и характера ее питания. Чрезвычайно важным и до сих пор еще недостаточно изученным является вопрос о нерестилищах, являющихся не только местом размножения рыб, но и представляющих собой основные площади нагула молоди.

Большинство производителей фитофильных видов рыб, а это основная группа ихтиофауны Рыбинского водохранилища, наряду с эстуарными используют и речные нерестилища, поднимаясь вверх по реке порой на довольно значительные расстояния — до 15—20 км. Условия размножения и развития икры и личинок по мере продвижения вверх существенно меняются и связаны с характером береговой линии, воздействием ветров и течений, видовым составом растительных сообществ и степенью развития зоопланктона.

Цель настоящей работы — изучение влияния условий нагула на разных нерестилищах, на рост и развитие личинок леща, продолжительность отдельных этапов развития, особенностей характера их питания.

В 1987 г. были исследованы нерестилища, расположенные в устьевом участке р. Сить и в речном, удаленном от первого на расстояние 6 км. В 1988 г. были продолжены работы на устьевом нерестилище и начато изучение речного, расположенного в 10 км от устья. Кроме того, летом 1987 г. проведено наблюдение за ростом и развитием потомства трех самок леща, взятых на исследованных участках реки, в прудовых условиях.

Одновременно с отловом личинок и мальков измеряли температуру воды в местах их нагула и брали пробы зоопланктона. В 1987 г. полевые наблюдения продолжались с мая по сентябрь, а в 1988 г. в связи с ранним падением уровня водохранилища и ранним скатом молоди они были закончены в середине августа.

Эстуарное нерестилище представляет собой заросшее растительностью обширное мелководье с песчаным дном, покрытым слоем органических остатков. От ветра и волн оно защищено берегом, островами и кустарником. На всем протяжении преобладают глубины 30—40 см. Из растительности наиболее обильны камыш озерный, рогоз широколистный, жерушник подорожниковый, поручейник зонтичный и тростник.

Первое из речных нерестилищ простирается сравнительно небольшой и узкой полосой вдоль береговой линии в месте впадения в р. Сить небольшого ручья. Растительные ассоциации здесь представлены камышом озерным, частухой подорожниковой и ежеголовником. Они служили одновременно субстратом для икры и местом укрытия молоди, а также в какой-то степени гасили скорость потока речных вод.

Второе нерестилище находится в излучине реки, в 4 км выше первого. Это обширное мелководье с илистым грунтом и глубинами до 40—50 см. Здесь отмечено большое видовое разнообразие высшей водной растительности, которая представлена полевицей побегообразующей, манником большим, жерушником земноводным, гречихой земноводной и целым рядом других растений. Нерестилище защищено от волнобоя и течения.

Температурный режим в годы наблюдений складывался по-разному. Весна 1987 г. была прохладной и затяжной. К середине мая вода прогрелась лишь до 13—14 °С. В третьей декаде мая произошло понижение температуры воды до 8 °С. Это определило сроки и характер нереста леща, который в этом году происходил 18—20 мая, а также сроки развития икры и время появления личинок в водоем. Первые личинки леща на этапе В были встречены в уловах 1 июня. Резких различий в температуре воды на эстуарном и речном нерестилищах не наблюдалось.

Весна 1988 г. отличалась более быстрым прогревом воды и очень теплым летом. Уже в первых числах мая температура воды в верховьях р. Сить достигла 11 °С, в эстуарии — 13,4 °С. К началу третьей декады мая она повыси-

лась до 20—21 °С. Нерест был ранним, и 24 мая нами были отловлены личинки леща на этапе развития C_1 (переход на питание внешним кормом).

Гидрометеорологические условия года и структура растительных формаций определили своеобразный характер развития зоопланктона на нерестилищах. На эстуарном нерестилище в оба года наблюдений его биомасса уже в начале весны была несколько выше, чем в реке (табл. 1, 2) за счет более быстрого увеличения численности ветвистых рачков, типичных представителей летнего планктона. На русловых участках верховьев реки численность и биомассу зоопланктона определяли представители ранне-весеннего комплекса — коловратки и веслоногие рачки на науплиальных и копеподитных стадиях развития. Среди коловраток в это время отмечены *Synchaeta pectinata*, *Keratella cochlearis* и *K. quadrata*.

Речные нерестилища различались между собой как по численности и биомассе организмов, так и по видовому составу зоопланктона из-за различий в растительных сообществах. В защищенных от волнения участках верхнего речного нерестилища в зоне разреженных зарослей нами были отмечены *Ceriodaphnia affinis*, *Scapholeberis mucronata* и *Polyphemus pediculus*, которые образовывали значительные скопления. Наиболее обильно были населены осочноманниково-полевишные заросли.

В 1988 г. наблюдалось значительное развитие фитопланктона как на эстуарном, так и на речном нерестилищах. Отмечено большое количество видов диатомовых, синезеленых, зеленых и пиррофитовых водорослей. Среди них численно преобладали синезеленые *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*.

Размеры икринок производителей (табл. 3) и личинок на этапе В на обоих нерестилищах оказались разными. В 1987 г. на речном нерестилище средняя длина личинок составляла (6.75 ± 0.02) мм ($\sigma=0.15$, $CV=2.31$), на эстуарном — (6.53 ± 0.02) мм ($\sigma=0.13$, $CV=2.11$). Затем личинки эстуарного нерестилища на этапе развития C_2 догнали по размерам личинок речного происхождения, а в начале июля, находясь на этапах Е и F, перегнали их (17.7 мм — на эстуарном и 14.8 мм — на речном). В это время 81% личинок были на этапе F и 19% — на этапе Е. На речном же нерестилище основная масса личинок (72%) оставалась на этапе Е.

Подобные явления, когда особи, имеющие меньшие

Таблица 1

Общая биомасса зоопланктона, г/м³

Нерестилище	14V	20V	26V	Средняя за месяц	1VI	9VI	16VI	Средняя за месяц	2VII	5VII	11IX	Средняя за сезон
-------------	-----	-----	-----	---------------------	-----	-----	------	---------------------	------	------	------	---------------------

1987 г.

Речное	0.023	0.056	0.001	0.026	0.034	0.146	0.490	0.223	3.392	0.897	0.695	0.632
Эстуарное	0.055	0.021	0.048	0.041	0.107	1.462	0.509	0.692	3.000	0.876	2.518	0.942

1988 г.

Речное	4V	24V	Средняя за месяц	8VI	6VII	Средняя за сезон
	Эстуарное	0.027	0.156	0.091	1.268	2.760
	0.148	0.174	0.161	0.985	2.560	0.993

Таблица 2

Биомасса различных групп зоопланктона, г/м³

Группы зоопланктона	1987 г.							1988 г.						
	14V	20V	26V	1VI	9VI	16VI	2VII	5VIII	11IX	4V	24V	8VI	6VII	6VIII
Коловратки	0.005	0.022	0.001	0.013	0.050	0.005	0.021	0.001	0.009	0.002	0.007	0.003	0.001	0.009
	0.009	0.019	0.005	—	—	0.173	—	—	0.001	0.018	0.005	0.007	—	0.019
Молодь копепода	0.011	0.027	—	0.021	0.074	0.107	0.002	0.004	0.005	0.012	0.014	0.025	0.037	0.001
	0.011	0.002	—	0.008	—	0.081	0.009	0.010	0.018	0.021	0.071	0.024	0.003	0.715
Кладоцеры	0.007	0.007	—	—	0.022	0.350	0.036	0.014	0.621	0.013	0.035	0.998	1.080	0.451
	0.035	—	0.043	0.099	—	0.255	0.036	0.045	1.138	0.009	0.830	0.810	0.838	0.053
Остракоды	—	—	—	—	—	—	0.016	0.003	0.016	—	—	0.035	0.195	0.070
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.049	0.290	—
Копепода	—	—	—	—	—	—	0.020	0.008	0.053	—	0.100	0.003	0.020	0.006
	—	—	—	—	—	—	0.050	—	0.371	—	0.015	0.095	0.032	0.200
Личинки хирокома	—	—	—	—	—	—	3.310	0.845	—	—	—	0.104	1.400	0.430
	—	—	—	—	—	—	1.845	0.821	0.990	0.100	—	—	1.137	0.113
Личинки других вассалоид	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.027	0.490
	—	—	—	—	—	—	1.060	—	—	—	—	—	0.261	—

Примечание. Здесь и в табл. 5: над чертой — речное нерестовище, под чертой — эстуарное.

Таблица 3

Плодovitость в разн ры жеры самок леща разнх нерестовых грушировох

Грушировка	Длина, тела, мм				Количество рыб
	320	360	380	400	
	Индивидуальная абсолютная плодovitость тыс. шт.				
Речная	94.6±8.0 (22.63)	101.4±5.1 (14.58)	1130.4±15.8 (44.83)	108.8±4.6 (32.90)	24
	97.2±8.1 (18.14)	104.7±7.7 (20.32)	125.3±7.8 (29.15)	140.4±7.5 (22.48)	34
Эстуарная	95.9±9.9 (17.18)	124.6±8.8 (19.63)	159.2±10.4 (32.78)	139.0±9.5 (40.39)	18
	—	97.5±10.5 (23.57)	109.1±7.7 (24.47)	151.3±15.9 (27.46)	19
t	0.1	2.3*	1.5	2.9*	
	—	0.6	1.5	0.6	
	Индивидуальная относительная плодovitость, шт./г				
Речная	102±5 (18.25)	97±5 (14.08)	102±11 (30.49)	101±4 (21.25)	24
	113±7 (15.72)	98±6 (15.0)	102±5 (19.56)	106±4 (13.37)	34
Эстуарная	96±9 (15.38)	112±6 (14.21)	131±4 (13.05)	120±4 (19.19)	18
	—	96±8 (17.96)	92±5 (17.09)	109±10 (17.06)	19
t	0.6	1.9	2.4*	3.3*	
	—	0.2	1.4	0.3	

Примечание. Здесь в табл. 4: над чертой — 1987 г., под чертой — 1988 г., t — достоверность различий по Стьюденту, * — различия достоверны, в скобках — среднее квадратическое отклонение.

Продолжения табл. 3

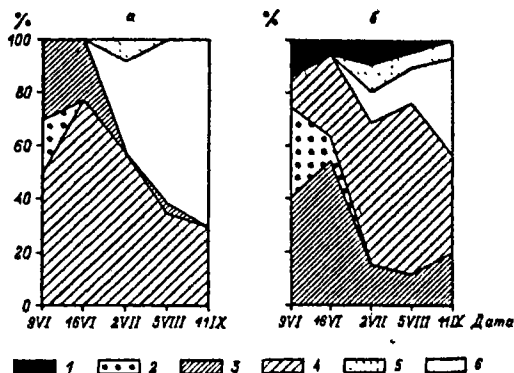
Группировка	Длина тела, мм				Количество вырб
	320	360	380	400	
Речная	1.37±0.03 (0.09)	1.33±0.05 (0.14)	1.39±0.02 (0.07)	1.36±0.02 (0.10)	24
	1.24±0.05 (0.12)	1.29±0.02 (0.04)	1.28±0.01 (0.04)	1.27±0.02 (0.07)	34
Эстуарная	1.20±0.05 (0.08)	1.31±0.04 (0.08)	1.20±0.03 (0.08)	1.23±0.03 (0.11)	18
	—	1.25±0.01 (0.02)	1.27±0.02 (0.06)	1.25±0.02 (0.02)	19
t	2.8*	0.3	4.8*	3.2*	
	—	2.0	0.5	0.5	
Диаметр икры, мм					
Речная	1.23±0.06 (0.18)	1.27±0.09 (0.24)	1.31±0.09 (0.27)	1.27±0.05 (0.22)	24
	1.00±0.06 (0.14)	1.17±0.04 (0.12)	1.15±0.02 (0.08)	1.17±0.02 (0.06)	34
Эстуарная	1.06±0.02 (0.04)	1.11±0.05 (0.12)	0.99±0.04 (0.14)	1.03±0.03 (0.13)	18
	—	1.18±0.02 (0.06)	1.21±0.03 (0.09)	1.18±0.01 (0.02)	19
t	2.4*	1.6	3.2*	4.0*	
	—	0.2	2.0	0.5	
Масса 1 икры, мг					

исходные размеры и массу тела, в дальнейшем развивались быстрее и росли лучше, мы наблюдали при выращивании личинок синца, появившихся из качественно неоднородной икры [2]. Личинки, отставшие в развитии и росте на первых личиночных этапах, при наступлении благоприятных условий обитания (достаточно обильная и хорошо доступная кормовая база) догнали и перегнали тех, стартовые размеры и масса которых были выше.

Анализ состояния кормовой базы на нерестилищах показал, что на протяжении всего сезона численность и биомасса зоопланктона на эстуарном нерестилище была выше, чем на речном. В среднем за сезон биомасса зоопланктона в устье р. Сить превысила таковую в ее верховье почти в 1.5 раза (табл. 1, 2). Особенно большое значение имели численность и качественный состав зоопланктона в период перехода личинок на питание внешним кормом. Среднемесячная биомасса зоопланктона в это время в эстуарии была в 2 раза выше, чем в реке. В пробах от 9 июня численность зоопланктона в эстуарном нерестилище была равна 75075 экз./м³, а в речном — 11550 экз./м³. Ранее установлено [6], что с увеличением общей численности организмов и их видового разнообразия увеличивается и степень морфологической доступности корма. Таким образом, личинки леща при переходе на питание внешним кормом на эстуарном нерестилище имели более обильную и доступную кормовую базу, чем на речном, что и обусловило более высокую скорость их роста.

В дальнейшем общая численность зоопланктона на обоих нерестилищах несколько выровнялась (203425 экз./м³ — на эстуарном, 181675 экз./м³ — на речном). Однако его качественный состав оставался различным. В верховье в июле основу численности составляли коловратки, в эстуарном же участке в массе развивались ветвистоусые ракообразные. Здесь почти половина численности приходилась на долю кладоцер. Численность же *Bosmina longirostris*, основного кормового объекта личинок леща на ранних этапах развития [5], в устье р. Сить была 74550 экз./м³, а на речном нерестилище только 16590 экз./м³, т. е. в 4 раза меньше.

