

КАРЕЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АКАДЕМИИ НАУК СССР

**ВОПРОСЫ
ИХТИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ
ВОДОЕМОВ**

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
КАРЕЛЬСКОЙ АССР
ПЕТРОЗАВОДСК
1956

Посвящается 75-летию со дня рождения
заслуженного деятеля науки Карельской АССР
доктора биологических наук профессора
Ивана Федоровича Правдина

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
КАРЕЛЬСКОЙ АССР
ПЕТРОЗАВОДСК
1956

ПЕЧАТАЕТСЯ ПО ПОСТАНОВЛЕНИЮ ПРЕЗИДИУМА
КАРЕЛЬСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР

Ответственный редактор
профессор С. В. Герд

С. В. ГЕРД

Ленинградский педагогический институт им. А. И. Герцена

ИХТИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КАРЕЛЬСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР

Рыбохозяйственное изучение озер Карелии приобрело плановый характер и широкий размах только после Великой Октябрьской социалистической революции. Первым научным учреждением, призванным разрабатывать вопросы развития рыбного хозяйства Карелии, явилась созданная в 1931 г. Карельская научно-исследовательская рыбохозяйственная станция (КНИРС), в организации которой деятельное участие принял И. Ф. Правдин. Позднее КНИРС преобразуется в Карело-Финское отделение Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства, которое занимается изучением озер и рек Карелии в связи с задачами развития рыбного хозяйства.

После Отечественной войны, в 1946 г., в республике создается единый научный центр — Научно-исследовательская база, вскоре преобразованная в Карело-Финский, а с 1956 г. в Карельский филиал Академии наук СССР.

Руководство всем комплексом работ по исследованию богатств животного мира республики сосредоточивается в секторе зоологии филиала. В связи с многообразием запросов народного хозяйства Карельской АССР работы зоологов развернулись в различных направлениях. Были созданы лаборатории наземных позвоночных (птиц и млекопитающих), ихтиологии, гидробиологии, паразитологии. Коллектив сектора значительно увеличивается за счет привлечения молодых специалистов, преимущественно учеников И. Ф. Правдина по Петрозаводскому государственному университету. Таким образом, работа сектора зоологии содействовала созданию местных кадров зоологов, хорошо знающих условия республики.

Центральным звеном сектора зоологии является его ихтиологическая лаборатория с небольшой гидробиологической группой при ней.

За 10 лет существования сектора ихтиологи филиала под руководством И. Ф. Правдина и при ближайшем его участии выполнили ряд больших исследований, не только подводящих научную базу под мероприятия по развитию рыбного хозяйства на озерах Карелии, но способствующих также разрешению серьезных проблем теоретической ихтиологии.

Первые три-четыре года работы ихтиологов были направлены на изучение биологии преимущественно лососевых рыб (сигов, ручьевой и озерной форели) водоемов, примыкающих к Ладожскому озеру. С 1948 г. перед филиалом в целом была поставлена ответственная задача по-

изучению природных ресурсов западной Карелии в связи с планом ее интенсивного экономического освоения. В комплексной экспедиции принял участие весь состав сектора зоологии. Исследования ихтиологов и гидробиологов охватили бассейн средней и верхней Суны с целой системой озер, из которых наиболее крупным является Гимольское озеро. Проведенные исследования дали ценные материалы не только по ихтиофауне и рыболовству Сунских озер, но позволили обосновать ряд прогнозов о перспективах рыбного хозяйства будущего Валазминского водохранилища на реке Суне — одной из строек 6-й пятилетки.

В 1950—1953 годах филиал выполнил трудоемкую работу по составлению промысловых карт трех крупных северных озер: Нюкозера, Энгозера и Тикшозера. Эти обширные водоемы до последнего времени оставались неизученными и мало затронуты промыслом. Проведенные исследования выявили большие промысловые возможности развития рыболовства на Тикшозере и особенно на Нюкозере.

С 1952 года сектор зоологии приступает к весьма сложной теме по углубленному изучению взаимоотношений рыб с условиями окружающей среды и взаимосвязи членов общего ихтиоценоза. Работа эта тесно связана с задачами перестройки и качественного улучшения фауны рыб в озерах Карелии и потребует для своего завершения нескольких лет. Основные исследования были запланированы на небольших, но отличающихся высокой рыбопродуктивностью озерах южной Карелии — Миккельском озере и Крошнозере.

Весьма детальные круглогодичные исследования кормовой базы и питания рыб этих озер позволили М. В. Балагуровой выдвинуть некоторые новые положения по вопросу об учете рыбопродукции водоемов. Подробному изучению была подвергнута биология леща — наиболее перспективной в хозяйственном отношении для южно-карельских озер рыбы, а также ерша, находящегося в острых конкурентных по питанию взаимоотношениях с лещом.

Результаты проведенных исследований нашли свое отражение в опубликованном в 1956 году сборнике „Материалы по повышению рыбной продуктивности малых озер Карелии“.

Начатые на небольших озерах бассейна р. Шуи исследования с 1954 года перенесены на крупное и богатое рыбой Сямозеро, где эта проблематика получила дальнейшее развитие. Такие исследования, приближающиеся к условиям эксперимента в природе, несомненно, весьма ценны для целей развития рыбоводства в Карелии и дают большой вклад в познание общих закономерностей развития биоценозов рыб в озерах северо-запада.

Наряду с перечисленными выше работами сектор зоологии осуществил весьма важные как в теоретическом, так и в практическом отношении исследования по вопросам систематики, зоогеографии и происхождения сигов в озерах северо-запада. Лучший специалист в нашей стране по этой столь сложной группе рыб, И. Ф. Правдин собрал обширный материал, охватывающий озера Ладожского, Онежского и Беломорского бассейнов.

Впервые в 1913 году И. Ф. Правдин на простой рыбацкой сойме объехал вместе с рыбаками юго-восточное побережье Ладожского озера. С тех пор прошло более 40 лет, в течение которых он не прекращал своей плодотворной научной деятельности, направленной на изучение водоемов Карелии и ее рыбных богатств.

Ряд статей, напечатанных И. Ф. Правдиным в „Известиях“ Карело-Финской базы, а затем филиала Академии наук СССР за 1946—1952 годы, явились как бы введением к большой обобщающей монографии „Сиги“

водоемов Карело-Финской ССР», в которой дано детальное описание всех известных 43 разновидностей карельских сига, освещена проблема их происхождения и описан промысел сига на водоемах Карелии. Этот труд И. Ф. Правдина, изданный филиалом в 1954 г. и отмеченный премией Президиума Академии наук СССР, является завершением многолетней упорной работы, свидетельством большой научной эрудиции автора и серьезным вкладом в ихтиологическую литературу.

В настоящее время ихтиологические исследования сектора зоологии Карельского филиала Академии наук СССР получили широкое признание научных кругов и уже немало содействовали разрешению крупных задач развития рыбного хозяйства Карелии.

Н. Л. ГЕРБИЛЬСКИЙ

Ленинградский государственный
ордена Ленина университет им. А. А. Жданова

РОЛЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ПРОЦЕССА ПЕРЕХОДА ОРГАНИЗМА РЫБЫ В НЕРЕСТНОЕ СОСТОЯНИЕ

Вопрос о роли нервной системы в осуществлении процесса перехода организма рыбы в нерестное состояние в ихтиологической литературе затрагивается лишь вскользь, а в физиологической литературе, насколько это нам известно, он не затрагивается вовсе.

Так, например, в несомненно ценной статье М. Фонтена (Fontaine, 1953) „Гипофизарно-тиреоидная функция у рыб в связи с их морфологией и их поведением“ вопрос о роли нервной системы в регуляции функций гипофизарно-тиреоидного комплекса не подвергается анализу. То же самое относится к диссертации М. Оливеро (Olivegau, 1954) — одной из важнейших работ, посвященных гистофизиологии гипофиза и щитовидной железы у рыб, и к двум крупным сводным докладам В. Хора (Hoar, 1955) и И. Додда (Dodd, 1955) по вопросу о гормональной регуляции процессов размножения у рыб.

Между тем, переход рыбы в нерестное состояние связан с весьма глубоким и притом протекающим в короткий срок преобразованием организма. Этот переход осуществляется в природе только при наличии комплекса условий, строго соответствующих требованиям, возникшим в процессе видовой адаптации. Поэтому для познания нервной регуляции эндокринных и других функций организма этот процесс является многообещающим предметом исследования.

Преобразование организма рыбы при переходе в нерестное состояние внешне проявляется весьма ярко. Достаточно пронаблюдать всю строгую последовательность различных этапов поведения, например, макрлопов в процессе нереста, чтобы убедиться в ведущей роли нервной системы в этом процессе.

Особенности полового цикла этой тропической рыбы позволяют аквариумисту вызывать ее нерест в любое время года, предоставив необходимые для этого условия. События развертываются в строгой последовательности: встреча самки с самцом, „игра“ (приведение в сочетание их сексуального состояния), сигнализация со стороны самки — „строй гнездо“ (обычна, но не обязательна), постройка гнезда самцом при покое самки (неподвижность в углу аквариума), но при ее непрерывном наблюдении, „поторапливание“ со стороны самки (самка стремительно направляется к самцу, строящему гнездо, и быстро возвращается на свое место в углу аквариума), короткий гон, нерест под гнездом, отгон отнерестившейся самки от гнезда, работа самца по инкубации отложенной икры.

Весь этот сложный, четко разделенный на этапы процесс может завершиться размножением (нормальное потомство) только при полном соответствии между самцом и самкой и при строгой координированности их поведения с теми явлениями, которые при этом совершаются в воспроизводительной системе и в первую очередь в гипофизе и гонадах. Так, например, несвоевременно ранняя овуляция или запаздывание постройки гнезда неизбежно поведут к перезреванию икры в полости яичника и тем самым к срыву всего процесса размножения.

У некоторых рыб в аквариальных условиях случаи асинхронности в развитии нерестного состояния проявляются весьма ярко. Так, например, у *Hemichromis bimaculatus* из семейства Cichlidae в таких случаях иногда вся сила самца в апогее сексуальной доминанты направляется на уничтожение самки — самец убивает самку, если аквариумист не сумеет ее вовремя убрать.

Среди других элементов разнообразных комплексов условий, необходимых рыбам различных видов при переходе в нерестное состояние, особое внимание обращают их специфические требования в отношении субстрата, на который самки откладывают икру. Эти требования являются настолько специфичными и консервативными, что мы, по предложению С. Г. Крыжановского, делим рыб на группы по этому экологическому признаку (пелагофильные, литофильные, фитофильные, псаммофильные, остракофильные).

Горчак (*Rhodeus amarus*) прекрасно живет в аквариуме, но его размножение становится возможным только при наличии живых двустворчатых моллюсков — устриц, в жаберную полость которых самка горчака при помощи длинного яйцеклада помещает свою икру.

При всех прочих благоприятных условиях, но без специфического для данного вида субстрата, нерест не состоится. Это хорошо знают практики рыбоводы. Так, если к периоду наступления нерестных температур залитая водой луговая растительность в карповых прудах-нерестовиках окажется покрытой илом, карпы нереститься не будут. Однако достаточно разместить на дне пруда пласты свежего зеленого дерна, чтобы нерест осуществился в кратчайший срок.

Каким же физиологическим механизмом обеспечивается эта столь быстрая и глубокая перестройка организма — его переход в нерестное состояние?

Для удобства обсуждения поставленного вопроса представим ход этого процесса в виде неизбежно грубой и несовершенной схемы, отдельные части которой по мере развития исследования все более насыщаются конкретным содержанием (рис. 1).

Ни у одного из классов позвоночных так резко, как у рыб, не выражена структурная связь между гипофизом и мозгом (рис. 2). Нейрогипофиз непосредственно примыкает ко дну воронки, гипофизарный стебель (за весьма редким исключением) отсутствует, у многих видов полость воронки более или менее глубоко проникает в нейрогипофиз. Полость Ратке у костистых рыб отсутствует. Корни нейрогипофиза глубоко проникают в паренхиму промежуточной доли и весьма обширной переходной зоны гипофиза (рис. 3). Промежуточная доля не имеет собственных сосудов, таким образом, единственным путем выведения продуктов секреции из этой доли является нейрокриния. Однако сравнительно богатая васкуляризация нейрогипофиза делает, конечно, возможным дальнейшее распространение гонадотропного гормона по кровяному руслу и лимфатической системе.

У костистых рыб, в противоположность другим позвоночным, в том числе и осетровым рыбам (Гербицкий, 1947; Баранникова, 1949),

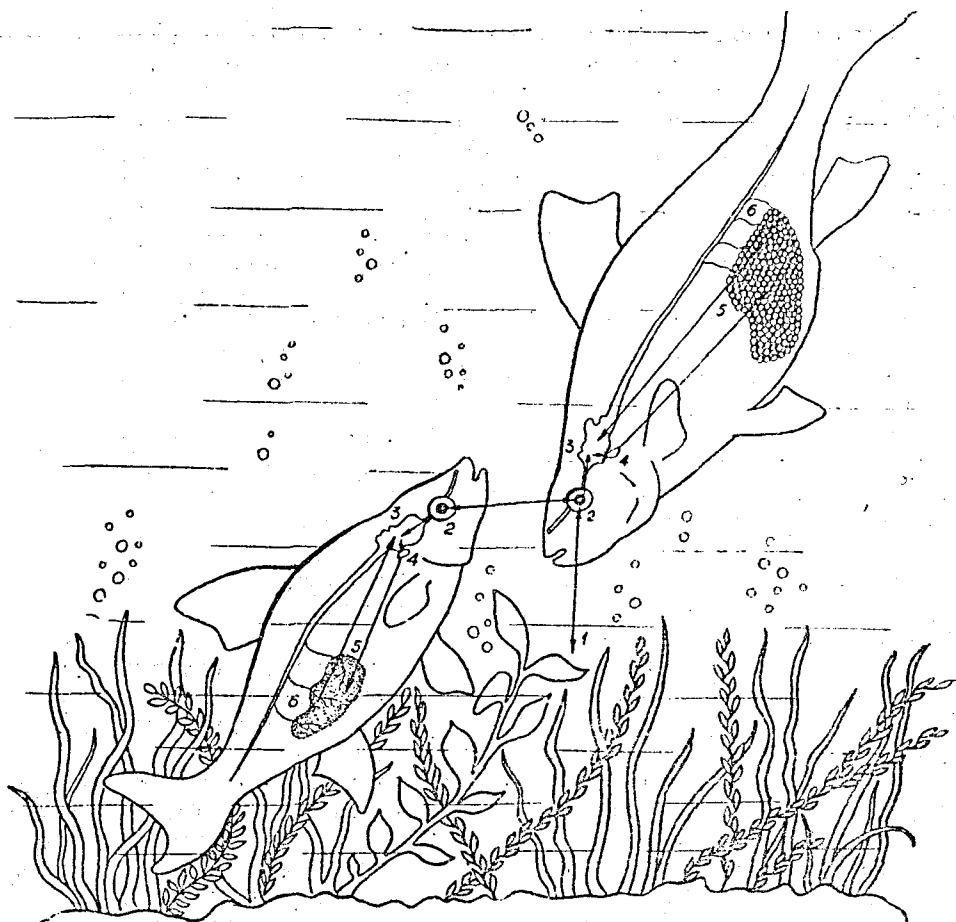


Рис. 1. Прimitивная схема перехода организма рыбы в нерестное состояние:
 1—субстрат; 2—экстрацереция; 3—головной мозг — вегетативные ядра гипоталамуса; 4—гипофиз;
 5—гонады; 6—нервные связи между гонадами и центральной нервной системой.

гонадотропная функция (гормон, вызывающий завершение овогенеза и овуляцию и участвующий в осуществлении перехода рыбы в нерестное состояние) локализуется в промежуточной доле, непосредственно примыкающей к нейрогипофизу и его главным корням (Гербильский, 1947; Казанский и Персов, 1948).

Явления нейрокринии при переходе промежуточной доли гипофиза в экскреторную фазу, ввиду максимальной концентрации этой функции во времени, морфологически проявляются весьма четко (рис. 4).

Подобные явления наблюдаются только в период перехода организма рыбы в нерестное состояние (Гербильский, 1941). При соответствующем состоянии половых желез инъекция суспензии порошка, изготовленного из ацетонированных гипофизов, вызывает переход организма рыбы в нерестное состояние, на чем и основан метод гипофизарных инъекций, широко используемый в рыбоводстве для получения зрелых половых продуктов промысловых рыб с весенне-летним икрометанием (Гербильский, 1941, 1947, 1949, 1951).

Мы еще не имеем достаточно полных данных об иннервации промежуточной доли гипофиза у рыб, однако совершенно ясно, что одним

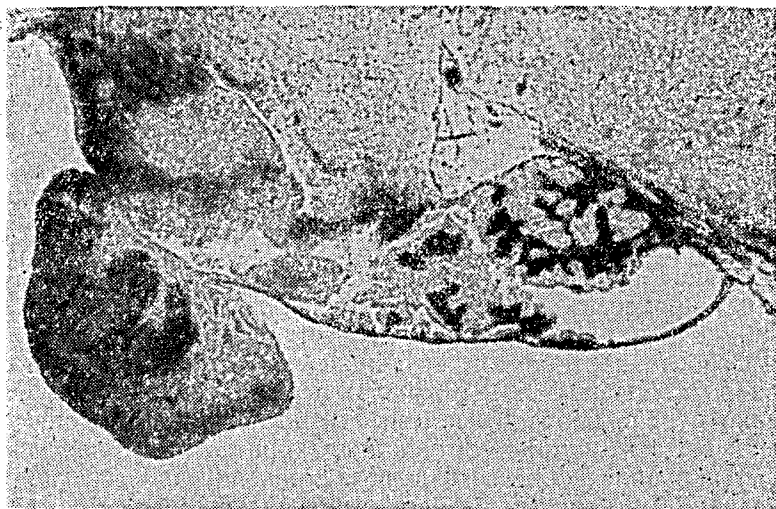


Рис. 2. Сагиттальный срез гипофиза, гипоталамуса и saccus vasculosus корюшки. Ок. 2, об. 20.

из элементов этой иннервации являются аксоны клеток *nucleus lateralis tubercis*, расположенного в нижней, наиболее близкой к нейрогипофизу части *lobus impar* гипоталамуса вблизи воронки.

Рядом авторов (Scharger, 1932 и др.) показано, что нейронам этого вегетативного ядра свойственна нейросекреторная функция. А. Л. Поленов (1950, 1956) установил, что с переходом промежуточной доли гипофиза в экскреторную фазу совпадает максимальное морфологическое выражение явлений секреции в нейронах *nucleus lateralis tubercis*.

Структурные связи этого ядра с другими частями мозга у рыб установлены давно (Krause, 1923). На его клетках заканчиваются волок-



Рис. 3. Фронтальный срез гипофиза окуня. Многочисленные корни нейрогипофиза глубоко проникают в железистую часть органа—в его промежуточную долю и переходную зону. Ок. 7, об. 20.

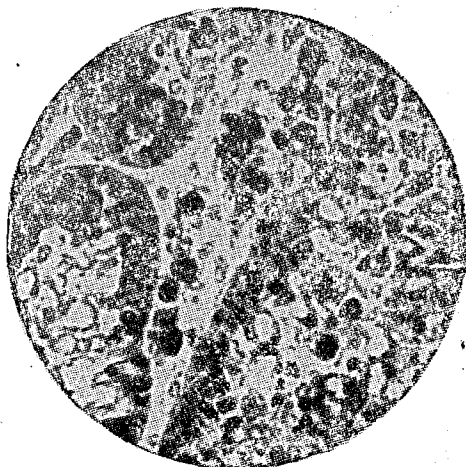


Рис. 4. Гипофиз судака (преднерестное состояние). Глыбки коллоида и истощенные клетки в промежуточной доле. Многочисленные глыбки того же вещества в одном из корней нейрогипофиза. Ок. 10, об. 90.

на tractus cerebellohypothalamicus, tractus striohypothalamicus и волокна tractus isthmohypothalamicus, идущие из ganglion isthmi, лежащего у основания мозжечка. Вблизи проходят волокна tractus tuberohypothalamicus.

Таким образом, изучение этого звена в цепи явлений, связанных с переходом организма рыбы в нерестное состояние, дало уже некоторые результаты и имеет четкие перспективы для своего развития.

Влияние гипофиза на гонады наиболее изучено. Вполне четко установлено, что сфера влияния гонадотропного гормона на гонады в период перехода организма рыбы в нерестное состояние отнюдь не ограничивается собственно овуляцией, но распространяется на те предовуляционные ядерные процессы, которые необходимы для превращения овоцита первого порядка в яйцо, способное к оплодотворению. Эти ядерные процессы в последнее время прослежены в их тончайших деталях для осетровых рыб (Казанский, 1953; Фалеева, 1953; Персов, 1954).

Однако и роль нервной системы в последующем звене процесса перехода рыбы в нерестное состояние становится все более ясной. Анализируя пути влияния гипофиза на возникновение и развитие нерестового поведения, мы часто делали выводы о том, что гипофизарная инъекция вызывает не только завершение овогенеза и овуляцию, но и влечет за собой переход в нерестное состояние. Это утверждение оказалось справедливым только отчасти.

После гипофизарной инъекции, сделанной на карпах, по состоянию полового цикла готовых к переходу в нерестное состояние, действительно происходит нерест, протекающий в прудах вполне нормально (Чернышов, 1941). Подобного рода опытов проделано немало, и результаты их внедрены в производство (Казанский, 1950; Сернаева, Вера, 1954), однако они не дают возможности дифференцировать момент гормональной стимуляции от функции нервной системы. Некоторый свет в этом отношении проливают другие наблюдения.

Многие рыбы способны в течение известного промежутка времени удерживать икру в полости яичника (большинство костистых) или в полости тела (лососевые и осетровые) после овуляции. Так, например, самки рыба в опытах, проведенных нами совместно с Б. Н. Казанским на тоне Золотая в низовьях Днепра, при их содержании после гипофизарных инъекций в корзинах из лозы переходили в текучее состояние, но икры некоторое время не выметывали. Нерест происходил только в тех корзинах, где по недосмотру из 15 рыб хотя бы одна оказывалась самцом. Здесь происходил массовый вымет икры. Отсюда ясно, что переход организма рыбы в нерестное состояние обусловлен не только явлениями, происходящими в половых железах, но и факторами, воспринимаемыми экстерорецепторами (в данном случае наличие самца).

В связи с этим особый интерес представляет также упомянутая выше работа чешских авторов В. Черняева и И. Вена (Сернаева, Вера, 1954), которые наблюдали ускоренный переход „гнезд“ зеркального карпа в нерестное состояние при „комбинированной посадке“ (получившие инъекцию самцы с интактными самками или получившие инъекцию самки с интактными самцами).

В этом же плане весьма интересны данные, касающиеся тиреотропной функции гипофиза у рыб с осенним икрометанием, происходящим при весьма низких температурах. Процесс овуляции и перехода организма рыбы в нерестное состояние более растянут во времени по сравнению с теми же процессами у рыб с весенне-летним икрометанием. Так, по наблюдениям А. Н. Державина (1947), проведенным в декабре 1941 г. над самкой лосося в реке Нюргеды-чай, „...созревшая в ночь с 7 на 8 декабря самка, отсаженная вместе с самцом в отгороженный участок,

в течение двух дней строила гнездо и только 10 декабря по окончании строительства приступила к откладке икры". Отметим, что подобный длительный разрыв во времени между завершением овуляции и нерестом у рыб, нерестящихся весной и летом, обычно при температурах от 15 до 22°, никогда не наблюдается; к тому же точными экспериментами на выюнах (Нусенбаум, 1949) и на осетровых (Казанский, 1950) доказано, что икра у таких рыб после овуляции быстро подвергается дегенеративным изменениям.

Работами нашей лаборатории показано, что щитовидная железа у рыб с осенним икрометанием (сиг, семга) при переходе самок и самцов в нерестное состояние проявляет весьма резко выраженные признаки перехода в экскреторную фазу (Кузнецова, 1947; Конрадт, 1949), что мы расценивали как явление, связанное с овуляцией при низких температурах. В дальнейшем это предположение оказалось не вполне справедливым.

Анализируя более подробно эти явления у кемской семги, Н. А. Рубан (1951) показала, что состояние щитовидной железы у семги в период овуляции резко отлично от ее состояния в период икрометания. На основании гистофизиологического исследования Н. А. Рубан пришла к следующему выводу: „Нерестовый период следует подразделить на период овуляции и собственно нерест (икрометание). Период овуляции у кемской семги не связан с активностью щитовидной железы. Переход от овуляции к икрометанию характеризуется возвращением щитовидной железы в активное состояние в отношении выведения накопленного в ее фолликулах коллоида“.

Эти данные представляют в плане нашей темы двоякий интерес. Они позволяют четко дифференцировать гонадотропную функцию гипофиза от его тиреотропной функции и показывают, что гонадотропная функция побуждается понижением температуры до порога, обусловленного видовой адаптацией, и что стимуляция тиреотропной функции той же железы обуславливается другими факторами среды, также воспринимаемыми экстерорецепторами (наличие самца и обстановка нерестилища).

Таким образом, весь ход сложных явлений, наблюдаемых при развитии нерестового поведения, со всей очевидностью зависит от функций нервной системы.

Не только начало („пуск“) процесса перехода организма рыбы в нерестное состояние исходит от рецепции внешних раздражителей, но и весь этот процесс протекает под контролем нервной системы, что обеспечивает его осуществление в неразрывном единстве со средой. Таким образом, нервная система является ведущей частью организма как целого в реализации видовых адаптаций, связанных с размножением.

Многие детали приведенной выше примитивной схемы (рис. 1) требуют дальнейшего изучения. Весьма важным звеном в процессе познания интересующих нас явлений будет изучение чувствительных нервных окончаний в гонадах, а возможно, и в гипофизе у рыб, и их анализ с позиций экологической гистофизиологии.

В заключение необходимо отметить, что возможно более глубокое изучение роли нервной системы в осуществлении перехода организма рыбы в нерестное состояние представляет интерес не только в плане разработки проблем нервной регуляции эндокринных желез и не только в плане эволюционной физиологии, но вместе с тем оно необходимо как научная основа совершенствования биотехники управления размножением рыб. Эта задача стоит на одном из первых мест в числе наиболее актуальных проблем современной ихтиологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранникова И. А. 1949. Локализация гонадотропной функции в гипофизе себрюги (*Acipenser stellatus*). Докл. АН СССР, т. 69, № 1.
- Гербильский Н. Л. 1941. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве. Изд. Ленингр. гос. унив.
- Гербильский Н. Л. 1947. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых рыб. Труды лабор. основ рыбоводства, т. 1. Ленинград.
- Гербильский Н. Л. 1949. Экспериментальные и методические основы развития осетроводства в низовьях Куры. Труды лабор. основ рыбоводства, т. 2. Ленинград.
- Гербильский Н. Л. 1951. Биологические основы и методика воспроизводства осетровых в связи с гидростроительством. Вестник Ленингр. гос. унив., № 9.
- Дежавин А. Н. 1947. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку.
- Казанский Б. Н. и Персов Г. М. 1948. Локализация гонадотропного фактора в гипофизе костистых. Докл. АН СССР, т. 61, № 1.
- Казанский Б. Н. 1950. Способ получения фронтального нереста карпов в прудовых хозяйствах и его значение в климатических условиях северо-западной (Европейской) части СССР. Вестник Ленингр. гос. унив., № 8.
- Казанский Б. Н. 1953. О созревании и оплодотворении яйца осетра. Докл. АН СССР, т. 89, № 4.
- Конрадт А. Г. 1949. Исследования главных эндокринных органов онежской семги в связи с биологией ее размножения. Труды лабор. основ рыбоводства, т. 2. Ленинград.
- Кузнецова В. М. 1947. Гистологическое исследование щитовидной железы, гипофиза и гонад сига-лудоги (*Coregonus lavaretus ludoga Poljakow*) в период нерестной миграции и нереста. Труды лабор. основ рыбоводства, т. 1. Ленинград.
- Нусенбаум Л. М. 1949. Перезревание икры, как причина снижения ее рыболовных качеств. Труды лабор. основ рыбоводства, т. 2. Ленинград.
- Персов Г. М. 1954. О делениях созревания яйцеклеток и о начальных этапах формирования мужского пронуклеуса у осетровых (стерлядь и осетр). Докл. АН СССР, т. 98, № 4.
- Поленов А. Л. 1950. Морфология нейросекреторных клеток гипоталамуса и вопрос о связи этих клеток с гонадотропной функцией гипофиза у сазана и зеркального карпа. Докл. АН СССР, т. 73, № 5.
- Поленов А. Л. 1956. Явления нейросекреции в вегетативных ядрах промежуточного мозга у рыб. Автореферат канд. дисс. Ленинград.
- Рубан Н. А. 1951. Гистологические изменения гонад и щитовидной железы кемской семги (*Salmo salar L.*) в период речной миграции и нереста. Труды Карело-Финск. отд. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. III. Петрозаводск.
- Фалеева Т. И. 1953. Цитоморфологические данные о процессах созревания и оплодотворения яйцеклетки осетра и себрюги. Докл. АН СССР, т. 91, № 1.
- Чернышов О. Б. 1941. Первые результаты применения гипофизарных инъекций в карповодстве. Сборн. "Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов". Изд. Ленингр. гос. унив.
- Сернаев В. а Вена J. 1954. Zkusenosti s hypofisaci karpa v r. 1953. Ceskoslovenskybarstvi, N 2, 18—21.
- Dodd J. M. 1955. The hormones of sex and reproduction and their effects in fish and lower chordates. Mem. soc. Endocrinol, N 4, 166—187.
- Fontaine M. 1953. Quelques correlations endocriniennes chez les poissons en rapport avec leur morphologie et leur comportement. Journal du Conseil, Mai.
- Hoar W. S. 1955. Reproduction in teleost fish. Mem. soc. Endocrinol, N 4, 5—24.
- Krause R. 1923. Mikroskopische anatomie der Wirbeltiere, IV. Berlin u. Leipzig.
- Oliveau M. 1954. Hypophyse et glande thyroide chez les poissons. Annales de l'Institut oceanogr, t. XXIX, N 295—296.
- Scharrer V. E. 1932. Die Sekretproduktion im Zwischenhirn einiger Fische. Zschr. f. vergl. Physiol, 17, 3, 491.

Б. С. ЛУКАШ

Кировский сельскохозяйственный институт

**МАТЕРИАЛЫ К ФИЛОГЕНИИ КАРПОВЫХ РЫБ
(сем. CYPRINIDAE)**

Выдающийся русский дарвинист академик А. Н. Северцов в одной из своих работ отмечал, что „эволюция мелких групп, т. е. происхождение видов в собственном смысле этого слова, изучена еще совершенно недостаточно“ (Северцов, 1932). В этой же работе он высказал мнение, что очередной задачей исследовательской работы в области эволюционного учения является „раскрытие филогенеза малых систематических групп“. В частности, А. Н. Северцов указывал на сем. Cyprinidae, филогения которого ждет дальнейшего изучения. Таким образом, было ясно, что в области теоретической ихтиологии существует крупный пробел — отсутствует конкретное знание об основных путях эволюции и о более детальных линиях филогенетических связей между видами одного из крупнейших семейств в группе высших костистых рыб (Teleostei). Но не только в теоретической ихтиологии этот пробел оказывал свое отрицательное влияние, создавая почву для совершенно превратных филогенетических построений. Отсутствие обоснованного филогенетического знания обезоруживало и ихтиологов-практиков.

Действительно, в связи с бурным ростом советского рыбоводства в широком объеме (прудового, озерно-речного, морского и, особо, рыбоводства в искусственных водохранилищах) возникли неотложные вопросы по проведению разнообразных мероприятий по воспроизводству — разведению, акклиматизации, гибридизации и т. д. Правильное разрешение этих вопросов требует основательных знаний о происхождении каждой формы, которая может быть вовлечена в орбиту хозяйственной деятельности рыбоводов.

В наших исследованиях основными методическими принципами приняты следующие положения:

1. Обязательное применение нескольких методов при сравнительном изучении исследуемых форм.
2. Установление глубоко идущего сходства по ряду признаков в пределах одного метода исследования.
3. Установление совпадения результатов — выводов по одному методу с выводами по другим методам.

Главное внимание было уделено методам биогеографическому и сравнительно-анатомическому.

Сверх того в некоторых случаях использованы были данные палеонтологии, онтогенеза, экологии и серодиагностики.

I. ДАННЫЕ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО МЕТОДА

С точки зрения этого метода было рассмотрено пространственное распределение одного из признаков спорного филетического значения, а именно, распределение родов карповых рыб с различным числом рядов глоточных зубов.

Прежде всего рассмотрим распределение евразийских родов.

Благодаря работам Л. С. Берга (1948—1949) состав и распределение карповых рыб Евразии изучены с такой полнотой, что данные, приводимые в таблице 1, следует считать исчерпывающими.

Таблица 1

Распространение карповых рыб Евразии

| Районы распространения | Число рядов глоточных зубов | | | Число рядов глоточных зубов | | |
|---|-----------------------------|----|----|-----------------------------|----|----|
| | 3 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 |
| | число родов | | | % | | |
| Амурская область | 13 | 12 | 7 | 41 | 38 | 21 |
| Кавказ, Средняя Азия | 5 | 16 | 9 | 17 | 53 | 30 |
| Европа — южная, средняя, восточная | 2 | 11 | 10 | 9 | 48 | 43 |
| Ледовитоморский бассейн Европы и Сибири | 0 | 5 | 4 | — | 56 | 44 |

Из приведенных цифр видно, что в пределах евразийской части голарктической и переходной Амурской областей наблюдается определенное уменьшение родов рыб с многорядными зубами в двух направлениях: а) с востока на запад и в) с юга на север; при этом многие роды с трехрядными зубами от выше указанных областей идут далеко на юг, достигая Индии, Явы и даже тропической Африки. Подобное явление постепенного возрастания относительно числа родов с многорядными глоточными зубами к югу станет особенно наглядным, если перейти к субтропическим и тропическим широтам (табл. 2).

Таблица 2

Распространение родов Cyprinidae в субтропических и тропических широтах

| Районы распространения | Общее число родов | Число рядов глоточных зубов | | |
|--|-------------------|-----------------------------|----|----|
| | | 3 | 2 | 1 |
| | | % | | |
| Китай | 57 | 49 | 23 | 23 |
| Индия в целом | 25 | 84 | 12 | 4 |
| Индо-Австралийский архипелаг | 37 | 84 | 13 | 3 |
| Африка | 10 | 60 | 30 | 10 |
| Малабарский берег Индии | 7 | 100 | — | — |

Уже после того, как работа нами была в основном закончена, мы имели возможность познакомиться с небольшой заметкой В. Д. Владыкова (Vladykov, 1934), где приведены подсчеты сравнительного числа родов Cyprinidae в связи с зубной формулой по разным странам: С. Америка, Европа, В. Азия, Индия, Африка.

Для наших целей из данных В. Д. Владыкова мы берем лишь цифры для Восточной Азии (Китай). Что же касается Африки, то данные В. Д. Владыкова мы заменяем другими цифрами ввиду того, что В. Д. Владыков общее число родов Cyprinidae в Африке принял за 8, между тем, по сводке Г. А. Буленджера (Boulenger, 1906—1916), число родов фактически равно 10. Цифры по Индии мы заменяем по оригинальной работе Ф. Дея (Day, 1878); данные В. Д. Владыкова дополняем материалами из классической работы М. Вебера и Л. Бофорта (Weber a. Beafort, 1916) о рыбах Индо-Австралийского архипелага и материалами Ф. Дея (Day, 1865) о карповых Малабарского берега Индии.¹

Сопоставив 1 и 2 таблицы, мы получаем действительно поразительные результаты: у нас (в Евразии) в Ледовитоморском бассейне число родов Cyprinidae с трехрядными зубами равно 0, а на далеком юге, на Малабаре, они образуют все 100% фауны карповых рыб.

Учитывая общие данные палеогеографии о перемещении древних третичных фаун при наступлении ледников в южные и дальневосточные районы и последующее продвижение животных на севере после отступления ледников, мы имеем основание считать, что формы с многорядными зубами, явно преобладающие в южных и дальневосточных районах, вообще являются формами более древними, в значительном количестве еще сохранившимися в условиях более близких к климатическим условиям третичного времени (Уоллес, 1936).²

Этот вывод в общем виде принимали и другие авторы и в обоснованности его трудно сомневаться.³

II. ДАННЫЕ СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ

Приняв наличие многорядных глоточных зубов как показатель относительной примитивности у карповых рыб, мы обратились к строению глоточных зубов харацинид (Characinidae), форм вообще близких к Cyprinidae, но определенно более древних и по условиям обитания (тропические районы Африки и Америки) и по своим анатомическим особенностям. У одних харацинид (*Erythrinus unitaenlatus*, *Distichodus piloticus*, *Alestes dentex* и др.) зубы мелкие, многочисленные, конической формы, расположены в несколько рядов; очевидно, это более примитивное состояние, чем дифференцированные зубы карповых.

У других, например, у *Anastomus isognathus* (по нашим наблюдениям) глоточные зубы утратили коническую форму, сильно сжаты, на вершине имеют крючок и в целом очень напоминают зубы некоторых карповых. Располагаются они в 4 ряда с несколькими десятками зубов в каждом ряду.

Таким образом, у более древних групп (Characinidae) количество рядов глоточных зубов и общее число зубов значительно больше, чем у южных евразийских и африканских Cyprinidae. Это вполне согласуется с нашим выводом по данным биогеографического метода и подтверждает наш вывод.

¹ По дополнительным данным, на Филиппинах среди Cyprinidae имеется 1 род с двурядными и 7 родов с трехрядными зубами (Herre, 1924); на Цейлоне—1 род с однорядными и 8 родов с трехрядными зубами (Deraniyagala, 1930).

² О климате северных и средних зон Евразии в третичное и меловое время новые данные имеются в работах Е. А. Малеева (1955), Е. Ф. Хагемейстера (1955), И. М. Покровской (1954).

³ Новые работы И. Г. Пидопличко и П. С. Макеева (1952, 1955) с критикой гляциалистической гипотезы существования вопроса не меняют.

Покровные кости головы. Установление филетического значения многорядности глоточных зубов дало основание поставить вопрос о некоторых других признаках, которые могли сопутствовать многорядности глоточных зубов, т. е. быть в известной корреляции с последним признаком.

Такие признаки, действительно, вскоре нами были найдены:

1. Поверхностная орнаментация (скульптура) покровных костей (рис. 1)

На многих покровных костях головы *Syprinus carpio* имеется хорошо развитая скульптура в виде ребер и бугорков. Подобные образования отмечаются на *frontale*, *parietale*, *circumorbitalia*, *dermosphenoticum*, *pteroiticum*, *operculum*, *suboperculum*, *interoperculum*, *praeoperculum*, *radii branchiostegi*.

В этом отношении *S. carpio*, с одной стороны, имеет сходство с *Characinidae*: *Erythrinus*, *Sarcodes* (Sagemehl, 1885) и *Alestes Kotschyi*, по нашим наблюдениям, а с другой, с еще более древними формами: *Isoospondyli*, *Osteoglossidae* (Goodrich, 1909), *Amioidei*, *Protospondyli*, *Chondrostei*, *Brachiopterygii* — *Polypterus* и т. д.

Подобная скульптура развита у сазана и на чешуе.

Приведенные данные дают основание и этот признак (орнаментация костей головы и чешуи) считать показателем относительной примитивности. Следовательно, он может быть использован при филогенетических сопоставлениях.

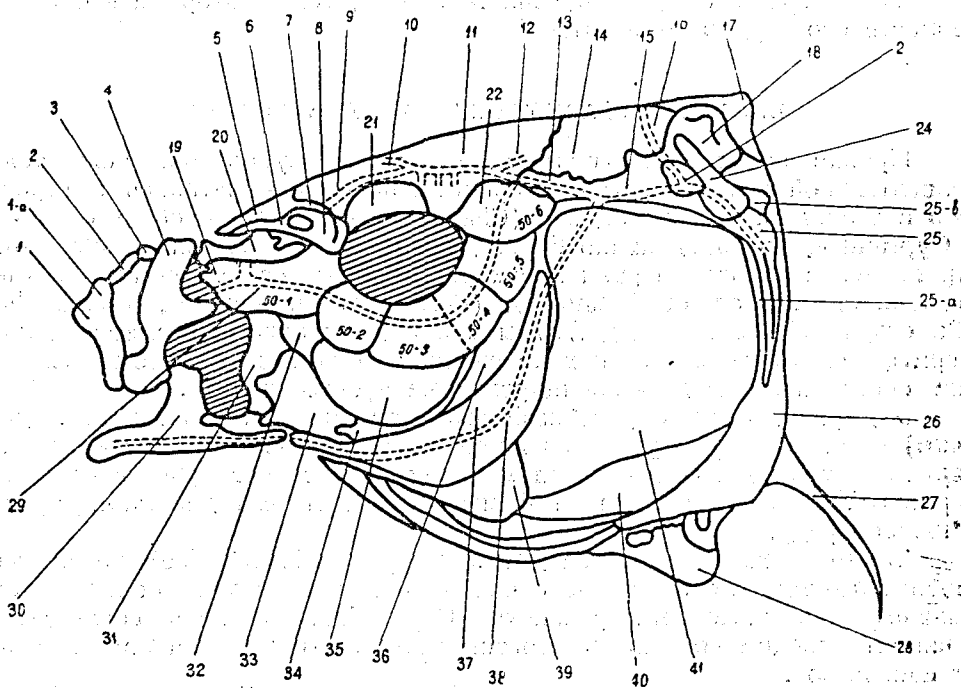


Рис. 1. *Syprinus carpio*. Череп сазана сбоку:

1—praemaxillare; 1a—восходящая ветвь praemaxillare; 2—лигамент; 3—rostrale; 4—maxillare; 5—dermethmoidale; 6—autoethmoidale или mesoethmoidale; 7—nasale; 8—parethmoidale; 9—ramus supraorbitalis сейсмоцепной системы; 10—r. medialis той же системы; 11—frontale; 12—r. frontoparietalis; 13—r. postorbitalis; 14—parietale; 15—pteroiticum; 16—затылочная комиссура; 17—supraoccipitale; 18—epitoticum; 19—so, (praeorbitalе), SO₂, SO₃, SO₄, SO₅, соответственно—2, 3, 4, 5-я подглазничные кости, из них 3 и 4 обычно срастаются; 20—palatinum; 21—supraorbitale; 22—SO₆—dermosphenoticum; 23—extrascapulare; 24—posttemporale; 25—supracleithrale; 25a—желобок на supraclеithrale; 25b—пластинчатый придаток у supraclеithrale; 26—clеithrum; 27—postclеithrale; 28—coraoidеum; 29—r. suborbitalis; 30—dentale; 31—ectopterygoideum; 32—mesopterygoideum; 33—quadratum; 34—symplecticum; 35—metapterygoideum; 36—hyomandibulare; 37—praeoperculum; 38—r. praeopercularis; 39—interoperculum; 40—suboperculum; 41—operculum.

2. Extrascapulare. Эта кость хорошо развита у более древних групп рыб (Characinidae, Isospondyli, Protospondyli, Chondrostei). Среди карповых, обитающих в пределах СССР, из 13 исследованных родов с трехрядными зубами сильное или значительное развитие extrascapulare обнаружено у 12 родов, у форм с двухрядными или однорядными зубами эта кость обычно слабо развита. Эти данные тоже указывают на заметную корреляцию между многорядностью зубов и сильным или значительным развитием этой кости.

3. Dermosphenicum обнаруживает подобную же корреляцию.

Ход сейсмоденситивных каналов. В связи с накладными костями головы следует отметить ход сейсмоденситивных каналов.

У карповых с трехрядными зубами, как правило, *ramus supraorbitalis* имеет сплошную связь с *г. postorbitalis*, а последняя ветвь имеет связь с *г. praeopercularis*.

Одновременно у этих же карповых отмечается слабое развитие *г. frontoparietalis*. Последняя ветвь или остается в пределах лобной кости (*frontale*), или лишь незначительно переходит на *parietale*.

Кости черепа в области слухового лабиринта. Расположение костей черепа на внутренней стенке в области слухового лабиринта у *C. carpio* в общем сходно с расположением у Characinidae (Sagemehl, 1885).

Наиболее существенной особенностью этого расположения является то, что *pteroiticum* на внутренней стенке вовсе не видно, и хрящ в этой области имеет незначительное развитие (рис. 2).

Расположение костей у *C. carpio* и Characinidae мы склонны считать более древним, чем у других исследованных карповых. Одновременно у других исследованных карповых рыб отмечается, как правило, более значительное развитие хряща в этой области, то есть в известной степени здесь идет процесс дезоксификации (рис. 3).

Зазубренность лучей D и A-плавников. Как правило, зазубренные лучи встречаются почти исключительно у форм с трехрядными зубами (*C. carpio*, *Barbus*, *Schizothorax*, *Varicorhinus* и т. д.). Отмечаются они и у некоторых *Nematognathi*, например, у *Synodontis schal* (Goodrich, 1909).

Postcleithrale. Эта кость, по происхождению связанная с хорошо развитыми чешуевидными образованиями у *Amia* и *Lepidosteus*,

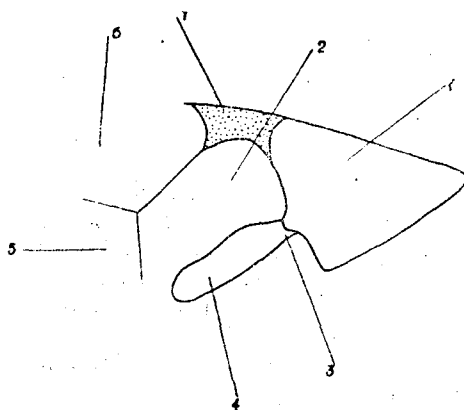


Рис. 2. *Cyprinus carpio*, дл. тела 567 мм. Стенка черепа в ушной области. Вид изнутри, слева. Схема:

1—autosphenoticum; 2—prooticum; 3—вход в с. semicircularis externus между prooticum и autosphenoticum; 4—углубление на prooticum для utriculus; 5—occipitale laterale; 6—epioticum (вентральная пластинка); 7—хрящ.

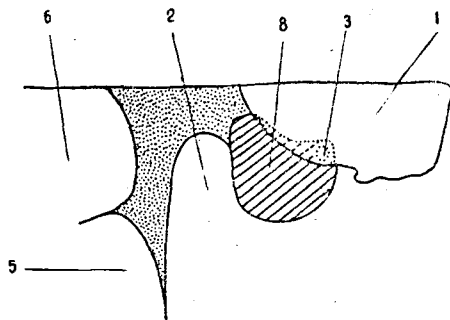


Рис. 3. *Abramis brama*, дл. тела 108 мм. Стенка черепа в ушной области. Вид изнутри, слева. Схема:

8—pteroiticum (штриховка сплошными и прерывистыми линиями). Остальные обозначения как на рис. 2.

4153

обычно значительно развита и у всех форм с трехрядными зубами, следовательно, степень развития *postcleithrale* может использоваться при оценке относительной примитивности.

Лобно-теменная щель. Среди карповых лобно-теменная щель пока обнаружена только у некоторых форм с трехрядными зубами (роды *Cyprinus*, *Barbus*). Одновременно найдена у некоторых *Catostomidae*, *Cobitidae*, *Nematognathi*, *Gymnoti* и у многих харацинид.

Формирование лобно-теменной щели не только у форм с трехрядными зубами, но и у ряда более древних групп из *Cypriniformes*, несомненно, указывает на архаичность этой структуры.

Околоротовые усики наблюдаются у ряда родов с трехрядными зубами (*Cyprinus*, *Barbus*, *Hemibarbus*, *Varicorhinus*, *Schizothorax*, *Squaliobarbus*, *Discognathichthys*). Д. Джордан (Jordan, 1925) высказал мнение, что сильное развитие усиков у *Barbus* — признак архаичный.

Таким образом, взяв за основу достаточно убедительные данные о сравнительной древности форм с трехрядными зубами, мы установили и ряд других признаков, которые могут быть использованы для оценки уровня филогенетического развития той или иной формы.

III. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Данные о геологической последовательности появления отдельных форм при известных условиях могут иметь решающее значение; к числу подобных условий следует отнести:

1. Обилие находок представителей сравниваемых групп.
2. Возможность относительно надежных отождествлений найденных форм.

К сожалению, в отношении *Cyprinidae* оба эти условия не осуществлены:

1. Палеонтологические находки в отдельных отложениях, относимых к *Cyprinidae*, вообще немногочисленны, правильнее сказать, единичны, и, таким образом, далеко не могут претендовать хотя бы на приближенное отражение вероятного разнообразия форм, живших в какую-либо эпоху.

2. При определении *Cyprinidae* используется признак, вообще трудно учитываемый у ископаемых, — число глоточных зубов; сверх того, многие находки вообще фрагментарны. Таким образом, для значительной части палеонтологического материала точное определение вообще исключено.

Правда, была сделана попытка найти единый, вообще лучше других сохраняющийся признак, который мог бы дать надежное определение видов или по крайней мере родов; именно такой признак пытались видеть в форме и деталях строения чешуи (Штылько, 1934).

Несмотря на несомненную и подкупающую простоту этого метода, все же нет оснований приписывать ему полную надежность даже в определении родов; действительно, пока нет никаких данных допустить в ходе эволюции полное сцепление признаков чешуи со всей остальной суммой родовых и видовых признаков, а без этого условия „метод чешуи“ дает ответ только о чешуе — не больше. Однако у современных карповых структура чешуи может быть используема для разграничения отдельных родов (Правдин, 1939).

Среди исследуемых нами форм *Leuciscus*, *Cyprinus* и *Blicca* палеонтологически более древние (эоцен-олигоцен-миоцен), чем *Rutilus*, *Abramis*, *Carassius* (миоплиоцен-плиоцен-плейстоцен).

Эти данные не противоречат принятому выше положению, что формы с многорядными зубами среди сем. Cyprinidae являются формами в общем более примитивными. Сверх того, специально для рода *Cyprinus* можно привести палеогеографические доказательства, подтверждающие его формирование во всяком случае не позднее середины миоцена. Работа Б. А. Штылько (1934) дает известные основания утверждать, что в неогеновую эпоху (переходное миоплиоценовое время)¹ в Западной Сибири уже обитала фауна рыб, вообще сходная с современной европейской, в частности, с южноевропейской, но существенно отличная от рыб китайской и переходной Амурской областей.