Численность и видовой состав кормовых объектов не могли не отразиться на характере питания личинок, нагуливающихся на разных нерестилищах. Рачковый планктон и личинки хирономид в пище личинок леща в эстуарном участке р. Сить значительно превышали долю коловраток



Состав пищи личинок леща (% по массе), нагуливающихся на эстуарном (а) и речном (б) нерестилищах (1987 г.).

1 — водоросли, 2 — коловратки, 3 — копепода, 4 — кладоцеры, 5 — остракоды, 6 — личинки хирономид.

и молоди веслоногих рачков, которые были отмечены здесь лишь в самом начале экзогенного питания (см. рисунок). У личинок из речного нерестилища от начала и до конца наблюдений в пище встречались коловратки, веслоногие рачки на науплиальных и копеподитных стадиях развития и водоросли. Доля кладоцер была ниже, чем у личинок из эстуарного нерестилища. Кроме того, в кишечниках молоди леща в этот период в устье реки отмечена 100%-ная встречаемость личинок хирономид, причем у отдельных особей их насчитывалось до 23 экз. в одном кишечнике. В пище же молоди леща на речном нерестилище частота встречаемости этого корма составила лишь 13,3%.

В соответствии с различным качественным составом пищи личинок, нагуливающихся на разных нерестилищах, были различны и количественные показатели их питания. Индексы потребления у личинок леща на этапе S_2 в эстуарии р. Сить были равны 189,2‰, а на речном нерестилище — 68,7‰.

Величина индекса потребления пищи у личинок леща на этапах S_1 — S_2 , как и у личинок других видов рыб, яв-

ляется своеобразным индикатором состояния кормовой базы водоема. Значения индексов потребления в годы с плохим и хорошим состоянием кормовой базы могут отличаться в десятки и даже сотни раз, а на этапах D_1 — D_2 и далее всего лишь в 2—5 раз [5]. Это объясняется тем, что личинки, находящиеся на более поздних этапах развития, способны потреблять кормовые организмы более широкого размерного диапазона, чем только что перешедшие на питание внешним кормом [4, 6]. Вследствие этого на одном и том же биотопе для разновозрастных личинок концентрация доступного корма может оказаться различной, независимо от общего обилия зоопланктона. Отмеченные низкие значения индексов потребления у личинок леща на речном нерестилище также свидетельствуют о том, что для них кормовые условия были в целом менее благоприятны, чем на эстуарном, поэтому к концу сезона показатели роста и упитанности молоди здесь были низкими по сравнению с данными, полученными на эстуарном нерестилище.

Для получения сравнительного материала в 1987 г. были изучены рост и развитие в прудовых условиях потомства двух пар производителей в возрасте 12 и 16 лет, пойманных на речном нерестилище, и одной пары в возрасте 14 лет, отловленной в эстуарном участке р. Сить. После искусственного оплодотворения и инкубации икры в лаборатории вылупившихся личинок отсадили в отдельные емкости. Затем после наполнения воздухом плавательных пузырей и перехода к питанию внешним кормом их выпустили в однотипные выростные пруды. В пруд № 11 было посажено 2700, в пруд № 13 — 3000 личинок, полученных от одной пары речных производителей, в пруды № 12 и 14 — по 2500 личинок, — от скрещивания второй пары речных производителей и, наконец, в два пруда (№ 9 и 15) по 2500 личинок, полученных от производителей из эстуарного участка р. Сить.

Исходные длина и масса тела потомков речных производителей были заметно выше, чем у эстуарных производителей (табл. 4). Через 3 нед. с начала выращивания средняя длина молоди выравнивалась, а по массе тела потомство эстуарных производителей даже перегнало потомков первых двух пар. С начала июля до конца наблюдений линейный и массовый рост потомства эстуарной пары производителей статистически достоверно превышал рост потомков речных пар. Особенно крупные сеголетки выросли в

Таблица 4

Рост молоди в прудах летом 1967 г.

Номер серии, пруда	Дата наблюдения						8 X	Численность, шт.	Численность, инвентаризированной в новом вохл. О
	Дата наблюдения								
	29 V	23 VI	2 VII	22 VII	3 IX	8 X			

Длина тела мм

I (река), 11	6.70±0.02	20±0.2	25±0.2	32±0.2	42±0.4	2700	1500	44.4
II (река), 12	6.58±0.02	20±0.2	23±0.2	31±0.2	42±0.3	2500	1200	52.0
III (устье), 9	6.52±0.02	20±0.2	26±0.2	35±0.2	45±0.4	2500	1200	52.0
IV (река), 13	6.70±0.02	—	—	29±0.3	—	3000	700	76.7
V (река), 14	6.58±0.02	—	—	36±0.2	—	2500	300	88.0
VI (устье), 15	6.52±0.02	—	—	38±0.4	—	2500	700	72.0
t								
I-II	5	0	6.7	3.3	4	—	—	—
I-III	6	0	3.3	10.	5	—	—	—
II-III	1	0	10	13	2	—	—	—
IV-V	5	—	—	17.5	18.3	—	—	—
IV-VI	6	—	—	18	21.7	—	—	—
V-VI	1	—	—	5	3.3	—	—	—

Номер серии, пруда	Дата и бледения						Число- ность, шт	Оценки показателей качества воды
	29 V	23 VI	2 VII	22 VII	3 IX	8 X		
I (река), 11	0.00155	0.109±0.003	0.249±0.006	0.64±0.01	1.17±0.04	1.45±0.04	—	—
II (река), 12	0.00143	0.085±0.003	0.152±0.005	0.38±0.01	1.11±0.04	1.36±0.03	—	—
III (устье), 9	0.00135	0.116±0.002	0.300±0.007	0.77±0.02	1.52±0.04	1.67±0.03	—	—
IV (река), 13	0.00155	—	—	0.35±0.01	—	1.25±0.03	—	—
V (река), 14	0.00143	—	—	0.71±0.02	—	2.30±0.05	—	—
VI (устье), 15	0.00135	—	—	0.88±0.02	—	2.67±0.05	—	—
†								
I—II	6	12.1	26	26	1	1.8	—	—
I—III	—	2.2	5.7	6.5	5.8	4.4	—	—
II—III	—	8.2	16.4	19.5	6.8	7.7	—	—
IV—V	—	—	—	18	—	17.5	—	—
IV—VI	—	—	—	26.5	—	23.7	—	—
V—VI	—	—	—	5.7	—	5.3	—	—

Масса тела, г

Динамика численности и биомасса планктона в прудах в течение лета колебалась весьма значительно, следуя естественному циклу развития каждого вида зоопланктеров. Сопоставление имеющихся данных показывает, что наибольшей биомассой кормовых организмов отличался пруд № 15. Так, например, в июне общая численность зоопланктона в пруду № 13 была равна 29700 экз./м³, в 14-м — 23100 экз./м³, а в 15-м — 179025 экз./м³, биомасса соответственно 0,7, 0,7 и 2,3 г/м³.

Результаты прудового эксперимента совпали с результатами наблюдений в естественных условиях, показав, что условия существования могут в значительной мере корректировать потенциальные возможности роста молоди рыб.

В отличие от 1987 г. в 1988 г. индивидуальная плодовитость и размеры икры производителей, размножавшихся на речном и эстуарном нерестилищах, оказались довольно сходными, хотя несколько более крупную икру имели самки на речном нерестилище (табл. 3). Сходными были и условия обитания молоди (табл. 1, 2). В связи с этим мы не будем останавливаться на подробной характеристике отдельных этапов наблюдений, приведем лишь сводную таблицу, отражающую развитие и рост молоди леща в течение всего сезона и показывающую, что личинки на речном нерестилище сохранили свое исходное превосходство в размерах и массе тела до конца наблюдений, а также имели и более высокую упитанность (табл. 5).

Таблица 5

Биологические показатели молоди леща, развивающегося на разных нерестилищах в 1988 г.

Время взятия проб	Длина, мм	Масса, мг	Индекс наполнения, 0/000	Среднесуточный прирост		Упитанность
				мм	мг	
Май	7.2	1.64	62.0	—	—	0.43
	6.8	1.56	77.0	—	—	0.49
Июнь	15.2	43.0	398.5	0.53	2.75	1.22
	12.6	10.7	349.5	0.38	0.60	0.53
Июль	27.7	258.9	654.8	0.44	7.71	1.21
	27.8	212.0	258.0	0.54	7.18	0.99
Август	54.7	2525.0	141.6	0.69	58.1	1.54
	43.2	1070.4	74.3	0.39	22.1	1.32

Высокая температура воды в 1988 г. и обилие кормовой фауны на речном нерестилище определяли как характер питания молоди леща на нем, так и более высокий темп ее развития и роста. Доля хирономидной пищи в июне здесь составляла от 80 до 100% пищевого комка при 100%-ной частоте встречаемости этого корма, тогда как на эстуарном нерестилище на питание хирономидами в это время перешло лишь 14,3% молоди. У остальных рыб пища в основном состояла из заростлевых (*Sida*, *Eurygaster* и *Simoserphalus*) и пелагических (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia*) рачков. Все это послужило причиной необычайно высокого темпа роста молоди леща на речном нерестилище в 1988 г., приближающегося по своей величине к темпу роста личинок и мальков леща в более южном Куйбышевском водохранилище [3].

Таким образом, результаты наблюдений за состоянием кормовой базы, питанием, развитием и ростом молоди леща на речных и эстуарном нерестилищах в р. Сить в 1987 и 1988 гг. показали, что исходные размеры икры и вылупившихся личинок рыб далеко не всегда определяют последующее развитие, рост и размеры молоди, как можно было бы ожидать согласно существующему представлению о связи между качеством производителей и качеством потомства у рыб [1]. Об этом же свидетельствуют и наблюдения за ростом молоди в прудовых условиях. В 1987 г. диаметр и масса икринок у самок, размякшихся на речном нерестилище, как и исходные размеры личинок были больше, чем у рыб в эстуарном участке, тем не менее, в конце летнего сезона молодь оказалась крупнее именно в эстуарии, а не в самой реке. Условия нагула не только нивелировали первоначальные различия, но и привели к угнетению потенциальных возможностей роста молоди речного происхождения. В данном случае нельзя исключить возможность ската с речного нерестилища с последующей аккумуляцией в районе эстуария наиболее крупных мальков в поисках соответствующих их размеру кормовых организмов, что могло бы сказаться на увеличении средних величин и их уменьшении в речном участке. Однако прудовый эксперимент по выращиванию молоди, выполненный в том же 1987 г., в котором возможность ската была полностью исключена, а также натурные наблюдения 1988 г. однозначно свидетельствуют о крайне высокой силе влияния пищевого фактора на особенности роста молоди и ее размеры в конце нагульного сезона, способного корректи-

ровать потенциальные возможности потомства, заложенные родителями. В 1988 г. размеры икры речных и эстуарных производителей статистически достоверно не отличались, хотя на уровне тенденции и можно было бы говорить о более крупной икре самок, размножавшихся непосредственно в реке. Вместе с тем в 1988 г. условия нагула молоди на речном нерестилище оказались значительно лучше, чем в эстуарии. В результате к концу лета на первом из них молодь не только сохранила первоначальное превосходство, но и достигла гораздо больших размеров, чем на втором.

ЛИТЕРАТУРА

1. Володин В. М. Качественный состав нерестового стада и воспроизводство запасов рыб//Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978.
2. Володин В. М., Стрельникова А. П., Гречаниов И. Г. К вопросу о влиянии резорбции икры на качество потомства у рыб//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 71.
3. Кузнецов В. А. Характер роста личинок и молоди некоторых пресноводных рыб на ранних этапах развития//Вопр. ихтологии. 1973. Т. 13, вып. 3(74).
4. Михеев В. Н. Размерный состав и видовое разнообразие жертв у личинок плотвы//Поведение и распределение молоди рыб. М., 1984.
5. Панов Д. А. Наблюдения над питанием личинок леща в Рыбинском водохранилище//Биология рыб волжских водохранилищ. Л., 1966.
6. Стрельникова А. П. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых пресноводных рыб в раннем онтогенезе: Автореф. дис. канд. биол. наук. Иркутск, 1987.

Размерно-возрастной состав нерестовых группировок и темп роста производителей леща

Abramis brama (L.) (Cyprinidae) р. Сить

Определен размерно-возрастной состав нерестовых группировок и установлено отсутствие различий в темпе линейного роста леща первого подхода на устьевом и верхних нерестилищах в р. Сить.

Лещу, одному из наиболее ценных объектов промысла внутренних водоемов страны, посвящено большое количество работ, в которых рассматриваются самые разные аспекты его биологии. Наиболее важным для существования вида является период его воспроизводства, стабильность которого определяется возрастным составом нерестового стада [7]. Именно поэтому знание возрастной структуры половозрелой части популяции является необходимой основой для разработки общей теории управления рыбопродуктивностью внутренних водоемов [17]. Знание размерно-возрастной структуры нерестовых группировок имеет значение и в прогнозировании выживаемости и жизнестойкости потомства, так как эти его качества на ранних этапах развития в значительной мере зависят от возраста производителей. Так, наилучшее потомство карпа на всех этапах выращивания получается от производителей среднего возраста, поскольку они имеют наилучшее качество икры и спермы [15]. Это характерно и для средневозрастных производителей тарани [8]. У самцов леща среднего возраста отмечается также лучшее качество спермы [4]. В. Н. Жукинский и Р. И. Гош [9] установили, что наибольшей интенсивностью дыхания характеризуется икра средневозрастных самок тарани и леща, сперма таких самцов обладает самой высокой оплодотворяющей способностью. Для некоторых видов рыб определены возрастные изменения в диаметре, массе икринок и содержании жира в икре.

Так, у леща и карпа с возрастом увеличивается диаметр и масса икринок. В дальнейшем, со старением рыб, эти показатели уменьшаются, а качество икры ухудшается [19, 14]. С возрастом меняется содержание жира в икре самок воблы и сельди [21, 23]. Аналогичные результаты получены на беломорской камбале [24]. Кроме того, показано, что количество жира в икре самок воблы и сельди, наименьшее при первом нересте, повышается при последующих, а затем снова падает [22]. Таким образом, именно средневозрастные производители определяют количество и качество потомства на ранних этапах развития и в конечном счете влияют на пополнение стад промысловых рыб.

Большое значение для понимания процесса естественного воспроизводства леща и разработки основ управления его продуктивностью имеет изучение механизмов, лежащих в основе преднерестовой дифференцировки производителей по готовности к нересту. О ее существовании свидетельствует не одновременный нерест всех половозрелых особей за один подход, а разделение периода нереста на несколько подходов с интервалом 7—14 сут [10]. Л. К. Захарова [11] и В. М. Володин [6] отмечают для леща Рыбинского водохранилища два подхода. Это явление не может быть объяснено порционностью икротетания, так как доказано, что у леща Рыбинского водохранилища икротетание непорционное [13]. По-видимому, это определяется разной готовностью производителей к нересту.

В задачу данного исследования входило изучение размерно-возрастного состава нерестовых группировок и темпа роста производителей леща первого подхода и установление закономерностей в распределении половозрелых особей разного возраста в одной реке в нерестовый период.

Материал собирали перед нерестом и во время нереста леща первого подхода в течение двух лет в р. Сить, впадающей в Моложский плес Рыбинского водохранилища: в 1987 г. — с 15 по 19 мая на устьевом нерестилище и на верхнем — в 6 км от устья, в 1988 г. — с 30 апреля по 10 мая там же, а также на нерестилище в 10 км от устья. Нерест леща в 1987 г. проходил 18 и 19 мая при температуре воды 12—14 °С, в 1988 г. 9 и 10 мая при тех же температурах. В 1987 г. было отловлено 113 экз. производителей леща: на верхнем нерестилище 28 самок и 33 самца, на устьевом — 26 самок и 26 самцов. В 1988 г. поймано 122 экз.: по 30 самок и 31 самцу на верхних и устьевом нерестилищах. Рыб измеряли и взвешивали, возраст определяли по чешуе с

помощью спектропроектора SP-2. Обратные расчисления линейных размеров рыб вели методом Ф. И. Вовка [3]. Чешую брали в первом ряду выше боковой линии на середине чешуйного покрова, по 5 чешуй с каждой рыбы. Всего проанализировано 235 экз. рыб. Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами [20].

Было установлено, что средний возраст производителей леща, поднявшихся на верхнее нерестилище в 1987 г., был на 2 года меньше, чем производителей на устьевом нерестилище (табл. 1). Данные 1988 г. показали меньшую разницу в возрасте самок и самцов, но тенденция осталась прежней.

Таблица 1

Средний возраст производителей леща, годы

Производители	Нерестилища		P
	верхнее	устьевое	
Самки	12.4 ± 0.3	14.5 ± 0.3	0.999
	13.8 ± 0.2	14.0 ± 0.3	<0.50
Самцы	12.4 ± 0.3	14.4 ± 0.4	0.999
	11.8 ± 0.4	13.1 ± 0.2	0.99

Примечание. Здесь и в табл. 2—4: над чертой — 1987 г., под чертой — 1988 г.; P — вероятность различий между верхним и устьевым нерестилищами.

Модальная величина самок из верхнего нерестилища в 1987 г. приходится на 12-годовалых, самок из устьевого нерестилища — на 14-годовалых (рис. 1). Среди самцов соответственно преобладали 11- и 15-годовалые особи. Данные наблюдений 1988 г. отражают сходную тенденцию. Следует особо отметить, что 7-, 8-, 9-годовалые производители в 1987 г. нами не были пойманы, а в 1988 г. попались лишь единичные экземпляры, хотя известно, что все лещи Рыбинского водохранилища в возрасте 9 лет — половозрелы [5].

При сравнении самок и самцов верхнего и устьевого нерестилищ выявлены существенные различия и по размерно-массовым показателям (табл. 2). Производители устьевого нерестилища крупнее по размерам и больше по массе.

С целью получения более корректных сравнений по темпу линейного роста производителей были взяты наиболее многочисленные общие возрастные группы, которые присутствовали в обеих выборках. Как среди самок, так и

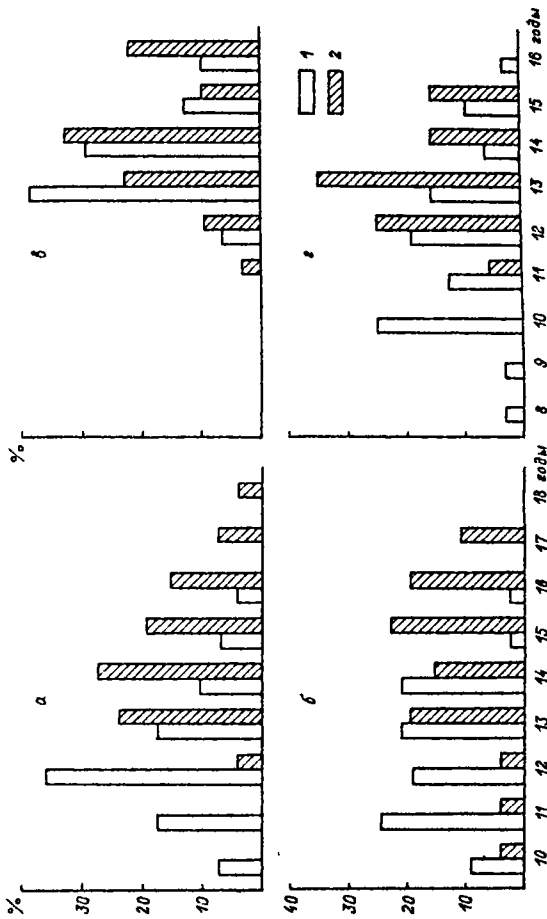


Рис. 1. Возрастной состав нерестовых группировок овца из разных ферм. а, б — волонеры; в, г — полновозрастные овцы. 1 — 1987 г., 2 — 1989 г. 1 — первое нерестовое, 2 — второе нерестовое. По оси ординат — количество овц, по оси абсцисс — возраст.

Таблица 2

Средние значения размерно-массовых характеристик производителей леща из разных нерестилищ

Показатели	Нерестилища		P
	верхнее	устьевое	
Самки			
Длина тела, мм	366 ± 4	380 ± 4	0.98
	376 ± 4	382 ± 4	0.50
Масса тела, г	1024 ± 35	1146 ± 33	0.98
	1174 ± 39	1186 ± 27	<0.50
Масса порки, г	825 ± 27	928 ± 21	0.99
	945 ± 32	967 ± 24	<0.50
Самцы			
Длина тела, мм	349 ± 5	370 ± 3	0.999
	346 ± 5	369 ± 4	0.999
Масса тела, г	854 ± 32	995 ± 24	0.999
	858 ± 36	1019 ± 35	0.99
Масса порки, г	777 ± 27	905 ± 20	0.999
	765 ± 32	930 ± 32	0.999

среди самцов такими были 13- и 14-годовики. У этих одновозрастных рыб мы сравнивали размерно-массовые характеристики (табл. 3) и темп линейного роста. Для них построены кривые линейного роста по данным обратных расчислений (рис. 2). В 1988 г. наиболее многочисленными оказались 13- и 14-годовики у самок и 12- и 13-годовики — у самцов.

Сравнение размерно-массовых показателей (табл. 4) и темпа линейного роста у этих производителей в 1988 г. так же, как и в 1987 г., не выявило достоверных различий.

Полученные нами данные свидетельствуют, что во время первого подхода леща мечут икру в основном рыбы среднего и старшего возраста, которые в прошлые годы уже нерестились. Среди них встречаются и более молодые, впервые нерестующие особи, но они составляют лишь небольшую часть от общего количества производителей. В настоящее время не представляется возможным определить, какую часть составляют впервые нерестующие рыбы, так как остается нерешенным вопрос о критериях нересто-

Средние значения размерно-массовых характеристик
13- и 14-годовиков леща

Показатели	Нерестилища		P
	верхнее	устьевое	
Самки 13-годовики			
Длина тела, мм	363±10	379±7	0.50
Масса тела, г	968±74	1139±37	0.90
Масса порки, г	759±72	915±24	0.90
Самки 14-годовики			
Длина тела, мм	364±4	375±5	0.80
Масса тела, г	1020±15	1057±73	<0.50
Масса порки, г	808±15	906±37	0.95
Самцы 13-годовики			
Длина тела, мм	361±4	373±6	0.80
Масса тела, г	952±43	1016±33	0.50
Масса порки, г	859±32	924±33	0.80
Самцы 14-годовики			
Длина тела, мм	360±8	361±11	<0.50
Масса тела, г	930±49	852±58	0.50
Масса порки, г	842±44	818±61	<0.50

вых колец у леща. Разница между средними значениями размерно-массовых характеристик для 13- и 14-годовиков производителей из устьевоего и верхнего нерестилищ (1987 г.) статистически недостоверна, но наблюдаемая тенденция в большей величине длины и массы тела самок и самцов из устьевоего нерестилища, по сравнению с теми же признаками производителей из верхнего нерестилища наводит на мысль о большем проценте поздносозревающих рыб в выборках из устьевоего нерестилища, так как извест-

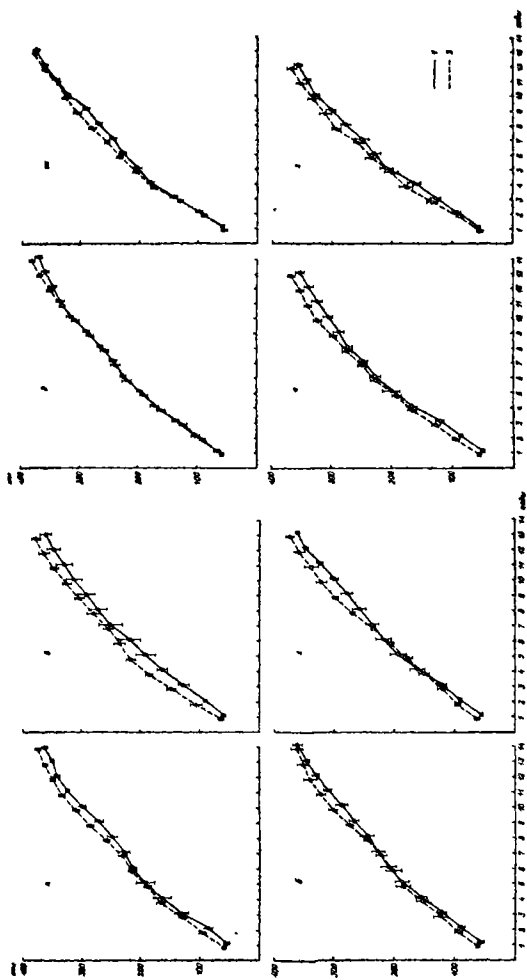


Рис. 2. Линейный рост производителей леща на разных нерестовых группировках.

а, б, в, г — 1987 г., б, в, ж, з — 1988 г., 1 — верхнее нерестилище, 2 — то же углубок, а, д — половозрелые самки 14-годовалки, б — то же самцы, в, ж — половозрелые самки 12-годовалки г, и — то же самцы, з — половозрелые самцы 12-годовалки.

Таблица 4

Средние значения размерно-массовых характеристик
12-, 13-, и 14-годовиков леща

Показатели	Нерестилища		P
	верхнее	устьевое	
Самки 13-годовики			
Длина тела, мм	378±6	379±4	<0.50
Масса тела, г	1172±52	1167±55	0.50
Масса порки, с	939±44	929±44	0.50
Самки 14-годовики			
Длина тела, мм	371±6	382±6	0.80
Масса тела, г	1112±68	1210±42	0.50
Масса порки, г	906±53	989±39	0.50
Самцы 12-годовики			
Длина тела, мм	358±7	368±8	0.50
Масса тела, г	916±58	996±63	0.50
Масса порки, г	805±47	908±47	0.80
Самцы 13-годовики			
Длина тела, мм	354±8	367±21	0.50
Масса тела, г	947±53	1007±40	0.50
Масса порки, г	889±38	922±36	<0.50

но, что у них замедление роста происходит позднее [16], а размерно-массовые показатели могут быть больше по сравнению с раносозревающими рыбами того же возраста. По данным наблюдений 1988 г. тенденция та же.

Возрастной состав нерестовых группировок леща в одной реке, различающихся местом размножения, показывает, что в основном на устьевом нерестилище нерестятся более крупные и старшие по возрасту рыбы, чем на верхнем. Такое распределение производителей, возможно, связано с ранней готовностью более крупных рыб к нересту, так как переход овоцитов в III стадию зрелости у них начинается раньше, чем у мелких [25]. По-видимому, то преимущество, которое имеют крупные производители, в дальнейшем сохраняется и вителлогенез у них завершается раньше, чем у мелких. Это определяет их более раннюю готовность к

нересту, что мы и наблюдали: сначала рыб ловили на устьевом нерестилище и только некоторое время спустя — на верхнем. То же самое было отмечено и для начала нереста.

Распределение производителей леща по нерестилищам в одной реке определяется их различной локомоторной активностью, которая стимулируется у рыб гормоном щитовидной железы — тироксином [12]. В литературе отмечается [28], что с возрастом щитовидная железа претерпевает значительное перерождение и у наиболее старых рыб она совершенно инактивна. Кроме того, на ее активность и в итоге на двигательную активность оказывает влияние половой гормон — эстроген [26], содержание которого в плазме крови увеличивается по мере роста гонад [27]. Со старением позвоночных животных у самок происходит резкое снижение выделения эстрогенов, а у самцов постепенное снижение секреторной функции половых желез [1]. Все перечисленные выше возрастные изменения, происходящие в щитовидной и половых железах, приобрели особую значимость в результате исследований И. А. Баранниковой [2], установившей ведущую роль нейроэндокринной системы в регуляции миграционного поведения рыб. Для летней и осенней семги она отмечает сходное проявление функциональной активности щитовидной железы и преоптико-гипофизарной системы.

Совпадение максимума секреторной активности клеток латерального ядра с проявлением гонадотропной функции гипофиза и переходом организма рыбы в нерестовое состояние наблюдается у сазана и леща [18]. А. А. Полевиков [18] указывает на возрастные изменения секреторной активности в регуляции гонадотропной и возможно тиреотропной функции гипофиза у леща.

Отмеченные выше возрастные изменения щитовидной железы, нейросекреторной и репродуктивной систем могут влиять на двигательную активность и распределение производителей в нерестовой реке по нерестилищам.