Таким образом, в отмеченную эпоху (миоплиоцен) единство ихтиологической и малакологической фауны Европы, Сибири, Амура и Китая не существовало; но между ихтиофаунами современных Европы и Китая все же есть ряд близких или тождественных форм, отсутствующих в настоящее время в Сибири, что видно из нижепомещенной таблицы, составленной по Л. С. Бергу (1948—1949)²:

| Бассейн Амура | Понто-Арало-Каспийская провинция |
|--|----------------------------------|
| <i>Rhodeus sericeus</i> | <i>Rhodeus sericeus</i> |
| <i>Misgurnus fossilis anguillicaudatus</i> | <i>Misgurnus fossilis</i> |
| <i>Huso dauricus</i> | <i>Huso huso</i> |
| <i>Cyprinus carpio haematopterus</i> | <i>C. carpio</i> |
| <i>Parabramis</i> | <i>Abramis</i> |
| <i>Hemibarbus</i> | <i>Barbus</i> |
| <i>Parasilurus</i> | <i>Silurus</i> |
| <i>Stenopharyngodon</i> | <i>Scardinius</i> |
| <i>Gobio albipinnatus</i> | <i>Gobio albipinnatus</i> |

Значительный список³ общих и близких форм, несомненно, указывает на некогда бывшее сплошное распространение этих форм: допускать независимое параллельное развитие нет никаких оснований.

Учитывая же данные Б. А. Штылько (1934), приходится признать, что подобное широкое распространение этих форм было не позднее миоплиоценового переходного времени, а формирование подобной фауны, очевидно, есть основание отодвинуть к середине миоцена; этим самым подтверждается вышеуказанное предположение о значительной архаичности *C. carpio*⁴.

IV. ДАННЫЕ ЭКОЛОГИИ

C. carpio, как известно, нерестует на севере в начале лета при температуре около 15—18° С. Несомненно, эта особенность унаследована от южных предков; поэтому икротетание при летних температурах также может указывать на относительную примитивность форм.

¹ Точное время не установлено.

² Дополнен *Gobio albipinnatus* Lukasch (1933).

³ Исключению, нам кажется, подлежат лишь *Parabramis* и *Abramis* ввиду значительного различия по зубной формуле и построению плавательного пузыря.

⁴ Л. С. Берг (1948—1949) высказал мнение, что определения Б. А. Штылько, хотя бы родов карповых, из плиоцена Сибири требуют дополнительных материалов.

V. ДАННЫЕ ОНТОГЕНЕЗА

Известно, что прудовые карпы и речные сазаны имеют порционную форму икротетания (Черфас, 1933). Эта форма икротетания, несомненно, — наследие от южных предков, которые, вероятно, имели круглогодичный тип икротетания (Дрягин, 1949).

Очевидно, форма икротетания может служить показателем относительной примитивности.

У некоторых современных харацинид также отмечается порционная форма икротетания (данные (Azevedo, Dias и Vieira — по Никольскому, 1954: 197).

В. В. Васнецов (1936) впервые отметил в ходе онтогенеза карповых рыб с однорядными зубами (плотва, лещ) фазу с двумя рядами зубов. Зубы в этой фазе бывают все конической формы и располагаются по формуле 1. 2—2. 1. Далее происходит их замена дефинитивными однорядными зубами соответствующей дифференцированной формы. Хотя типичной многорядности, свойственной харацинидам, здесь не наблюдается, все же двурядность начальной фазы может рассматриваться как рекапитуляционный процесс, указывающий на происхождение данных видов с однорядными зубами от предков с многорядными (двурядными) зубами.

Приведенные данные в основном освещают вопрос о методах исследования, примененных в предлагаемой работе.

В зависимости от конкретных форм и доступности их для исследования применялась та или иная методика.

Исследованные материалы

Всего нами было исследованно 35 видов карповых рыб, обитающих в границах СССР и принадлежащих к 26 родам: *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus gibelio*, *C. carassius*, *Barbus brachycephalus*, *B. tauricus escherichi*, *B. ciscaucasicus*, *Varicorhinus capoeta gracilis*, *Schizothorax intermedius*, *Schizopygopsis stoliczkae*, *Diptychus dybowskii*, *Tinca tinca*, *Hemibarbus labeo*, *Gobio albipinnatus*, *G. gobio*, *Squaliobarbus curriculus*, *Leuciscus cephalus*, *L. idus*, *L. leuciscus*, *Aspius aspius*, *Rutilus rutilus*, *Phoxinus phoxinus*, *Leucaspis delineatus*, *Xenocypris macrolepis*, *Chondrostoma nasus variable*, *Hemiculter leucisculus*, *Alburnus alburnus*, *Alburnoides bipunctatus rossicus*, *Blicca bjoerkna*, *Vimba vimba tenella*, *Abramis brama*, *A. sapa*, *A. ballerus*, *Opsariichthys uncirostris amurensis*, *Elopichthys bambusa*.

Как показали исследования, из этих 35 видов необходимо выделить *Opsariichthys uncirostris* и *Elopichthys bambusa*, так как их включение в сем. *Cyprinidae* встречает существенные затруднения.

У *Opsariichthys* (рис. 4) между *quadratum* и *metapterygoideum* имеется хорошо развитое окно (*foramen quadrapterygoideum*). Из рисунка 4 видно, что взаимное положение двух указанных костей полностью соответствует их положению у типичных харацинид, например, у *Erythrinus unitaeniatus* (Sagemehl, 1885; Goodrich, 1909) и у *Hydrocyon forskalii* (Sagemehl, 1885).

Среди других *Eventognathi* эта особенность встречается у некоторых *Cobitidae* (Берг, 1940: 270). Сохранение квадратопротоидного отверстия, конечно, указывает на исключительную архаичность рода *Opsariichthys*, на его непосредственную близость к харацинидам. Ввиду этого его необходимо вообще выделить из семейства *Cyprinidae* как особую группу или самостоятельное семейство — *Opsariichthyidae*. Весь-

ма вероятно, что в это семейство (группу) надо включить и род *Shela*, который также имеет квадратоптеригонидное отверстие. Подробно исследовать этот род мы не имели возможности.

Аналогичный вывод есть основание сделать и в отношении *Elopichthys bambusa*. Действительно, по строению глоточного отростка желтощек резко отличается от карповых рыб и обнаруживает определенное сходство с семействами *Catostomidae* и *Cobitidae* (рис. 5). Из рисунка 5 видно, что обе половины глоточного отростка широко расставлены и соприкасаются только на задних концах. Площадки для жерновка нет, и сам жерновок как типичное образование отсутствует. На его месте обнаруживается только уплотненная соединительная ткань. Сходное строение глоточных придатков (*processus pharyngealis*) мы встречаем у *Catostomus teres* (Sagemehl, 1891), *Botia macropterus*, *Cobitis taenia*.

Если бы не наличие многорядных глоточных зубов (трехрядные зубы), мы имели бы основание желтощека отнести к сем. *Catostomidae*. Пока же, до более детальных исследований, целесообразно *Elopichthys bambusa* выделить в особую группу или семейство *Elopichthyidae*.

Выделение из карповых рыб *Opsariichthys* и *Elopichthys* обеспечивает большую филетическую близость оставшихся родов. Но и при выполнении этой предварительной перегруппировки состава карповых рыб остается не решенным очень важный принципиальный вопрос. Именно: имеем ли мы основание предполагать для всех родов карповых рыб некоторую общую родоначальную форму среди вымерших или существующих харацинид Евразии, Африки или Америки? На этот вопрос необходимо дать отрицательный ответ.

По сводке Г. А. Буленджера (Boulenger, 1909—1916, 1922) о харацинидах Африки и Америки и Д. Джордана (Jordan, 1925) о харацинидах Америки известно, что харациниды представлены в настоящее время числом около 400 видов. Эти 400 видов дифференцированы на очень разнообразные биологические группы по способу питания: хищники, зообентофаги, планктофаги, детритофаги и т. д. (Никольский, 1954). Наряду с этим наблюдается поразительное разнообразие и внешней формы харацинид. Например, в работах Буленджера (op. cit.) приведены африканские харациниды, очень разнообразные по форме и близко сходные с формами щуки, язя, плотвы, уклейки, пескаря, жереха, горчача, сазана и т. д.

Подобное разнообразие форм, естественно, надо предполагать также у третичных

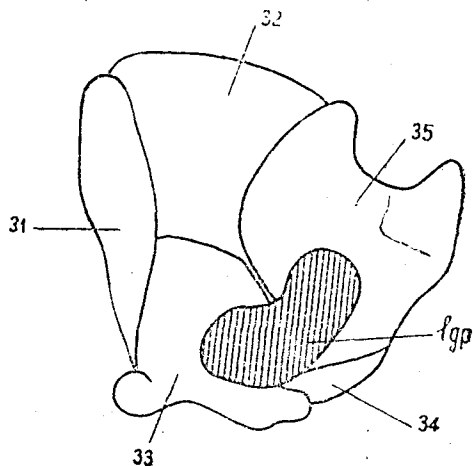


Рис. 4. *Opsariichthys uncirostris amurensis*. дл. тела 127 мм. Возраст 3. Вид снаружи, слева, на квадратоптеригонидную область. fqr—foramen quadratopterygoideum. Остальные обозначения как на рис. 1.

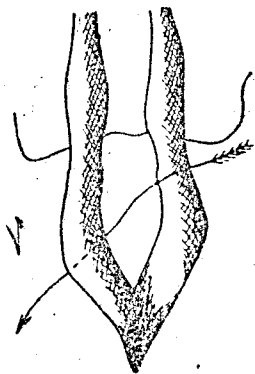


Рис. 5. *Elopichthys bambusa*, дл. тела 155 мм, *Processus pharyngealis*, вид снизу. Стрелка показывает проход между обими ветвями. Площадки для жерновка нет.

н, вероятно, у верхнемеловых харацинид — предков современных карповых рыб.

По принципу параллельной изменчивости развитие карповых рыб могло идти одновременно в ряде древних харацинидных родов. Поэтому поиски единой родоначальной формы для всех родов карповых рыб биологически не обоснованы. Подобный ограниченный полифилетизм, естественно, мог привести к формированию нескольких комплексов в составе карповых рыб. Действительно, такие комплексы реально существуют в семействе карповых рыб, но отдельными авторами принимаются в разном числе и родовом — видовом составе и определяются с точки зрения систематики по-разному (подсемейства, группы и т. д.).

Так, Гюнтер и Геккель считали необходимым различать среди карповых рыб 11 групп, Загемель (Sagemehl, 1885) — 6 групп, Л. С. Берг (1912—1933) — 10 групп. На основании наших исследований мы считаем возможным ограничиться 4 группами (Cyrpinini, Varbini, Leuciscini, Abramidini). Наша дальнейшая задача состоит в том, чтобы:

- а) обосновать естественность подобной группировки;
- в) найти в пределах отдельных групп формы, наиболее архаичные;
- с) выяснить возможные филетические связи или, по крайней мере, установить различные уровни филетического развития форм в пределах данной группы.

Перейдем к рассмотрению филогенетических соотношений в пределах отдельных групп.

Группа *Cyrpinini*

Группу *Cyrpinini* мы берем в том ее основном составе, который был установлен Л. С. Бергом в 1912—1933 гг. Следовательно, эту группу не надо смешивать с подсемейством *Cyrpinini* в том его объеме, который был принят Л. С. Бергом в 1940 г.¹

В наших предыдущих исследованиях по филогении представителей группы *Cyrpinini* (Лукаш, 1939) мы пришли к выводу, что по общему комплексу признаков наиболее примитивным видом в этой группе должен быть признан *S. sagrio*.

Учены были следующие данные. Современное географическое пространство не только в умеренных, но и в южных широтах, до тропического пояса включительно.

Палеонтологические остатки известны с миоцена. Палеогеографические данные указывают на формирование рода *Cyrpinus* не позднее переходного миоплиоценового времени.

Зубы трехрядные, но высокодифференцированные. Скульптура-орнаментация сильно развита почти на всех покровных костях черепа и на чешуе. Чешуя округлая или слегка вытянутая. *Dermethmoidale* имеет хорошо развитый передний вырост. *Praeorbitale* сильно удлинено. *Extrascapulare*, *dermosphenoticum*, *postcleithrale* хорошо развиты. *Praeethmoidale* костное, сильно развитое. *Basihyale* палочковидной формы. Между боковыми отростками *frontale* и *autosphenoticum* имеется проход. Лобно-теменные фонтанели имеются. Есть соединение г. *supraorbitalis* и г. *postorbitalis*. Сохраняется г. *medialis*. *R. frontoparietalis* не переходит или едва переходит на *parietale*. Имеется зазубренность лучей в Д и А-плавниках.

Как уже отмечалось выше, расположение костей черепа в ушной области, несомненно, примитивного типа, так как обнаруживает сходст-

¹ Кроме подсем. *Cyrpinini* Л. С. Берг (1940) принимает еще 3 подсемейства: *Psylthynchini*, *Gobiobotilini* и *Nypophthalmichthyini*.

во с тем расположением, которое имеется у некоторых харацинид (Sagemehl, 1885) (рис. 2).

Формы астериска и лапиллуса представлены на рис. 6 и 7. Астерискус сазана обнаруживает некоторое сходство с астерискусом *Ichthyoborus besse* сем. Characinidae (Shefferd, 1910). Усики, как правило, две пары. Окраска брюшины серебристая. Икрометание при летних температурах 15—18°. Икрометание порционное.

Подавляющее большинство перечисленных данных может оцениваться как показатель значительной примитивности *S. caprio*.

Признаки архаичности настолько велики, что *S. caprio* может служить примером „живого ископаемого“ из карповых рыб.

Конечно, как проявление „закона асинхронности“ филогенеза и у карпа есть признаки явно новые. Вопрос о сравнительной „новизне“ дифференцированных зубов вряд ли может вызывать сомнение. Важнее вопрос о филетической оценке такого признака, как черная окраска брюшины.

Черная окраска брюшины у карповых встречается среди заведомо древних форм (*Barbus capito*, *Squaliobarbus curriculus*, *Xenocypris macrolepis*, *L. cephalus*, *Chondrostoma conspiciens*, а также у рыб сем. *Catostomidae*).

В 1938 г. Г. В. Никольский предположил, что черная окраска брюшины у некоторых высокогорных карповых (роды *Varicorhinus*, *Schizothorax*, *Diptychus*, *Schizopygopsis*) выработалась вторично как приспособление к горному климату — как защитный экран против излишней инсоляции половых клеток (Никольский, 1938).

То, что в горных условиях темная брюшина может играть роль фотоэкрана, вполне допустимо. Но нам представляется, что здесь черная окраска брюшины удерживается от более древних форм, а не является простым результатом эктогенетического процесса. Действительно, выше мы привели обширный список карповых рыб, заведомо древних по общему уровню своего развития или близко связанных с древними формами, у которых также наблюдается значительная темная пигментация брюшины, но „высокогорное“ происхождение которых совершенно не доказано.

Более вероятным мы считаем объяснение на базе филогенетических связей, а не на базе узко эктогенетических отношений со средой.

Перейдем теперь к вопросу о филогенетических связях рыб рода *Carassius*.

Для систематиков уже давно было ясно, что род *Carassius* близок к роду *Cyprinus*, поэтому карасей всегда и относили к группе *Cyprinini*.

Дадим филетическую оценку важнейших признаков рода *Carassius*.

Род карася населяет обширные районы северных и умеренных широт, а один из видов, как увидим далее, более древний — *S. auratus* — распространен в Евразии далеко на юг, до субтропических областей (Тонкин, Хайнань, Япония, Тайвань и т. д.).

Эта связь с субтропическими районами, конечно, указывает на его филетическую древность.

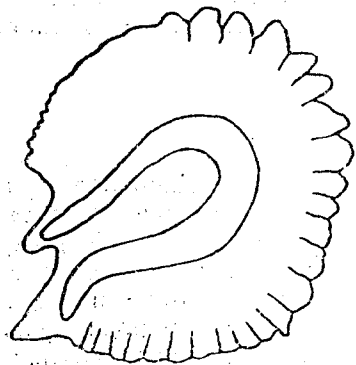


Рис. 6. *Cyprinus caprio*, дл. тела 310 мм. Астерискус, вид изнутри, слева.

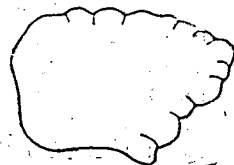


Рис. 7. *Cyprinus caprio*, дл. тела 310 мм. Лапиллус, вид изнутри, слева.

Палеонтологические остатки известны из миоплиоцена (Штылько, 1934) и постплиоцена (Joung and Tchang, 1936). Глоточные зубы у обоих видов (*C. auratus*, *C. carassius*) однорядные и менее дифференцированы, чем у *C. carpio*.

Скульптура-орнаментация имеется на покровных костях головы у обоих видов.

Скульптура чешуи сохраняется только у *C. auratus*.

Форма чешуи у обоих видов почти округлая. *Dermethmoidale* такой же формы, как у сазана. *Praeorbitale* удлиненное, но несколько короче, чем у сазана. *Extrascapulare* хорошо развито у *C. auratus*, но у *C. carassius* — незначительно. *Dermosphenoticum* хорошо развиты у обоих видов. Хорошо развиты склеротикальные кости. *Praeethmoidale* и *submaxillare* костные, хорошо развиты. *Vasihyale* обычной палочковидной формы. Соотношение боковых отростков *frontale* и *autosphenoticum* как у сазана. Фонтанели отсутствуют. Связь между г. *supraorbitalis* и г. *postorbitalis* имеется у *C. auratus*, но отсутствует у *C. carassius*. Связь между г. *postorbitalis* и г. *praeopercularis* имеется у *C. auratus*, а у *C. carassius* то есть, то отсутствует. *R. medialis* вообще отсутствует. *R. frontoparietalis* на теменную кость не переходит. Зазубренность лучей в Д и А-плавниках есть, причем у *C. auratus* она более выражена. Расположение костей в ушной области более прогрессивного типа, чем у сазана: *pterosphenoticum* выходит на внутреннюю стенку черепа. Хрящ развит более значительно. Астерискус и лапиллус в общем как у сазана. Усики у обоих видов отсутствуют. Брюшина у *C. auratus* черная, у *C. carassius* — серебристая. Икротетание у обоих видов обычно в конце весны и в начале лета. Икротетание порционное.

Из приведенных данных видно, что оба вида имеют значительное сходство с сазаном, причем многие признаки носят такой же архаичный характер, как и у сазана (сильное развитие скульптуры на покровных костях черепа, сильное развитие *dermosphenoticum*, *postcleithrale*, *praeethmoidale*, степень развития г. *frontoparietalis*, зазубренность лучей в Д и А-плавниках, время и форма икротетания). Сверх того, особо, у *C. auratus* сильное развитие *extrascapulare*, связь между г. *supraorbitalis* и *postorbitalis*, черная окраска брюшины.

Одновременно эти данные показывают, что *C. carassius* более уклонился от древних форм, чем *C. auratus*. Однако с *C. auratus* он все же сохраняет большое сходство и, вероятно, очень близко связан с ним через общих предков.

Этот вывод подтверждается данными Б. А. Штылько (1934:50) о нахождении в неогеновых отложениях Сибири карасей промежуточного типа между *C. auratus* и *C. carassius*.

Группа *Varbini*

К группе *Cyprinini* очень близка группа *Varbini*. Наиболее примитивными формами этой группы, несомненно, являются представители рода *Varbus*, включая в него близкие роды юго-восточной Азии (*Puntius*), которые в настоящее время некоторые авторы выделяют вовсе из рода *Varbus* (Никольский, 1954)¹. Распространение рода *Varbus* в водоемах Старого Света совершенно сходно с распространением рода *Cyprinus*. Палеонтологические остатки известны из третичных отложений (Берг, 1912—1933).

¹ Дальнейшие детали в основном даны по описанию *V. brachycephalus*.

Глоточные зубы трехрядные. При этом зубы внутреннего ряда имеют хорошо развитую жевательную площадку, напоминающую площадку зубов сазана. Зубы остальных рядов имеют еще в основном коническую форму или сжаты с боков и несут на верху небольшой крючковидный придаток.

Скульптура на костях головы и на чешуе отсутствует или имеется в виде следов у *V. tauricus escherichi*. Чешуя сильно удлинненная. *Dermethmoidale* имеет передний выступ — роstrum. *Praeorbitale* сильно удлиннено. *Extrascapulare* хорошо развито; *dermosphenoticum* — тоже, но в меньшей степени, чем у *S. carpio*. *Postcleithrale* хорошо развито. Склеротикальные кости небольшие, но костные клетки в них многочисленны. *Praeethmoidale* костное, *submaxillare* хрящевое. *Basihyale* лопатовидное, со значительным расширением на переднем конце (рис. 8.). Фонтанели отсутствуют или имеются, например, у *V. erythropterus* (Sagemehl, 1891). *R. supraorbitalis* соединяется с *r. postorbitalis*. *R. medialis* не обнаружена. *R. frontoparietalis* идет до середины *parietale*.

Зазубренность имеется на III луче Д-плавника. Расположения костей в ушной области определено более нового типа, чем у сазана; *pteropticum* выходит на внутреннюю стенку черепа.

Астерискус и лапиллус в общем как у сазана. Усики две пары, брюшина светлая, но слегка пигментированная.

В дополнение отметим следующее. У *V. tauricus escherichi* и *V. ciscaucasicus* обнаружены справа и слева *suprarpraeopercula*. Это признак исключительной архаичности, который у *Cyprinus* и *Carassius* отсутствует.

Что касается числа ветвистых лучей в Д-плавнике, то этот признак с точки зрения филетической пока не ясен. Действительно, среди харацинид есть формы с очень длинным Д (например, *Distichodus* — Д IV 12—23, *Xenopomus* — Д IV—V 16—17, *Citharinus* — Д III—V 14—18 (Boulenger, 1909—1916) и с очень коротким Д (*Sarcodes* — Д III 7, *Hydrocion* — Д II 8—9, *Brycon ethiopi* — Д II 8, *Alestes* — Д II 7—8 (Boulenger, 1909—1916).

Усачи принадлежат к типичным летненерестующим рыбам. Например, для *V. goktschaisicus* отмечен нерест при температуре 17°C (Павлов, 1938). Форма икротетания, по-видимому, порционная (His, 1873; Дрягин, 1949).

Приведенные данные о роде *Varbus* показывают значительную близость его к *Cyprinus* (географическое распространение, трехрядные зубы, форма *dermethmoidale* и *praeorbitale* и т. д.), при этом многие признаки сходства одновременно являются признаками, несомненно, архаичными. Наряду с этим имеются признаки определено более новые (утрата скульптуры-орнаментации, утрата фонтанелей у многих видов, форма расположения костей в слуховой области, уменьшение пигментации брюшины и т. д.). Если бы имелись признаки только этой группы, наряду с более архаичными, то можно было бы допустить развитие рода *Varbus* от некоторых древних форм, близких к *Cyprinus*. Однако это предложение неприемлемо, так как у *Varbus* обнаружен признак исключительной древности — *suprarpraeoperculum*, свойственный *Salmonoidei*.

Наконец, отметим, что у *Varbus* есть признаки, определено отличающие его от *Cyprinus*: лопатовидное расширение *basihyale* и удлинненная чешуя. Является ли это новыми признаками, ориентами или они получены от древних *Characinidae*, или даже *Salmonoidei*, пока сказать трудно.

К роду *Varbus* близок род *Varicorhinus*¹. Обитает он главным образом в субтропических и тропических странах.

¹ Описание главным образом по *V. capota gracilis* (K.).

Глоточные зубы трехрядные, сильно сжаты с боков. У *V. saroeta gracilis* $A_1V_1C_1$ типично ложковидные, остальные со срезанной верхушкой. Скульптуры на костях черепа нет (или ее остатки на operculum и parietale), но на чешуе скульптура хорошо развита. Чешуя слегка удлиненная.

Dermethmoidale и praeorbitale в общем как у *Barbus*. Extrascapulare, dermosphenoticum, postcleithrale хорошо развиты. Склеротикальные кости тоже хорошо развиты.

Praeethmoidale костное, но submaxillare I хрящевое. Basihyale с заметным расширением спереди. Фонтанели отсутствуют. R. supraorbitalis соединяется с г. postorbitalis. Имеется г. medialis. В Д-плавнике имеется зазубренный луч. Расположение костей в ушной области как у *Barbus*. Усиков одна пара, но у некоторых видов 2 пары, иногда усиков вовсе нет. На нижней челюсти имеется хрящевая или хрящевая и роговая обкладка. Брюшина черная.

Из приведенных данных видно, что *Varicorhinus* в целом близок к *Barbus*, но имеет, с одной стороны, более новые признаки (уменьшенное число усиков, обкладка нижней челюсти), а с другой, — сохраняет признаки более архаичные (скульптура на чешуе, значительная черная окраска брюшины). Ввиду этого необходимо допустить их происхождение от общих предков каких-то древних *Barbini*.

Филетические связи 3-х других родов *Barbini*—*Schizothorax*, *Schizopygopsis*, *Diptychus* — изучались рядом авторов (Никольский, 1938; Лукаш, 1940; Турдаков, 1946, 1952; Васнецов, 1953), которые в общем получили сходные выводы. В наших исследованиях род *Schizothorax* (*Sch. intermedius*) при общем значительном сходстве с *Varicorhinus* обнаружил некоторые отличия, а именно: скульптура на черепных костях и чешуе отсутствует, расщеп типично развит, extrascapulare развито меньше, чем у *Varicorhinus*, справа и слева обнаружены suprapraeopercula в виде тонкостенных костяных трубочек, basihyale спереди меньше расширено, чем у *Varicorhinus*.

Наличие у некоторых *Schizothorax* костей suprapraeopercula указывает, что, несмотря на значительную близость в *Varicorhinus*, о прямых связях по происхождению этих двух родов говорить нет оснований: надо искать каких-то более древних общих предков.

Близость между собой *Diptychus* и *Schizopygopsis* несомненна, что отмечалось как рядом авторов (Никольский, 1938), так и нами.

Для *Diptychus* (описание по *D. dybowskii*) характерно следующее.

В передне-верхнем углу operculum есть следы скульптуры. Praeorbitale и supraorbitale не обнаружены. Extrascapulare и postcleithrale хорошо развиты. Склеротикальные кости развиты слабо, но костные клетки имеются. Basihyale лопатовидное. Между г. supraorbitalis и г. postorbitalis, а также между г. postorbitalis и praeorbitalis перерыв. Зубы двурядные, конусовидные или ложковидные. Тело почти голое. Брюшина темная. Усиков одна пара, они заметно развиты.

У *Schizopygopsis* (описание по *Sch. stoliczkai*) отмечены следующие отличия. Praeorbitale и supraorbitale имеются. Extrascapulare сильно редуцировано. Глоточные зубы обычно двурядные, но бывают и однорядные. (Васнецов, 1953: 144).

Таким образом, по ряду признаков у *Schizopygopsis* имеется перекрест специализации сравнительно с *Diptychus*, и эти два рода необходимо признать дивергентными.

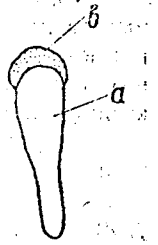


Рис. 8. *Barbus brachycephalus*, дл. тела 168 мм. Basihyale: а—расширенный передний конец; б—хрящевая обкладка.

К роду *Barbus* непосредственно примыкает род *Hemibarbus*. Распространен *Hemibarbus* в умеренных и субтропических районах Дальнего Востока. Глоточные зубы трехрядные. По форме они более примитивные, чем у усача, и приближаются к зубам пескарей. Слабые следы скульптуры на *operculum*, *frontale* и *parietale*. Чешуя, в отличие от *Barbus*, округлая. Скульптуры на чешуе нет. *Dermethmoidale* с хорошо развитым выступом. *Praeorbitale* сильно удлинено. *Extrascapulare* развито хорошо. *Dermosphenoticum* развито незначительно. *R. supraorbitalis* соединяется с г. *postorbitalis*. *R. frontoparietalis* развито незначительно или вовсе отсутствует. *Postcleithrale* хорошо развито. *Vasihyale* на переднем конце заметно расширено. *Praeethmoidale* костное. Расположение костей в ушной области, как у *Barbus*, прохода в глазницу между боковыми отростками *frontale* и *autosphenoticum* нет. Усиков одна пара. Имеются остатки темной пигментации брюшины. Икротетание при высокой температуре: 19—24° (Крыжановский, 1949). Как видно из описания, *Hemibarbus* лишь по немногим признакам отличается от типичных *Barbus*. Причем эти различия связаны с возникновением более новых признаков. Глоточные зубы, однако, сохраняют более примитивную форму, чем у *Barbus*. Очевидно, есть основание допустить происхождение рода *Barbus* и *Hemibarbus* от некоторых общих предков.

Как показали наши исследования, в близкую связь с родом *Hemibarbus*, а следовательно, и с *Barbus*, необходимо поставить род *Gobio*. В нашем распоряжении были два вида: *G. albiginnatus* и *G. gobio*.

G. albiginnatus из р. Вятки исследовался по экземплярам размером от 7,5 до 125 мм. Он имеет прерванное распространение: на западе обитает в Волжском бассейне; в Сибири отсутствует, на востоке вновь появляется в бассейне Амура (Лукаш, 1933; Берг, 1948—1949). Зубы двурядные; из них A_4 , A_5 , B_1 , B_2 , B_3 сохраняют примитивную, почти конусовидную форму и лишены площадок. Зубы A_2 , A_3 имеют по переднему краю площадок заметные зубчики.

Скульптуры на костях головы и на чешуе нет. Чешуя округлая. *Dermethmoidale* с заметно развитым выступом. *Praeorbitale* сильно удлинено. *Extrascapulare* и *dermosphenoticum* сильно редуцированы. *Postcleithrale* хорошо развито. *Vasihyale* укорочено, спереди сильно расширено, в общем лопатовидное. Соотношение между боковыми отростками *frontale* и *autosphenoticum* как у *Hemibarbus*. Фонтанелей нет. У большинства экземпляров между г. *supraorbitalis* и г. *postorbitalis* перерыв, однако у некоторых здесь остается канал. *R. frontoparietalis* на *parietale* не переходит. Склеротикальные кости хорошо развиты, с многочисленными костными клетками. Расположение костей в ушной области, как у *Barbus*. Усиков одна пара, достигают они до заднего края глаза. Брюшина светлая.

Таким образом, по ряду признаков *G. albiginnatus* очень сходен с *Hemibarbus*, и вряд ли есть основание сомневаться, что они произошли от некоторых общих предков, близких к типичным *Barbus*.

Вид *G. gobio* вообще сходен с видом *G. albiginnatus*. Отличается он лишь окраской, укороченными усиками и расположением ануса ближе к А-плавнику, чем к V-плавникам. Филетическое значение этих отличий пока не ясно. По другим признакам *G. gobio* определенно более уклонился от предковых форм, чем *G. albiginnatus*.

К числу таких более новых признаков надо отнести следующие:

- 1) значительная редукция склеротикальных костей;
- 2) расположение костей в ушной области более уклоняется от расположения у *Barbus* и *Hemibarbus* сравнительно с *G. albiginnatus*;
- 3) зубы несколько более дифференцированы;

Крыжановский (1949) полагал возможным *Hemibarbus* и *Gobio* вовсе отделить от *Varbini*. Наши данные, наоборот, показывают, что эти роды надо обязательно включать в группу *Varbini*, чтобы не нарушать филогенетические основы классификации.

К группе *Varbini* мы считаем необходимым отнести и линя (*Tinca tinca*), положение которого в системе карповых рыб осталось неясным.

Линь распространен в умеренных и субтропических областях Европы и в умеренных областях Сибири до Байкала. Ископаемые остатки известны из верхнего олигоцена Германии и миоплиоцена Западной Сибири (Штылько, 1934). Таким образом, линь принадлежит к очень древним *Cyprinidae*.

При изучении линей выяснились следующие признаки, которые дают основание отнести его к формам, близким к группе *Varbini*.

Чешуя удлинненной формы, напоминающая чешую *Varbus*. *Præorbitale* удлиненное. *Dermethmoidale* имеет выступ, как у *Varbus*. *Basihyale* спереди заметно расширено. Астерискус и лапиллус близки по форме к соответствующим отолитам у *Varbus* и *Cyprinus*. На *operculum* хорошо развитая скульптура. На *frontale* и *parietale* следы скульптуры. *Postcleithrale* сильно развито. Сохраняется пара усиков.

Из признаков более новых, по которым линии уклоняются от *Varbus*, отметим следующие. Отсутствие зазубренности в Д и А-плавниках. *Dermosphenoticum* и *extrascapulare* сильно редуцированы. Между г. *supraorbitalis* и г. *postorbitalis* перерыв. Прохода в глазницу между боковыми отростками *frontale* и *autosphenoticum* нет. Расположение костей в ушной области сильно уклоняется от расположения у *Varbus*. Хрящ сильно развит. *Prooticum* далеко отступает от *autosphenoticum*.

В целом, несмотря на некоторые отклонения от типа *Varbus*, линь сохраняет с ним явное сходство по многим признакам, и мы имеем основание подтвердить мнение Регана (1911), что линь близок к роду *Varbus*.

Группа *Leuciscini*

Эта группа включает более десятка родов со многими видами.

В нашей работе мы приводим данные в отношении 5 родов с 8 видами. Эта цифра очень скромна, если учесть, например, тот факт, что только из одного рода *Leuciscus* в Европе обитает 13 видов (Берг, 1932), а в Северной Америке до 20 видов (Берг, 1912—1933).

В отличие от традиционной группировки, до сих пор принимавшейся в ихтиологии (Берг, 1912, 1933, 1948—1949), мы в группу *Leuciscini* включаем род *Squaliobarbus*, исключая его одновременно из группы *Varbini*.

Как мы дальше увидим, есть основания род *Squaliobarbus* не только включать в группу *Leuciscini*, но и рассматривать его как форму, близкую к предкам, если не всех, то, по крайней мере, многих *Leuciscini*.

Род *Squaliobarbus* с одним видом *S. curticulus* обитает на очень ограниченной территории: от бассейна Амура на севере до Тонкина на юге. Известен и из Кореи. В Японии, на Тайване и на Зондских островах не известен.

Зубы трехрядные, сжатые. У некоторых экземпляров расположение близко даже к четырехрядному. Зубы мало дифференцированы. Скульптуры на костях головы и на чешуе нет. Чешуя типично округлая.

Dermethmoidale переднего выступа не имеет, в этом его резкое отличие от всех *Varbini* и *Cyprinini*. Лоб широкий, как у головаля. Но А-плавник усеченный или выемчатый.

Praeorbitale очень короткое, в этом также его резкое отличие от *Barbini* и *Cyprinini*. *Extrascapulare* и *dermosphenoticum* хорошо развиты. Поразительно малое развитие *postcleithrale*: оно в два раза короче *cleithrum*.

Склеротикальные кости тонкие, но костные клетки все же имеются. *Praeethmoidale* целиком хрящевые. *Basihyale* палочковидное, расширения спереди нет, в отличие от *Barbini*.

Между боковыми отростками *frontale* и *autosphenoticum* прохода в глазницу обычно нет. Фонтанели не обнаружены.

R. supraorbitalis соединяется с г. *postorbitalis*. Последний канал соединяется с г. *suborbitalis* и г. *praepercularis*. *R. medialis* отсутствует. *R. frontoparietalis* на *parietale* не переходит. Зазубренности лучей Д и А-плавников нет. Расположение костей в ушной области более нового типа, чем у сазана или усача, приближаясь к типу язя. Усиков 1 или 2 пары слабо развитых. Иногда усиков вовсе нет. Брюшина черная. Из приведенных данных видно, что *Squaliobarbus* принадлежит к очень древней группе карповых рыб, но определенно отличающейся и от *Cyprinini* и от *Barbini*.

Этот род, видимо, близок к родоначальным формам всей группы *Leuciscini*.

В ближайшую связь с *Squaliobarbus* необходимо поставить *Leuciscus cephalus*.

Исследование головы нами вначале не предполагалось, так как по обычным систематическим данным этот вид казался очень близким к предварительно исследованному язю и особой разницы было трудно ожидать. Но познакомившись с работой Д. К. Третьякова (1945), мы обратили внимание на его указание, что у головы очень сильно развито *dermosphenoticum*. Это привело к мысли о возможности найти у головы и другие более архаичные признаки сравнительно с язем. Действительно, при дальнейших работах у головы была обнаружена темная окраска брюшины. До сих пор ихтиологи на этот признак особое внимание не обращали, и слабая точечная пигментация была отмечена только у *L. brandti* и у *L. cephalus orientalis Kaznakovi*. Между тем, этот признак явно сближает голову с *Squaliobarbus*, с которым он сходен и по широкому лбу.

Икрометание порционное (Дрягин, 1949: 23; Лукин и др., 1954:40).

Из других особенностей головы (*L. cephalus* var. *wiatkensis* из р. Вятки) отметим следующие. Число лучей Д III 8, А III 9. Есть слабые следы скульптуры на *operculum*, *frontale*, *parietale* и *pteroticum*. На чешуе скульптуры нет.

Dermosphenoticum и *extrascapulare* хорошо развиты, что указывает на наличие у головы архаичных признаков.

R. supraorbitalis с г. *postorbitalis* не соединяются, что является признаком определенно новым сравнительно с тем, что наблюдается у *Squaliobarbus*. *Postcleithrale* очень сильно редуцировано, сильнее, чем у *Squaliobarbus*. Из других признаков, тоже более новых, необходимо отметить сильное развитие г. *frontoparietalis*. Эта ветвь проходит через всю теменную кость, делает изгиб книзу и переходит на *pteroticum*. Число рядов зубов редуцировано до 2. Несмотря на эти различия, сходство головы и *Squaliobarbus* остается значительным, и их связь по происхождению вряд ли можно отрицать.

В отношении *L. idus* можно отметить следующее. Язь по большинству исследованных признаков очень близок к голове, но имеет ряд более новых признаков: брюшина его утрачивает черную пигментацию, *extrascapulare* всегда и *dermosphenoticum* почти всегда сильно ре-

дуцированы, икрометание единовременное и при довольно низких температурах (в бассейне р. Вятки при температуре 3—6°). Есть, однако, признаки и более примитивные: наличие большего числа зубов в первом ряду (3.5—5.3).

Ввиду подобного „перекреста специализации“ язей нельзя рассматривать как непосредственных потомков головля, и оба этих вида необходимо считать формами по происхождению дивергентными.

L. leuciscus вообще очень близок к язю, но у него есть ряд более новых признаков: а) уменьшение числа глоточных зубов (обычно 2.5—5.2); в) исчезновение у некоторых экземпляров, даже крупных, *dermosphenoticum*. *Extrascapulare* сильно редуцировано.

Более архаичные признаки, сравнительно с язем, у ельца не обнаружены, поэтому, возможно, что елец (*L. leuciscus*) имеет с язем (*L. idus*) почти прямую связь по происхождению.

Близкую связь с язями имеет и такой специализированный род, как жерех. Нами исследовался *Aspius aspius* из р. Вятки. Особенностью жереха является утрата выдвижного рта и изменение роstralной кости в поперечностоящую пластинку. При этом лигамент между роstralной костью и верхними концами восходящих ветвей предчелюстных костей почти исчезает.

Глоточные зубы двурядные, довольно примитивные. Нерест при низких весенних температурах (4—6°), иногда непосредственно после ледохода (Берг, 1948—1949).

Близкую связь с группой *Leuciscini* имеют голяны озерные: *Phoxinus percnurus* и обыкновенный *Phoxinus phoxinus*. Эта связь ясно проявляется в сходном строении *dermethmoidale* и *praeorbitale*. При этом по ряду признаков *Ph. percnurus* является более архаичным, чем *Ph. phoxinus*. Действительно, у *Ph. percnurus* сохраняется обильная черная пигментация брюшины; *supraorbitale* сильнее развито; также лучше развиты *dermosphenoticum*, *extrascapulare* и *postcleithrale*; *praeethmoidale* костное, а не хрящевое, как у *Ph. phoxinus*.

Несмотря на явную близость *Phoxinus* к *Leuciscus*, все же между ними есть и существенное различие: астерискус голянов совершенно особой формы, как бы с обломленным передним краем; *postcleithrale* сильно развито. Поэтому ближайшие связи рода *Phoxinus* пока установить трудно.

Rutilus rutilus по форме *dermethmoidale* и укороченному *praeorbitale* обнаруживает определенное сходство с *Leuciscini*. Однако плотва по расположению костей в ушной области определенно более примитивная форма, чем любой из рассмотренных нами видов *Leuciscini*, включая и *Squaliobarbus curriculus*. Расположение этих костей очень сходно с тем, что мы имеем у некоторых *Varbini* (*B. brachycephalus*, *Varicorhinus datascinus gracilis*, *G. albipinnatus*, *Hemibarbus labeo*). При этих условиях сблизить плотву с такими представителями *Leuciscini*, как *Squaliobarbus*, особых оснований нет. Это осложнило принимаемое обычно включение *R. rutilus* в группу *Leuciscini*. При подобном создавшемся своего рода „тупике“ сравнительного морфолого-анатомического метода мы сочли целесообразным применить тот метод, который, видимо, дает наиболее суммарное сравнение — метод серодиагностический. При этом в работу были включены и виды из группы *Abramidini*, так как в этой группе есть формы неясного филогенетического положения (*Blicca bjoerkna*). Предполагаю основы этого метода общеизвестными, перейдем непосредственно к результатам эксперимента по данным одной серии опытов.

Ввиду того, что во всех опытах для реинъекции применялся один и тот же антиген (сыворотка крови *L. idus*), имеется возможность все опыты сопоставить в таблице 3.

Таблица 3

Реакция на реинъекции сыворотки *L. idus*

| Сенсибилизация | Внешние проявления шока | Температурный показатель (снижение) |
|-------------------------------|--|-------------------------------------|
| <i>R. rutilus</i> | летальное | — |
| <i>B. bjoerkna</i> | летальное | — |
| <i>A. sara</i> | значительное | 2,0 |
| <i>A. brama</i> | несколько слабее, чем у <i>A. sara</i> | 2,1 |
| <i>C. carassius</i> | слабое | 1,4 |
| <i>C. carpio</i> | очень слабое | 0,8 |

Опыт показывает исключительную близость *R. rutilus* и *L. idus*. Таким образом, включение плотвы в группу *Leuciscini* имеет основание. Но исходные предковые формы плотвы, видимо, далеки от *Squaliobarbus* и пока ближе нам неизвестны.

Группа *Abramidini*

Л. С. Берг (1912—1933) в эту группу отнес обширный ряд родов, общим признаком которых является более или менее удлиненный Д-плавник.

При изучении представителей некоторых родов, бывших в нашем распоряжении (*Abramis*, *Blicca*, *Vimba*, *Hemiculter*, *Alburnus*, *Alburnoides*, *Pelecus*), выяснилось, что все они имеют своеобразную форму *dermethmoidale*. Эта кость у них имеет спереди более или менее глубокую выемку, на боках которой обычно развиваются роговидные выросты: *B. bjoerkna* (рис. 9), *A. sara* (рис. 10), *A. brama* (рис. 11), *Vimba vimba tenella* (рис. 12), *Hemiculter leucisculus* (рис. 13), *Alburnus alburnus* (рис. 14), *Alburnoides bipunctatus* (рис. 15).

Подобное строение *dermethmoidale* имеется у *Xenocypris* (рис. 16) и у *Chondrostoma* (рис. 17).

У всех перечисленных родов *praeorbitale* сильно укорочено, что сближает их с группой *Leuciscini*. Если взять группу *Abramidini* в таком широком объеме, используя как показатель родства строения *dermethmoidale*, то в группе окажется ряд форм очень древних с трехрядными зубами: *Xenocypris*, *Hemiculter* и некоторые другие. Часть из них легко может быть сопоставлена с более новыми формами, которые, вероятно, и развились из более древних форм той же группы. Так, *Chondrostoma* обнаруживает явную близость к *Xenocypris* и по всем данным связан с ним по происхождению. Для выяснения этого вопроса проведем сравнительное описание родов *Xenocypris* и *Chondrostoma*.

Xenocypris в настоящее время имеет очень узкое распространение от Амура до Южного Китая (о-в Хайнань). Зубы трехрядные. Зубы ряда А сжаты, с небольшим расширением наверху. Зубы рядов В и С почти конусовидные. Площадки их очень малы. Зубы этих двух рядов производят впечатление редуцированных. Они слабо укреплены на глоточной кости, сжаты, прижаты друг к другу. Важно отметить, что в ряду А иногда бывает 7 зубов (Берг, 1948—1949). Это указывает на очень большую „филетическую глубину“ происхождения рода *Xenocypris*.

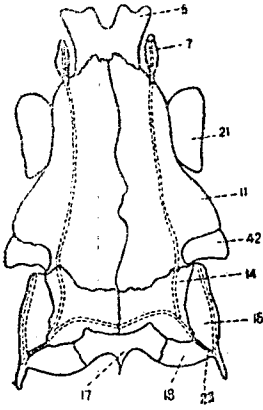


Рис. 9.

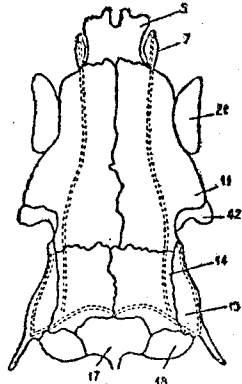


Рис. 10.

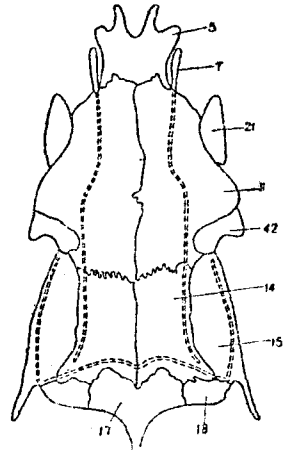


Рис. 11.

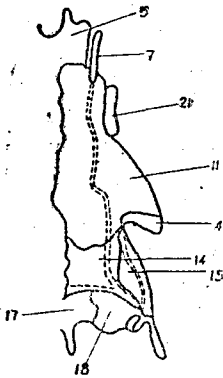


Рис. 12.

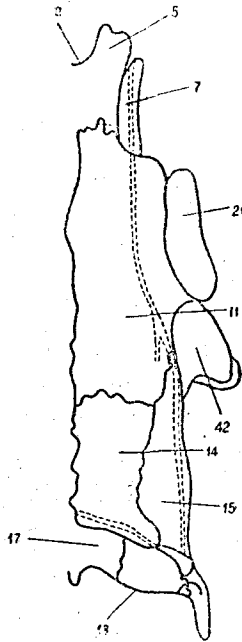


Рис. 13.

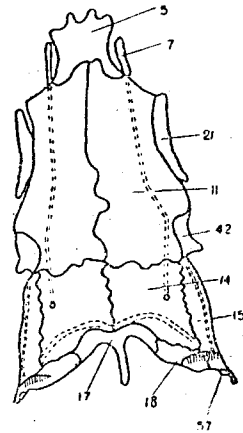


Рис. 14.

Рис. 9. *Vlisca bjoerkna*. Череп сверху. Схема расположения костей. 42—Autosphenticum. Остальные обозначения как на рис. 1. Рис. 10. *Abramis sapa*. Череп сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9. Рис. 11. *Abramis brama*. Череп сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9. Рис. 12. *Vimba vimba tenella*. Часть черепа сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9. Рис. 13. *Nemiculter leucisculus*. Часть черепа сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9. Рис. 14. *Alburnus alburnus*. Череп сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9.

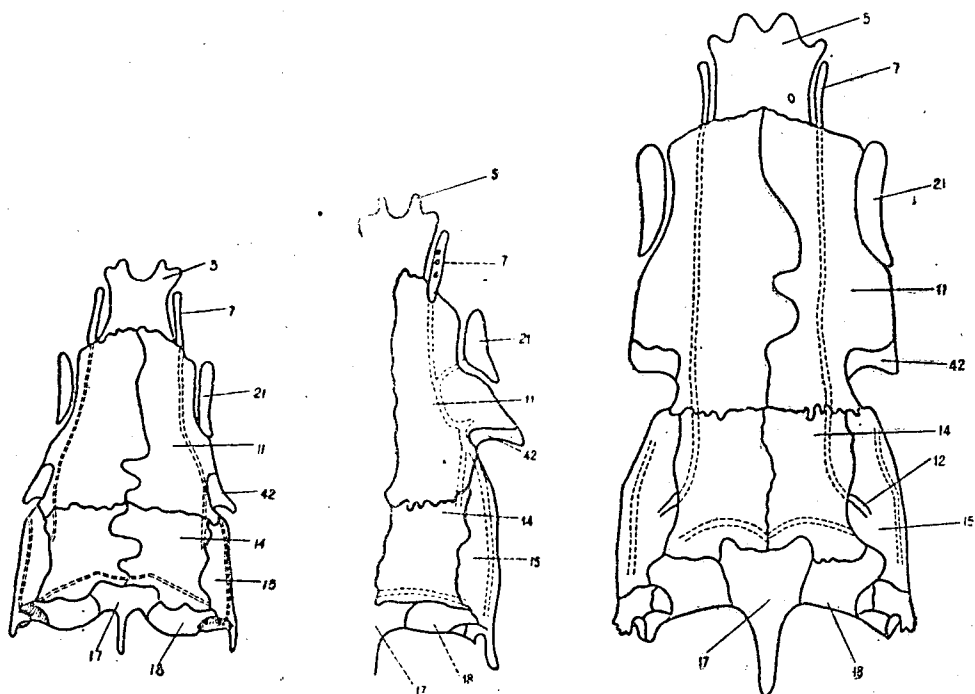


Рис. 15.

Рис. 16.

Рис. 17.

Рис. 15. *Alburnoides bipunctatus*. Череп сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9. Рис. 16. *Xenocypris macrolepis*. Часть черепа сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9. Рис. 17. *Chondrostoma nasus variabile*. Череп сверху. Схема расположения костей. Обозначения как на рис. 9.

Скульптуры на чешуе нет. На костях головы встречены следы скульптуры в верхне-переднем углу operculum и на parietale. Dermosphenicum, extrascapulare, postcleithrale развиты хорошо. Склеротикальные кости также хорошо развиты. Praeethmoidale и submaxillare I хрящевые. Basihyale палочковидные. Прохода в глазницу между боковыми отростками frontale и autosphenoticum нет. Фонтанелей нет. R. supraorbitalis соединяется с г. postorbitalis, г. frontoparietalis за пределы frontale не выходит или едва переходит. Зазубренности в Д и А-плавниках нет.

Расположение костей в ушной области довольно примитивного типа. Prooticum и autosphenoticum еще соприкасаются между собой над pteroticum на значительном протяжении. Брюшина черная.

Род *Chondrostoma* обитает в Европе (кроме Великобритании, Скандинавии, Финляндии и бассейна Ледовитого моря), в бассейнах Черного и Каспийского морей, в Оронте, Тигре и Ефрате. По данным Б. А. Штылько (1934), возможно нахождение этого рода в миоплиоценовых отложениях Западной Европы. Глоточные зубы однорядные. Число зубов колеблется от 5.5 до 7.7. Зубы сходны с зубами *Xenocypris*. Скульптуры на чешуе нет. Следы скульптуры обнаружены на верхней части operculum, а также на frontale и parietale.

Dermosphenicum сильно редуцировано. Extrascapulare сохранилось лучше. Склеротикальные кости хорошо развиты. Postcleithrale меньше развито, чем у *Xenocypris*. Basihyale как у *Xenocypris*. R. supraorbitalis не соединяется с г. postorbitalis. R. frontoparietalis переходит на parietale. Расположение костей в ушной области как у *Xenocypris*. Брюшина черная.

Таким образом, близость *Chondrostoma* к *Xenocypris* несомненна. Те же отличия, которые мы обнаружили, показывают уклонение *Chondrostoma* в сторону новых признаков. Это дает основание предполагать, что *Chondrostoma* связан с *Xenocypris* почти прямыми филогенетическими соотношениями.

Род *Plagiognathops* нами ближе не исследовался, но, судя по данным Берга (1948—1949), он близок к *Xenocypris*. Эта форма, видимо, прогрессировала в сторону приобретения лещевидного тела. Очевидно, в корреляции с этим позади V-плавника появился киль, в начале покрытый чешуей, а далее — голый.

Род *Vlissa* заслуживает особого внимания. Форма тела у *Vlissa* типично лещевидная. За брюшными плавниками есть киль, не покрытый чешуей. *Dermethmoidale* типично лещевидное (рис. 9). А-плавник сильно удлиннен. Наряду с этими признаками, которые явно сближают род *Vlissa* с родом *Abramis*, имеются и существенные различия: у *Vlissa* зубы двурядные, 2.5—5.2 и даже 3.5—5.3, сильно сжатые с боков, гладкие, на жевательной поверхности слегка косо срезанные, с слабым крючком (Берг, 1948—1949).

Кроме этого признака архаичности у *Vlissa* установлено частое сохранение *suprargaeoperculum* — наследия сальмоноидных предков. Сохраняют они и древнюю (порционную) форму икротетания (Дрягин, 1949).

Серодиагностические данные показывают, что *Vlissa* обнаруживает очень значительное биохимическое родство с язем и почти такое же или немного меньшее с лещом и сопой.

Все эти данные, взятые в целом, дают основание предположить, что лещевидные (*Abramidini*) и язевидные (*Leuciscini*) формы в глубокой древности имели близких предков, а далее начался процесс дивергенции.

Вопрос о том, стоят ли дальневосточные лещевидные формы (*Megalobrama*, *Parabramis*, *Chanodichthys*) в ряду предков рода *Vlissa*, сказать трудно, так как эти формы в филогенетическом отношении совершенно не изучены.

Несколько более ясен вопрос о соотношении родов *Vlissa* и *Abramis*.

Как отмечено выше, *A. brama* серологически очень близок к *Vlissa*, но имеет однорядные зубы. Наряду с этим отличием он сохраняет с *Vlissa* такой общий архаичный признак, как *suprargaeoperculum*.

Как уже отмечалось выше, В. В. Васнецов (1936, 1946) на ранних постэмбриональных стадиях лещей, при размере 11—18 мм, наблюдал двурядные зубы. Такую же двурядность мы наблюдали у личинок и меньшего размера (7,3—7,5 мм). В связи с этим необходимо отметить, что в бассейне р. Вятки (Лукаш, 1925, 1933) довольно часто встречаются крупные и мелкие *A. brama* с зубной формулой 1.5—0.5 или 1.5—5.1. Так как никаких других промежуточных признаков не наблюдалось (даже в отношении наследования полимерных признаков), мы высказывали предположение, что здесь мы имеем дело не с результатом гибридизации, а с атавистическим явлением: проявление изредка в потомстве леща двурядных глоточных зубов.

В настоящее время, благодаря работам П. А. Дрягина (1949) по изучению половых циклов рыб, можно в пользу высказанного нами предположения привести еще одно соображение: среди *A. brama*, иногда в одном водоеме, встречаются особи и с новой (единовременной) формой икротетания и с более древней (порционной). Было бы важно выяснить, нет ли корреляции между порционным икротетанием и двурядностью зубов у леща (*A. brama*).

В заключение отметим, что серологические данные показывают, что *A. brama* и *A. sara* уже несколько отошли от *Blicca*.

Детальные филогенетические соотношения между *A. sara*, *A. brama* и *A. ballerus* еще ждут своего изучения.

Среди *Abramidini* с двураздельным плавательным пузырем и типичным *dermethmoidale* есть еще один род с трехрядными зубами — *Hemiculter*, который по всем данным имеет близкую связь с *Alburnus*.

Hemi(-)culter leucisculus. Обитает в бассейне Амура, в Китае и Аннаме. Зубы трехрядные, крючковидно изогнутые, напоминающие зубы *Xenocypris*. Общая форма типично уклеечная, Д III 7, А III 12—16.

Почти на всем протяжении брюшной стороны от Р-плавников до ануса киль, не покрытый чешуей. Скульптуры на костях головы и на чешуе нет. *Dermethmoidale* как у *Blicca*, но роговидные выросты слабо развиты (рис. 13). *Praeorbitale* сильно укорочено. *Dermosphenicum*, *extrascapulare* и *postcleithrale* хорошо развиты. *R. supraorbitalis* соединяется с г. *postorbitalis*. *R. frontoparietalis* очень короткая, на *parietale* не переходит. Ростральная кость пластинчатая, сжатая спереди назад.

Praeethmoidale костное. *Basihyale* палочковидное. Расположение костей в ушной области сильно уклоняется от расположения у сазана. Хрящ хорошо развит, *prooticum* далеко отодвинут от *autosphenoticum*. Брюшина черная. Икротемпература у *Hemiculter lucidus* в оз. Ханка проходит при летних температурах.

Alburnus alburnus. Обитание в Европе. К югу от Альп, Дуная, на Кавказе и далее к югу заменен другими видами и подвидами. Зубы двурядные, обычно зазубренные и вытянутые в крючок. Брюшина светлая с очень редко рассеянными меланофорами. Кости черепа и чешуя без скульптуры. *Dermosphenicum* сильно редуцировано. Костные клетки не обнаруживаются. *Extrascapulare* тоже сильно редуцировано, но костные клетки сохраняются. *Postcleithrale* сильно редуцировано. Ростральная кость как у *H. leucisculus*. *Basihyale* палочковидное. *Praeethmoidale* хрящевое. *R. supraorbitalis* с г. *postorbitalis* не соединяется. *R. frontoparietalis* переходит на *parietale* и даже может доходить до затылочной комиссуры (Третьяков, 1944). Расположение костей в ушной области несколько более примитивно, чем у *H. leucisculus*.

Данные сравнительного описания показывают, что эти два вида очень близки между собой. *A. alburnus* в целом — форма более новая по ряду признаков. Но так как один из признаков (расположение костей в ушной области) у *A. alburnus* более примитивен, эти два рода необходимо считать дивергентными в своем развитии от некоторых древних *Cyprinidae* типа *Hemiculter*.

Alburnoides bipunctatus очень близок к *A. alburnus*, отличаясь наличием немногих более новых признаков: большая редукция *dermosphenoticum* и *extrascapulare*, более сильная редукция склеротических костей, отсутствие зазубренности на зубах (Лукаш, 1939).

Из материалов, приведенных в данной работе, можно сделать следующие выводы:

1. В области теоретической ихтиологии следует считать окончательно установленным происхождение карповых от древних форм с многорядными зубами. Все данные говорят за это положение и против предположения о большей древности форм с однорядными зубами.

Соответственно с этим целесообразно изменить традиционный порядок описания карповых в систематических, географических и прочих

работах, заменив его филогенетически обоснованной последовательностью изучаемых форм.

Правильный филогенетический подход крайне необходим и для успешного изучения вопросов сравнительной анатомии, гистоцитологии, физиологии, паразитологии рыб и т. д.

2. Для практики гибридизационной и селекционной работы полученные данные дают определенные вехи тех путей, на которых целесообразно вести дальнейшие исследования: очевидно, в пределах установленных 4 групп можно ожидать успеха с большим основанием.

Кроме этих выводов, имеющих непосредственное отношение к теории и практике ихтиологии, исследование разнообразных карповых рыб дало основание, как нам представляется, к формулировке одного вывода общебиологического значения — к формулировке закона асинхронности филогенеза.

При изучении всех видов карповых рыб обращает внимание тот факт, что у одного и того же вида мы имеем признаки различной филетической глубины. Например, у сазана на общем фоне очень архаичных признаков мы видим такие, заведомо новые признаки, как серебристая окраска брюшины и дифференцированные зубы. *S. auratus* и *S. carassius*, сохраняя многие архаичные признаки, сходные с признаками сазана, далеко уклоняются по однорядным зубам, по расположению костей в ушной области и т. д.

У некоторых видов *Barbus*, *Blicca*, *Schizothorax*, *Abramis* обнаружен признак поразительной „филетической глубины“ — костные *supragraeopercula*, ближайшие гомологи которых можно встретить только среди *Salmonidae* и в виде ничтожных рудиментов у *Characinidae*. Д. К. Третьяков (1944, 1945) нашел их у *Chirodon* sp.

Легко показать, что это явление обязательной асинхронности изменений разных структур и физиологических особенностей (например, формы икротетания), которое поразило нас при детальном изучении филогенеза карповых рыб, является явлением универсальным. Оно находит свое выражение и в животном и в растительном мире, а также, несомненно, среди бактерий и вирусов. Таким образом, закономерный характер этого явления очевиден. Этот общебиологический закон можно сформулировать следующим образом: отдельные части наследственной основы организмов изменяются в ряду поколений с разной скоростью. Подобная постоянно наблюдаемая асинхронность имеет следующие последствия:

1. Разные скорости филогенетических изменений целых систематических групп — видов, родов и т. д., до типов включительно.

2. Разные скорости филогенетических изменений отдельных особей в пределах вида.

3. Наличие в одном и том же конкретном организме структур и функций разной „филетической глубины“.

Сформулированный нами закон асинхронности эволюции объединяет разрозненные наблюдения многих авторов. Одновременно определяется и генетическая база этой закономерности. Формулировка этого закона, нам кажется, имеет не только организующее, номотетическое значение, но и методологическое, именно для практики филогенетических исследований. Действительно, из закона разной скорости филогенеза отдельных структур следует, что устанавливать близкие связи по происхождению на основании какого-либо одного или даже немногих признаков совершенно неосновательно. В зависимости от того, какой признак взят для сравнения, результаты установления филогенетических связей могут быть очень разнообразны и подчас совершенно неестественны. А. Н. Се-

верцов (1939) очень остроумно сказал про тех филогенетиков, которые свои исследования базируют на одном каком-либо признаке, что они работают по методу „тигр-зебра“, т. е. что подобные филогенетики рискуют объединить тигра с зеброй ввиду сходства окраски. Вместе с тем этот же „закон асинхронности эволюции“ заставляет нас с большой осторожностью относиться ко всем попыткам „мозаичной“ реконструкции анцестральных форм путем подбора и сочетания в одном воображаемом гипотетическом организме (предковый вид) всех относительно примитивных признаков одной предполагаемой „филетической глубины“. С точки зрения закона асинхронности существование такого „идеального“ предка мало вероятно.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1912—1933. Рыбы (Marsipobranchii, Pisces). Фауна России, т. III, в. 1, 2, 3.
- Берг Л. С. 1922. Номогенез. Труды Географического инст., т. 1. Петроград.
- Берг Л. С. 1940. Система рыб. Изд. АН СССР.
- Берг Л. С. 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. I-II-III.
- Богачев В. 1936. Новые данные по миоцену Закавказья. Труды Азерб. научно-исслед. инст., т. XXXI. Баку.
- Васнецов В. В. 1936. Пути филогенетических исследований костистых рыб. Изв. АН СССР, серия биол., в. 5.
- Васнецов В. В. 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. „Зоологический журнал“, т. XXV, в. 3.
- Васнецов В. В. 1953. Целостность экологии вида у рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР.
- Дрягин П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., в. 27.
- Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. Труды Инст. морфол. жив. АН СССР, т. 1.
- Лукаш Б. С. 1925. Рыбы бассейна р. Вятки выше г. Слободского. Труды Вятского научно-исслед. инст. краеведения, т. 1.
- Лукаш Б. С. 1933. Рыбы нижнего течения р. Вятки. Труды Вятского научно-исслед. инст. краеведения, т. VI.
- Лукаш Б. С. 1939. Филогенетические соотношения между некоторыми видами карповых рыб (сем. Cyprinidae). Учен. зап. Кировск. педагог. инст., фак. естествозн., т. 1.
- Лукаш Б. С. 1940. Рыбы Кировской области. Киров.
- Лукин А. В., Аристовская Г. В., Васянин К. И. и Штейнфельд А. Л. 1954. Пути использования колхозных водоемов ТАССР. Татарское отд. Всесоюз. научно-исслед. инст. озери. и речн. рыбн. хоз. Казань.
- Малеев Е. А. 1955. Хищные динозавры Монголии. „Природа“, № 6.
- Никольский Г. В. 1938. Рыбы Таджикистана. Изд. АН СССР.
- Никольский Г. В. 1954. Частная ихтиология. „Сов. наука“, изд. 2.
- Покровская И. М. 1954. Основные этапы развития растительности на территории СССР. „Ботанический журнал“, т. 39, в. 2.
- Пидопличко И. Г. и Макеев П. С. 1952, 1955. О климатах и ландшафтах прошлого. Изд. АН УССР.
- Правдин И. Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Изд. Ленингр. гос. унив., изд., 2.
- Северцов А. Н. 1932. Эволюционное учение после Дарвина. „Зоологический журнал“, т. XI, в. 3—4.
- Северцов А. Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции, т. V.
- Суворов Е. К. 1948. Основы ихтиологии. „Сов. наука“, изд. 2.
- Третьяков Д. К. 1944. Очерки по филогении рыб. Изд. АН СССР.
- Третьяков Д. К. 1945. Классификация примитивных костистых рыб. Изд. АН СССР, Отд. биол. наук, т. 1.
- Турдаков Ф. А. 1946. Ихтиофауна нагорий Средней Азии и вопросы происхождения ихтиофауны Средней Азии. „Зоологический журнал“, т. XXV, в. 6.
- Турдаков Ф. А. 1952. Рыбы Киргизии. Киргиз. филнал АН СССР.
- Уоллес А. 1936. Тропическая природа. Географиздат.
- Хагемейстер Е. Ф. 1955. Ледниковый период и Атлантида. „Природа“, № 7.
- Черфас Б. И. 1933. Сазан как объект прудового хозяйства. „Рыбное хозяйство“, № 2.

- Штылько Б. А. 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири. Труды Всесоюзн. геолого-разв. объедин. НКТП СССР, в. 359.
- Boulenger G. A. 1922. Fishes. The Cambridge Nat. History, VII.
- Boulenger G. A. 1909—1916. Catalogue of The Freshwater fishes of Africa.
- Day F. 1865. Fishes of Malabar.
- Day F. 1878. Fishes of India.
- Deraniyagala P. E. 1930. The Eventognathi of Ceylon. Ceylon I. sci. Colombo, 16.
- Günther. 1868. Catalogue of fishes, VII.
- Goodrich E. 1909. Cyclostomes and Fishes. Treatise on zoology. Ed. by R. Lankester, IX.
- Hecke I. J. 1843. Abbildungen und Beschreibungen der Fische Syriens. Stuttgart.
- Herre A. W. 1924. Distribution of the true freshwater fishes in the Philippines. J. Sci. Manila, I, 24.
- Jordan D. 1925. Fishes.
- Joung and Tch'ang. 1936. Fossil fishes from the shawang series of Shantung. Bull, the Geol. soc. of China, XV, 2.
- His W. 1873. Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung der Knochenfische. Leipzig.
- Regan C. T. 1911. The classification of the Teleostean fishes of the order Ostariophysi. I. Cyprinidea. The Annals and Magazine of Nat. History. Ser. 8, Vol. VIII.
- Sagemehl. 1885. Beiträge zur vergl. Anatomie d. Fische. Das Cranium der Characiniden. Morph. Jahrb, 10.
- Sagemehl. 1891. Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. IV. Das Cranium d. Cyprinidae. Morph. Jahrb, X.
- Shefferd C. 1910. The asteriscus in fishes. Zoologist, 4, 14.
- Vladykov V. D. 1934. Geographical variation in the number of rows of pharyngeal teeth in Cyprinoid genera. Copeia, 3.
- Weber M. and de Beaufort L. 1916. Fishes of the Indo-Australian archipelago, III.
- Zittel. 1929. Grundzüge d. Paläontologie, II.

М. М. КОЖОВ

Байкальская биологическая станция
Иркутского государственного университета
им. А. А. ЖдановаО РАСПРОСТРАНЕНИИ СОВРЕМЕННОЙ БАЙКАЛЬСКОЙ
ФАУНЫ ВНЕ БАЙКАЛА

В составе фауны оз. Байкала в его современных морфологических границах намечаются два хорошо отличающиеся друг от друга экологические комплекса — прибрежно-соровый, заселяющий соры, глухие участки заливов и бухт, предустья крупных притоков и т. д., и собственно байкальский, заселяющий открытые воды Байкала.

Прибрежно-соровый комплекс представлен видами, как правило, тождественными тем, которые и в настоящее время заселяют мелководные эвтрофные сибирские озера (сибирские лимнофилы). Однако в составе этого комплекса в сорах и заливах приживаются и некоторые, хотя и очень немногие, байкальские эндемики, например, из олигохет *Limnodrilus atenarius* Mich., из гаммарид *Gmelinoides fasciatus* Stebb., *Micruropus possolskii* Sow., *Micr. wahlі* Dyb., *Micr. talitroides eurypus* Baz., *Eulimnogammarus verrucosus oligocanthus* Baz., *Pallasea grubei* Dyb. и другие.

В состав собственно байкальского экологического комплекса входят разные генетические группы:

1. Сибирские лимнореофилы, т. е. виды, очень близкие или тождественные видам, живущим и в настоящее время в реках или глубоких озерах окружающей Байкал области.

2. Потомки обитателей третичных вод северных областей Голарктики.

3. Потомки выходцев из древних солоноватых и пресных бассейнов Центральной Азии и прилегающих областей. К ним мы относим виды, отдаленные родственные связи от которых ведут к фауне таких солоноватых бассейнов, как Каспий (гаммариды, губки *Lubomirskiidae*, моллюски *Benedictiinae*, полихета *Manayunkia baicalensis* Nusb.), или к современной фауне текущих вод Китая (род *Kobeltocochlea*, близкий к *Lithoglyphus* из моллюсков), или к ископаемым фаунам третичных бассейнов Центральной Азии (моллюски *Baicaliidae*), или к современным обитателям крупных озер Южной Сибири и Монголии (оз. Хубсугул в Монголии, оз. Джебегтай Куль в Танну-Тувинской обл.) и т. д. (Мартинсон, 1951). Именно этот комплекс Г. Ю. Верещагин (1935, 1940) считал в большей его части „морским“.

Проникнув в Байкал, предки двух последних групп дали здесь необычайный расцвет, и в настоящее время их потомки справедливо

рассматриваются как „коренные“ обитатели Байкала (Базикалова, 1945; Кожов, 1947). Громадное большинство их составляет основу донных биоценозов открытого Байкала, но некоторые приспособились к жизни и в его пелагиали. Таковы из рыб два вида голомянковидных бычков *Cottosomphogus* и два вида голомянок (*Somphoridae*).

4. Иммигранты из Ледовитого океана. Сюда относятся байкальский омуль и тюлень вместе с паразитами, которые они занесли с собой. Время проникновения этих иммигрантов в Байкал относится к периоду большой трансгрессии Ледовитого океана, имевшей место в четвертичном периоде. В настоящее время именно эти переселенцы из далекого моря составляют основу байкальского промысла: омуля добывают здесь до 100 тыс. *ц* в год, тюленя — до 4—5 тыс. штук.

Мы имеем и другие примеры легкой проницаемости биоценозов, издавна сложившихся в Байкале. Так, завезенный в Посольский сор на Байкале в 1944—1945 гг. амурский сазан успешно осваивает прибрежно-соровую зону Байкала, размножается здесь и находит обильную пищу. Он расселился также по притокам Байкала и озерам системы р. Селенги.

Четверть века тому назад рыбаками-любителями был переселен из притоков р. Амура в одно из озер бассейна р. Селенги амурский сом. В последние годы этот сом „добрался“ до Байкала и здесь приживается в прибрежной зоне, где главной пищей ему служат бесчисленные байкальские донные бычки, не имеющие никакой промысловой ценности.

Указанные выше примеры лишний раз подтверждают положение о том, что абсолютно непроницаемых биоценозов в природе не существует. Если условия среды не противоречат резко требованиям внедряющегося вида, то последний имеет шансы освоить новый биотоп, внедриться в заселяющий его биоценоз, потеснить или совсем заменить его аборигенов. В процессе приспособления к новым биоценотическим отношениям он может приобрести новые биологические и физиологические особенности, способствующие его дальнейшему процветанию на новом месте.

Несмотря на глубокое своеобразие, байкальская фауна не является абсолютно замкнутой и оказывает некоторое влияние на формирование фауны соседних водоемов, с которыми Байкал так или иначе связан, хотя это влияние не является сколько-нибудь значительным.

В настоящее время всего обильнее выходцы из Байкала представлены вдоль мощной артерии, связывающей Байкал с Ледовитым океаном по рекам Ангаре и Енисею. В последние годы установлено, что в верхнем участке р. Ангары (до г. Иркутска) живет до 50 видов байкальских гаммарид, байкальские водяные ослики, около 10 видов моллюсков из родов *Choanophthalmus*, *Baicalia*, *Pseudancylastrum*, значительное число видов турбеллярий и олигохет, полихета *Manayunkia*, байкальская губка *Lubomirskia baicalensis* Dyb., мшанка *Hispia*, байкальские формы хирономид, байкальские бычки *Cottus kneri* Dyb., *C. kessleri* Dyb., *Batrachocottus*. Все эти формы в Байкале живут преимущественно в литоральной зоне, а в р. Ангаре — в участках с относительно быстрым течением. Затоны и курьи, и тем более пойменные озера, они избегают, а если заносится туда во время половодья, то быстро погибают.

Хорошая приживаемость некоторых представителей байкальской фауны в р. Ангаре обусловлена тем, что температурный и химический режим воды в ней очень сходен с режимом литорали открытых районов Байкала. Температура воды даже в августе — сентябре здесь не превышает 9—11°, лишь в жаркие дни у берегов она достигает 12—13°. Вода до предела насыщена кислородом. Дно состоит из валунов и гальки, почти сплошь покрыто байкальской губкой и водорослями, местами дно

песчаное и лишь в затишных местах и в заливах покрыто илом. Следует отметить, что в верхнем участке р. Ангары сибирские виды лимнофилов в открытых участках почти не встречаются, уступая место байкальским формам. Таким образом, этот участок является экологически как бы продолжением литоральной зоны Байкала.

Ниже Иркутска р. Ангара, принимая крупные притоки Иркут, Белую, Китой и другие, постепенно меняет свой характер, приобретая черты обычной сибирской реки. Но и здесь на протяжении 600 км от истока обнаружены на быстрых участках байкальские виды моллюсков, до 10 видов гаммарид, водяные ослики, полихета *Manayunkia*, байкальская мшанка *Hislopia* и некоторые другие. Лишь после впадения р. Оки, ниже Братских порогов, число байкальских выходцев заметно снижается, и их место занимают обычные сибирские виды. Но некоторое число байкальских видов смогло осесть и в нижнем участке р. Ангары и далее по р. Енисею вплоть до Енисейской губы. П. Л. Пирожников (1937, 1941) и В. Н. Грезе (1951) дают довольно большой список байкальских форм, обнаруженных в р. Енисее.

Замечательно, что многие байкальские формы в низовьях р. Енисея смыкаются с морскими реликтовыми формами, составляя здесь заметную долю в биоценозах бентоса (Пирожников, 1937).

В 1937 г. байкальские элементы были обнаружены в озерах бассейна р. Гыды (полихета *Manayunkia baicalensis* и гаммарус *Micratorus wahlii*). Оказалось, что эти формы в массовом количестве живут в пресных реликтовых озерах, расположенных в бассейне р. Гыды, в 100—150 км от Гыданского залива, в который она впадает. Кроме того, *Manayunkia* была найдена и в Гыданском заливе, в предустьевом районе р. Гыды. Г. С. Слассников (1940, 1941), ссылаясь на геологические данные, считает, что байкальские формы, обнаруженные в упомянутых выше озерах, проникли сюда из р. Енисея по древней его связи с Гыданским заливом и бассейном р. Гыды.

В последние годы байкальские элементы обнаружены в громадном реликтовом полярном оз. Таймыр, расположенном на Таймырском п-ове (В. Н. Грезе, 1947, 1953). Здесь были найдены полихета *Manayunkia baicalensis*, мшанка *Hislopia*, гаммариды *Eulimnogammarus* (предположительно *E. viridis*, *E. cyaneus*). Наряду с байкальцами здесь живут и такие реликтовые морские формы, как *Pontoporeia affinis* Lind., *Mysis oculata relicta* Lovén, *Limnocalanus macrurus* Sars.

Объясняя наличие байкальских видов в оз. Таймыр, В. Н. Грезе (1951) допускает древнюю связь р. Енисея с бассейном р. Таймыры, протекающей через Таймырское озеро (Верхняя и Нижняя Таймыра).

Можно предполагать, что в полярных водах в районе Гыда—Енисей—Пясина байкальские выходцы появились относительно недавно, так как не обнаруживают сколько-нибудь резких отличий от исходных форм, живущих в Байкале.

В последние 10—15 лет нами были произведены исследования почти всех крупных озерных систем Забайкалья, Прибайкалья и районов, прилегающих к Байкалу с севера и северо-востока (Кожов, 1949). Эти исследования обнаружили байкальских выходцев в крупных олиготрофных озерах бассейна рек Витима и Олёкмы, где установлено массовое обитание байкальской полихеты *Manayunkia baicalensis*, а в оз. Баунт (бассейн р. Ципы, впадающей в Витим) кроме нее обнаружен один из видов бычков-подкаменщиков байкальского рода *Limnocottus*, а также *Cottus kessleri* и *C. kneri*, образующие здесь разновидности (Кожов и Томилов, 1949; Талиев, 1949).

Обитание указанных элементов байкальской фауны в этих озерах, относящихся к бассейну р. Лены, не может быть случайным. Все озера, где обнаружены живые байкальские выходцы, расположены на дне громадных тектонических впадин так называемой байкальской системы, аналогичным трем впадинам, из которых состоит современный Байкал. Эта система состоит из Верхне-Ангарской и Баргузинской котловин, являющихся непосредственным продолжением к северу и востоку северной части Байкала и Баргузинского залива. Через незначительную перемычку Баргузинская котловина переходит в такую же громадную Ципинскую котловину. Ципинская впадина примыкает к громадной Муйско-Чарской впадине, пересекающей долину современного Витима.

Если признать, что когда-то существовала прямая связь Байкала через древнее Баргузинское озеро с Ципинским, что весьма вероятно, то совершенно неизбежен вывод о том, что сток воды из этих озер (а следовательно, и из Байкала) был направлен в бассейн рек Витима и Лены. На пути этого стока находилось древнее Муйско-Чарское озеро. По пути этого древнего стока и могли распространяться „байкальские“ элементы к северо-востоку и северу от современного Байкала (Талиев, 1949). Таким образом, байкальские виды в озерах бассейна рек Витима и Олёкмы не являются реликтом широко распространенной в плиоцене европейско-сибирской „теплолюбивой“ фауны, как считал Л. С. Берг, но проникли сюда из Байкала и здесь сохранились. Малое число сохранившихся видов указывает на то, что громадные озера байкальской системы, в которых байкальская фауна могла процветать, пережили очень большие перемены, а после отделения их от бассейна Байкала потеряли возможность пополнения байкальскими выходцами (Кожов, 1949).

В 1950 г. В. Н. Грезе на заседании Гидробиологического общества в Иркутске выступил с докладом о возможности и целесообразности заселения байкальскими видами водоемов севера Сибири: низовья р. Енисея с Енисейским заливом и прилегающих к ним озер (Грезе, 1951).

Вопрос об искусственном расселении байкальских элементов вне Байкала встал серьезно в связи с гидростроительством на р. Ангаре и возникновением здесь крупных водохранилищ, где некоторые байкальские виды могут оказаться основной частью биоценозов бентоса и планктона. В настоящее время ведутся исследования биологии тех видов байкальской фауны из беспозвоночных, которыми возможно было бы заселить современные и будущие крупные водоемы Сибири для обогащения их кормовой для рыб фауной.

Что касается рыбного населения Байкала, то коренные его обитатели, а именно многочисленные бычкообразные, не представляют сколько-нибудь серьезной промысловой ценности.

Лишь среди сиговых Байкала имеется ряд интересных форм, с которыми следует поработать как с возможным акклиматизационным фондом для крупных озер и водохранилищ.

Мы остановимся более подробно здесь на возможности расселения вне Байкала такой ценной промысловой рыбы, как байкальский омуль. Попытки расселения омуля в соседние с Байкалом озера проводятся уже давно, но без надлежащего контроля со стороны научных организаций. Ряд лет омуль в стадии икры и личинок переводится миллионами штук в одно из крупнейших озер Забайкалья — в оз. Гусиное. В этом озере омуль хорошо растет и обнаруживает склонность к отысканию нерестилищ во впадающей в озеро р. Баингол, а возможно, и в р. Темник (приток р. Селенги). Этот опыт позволяет утверждать, что байкальский омуль может прижиться в крупных проточных озерах, а в

их притоках найти место для икрометания. В 1956 г. сделаны попытки заселить омулем крупные Норильские озера на севере Красноярского края. Туда омуль завозится в стадии икры в последний период ее развития. Обсуждается также вопрос о заселении омулем крупного монгольского оз. Хубсугул (Косогол), в котором он, по-видимому, также сможет прижиться и найти места для икрометания. Однако для этого необходимо провести специальные исследования кормовой базы оз. Хубсугул и гидрологического режима впадающих в него рек.

Научными организациями Карелии своевременно поднят вопрос о заселении байкальским омулем таких крупных озер, как Ладожское, Онежское и другие. Ввиду интереса этого мероприятия, задача которого заключается в значительном повышении ценной рыбопродуктивной продукции громадных озер Карелии, остановимся на нем подробнее.

Как известно, крупнейшие озера Европейской части СССР — Ладожское и Онежское еще недавно были дном моря. Генетически фауна этих озер молодая и довольно разнородная. Здесь живут и обычные, широко распространенные голаркты — лимнофилы и реофилы, в то же время существенную долю их фауны в количественном отношении составляют реликтовые формы — мизида, амфиподы, четырехрогий бычок, в Ладожском озере также тюлень. В них довольно богата пелагическая жизнь. Планктонная фауна, заселяющая толщу вод этих озер, по-видимому, более разнообразна, чем в Байкале, а может быть, и количественно богаче, особенно копеподами, среди которых выдающуюся роль играет реликтовый *Limnocalanus macrurus* (Герд, 1946). Хотя биоценозы толщи вод карельских озер сложились давно, нельзя сомневаться в том, что и среди них найдутся „свободные“ места для байкальского омуля.

Омуль в Байкале — типичный планктофаг. Основной его пищей является мелкий рачок из *Calanoida* — *Epischura baicalensis* Sars. На мелководьях он питается и другими рачками: циклопами, дафниями, босминами и т. д. (Кожов, 1955). Старшие возрастные группы омуля в значительной мере предпочитают, если к тому имеется возможность, пелагического бокоплава *Macrohectopus* и молодь пелагического бычка-желтокрылки. В некоторые годы с обильным урожаем бычков их молодь в круглогодичном рационе омуля составляет до 50% и более (по весу). Но, как показали исследования последних лет, в динамике численности омуля в Байкале главную роль играет не кормовая база, которую он, по-видимому, полностью не использует, а условия размножения.

Мы полагаем, что и в озерах Карелии численность омуля будут лимитировать не кормовые для него ресурсы, каковые будут вполне доступными и достаточными для крупных косяков омуля, а условия размножения и сохранения молоди.

В Байкале омуль в основной своей массе зимует вблизи мелководий у дна, на глубинах 200—300 м, где температура воды близка в это время к 3—4°. В озерах Карелии, особенно в Ладожском озере, имеются значительные глубины. Хотя зимние придонные температуры в этих озерах, по-видимому, несколько ниже байкальских, все же вряд ли это будет неблагоприятным условием, т. к. и в Байкале омуль, особенно его молодь, появляется нередко зимой подо льдом вблизи берегов, где температура в это время не более 1—2°. Уже в марте байкальский омуль покидает места зимовки и медленно передвигается подо льдом в придонных слоях к берегам обширных мелководий — будущих мест весеннего привала. К июню он выходит на глубины 20—30 м, а в середине июня, когда вода вдоль берегов мелководий прогревается до 8—12°,

омуль массой начинает подходить к берегам и становится доступным облову ставными и закидными неводами. До середины июля омуль густыми косяками „ходит“ вдоль берегов в поисках пищи, состоящей в это время преимущественно из рачкового планктона. В Байкале такие прибрежные рано прогревающиеся мелководья развиты слабо. Они занимают лишь немногие десятки тысяч га.

В Ладожском и Онежском озерах мелководья (глубины до 50 м) занимают обширные пространства, поэтому вода прогревается здесь быстрее, чем в Байкале, а следовательно, и густые концентрации планктона должны развиваться быстрее. В связи с этим можно полагать, что условия весеннего нагула для омуля в Ладожском и Онежском озерах будут благоприятнее, чем в Байкале.

В Байкале к середине и особенно к концу июля прибрежные воды мелководий нагреваются до 14—16° и более. Даже открытые воды глубинной части Байкала имеют в это время температуру в верхнем 5—10-метровом слое до 10—12°, а в августе в некоторые годы до 14—15°. В связи с прогреванием вод открытых районов и появлением здесь в верхних слоях значительных концентраций планктона, а также в связи с перегревом воды в прибрежной зоне мелководий (15—16° и более) омуль отходит от берегов, и косяки его рассеиваются на широком пространстве в открытых районах.

Очевидно, такую же картину рассеяния омуля в открытых районах в летнее время можно ожидать и в карельских озерах. Но в Байкале ультраглубоководные районы с глубинами более 500 м посещаются омулем слабо вследствие незначительных концентраций планктона. В карельских же озерах, нужно полагать, более значительная часть акватории может служить нагульной площадью для омуля в летнее время.

В своих нагульных миграциях в озерах Карелии омуль, вероятно, будет сталкиваться с косяками обитающей в них ряпушки — единственным более или менее ценным промысловым планктофагом этих озер (Герд, 1946). Можно полагать, что взаимоотношения между этими рыбами будут складываться не в пользу ряпушки. Как уже отмечено, омуль охотно, если имеется к тому возможность, переходит на питание мелкими пелагическими рыбами. Едва ли можно сомневаться в том, что омуль, обнаружив во время своих странствований по озеру молодь ряпушки, будет истреблять ее. Мальки же омуля ведут скрытый образ жизни, очень подвижны и, по крайней мере в Байкале, редко становятся добычей взрослых омулей или других пелагических рыб.

Омуль, безусловно, более ценная рыба, чем ряпушка, и едва ли стоит беспокоиться о том, что он несколько потеснит ее в карельских озерах. К тому же нужно полагать, что в нагульных миграциях косяки той и другой рыбы будут жить в одно и то же время в разных по гидробиологическому режиму зонах, т. к. ряпушка, по-видимому, более теплолюбива, чем омуль, поэтому опасности взаимной их конкуренции не следует преувеличивать.

Наиболее серьезной проблемой в деле акклиматизации омуля в озерах Карелии является, безусловно, обеспечение нормальных условий размножения. В Байкале имеется несколько рас омуля, из них селенгинская и северобайкальская нерестятся в довольно крупных реках (Селенга, В. Ангара и Кичера), причем в р. Селенге нерестилища омуля находятся в десятках и сотнях километров от устья. Омуль чивыркуйской и посольской расы нерестится осенью в маленьких, но не промерзающих зимой речках. Нерестилища располагаются на участках с умеренно быстрым течением, на чистом песчаном или песчано-галечном

грунте (Мишарин, 1953). Можно предполагать, что именно эти расы омулей могут иметь больше шансов найти в карельских озерах речки, удобные для икрометания. Если в силу своей малой мощности нерестовые речки не смогут служить серьезной базой для нерестилищ, что необходимо для быстрого создания мощного промыслового стада омуля, то дело не обойдется без крупных мероприятий по искусственному рыборазведению.

Из других рыб Байкала интересным объектом в смысле интродукции в другие озера может явиться осетр.

Нерестится байкальский осетр в крупных притоках Байкала, в Селенге, Баргузине и других реках. Нагуливается он по мелководьям Байкала, примыкающим к устью этих рек. Запасы осетра в Байкале в настоящее время не очень велики, они были подорваны еще в дореволюционное время и воссоздаются, несмотря на запрет, очень медленно. Для нагула в озерах, в том числе и в карельских, байкальский осетр будет иметь необходимые условия, но для его размножения придется, по-видимому, организовать рыборазводные мероприятия.

ВЫВОДЫ

1. Некоторые элементы байкальской фауны легко приживаются в реках и проточных крупных озерах, если они имеют возможность туда проникнуть, причем это такие виды, которые в Байкале живут преимущественно в литорали, тогда как глубинные виды и даже разновидности сибирских видов, живущие в Байкале, вне Байкала не встречаются. В статье даются примеры распространения и приживания вне Байкала байкальских форм, распространяющихся по рекам Ангаре и Енисею до реликтовых водоемов полярного побережья включительно и образовавших здесь ряд крупных популяций.

2. Байкальские виды в современных озерах бассейнов рек Витима и Олёкмы не являются реликтом „широко распространенной в плиоцене теплолюбивой фауны Северной Азии“, как считал Л. С. Берг (1949), но реликтом байкальской фауны, в основном сформировавшейся уже в третичное время, проникшей в древние крупные озера байкальской системы из оз. Байкала, пользуясь при этом древним стоком из него в бассейн р. Лены.

3. Некоторые байкальские виды беспозвоночных, особенно литоральные виды гаммарид, могут служить для обогащения фауны будущих водохранилищ на Ангаре и других реках Сибири.

4. Из рыб Байкала весьма ценным объектом расселения в другие крупные водоемы может служить байкальский омуль. Имеются основания предполагать, что байкальский омуль может успешно акклиматизироваться в крупных озерах Карелии — Ладожском, Онежском и других.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1949. Очерки по физической географии. Изд. АН СССР.
Базикалова А. Я. 1945. Amphipoda оз. Байкал. Труды Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. XI.
Верещагин Г. Ю. 1935. Два типа биологических комплексов Байкала. Труды Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. VI.
Верещагин Г. Ю. 1940. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Труды Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. X.
Герд С. В. 1946. Планктические комплексы больших озер Карелии и летние миграции ряпушки. Учен. зап. Карело-Финск. гос. унив., т. 1.
Грезе В. Н. 1947. Таймырское озеро. Изв. Всесоюз. географ. общ., № 3.

- Грезе В. Н. 1951. Байкальские элементы фауны как акклиматизационный фонд. Труды Всесоюзн. гидробиолог. общ., т. III.
- Грезе В. Н. 1953. Озера западной окраины Средне-Сибирского плоскогорья. Сборн., посв. акад. В. А. Обручеву. Томск.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск.
- Кожов М. М. 1949. К истории озерных систем Забайкалья и Прибайкалья и их фауны. Труды Всесоюзн. гидробиолог. общ., т. I.
- Кожов М. М. и Томилов А. А. 1949. О новых находках байкальской фауны вне Байкала. Труды Всесоюзн. гидробиолог. общ., т. I.
- Кожов М. М. 1955. Сезонные и годовые колебания в планктоне оз. Байкал. Труды гидробиолог. общ., т. VI.
- Мартинсон Г. Г. 1951. Третичная фауна моллюсков В. Прибайкалья. Труды Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. XIII.
- Мишарин К. И. 1953. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля на Байкале. Изв. Биолого-геогр. научно-исслед. инст., т. 14, в. 1—2.
- Пирожников П. Л. 1937. Морские и байкальские элементы в фауне р. Енисей. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., т. XVI (3).
- Пирожников П. Л. 1941. Основные черты донного населения низовья р. Енисей и Енисейской губы. Труды Астрах. техн. инст. рыбн. пром. и хоз., в. 1.
- Сластников Г. С. 1940. К нахождению многощетинкового червя *Mapauipkia* в бассейне р. Гыды. „Природа“, № 7.
- Сластников Г. С. 1941. Новые данные о распространении байкальской *Mapauipkia*. „Природа“, № 7—8.
- Талиев Д. Н. 1946. Байкальские бычки в оз. Баунт (бассейн р. Витима). Докл. АН СССР.
- Талиев Д. Н. 1949. Предки байкальских *Cottoidea* в Ципо-Ципицканских озерах (система р. Витима, бассейн р. Лены). Докл. АН СССР, т. 11, № 2.

С. В. ГЕРД

Ленинградский педагогический
институт им. А. И. Герцена

ОПЫТ БИОЛИМНОЛОГИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ ОЗЕР КАРЕЛИИ

Оценка природных ресурсов отдельных областей нашей страны имеет большое значение для правильного развития экономики, научного планирования народного хозяйства. Поэтому проблемы естественного районирования Союза ССР привлекают внимание географов, почвоведов, геоботаников и представителей других областей советской науки.

Для построения рыбного хозяйства на внутренних водоемах районирование, основанное на учете природных особенностей озер и рек, имеет не меньшее значение. Было бы неправильно в этих целях основывать районирование внутренних водоемов исключительно на гидрографической основе, как это делается при учете гидроэнергетических ресурсов. Рыба, как и все организмы, живет в единстве с условиями внешней среды во всем их многообразии. Не только вода, как таковая, но и морфология водоема, развитие в нем водной растительности, наличие запасов животной пищи определяют состав и развитие ихтиофауны каждого озера или реки. Задачам комплексного учета всех факторов, определяющих рыбность водоема, лучше всего служит районирование, в основу которого положены биономические характеристики водоемов.

Карелия, с ее громадным обилием озер, до сих пор не получила естественного районирования, которое могло бы служить задачам лучшего освоения ее рыбных ресурсов, а также целям планомерной перестройки фауны озер.

Мы имеем отдельные схемы географического районирования Карелии: по совокупности физико-географических условий (Рихтер, 1936), по почвам республики (Марченко, 1955), но они недостаточны для целей рыбного хозяйства.

Имеющиеся в литературе немногие попытки очертить естественные районы нашей страны применительно к особенностям ее внутренних вод не могут ответить современным запросам рыбного хозяйства.

Своеобразие больших и глубоких озер Карелии, наличие в них интересной фауны реликтовых организмов заставило Н. Ю. Зографа (1895) полвека назад выделить на его карте районирования озер широкое пространство от берегов Финского залива до западных берегов Белого моря как „район озер первой группы“. Н. В. Насонов (1923) в работе по фауне турбеллярий, принимая в целом зонально-ландшафтное районирование водоемов России, выделял весь северо-запад Европейской части Союза „как озерную подзону зоны лесов“.

Наиболее широкое признание получила у ихтиологов и гидробиологов „Карта зоогеографических областей для пресноводных рыб“, опубликованная Л. С. Бергом (впервые в 1932 г.) в его капитальной сводке по рыбам пресных вод Союза. Построенная на зоогеографических основаниях, эта карта относит воды беломорского бассейна средней и северной Карелии к Европейскому округу Ледовитоморской провинции Кругополярной области Голарктики, а воды озер и рек Карелии Онежско-Ладожского бассейна — к Невскому округу Средиземноморской подобласти. Однако накапливающиеся факты значительного единства ихтиофауны по обе стороны Онего-Беломорского водораздела (например, наличие европейской, а не сибирской ряпушки в северных озерах Карелии) ставят под сомнение значение Онего-Беломорского водораздела как четкой границы двух подобластей Голарктики. В 1949 году Л. С. Берг в беседе со мною высказывал мнение, что наличие широких водных анастомозов послеледникового периода, соединявших разъединенные теперь бассейны, обусловило смешение водной фауны разных рек и говорил о своем намерении пересмотреть схему зоогеографических областей ихтиофауны под этим углом. По его мнению, Карелия должна была целиком войти в состав Средиземноморской подобласти (ее Балтийской провинции), но новую работу Л. С. Берг написать не успел.

Целостный подход к водоемам Карелии как к единому лимнологическому району отражен в работе В. И. Жадина по зоогеографии водной малакофауны Союза (1935). Территорию Карелии с Кольским п-овом В. И. Жадин рассматривал как Ледовитоморско-Невскую провинцию, в позднейшей сводке он целиком включает ее в состав бассейна Северного Ледовитого океана (Жадин, 1952) с чем вряд ли можно согласиться.

Не останавливаясь на общей проблематике лимнобиологического районирования Союза ССР, отметим только, что по всей совокупности природных данных Карело-Кольская лимнологическая область представляет несомненное единство, весьма четко отличающееся от соседних с нею лимнологических областей: Северо-Двинской на востоке, Верхне-Волжской и Прибалтийской на юге. Поскольку речь идет о районировании Советского Союза, западная граница Карело-Кольской области определяется государственной границей с Финляндией, однако природные условия большей части Финляндии, ее озер и рек, весьма близки к условиям нашей области (рис. 1).

В принимаемых нами границах Карело-Кольская лимнобиологическая область включает территорию Карелии, всю Мурманскую область, а также часть Ленинградской области до рек Свири и Невы на юге. Водоемы этой территории имеют ряд своеобразных черт, определяющих ее географическое единство как целостного района.

Карело-Кольская область может по праву называться областью великих озер нашей страны, аналогичных большим озерам Швеции и лаврентийской группе водоемов Северной Америки. Она включает самые обширные и глубокие озера Европы, как например, Ладожское, Онежское, Сегозеро и др., всего 24 озера площадью свыше 100 км² каждое и более полутора озер площадью свыше 10 км².

Котловины многих озер Карело-Кольской области представляют глубокие тектонические трещины или депрессии, обработанные ледниковой эрозией и частично заполненные продуктами ледниковой аккумуляции. Берега озер сложены преимущественно каменистой россыпью валунов и щебня моренного происхождения.

Слабая выщелачиваемость пород балтийского щита, составляющего фундамент Карело-Кольской области, обуславливает крайне низкую минерализацию ее вод; малым содержанием Са и бикарбонатов озера

Карелии отличаются от сходных морфологически озер Швеции и горных озер Европы.

Значительное развитие болотных ландшафтов на территории области приводит к заметному воздействию гуминовых вод на режим не только малых, но и многих крупных озер. Воды дистрофированных озер приобретают желтый оттенок и кислую реакцию pH (от 6,5 до 5,9).

Общий биомический облик озер Карело-Кольской области олиготрофный, характеризующийся слабым развитием растительности, относительно бедной донной фауной и преобладанием копепод и коловраток в составе зоопланктона. Только на юге и юго-востоке области озера дают повышенную биологическую продукцию. Эти озера являются переходными к эвтрофным водоемам Прибалтийской и Верхне-Волжской лимнологических областей.

Особенностью фауны рыб Карело-Кольской области является широкое распространение в ее водоемах сигов, ряпушки, наличие в ряде водоемов озерных лососей и форели, а также палии. В то же время карповые рыбы отличаются в этих озерах относительно медленным темпом роста.

Фауна беспозвоночных, в целом типичная для водоемов таежной зоны, включает заметное число форм стенотермохолодноводных и оксибионтных. Многие реофильно-речные формы в условиях Карело-Кольской области живут в озерах.

Кормовые ресурсы водной фауны для рыб в целом невелики, средняя биомасса дна (более чем по 70 озерным водоемам Карелии) составляет всего около 25 кг/га. Однако в озерах области встречаются реликтовые ракообразные, представляющие высокоценный корм для сиговых и других рыб.

Карело-Кольская область сильно вытянута с севера на юг от 69° 59' (п-ов Рыбачий) до 59° 45' (Ивановские пороги на р. Неве) с. ш., что обуславливает значительную неоднородность элементов ее ландшафта, в том числе и озер, в природном отношении.

Достигнутая за последние годы сравнительно высокая изученность озер Карелии позволяет поставить на очередь вопрос о детальном лимнобиологическом районировании территории Карело-Кольской лимнобиологической области.

Комплексными исследованиями на 1 января 1956 г. охвачено свыше 80 озер. Для 81 озера мы имеем данные по биомассе бентоса, по 53 озерам — также сведения о составе популяций донной фауны. Несколько отстают пока количественные исследования зоопланктона, но все же такие материалы имеются для 26 озер разных районов Карелии. Состав ихтиофауны учтен более чем в 800 озерах Карелии.

В результате исследований, проведенных преимущественно Карельским отделением Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства и охвативших почти все крупные озера Карелии, а также Карельским филиалом Академии наук СССР и Петрозаводским государственным университетом, выявляются основные биомические типы озер Карело-Кольской области (Герд, 1947, 1949а).

Наиболее обычны в пределах Карело-Кольской лимнологической области типичные олиготрофные озера ортокладниновой группы, бентос которых представлен в основном мелкими зелеными тендидедами (35—50%), олигохетами (15—25%) и мелкими двустворчатками-пизидиум (количество последних варьирует от 12 до 45%). Во многих ортокладниновых озерах встречаются реликтовые ракообразные (чаще всего понтопорей и палласея, а также мизис).

Ихтиофауна этих озер характеризуется присутствием сига, ряпушки, местами корюшки, озерных лососей, а в наиболее глубоких озерах и палии.

Ортокладниновые озера распространены в Карело-Кольской области повсеместно от Карельского перешейка на юге, до Кольского полуострова на севере. К этому типу мы можем отнести 33 озера из числа исследованных комплексно 87 озер Карелии.

В заболоченных районах ортокладниновые озера под влиянием гуминовых вод переходят в разной степени дистрофированные озера с обедненной фауной. Это озера коретрово-ортокладнинового типа. Таких озер, преимущественно в средней Карелии, нам известно 15.

В коретрово-ортокладниновых озерах нет лососей и палии, редки сиги, рыба мелкая с замедленным темпом роста.

Весьма характерными для нашей области (хотя значительно более редкими) являются олиготрофные озера, в которых благодаря повышенной трофичности грунтов получает массовое развитие реликтовый рачок понтопорей (от 50 до 85% донной фауны). Остальные компоненты бентоса те же, что в озерах ортокладниновой группы. Во всех озерах этой группы есть палласеа, обычна и мизис.