Таким образом, во время первого подхода леща на нерест в икрометании участвуют в основном особи среднего и старшего возраста. На верхних нерестилищах концентрируются преимущественно средневозрастные производители леща. На устьевом нерестилище размножаются большие по длине и массе и старшие по возрасту производители леща. Рыбы, мечущие икру на устьевом нерестилище, по темпу линейного роста достоверно не отличаются от производителей, использующих для нереста верхние нерестилища.

1. Аршавский И. А., Квасицкий А. В., Никитин В. В. и др. Возрастная физиология животных. М., 1967.
2. Бараникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л., 1975.
3. Вояк Ф. И. О методике реконструкции роста рыб по чешуе//Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1956. Вып. 2.
4. Володин В. М. О разнокачественности половых продуктов леща Рыбинского водохранилища//Бюл. Ин-та биол. водохр. 1961. № 11.
5. Володин В. М. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 2.
6. Володин В. М. Некоторые особенности формирования и современное состояние структуры популяций леща *Abramis brama* (L.) Волжских водохранилищ//Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
7. Володин В. М. Влияние структуры популяций на численность рыб//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 65.
8. Жукинский В. Н. Зависимость качества потомства на ранних этапах жизни от возраста производителей у рыб (на примере тарани): Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев, 1964.
9. Жукинский В. Н., Гош Р. И. Жизнеспособность эмбрионов в зависимости от энергетического обмена в оволировавшей икре и сперме у тарани и леща разного возраста//Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев, 1974.
10. Жуков П. И. Справочник по экологии пресноводных рыб. Минск, 1988.
11. Захарова Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища//Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1956. Вып. 2.
12. Лав Р. М. Химическая биология рыб. М., 1976.
13. Леви Л. А. О некоторых особенностях полового цикла леща Рыбинского водохранилища//Изв. ВНИОРХ. 1953. Т. 33.
14. Мартышев Ф. Г. Прудовое рыбоводство. М., 1958.
15. Мартышев Ф. Г., Анисимова И. М., Гамаюн Е. П., Привезенцев Ю. А. Зависимость качества потомства карпа от возраста производителей. М., 1979.
16. Миня М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., 1976.
17. Поддубный А. Г. Теория локальных стад как основа управления рыбопродуктивностью внутренних водоемов//Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
18. Поленов А. А. Некоторые данные по морфологии и экологической гистофизиологии нейросекреторных элементов промежуточного мозга у костистых рыб//Арх. анат., гист. и эмбриол. 1957. Т. 34, вып. 2.
19. Терещенко К. К. Лещ (*Abramis brama*) Каспийско-Волжского района, его промысел и биология//Тр. Астрах. ихтиол. лаб. 1917. Т. 4, вып. 2.
20. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М., 1963.
21. Чепракова Ю. И. О связи между содержанием жира в икре и морфобюлогическими показателями самок воли//ДАН СССР. 1960. Т. 35, № 1.
22. Чепракова Ю. И. Изменение качественных показателей икры при повторном нересте//Теоретические основы рыбоводства. М., 1965.

3 Чепракова Ю. И., Шубникова Н. Г. О связи между содержанием жира в икре и морфобологическими показателями самок быка сельди//Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., 1966.

24 Шатуновский М. И. Динамика жирности и обводненности мяса и гонад балтийской речной камбалы (*Pleuronectes flesus* L.) и ее связь с особенностями созревания гонад//Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, в п 4

25 Шялов В. И. Возрастные и сезонные изменения яичников леща в условиях формирования Волгоградского водохранилища//Тр. Саратовского государственного университета. 1962. Т. 7.

26 Bagge rman B. Some endocrine aspects of fish migration//Gen. Comp. Endocrinol. 1962. Suppl 1

27 Cedar d L., Fontaine M., Nomurs T. The concentration of oestrogens in the blood of adult salmon (*Salmo salar* L.) in fresh water//C. r. S. ans Soc. Biol 1961. Vol. 252.

28 Woodhead A. D., Ellett S. Endocrine aspects of ageing in the guppy, *Lebistes reticulatus* Peters-1. The thyroid gland//Exp. Gerontol 1966 Vol. 1.

УДК 597-III.05(28)

Р. А. ЗАПРУДНОВА, В. И. МАРТЕМЬЯНОВ

(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР)

Использование параметров ионного обмена для оценки внутривидовой разнокачественности и устойчивости рыб к внешним воздействиям

Предлагается использовать некоторые показатели ионного обмена в качестве индикаторов устойчивости рыб к воздействию неблагоприятных факторов среды и обсуждается возможность их применения для оценки внутривидовой разнокачественности.

В связи с возрастанием антропогенной нагрузки на водоемы особую значимость приобретает разработка способов, позволяющих оценить не только генетические, но и функциональные признаки рыб. Поэтому в комплексных и следованиях структуры вида в последнее время все чаще используются физиолого-биохимические показатели. К наиболее распространенным из них относятся данные по числу (объему) и составу форменных элементов крови, а также некоторые параметры белкового, углеводного и липидного обменов [8, 12, 15—17, 20, 22 и др.]. В ряде работ [4, 6, 9, 10, 13, 14 и др.] указывается также на связь показателей

нонного обмена рыб с их физиологическим состоянием. В настоящей работе анализируется возможность использования ионных параметров на примере леща, щуки и плотвы в качестве критерия устойчивости рыб к воздействию неблагоприятных факторов среды и для характеристики разнокачественности потомства производителей из разных репродуктивных скоплений. Под устойчивостью понимали удержание существенных переменных на таких уровнях, которые обеспечивают целостность системы [7, 18].

Материал собирали с 1981 по 1987 гг. Основная часть экспериментов была поставлена на половозрелом леще (*Abramis brama L.*) Рыбинского водохранилища в возрасте 9—14 лет. В некоторых опытах использовали лещей младших возрастных групп: сеголетков, 3—5-летков, 6—8-летков. Кроме того, исследовали плотву (*Rutilus rutilus L.*) и щуку (*Esox lucius L.*) с массой (112±43) и (293±24) г и длиной тела (191±2,8) и (302±17) мм соответственно. Опыты по выявлению внутривидовой разнокачественности проводили на 2 группах сеголетков леща в возрасте от 3 до 6 мес, полученных от производителей, отловленных на нерестилищах в устье р. Сить («низовье») и в 7 км выше по ее руслу на речных воспроизводственных участках («верховье»). Всего в работе было проанализировано 584 экз. леща, 20 экз. плотвы, 47 экз. щуки.

При изучении устойчивости использовали приемы, вызывающие состояние стресса, который часто возникает у рыб в реальных условиях и является существенной проверкой организма на устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов среды. При этом отдельно анализировали острый и хронический стрессы, включая случаи с летальным исходом. Хронический стресс создавали с помощью длительного (в течение нескольких месяцев), но слабого повреждающего воздействия: содержание рыб при сублетальных температурах, зимовка в прудах при пищевом и кислородном голодании, содержание рыб в непрозрачных емкостях с повышенным фоном световых и шумовых раздражителей. Одним из вариантов хронического стресса рассматривали состояние рыб, зараженных лигулезом. Острый стресс у рыб создавали путем кратковременного (2—3 и 5—8 ч) воздействия сильного неблагоприятного фактора: поимка и транспортировка рыб в ограниченном объеме воды без доступа кислорода, резкий перепад температур в 10—15°, помещение рыб в ограниченный объем деминерализованной воды.

В качестве параметров ионного обмена использовали показатели ионного гомеостаза и механизмы его поддержания. Под последними понимали процессы, обеспечивающие обмен ионов между клеткой и внеклеточной средой, включая активный транспорт ионов через клеточную мембрану, а также перераспределение ионов между организмом и окружающей средой.

Изменение концентрации электролитов в плазме крови и мышечной ткани при стрессе. Анализ полученных нами ранее данных [4, 9, 10, 13] показывает, что независимо от характера, силы и продолжительности воздействия неблагоприятных факторов концентрация ионов натрия в плазме уменьшается, а калия — увеличивается. Отклонение уровней ионов натрия от нормы на 8—10%, а ионов калия свыше чем на 15—20% коррелирует с ухудшением физиологического состояния рыб и, следовательно, может служить показателем неблагополучия. При нормализации состояния рыб концентрация ионов возвращается к первоначальной. Изменения уровней ионов в плазме крови перед гибелью рыб были различны при остром и хроническом стрессе (табл. 1). Так, концентрация ионов у рыб перед гибелью при остром стрессе достигала 50% для натрия и свыше 300% для калия. При хроническом стрессе сдвиги были весьма незначительны и не превышали соответственно 20 и 80%, что примерно в 2—3 раза ниже изменений ионного гомеостаза при обратимом стрессе. У более молодых лещей (3—5-летки) отклонения от нормы перед гибелью и при обратимом стрессе были, как правило, немного выше, чем у рыб старшего возраста (6—8-летки, 9—14-летки).

У леща, пораженного лигулезом, концентрация натрия и калия в плазме крови оказалась такой же как и у здоровых рыб (табл. 2). Однако при дополнительной функциональной нагрузке, например, при поимке и транспортировке, амплитуда сдвигов концентрации электролитов в плазме крови была выражена в большей степени у зараженных рыб. Следовательно, у ослабленного организма компенсаторные системы хуже справлялись с дестабилизирующими процессами.

Таким образом, при остром стрессе концентрация натрия и калия в плазме крови рыб отклоняется от исходных уровней в большей мере, чем при хроническом. Для выявления у рыб состояния хронического стресса необходимо использовать дополнительную нагрузку. В этом случае амплитуда колебаний электролитов в плазме крови выражена в боль-

Таблица 1

Концентрация ионов в плазме крови рыб, ммоль/л

Рыба, возраст, лет	Норма	При остром стрессе*	Перед гибелью при остром стрессе	Перед гибелью при хроническом стрессе
Лещ, 9—14	$\frac{134 \pm 1.1}{2.9 \pm 0.1}$ (6)	$\frac{110 \pm 1.1}{6.2 \pm 1.4}$ (6)	$\frac{70 \pm 7.9}{12 \pm 0.6}$ (6)	$\frac{118 \pm 3.7}{4.2 \pm 0.5}$ (6)
Лещ, 6—8	$\frac{133 \pm 2.4}{3.1 \pm 0.2}$ (7)	$\frac{91 \pm 3.5}{5.7 \pm 0.6}$ (6)	$\frac{72 \pm 4.3}{11 \pm 0.9}$ (6)	$\frac{121 \pm 5.3}{3.9 \pm 0.8}$ (6)
Лещ, 3—5	$\frac{130 \pm 2.5}{2.8 \pm 0.2}$ (6)	$\frac{83 \pm 7.7}{7.9 \pm 0.4}$ (6)	$\frac{69 \pm 6.3}{14 \pm 0.5}$ (5)	$\frac{110 \pm 7.5}{5.1 \pm 0.6}$ (4)
Плотва	$\frac{131 \pm 2.3}{3.8 \pm 0.2}$ (5)	$\frac{105 \pm 4.8}{7.4 \pm 0.5}$ (6)	$\frac{71 \pm 3.0}{13 \pm 0.8}$ (5)	$\frac{115 \pm 2.2}{4.3 \pm 1.1}$ (4)
Шуга, взрослые особи	$\frac{142 \pm 2.8}{4.1 \pm 0.3}$ (6)	$\frac{116 \pm 5.2}{13 \pm 0.8}$ (6)	$\frac{70 \pm 5.6}{15 \pm 0.7}$ (5)	$\frac{112 \pm 3.2}{5.6 \pm 0.8}$ (3)

Примечание. Над чертой — концентрация натрия, под чертой — калия, в скобках — количество использованных рыб;
 * — максимальные из зарегистрированных отклонения уровня электролитов от нормы во время стресса, при которых рыба оставалась живой.

Таблица 2

Влияние лигулеса на концентрацию (ммоль/л) натрия и калия в плазме крови леща при стрессе (в каждой выборке до 6 рыб)

Рыбы	Натрий		Калий	
	норма	стресс	норма	стресс
Здоровые	133±18	114±3.6	2.9±0.2	5.3±0.6
Пораженные лигулезом	130±2.1	96±5.5	3.1±0.2	10±0.9

шей степени у ослабленных рыб по сравнению со здоровыми особями. Предложенный способ исследования структуры популяции на устойчивость путем создания острострессорной ситуации представляет особую ценность, поскольку позволяет выявить у рыб хронический стресс, который возникает у них часто в естественных условиях, например, во время неблагоприятной зимовки, при регулярных (постоянных) сбросах в водоемы токсических веществ в нелетальных разовых дозах, при хронических болезнях и других воздействиях.

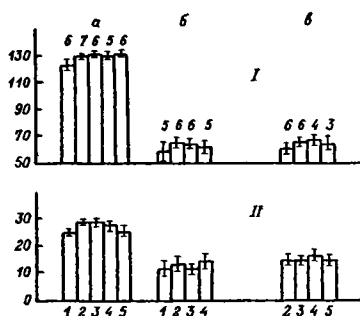


Рис 1 Концентрация ионов калия (I) и натрия (II) в мышцах леща в норме (а) и перед гибелью при остром (б) и хроническом (в) стрессе. Цифры над столбиками — число исследуемых рыб. По оси ординат — концентрация ионов в мышцах, ммоль/кг сухой массы, по оси абсцисс: 1 — лещ 2—5 лет, 2 — лещ 6—8 лет, 3 — лещ 9—14 лет, 4 — плотва, 5 — щука.

Здесь и далее даны средние ± ошибки средних.

В норме содержание натрия в мышцах изученных видов рыб составляет в среднем около 26 ммоль/кг, а калия—130 ммоль/кг. Перед гибелью рыб уровень натрия в мышцах снижался до 10—15 ммоль/кг, а калия—до 60—70 ммоль/кг (рис. 1). Таким образом, устойчивое во времени снижение концентрации ионов натрия и калия в мышцах рыб до критических уровней свидетельствует об ухудшении состояния организма. В случае необратимости этого процесса можно ожидать летальный исход.

Опыты с кровью *in vitro*. Кровь, извлеченная из организма рыб, определенный период времени сохраняет свою жизнеспособность. При ее инкубации происходит перемещение ионов калия из плазмы в эритроциты. Этот процесс опосредован активным транспортом калия, так как идет против концентрационного градиента, ингибируется оубаином и низкими температурами [2, 3].