Понтопорейных озер мы знаем пока немного (всего 7). Все они расположены в одном районе Карелии — в Заонежье. Эти озера благодаря высокой кормности для рыб (средняя биомасса дна выше 40 кг/га) представляют высокий рыбохозяйственный интерес как сиговые и ряпушковые водоемы. Обычна в них и корюшка.

Иную картину представляют, также весьма специфичные для Карело-Кольской лимнологической области, олигохетные озера. Это олиготрофные водоемы со значительными отложениями на дне железисто-рудных образований в виде гороховидной руды и железистой корочки. Развитие оруденения в целом весьма угнетающе действует на донную фауну. Олигохетные озера дают наиболее низкие показатели биомассы дна (около 5 кг/га) и являются малокормными для рыб. Значительное преобладание в них получают черви олигохеты (40—60%). Имеются также реликтовые ракообразные, но большого развития они не получают. В составе ихтиофауны олигохетных озер те же виды рыб, какие обычны для ортокладниновых озер, но рыбность их низкая (менее 3—5 кг/га). Озера этой группы встречаются в разных районах области — от Приладожья до северных ее районов; больше всего их в бассейне р. Кеми, вероятно, также р. Выга и верхней Суны.

Наконец, Карело-Кольская лимнобиологическая область, как область великих озер Европы, включает и озера-гиганты: Ладожское, Онежское, Сегозеро. Сюда же примыкают и некоторые из наиболее глубоких озер северных районов: Топозеро, Умбозеро. Эти обширные водоемы отличаются наличием сверхглубокой профундали с бедной специфической фауной немногих видов личинок тендипедид, олигохет, моллюсков. Только в этих озерах к обычному комплексу реликтовых форм прибавляется крупный полупрозрачный бокоплав-гаммаракантус (найден пока в трех озерах, в остальных озерах этой группы наличие его возможно), а также реликтовый бычок *Муохосерпалус quadricornis*.

Гаммаракантовых озер за пределами Карело-Кольской области нет. К этому биологическому типу приближаются Телецкое озеро с его своеобразной фауной глубинных амфипод, Великие озера Северной Америки, некоторые параллели дает и значительно более глубокий Байкал.

Наиболее богатой фауной, дающей высокие показатели биомассы дна (свыше 50 кг/га) и популяции донного населения, выделяются озера

южных и восточных частей Карело-Кольской области. Озера тендипединовой группы характеризуются массовым (до 70—90%) развитием крупных красных личинок *Tendipes semireductus*, иногда *Tendipes thummi*. В составе их бентоса мало олигохет, но значительное развитие получают моллюски, нередко и Apodonta, а также личинки поленок и ручейников. Реликтовых ракообразных в них нет. Неглубокие, хорошо прогреваемые, с относительно богатой для Карелии водной растительностью, озера этой группы населены обычно разнообразными видами карповых и окуневых рыб, лишь в немногих из них встречаются мелкие сиги и маломерная (обычно) ряпушка.

Тендипединовые озера сосредоточены в пространстве между Ладожским и Онежским озерами, а также на восток от Онежского озера. Эти озера по совокупности гидрологических признаков также следует считать олиготрофными, хотя им присуща значительная степень эвтрофированности.

В рыбохозяйственной классификации тендипединовые озера получают название лещовых и ряпушково-лещовых (Смирнов, 1954) и могут давать 30—40 и более *кг/га* рыбы. Благодаря крупному рыбохозяйственному значению тендипединовых озер они привлекают внимание исследовательских организаций: детально изучено 14 озер этой группы.

Сюда примыкают и некоторые озера южных районов, обедненные влиянием болотных вод. Их донная фауна значительно деградирует, усиливается роль олигохет, появляется в большом иногда количестве личинка хаборус. Нам известно 8 озер коретрово-тендипединовой группы, рыбная продуктивность их не выше 10 *кг/га*.

Таковы общие черты биономики озер Карело-Кольской лимнологической области.

Мы считаем возможным разделить ее на 15 лимнологических районов, которые по гидрографическому признаку удобно сгруппировать в три подобласти:

1. *Ладожская подобласть* (бассейн Ладожского озера, в узком смысле слова, верхней Шуи, правого берега Невы и северо-восточной части Финского залива):

1. Ладога.
2. Карельский перешеек.
3. Северное Приладожье.
4. Юго-западный болотистый район.
5. Лендерский район.

2. *Онежская подобласть* (бассейн Онежского озера, включая бассейн правого берега р. Свири, а также рек Олонки и Видлицы):

6. Онего-Ладожский перешеек.
7. Онего.
8. Водлинский район.
9. Заонежье.
10. Сунский район.

3. *Беломорская подобласть* (бассейн Белого моря в пределах Карелии и Мурманской области, бассейн Баренцова моря в пределах Кольского п-ова):

11. Выгозерский район.
12. Сегозерский район.
13. Кемский район.
14. Северный район.
15. Кольский район.

Из перечисленных районов два остаются пока слабее изученными — это Карельский перешеек (Ленинградская область) и Кольский район (северная часть Мурманской области). Эти районы мы в дальнейшем изложении не будем затрагивать, ограничиваясь в данной статье рамками Карелии (рис. 2).

Из остающихся 13 районов более исследованными являются районы Северного Приладожья, Юго-западный болотистый, Лендерский район, Онего-Ладожский перешеек и Заонежье, хорошо исследовано также Онежское озеро. По остальным 7 районам материалы менее полны, а по Водлинскому району их почти нет.

Перейдем к краткой характеристике отдельных районов.

А. ЛАДОЖСКАЯ ПОДОБЛАСТЬ

Включает 4 юго-западных района вместе с Ладожским озером. Озера гидрографически принадлежат к бассейну р. Вуоксы и др. притоков Ладожского озера, но граница под области на северо-востоке включает и некоторые водоемы бассейна верхней Шуи, а на юго-востоке она не охватывает озер Видлицы, Олонки и Свири.

Озера отличаются средней и пониженной продуктивностью дна (не выше 19 кг/га), рыбохозяйственное значение их (кроме Ладожского озера) также не очень велико.

1. Северное Приладожье

На западе прилегает к границе с Ленинградской областью, с севера район ограничен государственной границей с Финляндией, на юге — Ладожским озером, причем северные фиордообразные заливы Ладоги мы считаем возможным включить в состав водоемов этого района. На востоке к Приладожью мы относим бассейны рек Янисёки и Китенёки до 62° 40' с. ш.

Северное Приладожье в этих границах включает административные районы — Куркийокский, Сортавальский и западную часть Суоярвского района.

Климатические показатели района: обилие осадков (550—650 мм) и относительная мягкость зимы. Ледовый период здесь короче, чем в других районах Карелии — 148 дней. Озера замерзают во второй половине ноября и вскрываются к 15 апреля.

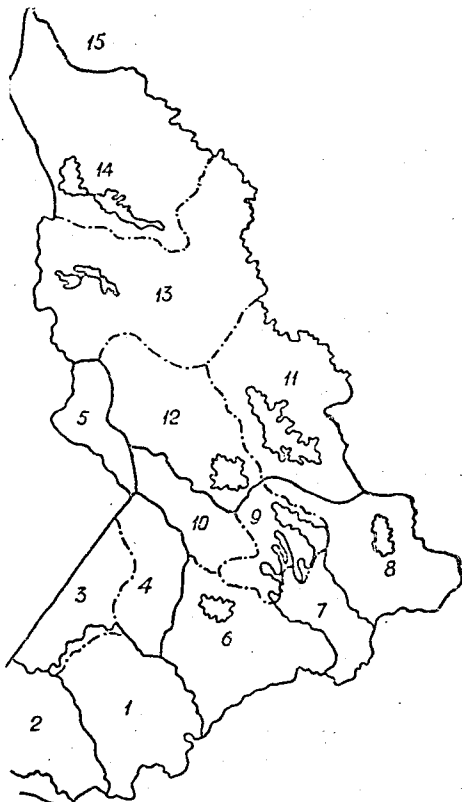


Рис. 2. Биолимнологические районы Карело-Кольской области:

1-5—Ладожская подобласть: 1—Ладога; 2—Карельский перешеек; 3—Северное Приладожье; 4—Юго-западный болотистый р-н; 5—Лендерский р-н. 6-10—Онежская подобласть: 6—Онего-Ладожский перешеек; 7—Онего; 8—Водлинский р-н; 9—Заонежье; 10—Сувский р-н. 11-15—Беломорская подобласть: 11—Выгозерский р-н; 12—Сегозерский р-н; 13—Кемский р-н; 14—Северный р-н; 15—Кольский р-н.

Рельеф Приладожья неровный, холмистый; с выходами коренных пород по берегам озер и фиордов Ладogi. Почвы преимущественно дерново-подзолистые, супесчаные, валуново-каменистые. Хвойные леса (ель, сосна), береза. Заболоченность невелика.

Район сравнительно населенный, по берегам озер деревни, участки пашен, огородов, лугов.

Больших озер немного. Около 15 озер площадью свыше 5 км², в том числе наиболее крупное озеро района Янисярви. Озера разнообразны по характеру котловины, некоторые из них относительно глубоки.

Изученность водоемов района недостаточна. Ряд небольших озер преимущественно Сортавальского района описан в известной монографии К. Валле (Valle, 1927—1928). Озера бассейна Янисёки и Толваёки исследованы значительно позднее Карельским отделением ВНИОРХ и Петрозаводским государственным университетом.

Большинство озер северного Приладожья можно отнести к типу ортокладининовых озер, в донной фауне их преобладают мелкие зеленые тендипедицы, пизидиум, олигохеты. В некоторых из этих озер найдены отдельные виды реликтовых ракообразных. Встречаются здесь нередко и раки. Средняя биомасса ортокладининовых озер Приладожья около 19,0 кг/га.

Наряду с этим встречаются и озера в известной степени дистрофированные с развитием рудных отложений на дне. В фауне таких озер преобладают малощетинковые черви, встречается иногда коретра (Chaobogus). Биомасса бентоса олигохетных озер значительно ниже и составляет около 7,7 кг/га.

Отдельные небольшие озера (Питкярви, Саркярви) значительно эвтрофированы. В их донной фауне преобладают крупные красные личинки тендипедид, встречается иногда анодонта. В таких озерах встречена и лужанка (Viviparus viviparus), вообще в Карелии очень редкая. Биомасса дна тендипединовых озер высока: в оз. Питкярви она достигает 67,8 кг/га.

Средний показатель биомассы дна для 9 озер Приладожья 19,1 кг/га. Плотность донных организмов 722 на 1 м² (табл. 1).

Таблица 1

Количественные показатели донной фауны озер Приладожья

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Плотность организмов (на 1 м ²) | Биономический тип | Автор исследования |
|------------------------|------------------------------------|------------------------|---|-------------------|----------------------|
| Вахвяярви | 11 | 28,4 | 2503 | тендипединовый | Б. Александров, 1947 |
| Гюмпояляярви | 5,4 | 11,0 | 240 | олигохетный | К. Валле, 1927 |
| Куоккаярви | 2,5 | 6,8 | 269 | " | " |
| Лавиярви | 2,3 | 6,5 | 277 | " | " |
| Питкярви | 1,7 | 67,8 | 240 | тендипединовый | " |
| Ристиярви | 1,5 | 19,5 | 148 | ортокладининовый | " |
| Суйстамо | 8,8 | 9,2 | 1012 | ортокладининовый | Б. Александров, 1947 |
| Толваярви | 10,6 | 16,4 | 1232 | ортокладининовый | О. Гордеев, 1948 |
| Янисярви | 204,3 | 6,5 | 543 | олигохетный | Б. Александров, 1947 |

Планктон озер Приладожья не изучен. В наиболее крупном из озер — оз. Янисярви среднее число рачков на 1 м^2 летом составляет около 3000 экз.

Рыбохозяйственное значение небольших приладожских озер невелико. В них встречаются, наряду с окунем, щукой и плотвой, также лещ и ряпушка (21% озер); в некоторые озера, близкие к Ладоге, заходят лосось и угорь. Сиговых озер немного (не более 8%). В качестве южных элементов ихтиофауны можно отметить карася и местами редкого для Карелии линя. Промысловое значение имеют раки.

2. Юго-западный болотистый район

Северная часть этого района в пределах Суоярвского административного района охватывает верхнюю часть бассейна р. Шуи и ее притока Ирсты с крупными озерами Суоярви и Салонярви. На юге в пределах Питкярантского и частично Пряжинского административных районов в него входят бассейны притоков Ладожского озера Ууксунёки с оз. Лоймола и Тулемаёки с Тулемозером.

Осадков много: 550—612 мм, испарение 200 мм. Ледовый период на озерах около 160 дней — с середины ноября до конца апреля.

Рельеф района низменный, слабо всхолмленный, высотные отметки от 5 м на юге до 150 м в северной части. Почвы подзолисто-суглинистые и супесчаные. Заболоченность весьма значительна. Зеленомошные темнохвойные леса чередуются с пространствами болот с редкой порослью сосны.

В районе довольно много озер; кроме упомянутых выше крупных озер встречается много мелких лесных ламб с черной водой.

Некоторые озера восточного Приладожья изучались К. Валле (1927—1928). Позднее значительное внимание крупным дистрофированным озерам бассейна верхней Шуи было уделено Западно-Карельской экспедицией Петрозаводского государственного университета (1948 г.).

Озера района отличаются кислой реакцией воды, цвет ее желтоватый, иногда темный (оз. Найстенярви). Влияние болотных вод сказывается на слабом развитии водной растительности: почти полностью отсутствуют рдесты, зона погруженных растений представлена едва ли не одним ежеголовником. Бедна и донная фауна этих озер. Средний показатель биомассы дна по 6 исследованным количественно озерам составил 2,6 кг/га. В составе донной фауны преобладают олигохеты, мелкие зеленые тендипедида, иногда в значительном количестве личинки коретры. Реликтовых ракообразных в этих озерах нет, бедна фауна личинок поденок, почти нет личинок стрекоз, моллюсков мало и представлены они мелкими варнететами. Плотность донной фауны очень низка — в среднем около 100 организмов на 1 м^2 (табл. 2).

Таблица 2

Количественные показатели донной фауны озер
Юго-западного болотистого района

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Плотность организмов (на 1 м ²) | Биономический тип | Автор исследования |
|-----------------------|------------------------------------|------------------------|---|-------------------|--------------------|
| Найстенярви | 14,0 | 2,76 | 110 | коретровый | О. Гордеев, 1948 |
| Салменярви | 2,5 | 1,2 | 28 | . | К. Валле, 1927 |
| Салонярви | 40,0 | 5,3 | 68 | . | С. Герд, 1948 |
| Сонгерярви | 1,0 | 0,8 | 18 | . | К. Валле, 1927 |
| Суоярви | 50,0 | 2,8 | 227 | . | С. Герд, 1948 |
| Тулемозеро | 13,2 | 4,3 | 173 | . | О. Гордеев, 1948 |

Зоопланктон озер района мало изучен. В менее дистрофированном оз. Суоярви на 1 м³ насчитывается в июле до 12400 рачков, в более кислом оз. Салонярви всего 4000. Более половины организмов зоопланктона составляют коловратки.

Ихтиофауна обедненная: в немногих озерах есть ряпушка, других сиговых и лососевых рыб нет. Рыба преобладает второсортная (окунь, щука, плотва) с замедленным темпом роста. Лучше других развивается елец (например, в оз. Салонярви).

3. Лендерский район

Этот лимнологический район, расположенный в средней Карелии (западная часть Ругозерского административного района) между 62° 45' и 64° 10' с. ш., принадлежит бассейну Ладожского озера. Реки Лендерка, Койтайки и Хаттуёки, принимающие сток озер Лендерского района, текут к западу на территорию Финляндии, где через систему р. Пиелисёки входят в состав верховьев обширного бассейна Вуоксы.

Лендерский район, расположенный у западной границы республики, отличается влажным климатом: осадков 507—562 мм, испарение 200 мм. Замерзают озера около 14 ноября, освобождаются ото льда 26 апреля.

Рельеф возвышенный, сельговый, высотные отметки достигают 156—205 м над уровнем моря. Почвы подзолисто-супесчаные, валунно-каменистые.

По геоботаническому районированию Лендерский район входит в северо-карельский горно-лесной округ осветленных темнохвойных лесов. Населенность района невысокая, возделанных земель мало. Заболоченность средняя.

Район изобилует озерами. Площадь их составляет не менее 11% территории района. Крупных озер площадью свыше 5 км² насчитывается более 20.

Озера Лендерского района исследованы в 1949 г. научной партией Б. М. Александрова (Карельское отделение ВНИОРХ), данные которого и приводятся ниже.

Лендерские озера — это средней глубины олиготрофные озера, частично подверженные воздействию гуминовых болотных вод с желтоватой водой и сравнительно скудным развитием водной растительности. Однако угнетающее влияние болотных вод не сказывается здесь так резко, как в озерах Юго-западного болотистого района. Средний показатель биомассы дна лендерских озер 8,7 кг/га, плотность донной фауны 833 организма на 1 м² (табл. 3).

Таблица 3

Количественные показатели донной фауны лендерских озер
(по Б. М. Александрову, 1949)

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Плотность организмов (на 1 м ²) |
|------------------------|---------------------------------------|---------------------------|--|
| Куйккасельга | 11,9 | 7,2 | 1007 |
| Лексозеро | 178,4 | 7,1 | 503 |
| Лендерское | 8,7 | 7,7 | 717 |
| Лоутозеро | 12,1 | 9,4 | 859 |
| Ровкульское | 79,8 | 11,2 | 919 |
| Сулаозеро | 35,7 | 8,2 | 835 |
| Торосозеро | 25,3 | 10,1 | 1058 |

Биономический облик озер не вполне ясен. Они близки к ортокладниновому типу, в составе донной фауны преобладают мелкие зеленые тендипедиды, но в то же время значительное развитие получают моллюски пизидиум. Реликтовых ракообразных ни в одном из лендерских озер не найдено.

По зоопланктону данные имеются лишь по Лексосеру, где, по материалам В. В. Урбан (1949), насчитывается 5500 рачков на 1 м³ воды.

В водах бассейна р. Лендерки известны 17 видов рыб. Сиги встречаются в половине озер (51%), ряпушка — в большинстве озер (61%). В 11% озер есть форель и кумжа. Палии в лендерских озерах нет, также не встречены здесь судак, карась густера. А. Ф. Смирнов (1954) характеризует эти озера как лещово-ряпушковые по преимуществу, их рыбная продукция может составить до 15 кг/га, но озера промыслом не освоены.

Б. ОНЕЖСКАЯ ПОДОБЛАСТЬ

Онежская подобласть включает 4 южных района и Онежское озеро. Ее озера гидрографически связаны с бассейнами рек Шуи, Суны, Водлы и других притоков Онежского озера, но на юго-западе мы частично включаем сюда также и водоемы, тяготеющие к Ладоге и р. Свири.

Озера подобласти отличаются разнообразием биономического облика и значительно более высокой, чем в Ладужской подобласти и в северных районах, продуктивностью бентоса и планктона. Рыбохозяйственное значение озер Онежской подобласти исключительно велико — на их долю падает свыше 75% всего вылова рыбы на внутренних водоемах Карелии.

4. Онего-Ладужский перешеек

Онего-Ладужский перешеек занимает самую южную часть территории Карелии и, доходя до правого берега р. Свири, входит на юге частично в пределы Ленинградской области.

Ограниченный на востоке Онежским озером, а на западе берегом Ладужского озера, он включает в себя озера бассейна р. Свири с ее притоками (Ивина, Важина), рек Олонки и Видлицы, среднюю часть бассейна р. Шуи от Шотозера на западе до ее устья в Логмозере на востоке, но без системы кончезерских озер.

На Онего-Ладужском перешейке лежат целиком южные районы Карелии — Олонецкий, Пряжинский и южная часть Прионежского района с г. Петрозаводском.

Онего-Ладужский перешеек по сравнению с другими районами Карелии отличается относительно более короткой зимою. Его водоемы, замерзая во второй половине ноября, освобождаются ото льда уже в 20-х числах апреля. Длительность ледового периода около 154 дней. Среднее годовое количество осадков от 580 мм на западе до 516 мм на востоке района, испарение 200—250 мм.

Рельеф местности низменный, гипсометрические отметки от 5 м на западе до 105 м на северо-востоке района. К Ладужскому озеру прилегает Олонецкая равнина, вдоль южной части западного берега Онежского озера тянется Шокшинская гряда, большая же часть перешейка представляет холмистую местность с преобладанием форм аккумулятивного ледникового и водно-ледникового рельефа: моренные холмы, камы и озы.

Почвы преимущественно подзолисто-супесчаные и песчаные, валунно-каменистые; на Олонецкой равнине — в комплексе с глеевыми и торфяно-подзолистыми.

Через Карельский перешеек и Онежско-Ладожский перешеек, несколько южнее Сямозера, многими палеогеографами-четвертичниками картируется так называемый „Ловеновский пролив“, в ильдиевое время будто бы соединявший воды Северного моря с водами Древнебалтийского. Нам кажется более убедительной, именно в свете данных гидробиологии, точка зрения противников такого соединения. Их взгляды К. К. Марков (1933) формулирует следующими словами: „Балтийское Ильдиевое море в области Карельского перешейка представляет весьма кратковременную стадию осолонения Балтики. Оно проникло в Ладожскую котловину только через северную часть Карельского перешейка. Пролива к Онежскому озеру, а тем более сквозного Балтийско-Беломорского пролива, вне всякого сомнения, не было“. Точку зрения К. К. Маркова разделяют также в своих исследованиях Г. С. Бискэ и Г. Ц. Лак (1955). Прилегающие к Ладожскому озеру участки Олонецкой равнины, конечно, могли временно входить в зону древнебалтийской трансгрессии, показателем чего является, например, нахождение Л. А. Кудерским (1956) в Коткозере (в 40 км западнее Ладоги) *Mysis oculata* var. *relicta* Lovén.

Леса района сильно разрежены рубкой; геоботаники выделяют этот район в юго-восточный округ полосы зеленомошных темнохвойных лесов Карелии.

Онего-Ладожский перешеек принадлежит к числу наиболее населенных частей Карелии, по берегам озер обычны деревни и поселки, окруженные огородами и полями.

Район богат озерами. Всего больше их в средней части перешейка — около 400 озер на 10 км², в Приладожской низменности — около 100 и всего меньше по западному берегу Онежского озера — около 20 на 10 км².

Из числа более крупных озер в бассейне р. Свири можно отметить Мегрозеро, оз. Долгое; в бассейне р. Олонки — Коткозеро; в бассейне р. Видлицы — Ведлозеро. Самое крупное из озер Онего-Ладожского перешейка Сямозеро окружено множеством мелких озер с общим стоком через р. Сяпсю в р. Шую. Целые группы озер лежат по р. Шуе — Шотозеро, Вагатозеро, Пряжинское; по ее южным притокам — Крошнозеро, Миккельское, Святозеро, Лижемское, Пелдозское и др. В восточной части района можно отметить озера Машозеро, Лососинское и Логмозеро, в которое своими тремя рукавами впадает р. Шуя вблизи г. Петрозаводска. Этот водоем, соединяясь Соломенским проливом с Петрозаводской губой Онежского озера, собственно, должен рассматриваться как один из заливов Онежского озера. По своему биомическому облику неглубокое Логмозеро, однако, довольно сходно с озерами средней Шуи, почему мы его и относим к данному биолимнологическому району.

Озера южной Карелии принадлежат к типу моренных озер. Очертания их неправильные: от совершенно округлых, как Вагатозеро, Шотозеро, Миккельское, до причудливо-лопастных с широкими заливами по берегам озер Сямозера, Ведлозера, Коткозера и др. Преобладает валунно-каменистая или песчаная литораль, скалистых берегов нет, мало выражены и бараньи лбы по мысам и островам.

Глубины озер относительно невелики и лишь в немногих из них, как например, в Сямозере и Топозере можно проследить наличие неглубоких тектонических линий в их котловине.

В пределах Онего-Ладожского перешейка мы можем отметить относительно хорошую изученность многих озер. Значительные рыбные богатства озер бассейна р. Шуи привлекли внимание научно-исследовательских организаций Карелии. Некоторые из этих озер, как например, Сязозеро, Крошнозеро, Ведлозеро и Миккельское озеро многократно посещались научными экспедициями, и их рыбное хозяйство находится под систематическим наблюдением специалистов.

Озера Онего-Ладожского перешейка по сравнению с остальными водоемами республики характеризуются значительной трофичностью. По берегам их, особенно в устьях рек, развиты относительно густые заросли водных растений; дно озер, на значительном пространстве мелководное; покрыто грубодетритной богатой органическими веществами гиттией; рудные отложения или отсутствуют, или, как в самом крупном из озер — Сязозере, занимают незначительные участки дна. Небольшая глубина озер обеспечивает хорошее прогревание водной толщи в летние месяцы и значительное перемешивание воды в ветреную погоду. Кислородный режим в большинстве озер вполне благоприятный, в зимнее время местами наблюдается снижение содержания растворенного в воде кислорода до 50 и даже до 30% насыщения.

По общей сумме природных условий озера эти, несомненно, составляют переход от олиготрофных озер Карелии к эвтрофным озерам Прибалтийской и Верхне-Волжской лимнологических областей. Мы называем их семи-олиготрофными, поскольку при заметной трофичности озера эти сохраняют даже зимою благоприятный кислородный режим и в большинстве пригодны для обитания сига и ряпушки.

Явления дистрофированности озер в описываемом районе сравнительно редки (Пряжинское, Машозеро и отчасти Лососинское). В бассейне р. Видлицы, на западе района, подпруженное плотиной Ведлозеро за последние годы все более заметно подвергается воздействию болотных вод. В таких озерах наблюдается слабое развитие растительности, присутствие *Chaobogus* и заметное обеднение донной фауны.

Фаунистически озера района характеризуются полным отсутствием представителей реликтового комплекса. В ряде озер найдены сравнительно южные формы водных животных: например, водный клоп *Arhelochirus* (Сязозеро), из рыб — сом (Шотозеро), синец и сырть (Сязозеро), головль (Вагатозеро, Сязозеро), в нескольких озерах района известна щиповка, в Сязозере и Крошнозере ловится судак. В реках и озерах бассейна р. Свири хорошо представлены раки, причем не только длиннопалый, но и широкопалый рак (оз. Токари).

По общему аспекту бентоса озера района в большинстве являются тендипединовыми с массовым развитием личинок тендипедид (до 70—90% биомассы дна) и особенно крупной личинки *Tendipes semireductus*, иногда *Tendipes batorphilus*. Наряду с тендипедидами в составе бентоса заметны моллюски, пизидиум, сфериум и анодонта, на менее глубоких местах — личинки поденок и ручейников. Червей — олигохет и нематод (кроме мермитид) относительно немного, иногда они совсем подавляются массовым развитием тендипедид. Такой состав бентоса надо считать высококормным для рыб. Средняя биомасса дна, вычисленная по 19 озерам района (табл. 4), составляет 44,6 кг/га; в Крошнозере она достигает рекордных для Карелии показателей 210 кг/га. Наиболее низкие цифры биомассы дна дают дистрофированные озера — Машозеро и Лососинское. Плотность донной фауны в озерах перешейка — 1055 организмов на 1 м² (среднее для 17 озер).

Таблица 4

Количественные показатели донной фауны озер
Онего-Ладожского района

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Плотность организмов (на 1 м ²) | Биономический тип | Автор исследования |
|--------------------------|------------------------------------|------------------------|---|--------------------------|----------------------|
| Ведлозеро | 70,0 | 28,1 | 530 | тендипединово-коретровый | Е. Ботвинник, 1951 |
| Вохтозеро | 5,0 | 106,0 | 1996 | тендипединовый | О. Гордеев, 1949 |
| Иматозеро | 3,0 | 36,9 | 786 | " | С. Герд, 1933 |
| Каскеснаволоок | 5,0 | 12,1 | 459 | " | В. Соколова, 1953 |
| Крошнозеро | 10,0 | 210,0 | 2303 | " | Б. Александров, 1948 |
| Логмозеро | ок. 15,0 | 36,0 | — | " | С. Герд, 1937 |
| Лососинское | 15,3 | 8,4 | 281 | коретровый | О. Гордеев, 1949 |
| Маньга | ок. 1,0 | 64,4 | 821 | тендипединовый | В. Соколова, 1952 |
| Машозеро | 12,0 | 7,2 | 569 | коретровый | О. Гордеев, 1949 |
| Миккельское | 7,5 | 29,8 | 971 | тендипединовый | В. Соколова, 1953 |
| Оскарви | 2,8 | 11,9 | — | " | С. Герд, 1933 |
| Павшойла | 13,0 | 20,7 | 1686 | " | Завьялова, 1947 |
| Пелдожское | 6,0 | 119,3 | 3800 | " | Б. Александров, 1949 |
| Пряжинское | 4,0 | 5,5 | 162 | коретровый | В. Соколова, 1953 |
| Святозеро | 16,0 | 90,0 | 5000 | тендипединовый | О. Гордеев, 1949 |
| Сямозеро | 276,0 | 18,6 | 1500 | " | С. Герд, 1933 |
| Топозеро | 6,5 | 5,7 | 1000 | ортокладинновый | Беляева, 1949 |
| Чогозеро | ок. 4,0 | 66,0 | 943 | тендипединово-коретровый | В. Соколова, 1953 |
| Шаньгима | ок. 3,0 | 99,0 | 1906 | тендипединовый | В. Соколова, 1953 |

В озерах Онего-Ладожского района исключительно богат и зоопланктон (табл. 5). В открытой части большинства озер он имеет обогащенно-пелагический аспект (около 40 тысяч рачков на 1 м³), в заливах и по берегам — переходящий в литоральный кладоцерного типа планктон (до 80 тысяч рачков на 1 м³).

Таблица 5

Рачковый зоопланктон некоторых озер
Онего-Ладожского перешейка (июль-август)

| Название озера | Плотность организмов (на 1 м ³) | Автор исследования |
|--------------------------------------|---|---------------------|
| Ведлозеро | 38 000 | Л. Гордеева, 1953 |
| Миккельское | 31 300 | З. Филимонова, 1952 |
| Павшойла | 96 000 | М. Поливанная, 1947 |
| Святозеро | 17 000 | В. Урбан, 1951 |
| Сямозеро в целом | 31 500 | З. Филимонова, 1956 |
| Курмойльская губа Сямозера | 41 900 | М. Поливанная, 1947 |
| Топозеро | 10 600 | В. Урбан, 1951 |

Богатство донной фауны озер Онего-Ладожского района создает в них наилучшие в условиях Карелии возможности для развития рыб. Лещовые и лещово-ряпушковые озера этого района выделяются высокими уловами леща, судака, щуки, окуня и ерша. В то же время во многих озерах (около 10%) живут сиги, ряпушка, местами корюшка. В небольшом Топозере ряпушка достигает до 190 мм длины и до 68 г веса. В этом же озере встречается редкий в Карелии карась.

Изучение природных условий озер Онего-Ладожского перешейка заставляет считать их весьма перспективными для развития интенсивного рыбного хозяйства с выловом высокоценной рыбы (лещ, судак, крупная щука, сиги, ряпушка). Рыбохозяйственную продуктивность озер Онего-Ладожского района А. Ф. Смирнов (1954) определяет в 30 кг/га, а в Крошнозере — до 42 кг/га.

5. Водлинский район

Этот обширный район лежит на восток от Онежского озера до границ Карелии с Вологодской и Архангельской областями, включая в себя весь Пудожский район и узкую прионежскую полосу Медвежьегорского района с бассейнами рек Водлы, Черной, Муромки.

По климатическим условиям Водлинский район отличается большей континентальностью по сравнению с западными частями Карелии. Осадков здесь выпадает от 520 до 570 мм в год, испарение 200—250 мм. Лето теплое, но зима холодная, и ледовый период на озерах длится с середины ноября до мая — не менее 160 дней.

Рельеф холмистый, аккумуляционно-ледниковый, моренного типа. На западе вдоль Онежского озера развиты озерные пески и местами хорошо выражены дюны. Почвы подзолистые, суглинистые и супесчаные, валунно-каменистые. Местами наблюдается значительная заболоченность.

Как и предыдущие районы, бассейн р. Водлы входит в состав полосы зеленомошных темнохвойных лесов Карелии, образуя особый онежско-водлинский округ, характеризующийся наличием некоторых восточных ингредиентов флоры (например, лиственницы).

Озера района изучены мало, хотя число их значительно. Среди более крупных озер — Водлозеро (368 км²), Сумозеро, Тагозеро, Муромское и др. Можно считать, что при известной биомической пестроты для бассейна р. Водлы более характерны озера повышенной трофичности, близкого к тендипединовому типу. В некоторых озерах возможно наличие реликтовых ракообразных, найденных Г. Ю. Верещагиным (1924) в соседних озерах кенозерской группы (бассейн р. Онеги).

По данным Л. И. Перцевой, биомасса Водлозера (летом 1955 г.) определялась цифрой 26,1 кг/га, плотность бионтов — 780 на 1 м². По общему аспекту донной фауны (наличие беззубок, преобладание красных тендипедид) озеро, по-видимому, близко к тендипединовым озерам Онего-Ладожского перешейка.

По оценке ихтиологов водлинские озера ряпушково-лещовые, лещово-ряпушковые и лещовые. Рыбная продуктивность Водлозера определяется в 20 кг/га.

К этому району мы относим также отчленяющиеся от Онежского озера (Повенецкого Онега) его восточные заливы, мелководные и высоко трофичные (Возрица губа и Челмужская губа).

Возрица губа площадью 57 км² имеет биомассу дна в 100,9 кг/га, плотность бионтов около 500 на 1 м², в составе донной фауны преобладают тендипедида (до 80%).

Челмужская губа площадью 35 км² имеет биомассу в 36,6 кг/га и плотность бионтов до 1300 на 1 м², также с преобладанием тендипедид.

Оба залива имеют крупное рыбохозяйственное значение, особенно Возрица губа, в которой осенью идет массовый лов нерестовой ряпушки.

Дальнейшая эволюция таких заливов прослеживается на примере Муромского озера, вполне отчленившегося от Онежского озера. Муромское озеро сильно заросло растениями, мелководно и обильно донной фауной. Тип озера тендипединовый.

6. Заонежье

В этот лимнологический район входят озера, усеивающие территорию между вытянутыми на север губами Онежского озера и далее на запад до Спасской губы и оз. Сандал.

В Заонежье включаются целиком Заонежский и Кондопожский административные районы, а также юго-восточная часть Петровского района и небольшая территория на севере Прионежского района.

Климатические показатели Заонежья типичны для средней Карелии. Осадков от 520 до 550 мм, испарение 200—225 мм. Ледовый режим на озерах с 23 ноября по 10 мая — около 150 дней.

Заонежье — классический сельговый район с продольными грядами морен и скалистых кряжей высотой до 137 м над уровнем моря и такими же удлинненными озерами в понижениях между сельгами; иногда на месте прежних озер отмечаются болота и луговые низины.

Район отличается слабой заболоченностью, почвы подзолисто-суглинистые и суглинисто-супесчаные, валунно-каменистые. Замечательны темноцветные почвы на востоке Заонежского п-ова, развитые на выходах шунгитовых сланцев и отличающиеся высоким плодородием. Озера в районе залегания шунгитов (Путкозеро, Гахкозеро) выделяются повышенной трофичностью.

Заонежье входит в полосу зеленомошных темнохвойных лесов, образуя особый флористический округ. В составе флоры Заонежского округа местами наблюдаются реликты широколиственного леса (липа, вяз), теперь почти исчезнувшие. Здесь около Шуньги расположен и заповедник насаждений карельской березы.

Заонежье исключительно богато озерами, которые занимают не менее 15% площади района. В числе более крупных озер — Космозеро в бассейне р. Суны, Пертозеро, Кончезеро, Укшозеро в бассейне р. Шуи, Лижмозеро, Путкозеро, Чужмозеро, Яндомозеро и др. со стоком в заливы Онежского озера через небольшие речки и ручьи.

Котловины озер обычно тектонические, глубокие, берега их носят яркие следы ледниково-эрозионной деятельности (скалы, бараньи лбы и т. д.). Обычна скалистая и каменисто-валунная литораль. Заросли развиты в истоках рек.

Во многих озерах Заонежья сохранились реликтовые ракообразные. Мы насчитываем 17 озер этого района, в которых найдена мизис, реликтовые бокоплавы или лимнокалянус. Особенно заметное обилие получает в ряде озер (Путкозеро, Чужмозеро, Гахкозеро) понтопорей, занимающая иногда первенствующее место в составе донной фауны. Хорошо развиты в таких озерах личинки тендипедид, поденок, ручейников, различные виды моллюсков. Все это делает озера Заонежья весьма кормными для рыб и в сочетании с хорошей обеспеченностью воды растворенным кислородом и значительными глубинами озер позволяет считать Заонежский район исключительно благоприятным для развития рыболовства, базирующегося на вылове ценных сиговых рыб.

Озера понтопорейного типа с высокими показателями биомассы дна (в Путкозере до 170 кг/га) встречаются исключительно в этом лимнологическом районе. Последнее обусловлено как моментами исторического порядка (озера Заонежья несут явные черты недавнего отчленения от Онежского озера), так и общей совокупностью благоприятных для реликтовых организмов условий в этих типично олиготрофных озерах.

Но не все озера этого района являются понтопорейными. Во многих из них реликтовые рачки не составляют преобладающего элемента фауны, а в некоторых озерах (Вашозеро) они отсутствуют. Эти озера характеризуются комплексом ортокладин и других мелких тендипедид, присутствием олигохет и нематод, моллюсками пизидиум, представляя типичные ортокладинные озера. Средние показатели биомассы дна и плотности донного населения в них значительно ниже, чем в озерах понтопорейного типа. Дистрофированные болотными водами коретровые озера встречаются лишь среди небольших ламб (Крюкламба, Польшамба).

Изученность озер Заонежья сравнительно высокая. Они привлекали к себе внимание исследователей, начиная с К. Ф. Кесслера (1868), который еще в 1866 г. первым исследовал фауну Путкозера и Укшозера. Специальную работу озерам Заонежья посвятил участник Олонецкой научной экспедиции П. Ф. Домрачев (1949).

В наше время озера этого района подробно изучались экспедициями Карельского филиала Академии наук СССР и Карельского отделения ВНИОРХ (табл. 6).

Таблица 6

Количественные показатели донной фауны озер Заонежья

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Плотность организмов (на 1 м ²) | Биономический тип | Автор исследования |
|------------------------|------------------------------------|------------------------|---|-------------------------|-----------------------|
| Вангозеро | 9,7 | ок. 30,0 | — | ортокладинный | Б. Александров, 1948 |
| Вашозеро | 9,6 | 37,1 | — | " | Б. Александров, 1948 |
| Габозеро | 9,0 | 20,1 | 1500 | " | Н. Попова, 1936 |
| Гомсельгское | 3,3 | 10,4 | — | ортокладинно-коретровый | О. Гордеев, 1950 |
| Долгая ламба | 1,5 | 12,3 | 1000 | понтпорейный | О. Гордеев, 1947 |
| Коверламба | — | 47,6 | 1891 | тендипединовый | О. Гордеев, 1947—1951 |
| Крюкламба | — | 4,1 | 373 | коретровый | Э. Попова, 1954 |
| Лижмозеро | 104,0 | 28,1 | — | ортокладинный | Б. Александров, 1948 |
| Мунозеро | 20,0 | 26,9 | 1283 | " | И. Дарова, 1948 |
| Пертозеро | 28,3 | 26,0 | 2080 | понтпорейный | Н. Попова, 1936 |
| Польшамба | 1,4 | 6,7 | 395 | коретровый | Э. Попова, 1954 |
| Путкозеро | 24,0 | 169,4 | 7919 | понтпорейный | О. Гордеев, 1948 |
| Укшозеро | 41,0 | 26,9 | 1290 | ортокладинный | О. Гордеев, 1950 |
| Сургуба Укшозера | — | 76,0 | 2700 | понтпорейный | Н. Попова, 1936 |
| Чужмозеро | 7,9 | 56,7 | — | " | Б. Александров, 1948 |

Средний показатель биомассы дна для 15 озер этого района — 46,5 кг/га, но в озерах понтопорейного типа он возрастает до 78,8; в ортокладинных озерах биомасса дна ниже и составляет в среднем 25,7 кг/га.

Северные заливы Онежского озера, глубоко вдаваясь в материк, по существу являются сравнительно изолированными от основного плеса водоемами. Некоторые из них, как например, Кефтьень губа и Святуха губа, почти превратились в самостоятельные озера. Это дает нам право включить большинство северных заливов Онежского озера в лимнологический район Заонежья (табл. 7). Мы исключаем из их числа только самую глубокую с обрывистыми берегами Чорга губу, которая продолжает тектоническую котловину Большого Онега и южную часть Повенецкого залива (на юг от линии Кузаранда — Песчаное), непосредственно связанную с плесом Малого Онега. К Заонежскому лимнологическому району должен быть отнесен и сравнительно неглубокий, изобилующий островами, Сенногубский пролив между материком и Большим Климецким островом.

Таблица 7

Общие показатели некоторых северных губ Онежского озера
(По данным С. В. Герда, 1937—1947 гг.)

| Название губы | Площадь (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Плотность организмов (на 1 м ²) | Биономический тип |
|----------------------------------|---------------------------------|------------------------------|---|-------------------|
| Петрозаводская губа | 123 | 27,2 | ок. 600 | ортокладниновый |
| Горская губа | 27 | 12,6 | до 900 | ортокладниновый |
| Илемская губа | 10 | 4,8 | ок. 450 | олигохетный |
| Толвуйское Онего | 150 | 24,0 | ок. 700 | ортокладниновый |
| Пялемское Онего | 339 | 60,0 | ок. 350 | ортокладниновый |
| Большая губа Повенецкого Онега . | 273 | 9,3 | ок. 500 | гаммаракантовый |

По четырем плесам ортокладнинового типа средняя биомасса дна составляет 30,9 кг/га, несколько превышая показатели соответственного типа озер. Губа Илемская с ее сильной рудоносностью дна и преобладанием олигохет, также очень глубокая Большая губа дают низкие цифры биомассы и плотности бентоса.

Плотность донной фауны в озерах Заонежья еще выше, чем в озерах Онего-Ладожского перешейка: по 6 озерам средняя плотность бионтов 2349 на 1 м².

По планктону озера Заонежья также могут расцениваться как высококормные, хотя и уступают озерам южной Карелии. Летом на 1 м³ воды в заонежских озерах насчитывается в среднем 15 700 рачков. Но во многих водоемах эта цифра значительно выше. Так, почти отчленившаяся от Онежского озера Кефтьень губа на 1 м³ воды содержит 38 тысяч ракообразных планктона (табл. 8).

Не слишком крупные по акватории озера Заонежья, тем не менее, представляют высокий рыбохозяйственный интерес. Среди них преобладают (Смирнов, 1954) озера сигово-корюшковые и ряпушково-корюшковые. Некоторые озера, например, Чужозеро, Мунозеро отличаются очень крупной ряпушкой. Местами встречаются лещ и карась. В целом при надлежащей постановке рыбоводных работ Заонежье может стать рассадником значительного количества сегов, ряпушки, корюшки и другой ценной рыбы (Мельянец, 1956). Рыбохозяйственная продуктивность этих озер не ниже 10 кг/га.

Таблица 8

Количественные показатели рачкового планктона
некоторых водоемов Заонежья

| Название водоема | Количество экземпляров (на 1 м ³) | Автор исследования |
|-------------------------------|---|---------------------|
| Лижозеро | 18 600 | В. Урбан, 1951 |
| Мунозеро | 6300 | " |
| Плесь Онежского озера: | | |
| Кефть губа | 38 862 | М. Поливанная, 1949 |
| Петрозаводская губа | 20 500 | " |
| Святуха губа | 14 400 | " |
| Шхерный район | 6600 | " |

7. Сунский район

Сунский район занимает бассейн р. Суны от ее верховьев до нижнего течения у оз. Пальезеро. В административном отношении этот район совпадает с территорией Петровского района без его южной (входящей в Заонежье) части.

Район принадлежит к числу влажных. Осадков от 520 до 612 мм в год, испарение не выше 200 мм. Ледовый период на озерах с 15 ноября по 1 мая — 166 дней.

Рельеф холмистый, ледниково-сельговый, северная граница района совпадает с грядой Маанселька (высотой до 183 м), служащей водоразделом между бассейнами Белого моря и Онежского озера.

Почвы подзолисто-песчаные и супесчаные, часто каменисто-валунные. Заболоченность значительная.

Бассейн р. Суны лежит севернее районов, описанных нами ранее, и входит уже в полосу осветленных темнохвойных лесов со значительной примесью сосны.

Населенность района невелика, по берегам озер редкие деревни.

Сунский район богат озерами, среди более крупных озера Гимольское, Моткозеро, Суккозеро, Лубоярви и др. Изучены лишь немногие озера по среднему течению р. Суны, на которых Карельский филиал АН СССР в 1947—1949 гг. проводил исследования в связи с проектировкой Валазминского водохранилища.

Группа валазминских озер представляет собою цепь водоемов по течению р. Суны, из которых наиболее обширным является Гимольское озеро. Эти озера в известной степени сохраняют элементы речного режима, их можно отнести к запрудно-речным озерам, что сказывается и на фауне озер.

Берега озер плоские, лесные, часто болотистые, глубины не особенно значительны, сравнительно равномерно возрастают к стрелковой части озера.

Вода слабо-желтого оттенка от притока гуминовых веществ. Кислородный режим благодаря некоторой проточности благоприятный, до 49% озер района заселено сига́ми, ряпушка встречается в 52% озер, в более крупных озерах есть лещ.

По биономическому облику озера близки к ортокладинному типу с преобладанием в составе донной фауны мелких зеленых тендипедид, но речной режим их сказывается на значительном развитии личинок поденок и ручейников, а также моллюсков пизидиум. Несмотря на полное отсутствие в сунских озерах реликтовых ракообразных, они имеют сравнительно благоприятные кормовые для рыб условия.

Биомасса дна не превышает 20 кг/га и в среднем по пяти исследованным озерам составляет 13,6 кг/га. Число бионтов около 400 на 1 м² (табл. 9).

Таблица 9

Количественные показатели донной фауны сунских озер

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Плотность организмов (на 1 м ²) | Биономический тип | Автор исследования |
|------------------|------------------------------------|------------------------|---|-------------------|--------------------|
| Гимольское . . . | 90,2 | 18,4 | 437 | ортокладинновый | И. Дарова, 1948 |
| Кудомгубское . . | 25,2 | 14,3 | 604 | " | В. Соколова, 1949 |
| Поросозеро . . . | 8,0 | 19,7 | 386 | " | " |
| Ройкнаволоцкое | 40,2 | 8,3 | 408 | олигохетный | " |
| Чудозеро | 15,0 | 7,5 | 354 | ортокладинновый | " |

В рыбохозяйственном отношении сунские озера ближе всего подходят к категории лещово-ряпушковых и ряпушково-лещовых с рыбопродуктивностью 10—15 кг/га.

Крупные озера в нижнем течении р. Суны—Пальезеро и оз. Сандал в результате гидротехнических сооружений, изменивших их сток, подверглись за последние годы значительной дистрофикации от притока болотных вод и имеют низкие показатели донной фауны и зоопланктона.

Так, по оз. Сандал, площадь которого после затопления выросла до 162 км², ранее сравнительно высокая (около 20 кг/га) биомасса дна составляет теперь всего 0,7 кг/га при плотности донной фауны 129 бионтов на 1 м². В озере почти исчезли обычные ранее реликтовые ракообразные, и лишь изредка встречается еще понтопорея. Меньше подвергся изменению зоопланктон, насчитывающий около 3300 рачков на 1 м².

В. БЕЛОМОРСКАЯ ПОДОБЛАСТЬ

Остальные 4 северные района нашей схемы принадлежат уже к бассейну Белого моря, отделяясь от смежных с ними районов Лендерского, Сунского, Заонежского и Водлинского на небольшой части невысокой (до 110 м над уровнем моря) грядой Онего-Беломорского водораздела. Хотя эта гряда разделяет бассейны двух океанов, но ее роль как фаунистической преграды не столь велика. Не переходят к северу от водораздела речной рак, моллюски Unio и Anodonta, рыбы — судак, карась, густера, синец, линь, щиповка и некоторые другие. Поэтому мы и не считаем возможным признать линию водораздела границей двух подобластей Голарктики, как это было в схеме Л. С. Берга, и всю Карело-Кольскую биолимнологическую область вместе с остальной Фенноскандией относим к Балтийской провинции Средиземноморской подобласти.

Однако более суровые климатические условия северных районов Карелии, не говоря о Кольском полуострове, накладывают свой отпечаток. Районы Беломорского бассейна не имеют озер повышенной трофичности, им не свойственны озера понтопорейные, также как и тендипединовые озера. Преобладают озера ортокладининовые, иногда отмеченные влиянием болотных вод. Довольно заметна здесь также сидеротрофия озер — ряд рудоносных озер мы относим к типу олигохетных.

8. Выгозерский район

Выгозерский район занимает обширную территорию на северо-востоке Карелии: от Белого моря на севере до Онего-Беломорского водораздела на юге между $62^{\circ} 40'$ и $64^{\circ} 20'$ с. ш. В административном отношении он включает районы Беломорский, Сегежский, север Медвежьегорского и восточную часть Ругозерского.

Осадков несколько меньше, чем в западных районах — от 490 до 510 мм, испарение 150—200 мм. Озера замерзают в конце ноября (около 23/XI) и вскрываются в конце апреля (27/IV).

Местность низменная, от отметок 175 м на юге понижающаяся на север до берега Белого моря. Большая часть района занята Выгозерской низиной, сложенной морским аллювием, окружающей обширнейший водоем республики — Выгозеро. На западе и юге постепенный переход к типичному для Карелии сельговому рельефу, на северо-востоке невысокий кряж Ветренного пояса.

Почвы большей части района подзолисто-глеевые и подзолисто-торфянистые, переходящие на востоке в подзолисто-суглинистые, на западе — подзолисто-супесчаные и песчаные, валунно-каменистые. Район сильно заболочен.

Темнохвойные осветленные леса северокарельского типа. Заселенность района в целом невысокая, но с юга на север его проходят две важнейшие транспортные артерии — Кировская ж. д. и Беломорско-Балтийский канал им. И. В. Сталина, вдоль которых сильнее развит культурный ландшафт.

Выгозерский район охватывает бассейны рек Выга с Нижней Ондой, р. Сумы и меньших притоков Белого моря от Нюхчи на востоке до Шуи на севере. Район содержит очень большое количество озер, в том числе более 50 озер площадью свыше 5 км (Выгозеро, Сумозеро, Пулозеро, Ругозеро, Шуезеро, Конжозеро и др.). Озера в большинстве неглубокие с низкими местами заболоченными берегами.

Комплексным исследованием охвачены немногие водоемы. Наиболее подробно в 20-х гг. Олонецкой научной экспедицией и последние 15 лет Карельским отделением ВНИОРХ изучалось превращенное в водохранилище Выгозеро.

Озера ортокладининовые, частично затронутые влиянием болотных вод. Благодаря небольшой глубине и значительной прогреваемости многие из них имеют сравнительно богатую донную фауну и неплохие кормовые условия для рыб. В составе бентоса преобладают личинки тендипедид, частично моллюски, личинки ручейников и поденок. В ряде озер Выгозерского района найдены реликтовые ракообразные как след трансгрессии вод Белого моря, охватившей в июльдиное время почти всю территорию района.

Показатели биомассы дна мы имеем лишь для трех озер Выгозерского района (табл. 10), причем для самого Выгозера нами взят показатель 1930 г. (до образования водохранилища), как более отвечающий природным условиям района.

После периода значительной депрессии, характеризующей первые годы существования всех озер-водохранилищ в болотистых районах Карелии, когда Выгозеро потеряло всю реликтовую фауну ракообразных и претерпело сильное снижение уловов рыбы, особенно сига и ряпушки, оно за 25 лет существования получило новый режим и несколько изменило свой биомический облик. Биомасса нового Выгозера (Александров, 1951) достигла теперь более высокого чем ранее уровня и равна 15,6 кг/га.

Таблица 10

Количественные показатели донной фауны озер
Выгозерского района

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Автор исследования |
|--------------------|------------------------------------|------------------------|---------------------|
| Выгозеро | 547 | 13,0 | А. Черновский, 1930 |
| Пулозеро | 50 | 38,2 | Е. Кучина, 1943 |
| Сумозеро | 76 | 23,2 | Е. Кучина, 1943 |

Средняя биомасса дна озер, приведенных в таблице 10, определяется в 24,6 кг/га. Число бионтов бентоса в Сумозере и Пулозере 380 на 1 м². Все три озера ортокладинного типа.

Среди громадного числа мелких лесных озер, рассеянных по территории района, многие обеднены влиянием болотных вод — это обычные для Карелии темные ламбы. Но есть и озера с более благоприятным режимом химизма воды.

На залитой теперь водами нового Выгозера территории А. А. Черновским и И. И. Соколовым в 1931 г. было исследовано небольшое Тямбозеро, оказавшееся весьма кормным для рыб водоемом тендипедного типа. Биомасса дна Тямбозера 47,7 кг/га, плотность организмов бентоса достигала 989 на 1 м², при этом 65% составляли крупные личинки тендипедид. Можно полагать, что исчезнувшее теперь Тямбозеро являлось одним из самых северных (63° 45' с. ш.) водоемов этого биомического типа.

Данных по количественной оценке зоопланктона выгозерских озер пока нет. Ихтиофауна их насчитывает 17 видов рыб. В озерах района нет палии, форели, судака, карася. Судак с 1948 г. пересаживался в Выгозеро из Онежского озера, и в настоящее время молодь судака уже залавливается в Выгозере. Сиговых озер в бассейнах рек Выга и Онды насчитывается около 40%, озер с ряпушкой — около 25% от общего числа крупных озер. Во многих озерах есть лещ. Среднюю рыбную продуктивность выгозерских озер А. Ф. Смирнов (1954) определяет около 9 кг/га.

9. Сегозерский район

Сегозерский район вытянут с северо-запада на юго-восток от 64° 10' до 63° с. ш. Он включает восточную часть Ругозерского административного района и западную часть Медвежьегорского.

Район средней для Карелии увлажненности. Осадков выпадает 450—540 мм. Испарение 200 мм. Лед на озерах держится около 165 дней (с 17/XI до 28/IV).

Это один из возвышенных районов Карелии (от 114—140 м над уровнем моря) с холмисто-ледниковым рассеченным глубокими тектоническими трещинами рельефом сельгового типа. Линиям рельефа подчинена и морфология многих вытянутых с северо-запада на юго-восток глубоких озер района.

Почвы подзолисто-песчаные и супесчаные, валунно-каменистые, местами в комплексе с глеево- и торфянисто-подзолистыми. Заболоченность значительная. Район лесист, с преобладанием сосны.

В пределах Сегозерского района озера принадлежат бассейну р. Сегежи и верхней Онды (притоки р. Выга), а в западной его части Нюкозеро и др. — бассейну р. Чирка-Кемь (приток р. Кемь). Озер много, в том числе такие крупные озера, как Сегозеро, Селецкое, Маслозеро, Елмозеро, Ондозеро и др.

Озера глубоки, с каменистыми берегами, на которых нередко выходы коренных пород — скалистая литораль со следами ледниковой полировки, часты бараньи лбы. Водная растительность скудная, сосредоточена преимущественно в заливах и в устьях рек.

Гидробиологически изучены лишь единичные озера Сегозерского района. Если не считать наиболее обширного и глубокого Сегозера, это озера ортокладинного типа с преобладанием в составе бентоса мелких зеленых тендипедид, олигохет и нематод. Биомасса дна их невысока (около 12, 5 кг/га), но кормовые условия несколько улучшаются значительным развитием в сегозерских озерах реликтовых мизид и бокоплавов.

Сегозеро, по глубине не уступающее Онежскому озеру, представляет собою ультраолиготрофный водоем гаммаракантового типа с крайне бедной фауной профундали (биомасса дна по двухлетним наблюдениям равняется 1,2 кг/га). С учетом Сегозера средняя биомасса дна четырех озер района определяется всего в 8,8 кг/га (табл. 11).

Таблица 11

Количественные показатели донной фауны
озер Сегозерского района

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Биономический тип | Автор исследования |
|------------------|------------------------------------|------------------------|-------------------|----------------------|
| Сегозеро . . . | 785,0 | 1,2 | гаммаракантовый | Л. Перцева, 1952 |
| Елмозеро | 54,9 | 12,7 | ортокладинный | Б. Александров, 1947 |
| Ондозеро | 183,0 | 12,6 | " | В. Урбан, 1949 |
| Нюкозеро | 222,0 | 11,5 | " | С. Герд, 1950 |

Число организмов бентоса на 1 м² дна в Нюкозере 918, в Сегозере оно не выше 100.

Рачковый зоопланктон сегозерских озер отличается средним обилием. По данным В. В. Урбан (1949), в Елмозере 4850 рачков на 1 м³, в Ондозере — 3250. Пелагический зоопланктон Сегозера беден — 1740 рачков на 1 м³ (Перцева, 1951).

Несмотря на невысокие кормовые качества, сегозерские озера ценны как область распространения сиговых и лососевых рыб. В 6 озерах района встречается палия, сига населяют 79% озер, ряпушка — 60%, лососи и форели — до 17% озер бассейна Сегежи и верхней Онды.

Лещ известен для 39% озер. Как и в других озерах беломорского бассейна, здесь нет судака, карася, густеры. Рыбная продуктивность лососево-палейных озер Сегозерского района определяется в 4—5 кг/га.

10. Кемский район

Кемский район занимает пространство от берегов Белого моря на востоке до государственной границы на западе в пределах районов Калевалы, Кемского и северо-западной части Беломорского района.

Осадков выпадает от 450 до 500 мм, испарение невелико — 150—200 мм. Зима долгая, озера замерзают уже к 4 ноября и вскрываются лишь около 1 мая. Ледовый период достигает 179 дней.

От возвышенных сельг на западе района, где высотные отметки достигают 170 м, рельеф понижается на восток к Белому морю, переходя в аллювиальную равнину морских отложений.

Песчаные и супесчаные подзолистые почвы запада переходят на востоке в подзолисто-глеевые и подзолисто-торфянистые. Район сильно заболочен. Хвойные леса со значительным содержанием сосны. Населенность района слабая, культурные ландшафты развиты мало.

Район очень богат озерами. По данным С. В. Григорьева (1947), в этой широтной зоне Карелии лежит максимум обилия озер, которых насчитывается здесь около 18 тысяч. Свыше 70 озер имеют площадь более 5 км², в том числе озера Куйто, Березовское, Лежево, Тунгудское.

Большие озера отличаются значительной глубиной. Во многих озерах (Среднее и Нижнее Куйто) наблюдается распространение рудоносных железистых грунтов на дне, сильно снижающее развитие их донной фауны и запасы корма для рыб.

Озера — ортокладинного типа с преобладанием на дне мелких личинок тендипедид, часто (в случаях более сильного оруденения) олигохетные. Обычны реликтовые бокоплавы и мизиды. Средняя биомасса дна низка — 5,0 кг/га.

В Кемском районе изучены лишь три озера Куйто на р. Кем и Энгозеро со стоком через р. Калгу (табл. 12).

Таблица 12

Количественные показатели донной фауны озер Кемского района

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Биономический тип | Автор исследования |
|-------------------|------------------------------------|------------------------|-------------------|--------------------|
| Верхнее Куйто . . | 281,0 | 6,7 | ортокладинный | С. Герд, 1933 |
| Среднее Куйто . | 246,0 | 1,1 | олигохетный | С. Герд, 1935 |
| Нижнее Куйто . | 128,0 | 0,7 | олигохетный | С. Герд, 1935 |
| Энгозеро | 136,1 | 5,8 | ортокладинный | В. Соколова, 1951 |

Изученность озер района недостаточна. По озерам Куйто данные относятся к 30-м годам и нуждаются в проверке. Количественных сведений по зоопланктону озер нет.

В небольших речках на востоке района ранее был развит промысел жемчуга, в некоторых реках и сейчас еще сохранилась жемчужница (*Margaritana*).

11. Северный район

Северный район занимает не только крайний север Карелии (Лоухский и частично северо-восток Кемского района), но продолжается и за полярный круг в пределы Мурманской области, включая озера Имандру и Ковдозеро.

Осадков менее 500 мм (418—477), испарение невелико (150). Климатические условия суровы. Озера замерзают около 20 ноября и вскрываются не ранее 9 мая. Ледовый период длится 165 дней.

Рельеф района возвышенный, на западе у Пяозера он достигает высших для Карелии отметок (свыше 600 м над уровнем моря). К востоку местность несколько понижается, переходя в приморскую аллювиальную равнину. Но на север холмистость опять усиливается, переходя у оз. Имандры в так называемую Кандалакшскую горную страну геоморфологов.

Леса с преобладанием сосны; на гребнях сельг обычны ягельные беломошники. Почвы подзолисто-песчаные и супесчаные, валунно-каменистые, на выходах коренных пород — скелетные. Район мало заселен, и культурные ландшафты по берегам озер редки.

В Северном районе насчитывается свыше 80 озер площадью более 5 км², больше десятка крупных (площадью более 200 км²) и крупнейших озер Карелии (Топозеро, Пяозеро, Тикшозеро, Соколозеро, Кереть-озеро).

Озера района изобилуют островами и заливами, расчленяющими их акваторию на обособленные плесы. Берега каменистые, часто скалистые, обрывистые. Холодные и глубокие, эти озера бедны фауной.

Бентос представлен мелкими тендипедами, олигохетами, реликтовыми ракообразными. Общий тип озер ортокладиновый. Средняя величина биомассы дна всего 3,7 кг/га.

В Северном районе изучены только немногие из самых крупных озер. Для Топозера и Пяозера можно привести средний показатель по материалам исследований, проведенных в 1935 г. и повторно в 1951 г. (табл. 13).

Количественные показатели донной фауны озер Северного района

Таблица 13

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Биомасса дна (в кг/га) | Автор исследования |
|---------------------|------------------------------------|------------------------|---|
| Пяозеро | 763 | 3,8 | И. Николаев, 1935; Л. Гордеева, 1951 |
| Тикшозеро | 232,4 | 3,6 | В. Соколова, 1951 |
| Топозеро | 1120,0 | 3,6 | И. Николаев, 1934; Л. Гордеева, 1951 |

Зоопланктон Пяозера насчитывает 3320 рачков в 1 м³.

Озера карельской части Северного района богаты ценными лососевыми рыбами: палия известна для 6 озер района, более половины озер заселены сига́ми, ряпушкой, около четверти озер — корюшкой. В северных озерах нередки местные формы лососей и форели. Карповых рыб, за исключением плотвы, в них нет.

Рыбная продуктивность озер бассейна р. Ковды определена А. Ф. Смирновым (1954) в 4—5 кг/га. Промыслом северные озера освоены пока слабо.

12—13. Ладога и Онего

К описанным нами 11 биологическим районам территории Карелии следует прибавить акватории двух обширнейших озер Европы — Ладожского и Онежского. Мы уже указывали, что впадающие в материк северные фиордообразные заливы Ладоги до Кирьявалахти на востоке мы отнесли к числу водоемов Северного Приладожья. Также и северные губы Онежского озера, с включением Шхерного района, естественно составляют одно целое с озерами Заонежья. Заливы на востоке Повенецкого Онега мы считаем генетически родственными озерам Водлинского района.

Однако за изъятием этих обособленных плесов в обоих озерах остается громадная акватория их открытой, наиболее глубокой части. Она биологически также не совсем однородна, как об этом можно судить хотя бы по показателям биомассы дна и общему комплексу бентоса отдельных частей этих озер:

Ладожское озеро:

| | | | | | |
|----------------|---|--------------------|------|--------|----------------------|
| Северная часть | — | биомасса дна около | 8 | кг/га, | тип гаммаракантовый, |
| Средняя часть | — | " | 13,5 | " | ортокладниновый, |
| Южная часть | — | " | 43,4 | " | понтоторейный. |

Число бионтов на 1 м² дна в южной части озера М. Сальдау (1940) определяет в 919.

Онежское озеро:

| | | | | | |
|-----------------------------------|---|--------------|------|--------|----------------------|
| Западная часть центрального плеса | — | биомасса дна | 16 | кг/га, | тип ортокладниновый; |
| Восточн. часть центрального плеса | — | " | 10 | " | олигохетный; |
| Большое Онего | — | " | 25 | " | гаммаракантовый; |
| Чорга губа | — | " | 10,9 | " | гаммаракантовый; |
| Малое Онего | — | " | 32,0 | " | понтоторейный. |

Число бионтов на 1 м² дна колеблется от 524 до 800.

Известна, отмеченная еще Б. С. Грезе, неоднородность распределения зоопланктона в западной и восточной частях основного плеса Онежского озера.

Подробным изучением Онежского озера мы обязаны Б. М. Александрову, много лет накапливающему материал для детальной биологической карты Онежского озера. Среднюю биомассу дна по озеру он исчисляет в 11,5 кг/га, плотность бионтов 572.

Ладожское озеро изучено пока слабее, преимущественно в его южной части (Июффе, 1948). Среднюю его биомассу указать пока нельзя, вероятно, она не превышает 8—10 кг/га.

Рыбохозяйственное значение обоих озер общеизвестно. Онежское озеро дает более 23 тыс. ц рыбы, т. е. почти половину общего вылова на озерах Карелии. 35% улова составляет ряпушка и около 34% корюшка. В обоих озерах ловятся сиги, палия, лососи и другие ценные породы рыб.

В Ладожском озере очень значительны, но недостаточно освоены промыслом запасы тюленя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Какие общие закономерности в распределении биологических типов озер и их фауны можно отметить по Карело-Кольской области в целом?

Прежде всего, несомненно общее понижение биологической продуктивности озер в направлении с юго-востока области на северо-запад и север (табл. 14). На юге Карелии от 60° до 63° с. ш. средняя (по

районам) биомасса озер составляет от 10 до 50 *кг/га*, и только на крайнем западе в Болотистом районе она не поднимается выше 3 *кг/га*. Наиболее продуктивными по бентосу (свыше 40 *кг/га*) являются водоемы среднего течения р. Шуи (тендипединовые) и озера Заонежья (понтонорейные).

Далее на север средние показатели биомассы по районам от 63° до 64° с. ш. держатся в пределах 8—30 *кг/га*. В западных районах (Лендерском и Сегозерском) они ниже, но в бассейне рек Выга и Сумы значительно повышаются. Озера здесь преимущественно ортокладинные, на западе — коретрово-ортокладинные.

Наконец, север Карелии от 64° с. ш. до полярного круга — это районы озер с низкими показателями донной фауны, не превышающими 5 *кг/га*. Озера здесь ортокладинные и олигохетные, малокормные.

Таблица 14

Биономические показатели озер по районам
Карело-Кольской области

| Название лимнобиологических районов | Биомасса дна (в <i>кг/га</i>) | Плотность бентоса (на 1 <i>м²</i>) | Рачковый зоопланктон (в 1 <i>м³</i>) | Рыбная продуктивность (в <i>кг/га</i>) |
|-------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|---|
| Северное Приладожье | 19,1 (9) ¹ | 722 (9) | 5600 (1) | — |
| Юго-западный болотистый | 2,6 (6) | 104 (6) | 8250 (2) | — |
| Лендерский | 8,1 (7) | 833 (7) | 5500 (1) | 15 |
| Онего-Ладожский перешеек | 44,6 (18) | 1065 (14) | 39100 (6) | 30 |
| Водлинский | около 30 (?) | ? | — | 20 |
| Заонежье | 43,5 (18) | 2349 (6) | 15700 (7) | 10 |
| Сунский | 11,6 (6) | 438 (5) | 10250 (2) | 10 |
| Выгозерский | 30,6 (3) | 383 (2) | — | 9 |
| Сегозерский | 9,5 (4) | — | 3300 (3) | 7 |
| Кемский | 3,6 (4) | 67 (3) | — | 4 |
| Северный | 3,7 (3) | 80 (2) | 3000 (1) | 4 |

В фаунистическом отношении озера северных районов Карело-Кольской области также представляются обедненными по сравнению с южными. Из рыб до берега Баренцева моря доходит в озерах налим, окунь, сиги; из карповых рыб до океана доходит только гольян. Южнее по Кольскому полуострову проходит граница распространения ряпушки, затем корюшки, ельца, плотвы, язя. Лец в озерах Мурманской области, по-видимому, не встречается.

Через Онего-Беломорский водораздел не переходят судак, карась, густера, чехонь. Наконец, некоторые рыбы, как например, синец, сырть, головль, сом, щиповка, линь встречаются только в южных озерах области.

В фауне беспозвоночных также имеются формы, граница распространения которых пересекает Карелию. Так, длиннопалый рак в водоемах севернее Заонежья не известен. Рак благородный, по-видимому, в естественном распространении ограничен в пределах нашей области бассейном р. Свири.

¹ В скобках указано число изученных количественно озер.

Из числа моллюсков южными элементами фауны являются в Карело-Кольской области перловицы (*Unio*) — по-видимому, только в водоемах, прилегающих к Ладожскому озеру, лужанки (*Viviparus*) — в немногих водоемах Приладожья и, возможно, в южной части Онежского озера, *Nudgobia* — только в Ладожском озере.

Среди насекомых можно было бы назвать несколько десятков форм, которые ограничены в своем распространении только южными районами области, с другой стороны, отдельные виды жуков, водных клопов и др. являются ингредиентами с севера и не доходят до южных пределов Карело-Кольской области. К сожалению, зоогеографический анализ фауны Карелии еще очень неполон, но различия в составе водной фауны районов Карело-Кольской области несомненно существуют.

В рыбохозяйственном отношении северные районы Карелии (Северный и Кемский) — это зона наибольшего распространения лососево-палийных (по терминологии А. Ф. Смирнова) озер. Таких озер много также в Сегозерском районе, на который приходится около половины известных местонахождений палии.

Сигово-корюшковые озера наиболее распространены в районах средней Карелии — в Сунском районе и особенно в Заонежье. В Заонежье много также ряпушково-корюшковых озер.

Ряпушково-лещовые озера встречаются в различных зонах области от Керетьозера на севере до озер бассейна рек Шуи и Водлы на юге. Озера лещово-ряпушковые характерны преимущественно для западных районов средней Карелии — Сунского и Лендерского. В юго-западном болотистом районе много бедных промысловой рыбой окунево-плотичных озер. Лещовые эвтрофированные водоемы характерны для Онего-Ладожского перешейка и для Заонежья.

Работу по рыбохозяйственной систематике озер Карелии надо ускорить, точнее определить характеристики озер каждой группы, чтобы в едином лимнологическом районировании объединить данные гидрологического, гидробиологического и рыбохозяйственного изучения внутренних водоемов Карелии.

Настоящая статья является предварительной попыткой такого районирования, и если она поможет разработке этих вопросов в интересах рыбного хозяйства Карелии, мы сможем считать свою задачу выполненной.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров Б. М. 1954. Кормовой бентос для рыб озер Карело-Финской ССР. Матер. совещ. по пробл. повыш. рыбн. продукт. внутр. водоемов КФССР. Петрозаводск.
- Александров Б. М. 1951. О биомассе донной фауны в озерах южной части Карело-Финской ССР. Труды Карело-Финск. отдел. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз. Петрозаводск.
- Берг Л. С. и Правдин И. Ф. 1948. Рыбы Кольского полуострова. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн.-рыбн. хоз., т. XXVI, в. 2.
- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР, т. III.
- Бискэ Г. С., Лак Г. Ц. 1955. Позднеледниковые морские отложения в Карело-Финской ССР. Труды Карело-Финск. филиала АН СССР, в. 3. Петрозаводск.
- Верещагин Г. Ю. 1924. Возникновение и общий ход работ Олонецкой научной экспедиции в 1919—1923 гг. Труды Олонецк. научн. экспедиции, т. 1, в. 1—2.
- Герд С. В. 1947. О классификации олиготрофных озер Карелии. Изв. Карело-Финск. базы АН СССР, № 1—2. Петрозаводск.
- Герд С. В. 1949а. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Труды Карело-Финск. гос. унив., т. IV. Петрозаводск.
- Герд С. В. 1949б. Некоторые зоогеографические проблемы изучения рыб Карелии. Труды 1 сессии Карело-Финск. гос. унив., в. 2. Петрозаводск.

- Григорьев С. В. 1947. О численности озер в Карело-Финской ССР и их распределении. Изв. Карело-Финск. базы АН СССР, № 1—2. Петрозаводск.
- Домрачев П. Ф. 1949. Озера Заонежья. Труды Олонецк. научн. экспедиции, т. VIII, в. 3.
- Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Изд. АН СССР.
- Зюграф Н. Ю. 1895. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России. Изв. Имп. Академии наук, т. III, № 2.
- Иоффе Ц. И. 1948. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XXVI, в. 2.
- Кесслер К. Ф. 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края преимущественно в зоологическом отношении. Прилож. к Трудам I съезда русск. естествоисп. Спб.
- Кудерский Л. А. 1956. Нахождение *Mysis oculata* var. *relicta* Lovén в одном из озер Онежско-Ладожского перешейка. Труды Карело-Финск. филиала АН СССР, в. 3. Петрозаводск.
- Лупинович И. С. 1947. Страна Балтийского кристаллического щита. Естеств. районирование СССР, т. 1. Изд. АН СССР.
- Марков К. К. 1933. Иольдиевое море и проблема позднеледникового Балтийско-Беломорского пролива. Изв. географ. общ., т. 65, в. 4.
- Марченко А. И. 1955. Географические закономерности распределения почв в Карело-Финской ССР. Труды Центр. муз. почвовед., т. 1.
- Мельянцева В. Г. 1956. Возможности рыбохозяйственного использования озер кончезерской группы (печатается в настоящем выпуске).
- Насонов Н. В. 1917. К фауне Turbellaria Rhabdocoelida Финляндии. Изв. Росийск. Акад. наук. Петроград.
- Насонов Н. В. 1923. К фауне Turbellaria Кольского полуострова и окрестностей Кандалакши. Докл. Росс. Акад. наук. Сер. А.
- Правдин И. Ф. 1954. Проблема повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карело-Финской ССР. Матер. совещ. по пробл. повыш. рыбн. продукт. внутр. водоемов КФССР. Петрозаводск.
- Рихтер Г. Д. 1936. Карело-Финская ССР. Физико-географический очерк. БСЭ, 1 изд., т. 31.
- Смирнов А. Ф. 1954. Рыбохозяйственное значение внутренних водоемов Карело-Финской ССР. Матер. совещ. по пробл. повыш. рыбн. продукт. внутр. водоемов КФССР. Петрозаводск.
- Урбан В. В. 1949. Гидробиологическая характеристика озера Елмозера. Учен. зап. Карело-Финск. гос. ун-ва, т. IV, в. 3.
- Schadin W. J. 1935. Ueber die oekologische und geographische Verbreitung der Suesswassermollusken in der U. d. SSR. Zoogeografica, 2.
- Seegerstråle Sv. G. 1956. The Distribution of Glacial Relicts in Finland and adjacent Russian Areas Comment. biolog. XV, 18.
- Valle K. I. 1927—1928. Ökologisk Limnologisk undersökning om die Boden- und Tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga — See. 1—2. Acta zool. Fenn. 2. 4.

И. И. СОКОЛОВ
Зоологический институт
Академии наук СССР

ЗООБЕНТОС ЛИТОРАЛИ ЮЖНОЙ ПОЛОВИНЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Ладожское озеро — одно из крупнейших озер Советского Союза, имеющее важное рыбохозяйственное значение, долгое время оставалось чрезвычайно слабо изученным в гидробиологическом отношении. В отношении его животного населения имеющаяся литература почти исчерпывалась работой А. С. Скорикова (1911). В целях восполнения этого пробела Государственным гидрологическим институтом была организована „Ладожская экспедиция“, которая работала на озере в летний период 1930—1933 гг. Гидробиологические работы производились И. И. Соколовым и сотрудниками ГГИ Ц. И. Иоффе и Н. А. Акатовой.

Данные по зообентосу открытой части Ладожского озера опубликованы в отдельной статье Ц. И. Иоффе (1948). Настоящая статья посвящена фауне литоральной зоны.

Выяснение систематического состава бентоса литорали южной части Ладожского озера, установление тех или иных экологических группировок его в зависимости от характера станций представляет большой интерес с гидробиологической точки зрения и имеет немаловажное практическое значение в связи с вопросом о ресурсах питания рыб. Обширные участки литорали являются местами обитания и кормления мальков различных рыб.

В 1931 г. (с 26 июня по 1 августа) обследовалась литоральная полоса южной части озера, начиная от мыса Лиговского до западного берега Волховской губы включительно. В 1932 г. (с 5 июня по 1 августа) и в 1933 г. (с 1 июля по 1 сентября) работы проводились от с. Сторожно к югу до устья р. Воронегги и к северу по всему южному берегу Свирской губы, а также вдоль некоторых участков северного берега последней. Западное побережье было затронуто только в районе Осиновца и Никуляс. В общем итоге в нашем распоряжении оказался материал, собранный на 114 различных станциях.

Орудиями лова служили сачок, скребок, планктонная сеть, дночерпатель Экмана-Берджа и небольшая драга. Многие сборы производились прямо с берега, что в особенности практиковалось на каменистой литорали.

Систематический список всех животных, найденных нами в литоральной зоне Ладожского озера, был в свое время передан С. В. Герду и включен в его „Обзор гидробиологических исследований озер Карелии“ (1946), поэтому здесь он не приводится.

В определении материала участвовали следующие лица: А. А. Абрикосов (Bryozoa), С. А. Чернова (Ephemeroptera, imagines и личинки), В. И. Жадин (Mollusca, часть), И. И. Канаев (Hydridae), А. Н. Кириченко (Rhynchota), С. Г. Лепнева, (личинки Trichoptera), В. А. Линдгольм (Mollusca, часть), Е. И. Лукин (Hirudinea, часть), А. В. Мартынов (Trichoptera, imagines), А. Н. Попова (Odonata), П. Д. Резвой (Spongillidae), А. Н. Рейхардт (Coleoptera), П. Г. Светлов (Oligochaeta) и А. А. Черновский (Tendipedidae)¹. Hydrachnellae определены мною.

ФАУНА ОСНОВНЫХ БИОТОПОВ ЛИТОРАЛИ

В южной части озера можно установить подразделение литорали на следующие четыре типа станций:

1) *открытая, прибойная литораль*: а) песчаная литораль; б) каменистая литораль;

2) *заросшая литораль*: а) литораль с негустыми зарослями макрофитов, слабо защищенная; б) защищенная, сильно заросшая литораль.

В пределах каждого такого типа возможна еще дальнейшая детализация.

Песчаная литораль

Песчаное побережье, совершенно лишенное какой-либо растительности, — широко распространенный на Ладожском озере тип литорали. Лишь местами песчаное дно прерывается отдельными вдающимися в озеро каменистыми мысками и приуроченными нередко к последним небольшими бухточками („захабинками“). Эти бухточки обычно обладают также песчаным грунтом, но благодаря их защищенности здесь часто развивается некоторая растительность и заиление. К песчаной литорали в нашем материале относятся 15 станций. Здесь обнаружены следующие животные: *Gordius aquaticus*, *Otomesostoma auditivum*, *Stylaria lacustris*, *Limnodrilus newaensis*, *Peloscoclex ferox*, *Lamprodrilus isoporus*, *Helobdella stagnalis*, *Viviparus* sp., *Pisidium henslowianum*, *Pisidium* sp., *Anodonta* sp., *Pallasiella quadrispinosa*, *Pontoporeia affinis*, молодые *Rivulogammarus*, *Hygrobates squamifer*, *Ordella macrura*, *Brachycercus* sp., *Ephemerella* sp., *Apatania* sp., *Sericostomatidae*, *Cryptochironomus* ex gr. *vulneratus*, *Cr. rolli*, *Cr.* ex gr. *gregarius*, *Orthocladius* ex gr. *saxicola*, *Prodiamesa* ex gr. *bathypbila*, *Ablabesmyia* ex gr. *lentiginosa*.

Аналогичную картину дает песчаное дно и на горизонтах, более удаленных от берега, расположенных на глубине 2—4 м. На трех подобного рода станциях найдены: *Otomesostoma auditivum*, *Limnodrilus newaensis*, *Pisidium supinum*, молодые *Rivulogammarus*, *Leptocerus* sp. и домики *Leptoceridae*, *Culicoides* и, наконец, снова довольно большое разнообразие личинок тендипедид: *Cryptochironomus* ex gr. *pararostratus*, *C.* ex gr. *vulneratus*, *C.* ex gr. *camptolabis*, *C.* ex gr. *fuscimanus*, *Stictochironomus* ex gr. *hystrio*, *Tanytarsus* sp., *T.* ex gr. *manus*, *Prodiamesa* ex gr. *bathypbila*, *Polypedilum*, — однако все большей частью в единичных или очень немногих экземплярах.

В общем итоге можно сказать, что большинство из обнаруженных в песчаной литорали форм являются до известной степени случайными обитателями этой станции. Все они найдены здесь в небольшом количестве экземпляров, притом разные виды на различных, большей частью единичных, станциях. В качестве более характерных компонентов

¹ В тексте данной статьи приводятся современные обозначения тендипедид согласно синонимике в книге А. А. Черновского (1949).

здесь могут рассматриваться: *Otomesostoma auditivum*, *Limnodrilus newaensis*, *Sphaerium*, *Pisidium*, *Anodonta* и, может быть, некоторые тендипедиды. Судя по нашим наблюдениям, *Anodonta* хотя и встречается в различных районах озера, однако, по-видимому, нигде не достигает сколько-нибудь значительного развития. Можно отметить также отсутствие представителей р. *Molanna* из ручейников, обычно связанных с песчаным грунтом.

Каменистая литораль

Бентос каменистой литорали был обследован нами в различных районах озера. Всего сюда относится 25 станций.

По сравнению с песчаным побережьем здесь сразу бросается в глаза значительно более богатое развитие фауны. Поскольку общий состав ее в различных частях озера носит один и тот же характер, отличаясь на отдельных станциях главным образом количественно, мы вправе рассматривать его как типичный для каменистой литорали.

Прежде всего следует отметить губок: *Spongilla lacustris*, *Ephydatia mülleri* и *E. fluviatilis*, особенно первые два вида, которые попадают на камнях очень часто. Однако обычно они представлены в виде колоний лишь небольших, зачастую очень мелких, размеров; крупные пластинчатые экземпляры встречаются редко.

Еще более постоянными обитателями каменистого дна являются мшанки, из коих здесь обнаружено 3 вида: *Fredericella sultana*, *Plumatella emarginata* и *Paludicella articulata*. Почти каждый находящийся под водой камень несет на своей поверхности то или иное, иногда очень значительное, количество колоний мшанок.

В 1932 г. на каменистой литорали у мыса Габанова, а также к югу от с. Сторожно обнаружено очень большое количество гидр бледно-розового цвета, относящихся к виду *Pelmatohydra oligactis*. В 1933 г. гидры попадались на восточном берегу значительно реже, на западном же берегу в сентябре наблюдались массами.

Из червей нередки некоторые пиявки: *Hemicleipsis marginata*, *Glossosiphonia concolor*, *Herpobdella nigricollis*, *H. octoculata*. Олигохеты на каменистой литорали почти полностью отсутствуют; здесь обнаружена в небольшом количестве лишь *Stylaria lacustris*, вообще широко распространенная по всему озеру, и некоторые, ближе не определенные *Lumbriculidae*.

Очень важную роль в фауне камней играют моллюски, в первую очередь *Limnaea ovata*. Они могут быть найдены почти на любом камне и часто в большом числе. В июне-июле тут же одновременно наблюдаются и их многочисленные кладки. Из других моллюсков, встречающихся значительно реже, отметим: *Limnaea auricularia*, *L. peregra*, *L. palustris* v. *fusca*, *L. ovata* v. *fontinalis*, *L. ovata* v. *patula*, *Amphipeplea glutinosa*, *Ancylus fluviatilis*, *Planorbis contortus*, *P. planorbis*, *P. nautilus*, *P. vortex*, *P. albus*, *Pisidium casertanum*, *P. subtruncatum*.

Из амфипод под камнями часто держатся *Rivulogammarus scandinavicus* var., местами в довольно значительных количествах. Единичные находения *Pallasiella quadrispinosa* (на западном берегу) носят несомненно случайный характер. *Asellus aquaticus* встречен лишь один раз.

Видовой состав водных клещей ограничен тремя формами — *Hygrobates fluviatilis*, *H. squamifer* и *Lebertia stackelbergi* v. *saxicola*. Все они найдены главным образом у западного берега.

Среди насекомых особенно важное значение имеют личинки поденок, развивающихся здесь в громадных количествах. Наиболее обыкновенно

венны и многочисленны следующие виды: *Eopolymitarcys nigriflorum*, *Ephemerella* sp., *Ordella macrura*, *Baëtis* sp. № 1, *Heptagenia dalecarlica*, *H. fuscogrisea*. Реже попадаются: *Ordella* sp., *O. moesta*, *Baëtis* sp. № 2, *Centroptilum* sp., *Siphurella linnaeana*, *Heptagenia sulfurea*, *H. flava*.

Другой группой насекомых, постоянно встречающихся на каменистой литорали, являются личинки ручейников. Помимо личинок здесь нередко попадают и кладки некоторых видов. Наиболее часто встречаются следующие виды: *Rhyacophila nubila*, *Neureclipsis bimaculata*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Leptocerus annulicornis*, *L. cinereus*, *Chaetopteryx* sp., *Apatania* sp., *Brachycentrus subnubilis*. На втором месте по встречаемости стоят: *Leptocerus excisus*, *Tinodes waeneri*, *Hydropsyche angustipennis*, *Hydropsyche* sp., *Hydroptila* sp., *Micrasema* sp., *Mystacidis nigra*. Наконец, в виде единичных находений отметим: *Leptocerus fulvus*, *Stenophylax rotundipennis*, *Stenophylax* sp., *Tinodes* sp., *Hydroptila sparsa*, *H. femoralis*, *Oecetis lacustris*, *Anabolia sororcula*.

Видовой состав личинок веснянок, являющихся важным компонентом биоценоза каменистой литорали, к сожалению, остался невыясненным. Количество видов их во всяком случае незначительно.

Личинки *Tendipedidae* нередко строят мелкие изогнутые трубочки из ила, которые подчас в большом количестве покрывают поверхность камней. Они имеют довольно разнообразный видовой состав, но отдельные виды представлены в большинстве случаев количественно весьма бедно и при том встречаются лишь на немногих станциях. Вместе с тем были обнаружены довольно большие отличия видового состава в ловах на восточном берегу по сравнению с таковыми на западном. От чего зависят эти различия, сказать трудно. Возможно, здесь играет известную роль время года: сборы на западном берегу производились в конце сентября, сборы же в остальных частях озера — в самый разгар лета.

Из форм, обнаруженных на каменистой фации восточного берега, отметим следующие: *Cryptochironomus* ex gr. *pararostratus*, *Lauterbornia*, *Tanytarsus* sp., *Orthocladus semivirens*, *O. ex gr. doriei*, *Cricotopus willemi* (в большом количестве на каменистой луде „Кирветь“ к западу от о-ва Птинова). Только у западного берега найдены: *Limnochironomus*, *Microtendipes*, *Tanytarsus* ex gr. *exiguus*, *Cricotopus* ex gr. *algarum*, *Cryptochironomus* ex gr. *vulneratus*, *Diamesa campestris*, *Orthocladus* ex gr. *thienemanni*, *Prodiamesa* ex gr. *bathypbila*, *Micropsectra* ex gr. *praesox*, *Eukiefferiella* cfr. *lobifera*, *Psectrocladius mirabilis* (?). Наконец, формами общими являются: *Cricotopus* v. d. W., *Ablabesmyia* ex gr. *lentiginosa*, *Orthocladus* ex gr. *saxicola*, *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus*, *Polypedilum*. Из гелеид найдены *Culicoides* и *Bezzia*.

Из других групп насекомых изредка и притом единично встречаются взрослые жуки, среди которых отметим: *Laccobius minutus*, *Hygrotus inaequalis*, *Noterus crassicornis*, *Hydroporus sanmarki*, *Cyphona pubescens*.

На поверхности воды у каменистых берегов встречается водомерка *Hydrometra gracilentia*. Другой водный клоп — *Micronecta minutissima* попадает, однако, чаще, иногда в заметных количествах; вид этот известен из каменистой литорали ряда крупных западноевропейских озер.

Таким образом, сопоставление прибойной каменистой литорали с литоралью песчаной сразу выявляет довольно значительное богатство и разнообразие населения в первой по сравнению со второй. Это объясняется в первую очередь наличием твердого, неподвижного субстрата, с которым обитающие здесь животные являются теснейшим образом связанными.

При рассмотрении населения каменистой литорали с точки зрения экологических особенностей отдельных видов обращает на себя внима-

ние тот факт, что наряду с основным комплексом форм, характерных для подобного рода стаций, мы находим довольно заметную примесь форм явно реофильного и даже реобионтного характера, особенно среди ручейников: *Rhyacophila nubila*, *Neureclipsis bimaculata*, *Brachycentrus subnubilis*, *Hydropsyche angustipennis*, *Hydropsyche* sp. Все они развиваются здесь в значительных количествах, так что не могут считаться случайными, занесенными из ближайших рек элементами.

Примерно такие же экологические черты носят и три вышеупомянутых вида гидрахнелл. Из них *Hygrobatas squamifer* и основной вид *Lebertia stackelbergi* являются, например, постоянными обитателями текущих вод Уссурийского края. Отметим еще реофильных личинок некоторых *Ephemeroptera*.

В основе наличия довольно значительного числа настоящих реобионтов, не говоря уже о реофилах, в прибойной каменистой литорали Ладожского озера лежит, несомненно, известное сходство условий обитания их здесь с условиями обитания в быстротекущих водах рек. В ладожской прибойной литорали мы находим сильное движение воды, связанное с этим высокое насыщение ее кислородом, сходный с речным характер субстрата, с которым тесно связаны соответствующие виды животных, близкие условия освещения и т. п. Основным фактором должен являться фактор движения воды. Несмотря на экспонированность в озеро участков с каменистой литоралью, сила прибоя здесь вряд ли достигает особенной мощности, поскольку литоральная зона южной части Ладожского озера отличается чрезвычайно малыми глубинами, тянующимися большей частью на далекое расстояние от берега. Это обстоятельство должно в значительной степени парализовать опасную для бионтов механическую силу прибоя и тем самым создавать подходящие условия для развития богатой и разнообразной фауны, находящей достаточную защиту среди массы валунов и камней. В этом отношении интересно сопоставление видового состава ручейников прибойной каменистой литорали Ладожского озера с таковым каменистой литорали Сегозера (Лепнева, 1928). В последней С. Г. Лепнева нашла значительное количество реофильно-прибойных видов, но здесь отсутствуют отмеченные выше для Ладожского озера 5 видов, представляющих собой типичных реобионтов. Различия эти объясняются тем, что Сегозеро обладает большими глубинами, мало расчлененной береговой линией и большей силой прибойной волны.

Если проследить каменистое дно на большее расстояние от берега, вплоть до sublиторали, то оказывается, что бентос ее в общих чертах носит сходный характер, будучи лишь несколько обедненным. Основной причиной сходства является здесь одинаковый характер самого субстрата (камни). Так, в районе „Волчьего мыса“ на восточном берегу озера с глубины в 9 и 11 м были добыты камни, поверхность которых была покрыта многочисленными гидрами, колониями *Paludicella articulata* и *Fredericella sultana*, мелкими колониями губок, илистыми трубочками тендипедид, кладками гидрахнелл и коконами пиявок *Herpobdella*. Здесь же оказались: *Rivulogammarus scandinavicus* var., личинки *Leptocerus annulicornis*, *Stylaria lacustris*, ближе неопределенные турбеллярии из *Rhabdocoela* и единичные гидрахнеллы (*Hygrobatas fluviatilis*).

Во многих местах литорали на поверхности крупных валунов в пределах ближайшего к поверхности водного слоя развиваются в середине лета, иногда довольно мощно, густые космы ярко-зеленых нитчатых водорослей *Ulothrix zonata*. Среди них, а также и на прикрытой ими поверхности валунов находит приют относительно разнообразное население. На трех подобного рода станциях были обнаружены:

личинки ручейников *Hydroptila maclachlani*, *Chaetopteryx* sp. и *Oxyethyra* sp., местами в значительном количестве, также кладки ближе неопределенного вида; из поденок — *Ephemerella* sp., *Ordella macrura* и *Baëtis* sp. № 1 и, наконец, личинки некоторых видов тендипедид: *Cricotopus* ex gr. *algarum*, *Cricotopus* sp., *Ablabesmyia* ex gr. *lentiginosa* и др.

На верхней, а также и на боковых поверхностях валунов, целиком погруженных под воду и входящих либо в состав сплошной каменной литорали, либо разбросанных в отдельности (так называемые „одинки“) среди песчаной литорали, или среди зарослей тростника, обычно развивается густой, до 1—2 см толщины, налет. Он придает валунам светлую буровато-серую окраску и состоит в своей основной массе из тонкого ила и массы бентических диатомовых *Didymosphaenia geminata*.

В пробах такого налета, снятого с валунов скребком, был обнаружен своеобразный комплекс животных: колониальная инфузория *Ophrydium* sp., местами в большом количестве; олигохеты — *Stylaria lacustris*, *Nais variabilis*, *N. obtusa* и *Lumbriculus variegatus*; пиявки — *Herpobdella octoculata* и *H. testacea*; из гидрахнелл — *Lebertia stackelbergi* var. *saxicola* (здесь особенно характерная), также *L. riabuschinskii*, *Hygrobatas fluvialis* и *Brachypoda versicolor*; личинки ручейников — *Tinodes waeneri* и *Lepidocerus cinereus*; личинки поденок — *Ordella macrura*, *Ephemerella* sp., 2 вида *Baëtis* sp. и *Polymitarcidae*; личинки тендипедид — *Tanytarsus* ex gr. *gregarius*, *Tanytarsus* sp., *Ablabesmyia* ex gr. *lentiginosa*, *Cryptochironomus*, *Microtendipes*, *Orthocladus* ex gr. *saxicola*, *Diamesa campestris* и гелеида *Culicoides*.

Заросшая литораль

От мыса Лиговского на западе и до устья р. Волхова на востоке весь берег на глубине 0,75—1,5 м окаймлен обширными зарослями тростника (*Phragmites communis*), который тянется почти непрерывной лентой, то сравнительно узкой, то местами достигающей 2—3 км ширины. Наибольшего развития эти заросли достигают в участке к востоку от с. Лигово и особенно в районе между с. Дубно и о-вом Птиновым. Последний окаймляется почти непрерывной зоной тростника. По восточному побережью озера более развитые заросли тростника наблюдаются лишь вдоль южного берега Свирской губы, где они образуют почти сплошную полосу в несколько десятков метров шириной.

Что касается камыша (*Scirpus lacustris*), то он, за исключением некоторых участков в приустьевых частях рек, нигде не достигает сколько-нибудь значительного развития.

Из рдестов наиболее обыкновенным является *Potamogeton perfoliatus*, в распределении которого можно подметить известную закономерность. Он развивается, по-видимому, повсеместно и тянется широкой прерывистой полосой глубже зоны *Phragmites*, но также и там, где таковая отсутствует, примерно до глубины 1,5—2,0 м. С другой стороны, тот же *P. perfoliatus* может развиваться и на меньшей глубине, вклиниваясь между зоной *Phragmites* и берегом, как это, например, имеет место в некоторых пунктах южного берега Свирской губы. Вся средняя часть Шурыгской губы, отличающаяся средней глубиной менее 1 м, также занята зарослями рдеста.

Интересно отметить отсутствие в Ладожском озере *Elodea*, в 1930—1933 гг. нами нигде не обнаруженной.

Совершенно иной характер носит высшая водная растительность в участках, хорошо защищенных от волнения. Наиболее ярким примером может служить длинный (около 1,5 км) и узкий, лишь местами образующий расширения, пролив между южной частью о-ва Птинова

и берегом, известный под названием „Проходей“. Здесь на более глубоких местах (1—1,5 м) пышно развиваются: *Nuphar*, *Nymphaea*, *Potamogeton natans*, отчасти *Polygonum amphibium*, реже *Myriophyllum*. Ближе к берегу растет *Stratiotes aloides*, образующий очень густые, большей частью подводные, заросли, *Hydrocharis morsus ranae* и некоторые др. Самый берег окаймляется высоким тростником, некоторыми видами осок, отчасти *Equisetum limosum*, *Iris pseudacorus*, *Alisma*, *Sagittaria* и т. п. Во второй половине лета вся эта растительность разрастается настолько густо, что проход через пролив на лодке становится сильно затрудненным.

Аналогичного характера смешанную растительность мы встречаем в восточной части Свирской губы — Миколиной Кары, у деревни Лисье, у устья Ламбаручья (близ мыса Габанова), у устья протока, соединяющего Шурягскую губу с каналом, во многих участках западного берега Волховской губы.

Бентос ассоциаций *Phragmites*

Заросли тростника сильно варьируют как в отношении обширности занимаемых ими площадей, так и в отношении степени их густоты, увеличивающейся в местах более защищенных от большой волны. Грунт здесь — по большей части плотно слежавшийся песок, в который погружены сплетения корневищ тростника. Нередко грунт носит илистый или же каменистый характер.

В общей сложности нами было обследовано 20 станций, характеризующихся наличием почти чистых зарослей тростника различной густоты. Рассматривая бентос этих станций с экологической точки зрения, необходимо различать формы, так или иначе связанные в своем обитании с поверхностью стеблей тростника, обычно покрытых разнообразными эпифитными водорослями, и формы, приуроченные к грунту.

К первой группе относится прежде всего ряд олигохет, преимущественно из сем. *Naididae*, из которых здесь найдены: *Stylaria lacustris*, *Nais obtusa*, *N. pseudoobtusa*, *Paranais uncinata*, *P. naidina*, *Ophidonais serpentina*, *Chaetogaster diaphanus*, *Ch. crystallinus*. Особенно широко распространена *Stylaria lacustris*, найденная нами почти на всех станциях, притом на некоторых в огромных количествах. На одной станции в большом количестве обнаружена *Ophidonais serpentina*. Брюхоногие моллюски представлены в зарослях тростника небогато как в видовом, так и в количественном отношении. Сюда относятся: *Planorbis contortus*, *P. nautilus*, *P. albus*, *Valvata macrostoma*, *V. piscinalis* и *Vivipara duboisiana*. Все они обнаружены на отдельных станциях и по большей части в единичных экземплярах. Более характерными являются личинки некоторых ручейников — *Mystacides nigra*, *M. longicornis*, *Triaenodes bicolor*, *Oecetis lacustris*. Можно отметить еще реофильно-прибойные формы вроде *Leptocerus cinereus*, *Chaetopteryx* sp., *Tinodes waeneri*, *Sericostomatidae* (ближе не определенные) и реобионта — *Neureclipsis bimaculata*. В количественном отношении все эти виды представлены также небогато. Несколько обильнее здесь встречаются личинки поденок, их отмечено 6 видов: 2 вида *Baëtis*, *Ephemera* sp., *Ordella macrura*, *O. hogaria*, *Siphurella linneana*, не считая единичного нахождения *Heptagenia fuscogrisea* и ближе не определенного представителя сем. *Polymitarcidae*.

Большое разнообразие в видовом отношении представляют личинки *Tendipedidae* и *Heleidae*, их здесь обнаружено 35 видов. Мы не делаем здесь разграничения на грунтовые формы и на формы, связанные более

тесно с самими макрофитами, а рассматриваем их суммарно. Наиболее часто среди них попадаются: *Cryptochironomus* sp., *C. ex gr. pararostratus*, *Cricotopus ex gr. algarum*, *Orthocladius ex gr. saxicola*.

Остальная фауна представлена следующими формами: *Cryptochironomus ex gr. vulneratus*, *C. rolli*, *C. ex gr. camptolabis*, *C. ex gr. anomalus*, *Pentapedilum exsectum*, *Glyptotendipes* sp., *G. ex gr. gripenkoveni*, *Limnochironomus* sp., *Stictochironomus ex gr. hystrio*, *Polypedilum*, *Tanytarsus* sp., *T. ex gr. exiguus*, *T. ex gr. mancus*, *T. ex gr. gregarius*, *Paratendipes*, *Lauterbornia*, *Micropsectra ex gr. dilatatus*, *Eukiefferiella fr. lobifera*, *Corynoneura*, *Prodiamesa ex gr. bathyphila*, *Ablabesmyia ex gr. lentiginosa*, *A. ex gr. monilis*, *Procladius*, *Clynotanypus*, *Culicoides*, *Bezzia*.

Из других групп животных отметим единичное нахождение турбеллярий *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria* sp., *Otomesostoma auditivum*, а также несколько более частое нахождение некоторых пиявок — *Herpobdella nigricollis*, *H. octoculata*, *H. testacea*, *Helobdella stagnalis*, *Glossosiphonia* sp., *Piscicola geometra* и коконов жука *Donacia* sp.