Ранее нами было замечено [2], что ионные процессы *in vitro* зависят от исходного функционального состояния особей, кровь которых берется для инкубации. В настоящей работе выяснили, насколько ионные процессы *in vitro* могут служить показателем устойчивости рыб к воздействию неблагоприятных факторов. Опыты проводили на леще в возрасте 7—14 лет в состоянии острого и хронического стрессов с летальным исходом. Измеряли скорость уменьшения концентрации калия в плазме крови *in vitro*, послейнкубационную концентрацию калия (минимальное стабильное значение, которое устанавливается при температуре 20°C в среднем через 2 ч инкубации), а также временной параметр, характеризующий «продолжительность жизни» эритроцитов, — период, в течение которого эритроциты способны поглощать и удерживать ионы калия. Когда это свойство эритроцитов нарушается, то в плазме крови происходит увеличение концентрации калия.

Скорость уменьшения ионов калия в плазме крови *in vitro*, взятой от рыб в нормальном состоянии, составляет от 60 до 100 мг/(л·ч) (рис. 2, а). Стрессорное воздействие приводит к тому, что вначале скорость транспорта ионов калия эритроцитами *in vitro* увеличивается как при остром, так и хроническом стрессе, а затем уменьшается до исходных значений. В период, предшествующий гибели, изучаемый показатель был ниже нормы, и это означает, что кровь взята от рыб, находящихся в состоянии стресса. Скорость ниже нормы свидетельствует об истощении защитных сил организма и его предгибельном состоянии.

«Продолжительность жизни» эритроцитов *in vitro* (рис. 2, б) показывает их способность совершать работу по активному транспорту ионов калия. У рыб в нормальном состоянии «продолжительность жизни» эритроцитов в среднем около 8 ч. При ухудшении физиологического состояния особой она снижается. Наименьшие величины наблюдались при инкубации крови, взятой от рыб, находящихся в предсмертном состоянии. Таким образом, период времени, характеризующий «продолжительность жизни» эритроцитов *in vitro*, прямо связан с физиологическим состоянием рыб: чем продолжительнее этот период, тем лучше состояние особи. Следовательно, данный показатель может быть ис-

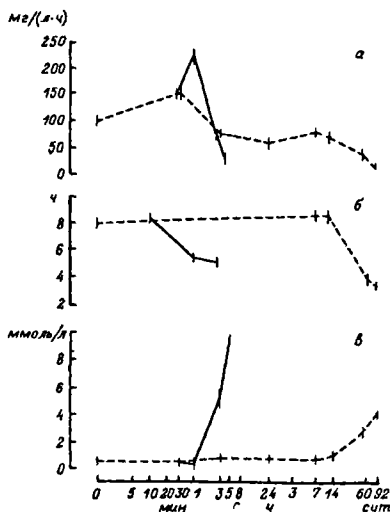


Рис. 2. Изменение концентрации калия в плазме крови у леща при остром (сплошная линия) и хроническом (пунктирная) стрессе с летальным исходом.

а — скорость изменения концентрации калия в плазме крови *in vitro* б — время до момента увеличения концентрации калия в плазме — «время жизни» эритроцитов, в — последующая концентрация калия.
 По оси абсцисс — десятичный логарифм времени с момента воздействия неблагоприятного фактора до смерти. Каждая точка представлена 6—12 особями.

пользован в качестве критерия физиологического состояния организма, а также его устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов среды. Однако получение этого показателя очень трудоемко, так как требует многократного анализа во времени, чтобы уловить момент выхода ионов из эритроцитов.

Среди изученных ионных показателей *in vitro*, на наш взгляд, наиболее эффективным параметром для оценки устойчивости рыб к воздействию неблагоприятных факторов является посленикубационная концентрация калия, т. е. концентрация, достигающая минимальных стабильных значений в результате инкубации крови (рис. 2, в). Этот показатель у рыб, находящихся в состоянии покоя и при обратимых стрессорных изменениях ионного гомеостаза, всегда достаточно низок: не превышает 1 ммоль/л, в среднем 0,5 ммоль/л. Однако для рыб, истощенных влиянием самых различных неблагоприятных факторов, характерна более высокая посленикубационная концентрация калия в плазме крови: 1,5—2 ммоль/л и выше, особенно большие значения посленикубационной концентрации калия регистрировали при остром летальном стрессе. При этом, чем ближе по времени находились рыбы к моменту гибели, тем выше был этот показатель. Перед гибелью пред- и посленикубационная концентрация калия практически совпадали.

Скорость потери ионов в окружающую среду. Содержание солей в организме пресноводных рыб выше, чем в пресной воде. В силу этого происходит его постоянное обессоливание, уравниваемое процессами абсорбции ионов. Скорость потери какого-либо иона можно измерить экспериментальным путем, помещая рыбу на короткое время в дистиллированную воду и определяя нарастание в ней концентрации изучаемого вещества. Нами получен экспериментальный материал, свидетельствующий о том, что скорость потери ионов натрия и калия из организма в окружающую среду намного выше у ослабленных особей по сравнению со здоровыми, «сильными» рыбами (рис. 3). Это закономерно для всех изученных нами видов, находившихся на разных стадиях онтогенеза. Мы полагаем, что данный параметр можно также использовать в качестве показателя физиологического состояния особей и их устойчивости к экстремальным факторам среды. Особо следует отметить простоту данного методического приема прижизненной диагностики функционального состояния животных.

Сезонные изменения ионных показателей. Описания

«Продолжительность жизни» эритроцитов *in vitro* (рис. 2, б) показывает их способность совершать работу по активному транспорту ионов калия. У рыб в нормальном состоянии «продолжительность жизни» эритроцитов в среднем около 8 ч. При ухудшении физиологического состояния особи она снижается. Наименьшие величины наблюдались при инкубации крови, взятой от рыб, находящихся в предсмертном состоянии. Таким образом, период времени, характеризующий «продолжительность жизни» эритроцитов *in vitro*, прямо связан с физиологическим состоянием рыб: чем продолжительнее этот период, тем лучше состояние особи. Следовательно, данный показатель может быть ис-

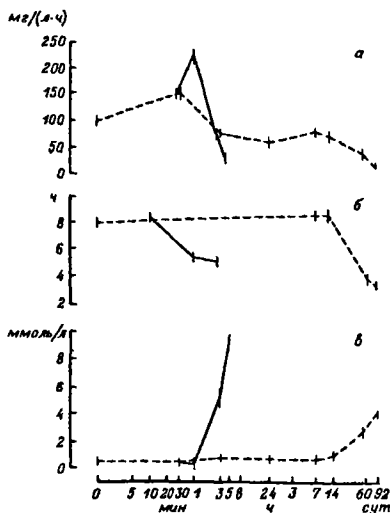


Рис. 2. Изменение концентрации калия в плазме крови у леща при остром (сплошная линия) и хроническом (пунктирная) стрессе с летальным исходом.

а — скорость изменения концентрации калия в плазме крови *in vitro* б — время до момента увеличения концентрации калия в плазме — «время жизни эритроцитов», в — последующая концентрация калия.

По оси абсцисс — десятичный логарифм времени с момента воздействия неблагоприятного фактора до смерти. Каждая точка представлена 5—12 особями.

пользован в качестве критерия физиологического состояния организма, а также его устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов среды. Однако получение этого показателя очень трудоемко, так как требует многократного анализа во времени, чтобы уловить момент выхода ионов из эритроцитов.

Среди изученных ионных показателей *in vitro*, на наш взгляд, наиболее эффективным параметром для оценки устойчивости рыб к воздействию неблагоприятных факторов является посленикубационная концентрация калия, т. е. концентрация, достигающая минимальных стабильных значений в результате инкубации крови (рис. 2, в). Этот показатель у рыб, находящихся в состоянии покоя и при обратимых стрессорных изменениях ионного гомеостаза, всегда достаточно низок: не превышает 1 ммоль/л, в среднем 0,5 ммоль/л. Однако для рыб, истощенных влиянием самых различных неблагоприятных факторов, характерна более высокая посленикубационная концентрация калия в плазме крови: 1,5—2 ммоль/л и выше, особенно большие значения посленикубационной концентрации калия регистрировали при остром летальном стрессе. При этом, чем ближе по времени находились рыбы к моменту гибели, тем выше был этот показатель. Перед гибелью пред- и посленикубационная концентрация калия практически совпадали.

Скорость потери ионов в окружающую среду. Содержание солей в организме пресноводных рыб выше, чем в пресной воде. В силу этого происходит его постоянное обессоливание, уравниваемое процессами абсорбции ионов. Скорость потери какого-либо иона можно измерить экспериментальным путем, помещая рыбу на короткое время в дистиллированную воду и определяя нарастание в ней концентрации изучаемого вещества. Нами получен экспериментальный материал, свидетельствующий о том, что скорость потери ионов натрия и калия из организма в окружающую среду намного выше у ослабленных особей по сравнению со здоровыми, «сильными» рыбами (рис. 3). Это закономерно для всех изученных нами видов, находившихся на разных стадиях онтогенеза. Мы полагаем, что данный параметр можно также использовать в качестве показателя физиологического состояния особей и их устойчивости к экстремальным факторам среды. Особо следует отметить простоту данного методического приема прижизненной диагностики функционального состояния животных.

Сезонные изменения ионных показателей. Описанные

МКМОЛЬ/(2·ч)

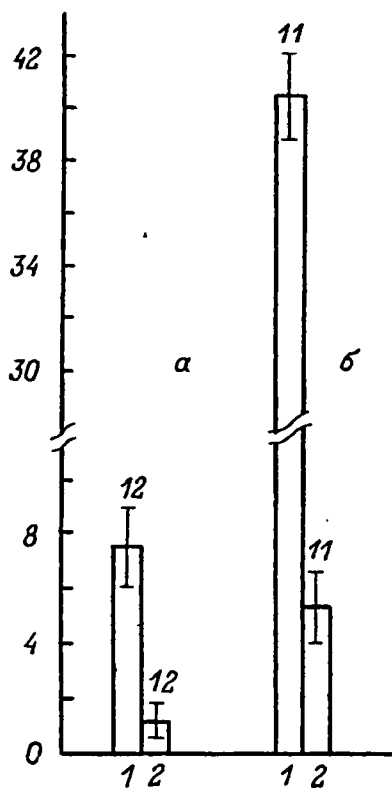


Рис. 3. Скорость потери ионов в воду у леща, находящегося в различном функциональном состоянии при температуре 18°C.

Рыбы: а — здоровые, б — истощенные; 1 — натрий, 2 — кальций. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

выше показатели ионного обмена использовались также при анализе устойчивости рыб к воздействию неблагоприятных факторов среды в различные периоды годового цикла.

В течение года (за исключением периода размножения) концентрация калия в плазме крови половозрелого леща поддерживается на относительно постоянном уровне, имеющем среднюю величину 3 ммоль/л (рис. 4, а). Если у рыб

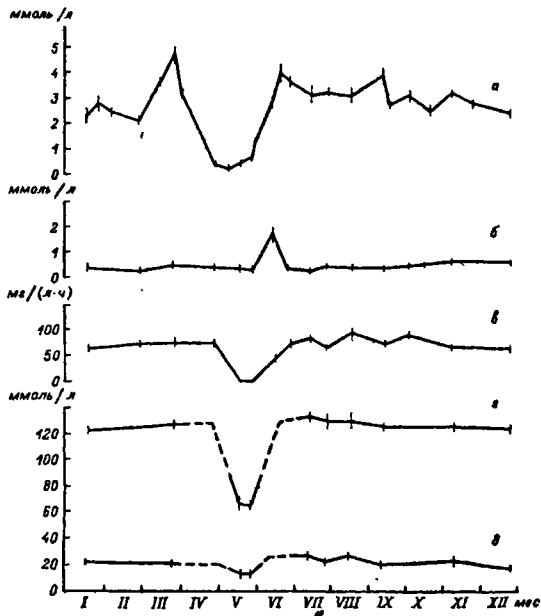


Рис. 4. Сезонные изменения концентрации ионов в плазме крови и мышцах у леща.

а — концентрация калия в плазме крови, б — послениквизиционная концентрация калия, в — скорость изменения концентрации калия в плазме крови *in vivo*, г — концентрация калия в мышцах, д — то же натрия.
Каждая точка представляет 5—24 особи.

в этот период взять кровь и инкубировать ее, то в результате концентрация калия в плазме снижается от 3 до 0,3—0,6 ммоль/л (послеинкубационный уровень) (рис. 4, б). В данном случае *in vitro* ионы калия из плазмы перемещаются в эритроциты. Следовательно, эритроциты леша имеют «поглощающий резерв» уровня калия в плазме около 2,5 ммоль/л.

За 3—4 нед до нереста и в период икротетания (IV—V стадии зрелости половых продуктов) концентрация калия в плазме крови рыб понижается по отношению к среднегодовому уровню в 6—7 раз. При инкубации крови, взятой от рыб в этот период, из-за очень низкой исходной концентрации калия изменений *in vitro* не происходит. «Поглощающий резерв» эритроцитов оказывается полностью реализованным, что свидетельствует о значительной функциональной напряженности системы, поддерживающей ионный гомеостаз. Эритроциты крови, взятой у рыб в посленерестовый, непродолжительный по времени, период (стадия зрелости половых продуктов VI—II) частично теряли способность поглощать калий и его послеинкубационный уровень был в 2—3 раза выше среднегодового. Следовательно у рыб после нереста система, регулирующая ионный гомеостаз, отчасти истощена, что указывает на ослабление организма.

Нами рассчитана скорость уменьшения концентрации калия в плазме при инкубации крови (рис. 4, в). Она относительно постоянна (60—100 мг/(л·ч) в течение годового цикла, за исключением периода размножения, но в период нагула была несколько выше, чем во время зимовки. В нерестовый и преднерестовый периоды скорость движения ионов калия из плазмы в эритроциты *in vitro* равнялась нулю. Отсутствие изменений в ионных процессах *in vitro* в указанные периоды года, по-видимому, также свидетельствует о значительном напряжении системы, поддерживающей ионный гомеостаз. У рыб, взятых сразу после нереста, скорость изменения концентрации калия была в 2 раза меньше среднегодовой, что, несомненно, указывает на ослабление рыб в этот период года.