Среди гидрахнелл, которые среди зарослей *Phragmites* встречаются нередко, но по большей части в небольших количествах, назовем таких характерных представителей „зарослевой фауны“, как *Limnesia maculata*, *L. undulata*, *Oxus ovalis*, *Hydrochoreutes*, *Forelia liliacea*, *Acercus ornatus*, *Piona coccinea*, *P. variabilis*, *Brachypoda versicolor* и некоторые другие.

Если обратиться теперь к другой группе форм, связанных не столько с зарослями, сколько с грунтом, то наметится следующий состав видов: из *Oligochaeta* — *Limnodrilus newaensis*, *L. udekemianus*, *L. clapedianus*, *Limnodrilus newaensis*, *Lamprodrilus isoporus*, *Peloscoclex ferox*, *Lumbriculus variegatus*, *Tubifex tubifex*; из *Mollusca* — *Pisidium subtruncatum*, *P. henslovianum*, *P. nitidum*, *P. milium*, *P. casertanum*, *Sphaerium corneum*; из *Crustacea* — *Rivulogammarus scandinavicus* var. и единично *Asellus aquaticus*; из *Trichoptera* — *Molanna angustata*, *M. palpata*, *Agrypnia obsoleta*, *Oecetis furva*. Затем довольно разнообразный состав личинок *Tendipedidae*.

Часть перечисленных выше личинок поденок может также считаться больше связанной с грунтом, особенно с каменистым. Наконец, среди водных клещей упомянем *Lebertia stackelbergi* v. *saxicola* — форму, приуроченную к водорослевому налету на камнях. Такие виды, как *Lebertia tiabushinskii*, *L. insignis* и *Hygrobatas fluviatilis*, найденные здесь в немногих экземплярах, носят вообще эвритопный характер.

Население ассоциации рдеста (*Potamogeton perfoliatus*)

Фауна зарослей рдеста пронзеннолистного была обследована нами лишь в 5 пунктах. Несмотря на это, можно все же сделать заключение, что бентос не отличается здесь особенным богатством ни в качественном, ни в количественном отношении.

Из форм, держащихся на самих растениях, отметим: *Hydra* sp.; ближе не определенных *Rhabdocoela*; олигохет — *Stylaria lacustris*, *Paranais uncinata*, *Ophidonais serpentina*, *Chaetogaster diaphanus*; пиявок — *Piscicola geometra*, *Herpobdella* sp.; улитку — *Valvata piscinalis*; из личинок двукрылых — *Culicoides*.

Из форм, обитающих среди зарослей рдеста, укажем на *Hydrachnellae* — *Eylais infundibulifera* f. *bifurca*, *Forelia liliacea*, *Hydrochoreutes ungulatus*, *Piona variabilis dispersa*, *P. coccinea coccinea*; *Hemiptera* — *Micronecta minutissima* и некоторые другие.

Из грунтовых форм (песок, валуны) назовем: мшанок — *Paludicella articulata*, *Fridericella sultana*; олигохет — *Limnodrilus newaensis*, *Lumbriculidae*; двустворчатых — *Sphaerium solidum*, *Pisidium amnicum*, *P. hen-slovianum*; поденки — *Heptagenia dalecarlica*, *Ephemerella* sp.; ручейников — *Leptocerus annulicornis*, *L. cinereus*, *L. excisus*, *Holocentropus stagnalis*; тендипедид — *Cryptochironomus* ex gr. *pararostratus*, *C.* ex gr. *camptolabis*, *Orthocladius* ex gr. *saxicola*, *Cricotopus*, *Polypedilum*, *Tanytarsus* ex gr. *mancus*, *Prodiamesa* ex gr. *gregarius*, *Cricotopus vitripennis*, личинок мокреца — *Culicoides*; из водных клопов — *Aphelochirus aestivalis*; ракообразных — *Ostracoda* (ближе не определенных), *Pontoporeia affinis*.

В известном смысле к грунтовым формам могут быть причислены также следующие гидраханеллы: *Lebertia riabuschinskii*, *Hygrobatas fluviatilis* и *H. nigromaculatus*.

Фауна густых смешанных зарослей

Бентос густых смешанных зарослей макрофитов затишной литорали Ладожского озера резко отличается от такового заросших участков более открытой ее части как по значительно большему разнообразию своего качественного состава, так и количественно. Отсутствие сильных волнений, сильное прогревание воды (максимальная наблюденная нами температура достигала 28,6°), кислородный режим создают здесь условия для пышного развития как зообентоса, так и планктона. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что рассматриваемые нами заросли как раз служат главным местом пребывания мальков разных рыб, находящихся здесь, несомненно, оптимальные условия для своего питания и развития. Нами исследовано 17 станций, взятых среди густых зарослей макрофитов. Несмотря на известные различия отдельных станций, мы рассматриваем ниже население их тем не менее суммарно, так как для дальнейшей детализации биоценозов наш материал недостаточен.

Из низших форм здесь констатированы: колонии инфузории *Ophrydium*, губка *Spongilla lacustris*, *Hydra* sp., некоторые ближе не определенные турбеллярии из *Triclada* и *Rhabdocoela*, *Gordius aquaticus*, мшанки — *Plumatella repens*, *Cristatella mucedo* (статобласты). Все они найдены, однако, на немногих станциях и в небольших количествах.

Фауна олигохет, как и можно было ожидать для зарослей, оказалась весьма разнообразной. Здесь найдено около 20 видов. Повсеместным распространением отличается *Stylaria lacustris*, найденная почти на всех станциях по большей части в огромных количествах экземпляров. Остальные виды в количественном отношении отходят по сравнению с ней на задний план. Виды эти следующие: *Chaetogaster diaphanus*, *Paranais uncinata*, *Ophidonais serpentina*, *Nais communis*, *N. obtusa*, *N. pseudoobtusa*, *Dero incisa*, *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hammonienseis*, *Pelosclex ferox*, *Limnodrilus hofmeisteri*, *L. claparedeanus*, *L. newaensis*, *Rhynchelmis limosella*, *Stylodrilus heringianus*, *Lumbriculus variegatus*.

Довольно богата фауна пиявок. Среди них количественно преобладают: *Herpobdella nigricollis*, *Helobdella stagnalis*, *Glossosiphonia complanata*, реже попадаются *Piscicola geometra*, *Protoclepsis tessellata*, *Hemiclepsis marginata*, *Glossosiphonia concolor*, *Herpobdella octoculata* и *H. testacea*.

Из моллюсков в общей сложности констатировано 26 видов: *Limnaea stagnalis* — вид, встречающийся здесь особенно часто, *L. ovata*, *L. palustris* (единично), *Amphipeplea glutinosa*, *Physa fontinalis*, *Planorbis albus*, *P. vortex*, *P. glaber*, *P. planorbis*, *P. contortus*, *P. nautilus*, *P. corneus*, *P. carinatus*, *Ancylus lacustris*, *Hydrobia steini*, *Viviparus contectus*, *V. viviparus*, *Valvata cristata*, *Sphaerium corneum*, *Pisidium casertanum*,

P. milium, *P. nitidum*, *P. amnicum*, *P. subtruncatum*, *P. liljeborgi* и *Pseudanodonta complanata*. На надводных листьях прибрежных растений держится *Succinea pfeifferi*.

Из ракообразных в больших количествах и всюду найден *Asellus aquaticus*; реже попадает *Rivulogammarus scandinavicus* var. Водный паук, *Argyroneta aquatica*, встречается также не часто.

Фауна гидрахнелл достигает здесь очень большого разнообразия, будучи представлена 46 видами, многие из которых богаты и по количеству индивидов. Виды эти следующие: *Limnochares aquatica*, *Eulais infundibulifera*, *E. rimosa*, *E. stagnaliformis*, *E. discreta*, *E. spinipons*, *E. mülleri*, *E. soari*, *Hydrachna cruenta*, *H. coniecta*, *Hydryphantas dispar*, *Hydrodroma despiciens*, *Teutonia subalpina*, *Lebertia stackelbergi* var. *saxicola*, *L. ignatowi*, *Frontipoda musculus*, *Oxus ovalis*, *Limnesia maculata*, *L. conata*, *Hygrobates sokolowi*, *H. longipalpis*, *H. nigromaculatus*, *Unionicola crassipes*. *U. gracilipalpis*, *Neumania vernalis*, *Forelia liliacea*, *Piona longipalpis*, *P. coccinea coccinea*, *P. rotunda*, *P. paucipora*, *P. conglobata*, *P. variabilis*, *Hydrochoreutes krameri*, *Acercus ornatus*, *A. scaurus* var., *Pionopsis lutescens*, *Midea orbiculata*, *Brachypoda versicolor*, *Arrhenurus bicuspidator*, *A. affinis*, *A. neumani*, *A. tricuspидator*, *A. pustulator*, *A. radiatus* и *A. globator*.

Все они, за исключением *Lebertia stackelbergi* var. *saxicola*, *Hygrobates sokolowi* и, может быть, *Lebertia ignatowi*, являются экологически типичными представителями так называемой „зарослевой фауны“.

Не меньшее разнообразие и богатство встречаем мы здесь и в фауне различных насекомых. Здесь обнаружены личинки пяти следующих видов стрекоз: *Lestes sponsa*, *Erythromma najas* (оба эти вида преобладают), *Coenagrion pulchellum*, *C. armatum*, *Aeschna grandis*. При дальнейших исследованиях количество видов окажется, несомненно, большим, о чем можно судить по списку взрослых стрекоз, приведенных в общем перечне обзора С. В. Герда (1946).

Фауна Ephemeroptera несколько отличается по своему составу от таковой открытой литорали. Из восьми обнаруженных здесь видов наибольшим распространением пользуются: *Siphurella linneana* и *Baëtis* sp. № 2; остальные виды представлены *Ephemerella* sp., *Ordella horaria*, *Ordella* sp., *Baëtis* sp. № 1, *Heptagenia fuscogrisea* и *Arthroplea congener*.

Из водных клопов обнаружено пока всего 7 видов: *Gerris odontogaster*, *G. argentatus*, *Notonecta lutea*, *Sigara striata*, *Sigara* sp. (личинки в большом количестве), *Cumatia bonsdorffi*, *C. coleoprata*.

Видовой состав личинок Trichoptera богат и насчитывает 20 форм. Большинство видов может считаться характерным именно для зарослевой фауны. Часть форм определенно связана с грунтом; к ним относятся: *Leptocerus senilis*, *L. cinereus*, *Oecetis ochracea*, *Oe. lacustris*, *Molanna angustata*, *Agrypnia pagetana*. С поверхностью растений связаны: *Agraylea multipunctata*, *Holocentropus dubius*, *H. picicornis*, *Cygnus flavidus*, *Leptocerus aterrimus*, *Mystacides nigra*, *Trienodes bicolor* (наиболее часто встречается), *Oe. furva*, *Limnophilus decipiens*, *L. nigriceps*, *L. rhombicus*, *Agrypnia obsoleta*, *A. varia*, *Phryganea grandis*.

На сборы жуков обращалось меньшее внимание, и перечень их является далеко не полным. Из личинок Coleoptera чаще всего попадались личинки *Gyrinus* sp., затем *Agabus* sp. и некоторые др. Нередки коконы *Donacia*, находимые большей частью в корневищах различных макрофитов. Imagines этого рода в большом количестве держатся на надводных частях растений. Среди них отметим: *Donacia clavipes*, *D. fennica*, *D. aquatica*, *D. vulgaris*. Из других водных жуков назовем: *Haliphus lineolatus*, *H. fluviatilis*, *Enochrus testaceus*, *Agonum viduum*.

Наконец, снова большое разнообразие находим среди личинок Tendipedidae. Среди них удалось установить в общей сложности 44 вида. Наиболее часто здесь встречаются следующие формы: *Polypedilum*, *Psectrocladius* ex gr. *dilatatus*, *P.* ex gr. *psilopterus*, *Cricotopus*, *Ablabesmyia* ex gr. *monilis*, *Procladius* и мокрецы — *Culicoides* и *Bezzia*. Остальная фауна тендипедид представлена следующими формами: *Tendipes* f. l. *thummi*, *T.* f. l. *salinarius*, *T.* f. l. *plumosus*, *Pentapedilum exsectum*, *Cryptochironomus* sp., *C.* ex gr. *vulneratus*, *C.* ex gr. *pararostratus*, *C.* ex gr. *anomalus*, *Glyptotendipes*, *Limnochironomus*, *Endochironomus* ex gr. *signaticornis*, *E.* ex gr. *nymphoides*, *Tendipedini* g. ? *macrophthalma*, *Sergentia*, *Tanytarsus*, *T.* ex gr. *exiguus*, *T.* ex gr. *mancus*, *Paratendipes*, *Microtendipes*, *Lauterbornia*, *Orthocladius* ex gr. *saxicola*, *O.* *paratatica*, *Cricotopus vitripennis*, *Trichocladius* ex gr. *lucidus*, *Trissocladius*, *Diamesa campestris*, *Corynoneura*, *Ablabesmyia* ex gr. *lentiginosa*, *A.* *zavrelli*, *Macropelopia*, *Clynotanypus*, *Pelopia villipennis*, *Johannsenomyia*.

Сравнительный обзор фаун разных участков литорали

В основном в Ладожском озере можно различать три комплекса форм, приуроченных соответственно к песчаному грунту, каменистому грунту и заросшей литорали.

1. Наименее богатым как своим видовым составом, так и количеством является население открытой песчаной литорали. При этом бросается в глаза отсутствие целого ряда форм, вроде некоторых олигохет, личинок многих видов ручейников, личинок некоторых видов стрекоз (вроде *Gomphus*), ряда гидрахнелл и др., которые могут считаться формами, характерными для песчаной фации, и которые обычно и подчас в значительных количествах присутствуют на аналогичных станциях многих озер Карелии, Швейцарии, Дании, Германии, Польши и т. д. (Sokolow, 1930; Wesenberg-Lund, 1908; Obermayer, 1922).

Главную причину подобной скудости населения песчаной литорали Ладожского озера приходится усматривать, на наш взгляд, в значительной силе прибойной волны, которая производит непрерывное перемещение частиц песка и тем самым делает весь субстрат мало пригодным для заселения. Очень хорошую параллель мы находим в этом смысле в шведском оз. Веттерн, во многом напоминающем Ладожское озеро. Экман (Ekman, 1915) специально указывает на чрезвычайно скудное развитие песчаной фауны прибойного берега этого крупного водоема, где он не нашел ни одного представителя настоящей песчаной фауны.

2. Вторым и, пожалуй, наиболее характерным и ярко выраженным комплексом является бентос каменистой литорали. В противоположность песчаному побережью фация каменистая, приуроченная к местам более сильного прибоя, оказывается средой обитания довольно разнообразной и притом совершенно специфической фауны. Большинство форм, ютящихся здесь, отличаются характерной уплощенной формой тела, держатся обычно плотно прилегая к поверхности камней и вообще обладают рядом признаков, которым в свое время Везенберг-Лундом (Wesenberg-Lund, 1908) было дано название „прибойных признаков“ („Brandungsmerkmale“) и которые выработались как определенное приспособление к сильно подвижной воде. В этом отношении у обитателей прибойной каменистой литорали мы находим большое сходство с обитателями быстро текущих рек и ручьев. Везенберг-Лунд считает возможным, что фауна текучих вод в течение тысячелетий постепенно должна была обедняться. Известным указанием на это служит, по его мнению, наличие в настоящее время широких, достигающих подчас многих ки-

лометров ширины, долин, выработанных ранее существовавшими мощными реками, а теперь прорезаемых реками и речками гораздо более скромных размеров. С постепенной редукцией таких водотоков населявшая их реофильная фауна постепенно переселялась в прибойную зону более крупных озер, где она и нашла себе как бы вторую родину. Подобное предположение, разделяемое рядом гидробиологов, является и на наш взгляд довольно вероятным и находит себе хорошее подтверждение в полученных нами данных в отношении бентоса каменистой литорали Ладожского озера.

Характерной особенностью фауны каменистой литорали Ладожского озера является значительная примесь к таким реофилам форм реобентного характера, т. е. форм, которые в своем обитании обычно приурочены лишь к текучим водам. Среди найденных здесь реобентов можно назвать ручейников *Rhyacophila nubila*, *Neureclipsis bimaculata*, *Brachycentrus subnubilis*, *Hydropsyche angustipennis* и др.; из гидрахнелл — *Hygrobates fluviatilis*, *H. squamifer* и *Lebertia stackelbergi* var. *saxicola*. Факт этот, несомненно, представляет интерес не только в качестве дальнейшего подтверждения взгляда Везенберг-Лунда на реофильный характер прибойной фауны, но и как специфическая особенность каменистой литорали южной части Ладожского озера вообще. Насколько нам известно, до сих пор подобных данных не имелось. Даже в таком крупном и сильно прибойном озере, как Сегозеро, типичных реобентов среди *Trichoptera* найдено не было.

3. Переходя, наконец, к комплексу форм, населяющих заросшие части литорали, необходимо отметить, что он характеризуется наибольшим разнообразием своего видового состава. В прямой зависимости от степени защищенности тех или иных участков и связанной с этим густоты зарослей макрофитов стоит и степень количественного развития зообентоса, достигающая в густых смешанных ассоциациях макрофитов своего максимума. Здесь же находятся и главнейшие места кормежки мальков разных рыб. В отношении своего качественного состава зообентос заросшей литорали не представляет чего-нибудь специально характерного для больших озер, но отвечает комплексу форм, обитающих обычно также в различного рода заросших мелких озерах, заводях рек и прудах. Словом, здесь мы встречаем типичную так называемую „зарослевую фауну“.

ЛИТЕРАТУРА

- Герд С. В. 1946. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии. Труды Карело-Финск. отд. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., II.
- Иоффе Ц. И. 1948. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XXVI, 2.
- Лепнева С. Г. 1928. Личинки ручейников Олонецкого края. Труды Олонецк. научн. экспедиции, т. VI, в. 5.
- Скориков А. С. 1911. Зоологические исследования Ладожской воды как питьевой. Комиссия по исслед. Ладожского озера как источника водоснабжения С.-Петербурга, часть санитарная.
- (Соколов И. И.) Sokolow I. 1930. Die Hydracarinae von Russisch-Karelien. Zool. Jahrb., Syst., 59.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. Определ. по фауне СССР, № 31.
- Ekman S. 1915. Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Int. Rev. ges. Hyd., VII.
- Hoisten N. von 1911. Zur Kenntnis der Tiefenfauna des Brienzer und des Thunersees. Arch. Hyd., VII.
- Obermayer H. 1922. Beiträge zur Kenntnis der Litoralfauna des Vierwaldstättersees. Z. f. Hyd., II Jg., H. 1/2.
- Wesenberg-Lund V. E. 1908. Die litoralen Tiergesellschaften unserer grösseren Seen. Int. Rev. ges. Hyd., I.

М. В. БАЛАГУРОВА

Институт биологии Карельского
филиала Академии наук СССР

О МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ КАРЕЛИИ

Для планирования рыбного хозяйства знание рыбной продуктивности водоемов является совершенно необходимым. Постановка промысла без правильного учета рыбных ресурсов в условиях озер неизбежно ведет к нарушению одного из основных принципов ведения социалистического хозяйства, а именно заботы не только об увеличении интенсивности эксплуатации природных богатств, но и об их сохранении и умножении.

В последние годы уделяется большое внимание разработке проблемы повышения рыбопродуктивности внутренних водоемов. В условиях Карелии работы по данной проблеме тем более важны, что огромное число ее малых озер имеют и количественно и качественно низкую рыбопродуктивность. Между тем, многие из этих озер обладают хорошими природными условиями, например, такие озера, как Крошнозеро и Миккельское озеро. Физические и биологические условия названных озер позволяют отнести их к высококормным в условиях Карелии водоемам, пригодным для жизни в них ценной промысловой рыбы — леща. Хорошая прогреваемость Крошнозера и Миккельского озера, благоприятный газовый режим, наличие удобных мест для размножения леща и откорма его молоди, а также целая система озер и рек, удовлетворяющая миграционным потребностям леща, позволяют отнести эти озера к типу лещовых. Однако из года в год уловы леща в Миккельском озере и Крошнозере незначительны и имеют тенденцию к снижению.

Имея в виду выяснение причин низкой рыбопродуктивности Миккельского озера и Крошнозера и обоснование мероприятий по ее повышению, сектор зоологии Института биологии Карельского филиала Академии наук СССР под руководством и при участии профессора И. Ф. Правдина проводил на этих озерах в течение трех лет (1952—1954 гг.) научно-исследовательские работы. Комплексному изучению были подвергнуты как рыбы, так и сами водоемы и их рыбный промысел. Результаты работ позволяют определить рыбопродуктивность Миккельского озера и Крошнозера и наметить пути ее увеличения. Выбранные озера явились весьма удобным объектом исследований, т. к. вследствие незначительных размеров они представляют большие возможности непосредственных наблюдений над биологией населяющих их рыб.

Площадь Миккельского озера $6,6 \text{ км}^2$ (660 га) при максимальной глубине 2,4 м. Озеро имеет круглую форму с почти неизрезанной береговой линией. Чашеобразное ложе в центральной части озера выстлано мощным слоем серо-зеленого ила. В береговой зоне наблюдается силь-

ное развитие высшей водной растительности. Воды Миккельского озера относительно богаты биогенными веществами, что определяет пышное развитие в них фито- и зоопланктона. Средняя биомасса продуктивного бентоса озера $18,7 \text{ кг/га}$ при общей биомассе $24,0 \text{ кг/га}$ (Соколова, 1956); общее количество планктона— $1254,4 \text{ кг}$ (Филимонова, 1956). В озеро впадает несколько ручьев, несущих болотную воду, и р. Матчелица, соединяющая Миккельское озеро с Крошнозером; вытекающая из Миккельского озера Миккельская речка соединяет его с Шотозером. Все три озера входят в верхнюю часть бассейна р. Шуи, впадающей в Онежское озеро.

Мелководность и хорошая прогреваемость Миккельского озера наряду с богатой растительностью и хорошими газовыми и кормовыми для молоди условиями делают это озеро естественным инкубатором для промысловых рыб. Сюда поднимается на нерест лещ из Шотозера, сюда же идут на нерест лещ, судак и плотва из Крошнозера. Таким образом, Миккельское озеро определяет численность леща (а возможно, и судака) в Шотозере и в Крошнозере.

Рыбопродуктивность Миккельского озера определялась нами двумя способами. Первый метод определения рыбопродуктивности заключался в систематическом облове различных участков озера неводом в разные сезоны года и определении количества вылавливаемой рыбы в повидовом составе на единицу площади озера. Облов вдоль береговой линии производился мальковым неводом с длиной крыла 10 м и веревок (урезов) в 50 м . Середина озера облавливалась по четырем диаметрам малым озерным неводом с длиной крыла в 35 м и урезов в 50 м (рис. 1).

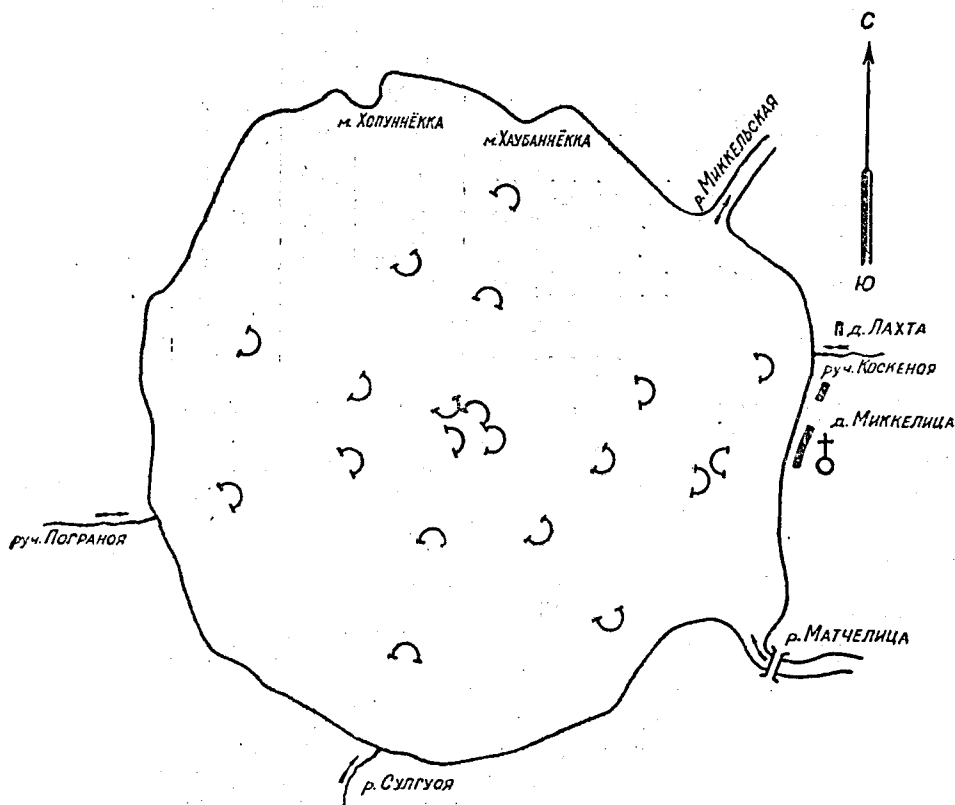


Рис. 1. Схема неводного облова Миккельского озера.

При расчислении площади облова мы исходили из следующего. Максимальной площадью облова мальковым неводом мог быть прямоугольник со сторонами в 50 м (урезы) и 20 м (крылья), т. е. 1000 м². Наблюдения показывают, что около 30% этой площади не облавливается, т. к. крылья невода закидываются по дуге, а не по прямой линии; у берега крылья сближаются, что также сокращает площадь облова. Кроме того, даже хорошо сконструированным неводом нельзя выловить всю рыбу на данной площади озера, и часть ее остается незаловленной. Исходя из этих соображений, за площадь облова невода мы принимали половину площади квадрата из крыльев и урезом, предполагая, что вся находившаяся на данной площади рыба была заловлена в невод. Таким образом, для малькового невода площадь облова была принята за 500 м² ($\frac{20 \times 50}{2}$), для малого озерного — 1750 м² ($\frac{70 \times 50}{2}$). Результаты количественного учета, представленные в таблице 1, показывают различную ихтиомассу в отдельных участках озера, причем она, как правило, не соответствует величине биомассы кормного бентоса данного района озера.

Таблица 1

Рыбopодуkтивнoсть Миккельского озера
(на основании опытных уловов неводом)

| Район озера | Количество тоней | Улов на 1 тоню (в г) | Ихтио- масса на 1 м ² (в г) | Рыбopодуkтивнoсть на га | |
|--|---------------------|----------------------------|--|-------------------------|-----|
| | | | | экз. | кг |
| Миккельская речка — Коскеноя | 45 | 604,4 | 1,0 | 3000 | 10 |
| Коскеноя-Матчелица | 28 | 1015,8 | 2,0 | 7000 | 20 |
| Матчелица-Сулгуоя | 36 | 614,5 | 1,2 | 2000 | 12 |
| Сулгуоя-Пограноя | 1 | 265 | 0,5 | 600 | 5 |
| Пограноя-Ламбисельская дорожка | 2 | 762 | 1,4 | 1000 | 14 |
| Ламбисельская дорожка- Хопуннёкка | 3 | 900 | 1,8 | 1000 | 18 |
| Хопуннёкка-Миккельская речка | 5 | 705,5 | 1,4 | 2000 | 14 |
| Середина озера | 41 | 1501,8 | 0,85 | 2500 | 8,5 |
| Среднее по озеру | 161 | — | 1,2 | 2460 | 12 |

Приведенные данные показывают, что Миккельское озеро в настоящее время имеет относительно малую ихтиомассу, выражающуюся в 12 кг/га, или около 8 тонн для всей площади озера.

К другому методу определения рыбной продуктивности мы подошли в результате изучения межвидовых и внутривидовых взаимоотношений рыб в Миккельском озере. Наблюдаемое нами количественное соотношение различных видов рыб в озерах обуславливается целым рядом причин. Это результат сложных взаимоотношений организмов с условиями их жизни, при которых каждый вид стремится создать максимально возможную численность. В условиях Миккельского озера и Крошнoзера мы имеем дело с биоценозами, измененными хозяйственной деятельностью человека. В результате многолетнего одностороннего воздействия рыбного промысла на состав рыбного населения этих озер произошли существенные изменения в соотношении численности отдельных видов рыб с резким сокращением количества ценных промысловых рыб — леща и судака. В новом биоценозе в результате совместной жиз-

недеятельности организмов создались иные условия существования для отдельных видов. Эти условия и определили наблюдаемую нами численность рыб в Миккельском озере и его рыбопродуктивность.

Общее количество рыб в озерах определяется в конечном счете количеством корма, имеющегося в данном водоеме. Поэтому понятны попытки определения рыбопродуктивности по кормности водоема (F/V коэффициент Альма). Недостатком такого определения рыбопродуктивности было игнорирование естественных процессов, происходящих в водоеме. В частности, Альм не учитывал того, что запасы пищи используются биоценозом рыб (а не просто „рыбой“), и в зависимости от состава биоценоза количество потребляемой им пищи будет различно.

Потребление биоценозом пищи в водоеме представляет сложную картину. Не все рыбы потребляют одинаковое количество пищи на единицу своего веса, а при равном количестве съеденной пищи могут давать различные приросты своего веса. В различные сезоны года интенсивность питания отдельных видов рыб различна, да и у особей одного и того же вида в каждый сезон года наполнение желудков и кишечника колеблется от 0 до высшей степени наполнения. При нормальных условиях среды, по-видимому, все рыбы обладают избирательной способностью в питании. Хищники, поедая рыбу, изменяют соотношение рыб в биоценозе, и общее потребление биоценозом пищи, численность, рост и питание самих животных бентоса и планктона меняется по сезонам года и стадиям развития и т. п. Все эти сложные процессы определяют наблюдаемое нами соотношение рыб в озере и среднее потребление ими корма на единицу веса тела.

Для правильного суждения о рыбной продуктивности водоема необходимо знать общий запас пищи в нем и среднее разовое потребление пищи биоценозом. В общий запас пищи должны войти только те животные и растения, которые встречаются в пище рыб, т. е. „кормовые, продуктивные“ бентос и планктон.

Нами было уделено большое внимание изучению межвидовых взаимоотношений рыб в Миккельском озере. В частности, изучалось относительное потребление корма различными видами рыб в разные сезоны года. Работа по определению питания молодежи рыб велась З. И. Филимоновой, по питанию взрослых рыб — В. А. Соколовой.

При учете потребления корма на единицу веса (табл. 2) учитывались как рыбы с хорошо наполненными желудками, так и со слабо наполненными и совершенно пустыми желудками. Подсчитывался общий вес всех исследованных в разные сезоны года рыб и вес обнаруженной в них пищи. Затем путем деления общего веса пищи на вес исследованной рыбы определялось среднее разовое потребление пищи различными видами рыб в течение года. Его мы принимали за минимальное суточное потребление (в течение всего года).

Таблица 2

Наблюдаемое (разовое) потребление пищи различными видами рыб на 1 кг веса тела

| Вид рыбы | Потребление бентоса (в г) | В том числе тендипедид (в г) | Потребление зоопланктона сеголетками рыб (в г) |
|------------------|---------------------------|------------------------------|--|
| Лещ | 2,5 | 1,1 | 6,4 |
| Плотва | 5,3 | 0,7 | 8,6 |
| Окунь | 9,2 | 1,5 | 15,3 |
| Ерш | 14,1 | 7,4 | 14,5 |

Необходимо отметить, что при определении потребления пищи на 1 кг веса тела взрослых рыб мы не брали в расчет детрит, который встречается в больших количествах в пище леща и плотвы, а также зоопланктон, потребляемый как молодью, так частично и взрослыми рыбами (окунем, плотвой).

Из бентосоядных рыб Миккельского озера наибольшее относительное потребление бентоса наблюдается у ерша. На один килограмм своего веса он потребляет этого корма почти в 6 раз больше, чем лещ, а количество поедаемых им тендипедид в 7 раз больше, чем у леща. Огромные количества бентоса истребляет окунь. Даже плотва, которую обычно считают растительноядной рыбой, наряду с растительной пищей потребляет на единицу своего веса в два раза больше бентоса, чем лещ. Характерно, что при относительно большом потреблении корма на единицу своего веса ерш, окунь и плотва имеют чрезвычайно замедленный темп роста.

Из хищных рыб Миккельского озера высоким относительным потреблением пищи отличается щука: на 1 кг своего веса она потребляет в среднем 20 г рыбы (разовое потребление).

Расчислив потребление пищи на 1 кг веса различных рыб, мы можем перейти к обсуждению вопроса о потреблении корма сообществом рыб, биоценозом. Для правильного суждения об этом необходимо знать процентное соотношение различных видов рыб в составе ихтиофауны Миккельского озера. Наши опытные ловы, проводившиеся во все периоды года различными орудиями лова (невод, сети, крючки) и охватившие все участки озера, должны более или менее правильно отображать соотношение различных видов рыб в водоеме (табл. 3). Общий улов при этом будет представлять собою, если можно так сказать, среднюю пробу ихтиофауны озера. Такая средняя проба по своему качественному составу будет близка к составу ихтиофауны озера, поэтому мы будем рассматривать ее как биоценоз в малом масштабе и пользоваться ею в дальнейшем при суждении о рыбопродуктивности озера.

Таблица 3

Породный состав опытных уловов в Миккельском озере (1953 г.)

| Вид рыбы | Численность | | Вес | |
|--------------------|------------------------|-------|--------|------|
| | количество экземпляров | % | в г | в % |
| Лещ | 2560 | 6,4 | 143121 | 34,7 |
| Окунь | 22763 | 57,1 | 96761 | 23,5 |
| Плотва | 6091 | 15,3 | 67613 | 16,4 |
| Щука | 217 | 0,5 | 79482 | 19,3 |
| Ерш | 8061 | 20,2 | 19536 | 4,7 |
| Налим | 3 | 0,007 | 4460 | 1,1 |
| Уклея | 156 | 0,3 | 811 | 0,1 |
| Судак | 7 | 0,01 | 17 | — |
| Ряпушка | 1 | 0,002 | 13 | — |
| Всего рыб. | 39859 | | 411814 | |

Запасы бентосоядных рыб в Миккельском озере исчисляются в 5953 кг. Расчисляем запасы хищных рыб. В нашей средней пробе (табл. 4) бентосоядные рыбы составляют по весу 79%, а хищные — 21%, если 79% равны 5953 кг, то 21% соответствует 1581 кг. Следовательно, общая рыбопродуктивность Миккельского озера выразится в 7412 кг, или 11,4 кг/га. Как видим, цифры рыбопродуктивности, полученные двумя предлагаемыми нами различными методами, почти совпадают (12 кг/га и 11,4 кг/га) и определяют ее в 11—12 кг/га.

Рыбопродуктивность водоема не является величиной постоянной и изменяется в зависимости от изменения кормности водоема и от состава его ихтиофауны. Кормность водоема, т. е. количество в нем органического вещества в виде бактерий, растений и беспозвоночных животных, определяется природными свойствами водоема, способностью его удовлетворять определенным требованиям бионтов в их сообществах. Как состав рыбного населения, так и кормность, а следовательно, и продуктивность водоемов могут быть изменены хозяйственной деятельностью человека. Рационально поставленным промыслом можно воздействовать на состав ихтиофауны с тем, чтобы оставить в водоеме те виды рыб, которые способны возможно полнее и выгоднее использовать его кормовые ресурсы. Наряду с этим встанут и вопросы увеличения кормности водоемов, а в связи с этим и еще большего увеличения их рыбопродуктивности.

Оставляя в стороне последний вопрос, остановимся на возможном изменении рыбопродуктивности озера путем воздействия на состав его ихтиофауны. Понятно, что при изменении состава ихтиофауны в водоеме нарушатся старые и создадутся новые зависимости и связи, что не может не сказаться на кормности водоема и на других его качествах. Предположим, что весь кормовой бентос Миккельского озера используется лещом (количество малоценных рыб доведено до минимума). Какую рыбопродуктивность имело бы озеро в этом случае?

Наблюдаемое у леща годовое потребление бентоса на 1 кг веса тела выражается в 0,9 кг. Если 0,9 кг бентоса соответствует 1 кг лещового мяса, то 12342 кг (вся биомасса кормового бентоса) будет соответствовать 13713 кг, т. е. рыбопродуктивность Миккельского озера в данном случае выразилась бы в 21 кг/га.

С другой стороны, при использовании кормов только ершом рыбопродуктивность его составила бы всего 2,4 кг/га и т. д.

Учитывая, что Миккельское озеро может и должно служить питомником для молоди леща, и что годовики леща достигают веса 1 г, можно полагать, что это озеро ежегодно могло бы давать свыше 10 млн. леща на жизнестойкой стадии.

Все наши рассуждения пока могут иметь место только в тех случаях, когда, во-первых, правильно определена биомасса бентоса и интенсивность питания рыб, и, во-вторых, если гидрологические условия озер, в частности кислородный режим, не будут лимитировать данную численность рыб.

На наш взгляд, в системе Миккельское и Крошнозеро мы имеем редкий для Карелии пример водоемов, пригодных именно для леща. Одно из этих озер — Миккельское озеро имеет все качества естественного инкубатора и питомника для молоди леща, другое (Крошнозеро) — высококормное пастбище для взрослого леща. Кормовые ресурсы Миккельского озера (12,3 т) для молоди леща, несомненно, соответствуют кормовым ресурсам для взрослого леща в Крошнозере (и в Шотозере) при использовании их только лещом. К каждому из этих озер необходимо подходить с точки зрения его значения для восстановления запасов

леща и в соответствии с этим строить промысел. Миккельское озеро определяет численность лещового стада, поэтому промысла леща в нем не должно быть. Крошнозеро, наоборот, не влияя на увеличение численности лещового стада, дает его основные весовые приросты, т. е. определяет рыбопродуктивность этих двух озер.

Путем качественного улучшения состава ихтиофауны и рационально поставленного рыбного промысла рыбная продуктивность названных озер может быть значительно повышена.

ЛИТЕРАТУРА

Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов Пищепромиздат.

Никольский Г. В. 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений рыб. Бюлл. моск. общ. испыт. прир., т. IV, в. 1.

Правдин И. Ф. 1954. Проблема повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карело-Финской ССР. Материалы совещания по проблеме повыш. рыбн. прод. внутр. водоемов КФСР. Госиздат КФСР.

Соколова В. А. 1956. Кормовые ресурсы бентоса для рыб Миккельского озера и Крошнозера. Труды Карельского филиала АН СССР, в. 2. Госиздат КАССР.

Филимонова З. И. 1956. Зоопланктон Миккельского озера и Крошнозера и его значение в питании рыб. Труды Карельского филиала АН СССР, в. 2. Госиздат КАССР.

В. Г. МЕЛЬЯНЦЕВ

Петрозаводский государственный университет

ВОЗМОЖНОСТИ РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ
КОНЧЕЗЕРСКОЙ ГРУППЫ ОЗЕР

Вблизи г. Петрозаводска расположено немало озер, многие из которых значительных размеров, но все они, за исключением Онежского озера, имеют весьма небольшое рыбопромысловое значение. Причина этого кроется в отсутствии достаточно хорошей рыбохозяйственной изученности этих озер и ясного плана их рыбохозяйственного использования, предусматривающего не только добычу рыбы из водоема, но и проведение системы мероприятий, направленных на количественное и качественное улучшение состава их ихтиофауны.

На сущности этого рода мероприятий нам и хотелось бы остановиться на примере кончезерской группы озер. В названную систему входят такие озера, как Мунозеро, Пертозеро, Кончозеро, Укшозеро, а также ряд других, более или менее связанных с ними озер (Долгая ламба, Габозеро, Гомсельгское, Урозеро и другие), которые все вместе составляют бассейн нижнего течения р. Шуи.

Некоторое представление о характере перечисленных озер можно получить из таблицы 1, составленной на основании работ В. Ф. Пиотровского и Б. П. Дитмара (1912), М. В. Зеленковой-Перфильевой (1927), О. Н. Гордеева (1949, 1952), С. В. Герда (1949) и Н. М. Поповой (1936).

Таблица 1

Характеристика озер кончезерской группы

| Название озера | Площадь озера (в км ²) | Глубины (в м) | | Прозрачность | рН | О ₂ | Продуктивность дна (в кг/га) |
|------------------------|------------------------------------|---------------|---------------|--------------|----------|----------------|------------------------------|
| | | максимальная | преобладающая | | | | |
| Мунозеро | 20,0 | 32,0 | 10 | 6—8 | 6,96—7,0 | 5,8—10,2 | 26,9 |
| Пертозеро | 28,3 | 39,0 | 20 | 5—6 | 7,2—8,0 | 6,7—7,0 | 26,0 |
| Кончозеро | 57,5 | 27,0 | 10 | 5,5—6,5 | 6,8—8,0 | 6,2—8,0 | 148,0 ¹ |
| Гомсельгское | 3,3 | 14,5 | 5—6 | 1,5—2 | 6,8—7,0 | — | 10,4 |
| Укшозеро | 41,0 | 30,0 | 6—8 | 5—6 | 6,9—7,2 | 6,0—8,3 | 76,0 |

¹ Данные по продуктивности дна Кончозера автором приводятся для северной его части — мелководной Сявной губы. По озеру в целом биомасса дна вряд ли превысит 30 кг/га (прим. ред.).

Все озера этой системы, за очень небольшим исключением, качественно отличаются от озер, относящихся к верхнему и среднему течению р. Шуи. В создании их котловины, наряду с деятельностью ледника, важную роль сыграли тектонические явления, обусловившие их значительные глубины. Окружающая эти озера местность сравнительно мало заболочена и имеет заметно изрезанный рельеф, поэтому воды озер отличаются прозрачностью и низкой степенью прогреваемости, особенно в придонных слоях. Вследствие этого и состав их ихтиофауны достаточно своеобразен (табл. 2) и характеризует собой олиготрофный тип озер.

Таблица 2

Состав ихтиофауны кончезерской группы озер

| Название озера | Сиг | Ряпушка | Щука | Корюшка | Плотва | Лещ | Красноперка | Уклея | Окунь | Ерш | Налим |
|----------------|-----|---------|------|---------|--------|-----|-------------|-------|-------|-----|-------|
| Мунозеро . . | | + | + | + | + | | | + | + | + | + |
| Пертозеро . . | + | | + | + | + | | + | + | + | + | + |
| Кончозеро . . | + | | + | + | + | | + | + | + | + | + |
| Гомсельгское . | | | + | + | + | + | | + | + | + | + |
| Укшозеро . . | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

Кроме того, в этих озерах встречаются бычок-подкаменщик, щиповка, голянь, девятиглая колюшка, в Пертозере помимо того форель, а в Укшозере — лосось и хариус (Чернов, 1927а, 1927б, 1935). Для всей группы кончезерских озер, кроме Гомсельгского озера, характерно присутствие лососевых рыб, причем природные условия этих озер, на наш взгляд, позволяют в дальнейшем еще увеличить удельный вес лососевых рыб в общем комплексе состава их ихтиофауны.

Помимо гидрологических условий развитию лососевых рыб в кончезерских озерах способствуют и кормовые ресурсы этих озер, представленные ценным рачковым планктоном и присутствием таких важных в кормовом отношении для сигов и лососей реликтовых ракообразных, как понтопорей, паллясеа и мизис, распространенных почти во всех озерах рассматриваемой группы (Мунозеро, Долгая ламба, Пертозеро, Кончозеро, Укшозеро и Гомсельгское озеро). Имеются и другие важные в кормовом отношении группы бентоса: ручейники, поденки, тендипедиды, моллюски, олигохеты и другие формы. Биомасса дна этих озер отличается несколько большей величиной, чем биомасса ряда других озер Карелии (табл. 1).

Зоопланктон рассматриваемых озер с количественной стороны изучен очень слабо, но даже те немногие данные, которые известны для этих озер, говорят о сравнительно высокой его величине и хорошем качественном составе. Зоопланктон содержит почти все основные пресноводные формы Cladocera и Copepoda, встречающиеся в озерах Карелии и имеющие важное кормовое значение для рыб (Смирнов, 1933).

Хорошие природные условия озер кончезерской группы, довольно высокий качественный состав населяющей их ихтиофауны, а также удобная транспортная связь их с промышленным центром Карелии все

же не привлекли к ним внимания рыбопромышленных организаций: до сих пор на этих озерах отсутствует плановый рыбный промысел. Лучшее из других озер, но далеко не систематически, облавливается рыбаками Шуйско-Виданского ОРСа Укшозера, периодически облавливают неводами Мунозеро и Кончозера рыбаки ОРСа Петровского леспромхоза. Основной же промысел как на перечисленных озерах, так и на других озерах этой группы осуществляется рыбаками-любителями. Вследствие этого общий вылов рыбы на кончезерских озерах весьма не велик и далеко не отражает состояния рыбных запасов и возможностей их рыбохозяйственного использования. Например, в Кончозере в годы наиболее интенсивного его облова двумя небольшими озерными неводами уловы только таких рыб, как плотва, окунь и щука, достигали 150 ц. Между тем, в этом озере основу промысла должны составлять не эти рыбы, а другие, в частности, сига, запасы которых в последние годы вследствие отсутствия налаженного промысла заметно увеличились. Массовой рыбой в Кончозере является также корюшка, уловы которой в августе 1950 г., когда она сконцентрировалась в одном из заливов этого озера — Западной губе, составили свыше 100 ц. Это же в равной мере относится и к Укшозеру, где также имеются большие запасы снетка, значительное количество сигов, леща и других ценных промысловых рыб. Возможные уловы на озерах кончезерской группы, если принять величину улова в среднем 15 кг/га, должны составить не менее 2000 ц.

Несомненно, что качественная сторона уловов рыбы с данной группы озер возрастет в том случае, если на этих озерах будет организовано рациональное рыбное хозяйство с применением соответствующих способов промысла, правильного его регулирования и проведения некоторых рыбоводных мероприятий.

Существующий состав ихтиофауны отдельных озер кончезерской группы далеко не соответствует их природным возможностям, и введение в эти озера новых, ценных в промысловом отношении, видов рыб будет способствовать, с одной стороны, более полному использованию кормовых ресурсов озер, а с другой, увеличит уловы и улучшит качественный состав вылавливаемых рыб.

Естественно, что для отдельных озер вводимые рыбы будут различными. В первую очередь должны быть рекомендованы местные рыбы, хорошо приспособленные к условиям данных озер: сиг, ряпушка, лещ.

Сигом следует заселить озера Мунозеро и Гомсельгское. В обоих озерах отсутствует ценная промысловая рыба, которая могла бы полнее использовать глубинные виды кормовых организмов, в частности, реликтовых ракообразных. Для пересадки можно рекомендовать сига из Кончозера, где он представлен озерной формой, расселившейся сравнительно в недавнее время. Этот сиг обладает достаточно хорошими показателями роста и, несомненно, проявит более высокую приспособляемость к условиям новых для него озер, чем сига из Пертозера и Укшозера, где эти рыбы вследствие длительного своего обитания представляют, по-видимому, более консервативный материал.

Ряпушка желательна для Пертозера, Кончозера, Гомсельгского озера и Укшозера, где пелагический планктон недостаточно используется местными планктоноядными рыбами — корюшкой и уклейей. Необходимость пересадки ряпушки в Укшозера оправдывается тем, что ранее пересаженный в это озеро ладожский рипус, по-видимому, приживается здесь слабо (Новиков, 1950), и ряпушка в этом отношении может оказаться более ценной рыбой. Для этой цели ряпушку можно брать

из Мунозера, где она отличается своими крупными размерами и хорошим темпом роста.

Помимо Мунозера ряпушка обитает также в озере Долгая ламба, где она отличается еще более крупными размерами (ас до 250 мм, вес до 200 г), но для заселения указанных озер она менее пригодна, чем ряпушка из Мунозера, так как она в значительной мере питается не только планктическими организмами, обитающими в верхних слоях водоема, но и за счет более крупных придонных и околодонных форм животных. Следовательно, у этой формы ряпушки конкурентные на почве питания взаимоотношения с такими рыбами, как сиг и лещ, будут выражены сильнее, чем у этих же рыб с ряпушкой, взятой из Мунозера, которая к тому же лучше будет использовать кормовые ресурсы зоопланктона в пелагической части озера.

Пересадку леща, которого для этой цели можно брать из Гомсельгского озера и Укшозера, следует осуществить в Кончозеро и Мунозеро, где для леща имеются вполне благоприятные условия как в отношении мест размножения, так и наличия соответствующих видов корма. Пертозеро, в котором лещ в настоящее время не обитает, для этой цели мало подходит из-за своей глубоководности.

Из рыб, которых для разведения в кончезерских озерах необходимо брать за пределами данной группы озер, в первую очередь следует указать на судака. Нужно отметить, что почти во всех озерах кончезерской группы имеются значительные запасы озерной корюшки, представляющей как объект промысла сравнительно небольшую ценность. Обитающими в этих озерах хищными рыбами (щука, окунь), питающимися преимущественно в прибрежной зоне, корюшка используется чрезвычайно слабо, поэтому введение пелагического хищника, каким по существу является судак, биологически является вполне оправданным. Судак, являясь весьма ценным объектом промысла, несомненно, значительно поднимет рыбопромысловую ценность данных озер. Обилие объектов питания, а также наличие благоприятных условий для размножения будут способствовать успешному приживанию судака в рассматриваемых водоемах.

В отношении необходимости проведения широких рыбоводных мероприятий кончезерская группа озер не представляет какого-либо исключения среди остальной массы карельских озер, так как такого рода работы требуются для подавляющего числа водоемов. Рыбоводные мероприятия являются одним из наиболее важных и неперемennых условий постановки правильного рыбного хозяйства. Между тем, проведение их ограничивается отсутствием в бассейне Онежского озера специального рыбоводного завода. Необходимость сооружения такого завода не вызывает сомнений, но осуществление его строительства осложняется трудностью подыскания места, отвечающего современным требованиям для подобного рода сооружений (хорошее качество воды, самотечное водоснабжение, свободная площадь для постройки прудов и других сооружений, транспортная доступность в течение всех сезонов года, близость к местам сбора и выпуска посадочного материала и т. д.).

Отсутствие в бассейне Онежского озера рыбоводного завода крайне осложняет выполнение даже очень скромного объема работ по рыборазведению и зачастую приводит к их низкой эффективности. Так, например, чтобы организовать рыбоводные работы с сигами и ряпушкой, рыбоводы вынуждены поздней осенью собирать икру этих рыб в нескольких отдаленных участках Онежского озера, затем, накопив определенное ее количество, доставлять в Петрозаводск и отсюда по

железной дороге транспортировать за 300 км на Суйстамский рыбоводный завод для инкубирования. Весной икре снова приходится совершать уже обратный путь, причем выпуск рыбоводного материала в водоем производится наиболее несовершенным, а отсюда и малоэффективным способом — икрой на последних стадиях эмбрионального развития зародыша. Такой метод приходится применять потому, что на Суйстамском рыбоводном заводе нет условий для выращивания молоди до более стойких стадий развития.