Концентрация ионов натрия и калия в мышцах снижалась в преднерестовый и посленерестовый периоды примерно до половины среднегодового уровня (рис. 4, г, д.). Это свидетельствует об изменении устойчивости рыб в указанные периоды года.

Ранее получено [4], что стресс-реакция у рыб с разной

степень развития гонад была неодинаковой. Самые значительные изменения уровня калия и натрия в плазме крови половозрелого леща при стрессе происходили в посленерестовый период. У плотвы и щуки сезонные изменения концентрации ионов в плазме крови под нагрузкой были такими же, как и у леща.

Используемые показатели ионного обмена указывают на их значительное напряжение в преднерестовый период и во время икрометания, а также на ослабление — после нереста. За счет усиленной работы компенсаторных систем может достигаться относительное повышение устойчивости, тогда как ослабление защитных функций после нереста ведет к ее снижению. Это же подтверждают показатели иммунной, ферментативной и терморегуляционной систем [4].

Следовательно, рыбы в посленерестовый период становятся наиболее уязвимы к различного рода неблагоприятным воздействиям, включая антропогенные. Это должно быть принято во внимание. Не исключено, что наблюдаемые случаи массовой гибели рыб в Рыбинском водохранилище сразу после нереста являются следствием значительного снижения резистентности рыб в этот период года к повреждающим воздействиям той же силы, к которой они были устойчивы в другие периоды. В частности, наблюдалась массовая гибель синца сразу после нереста в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища, в наибольшей степени подвергнувшегося влиянию аварийного сброса сточных вод Череповецкого металлургического комбината в январе 1987 г., за 4 мес. до нереста.

Таким образом, используемые показатели ионного обмена позволяют охарактеризовать устойчивость рыб к воздействию неблагоприятных факторов среды в различные периоды и выявить наиболее уязвимую посленерестовую фазу годового цикла.

Параметры ионного обмена при изучении внутривидовой разнокачественности. Перед ихтиологической наукой стоит задача поиска физиолого-биохимических признаков, характеризующих популяционную структуру рыб. В качестве таких показателей у пресмыкающихся [11] и млекопитающих [5] часто используют уровень калия в крови или соотношение калия и натрия в эритроцитах. Некоторые авторы характеризовали внутривидовую разнокачественность рыб по содержанию электролитов в крови [21]. Однако мы считаем, что применение для этих целей

концентрации какого-либо иона в крови или тканей рыб неперспективно, так как известно, что данные показатели бывают сходными у разных видов рыб. Различия касаются более крупных таксономических единиц, таких как отряды и семейства [6], а между видами одного семейства только тех из них, которые значительно отличаются своей экологией: типом питания и уровнем двигательной активности. Следует отметить, что даже у видов из разных семейств наблюдается сходство в концентрации электролитов [13, 14]. Кроме того, у рыб на ранних стадиях онтогенеза не всегда можно получить кровь в требуемых количествах. По этим причинам при работе с молодью мы использовали такой параметр как скорость потери ионов в окружающую среду. Он весьма чувствителен к изменению функционального состояния рыб и, что не менее важно, при его применении особи сохраняются живыми. Это позволяет использовать одних и тех же рыб многократно. Выше отмечалось, что для выявления устойчивости популяционной структуры по ионным показателям необходимо применять дополнительную нагрузку, т. е. создавать острострессорную ситуацию. В связи с этим внутривидовая изменчивость скорости потери ионов натрия и калия организмом рыб в окружающую среду изучалась в норме (в первые 5 мин. содержания рыб в дистиллированной воде) и под нагрузкой (предшествующее опыту 10-минутное механическое раздражение рыб при отлове). В норме скорость потери ионов натрия и калия у 2 групп молодца леща, полученной от разных пар производителей, была близка (рис. 5, I), но под влиянием дополнительной нагрузки потеря ионов у молодца, полученной от производителей из «верховья» реки, оказалась в 7—8 раз выше, чем у потомства из устья (рис. 5, II). Потомство от производителей, размножавшихся на устьевых нерестилищах, по массе тела более, чем в 2 раза превосходило молодца из «верховья». Возможно, что наблюдаемые различия в скорости потери ионов при стрессе у двух групп молодца являются следствием неодинаковых размеров особей. Это подтверждается результатами опытов, проведенных на молодца, полученной от производителей из «верховья» и выращенной в прудах с разным температурным режимом. Сеголетки из двух прудов отличались по массе тела более, чем в 1.5 раза. Как и в предыдущих опытах, скорость рыб в норме (без нагрузки) была сходной (рис. 5, III), а в условиях стресса оказалась более высокой у молодца меньших размеров (рис. 5, IV).

Таким образом, используемый подход позволил выявить внутривидовую дифференциацию параметра ионного обмена, обусловленную, на наш взгляд, размерно-массовой разнокачественностью рыб. Сопоставление скорости потери ионов в окружающую среду у леща в онтогенезе (рис. 5, V) показало четкую зависимость изучаемых показателей от

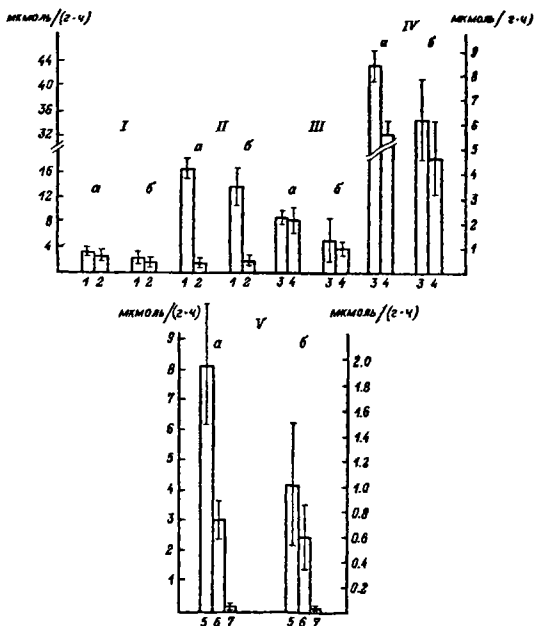


Рис. 5. Скорость потери ионов натрия (а) и калия (б) у потомства производителей леща, отловленных в 2 разных участках р. Сеть (I—IV), и в онтогенезе (V) при температуре воды 17—20°C.

I, III — в море, II, IV — под нагрузкой.
 По оси ординат: слева — натрий, справа — калий, по оси абсцисс: 1 — верховье, масса рыб (0.91±0.04) г, 2 — низовье, (2.29±0.15) г, 3 — верховье, (0.67±0.05) г; 4 — верховье, (1.38±0.06) г, 5 — возраст рыб 3 мес., масса (0.96±0.06) г, 6 — то же, 6 мес., (1.71±0.2) г, 7 — то же, 8—11 лет, (875±24) г.
 В каждой выборке использовано 5—21 экз. рыб.

возраста: с увеличением возраста, а следовательно, и массы тела скорость потери ионов уменьшалась. Известно, что с увеличением массы тела уменьшается удельная поверхность тела и жабр. Так, например, у плотвы, щуки, окуни и форели при увеличении массы от 1 до 1000 г удельная поверхность тела уменьшалась в среднем в 10 раз, а поверхность жабр более, чем в 3 раза [19]. В онтогенезе происходит также увеличение микровязкости мембран за счет уменьшения количества ненасыщенных жирных кислот [1]. По-видимому, уменьшение проницаемости и удельной поверхности покровов тела является причинами снижения скорости потери ионов в окружающую среду при увеличении возраста и массы рыб.

Молодь, полученная от одной пары производителей щуки, была разделена В. К. Конобеевой и В. М. Володиным на 2 группы по способности противостоять разной скорости потока воды. Критические скорости для первой и второй групп отличались по своим значениям. Рыб с критической скоростью ниже 20 см/с условно назвали «лимнофилами»,

Таблица 3

Скорость потери ионов у сеголетков щуки, полученных от одной пары производителей в 1986 г.

Дата	Температура, °С	Грунта	Масса, г	Число рыб, шт.	мкмоль/(г·ч) Скорость потери ионов	
					натрий	калий
20 VI	25	лимнофилы	3.2±0.4	4	4.4±0.6	1.4±0.2
	26	реофилы	4.4±0.6	5	4.8±0.2	1.7±0.1
10 VII	24	лимнофилы	5.9±0.9	2	3.5±1.0	0.7±0.1
	24	реофилы	9.6±1.4	3	4.9±1.2	1.4±0.2
4 VIII	16	лимнофилы	82±4.4	4	2.4±0.7	0.5±0.2
	16	реофилы	82±9.0	3	1.3±0.2	0.4
29 X	16	лимнофилы	24±1.6	3	2.3±1.3	0.7±0.4
	15	реофилы	16±1.7	3	1.1±0.2	0.7±0.2

остальных — «реофилами»¹. Скорость потери ионов калия у «лимнофилов» и «реофилов» была сходной, за исключением июльского опыта, когда у первых изучаемый показатель оказался в 2 раза ниже (табл. 3). У щук обеих групп акклиматизированных в летний период к температуре 24—26°C, скорость потери ионов натрия была одинаковой. В августе — октябре при температуре 15—16°C наблюдали тенденцию к уменьшению скорости потери ионов у щук, выдерживающих более высокую скорость потока воды.

Опыты со щукой показали, что скорость потери ионов может быть связана не только с размерно-массовыми характеристиками, но и обусловлена другими причинами.

Рассмотренные показатели ионного обмена предложены в качестве критериев устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов среды. Показаны пределы изменения ионных параметров при ухудшении состояния рыб и перед их гибелью. Разработан способ выявления состояния хронического стресса путем создания острострессорной ситуации. Установлен характер изменения ионных показателей в различные сезоны года и выявлена наиболее уязвимая посленерестовая фаза годового цикла. Однако остается открытым вопрос о возможности использования ионных параметров для оценки внутривидовой разнокачественности рыб. Здесь необходимы дополнительные более детальные исследования при условии корректной подборки материала, включающего особей в одинаковом функциональном состоянии и близкими размерно-массовыми характеристиками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Болдырев А. А. Введение в биохимию мембран. М., 1986.
2. Запруднова Р. А. Изменение концентрации катионов в плазме и эритроцитах при инкубации крови леща, подвергнутого воздействию экстремальных факторов // Биол. науки. 1983. № 12.
3. Запруднова Р. А. Влияние условий хранения и обработки проб крови леща на концентрацию катионов // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1986. № 71.
4. Запруднова Р. А., Мартынянов В. И. Сезонные изменения концентрации катионов в плазме крови пресноводных рыб // Вопр. иктиологии. 1988. Т. 28, вып. 4.
5. Каменек В. М. Видовые различия в адаптивной роли концентрации калия в крови животных // VI Всес. конф. по экол. физиологии: Тез. докл. Сыктывкар, 1982, Т. 1.

¹ Мы выражаем благодарность В. К. Конобеевой и В. М. Володину за предоставленный материал.

6. Лаврова Е. А. Экологические особенности катионного состава крови и нерегулирующей функция почек рыб в амфибий: Автореф. дис. канд. биол. наук Л., 1974.
7. Лапкин В. В., Извеков Е. И., Соколов В. А. Возрастная динамика чувствительности и устойчивости рыб к полю электрического тока//Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.
8. Лукьяненко В. И., Лукьяненко В. В. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина осетровых рыб//Первый симп. по экол. биохимии рыб: Тез. докл. Ярославль, 1987.
9. Мартынянов В. И. Динамика концентрации электролитов у пресноводных рыб при стрессе//Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
10. Мартынянов В. И., Запруднова Р. А. Динамика концентрации электролитов в плазме крови, эритроцитах и мышечной ткани пресноводных рыб при стрессе//Биол. науки. 1982. № 10.
11. Монастырский О. А., Богданов О. П. Сезонные и межвидовые различия электролитного состава крови пресмыкающихся//Герпетология. Краснодар, 1976. Вып. 218.
12. Сердунин Г. Г. Гематологические показатели карпа при интенсивном прудовом выращивании: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1986.
13. Флерова Г. И. Внутривидовые и межвидовые различия катионного состава плазмы крови и эритроцитов некоторых пресноводных рыб//Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 1.
14. Флерова Г. И., Мартынянов В. И., Запруднова Р. А. Содержание электролитов в сыворотке крови пресноводных рыб//Биол. науки. 1980. № 3.
15. Халько В. В. Дифференциация самцов во время нерестового хода в притоки Рыбинского водохранилища по биохимическим признакам//Наст. кн
16. Халько В. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Связь биохимических показателей леща с изменчивостью позвоночных признаков на примере липидов//Первый симп. по экол. биохимии рыб: Тез. докл. Ярославль, 1987.
17. Шатуновский М. И. О межпопуляционной изменчивости белкового и липидного обмена рыб//Первый симп. по экол. биохимии рыб Тез. докл. Ярославль, 1987.
18. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972.
19. Яржомбек А. А., Лиманский В. В., Щербина Т. В., Бекина Е. Н., Лысенко П. В. Справочник по физиологии рыб. М., 1983.
20. Яхненко В. М. Морфологическая характеристика крови рыб озера Байкал. Новосибирск, 1984.
21. Naug S., Larsen O., Sjødek M. L., Lithner G. Few intra-lake variations of physiological parameters in perch, *Perca fluviatilis*//Comp. Biochem. and Physiol. 1987. A 86, N 4.
22. Wedemeyer G. A., McLeay D. J. Methods for Determining the Tolerance of Fishes to Environmental Stressors//Stress and Fish. L.; N. Y.; Toron; Sydney; San Francisco, 1981.

Распределение генотипов локуса пероксидазы сердечной мышцы у леща двух нерестовых групп

Рассмотрено распределение аллелей локуса пероксидазы в нерестовом скоплении леща в районе р. Сить Рыбинского водохранилища. Проведена оценка популяционно-генетических процессов.

Формирование представлений о возможной структурной организации нерестовых стад леща в водохранилищах, заключающейся в существовании «проходных», заходящих на нерест в реки, и «жилых», нерестящихся в литоральной части водохранилища, форм [4], неизбежно повлекло за собой исследование по анализу биологической значимости данных форм. Естественно, возник вопрос о существовании генетической дифференциации и различий в протекании генетических процессов, подобных тем, которые присущи нерестовым стадам лососевых и осетровых [1, 3, 6]. Традиционным способом проведения популяционно-генетического анализа является использование изоферментов как генетических маркеров [7].

Изучение леща в пределах его ареала позволило нам ранее выявить полиморфный локус пероксидазы сердечной мышцы и установить клинальный характер распределения частот аллелей по широте и их независимость от пола и возраста [5]. В дальнейшем в ходе направленных индивидуальных скрещиваний была подтверждена справедливость гипотезы ген-аллельной детерминации и в ряде экспериментов — селективная значимость аллелей и генотипов данного локуса.

Пероксидаза сердечной мышцы леща кодируется одним генетическим локусом с тремя кодоминантными аллелями: $По^{99}$, $По^{100}$, $По^{110}$, обуславливающими формирование соответственно 3 гомозиготных и 3 гетерозиготных фенотипов (генотипов).

Целью настоящей работы является анализ распределения частот генотипов и аллелей локуса пероксидазы сердечной мышцы леща в отдельном нерестовом скоплении Рыбинского водохранилища.

Исследовали нерестовое скопление леща, сосредоточенное в районе устья р. Сить, впадающей в Рыбинское водохранилище. Были взяты две выборки «жилых» и «проходных» рыб по 80 экз. половозрелых особей каждая. После отлова рыб замораживали при -20°C и транспортировали в лабораторию. Не размораживая полностью, особей вскрывали и отбирали пробы ткани сердечной мышцы. Навески проб гомогенизировали в 20%-ном растворе сахаразы, центрифугировали при 8 тыс. об./мин и полученную надосадочную жидкость подвергали электрофорезу в вертикальном блоке полиакриламидного геля [12]. Гистохимическое выявление фенотипов пероксидазы проводили по стандартной методике [8].

Помимо частотных характеристик аллелей и генотипов локуса, регистрировали сбалансированность полиморфизма, гетерозиготность и относительную приспособленность генотипов отдельно по каждой группе.

Анализ распределений генотипов и аллелей (табл. 1) в обоих исследованных нерестовых группах леща демонстрирует отсутствие достоверных различий между ними по локусу пероксидазы. Само по себе отсутствие различий по одному локусу не может рассматриваться в качестве достаточного условия при решении вопросов структурированности. Поэтому представляется целесообразным рассмотрение показателей и параметров, отражающих протекание генетических процессов в анализируемых группах.

Прежде всего необходимо отметить, что полиморфизм по «проходного» леща, в отличие от «жилого» несбалансирован. Это означает, что аллели данного локуса в данном пространственно-временном континууме подвергаются действию факторов, нарушающих генетическое равновесие [7]. Помимо нарушения равновесия, для «проходного» леща отмечено некоторое снижение уровня гетерозиготности по сравнению с «жилым», что может рассматриваться как свидетельство в пользу протекания процессов, ведущих к «обеднению» генофонда. Опираясь терминами относительной приспособленности теории естественного отбора [9, 10], удается вычлнить не только некоторые вероятные причины, обуславливающие различие рассматриваемых групп по равновесности генотипических распределений и гетерози-

Таблица 1

Распределение генотипов и частот аллелей пероциклазы в нерстовых группах леща

Нер- стовая группа	Генотипы			Аллели			h
	По 79/79	По 100/100	По 115/115	По 79/115	По 100/115	По 115/115	
«Жиллой» лещ	17	18	2	29	6	8	0.60
	15.5	15.5	1.2	31.0	8.4	8.4	
«Проход- ной» лещ	16	8	1	46	8	1	0.56
	19.2	15.4	0.4	34.6	4.9	5.5	

Различия между группами: $\chi^2 = 2.5$.Примечание. $\chi^2_{0.05} = 11.07$, $\beta = 0.95$. Над чертой — эмпирические значения, под чертой — теоретические.

Таблица 2

Относительная приспособленность генотипов По в целом по лоткусу в «жиллой» и «проходной» группах леща

Нерстовая группа	w						W
	По 79/79	По 100/100	По 115/115	По 79/115	По 100/115	По 115/115	
«Жиллой» лещ	0.659	0.695	1.000	0.557	0.569	0.425	0.597
	0.332	0.208	1.000	0.332	0.072	0.652	0.399
Значения w в допу- щении гипотезы о ге- нетическом единстве групп	1.000	0.798	0.266	0.903	0.524	0.468	

гтности, но и частично определить характер и направленность действия естественного отбора в них (табл. 2). Полученные величины относительных приспособленностей генотипов и локуса в целом наглядно демонстрируют, что при «переходе» от «жилого» леща к «проходному» возрастает относительная значимость аллеля По⁹⁹, т. е. отбор действует в пользу данного аллеля, обуславливая вероятную тенденцию доминирования его в группе «проходного» леща. В целом же для данной группы отмечается разнонаправленность и разнообразие форм отбора по отношению к различным генотипам и соответственно аллелям и общее весьма значительное усиление давления отбора ($S=0.601$), что несомненно и определяет дисбаланс полиморфной системы локуса. Для группы же «жилого» леща характерно неустойчивое, но равновесное состояние, определяемое действием дизруптивного отбора, что вполне логично в отношении стабильной нерестовой группы, ответственной за эффективную реализацию репродуктивного потенциала популяции [13].

Допущение какой-либо значимости таких процессов, как мутации или дрейф генов в данной конкретной ситуации, видимо, можно исключить, поскольку в этом случае необходимо признать высокую степень изоляции рассматриваемых групп. Кроме того, сам характер наблюдаемых различий, заключающийся прежде всего в различиях по сбалансированности, обуславливает наибольшую целесообразность толкований с позиций действия естественного отбора. Миграция же, напротив, вполне допустима, они могут рассматриваться как фактор формирования единообразия аллельных и генотипических частот обеих групп [2]. Причем, в случае однозначной векторизованности миграционного процесса, а по-видимому, именно такого рода миграцию особей на нерест в реку мы наблюдаем в нашем случае, для совокупности эмигрантов будет характерно нестабильное распределение частот.

Концентрируя представленную информацию, можно выделить следующие основные моменты: отсутствие различий между рассматриваемыми группами, несколько больший уровень гетерозиготности у «жилого» леща, сбалансированность в группе «жилого» леща и однозначность формы и давления отбора, малую вероятность процессов дрейфа и мутаций в рассматриваемых группах, вероятную, значимость и векторизованность миграционного процесса. Складываясь таким образом ситуация наиболее адекватно

может быть объяснена реализацией механизма, подобного эффекту «горлышка бутылки», описываемого для видообразовательных процессов и для относительно крупных, географически детерминированных внутривидовых единиц [11]. Единственным при этом требуемым допущением станет предположение о генетическом единстве обеих рассматриваемых групп. В случае же справедливости данного допущения группа «переходного» леща должна представлять собой «осколок» материнского литорального нерестового стада, т. е. совокупность особей, которые в силу ряда пока еще не установленных причин не смогли реализовать свои репродуктивные возможности на литоральных нерестилищах и были вынуждены «уйти» в поиск пригодных мест. Можно допустить, что это вполне определенная категория особей, слагающаяся из краев распределения репродуктивных возрастов популяции.

Несомненно, что предпринятая нами первая попытка исследования генетического состояния нерестовых стад леща носит рекогносцировочный характер и соответственно ставит больше вопросов и порождает гипотезы вероятностного типа. Однако, как явствуют сами представленные данные, вопросы генетического состояния и структуры нерестовых стад пресноводных рыб более проблемного характера, чем ожидалось, хотя бы в силу невозможности их адекватизации с основными представлениями генетики нерестовых стад у полупроходных и морских видов рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1983.
2. Аронштам А. А., Боркин Л. Я., Пудовкин А. И. Изоферменты в популяционной и эволюционной генетике//Генетика изоферментов. М., 1977.
3. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. М., 1987.
4. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.
5. Слышко Ю. В. Полиморфизм пероксидазы леща (*Abraia brama* L.)//III Всесоюзное совещание по генетике, селекции и гибридизации рыб: Тез. докл. М., 1986.
6. Чихачев А. С., Цветненко Ю. Б. Полиморфизм альбумина и трансферрина в азовской популяции севрюги (*Acipenser stellatus* L.)//Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979.
7. (Ayala F., Kauger J.) Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. М., 1988, т. 3.
8. (Berston M.) Берстон М. Гистохимия ферментов. М., 1965.

9. Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. N. Y., 1958.
10. (Li Ch.) Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М., 1978.
11. Mayr E.) Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.
12. (Maurer G.) Маурер Г. Диск-электрофорез. М., 1971.
13. (Smith J. M.) Смит Дж. М. Эволюция полового различия. М., 1981.

УДК 597.554.358.57(285.2:47)
597.554.521(285.2:47)

Н. Л. БАБКИНА

*(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР)*

Использование структуры позвоночника для фенетической оценки сходства нерестовых стад плотвы из удаленных плесов Рыбинского водохранилища

В результате сравнительного анализа частот встречаемости различных фенотипов позвоночника показана устойчивая разнокачественность нерестовых стад плотвы из удаленных плесов Рыбинского водохранилища, обусловленная репродуктивной изоляцией.

Известно, что изолированные самовоспроизводящиеся группировки особей могут обладать набором специфических морфологических и физиологических признаков.

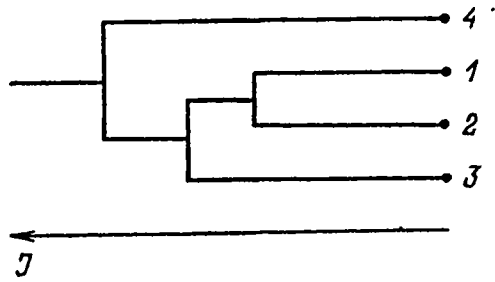
Выяснение популяционной структуры рыбных сообществ в определенных водоемах представляет собой довольно сложную задачу, так как обнаружение достоверных статистических различий по ряду признаков между выборками не может считаться достаточным для отнесения их к разным изолированным популяциям. Источником разнокачественности может быть высокая пластичность объектов по изучаемым признакам, приводящая к специфике отдельных поколений и полов в одной популяции. Поэтому для выяснения популяционной структуры необходимо анализировать обширные повторные выборки.

Обычно используются два метода анализа локальных популяций: через изучение распределения рыб с помощью мечения и путем выявления репродуктивно изолированных естественных группировок особей по специфическим устойчивым различиям между ними. Методами мечения в Рыбинском водохранилище выделен ряд локальных популяций карповых рыб, приуроченных к определенным районам, часто имеющих свои места нереста, зимовки и нагула и не смешивающихся между собой в репродуктивный период, что подтверждено и паразитологическими исследованиями [9, 10].

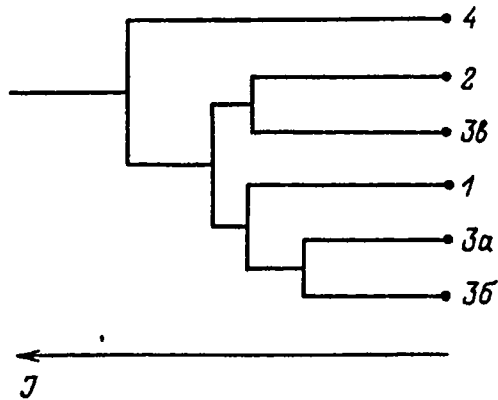
Второй способ в настоящее время получил более широкое применение. Для популяционного анализа используется обширный спектр признаков: от традиционных морфологических (морфометрических) до так называемых генетических, характеризующих электрофоретическую подвижность изоферментов. В исследованиях популяционной структуры и закономерностей изменчивости карповых интересные результаты получены при использовании фенетического метода, имеющего дело с дискретными количественными и качественными признаками, основные из которых описывают структуру позвоночника и строение канала сейсмочувствительной системы [5, 8, 12].

Анализ популяционной структуры плотвы — одного из основных промысловых объектов Рыбинского водохранилища, осложняется тем, что данный вид здесь представлен двумя экологическими морфами — прибрежной, растительной и ходовой, моллюсковоядной, которые различаются по темпу роста, коэффициенту упитанности и плодовитости [2, 11], срокам нереста [6], а также по ряду пластических признаков и частотам встречаемости различных формул глоточных зубов [4]. Анализ частот фенотипов: 5—5, praeorbitalis: 9—9, parietale supraorbitale: 1—1, frontale: 6—6, описывающих число отверстий (пор) каналов сейсмочувствительной системы на соответствующих парных костях черепа справа и слева, а также структуры переходного отдела позвоночника, проведенный А. Н. Касьяновым [7], не выявил достоверных различий между выборками ходовой плотвы из трех плесов Рыбинского водохранилища, тогда как фенетическая разнокачественность выборок прибрежной плотвы позволила ему сделать вывод о наличии изолированных субпопуляций. В подобных случаях формированию представлений о популяционной структуре помогает анализ достаточно независимых систем признаков в силу

а



б



Отношения сходства по фенотипам позвоночника выборок плотвы из нерестовых стад удаленных плесов Рыбинского водохранилища

а - дендрограмма сходства выборок 1 из Шекснинского плеса, 1987 г 2 из устья р Согожи 1989 г, 3 из Волжского плеса, объединенная, 4 из Моложского плеса, 1987 г б - то же но Волжский плес представлен по годам вылова 3а - 1986 г, 3б - 1986 г 3в - 1979 г 1 - критерий идентичности показателя сходства Животовского

возможной неравномерности накопления межпопуляционных различий по отдельным системам. В данной работе рассмотрены отношения сходства выборок плотвы из удаленных плесов Рыбинского водохранилища по фенотипам строения позвоночника и каналов сейсмочувствительной системы.