Все это, как отмечалось выше, ограничивает объем проводимых в Карелии рыбоводных работ и делает их недостаточно эффективными.

Постройка рыбоводного завода в с. Кончозере, где для этой цели имеются все возможности, явилась бы необходимым условием, обеспечивающим развертывание рыбоводных работ на водоемах средней части Карелии, и значительно облегчила бы проведение рыбоводных мероприятий в том плане, как мы об этом указали выше, на самой кончезерской группе озер.

Под инкубационные и другие помещения рыбоводного завода в с. Кончозере можно было бы использовать пустующие здания старого, еще петровских времен, чугуноплавильного завода, а на примыкающей к нему земельной площади разместить пруды, бассейны и другие сооружения второго цеха завода. Питание рыбоводного завода водой хорошего качества и в необходимом количестве можно осуществить без значительных материальных затрат, на базе существующих заводских гидротехнических сооружений, из выше расположенного Пертозера. Подъездные пути к будущему заводу как водные, так и сухопутные вполне удовлетворительны. Наличие электростанции, довольно крупного населенного пункта и асфальтированного шоссе, близость железной дороги, а также непосредственное примыкание крупных озер (в том числе относительная близость Онежского озера) делают описываемое место весьма удобным для постройки здесь хорошего, отвечающего современным требованиям, рыбоводного завода.

Вся производственная деятельность будущего Кончезерского рыбоводного завода по отношению к прилегающей к нему группе озер должна быть направлена на обогащение этих озер лососевыми рыбами в виде ежегодного систематического выпуска в них личинок и мальков ряпушки, сига, форели, лосося и других рыб. Осенний промысел сиговых рыб в кончезерских озерах должен быть организован таким образом, чтобы по возможности полнее были использованы для рыбоводных целей созревшие половые продукты этих рыб.

Наряду с сиговыми рыбами, которые должны занять ведущее место в рыбном промысле, следует организовать в этих озерах нагул всех форм форелей и лососей. Нам кажется, что такая форма использования этих рыб не исключена и при соответствующем налаживании этого дела может дать положительный производственный эффект. Такое направление рыбоводных работ будет более правильным, чем практикуемый в настоящее время выпуск всего искусственно получаемого количества мальков форели и лосося в такие крупные озера, как Онежское и Ладожское. Учитывая огромную площадь этих озер, выпуск небольшого количества молоди лососевых рыб (всего несколько десятков тысяч мальков), как это практикуется в настоящее время, не достигает поставленной цели. Другое дело, если этот посадочный материал будет выпущен в менее обширный водоем, где условия обитания для него окажутся не менее благоприятными, чем в больших озерах, но где можно создать относительно большую плотность рыб и тем самым

значительно упростить возможность вылова этих рыб в период их наиболее высокой товарной ценности. Особенно следует рекомендовать это в отношении молоди форели (ручьевого, озерной и морской), которая, как известно, может прекрасно нагуливаться в озерных условиях, давая высокие весовые приросты. В р. Мунозерке, связывающей озеро Долгую ламбу с Пертозером, обитает ручьевая форель, молодь которой, правда, в очень незначительном количестве, иногда скатывается в Пертозеро, еще реже — в Кончозеро и Укшозеро. Не имея возможности вернуться назад, она достигает здесь веса 1,5—2 кг, превращаясь по внешнему облику в озерную форель. В кончезерских озерах отсутствуют нормальные условия для естественного размножения озерных форелей и лососей, поэтому запасы их в этих озерах придется поддерживать только искусственным путем.

Помимо использования рыбных запасов промысел на кончезерских озерах может развиваться также за счет такого ценного объекта, как речной рак (*Astacus leptodactylus*), который в довоенный период был широко расселен в этих озерах. Рачий промысел, далеко не полностью используя имевшиеся в этом отношении возможности, давал в то время свыше 0,5 млн. штук раков в год. В военные годы речной рак в кончезерских озерах, за исключением Габозера, подвергался воздействию рачьей чумы и был почти полностью уничтожен. В последнее время, частью самостоятельно, а главным образом за счет специальных пересадок, проводившихся в 1953 г. Карелфинрыбводом, рак в озерах Укшозере, Кончозере и Пертозере снова начал численно возрастать. Можно предполагать, что в недалеком будущем он опять станет объектом специального промысла.

Что касается вопроса о взаимоотношении рака и рыб, населяющих данный водоем, то, насколько нам известно из биологии речного рака в озерах Карелии, вредное воздействие его на запасы рыб в водоеме явно преувеличивается. Рак непосредственно может нападать только на больных, ослабевших и попавших в орудия лова рыб. В меньшей степени выяснено воздействие речного рака на отложенную икру и ранние стадии развития рыб. Такое воздействие может иметь место только в отношении икры весеннерестующих рыб, особенно тех, у которых она откладывается непосредственно на грунт. Что же касается сига и ряпушки, то размножение их падает на период очень слабой активности рака, поэтому степень воздействия его на запасы этих рыб будет, по-видимому, весьма незначительной.

Говоря о влиянии речного рака на ихтиофауну водоема, нельзя забывать о другой стороне этого явления — о влиянии рыб на раков. Известно, что рак, особенно в период своей линьки, является излюбленным объектом питания многих рыб, в частности, окуня, поэтому наличие значительного количества раков в водоеме в известной степени способствует увеличению кормовых для ряда взрослых рыб ресурсов.

Кроме того, как указывалось выше, сам речной рак является ценным объектом промысла и правильное использование его запасов в водоеме, наряду с использованием запасов рыб, заметно повышает промысловую ценность водоема. Поэтому заработок рыбаков, сочетающих в таком водоеме рыбный и рачий промысел, бывает обычно более высоким, чем на водоемах, где используется только один из указанных объектов. Возможность использования на промысле рыбы и раков облегчается тем, что основная добыча раков обычно производится в так называемое межпутинное время — в июле, августе и сентябре, когда уловы рыбы на карельских озерах резко снижаются.

ЛИТЕРАТУРА

- Герд С. В. 1949. Биоценозы бентоса озер Карелии. Труды Карело-Финск. гос. унив., т. IV.
- Гордеев О. Н. 1949. Урозеро — тип олиготрофного водоема средней Карелии. Учен. зап. Карело-Финск. гос. унив., т. III, в. 3.
- Гордеев О. Н. 1952. Биология и экология реликтового рачка *Pontoporeia affinis* Lindstr. в озерах Карелии. Учен. зап. Карело-Финск. гос. унив., т. IV, в. 3.
- Зеленкова-Перфильева М. В. 1927. К гидрохимии кончезерской группы озер. Труды Бород. биолог. станции, т. IV.
- Новиков П. И. 1950. Опыт разведения ладожского рипуса в олиготрофном озере. Бюлл. рыб. хоз. Карело-Финской ССР, 4.
- Пиотровский В. Ф. и Дитмар Б. П. 1912. К лимнологии Петрозаводского уезда Олонецкой губернии. Изв. русск. географ. общ., т. X—VIII, в. 1.
- Попова Н. М. 1936. К вопросу о продуктивности зообентоса озер кончезерской группы в Карелии. Труды Бород. биолог. станции, т. VIII, в. 2.
- Смирнов С. С. 1933. Зоопланктон кончезерской группы озер. Труды Бород. биолог. станции, т. VII, в. 1.
- Чернов В. К. 1927а. Материалы к познанию фитопланктона озер, расположенных в районе Бород. биолог. станции. Труды Бород. биолог. станц., т. V.
- Чернов В. К. 1927б. Данные по икhtiофауне озер, расположенных в районе Бородинской биологической станции. Труды Бород. биолог. станций, т. V.
- Чернов В. К. 1935. К биологии рыб озер кончезерской группы в Карелии. Труды Бород. биолог. станции, т. VIII, в. 1.
-

М. Ф. ВЕРНИДУБ

Ленинградский государственный
ордена Ленина университет
им. А. А. Жданова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ СИГА — ЛУДОГИ

(*Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow)

Сиги являются объектами промысла, искусственного разведения, акклиматизации и успешно выращиваются в прудах. Несмотря на это, до последнего времени оставались мало изученными развитие зародыша сигов и требования его к внешней среде. С 1945 г. мы начали изучение эмбрионального развития сигов, что позволило вскрыть ряд причин, вызывающих заболевание и отход икры на заводах, и предложить мероприятия для их устранения (Вернидуб, 1949, 1950, 1951а; Петрова, 1952; Вернидуб и Яндовская, 1955).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Яйца сига-лудоги (*Coregonus lavaretus ludoga*) с 1945 г. по 1950 г. получались от производителей, пойманных в Ладожском озере, в районе поселка Черная, в конце октября или в начале ноября. Инкубация яиц осуществлялась в лаборатории при температуре 2—5° и 6—9° С, до закрытия blastopora в марлевых салфетках на рамках, частью в проточной воде, частью в чашках Петри. После закрытия blastopora инкубация икры во влажной атмосфере прекращалась, так как из-за нарушения водного обмена в этих условиях возникали различные дефекты в строении эмбриона, „пятнистая болезнь“ и др. (Вернидуб, 1951а).

Наблюдения за развитием зародыша производились с помощью микроскопа на живой икре и на препаратах, полученных путем отделения зародыша от желточного мешка и парибласта и окраски его борным или квасцовым кармином на ранних стадиях. Начиная со стадии пигментации глаз, для выявления сроков образования хряща эмбрионы дополнительно окрашивались 1% водным раствором метиленовой сини с последующей дифференцировкой в 96—100° спирте.

Дыхание зародышей исследовалось в аппарате Варбурга с объемами сосудов микрореспирометров 10 см³ при температуре 3—5°С. Каждая точка кривой на рис. 2 является средней из показаний 3—5 респирометров за 3—5 часов наблюдений. О наличии и интенсивности гликолитических процессов мы судили по изменению в содержании фосфора фосфотриоз, определяемого после щелочного гидролиза трихлоруксус-

ного фильтрата; неорганический фосфор определялся по Фиске и Суббароу; фосфор аденозин—трифосфорной кислоты (АТФ) определялся после 7-минутного гидролиза при 100° трихлоруксусного фильтрата в 1 N HCl. Для получения фильтрата 20 яиц растирались на льду в ступке в присутствии 3 см³ 5% раствора трихлоруксусной кислоты с измельченным стеклом. Каждая точка кривой рис. 3 является средней из 3—4 определений. Скорость роста зародыша изучалась на материале, фиксированном 15% формалином, каждая точка является средней из данных для 40 яиц. Высушивание желточных мешков и зародышей до постоянного веса производилось при 80°C, после чего зародыши подвергались обработке серным эфиром для экстрагирования жиров. Скорость роста определялась по формуле И. И. Шмальгаузена (1935).

Об устойчивости зародышей к изменению условий развития на разных стадиях мы судили по % отхода после 1, 2, 3 и 4-часового воздействия температуры 21 и 22°C и при инкубации их в условиях 10, 11—12 и 13—16°C. После воздействия высокой температуры яйца переводились в условия температуры 3—6°C. Одновременно проводилось 2—3 опыта с яйцами из одной кладки. В каждом опыте было от 20 до 50 яиц. Всего проведено три серии опытов с яйцами от одних и тех же самок при температуре 21° и две серии при температуре 22°C. Для выяснения специфичности реакции зародыша на изменение различных факторов внешней среды изучалась его реакция на временный дефицит кислорода (табл. 2). Наблюдение за состоянием и отходом яиц после прекращения воздействия высокой температуры и дефицита кислорода проводилось до конца их развития.

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША СИГОВ

Набухшие яйца сигов прозрачны, зародышевая плазма сосредоточена на анимальном его полюсе и равна 1/5—1/6 объема желточного мешка. Дробящийся зародышевый диск имеет вид бляшки. Расположенная под ним верхняя 1/4 желточного мешка более гидратирована и включает в себя крупные шары жира, окрашенные в светло-желтый или оранжевый цвет. Есть указания (Баранчеев и Разумовский, 1937) на то, что зародыши, развивающиеся из бледно окрашенной икры сигов, отличаются более низким дыханием и менее жизнеспособны, чем зародыши, развивающиеся из более пигментированных яиц. Во время дробления объем и высота бластодиска увеличиваются до 1/5—1/4 объема желточного мешка. Затем происходит переход во II стадию развития, во время которой образуется эпителиальная бластула. Показателем ее начала является уплощение бластодиска и увеличение площади занимаемой им поверхности, так что к началу III стадии — гастрюляции — зародыш имеет вид не бляшки, а колпачка.

Длительность I и II стадии развития зародыша при разных температурах, как и последующих стадий, показана в таблице 1. Гастрюляция происходит у сигов одновременно с обрастанием только верхней половины желточного мешка. В области дорзальной губы бластопора этот процесс идет более интенсивно, вследствие чего она более высокая, тогда как в других участках края зародыша — медленнее, поэтому краевой валик его выражен более четко, чем у других костистых рыб. Интенсивное нарастание заднего края дорзальной губы бластопора продолжается до обрастания 2/3 желточного мешка. После обрастания его наполовину начинается IV стадия, во время которой усиливается процесс смещения клеток из области боковых губ бластопора в область

дорзальной губы — начинается процесс образования зародышевой пластинки — „краевого язычка“ (Иванов, 1937). Этот процесс продолжается почти до полного завершения обрастания желточного мешка, вследствие чего утолщение зародышевой пластинки происходит в основном за счет концентрации клеток, а удлинение — за счет разрастания заднего края ее на желточный мешок. Дифференциация осевых органов происходит при обрастании $4/5$ — $5/6$ желточного мешка.

Дифференциация головной нервной пластинки и мезодермы начинается уже на V стадии еще при небольшом blastopore, и к моменту его закрытия у зародыша уже имеются плотные зачатки глазных пузырей, слуховых плакод, отделов головного мозга и 3—5 пар первичных миотомов. Во время образования „хвостовой“ почки в зачатках глазных пузырей образуется полость, и они вступают в контакт с эктодермой, появляется зачаток переднего мозга и щель в зачатках среднего и заднего головного и переднего отдела спинного мозга, происходит обособление мезенхимы и образование зачатков будущих челюстных и жаберных дуг; количество миотомов увеличивается до 18 пар, образуется зачаток предпочки и выводного его протока.

В последующие дни, еще до начала роста „хвостовой“ почки, происходит образование зачатков хрусталика, мозжечка, вторичных миотомов, сердца, кишечника, появляется полость в IV желудочке и в слуховых плакодах; число миотомов увеличивается до 20—22 пар, возникает полость в боковой мезодерме. Лишь после этого начинается VI стадия — рост „хвостовой“ почки. Так же как и у лосося (Калинина, 1949), у сига за счет роста „хвостовой“ почки вначале возникает еще 14—20 пар туловищных миотомов и соответствующие им участки нервной системы, хорды и кишечной энтодермы. Поэтому „хвостовую“ почку правильнее назвать туловищно-хвостовой.

С начала роста хвостовой почки образование зачатков хрусталиков завершается, они увеличиваются, становятся округлыми и погружаются в образующийся при этом глазной бокал, начинается разрастание зачатков заднего мозгового пузыря, увеличение размеров зачатков жаберных дуг, сердца, миотомов, кишечника, печени. Вследствие этого тело зародыша утолщается и приподнимается над желточным мешком, ясно выступают над последним вначале задний его отдел, а затем и головной.

После охвата зародышем $1/2$ желточного мешка начинается образование зачатка хвостового отдела. В это же время происходит разрастание зачатков глаз, переднего отдела среднего мозга и образование массивного зачатка мозговой воронки. Все это приводит к оформлению головного отдела будущего эмбриона. При охвате эмбрионом менее $2/3$ желточного мешка начинается VII стадия развития, для которой характерны образование зачатков грудных плавников, формирование кювьеровых протсков, аорты, кардинальных вен и других сосудов, дифференциация зачатка сердца, хрусталика, появление первых пигментных зерен в наружных листках глазных бокалов, начинается пульсация сердца и гистологическая дифференциация в туловищных миотомах.

Через несколько дней после этого зародыш переходит в VIII стадию развития, называемую пигментацией глаз, во время которой число пигментных зерен на поверхности зачатка сетчатки начинает быстро увеличиваться, что делает хорошо заметными глаза. Начинаются слабые сокращения зачатков туловищной мускулатуры, усиленно разрастаются зачатки оптических долей, среднего мозга и мозжечка; увеличиваются ядра черепных нервов в области продолговатого мозга; голова зародыша увеличивается и еще больше изгибается и приподнимается над желточным мешком. Появляется полость в головной кишке. Жаберные выросты головной

кишки подрастают к эктодерме и приобретают полость. Увеличиваются зачатки будущего висцерального аппарата, особенно челюстной дуги. Значительно увеличиваются в размерах, особенно в высоту, дифференцирующиеся миотомы; увеличиваются зачатки заднего отдела кишечника, печени, грудных плавников, хвостового отдела. По мере усиления пигментации глаз эмбриона увеличивается и его подвижность. Вначале она выражена в виде конвульсивных движений туловища, затем приобретает правильный ритмичный характер движений всего тела.

Стадия, которую принято обозначать как стадию пигментации глаз, ограничена во времени. В зависимости от температуры она длится 7—21 и более дней (табл. 1).

После охвата эмбрионом $2/3$ желточного мешка состояние эмбриона изменяется; начинается IX стадия, для которой характерны дифференциация мезенхимных зачатков жаберного и челюстного аппарата, трабекулярного хряща, зачатков органов чувств (слуховых пузырьков, обонятельных плакод и др.), мезенхимного зачатка плечевого пояса. Появляются первые вначале зерна меланина, а затем пигментные клетки на туловище, происходит образование полости в передней части кишечника и обособление зачатка желудка, возникает полость в задней кишке.

В последующие дни начинается образование боковой туловищной мускулатуры и усиленный рост зачатков всех отделов эмбриона, что приводит к увеличению его длины, толщины и высоты. Мы выделяем этот отрезок развития в X стадию. При охвате эмбрионом $3/4$ — $4/5$ желточного мешка эмбрион 8 мм переходит в XI стадию, для которой характерны дифференциация в конусе нарастания хвостового отдела хорды и мезенхимы, начало образования зачатка хвостового плавника (выселение клеток мезенхимы в плавниковую складку под задний конец хорды), дифференциация зачатков жаберных лепестков и появление в них капилляров, появление под эктодермой сегментарных кровеносных сосудов, увеличение числа и размеров пигментных клеток на теле эмбриона, особенно на желточном мешке. В конце этой стадии появляются первые признаки хряща в жаберно-челюстном аппарате, в плечевом поясе, в зачатках первых 2-х гипуралий, возникает полость во всех отделах зачатка кишечника и начинается образование складок в среднем его отделе.

При длине около 8,5 мм эмбрион переходит в XII стадию, во время которой формируется хрящевой скелет висцерального и затылочного отделов черепа, значительно увеличиваются размеры мозжечка, слухового аппарата и зачатков жаберной крышки. На этой стадии передний край нижней челюсти достигает только до средней линии глаз, и она еще неподвижна. Появляются пигментные клетки на затылочном отделе головы, а пигментные клетки на поверхности тела располагаются в 2 ряда — верхний и нижний, — по краю сегментов. Появляется сеть капилляров, соединяющих между собой отдельные сегментные сосуды, значительно расширяется плавниковая складка вокруг тела эмбриона и грудных плавников. При длине 10,5—11 мм, когда хвостовой отдел достигает уровня глаз эмбриона, на XIII стадии, начинается обособление плавниковой складки в области зачатка анального и спинного плавников, выселение в них мезенхимы и образование зачатков мускульных почек.

В нижней лопасти обособленного зачатка хвостового плавника возникает хрящ в следующих 3—4 зачатках гипурали, и начинается образование лепидотрихий. Начинается образование второго, направленного вперед, изгиба мускульных сегментов тела, складок в зачатке

Таблица 1

Длительность отдельных стадий и всего развития зародыша сига-лудогы

| | Стадии развития | Длительность развития стадии при 5—2°C | | Длительность развития стадии при 9—6°C | | Устойчивость к изменению температурного режима инкубации |
|-------|--|---|---------------------|---|---------------------|--|
| | | от осеменения | | от осеменения | | |
| | | в днях | в граду- со-днях | в днях | в граду- со-днях | |
| I | Дробление | 3—6 | 11 | 2—2,5 | 15 | низкая в первые 1—3 дня |
| II | Бластула | 2—5 | 9 | 1—1,5 | 9 | низкая |
| | | 5—11 | 20 | 3—4 | 24 | |
| III | Гастроула (обрастание 1/2 желточного мешка) | 3—8 | 15 | 2—3 | 18 | высокая |
| | | 8—19 | 35 | 5—7 | 42 | |
| IV-VI | Образование зародышевой пластинки и формирование эмбриона | 14—30 | 68 | 9—12 | 75 | очень низкая с повышением в конце V стадии |
| | | 22—49 | 103 | 12—20 | 117 | |
| VII | Образование зачатков грудных плавников и начало пигментации глаз | 2—5 | 9 | 1,3—2 | 11 | |
| | | 24—54 | 112 | 13,3—22 | 128 | |
| VIII | Пигментация глаз | 9—21 | 6 | 6,7—9 | 52 | очень высокая |
| | | 33—75 | 158 | 20—31 | 180 | |
| IX | Начало дифференциации органов чувств и скелета | 9—20 | 42 | 5—7 | 44 | пониженная |
| | | 42—95 | 200 | 25—38 | 224 | |
| X | Формирование затылочного отдела и висцерального скелета | 10—22 | 52 | 8—10 | 49 | повышенная |
| | | 52—117 | 252 | 33—48 | 273 | |
| XI | Начало образования зачатка хвостового плавника | 12—27 | 60 | 8—13 | 77 | пониженная |
| | | 64—144 | 312 | 41—61 | 356 | |
| XII | Формирование хрящевого черепа | 20—32 | 104 | 11—15 | 100 | высокая |
| | | 84—176 | 416 | 52—76 | 456 | |
| XIII | Начало образования спинного и анального плавников | 17—21 | 84 | 12—18 | 108 | значительно снижена |
| | | 101—197 | 500 | 64—94 | 564 | |
| XIV | Начало образования хрящевых зачатков дуг позвонков | 8— | 40 | — | — | значительно снижена |
| | | 109— | 540 | | | |

Изменения в эмбриональный период развития сига-лудогы

желудка, анального отверстия, сосудов в зачатке печени. Появляется желтый пигмент на теле эмбриона и на поверхности желточного мешка и крупная жировая капля в передней верхней части еще округлого желточного мешка.

При длине эмбрионов или личинок 12—13 мм начинается XIV стадия, во время которой возникает хрящ в зачатках верхних дуг позвонков в туловищном отделе и нижних в хвостовом отделе, в зачатках скелета анального и спинного плавников, 1 ряда радиалий в грудных плавниках. Возникают зачатки брюшных плавников. Рот еще нижний, но передний край нижней челюсти почти достигает края головы, сюда же смещаются и обонятельные ямки.

Выклев личинок может происходить на разной стадии развития эмбриона. При нормальной инкубации (в водной среде, при оптимальных температурах и содержании кислорода) происходит выклев эмбриона на XIII—XIV стадии. В этих случаях желточный мешок составляет еще 20—25% от общего веса всего яйца без оболочки. При развитии в условиях более высокой температуры и особенно при содержании яиц во влажной атмосфере происходит преждевременный выклев эмбриона на XII—XIII и даже на XI стадии, но при этом желточный мешок в значительно меньшей степени, чем в норме, используется на рост эмбриона и рассасывается у личинок при меньших их размерах. В пределах зоны оптимальных температур (2—6°C) и при содержании кислорода в воде не ниже 7 мг/л все развитие зародыша длится около 540 градусо-дней. При более высокой температуре величина градусо-дней увеличивается, однако выклев эмбрионов происходит обычно на XII—XIII стадии развития. При инкубации яиц в условиях более низкой температуры величина градусо-дней уменьшается, но выклев происходит также на стадии XII—XIII. При колебаниях температуры инкубации в пределах 2—6°C влияние ее понижения и повышения обычно компенсируется. Исследование показало, что развитие зародыша рипуса (*Coregonus albula m. vimba*) происходит так же, как и у сига.

ТЕМП РОСТА ЗАРОДЫША НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

До XII стадии сухой вес всего яйца (зародыш + желточный мешок) остается неизменным. Следовательно, при развитии зародыша в нормальных условиях происходит почти полное использование материала желточного мешка на образование его тела. XII стадия является переломным этапом в развитии зародыша. С этой стадии начинается все нарастающее снижение общего сухого веса яйца, особенно перед выклевом эмбриона, что указывает на неполное использование материала желточного мешка на образование тела зародыша.

Скорость роста зародыша неодинакова на разных стадиях его развития (рис. 1). Наиболее резко и часто она изменяется на ранних стадиях развития, до XII стадии. Начиная с XI стадии скорость роста зародыша падает и остается очень низкой до конца эмбрионального развития. Но если происходит выклев на XII стадии, то на XIII стадии скорость роста усиливается.

В соотношении веса зародыша к весу всего яйца переломными являются следующие стадии: гастрюляция, пигментация глаз, X (после начала гистологической дифференциации органов чувств), а также XIV стадия. Скорость и интенсивность роста максимальна только во время гастрюляции. Очень высокая она также на VIII—X стадиях (на стадии пигментации глаз и до начала дифференциации хрящевого черепа и др. систем).

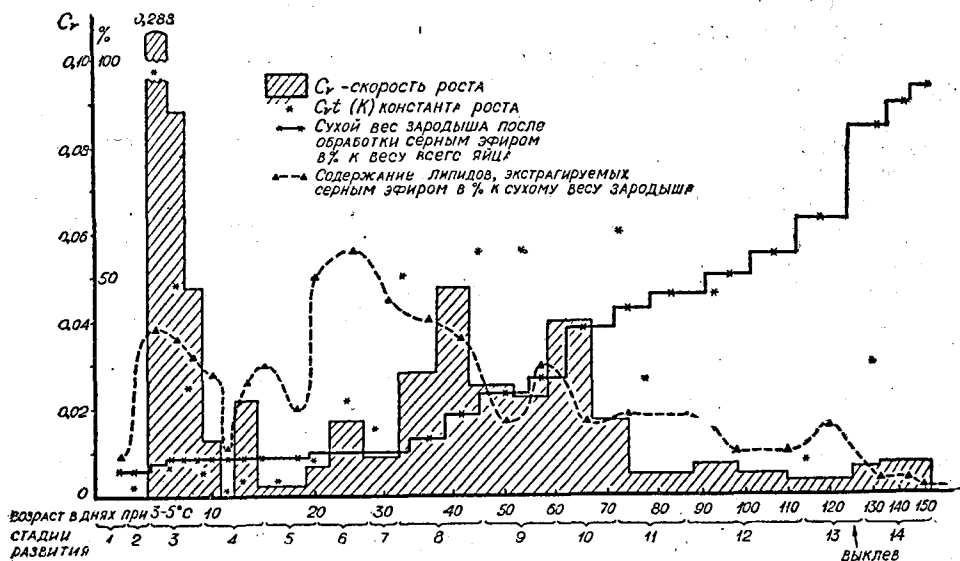


Рис. 1. Сухой вес, скорость роста и содержание липидов на разных стадиях развития зародышей.

Взаимоотношение процессов роста и процессов дифференциации различны на разных стадиях развития. На ранних стадиях, до VI, и на XI особенно резко выражена смена периодов интенсивного роста периодами усиления интенсивности процессов дифференциации, когда рост почти прекращается. На VI—X и на XII стадиях взаимоотношения их более сложны. Рост и дифференциация зачатков на указанных стадиях более локальны, чем на первых и на последующих стадиях, что видно из описания процесса развития зародыша. Низкая интенсивность скорости роста на XIII стадии, возможно, обусловлена другими причинами, так как она может быть снята преждевременным выклевом. Сходные изменения в скорости роста и взаимоотношений процессов роста и процессов дифференциации установлены в нашей лаборатории и для рипуса (Петрова, 1952).

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША

Данные о дыхании зародыша и о некоторых важнейших биохимических процессах, происходящих в нем, приведены на рис. 2 и 3. Количество кислорода, потребляемое яйцами сига-лудоги, очень близко к данным Т. И. Привольнева (1941) для свирского сига. Некоторые расхождения обусловлены тем, что Т. И. Привольнев проводил изучение дыхания при температуре 10°C, которая для I стадии развития сига является критической (Вернидуб, 1950, 1951а).

Абсолютное количество потребляемого кислорода изменяется ступенчато (рис. 2). Заметное увеличение количества потребляемого кислорода происходит на II, IV—V, на IX и XIII стадиях развития. Но интенсивность дыхания зародыша (потребление O_2 в $мм^3$ на 10 мг сухого веса) максимальна на ранних стадиях, до VIII, после чего заметно снижается, особенно значительно на X—XII, и снова возрастает только на XIII стадии. После выклева эмбриона дыхание максимально на XV стадии. Колебания интенсивности дыхания зародыша на II—V стадиях вполне закономерны и обусловлены изменением соотношения интенсив-

ности процессов роста и процессов дифференциации. Усиление дыхания происходит в периоды подготовки к гастрюляции (II стадия), образования зародышевой пластинки, осевых органов (IV стадия) и начала формирования зародыша (V—VI стадии). Снижение дыхания происходит в периоды увеличения скорости роста (III стадия, частью IV и V). С началом пигментации глаз интенсивность дыхания снижается и возрастает только на XIV стадии.

Известно, что в процессах диссимиляции и синтеза играют важную роль системы — носители большого количества энергии. Одной из таких систем является адениловая. Наиболее активная форма ее — аденозинтрифосфорная кислота (АТФ), образование которой происходит из аденозиндифосфорной кислоты и ортофосфорной кислоты и за счет энергии, высвобождающейся во время гликолиза или других процессов диссимиляции, особенно за счет энергии окисления субстрата с участием кислорода воздуха.

АТФ у сегов обнаруживается лишь на ранних стадиях развития зародыша: на гастрале (III), во время дифференциации осевых органов (V) и во время пигментации глаз (VII и VIII), на других стадиях ее нет или количество ее ничтожно. Снова появляется она только в конце эмбрионального развития. Увеличение количества АТФ сопровождается уменьшением количества неорганического фосфора, а уменьшение или исчезновение ее — значительным нарастанием количества последнего. Но на VI, IX, X стадиях нет полного соответствия между уменьшением АТФ и увеличением неорганического фосфора, что, возможно, связано с вовлечением АТФ в жировой и азотистый обмен (рис. 3).

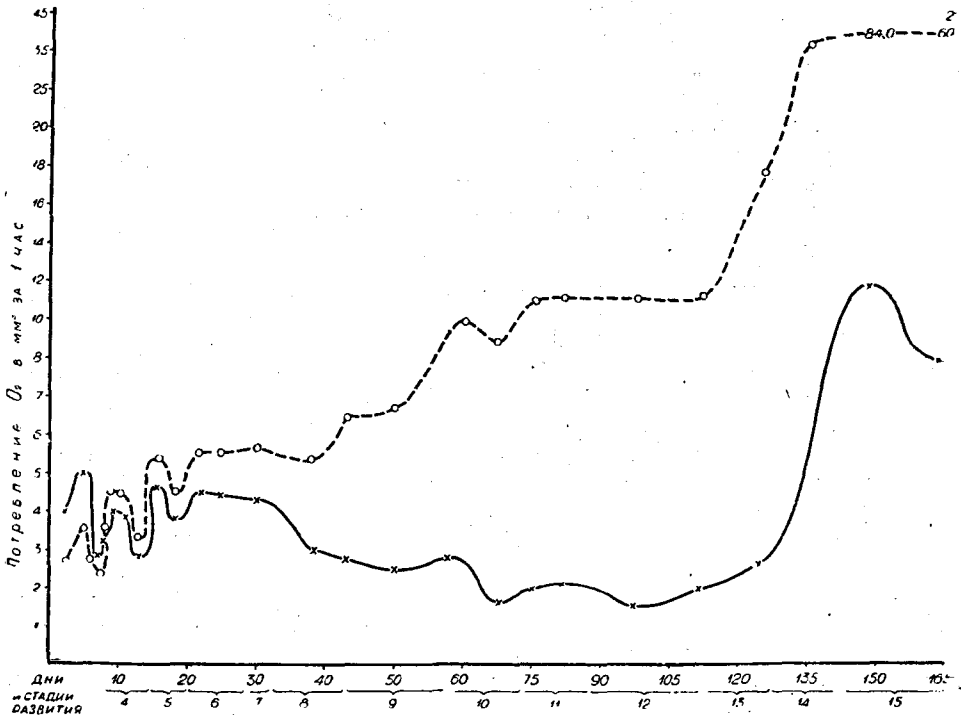


Рис. 2. Дыхание зародышей на разных стадиях развития. Потребление кислорода в мм³: 1—на 10 мг сухого веса; 2—абсолютное, 50-ю яйцами.

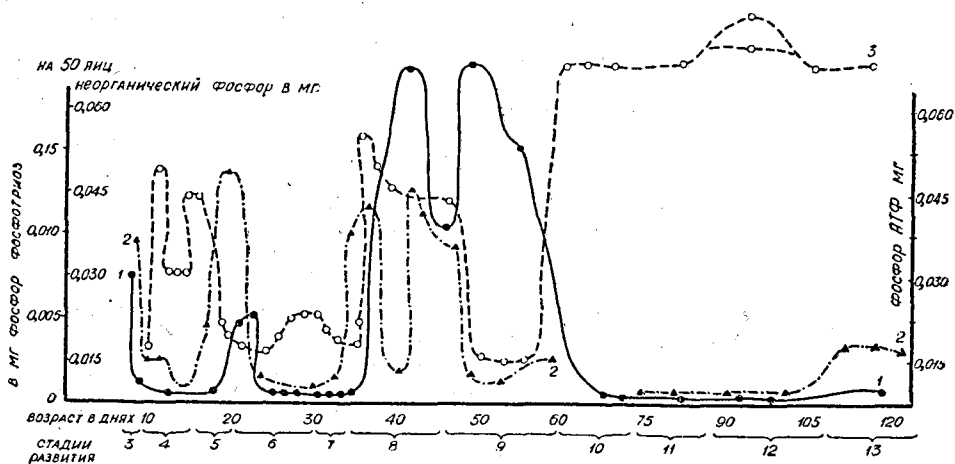


Рис. 3. Динамика изменения неорганического и органического фосфора (фосфотриоз и аденозинтрифосфорной кислоты—АТФ) на разных стадиях развития зародышей: 1— фосфор фосфотриоз; 2—АТФ; 3—неорганический фосфор.

Анализ величины дыхания зародыша и динамики АТФ показывает, что увеличение последней происходит в периоды усиления интенсивности дыхания. На стадиях с пониженной интенсивностью дыхания количество АТФ снижается. Однако на VI стадии, несмотря на высокую интенсивность дыхания, АТФ отсутствует, а на III и VIII стадиях, при более низком дыхании, АТФ обнаруживается в максимальных количествах. Это указывает на то, что восстановление АТФ происходит не только за счет энергии дыхания, но и за счет энергии анаэробно протекающих процессов.

Известно, что показателем наличия и интенсивности гликолиза являются молочная кислота и фосфотриозы. Наличие и изменение количества молочной кислоты во время эмбрионального развития было установлено для лосося (Трифенова, Вернидуб и Филиппов, 1939) и для окуни (Трифенова, 1937). У сига присутствие фосфотриоз обнаружено только на некоторых стадиях первой половины эмбрионального развития (рис. 3). Как только начинается усиленная гистологическая дифференциация — фосфотриозы исчезают. Резкое снижение количества молочной кислоты на стадиях интенсивной гистологической дифференциации было установлено у лосося (Вернидуб, 1941), а редуцированных сахаров — у осетровых (Вернидуб, 1951в) и у карповых (Беляева, 1955). По-видимому, у рыб, так же как и у амфибий и птиц (Needham, 1931), углеводный обмен играет большую роль только на ранних стадиях развития.

Анализ взаимоотношений между динамикой изменения АТФ и фосфотриоз (рис. 3) показывает, что увеличение количества последних происходит на тех же стадиях, что и АТФ, но в различные дни. Как правило, увеличение АТФ предшествует увеличению фосфотриоз (на V, в начале VIII, на IX стадиях). Но на III стадии одинаково высоко и количество фосфотриоз и АТФ, а исчезновение фосфотриоз влечет за собой резкое снижение и АТФ, хотя дыхание зародыша в это время высокое; на VIII стадии увеличение АТФ происходит после резкого усиления фосфогликолиза. По-видимому, восстановление АТФ у зародыша сига происходит и за счет энергии гликолиза.

Фосфотриозы обнаружены только на тех стадиях, для которых характерна максимальная скорость роста. Однако усиление скорости

роста зачатков после начала их гистологической дифференциации, по-видимому, связано с резким падением роли углеводного обмена и с изменением типа обмена, что может быть вызвано и отсутствием углеводов.

Зародыши сигов содержат в себе жир, экстрагируемый серным эфиром. Количество такого жира в % к весу зародыша очень различно на разных стадиях его развития. Изменения в его содержании (рис. 1) совпадают с изменениями скорости роста зародыша. Особенно значительны они до X стадии. Высокий % содержания жира установлен на IV, VI и VII стадиях, на которых фосфотриозы отсутствуют, но также на III, VIII, IX, на которых обнаружены в большом количестве и фосфотриозы. Начиная с X стадии содержание жира с 50—40 % снижается почти в два раза, а с XII стадии — до 10%, низкий % жира и после выклева у личинок. Увеличение % содержания жира отмечено на всех стадиях с более или менее высокой скоростью роста. По-видимому, АТФ играет определенную роль в жировом обмене, так как увеличение % жира в зародыше всегда сопряжено с резким снижением АТФ и на тех стадиях (IV, VI, VII), на которых гликолиз отсутствует. С началом усиления интенсивности гистологической дифференциации и роста дифференцированных элементов роль жирового обмена снижается, но он все же продолжает играть определенную роль до конца эмбрионального развития и утрачивает свое значение только у личинок. На III и VIII стадиях, в периоды максимального роста, по-видимому, одинаково высокая роль и углеводного и жирового обмена, тогда как в периоды усиленной дифференциации, на IV—VII стадиях, основную роль играет жировой обмен. Таким образом, до XI стадии имеют место и углеводный и жировой обмен. XI—XII стадии являются переломными в развитии эмбриона, происходит изменение: типа обмена; качества синтезируемого материала; характера используемого для дыхания и синтеза желточного материала и увеличение траты его на процессы, не связанные с ростом эмбриона.

УСТОЙЧИВОСТЬ ЗАРОДЫША К ИЗМЕНЕНИЮ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ

Н. Д. Никифоров (1939) установил, что низкую устойчивость к встряхиванию зародыш волховского сига проявляет в начале гастрюляции и во время закрытия бластопора, причем ее падение начинается при обрастании 2/3 желточного мешка, а повышение — через 2—5 дней после закрытия бластопора. Отмирание яиц происходит во время механического воздействия и в течение первых 20 часов после его прекращения. После такого же встряхивания в начале дробления отмирание яиц за этот срок не происходило. Т. И. Привольнев (1941) об устойчивости зародыша свирского сига судил по тому, какой % яиц отмирает на разных стадиях за первые 20 часов после двухчасового воздействия температуры 22°C. По его данным, в первые дни после оплодотворения отмирания яиц не происходит, только со стадии ранней морулы мелких клеток начинает нарастать % отмирания яиц, достигая максимальной величины с 9 по 14 день; ясное начало гастрюляции отмечено на 15-й день. Во время образования морулы мелких клеток устойчивость зародыша падала, а на гастрюляции повышалась почти в два раза, но все же оставалась пониженной. Начиная с обрастания 1/3 желточного мешка, % отмирающих яиц увеличивался и достигал максимальной величины во время образования осевых органов, закрытия бластопора, до образования зачатка хвостового отдела. Заметно снижается % отмирающих яиц только после начала пигментации глаз.

Таким образом, согласно данным указанных исследователей, в начале I стадии развития зародыш очень хорошо переносит различные воздействия, тогда как на II, IV, V — плохо. В то же время создавалось впечатление, что на высокую температуру зародыш реагирует снижением устойчивости во второй половине дробления (I стадия) и гастрюляции, в период образования зачатков заднего отдела туловища и хвостового отдела, тогда как к механическому воздействию он проявляет на этих стадиях высокую устойчивость.

Не отрицая возможности специфичности в реагировании зародыша на воздействие факторов внешней среды различной природы, мы все же думали, что различие в % отмирающих яиц на указанных стадиях в опытах Т. И. Привольнева (1941) и Н. Д. Никифорова (1939) обусловлено тем, что первый исследователь применял более сильное воздействие, чем второй. Это подтвердили наши опыты, данные которых приведены на рис. 4.

Оказалось, что характер кривой % отмирания после воздействия температуры 22°C зависит от его продолжительности. После двухчасового воздействия кривая % отмирающих яиц в наших опытах оказалась сходной с кривой отмирания яиц свирского сига в опытах Т. И. Привольнева. Более длительное воздействие дает кривую, согласно которой можно утверждать, что во время гастрюляции зародыш, так же как и на бластуле и во время формирования, обладает низкой устойчивостью, тогда как кривая % отмирания яиц после часового воздействия температуры 22°C сходна с кривой отмирания яиц волховского сига после механического воздействия (Никифоров, 1939).

Это указывает на то, что при изучении устойчивости зародыша к тому или другому внешнему фактору и ее изменения в течение развития необходимо правильно подбирать силу и длительность воздействия раздражителя. Максимальная сила последнего позволяет выявить только очень резкие различия в устойчивости зародыша к изменению условий развития, тогда как сублетальные дают более правильное представле-

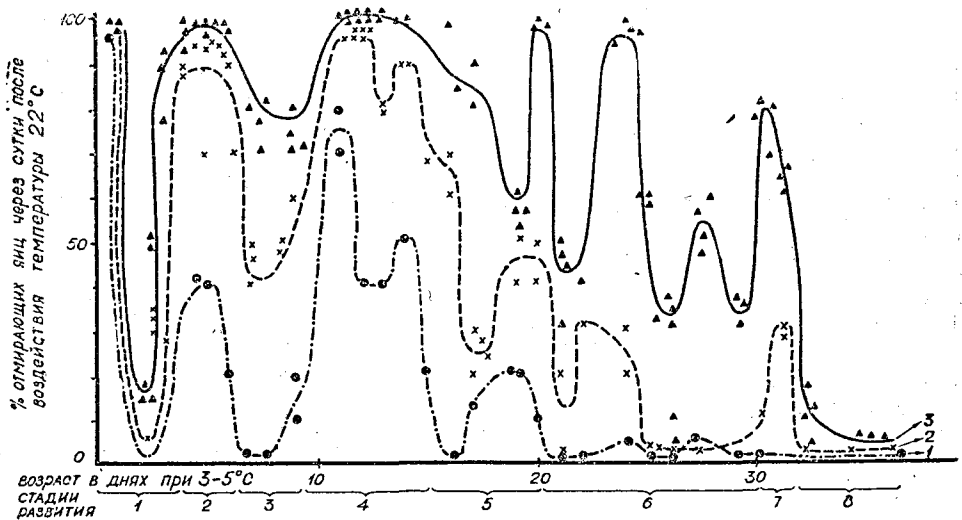


Рис. 4. Чувствительность зародышей из одной кладки на разных стадиях их развития к разным срокам воздействия температуры 22°C (после обработки яиц в начале дробления гастрюляция не началась):

1 — в течение одного часа; 2 — в течение двух часов; 3 — в течение трех часов.

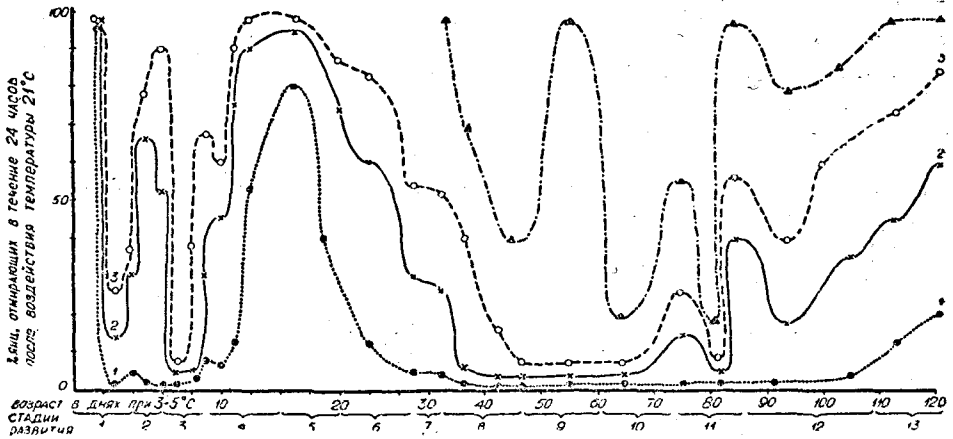


Рис. 5. Чувствительность зародышей из одной кладки на разной стадии их развития к разным срокам воздействия температуры 21°C (после обработки яиц в начале дробления гастрюляция не начиналась):

1 — в течение одного часа; 2 — в течение двух часов; 3 — в течение трех часов; 4 — в течение четырех часов.

ние о характере изменения ее в процессе развития. Тем более это важно иметь в виду при изучении специфичности реакции зародыша на воздействие раздражителей различной природы. Правильность этого положения особенно подтверждают результаты опытов, в которых яйца сига подвергались воздействию температуры 21°C (рис.5).

Как видно на рис. 4 и 5, устойчивость зародыша к изменению температуры минимальна во время его формирования (конец IV, V-ая и начало VI стадии). Это выявляется после всех сроков воздействия высокой температуры, а также при инкубации яиц сигов в условиях 10—11° (Вернидуб, 1951а). На II, VI и VII стадиях снижение устойчивости выявляется только после двухчасового воздействия температуры 21° и 22°C или при непрерывной инкубации икры в условиях 13°C. Начиная со стадии пигментации глаз и до XI стадии устойчивость эмбриона к воздействию высокой температуры резко возрастает, и изменение физиологического состояния на IX стадии, приводящее к снижению устойчивости, удается выявить только после 4-часового воздействия 21°C. Однако при инкубации яиц в условиях 11—12°C наблюдается отход (8—10%) и на XI стадии. Заметно падает устойчивость эмбриона на XII стадии и особенно на XIII и XIV стадиях. На XIII и XIV стадиях наблюдается отход и при инкубации яиц в условиях 11—12°C. На других стадиях, исключая начало дробления, развитие происходит и в условиях 15—16°C (Вернидуб, 1951а).

Изменения устойчивости сигов в процессе эмбрионального развития связаны с определенными изменениями в обмене веществ и в скорости роста. Особенно резко выражена зависимость устойчивости зародыша к изменению условий развития от его физиологического состояния на ранних стадиях развития, до пигментации глаз. Стадия пигментации глаз (VIII) является переломной и в этом отношении, что, несомненно, связано с высоким уровнем общего обмена веществ, характерным для нее (Вернидуб, 1949, 1951б). Падение устойчивости с XII стадии, по-видимому, связано со сменой типа обмена веществ, но физиологические особенности эмбриона в последние критические периоды (на XI—XIV стадиях) остаются еще неизученными. Критические периоды для других

факторов среды могут быть иными. Так, к дефициту кислорода яйца сигов наиболее высокую чувствительность проявляют на стадии бластулы и в начале гастрюляции, тогда как во время формирования эмбриона она более низкая (табл. 2). Несомненно, что специфичность в чувствительности зародыша к изменению содержания кислорода и температуры обусловлена тем, что первый изменяется и в природных условиях, тогда как температура инкубации в естественных условиях более постоянна; поэтому и приспособительные свойства к их изменению оказываются различными.

Исследования показали (Вернидуб, 1941, 1949, 1951а, 1951б; Петрова, 1952), что в начале 1-й стадии зародыши лососевых и сиговых проявляют повышенную чувствительность к непрерывному действию температуры 10°C и кратковременному воздействию высокой температуры, но проявляется она в специфичных для данной стадии изменениях и сроках отмирания. Длительные наблюдения показали, что хотя дробление зародыша и продолжается после прекращения воздействия высокой температуры или в условиях 10°C, но одновременно с этим со стадии 64—128 бластомеров начинается процесс слияния вначале краевых, а затем нижних бластомеров; на стадии морулы мелких клеток исчезают границы и между центральными бластомерами. Все это приводит к тому, что на месте морулы возникает бластодиск, который, в отличие от неоплодотворенных яиц, лежит как в гнезде в хорошо развитом парибласте. Затем происходит постепенное „рассасывание“ бластодиска, и он почти исчезает. Во время этого процесса яйца сохраняют прозрачность, и помутнение желточного мешка быстро происходит лишь при резком встряхивании или другом воздействии. Эти изменения происходят в поврежденных яйцах в то время, когда у нормальных яиц идет процесс гастрюляции и формирования эмбриона. С. П. Бахарева (1934) также наблюдала, что отход икры байкальских сигов обусловлен осеменением и содержанием ее в первое время при температуре 6°C.

По-видимому, такого же рода изменения могут происходить и у яиц осеменных после их перезревания.

Возможно, что и к встряхиванию яйца сигов в начале дробления также проявляют высокую чувствительность, но не удалось выявить это вследствие кратковременности сроков наблюдения за последующим их состоянием. Для лососевых такие данные имеются (Хата, 1947).

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Изучение развития, скорости роста, обмена веществ и чувствительности к изменению температуры и содержания кислорода в эмбриональный период сига-лудог позволило установить следующее:

1. Во время эмбрионального развития зародыш проходит 13—14 стадий. При повышении и понижении температуры за пределы ее оптимальной зоны выклев эмбрионов происходит на XII—XIII стадии, что приводит к большей трате материалов желточного мешка на процессы, не связанные с ростом эмбриона.

2. Развитие зародыша сига протекает иначе, чем у лососевых и других костистых рыб. Основное отличие заключается в том, что гастрюляция, как стадия, заканчивается при обрастании верхней 1/2 желточного мешка; дифференциация зачатков осевых органов происходит во время образования и роста туловищно-хвостовой почки; формирование непарных плавников и хрящевого осевого скелета туловища начинается только в конце эмбрионального развития или у личинки.