В работе проанализировано 2347 экз. плотвы из трех плесов и устья р. Согожи Рыбинского водохранилища: из Моложского плеса — 545 экз. 1987 г. вылова (нерестовый ход), из Шекснинского (у пос. Любец) — 378 экз., подледный лов 1987 г., из устья р. Согожи — 285 экз., нерестовый ход 1988 г., из Волжского плеса (Красный ручей, р. Шуморова и устье р. Сутки) — 1139 экз., выборки 1979, 1986 и 1988 гг., взятые преимущественно во время нерестового хода. Лов производили, в основном, ставными сетями и неводом при массовом подходе рыбы на нерестилища. Весь материал, за исключением выборки 1979 г. из Волжского плеса (350 экз.), обрабатывали по единой методике вываривания скелетов с последующим определением возраста по cleitrum, фенотипа позвоночника и числа пор каналов сейсмочувствительной системы на отдельных костях головы. Эти признаки использовали для выделения популяций плотвы в бассейне р. Нямунас [1]. Данные за 1979 г. по выборке из Волжского плеса представлены А. Н. Кастьяновым. Необходимо отметить, что эта выборка включала как ходовую, так и прибрежную морфы плотвы. В целом специальный анализ принадлежности обработанной рыбы к ходовой или прибрежной морфе не проводили, но по значениям таких признаков, как длина, масса, возраст и время подхода на нерест можно предположить, что мы исследовали преимущественно ходовую плотву. Этот вывод подтверждается и обнаружением в кишечнике рыб дрейссены.

Под фенотипом позвоночника мы подразумевали конкретное сочетание числа позвонков в туловищном, переходном и хвостовом отделах позвоночника. В каждой выборке подсчитывали частоты фенотипов, и полученные распределения сравнивали попарно по критерию идентичности (I) показателя сходства (r) Животовского [3]. На основании рассчитанных критериев идентичности строили дендрограмму взвешенным попарно-групповым методом. Для оценки внутривыборочной разнокачественности по данному признаку аналогичным методом сравнивали возрастные группы каждой выборки. Расчеты производили на ЭВМ Мега-КАМАК и персональном компьютере БК0010 ВЦ ИБВВ АН СССР.

В результате проведенного анализа у плотвы Рыбинского водохранилища выделено 37 фенотипов позвоночника. Модальным являлось соотношение 16:3:15 (всего 41 позвонок), отмеченное у 41,2% всех рыб. Еще 6 фенотипов в сумме составляли 40,1% ((16:3:16 (42), 17:2:15 (41), 17:3:15 (42), 17:2:16 (42), 16:3:14 (40), 16:2:16 (41)). Оставшиеся 30 фенотипов обнаружены у 18,7% всех рыб, что позволило отнести их к разряду редких. Распределения частот встречаемости фенотипов оказались различными у выборки из удаленных плесов (табл. 1). Семь наиболее редких фенотипов были исключены из расчета показателей сходства.

Таблица 1

Значение критериев идентичности при сравнении выборки из удаленных плесов Рыбинского водохранилища по частотам фенотипов позвоночника (df=29)

1	2	3	4
1	55,6	35,5	53,2
2		63,8	69,6
3			41,5
4			

Примечание: 1 — Шекснинский плес, 2 — Моложский плес, 3 — устье р. Согожи, 4 — Волжский плес (объединенная выборка).

На основании табл. 1 взвешенным попарно-групповым методом была построена дендрограмма сходства (см. рисунок). Выборка из Моложского плеса достоверно ($I=63,0 > \chi_{0,05}^2 = 42,6$) отличалась от прочих, а объединенная выборка из Волжского плеса ($I=47,4 > \chi_{0,05}^2$) — от выборки из Шекснинского плеса и устья р. Согожи, различия между которыми оказались недостоверными ($I=35,5$). Полученные результаты сравнивали с отношениями сходства данных выборки, рассчитанными аналогичным методом по 10 признакам (число пор надглазничного канала на frontale и parietale, канала затылочной комиссуры на parietale, подглазничного канала на dermatopteroticum, число отверстий преоперкуло-мандибулярного канала на dentale и праеорегсulum, а также количество позвонков в туловищном, переходном, хвостовом отделах позвоночника и общее число по-

звонков в качестве самостоятельных признаков. Была построена дендрограмма сходства плотвы Моложского, Шекснинского, Волжского плесов и устья р. Согожи. Согласно результатам анализа, плотва из Моложского плеса достоверно отличалась от рыб из других участков водоема ($I = 83.9 > \chi_{0.05}^2 = 48.6$, $df = 34$), а объединенная выборка из Волжского плеса — от выборки из Шекснинского плеса и устья р. Согожи ($I = 75.5$). Две последние выборки различались в меньшей степени ($I = 57.0$), причем их сходство могло быть связано с тем, что выборка из Шекснинского плеса не являлась частью нерестового стада, так как взята в зимний период.

Таким образом, отношения сходства, рассчитанные по двум системам признаков, полностью совпали. Конкретные значения критерия идентичности зависят от характера признаков. Полученная схема отношений не противоречит представлениям о возможной структуре крупных локальных стад (популяций) плотвы Рыбинского водохранилища. Данные локальные стада в соответствующих плесах обеспечены нерестилищами, что позволяет поддерживать уровень изоляции, необходимый для накопления морфологических различий. При введении в общий анализ повторных выборок из Волжского плеса отношения сходства несколько менялись. Смешанная выборка из Волжского плеса (1979 г.) отличалась от повторных выборок плотвы, взятых в 1987 и 1988 гг. В свою очередь, по фенотипам позвоночника две последние выборки различались недостоверно.

Для популяционных исследований, безусловно, удобнее использовать признаки, не зависящие от пола и возраста рыб, что значительно облегчает анализ. Достаточная стабильность признаков в ряду возрастных групп и у разных полов позволяет оперировать случайными выборками без учета их возрастного и полового состава.

Результаты обработки данных показали, что изменчивость всех рассмотренных признаков носит колебательный характер, тенденций направленного изменения значений в ряду возрастных групп не выявлено. Для оценки внутривыборочной разнокачественности по каждой сравниваемой паре возрастных групп был рассчитан критерий идентичности по фенотипам позвоночника. Число достоверно различающихся пар приведено в табл. 2. Наиболее разнокачественной при сравнении возрастных групп оказалась выборка 1988 г. из Волжского плеса, в которой возрастные группы 8 и 9 достоверно отличались от большинства дру-

Таблица 2

Различия возрастных групп в исследованных выборках плотвы
Рыбниского водохранилища по фенотипам позвоночника

Водоем, год	Число достоверно различающихся пар	Общее число пар сравнения	χ^2	$\chi_{0.05}$	df	Пары достоверно различающихся возрастных групп (возраст на 1987 г.)
Шекснинский плес, 1987	1	36	44.5	43.8	30	(3—5)—7
Моложский плес, 1987	—	45	—	43.8	30	—
Устье р. Согожи, 1988	—	66	—	28.9	18	—
Волжский плес, 1979	—	55	—	25.0	15	—
1986	—	78	—	33.2	22	—
1988	12	55	45.1			7—8
			40.9			7—9
			37.2			7—10
			51.3			8—10
			59.4			8—11
				32.7	21	
			43.1			8—12
			33.6			8—13
			41.3			8—14
			35.8			8—15
			46.6			9—10
			67.8			9—11
			35.3			9—(17—10)

гих. Во всех остальных выборках различия между возрастными группами были несущественными. Сравнительный анализ частотных распределений позвоночных фенотипов у разных полов (без учета возраста, по всем выборкам) не выявил достоверных различий; некоторое преобладание в выборках из разных плесов самцов или самок не могло

существенно сказаться на результатах межвыборочного сравнения с использованием данного критерия.

Таким образом, проведенный анализ показал специфичность нерестовых стад плотвы Рыбинского водохранилища, подтвержденную анализом другой системы признаков, описывающих строение каналов сейсмодатированной системы головы. Наиболее сходны выборки из Шекснинского плеса и устья р. Согожи, от них достоверно отличается объединенная выборка из Волжского плеса. Наибольшим своеобразием обладает выборка из Моложского плеса. По данным признакам различия между возрастными группами, а также самцами и самками в отдельных нерестовых стадах, как правило, недостоверны. Специфичность некоторых возрастных групп в пределах нерестового стада связана, по всей видимости, со сложным миграционным поведением и требует дополнительного исследования. Выявленные фенетические различия между нерестовыми группировками из разных плесов свидетельствуют об их репродуктивной изоляции и, соответственно, о принадлежности к разным локальным популяциям. Частоты встречаемости различных фенотипов позвоночника являются специфичными для изолированных популяций и могут использоваться в более детальном популяционном анализе плотвы Рыбинского водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бужьяльскис Э. В., Кясминяс В. А. Структура популяций плотвы в бассейне реки Нямунас//Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Матер. 22 научн. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987.
2. Володин В. М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* L. в Рыбинском водохранилище//Вопр. иктнологии. 1963 Т. 3, вып 2 (27).
3. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам//Фенетика популяций. М., 1982.
4. Изюмов Ю. Г. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* L. в Рыбинском водохранилище//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50.
5. Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Яковлев В. Н. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus* L.) водоемов Верхней Волги//Фенетика популяций. М., 1982.
6. Касьянов А. Н. О морфологической разнокачественности нерестового стада плотвы *Rutilus rutilus* L. Волжского плеса Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982, № 55.
7. Касьянов А. Н. Популяционная морфология плотвы *Rutilus rutilus* L. в водоемах Верхней и Средней Волги Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1984.

8. Касьянов А. Н. Симпатрическая дивергенция экологических рас плотвы в бассейне реки Волги//Фенетика популяций. М., 1985.
9. Поддубный А. Г. О локальных стадах леща в Рыбинском водохранилище//Тр. Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1960. Вып. 3(6).
10. Поддубный А. Г. Первые результаты мечения рыб в Рыбинском водохранилище//Бюл. Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1960. № 6.
11. Поддубный А. Г. Об адаптивном ответе популяций плотвы на изменение условий обитания//Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
12. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб//Научн. докл. Высш. шк. Биол. науки. 1981.

СОДЕРЖАНИЕ

Поддубный А. Г., Хялько В. В. Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования	3
Малинин Л. К., Княшко В. И., Линник В. Д. Экологическая дифференциация нагульных скоплений леща	23
Лапкин В. В., Голованов В. К., Свирский А. М., Соколов В. А. Термоадапционные характеристики леща <i>Abramis brama</i> L. Рыбинского водохранилища	37
Кузьмина В. В. Внутрипопуляционная изменчивость гидролитических функций пищеварительной системы леща на личиночном и мальковом этапах развития	86
Хялько В. В. Дифференциация самцов леща во время нерестового хода в притоки Рыбинского водохранилища по биохимическим признакам	103
Кузьмина В. В., Голованова И. Л. Внутрипопуляционная изменчивость некоторых физиолого-биохимических характеристик леща в преднерестовый период	124
Стрельникова А. П., Володин В. М. Особенности роста и питания молоди леща на речных и эстуарных нерестилищах	145
Маврин А. С. Размерно-возрастной состав нерестовых группировок и темп роста производителей леща <i>Abramis brama</i> (L.) (Cyprinidae) р. Сясть	160
Запруднова Р. А., Мартыянов В. И. Использование параметров ионного обмена для оценки внутривидовой разнокачественности и устойчивости рыб к внешним воздействиям	170
Слышко Ю. В. Распределение генотипов локуса пероксидазы сердечной мышцы у леща двух нерестовых групп	187
Бабкина Н. Л. Использование структуры позвоночника для фенетической оценки сходства нерестовых стад рыб из удаленных плесов Рыбинского водохранилища	192

Ближайшие публикации Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР по проблеме распределения и функционирования сообществ гидробионтов в озерах, реках и водохранилищах.

Сборник «Экологическое районирование пресноводных водоемов» (Рыбинск, 1990 г., 10 п. л.).

Сборник посвящен одной из актуальных проблем — экологическому районированию пресноводных водоемов. Рассматриваются цели и задачи, выявляются основные принципы районирования, обсуждаются различные подходы к выделению относительно однородных зон водоемов: детерминистский, статистический, экспертные оценки, экспертные системы. Дана классификация биотопов и биотопных полей водоема и рассмотрены блоки паспортных данных биотопов по степени их соответствия оптимуму жизнеобеспечения сообществ. Выявлены трудности, возникающие при объективном выделении районов по одному, двум и нескольким признакам. Сделан критический обзор математических методов, пригодных для задач районирования, даны практические рекомендации по выбору методов. Процедуры районирования показаны на примере Рыбинского водохранилища, и на этой основе определен принципиальный подход к экологическому (биоценологическому) районированию экосистем любого типа.

Сборник рассчитан на широкий круг экологов, географов, гидробиологов и ихтиологов, интересующихся проблемами охраны и рационального использования ресурсов водоемов.

Сборник можно приобрести, сообщив свой адрес по телефону 412 583 WODA SU или отослав заказ по адресу Института.

ЗАКАЗ

(Заполнить, вложить в конверт с обратном адресом, отправить по адресу: 152742, п/о Борок Ярославской области, Некоузского района, Институт биологии внутренних вод АН СССР, библиотека).

Прошу выслать наложенным платежом _____ экз. сборника «Экологическое районирование пресноводных водоемов», Рыбинск, 1990 г.

_____ подпись заказчика.

Книга «Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов» (Ленинград «Наука», 1991, 20 п. л.).

Книга посвящена анализу современных представлений о закономерностях размещения во внутренних водоемах популяций гидробионтов, количественному описанию условий реализации ими биопродукционного потенциала на типичных биотопах, механизмов внутри- и межпопуляционных взаимосвязей растений и животных в период интенсивного продуцирования ими численности и биомассы.

Рассматриваются коррелятивные связи горизонтальных и вертикальных перемещений планктона и рыб с различными природными и антропогенными факторами среды.

Определяются методология и возможности прогнозирования распределения в водоемах локальных популяций и устойчивых скоплений кормовых организмов и рыб.

Книга рассчитана на широкий круг экологов, географов, гидробиологов, ихтиологов и практиков водного и рыбного хозяйства, занимающихся проблемами природоохранный и рационального использования биоресурсов гидросистем.

Книгу можно приобрести в специализированных магазинах «Академкнига».

**СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ
У ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ**

Сдано в набор 10.01.90. Подписано к печати 28.05.90. АК06483
Формат 84×108¹/₃₂. Печать офсетная. Усл. п. л. 10,92. Уч.-изд. л. 12,44.
Тираж 1000 экз. Заказ 133.

Типография № 2 Госкомиздата РСФСР,
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.

Цена 2руб.50 коп.