Влияние временного дефицита O_2 на последующую судьбу яиц сига-лудогі

| Стадия развития, на которой яйца переживали дефицит O_2 | Содержание O_2 (в мг) | Время на- хождения в условиях дефицита O_2 (в часах) | % гибели через 24 часа | Последующая судьба яиц | Устойчивость к по- вторным воздействиям |
|--|----------------------------|--|------------------------------|---|--|
| Морула средних клеток | 2,0 | 22 | 23 | До начала пигментации глаз небольшое отставание развития | До начала пигментации глаз понижена, затем как у контрольных |
| Ранняя морула мелких клеток . . . | 1,4 | 13 | 10 | Развитие как у контрольных | До конца эмбрионального развития как у контрольных |
| Бластула | 4,0 | 13 | 57,3 | Развитие прекратилось, и в последующие 5 дней отмечена 100% гибель | — |
| Раннее начало гаструляции | 5,0 | 13 | 66,8 | Развитие прекратилось, и в по- следующие 5 дней отмечена 100% гибель | — |
| Гаструла до 1/4 желточного мешка . | 3,6 | 10 | 0,1 | Развитие идет и во время опыта. В первые дни небольшое отста- вание, затем ускорение развития | В течение всего эмбриональ- ного развития более высокая, чем у контрольных |
| Гаструла до 1/3 желточного мешка | 3,1 | 10 | 0,2 | В первое время небольшое от- ставание развития, затем как у контрольных | Повышенная только в первое время, затем как у кон- трольных |
| Гаструла до 1/2 желточного мешка | 3,0 | 12 | 13 | В первое время небольшое отставание развития, затем как у контрольных | Как у контрольных яиц |
| Образование глазных пузырей . . . | 4,9 | 22 | 7 | Отмирает еще 27%; развитие как у контрольных | Пониженная в течение всего эмбрионального развития |

3. До XII стадии наблюдаются изменения в скорости роста, связанные с изменениями интенсивности процессов дифференциации. На стадиях бластулы, образования зародышевой пластинки и осевых органов, а также в начале интенсивной гистологической дифференциации во всех отделах эмбриона скорость роста низкая; во время гаструляции и пигментации глаз — максимальная. Во время образования зачатков туловищного и хвостового отдела, несмотря на интенсивную дифференциацию, скорость роста возрастает, что объясняется локальным усилением этих процессов в разных отделах зародыша. После XI стадии, с началом интенсивной гистологической дифференциации в разных отделах эмбриона, скорость роста резко падает и остается низкой до выклева.

4. В процессе эмбрионального развития количество потребляемого кислорода возрастает ступенчато на II, IV, V, IX, X и особенно на XIII стадиях. Интенсивность дыхания максимальна на ранних стадиях — до VIII (пигментация глаз), после чего заметно снижается и снова возрастает только на XIV стадии.

На этом фоне до IX стадии происходит усиление интенсивности дыхания в периоды усиления интенсивности процессов дифференциации и снижение — в периоды усиления интенсивности роста. На более поздних стадиях интенсивной гистологической дифференциации усиления интенсивности дыхания не установлено.

5. Заметное количество фосфотриоз обнаружено во время гаструляции, образования зачатка заднего отдела туловища и пигментации глаз (VIII и IX стадии). Появление их сопряжено с уменьшением количества аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

Восстановление АТФ, по-видимому, происходит и за счет энергий дыхания и за счет энергии гликолиза. После начала интенсивности гистологической дифференциации лабильный фосфор (АТФ и фосфотриоз) не обнаружен.

6. В процессе эмбрионального развития происходят закономерные изменения содержания в теле зародыша жиров, экстрагируемых серным эфиром. Наибольший процент их наблюдается в периоды увеличения скорости роста. С началом интенсивной гистологической дифференциации содержание таких жиров снижается с 30—50% до 10% и ничтожно у личинок.

7. В развитии зародыша имеются критические периоды, однако степень снижения устойчивости к одному и тому же воздействию высокой температуры, а также к непрерывному действию температуры 10°C различна на разных стадиях. Минимальна устойчивость в начале дробления и во время формирования эмбриона (V стадия), низкая на стадии бластулы, во время образования зародышевой пластинки, осевых органов и туловищно-хвостового отдела, а также на последних стадиях развития (XIII и XIV). К дефициту кислорода чувствительность максимальна на стадии бластулы и в начале гаструляции, более низкая на V стадии.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранчеев Л. М. и Разумовский А. М. 1937. Зависимость биологических свойств икры свирского сига от степени ее пигментации. Труды Ленингр. общ. естествоисп., т. 66, в. 3.
- Беляева В. Н. 1955. Морфологические и физиологические изменения в раннем онтогенезе сазана в связи с вопросами этапности развития. Автореферат канд. дисс. Изд. Ленингр. гос. унив.
- Бахарева С. П. 1934. Факторы повышения процента отхода сиговых рыб. Труды Западно-Сиб. отд. ВНИОРХ, т. 1.

Вернидуб М. Ф. 1941. Критические периоды в эмбриональном развитии па-
лми и их физиологическая характеристика. Докл. АН СССР, т. 32, № 4.

Вернидуб М. Ф. 1949. Обмен развивающегося эмбриона рыб при повреждении.
II. Изменения в диссимиляционном обмене и морфогенезе зародыша некоторых лососе-
вых рыб после прекращения кратковременного действия повреждающих агентов. Учен.
зап. Ленингр. гос. унив., № 126, серия биолог., в. 21.

Вернидуб М. Ф. 1950. Пути повышения эффективности инкубации икры лососе-
вых и сиговых рыб в свете эмбриофизиологических данных. Вестник Ленингр. гос.
унив., № 8.

Вернидуб М. Ф. и Лейзерович Х. А. 1950. О водном обмене развива-
ющихся яиц рыб. Докл. АН СССР, т. 72, № 2.

Вернидуб М. Ф. 1951а. Основные причины отхода и понижения жизнеспособ-
ности яиц и личинок лососевых и сиговых на рыбоводных заводах и пути их устранения.
Учен. зап. Ленингр. гос. унив., № 142, серия биолог., в. 29.

Вернидуб М. Ф. 1951б. Влияние изменяющихся условий развития яиц и ран-
них личинок рыб на их физиологическое состояние и выживаемость. Учен. зап. Ленингр.
гос. унив., № 142, серия биолог., в. 29.

Вернидуб М. Ф. 1951в. Морфо-физиологические этапы в развитии яиц и
личинок осетровых рыб и их значение для рыбоводства. Учен. зап. Ленингр. гос. унив.,
№ 142, серия биолог., в. 29.

Вернидуб М. Ф. 1951 г. Морфологические и физиологические изменения в
эмбриональный и раннеличиночный период развития сига-лудогги. Научн. бюлл. Ленингр.
гос. унив., № 27.

Вернидуб М. Ф. и Яйдовская Н. И. 1955. Инструкция по выдерживанию
производителей, сбору, оплодотворению и инкубации икры, выдерживанию и подращи-
ванию личинок лосося в условиях северо-западной части СССР. Пищепромиздат.

Иванов П. П. 1937. Общая и сравнительная эмбриология. Биомедгиз.

Калинина К. А. 1949. Бластопор, анальное отверстие и граница между туло-
вищем и хвостом у лососевых рыб. Учен. зап. Ленингр. гос. унив., № 113, серия биолог.,
в. 20.

Никифоров Н. Д. 1937. Некоторые особенности в эмбриональном развитии
волховского сига. Учен. зап. Ленингр. гос. унив., № 15.

Никифоров Н. Д. 1939. Влияние температуры и механических воздействий
на эмбриональное развитие рыб. Изд. Ленингр. гос. унив.

Петрова З. И. 1952. Критические периоды в развитии ладожского рипуса.
Учен. зап. Ленингр. гос. унив., № 145, серия биолог., в. 31.

Привольнев Т. И. 1941. Периоды различной чувствительности в эмбриональ-
ном развитии свирского сига и лосося и дыхание икры сига. Изв. Всесоюзн. научно-ис-
след. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XXIV.

Трифонова А. Н. 1937. К физиологии дифференцировки и роста. Сообщение
2. Биологический журнал., т. VI, № 2.

(Трифонова А. Н., Вернидуб М. Ф. и Филиппов Н. Д.) Trifonova A. N., Vernidoube M. F. et Philippov N. D. 1939. La Physiologie de
la differentiation et de la croissance. II. Les periodes critiques dans le developpement des
Salmonides et leur base Physiologique. Acta Zoologica. Bd. 20.

Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика ис-
следования роста. Сб. "Рост животных", Биомедгиз.

Hata K. 1927. On The influence of four kinds of vibration upon the eggs of
Oncorhynchus masou. J. Imp. Fish. Inst., vol. 23, № 3.

Needham J. 1931. Chemical Embryology, vol. II. Cambridge.

А. Ф. СМИРНОВ

Карельское отделение Всесоюзного
научно-исследовательского инсти-
тута озерного и речного рыбного
хозяйства

ПАЛИИ СЕГОЗЕРА

В озерах Карелии палия не имеет широкого распространения, населяя лишь более глубокие и холодноводные из них. Изучена эта рыба, особенно ее систематика, еще слабо.

Первое упоминание о палии в водоемах Карелии имеется у академика И. И. Лепехина (1780). Во время поездки по Обонежскому краю ему была доставлена рыба, похожая на форель, которую местные жители называли палией. Кроме упоминания того, что эта рыба водится в реках Олонецкого уезда, никаких других данных о палии И. И. Лепехин не приводит.

Академик Н. Я. Озерецковский (1812) также упоминает о палии и ее промысле, но ни биологии, ни систематики палии не касается.

Из палий нашего края впервые были исследованы известным русским ихтиологом К. Ф. Кесслером палии Онежского озера. Посетив Онежское озеро в 1864 г., К. Ф. Кесслер провел интересные наблюдения по биологии и промыслу некоторых видов рыб, в том числе и палии (Кесслер, 1868). Он пытался установить различия между двумя формами палий Онежского озера — лудной и ямной и привел ряд существенных признаков, которыми различаются между собой эти две формы. К. Ф. Кесслером впервые было дано краткое описание ряда систематических признаков палии. В результате этого исследования он пришел к выводу, что „Палия по многим статьям своего тела подлежит значительным изменениям, но двух отдельных видов палий все-таки признать невозможно“. В работе К. Ф. Кесслера приводятся и данные о промысле палии в Онежском озере. За непродолжительный период пребывания на Онежском озере он выяснил многое из биологии палий, используя помимо своих наблюдений опросы рыбаков и местных жителей. К. Ф. Кесслер приводит данные и о распространении палий в других озерах: Ладожском, Пальозере, Сегозере, Елмозере.

Ряд сведений о палии сообщил Н. Н. Пушкарев (1900) в результате исследований рыболовства на Онежском озере.

Яскеляйнен (1917) дает описание промысла палии на Ладожском озере, особенно в его северной части, и приводит некоторые материалы по ее биологии, в частности, о местах и времени икрометания.

Первое описание палий Ладожского озера в систематическом отношении произвел Л. С. Берг (1932; 173—176) по двум экземплярам, хранящимся в Зоологическом музее АН СССР. Ему же принадлежит краткое описание (по 3 экз.) палии Онежского озера.

Систематическое описание палий Онежского озера — лудной и ямной дано нами на основании подробных измерений 16 экз. лудной и

16 экз. ямной палии (Смирнов, 1933; 110—127). В указанной работе впервые приведены материалы по возрастному составу и росту палий, описан опыт искусственного разведения онежской палии полевым методом и приведены данные о ее промысле.

В. В. Покровский (1936; 65—68) приводит результаты наблюдений над биологией палий в северо-восточном районе Онежского озера, а А. А. Заболоцкий (1936) — для южного района.

Следует упомянуть о работе А. П. Вильсон (1939; 184—188), в которой приводятся сведения о местах нереста лудной палии в Ладожском озере (у западного его побережья), о времени нереста, размерах и возрасте палии.

Краткое описание основных систематических признаков палии Сегозера дано Л. С. Бергом (1932). Описание лудной (светлой) палии произведено по 4 экз., хранящимся в Зоологическом музее АН СССР (сборы Зверинцева за 1898 г.), и по 3 экз. черноротой (ямной) палии, доставленной Олонецкой научной экспедицией. Некоторые вопросы биологии и промысла палий Сегозера освещаются Л. О. Паллоном (1929).

Данные по промыслу, распространению и плодовитости палии Топозера имеются в статье М. П. Виролайнена и П. И. Новикова (1936; 178—179); аналогичные данные по палии Пяозера — в статье В. Г. Мельянцева (1939; 152). Позднее (в 1946 и 1951 гг.) В. Г. Мельянцевым проведены дополнительные исследования рыб Пяозера, на основании которых он в своей новой работе приводит краткие данные по морфологии палии и более подробные сведения по ее биологии (Мельянецв, 1953).

О палии Ковдозера некоторые материалы приведены В. Г. Мельянцевым (1939); по палии озер Кольского полуострова (Имандры и Ловозера) краткие данные по систематике приводятся Л. С. Бергом (1932), а по биологии (нерест, размеры, вес и промысел) — Ф. В. Крогиус (1931).

Из этого краткого обзора видно, что особенно слабо изучена еще систематика озерных гольцов, или палий. Л. С. Берг (1948; 279) считает возможным, что дальнейшие исследования покажут отличие между палией Онежского и Ладожского озер. Это высказывание справедливо, т. к. различия можно наблюдать у палий и из других озер. Необходимо систематическое описание в первую очередь палий Ладожского и Онежского озер, чтобы затем с ними сравнивать палий из других карельских озер.

Приведенные материалы по изученности палий относятся в основном к довоенному времени. В последние годы проведены новые углубленные исследования. Собран большой материал по биологии, распространению и промыслу палии Онежского озера; в целях подробного морфологического анализа заново произведено измерение обеих ее форм — лудной и ямной. Нами изучалась также лудная палия Ладожского озера, произведены подробные ее измерения, собран значительный материал по возрасту, плодовитости и осеннему промыслу. В 1951 г. был собран материал по систематике палий Сегозера и их биологии, на чем мы подробно остановимся ниже.

В водоемах Карелии, относящихся к бассейну Балтийского моря, палия встречается в озерах Ладожском, Онежском и Пальозере¹.

¹ В связи с гидростроительством воды р. Суны выше Гирваса и Порпорога перекрыты плотиной и направлены в Пальозеро. Согласно опросным данным, палия в Пальозере исчезла, и рыбаки объясняют это влиянием сунской болотной воды. Река Суна, направленная по новому руслу, размыла большую долину, в результате чего в Пальозеро вынесено до 1,5—2 млн. м³ земли. Зайление икры, происходившее в первые годы и погубившее ряд поколений палии, а также влияние гуминовой воды и привели, видимо, к исчезновению палии.

В бассейне р. Выга палия обитает в Сегозере, в Селецком озере, Тумасозере, Маслозере, Елмозере и в Пальяламбе. В озерах бассейна р. Кеми палия отсутствует, хотя ряд озер, как например, система озер Куйто, имеют благоприятные условия для ее обитания. Далее на север, в озерах бассейна р. Ковды (Топозеро, Пяозеро, Ципринга, Кукас, Ковдозеро и др.), палия имеет значительную численность, являясь промысловой рыбой.

На Кольском полуострове, по данным Ф. В. Крогиус (1931), палия встречается в озере Имандре, в Умбозере, Ловозере и ряде других озер Мончетундры. Ввиду очень слабой изученности ихтиофауны озер Кольского полуострова палия указывается пока лишь для немногих из них, но есть все основания полагать, что в озерах Кольского полуострова палия имеет более широкое распространение.

В 1951 г. Карельским отделением Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства проводилось исследование Сегозера с целью составления промысловых карт, во время которого велись наблюдения и над палиями. Материалы по исследованию палии собирались частично из промысловых сетных уловов, но основные сборы произведены из уловов экспедиции.

Прежде чем перейти к описанию палий, рассмотрим условия обитания рыб в Сегозере.

Основные физико-географические данные. Сегозеро расположено в средней части Карелии и относится к бассейну Белого моря. Географические координаты центра Сегозера — $63^{\circ} 19'$ с. ш. и $33^{\circ} 38'$ з. д. В озеро впадают реки Селецкая, Сона и ряд мелких речек и ручьев. Стоком является р. Сегежа — приток р. Выга. Площадь водного зеркала озера исчисляется в $752,5 \text{ км}^2$, площадь 78 островов составляет $29,2 \text{ км}^2$ (Григорьев, 1947). Сегозеро — глубоководный водоем, его глубины достигают нескольких десятков метров. Берега по характеру строения отличаются большим разнообразием, но преобладают валунно-каменистые и песчаные. По термическому режиму Сегозеро относится к холодноводным водоемам со слабо прогреваемой верхней толщей воды в летнее время и низкими температурами в глубоких придонных слоях в течение всего года.

В гидрохимическом отношении, по данным П. Г. Малашенко (1937), а также согласно исследований, проведенных А. Ф. Стефановской в 1951 г., вода Сегозера характеризуется малой минерализацией, небольшим содержанием органических веществ и незначительным количеством биогенных веществ (соединения азота, фосфора). Активная реакция воды (рН) близка к нейтральной. Что касается газового режима, то в этом отношении вода Сегозера, как и многих других крупных озер Карелии, характеризуется высоким содержанием растворенного кислорода в течение круглого года и небольшим количеством свободной углекислоты.

Низкие температуры, незначительное содержание биогенных веществ и малая минерализация воды обуславливают слабое развитие биологических процессов в Сегозере.

Высшая водная растительность. Макрофиты представлены в Сегозере обычными для озер Карелии видами водной флоры. В данном водоеме установлено не менее 11 видов растений. Водная растительность развита очень слабо и встречается преимущественно в отдельных заливах. Чаще всего встречается тростник (*Phragmites communis*), затем хвощ (*Equisetum heliocharis*) и некоторые виды рдестов, реже — другие представители высшей водной растительности.

Донная фауна Сегозера, как показали исследования И. И. Николаева в 1933 г. и Л. И. Перцевой в 1952 г., по качествен-

ному составу слагается главным образом из личинок насекомых (тендипедида, ручейники, поденки, веснянки и др.), моллюсков (*Pisidium*, *Valvata*, *Limnidae*, *Planorbidae* и др.), реликтовых ракообразных (*Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa*, *Mysis relicta*), олигохет, нематод, реже — из представителей других групп бентоса (губки, гидры, мшанки и др.). Качественный состав бентоса Сегозера имеет много общего с фауной других крупных и глубоких озер Карелии, в частности, с Онежским озером.

Основу донной фауны профундали Сегозера составляют олигохеты и тендипедида, к которым присоединяются пизидиум, понтопорея, реже — представители других групп бентоса. В прибрежной зоне донная фауна отличается значительно большим разнообразием качественного состава, как это наблюдается и в других озерах.

Распределение донной фауны в количественном отношении характеризуется существенными различиями показателей биомассы. Так, в южных губах озера средняя величина биомассы составляет 16,6 кг/га, в северных губах она колеблется от 9,6 до 6,4 кг/га, а в зоне глубокой профундали открытого озера, занимающей основную площадь водоема, в среднем равняется всего 1,3 кг/га. Сегозеро относится к группе малопродуктивных водоемов Карелии.

Зоопланктон. В зоопланктоне Сегозера представлены главным образом следующие рачки: из клadoцера — босмины (*Bosmina obtusirostris lacustris*, *B. obtusirostris obtusirostris* и др.), дафния (*Daphnia cristata*), голопедиум (*Holopedium gibberum*), лептодора (*Leptodora kindti*), битотреф (*Bythotrephes cederstroemi*), хидорус (*Chydorus sphaericus*) и др.; из каланид — диаптомус (*Diaptomus gracilis*), лимнокалянус (*Limnocalanus macrurus*), евритемора (*Euritemora lacustris*), гетерокопе (*Heterocope appendiculata*), из циклопов — преимущественно виды мезоциклопса (*Mesocyclops oithonoides*, *M. leuckarti*).

Зоопланктон Сегозера по своему качественному составу имеет большое сходство с зоопланктоном других крупных озер Карелии (Онежского озера, Топозера, Пяозера и др.).

Развитие рачков в разных районах озера неодинаково. Так, в Сондальском заливе среднее число ракообразных в одном кубическом метре воды составило 4210, из них около одной трети личиночные стадии копепод; клadoцеры (босмины, дафнии) и циклопы имели почти одинаковое развитие. В открытой части озера в среднем наблюдалось 1710 организмов в 1 м³, притом главным образом из числа циклопов и личиночных стадий копепод.

Основная масса зоопланктона держится в верхнем слое воды до глубины 2—5 м, глубже 6 м происходит резкое уменьшение числа организмов, но в горизонте воды с 15 до 25 м наблюдаются местные, иногда значительные, увеличения количества планктических рачков. В отдельных участках численность рачков (преимущественно копепод) доходит до 67% их количества в верхнем двухметровом слое воды, наиболее богатом зоопланктоном.

Средняя численность рачкового планктона Сегозера в целом составляет 1740 организмов в 1 м³ воды, что по сравнению с другими водоемами Карелии ставит Сегозеро в ряд озер с небольшим содержанием зоопланктона. В рачковом планктоне Сегозера около 70% составляют циклопы и личиночные стадии копепод, около 20% — каланиды и около 10% — клadoцеры.

По физико-географическим и гидробиологическим условиям и составу ихтиофауны Сегозеро относится к водоемам лососево-палийного типа.

В Сегозере обитает 17 видов рыб, относящихся к 8 семействам: лосось, палия, ряпушка, сиги, хариус, щука, плотва, язь, уклея, голянь, лещ, налим, окунь, ерш, бычок-рогатка, бычок-подкаменщик и колюшка девятиглая.

Разновидности сегозерской палии. В Сегозере, как уже было отмечено, обитает две формы палий: палия лудная („нэрьяш“) — *Salvelinus lepechini* n. *segoericus* Smirnov и палия ямная (мушта-шуу) — *Salvelinus lepechini melanostomus* Berg, subsp. n.

Морфологическая характеристика лудной палии представлена в таблице 1.

Таблица 1

Счетные и пластические признаки лудной палии Сегозера
(по 19 экз.)

| Наименование признаков | Наименьшее | Наибольшее | Среднее |
|--|------------|------------|---------|
| Вес (в г) | 750 | 4000 | 1940 |
| Длина всего тела (в мм) | 475 | 750 | 612 |
| Длина тела до конца средних лучей хвостового плавника (в мм) | 450 | 725 | 576 |
| Длина тела до конца чешуйного покрова (в мм) | 425 | 675 | 544 |
| Длина туловища (в мм) | 325 | 500 | 403 |
| Чешуй в боковой линии | 126 | 141 | 134 |
| Чешуй по боку хвостового стебля | 28 | 36 | 32 |
| Лучей в Д | III—9 | IV—11 | IV—10 |
| Лучей в Р | I—11 | 1—12 | 1—11 |
| Лучей в У | I—8 | 1—8 | 1—8 |
| Лучей в А | III—8 | IV—10 | IV—9 |
| Жаберных тычинок на 1-й дуге | 22 | 26 | 24 |
| В процентах длины тела: | | | |
| Длина туловища | 65,0 | 72,0 | 70,4 |
| Наибольшая высота тела | 17,5 | 23,5 | 20,7 |
| Наименьшая высота тела | 5,5 | 8,0 | 6,6 |
| Длина головы | 20,0 | 25,0 | 22,7 |
| Аптедорсальное расстояние | 41,5 | 49,0 | 44,7 |
| Постдорсальное расстояние | 31,5 | 38,0 | 35,8 |
| Антевентральное расстояние | 48,5 | 53,0 | 51,3 |
| Антеанальное расстояние | 62,0 | 71,0 | 67,8 |
| Передняя часть брюха Р—У | 23,0 | 31,0 | 29,2 |
| Задняя часть брюха У—А | 15,0 | 21,0 | 18,6 |
| Длина хвостового стебля | 14,0 | 16,0 | 15,6 |
| Длина основания Д | 10,0 | 12,0 | 10,8 |
| Высота Д | 10,0 | 14,0 | 12,9 |
| Длина Р | 14,0 | 18,0 | 16,1 |
| Длина У | 10,0 | 14,0 | 12,5 |
| Длина основания А | 7,5 | 9,0 | 8,4 |
| Высота А | 10,0 | 12,0 | 10,8 |

| Наименование признаков | Наименьшее | Наибольшее | Среднее |
|--|------------|------------|---------|
| В процентах длины головы: | | | |
| Длина рыла | 29,5 | 36,0 | 33,0 |
| Диаметр глаза горизонтальный | 12,0 | 19,0 | 14,4 |
| Заглазничный отдел головы | 53,0 | 59,0 | 55,0 |
| Длина верхнечелюстной кости | 42,0 | 51,0 | 46,2 |
| Длина нижней челюсти | 64,5 | 75,5 | 70,3 |
| Высота головы у затылка | 57,5 | 64,5 | 61,4 |
| Высота головы через середину глаза | 38,0 | 46,0 | 42,6 |
| Ширина лба | 30,0 | 36,0 | 33,2 |

Приведенные в таблице 1 данные по морфологической характеристике можно свести в следующий диагноз лудной палии.

Д III—IV 9—10 (11), А III—IV 9—10, П 126—141, в среднем 134. Чешуй по боку хвостового стебля 28—36, в среднем 32. Жаберных тычинок 22—26, в среднем 24. Длина верхнечелюстной кости составляет 42—51, в среднем 46% длины головы. Голова длинная, у взрослых 20—25, в среднем 22,7% длины тела. Тело высокое, наибольшая высота его составляет 17,5—23,5, в среднем 20,7% длины тела. Антевентральное расстояние 48,5—53, в среднем 51,3% длины тела. Длина хвостового стебля 14—16% длины тела.

У самцов во время нереста голова темно-серая, заглазничный отдел светлее, с розоватым оттенком. Спина до боковой линии темная, со слабо зеленоватым оттенком. Бока ниже боковой линии светло-зелено-вато-серые, с ярко-оранжевыми крупными пятнами, расположенными в два неправильные ряда, общим числом до 17. Мелкие оранжевые пятна числом до 6 расположены и выше боковой линии от переднего края спинного плавника до жирового. Брюшко и часть бока (чуть выше плавника) имеют ярко-оранжевую окраску. Брюшные плавники оранжевого цвета, с темными пятнами. У брюшных и анального плавников простые лучи ярко-белого (молочного) цвета. Описанная окраска самца лудной палии в период нереста наиболее типична, но в отдельных случаях наблюдались небольшие отклонения.

Окраска самок примерно такая же, лишь несколько меньше оранжевых пятен вдоль боковой линии и меньшей яркости брюшко. После окончания нереста и перехода на активное питание оранжевый цвет у самцов и самок исчезает, брюшко и бока до боковой линии становятся светлыми.

Лудная палия Сегозера в сравнении с лудной палией Онежского озера немного меньше по размерам (длине тела и весу). Средний вес сегозерской палии 2 кг, а онежской палии — 3 кг. Чешуй в боковой линии у сегозерской палии значительно меньше: в среднем 134 против 160 у онежской палии. Хвостовой стебель короче, длина рыла и верхнечелюстная кость длиннее, глаза больше, чем у онежской палии. По остальным признакам существенных различий не наблюдается.

В наших уловах сегозерская лудная палия была представлена рыбами шести возрастов — от восьмилеток до четырнадцатилеток (табл. 2). Возраст палий определялся по шлифам от грудного плавника, так как чешуя не дает полной картины годовых колец.

Таблица 2

Возрастная характеристика лудной палии Сегозера

| Наименование признаков | Возрастные группы | | | | | |
|---|-------------------|------|------|------|------|------|
| | 8+ | 9+ | 10+ | 11+ | 13+ | 14+ |
| Длина тела до конца средних лучей хвостового плавника | 570 | 580 | 575 | 600 | 630 | 715 |
| Вес (в г) | 1700 | 1770 | 1860 | 2240 | 2200 | 4000 |
| Колич. экз. | 4 | 8 | 8 | 5 | 1 | 1 |

Сравнивая рост лудной палии Сегозера и Онежского озера, можем констатировать, что до девяти лет рост обеих палий одинаков, позже палия Онежского озера растет быстрее как в длину, так и по весу.

Нерест лудной палии в 1951 г., по нашим наблюдениям, начался в Сегозере 16 сентября и закончился 6 октября. Разгар нереста был 28 сентября — 3 октября. Температура воды за это время колебалась в пределах от 9,4 до 8°.

Основные места нереста лудной палии расположены в средней части озера, начиная от острова Метчишаари и по направлению к Аконшаари и Евгорским лудам. Палия нерестится на разной глубине в зависимости от погоды. При тихой погоде она подходит близко к берегу и залавливается в сети даже на метровой глубине. При ветрах и волнении нерест происходит дальше от берегов, до глубины 8—10 м, но также на каменистых местах. Следует отметить, что площадь нерестилищ для палии в Сегозере очень значительна.

После окончания нереста палия идет в Сондальский залив вслед за косяками ряпушки и усиленно питается ею. Держится палия в Сондальском заливе всю зиму.

Промысловый лов палии не организован. Ловят ее рыболовы-любители у острова Метчишаари, а при тихой погоде и на Евгорских лудах, где есть участок, называемый „нерьяш-камень“, т. е. палийный камень. Состояние запасов палии хорошее, и имеются возможности организовать ее сетной лов.

Вторая форма палии — ямная, обитающая в Сегозере, носит местное название „мушта-шуу“, т. е. черноротая.

В результате исследований мы имеем новый материал как для систематической характеристики ямной палии, так и для пополнения данных по ее биологии (табл. 3).

Таблица 3

Счетные и пластический признаки ямной (черноротой) сегозерской палии (по 27 экз.)

| Наименование признаков | Наименьшее | Наибольшее | Среднее |
|--|------------|------------|---------|
| Вес (в г) | 200 | 950 | 620 |
| Длина всего тела (в мм) | 340 | 525 | 446 |
| Длина тела до конца средних лучей хвостового плавника (в мм) | 320 | 500 | 417 |
| Длина тела до конца чешуйного покрова (в мм) | 300 | 470 | 392 |
| Длина туловища (в мм) | 220 | 350 | 294 |
| Чешуй в боковой линии | 114 | 137 | 130 |

| Наименование признаков | Наименьшее | Наибольшее | Среднее |
|--|------------|------------|---------|
| Чешуй по боку хвостового стебля | 27 | 34 | 31 |
| Лучей в Д | III—9 | V—10 | IV—10 |
| Лучей в Р | 1—10 | 1—12 | 1—11 |
| Лучей в У | 1—8 | 1—8 | 1—8 |
| Лучей в А | III—8 | IV—11 | IV—10 |
| Жаберных тычинок на 1-й дуге | 21 | 26 | 23 |
| В процентах длины тела: | | | |
| Длина туловища | 69,0 | 72,5 | 70,4 |
| Наибольшая высота тела | 14,0 | 21,0 | 16,3 |
| Наименьшая высота тела | 5,0 | 6,0 | 5,5 |
| Длина головы | 21,0 | 25,0 | 23,4 |
| Антедорсальное расстояние | 40,0 | 48,0 | 44,4 |
| Постдорсальное расстояние | 34,0 | 40,0 | 37,0 |
| Антвентральное расстояние | 49,0 | 53,0 | 51,2 |
| Антеанальное расстояние | 67,0 | 71,0 | 69,0 |
| Передняя часть брюха Р—V | 23,0 | 31,0 | 28,8 |
| Задняя часть брюха V—А | 17,0 | 21,0 | 19,0 |
| Длина хвостового стебля | 15,0 | 18,0 | 16,3 |
| Длина основания Д | 9,5 | 11,0 | 9,8 |
| Высота Д | 9,5 | 14,0 | 12,5 |
| Длина Р | 14,5 | 17,0 | 15,5 |
| Длина У | 11,0 | 14,5 | 12,4 |
| Длина основания А | 6,5 | 9,0 | 7,9 |
| Высота А | 9,0 | 11,5 | 10,3 |
| В процентах длины головы: | | | |
| Длина рыла | 30,0 | 35,0 | 31,8 |
| Диаметр глаза горизонтальный | 14,0 | 19,0 | 16,5 |
| Заглазничный отдел головы | 49,5 | 57,5 | 52,4 |
| Длина верхнечелюстной кости | 41,0 | 49,5 | 45,5 |
| Длина нижней челюсти | 65,0 | 77,0 | 70,0 |
| Высота головы у затылка | 50,0 | 58,0 | 53,6 |
| Высота головы через середину глаза | 37,0 | 43,0 | 40,1 |
| Ширина лба | 27,0 | 35,0 | 31,3 |

Данные таблицы 3 можно свести к следующему диагнозу ямной сегозерской палии: Д III—IV 9—10, А III—IV 9—10 (11), II 114—137, в среднем 130. Жаберных тычинок 21—26, в среднем 23. Длина верхнечелюстной кости 41—49,5, в среднем 45,5% длины головы. Тело прогонистое, наибольшая высота его 14—21, в среднем 16,3% длины тела. Антедорсальное расстояние 49—53, в среднем 51,2% длины тела. Длина хвостового стебля составляет 15—18, в среднем 16,3% длины тела.

Голова черного цвета, спина до боковой линии темного цвета, а ниже боковой линии принимает оранжевый, но неяркий оттенок. Оранжевые пятна ниже боковой линии слабо просвечивают сквозь темную окраску. Анальный плавник темно-розоватый, простые лучи его молочного цвета; брюшной плавник темно-оранжевого цвета, простые лучи его тоже молочного цвета; концы грудного плавника темновато-оранжевые, а ближе к основанию он зеленоватого цвета. У самок голова черная, все тело темной окраски, оранжевые пятна сначала не видны и начинают слабо просвечивать после нахождения палии в течение некоторого времени вне воды (окраска светлеет). По окраске головы было бы правильнее эту палию называть черноголовой, но привилось местное название „черноротой“, мы же называем ее ямной.

Линия спины у ямной палии почти прямая, линия брюшка слабо изогнутая. Голова удлинненная, лоб плоский, увеличение высоты тела начинается сразу у затылка.

Из приведенного описания двух форм палий, обитающих в Сегозере, видно, что ямная палия отличается меньшими размерами (длиной тела и весом), а также формой тела и окраской. Чешуй в боковой линии у нее меньше, чем у лудной. Наибольшая и наименьшая высота тела у лудной палии больше, а длина головы меньше, чем у ямной. Хвостовой стебель ямной палии относительно длиннее, чем у лудной. Заглазничный отдел головы, длина верхнечелюстной кости, высота головы у затылка и через середину глаза меньше, чем у лудной, а глаза относительно больше.

Сравнение систематических признаков говорит за то, что лудная и ямная палии имеют существенные различия по многим признакам и являются обособленными формами.

Ямная сегозерская палия, по нашему мнению, является аналогом ямной палии Онежского озера.

Ямная палия Сегозера имеет меньшие размеры, чем ямная палия Онежского озера. Длина тела онежской ямной палии 440—620 мм, в среднем 520 мм; вес от 0,8 до 2,2 кг, в среднем 1,2 кг. Длина сегозерской ямной палии 340—525 мм, в среднем 446 мм; вес от 0,2 до 0,95 кг, средний вес 0,62 кг. Таким образом, по весу она почти в два раза меньше, чем ямная палия Онежского озера. Жаберных тычинок у сегозерской ямной палии в среднем 23, у онежской их больше — 27. Наибольшая высота тела у онежской ямной палии больше, чем у сегозерской, последняя имеет более прогонистое тело. Хвостовой стебель у сегозерской ямной палии несколько короче, а рыло длиннее, чем у онежской ямной палии. По остальным признакам больших расхождений не наблюдается.

Нерест ямной палии в Сегозере происходит позднее, чем лудной. По нашим наблюдениям, в 1951 г. первые самцы палии с текучими молоками были заловлены 30 сентября, а первые самки с текучей икрой — 2 октября. Массовый нерест происходил с 6 по 10 октября. Ямная палия нерестится в тех же участках, где и лудная. Разница в сроках их нереста составляет несколько дней, причем окончание нереста лудной палии совпадает с началом нереста ямной палии.

В Онежском озере лудная палия нерестится в конце сентября — начале октября (Толвуйское Онего), а ямная — в конце октября — начале ноября (луда Пальсельга). Таким образом, разница в сроках нереста этих двух форм палии в Онежском озере составляет около месяца, в то время как в Сегозере она равняется всего несколько дням.

Как показали наблюдения над нерестом палии в Онежском озере, сроки ее икротания обуславливаются ходом гидрометеорологических

условий. При теплой затяжной осени нерест задерживается, а при раннем наступлении холодов наблюдаются более ранние ее подходы на нерестилища. Малая разница в сроках нереста лудной и ямной палии Сегозера говорит об одинаковых условиях их нереста.

После окончания нереста ямная палия также идет в Сондальский залив, где она питается ряпушкой. Преимущественно ряпушкой питаются обе формы палий — лудная и ямная.

Остаются пока неизвестными места обитания палии летом. Наши наблюдения показывают, что в августе в небольшом количестве палии держатся в Сондальском заливе, восточнее устья р. Соны — по направлению Кечень-губы. В это время единичными экземплярами палия залавливается в сети. В желудках палий была обнаружена ряпушка, встречался ерш, а у некоторых особей желудки были пустыми. Можно предположить, что в летнее время палия держится преимущественно в более открытых участках озера, на свалах (склонах кряжей), как это наблюдается и в Онежском озере.

Молодь палии держится в районе Метчишаари и у других островов, расположенных недалеко от мест нереста.

Интересно отметить, что в районе Каличьих островов в сентябре 1951 г. было заловлено несколько экземпляров молоди палий в возрасте от одного до трех лет. Это наблюдение дает основание предполагать, что в районе Каличьих островов также имеются нерестилища палий, еще не известные рыбакам. Нахождение здесь молоди палии трудно объяснить иначе, так как вряд ли она могла мигрировать на расстояние 20 км (от острова Аконшаари и Метчишаари). Наблюдения показывают, что первые годы молодь палии держится в районе нерестилищ.

В наших уловах (начало октября 1951 г.) ямная палия была представлена одиннадцатью возрастными группами, начиная от годовиков и кончая одиннадцатилетками (табл. 4).

Таблица 4

Характеристика размеров и веса сегозерской ямной палии

| Наименование признаков | Возрастные группы | | | | | | | | | |
|--|-------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | 1+ | 2+ | 3+ | 5+ | 6+ | 7+ | 8+ | 9+ | 10+ | 11+ |
| Длина до конца средних лучей хвостового плавника | 122 | 178 | 189 | 300 | 358 | 380 | 420 | 417 | 447 | 455 |
| Вес (в г) | 13 | 37 | 55 | 238 | 374 | 460 | 620 | 645 | 780 | 790 |
| Колич. экз. | 1 | 2 | 2 | 6 | 6 | 13 | 17 | 15 | 23 | 3 |

Ямная палия растет очень медленно, особенно незначительны ее весовые приросты.

Лудная палия растет значительно быстрее ямной в длину, но особенно резкое различие наблюдается между ними в весе: ямная палия имеет почти в 3 раза меньший вес, чем лудная палия тех же возрастов (табл. 5). Это сравнение, с нашей точки зрения, представляет немалый интерес: оно показывает, что две породы палий, обитающих в одинаковых условиях, с одними местами нереста и нагула молоди, имеют резкое различие в темпе роста.

Таблица 5

Сравнительная характеристика роста ямной
и лудной палий Сегозера

| Разновидность палий | Наименование признаков | Возрастные группы | | | |
|---------------------|------------------------|-------------------|------|------|------|
| | | 8+ | 9+ | 10+ | 11+ |
| Ямная | Длина (в м.) | 420 | 417 | 447 | 455 |
| | Вес (в г) | 620 | 645 | 780 | 790 |
| Лудная | Длина (в м.) | 570 | 580 | 575 | 600 |
| | Вес (в г) | 1700 | 1770 | 1860 | 2240 |

Сопоставляя приведенные в таблице 6 данные, мы видим, что у семилетних и восьмилетних палий Сегозера и Онежского озера разница в длине и весе очень незначительна, но затем ямная палия Сегозера заметно отстает в росте от ямной палии Онежского озера.

Таблица 6

Сравнительная характеристика роста ямных палий Сегозера
и Онежского озера с палией Пяозера

| Разновидность палий | Наименование признаков | Возрастные группы | | | | |
|--------------------------------|------------------------|-------------------|------|------|------|------|
| | | 7+ | 8+ | 9+ | 10+ | 11+ |
| Ямная палия Сегозера | Длина (в см) | 38 | 42 | 41,7 | 44,7 | 45,5 |
| | Вес (в кг) | 0,46 | 0,62 | 0,65 | 0,78 | 0,79 |
| Ямная палия Онежского озера | Длина (в см) | 44 | 44 | 46 | 50 | 53 |
| | Вес (в кг) | 0,5 | 0,7 | 0,8 | 1,0 | 1,2 |
| Палия Пяозера | Длина (в см) | 44,8 | 50,3 | 52,6 | 56,6 | 53,3 |
| | Вес (в кг) | 1,04 | 1,08 | 1,38 | 1,59 | 1,41 |

Палия из Пяозера значительно превосходит в росте ямную палию из Сегозера и Онежского озера. В. Г. Мельянец (1953), сравнивая систематические признаки палии Пяозера с палиями Онежского озера, приходит к выводу, что она ближе всего стоит к ямной палии из Онежского озера. В то же время мы наблюдаем, что палия из Пяозера растет быстрее ямных палий из Онежского озера и Сегозера. По темпу роста палия из Пяозера имеет большое сходство с лудной палией Сегозера.

Разницу в росте палий Сегозера и Онежского озера можно объяснить различными условиями питания, которые для палии более благоприятны в Онежском озере. Выше мы отмечали, что лудная палия Сегозера в первые годы растет одинаково с лудной палией Онежского озера, а потом отстает от нее в росте. При сравнении роста двух форм палий Сегозера — лудной и ямной с ростом двух аналогичных форм палий Онежского озера намечается закономерность, заключающаяся в том, что до шести-семи лет палии в обоих озерах растут одинаково, а в дальнейшем палии Онежского озера обгоняют в росте палий Сегозера. Это можно объяснить условиями питания, которые в Онежском

озере для палии лучше, особенно в летнее время благодаря наличию корюшки. Известно, что корюшка в летнее время обитает в придонных слоях, и палия летом держится в глубинных слоях воды с невысокой температурой.

В Сегозере корюшки нет и поэтому условия питания палии там значительно хуже, что и сказывается на ее росте. Палии Сегозера, как показали наши наблюдения, в летнее время питаются частично ершом и ряпушкой, у значительной части палий желудки оказались пустыми. Для питания ряпушкой, обитающей в верхних слоях воды, палии вынуждены подниматься с придонных в верхние слои воды с высокой, несвойственной палиям температурой.

Из сравнения систематических признаков и роста палий выясняется, что палии Сегозера по ряду признаков близки к палиям Онежского озера (лудная сходна с лудной, а ямная — с ямной).

Отмеченные признаки различий палий Сегозера с палиями Онежского озера являются результатом влияния условий обитания, вызвавших образование двух форм палий в каждом водоеме.

Типичной формой следует признать лудную (красную) палию, которая сохранилась в ряде озер Карелии и Кольского полуострова после вторичного (последледникового) заселения. Ямные палии Онежского озера и Сегозера следует рассматривать как экологические формы, образовавшиеся в последледниковый период.

Сходство признаков лудных палий Онежского озера и Сегозера дает основание утверждать, что заселение палиями этих озер происходило примерно в одно время.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. 3, ч. 1. Изд. АН СССР.
- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. 4, ч. 1. Изд. АН СССР.
- Вильсон А. П. 1939. Материалы к познанию биологии ладожской палии. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озер. и речн. рыбн. хоз., т. XXII, в. 1.
- Виролайнен М. П. и Новиков П. И. 1936. Рыбы и рыбный промысел Топозера. Рыбное хоз. Карелии, в. 3.
- Григорьев С. В. 1947. О численности озер в Карело-Финской ССР и их распределение. Изв. Карело-Финск. базы АН СССР, № 1—2.
- Заболоцкий А. А. 1936. Рыболовство в южной половине Онежского озера. Рыбное хоз. Карелии, в. 3.
- Кесслер К. Ф. 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края. Спб.
- Крогиус Ф. В. 1931. Предварительный отчет о работе экспедиции на Умбозере и озере Имандре летом 1930 г. Изв. Ленингр. ихтиолог. инст., т. XIII, вып. 1.
- Лепехин И. И. 1780. Дневные записки путешествия по разным провинциям Российского государства, т. III.
- Малашенко П. Г. 1937. Гидрохимический очерк Сегозера. Учен. зап. Ленингр. гос. унив., № 15.
- Мельянцева В. Г. 1939. Рыбный промысел Пяозера. Рыбное хоз. Карелии, в. 5.
- Мельянцева В. Г. 1953. Рыбы Пяозера. Труды Карело-Финск. гос. унив., т. V.
- Озерецковский Н. 1812. Путешествие по озерам Ладожскому, Онежскому и вокруг Ильменя, Изд. 2-е.
- Паллон Л. О. 1929. Рыбы и рыбный промысел Сегозера. Труды Олонешкой научн. экспед., в. 3.
- Покровский В. В. 1936. Промысловые рыбы северо-восточного района Онежского озера. Рыбное хоз. Карелии, в. 3.
- Пушкарев Н. Н. 1930. Рыболовство на Онежском озере. Спб.
- Смирнов А. Ф. 1933. Палия Онежского озера. Рыбное хоз. Карелии, в. 2.
- Jääskeläinen W. 1917. Om fiscaarla och fisket i Ladoga. Finlands fiskerier, IV. Helsingki.

В. В. АЗБЕЛЕВ, Г. Д. ГРОМОВ, И. И. ЛАГУНОВ

Полярный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии

О ПОВТОРНОМ НЕРЕСТЕ СЕМГИ

Изучение повторного нереста семги как явления, содействующего увеличению численности вида, несомненно, имеет немаловажное значение. Поэтому повторный нерест привлекал внимание многих исследователей, пытавшихся оценить его значение для воспроизводства семги путем возрастного анализа уловов.

В настоящее время Полярный науч.-исслед. институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО) и Мурманская государственная инспекция по охране и воспроизводству рыбных запасов и регулированию рыболовства (Мургосрыбвод) располагают материалами о возрастном составе семги рек Кольского полуострова: Колвицы, Туломы и Кола, результатами мечения „вальчаков“, скатывающихся из р. Варзуги, а также массовыми возрастными пробами по семге р. Печоры, собираемыми с 1943 г. Ниже кратко изложены результаты обработки этих материалов, представляющих интерес в связи с большим вниманием, уделяемым в настоящее время вопросам воспроизводства ценных рыб, к числу которых справедливо относится и семга.

Таблица 1

Повторные миграции семги в северных реках
(в % от общего числа рыб)

| Год | Название реки | | | |
|------|---------------|------|--------|---------|
| | Печора | Кола | Тулома | Колвица |
| 1943 | 6,3 | — | — | — |
| 1944 | 0,6 | — | — | — |
| 1945 | 1,1 | — | — | — |
| 1946 | 3,0 | — | — | — |
| 1947 | 3,5 | — | — | — |
| 1948 | 14,4 | — | — | — |
| 1949 | 7,4 | — | — | — |
| 1950 | 4,4 | 4,6 | — | 1,1 |
| 1951 | 1,0 | 6,0 | — | 0,0 |
| 1952 | 3,0 | 4,0 | 1,1 | 2,8 |
| 1953 | 19,7 | 13,8 | 1,8 | 0,9 |
| 1954 | 3,6 | 7,6 | 2,4 | 1,0 |
| 1955 | — | 8,5 | 0,7 | 0,0 |

Располагая данными о численности стад рыб (реки Кола, Колвица и Тулома) или их промысловой части (р. Печора) и данными о процентном соотношении в ходе возрастных категорий, мы имеем возможность вычислить и долю рыб с нерестовыми знаками. В таблице 1 представлены цифры, характеризующие долю рыб, совершающих повторные миграции в перечисленные реки за ряд лет.

Из таблицы 1 видно, что количество рыб, совершающих повторные миграции, в отдельных реках различно и по годам испытывает очень большие колебания.

В меру своих возможностей мы пытались выяснить причины таких колебаний, сопоставляя данные, характеризующие ежегодный возрастной состав рыб, совершающих повторную нерестовую миграцию, с данными о численности вступающих в строй поколений, но потерпели неудачу. Если высокий процент, характеризующий подходы в р. Печору рыб повторной миграции в 1948 и 1949 гг. оказался легко объяснимым благодаря малой численности молодых, составляющих основу хода, возрастных категорий, то объяснить таким путем самый высокий процент, наблюдавшийся в ходе 1953 г., оказалось невозможным. Надо полагать, что в ряде случаев мы имеем дело и с изменяющейся посленерестовой, естественной, гибелью рыб, участь которую пока невозможно.

На первый взгляд может показаться, что данные таблицы 1 в той или иной степени противоречат результатам исследований, обобщенных Л. С. Бергом (1935; 63—64), который выявил в большинстве случаев гораздо большее значение повторных миграций у семги, чем то, которое получено нами.

Но мы считаем, что между нашими данными и данными того времени никаких несоответствий нет, так как таблица 1 характеризует процент повторно нерестующих рыб в течение всего хода, а не в течение короткого отрезка времени.

Мы полагаем, что на основе эпизодических сборов возрастного материала вообще нельзя судить о подходах повторно нерестующих рыб, так как эти подходы далеко не всегда одинаково интенсивны.

Таблица 2

Повторный ход семги в нижней Печоре
(в % от общего числа рыб)

| Месяц | Де- када | Г о д | | | | | | | | | |
|-------------------------------|-------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | | 1944 | 1945 | 1946 | 1947 | 1948 | 1949 | 1950 | 1951 | 1952 | 1953 |
| Июль | I | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 54,6 |
| | II | — | — | — | — | — | — | — | — | 5,3 | 35,3 |
| | III | 2,8 | 2,8 | — | — | — | — | 9,6 | — | 5,3 | 17,7 |
| Август | I | 0,1 | 1,0 | 2,3 | 4,0 | 49,1 | 29,8 | 4,2 | — | 2,7 | 13,2 |
| | II | 0,2 | 1,0 | 6,4 | 6,0 | 12,5 | 8,6 | 2,4 | 1,2 | 1,6 | 4,1 |
| | III | 0,2 | 1,0 | 3,1 | 4,6 | 1,2 | 5,8 | 5,4 | 1,5 | 0 | — |
| Сентябрь | I | 0,9 | 0,1 | 2,2 | 1,2 | 11,4 | 2,4 | 2,8 | — | 0 | — |
| | II | — | 3,2 | 2,7 | 1,2 | 12,4 | 0,3 | 8,4 | — | 0 | — |
| | III | — | — | — | 3,8 | — | — | 7,7 | — | — | — |
| Количество исследованных экз. | | 373 | 5100 | 4856 | 4809 | 2434 | 2846 | 6571 | 793 | 2121 | 1793 |

В таблице 2 показано, какой процент в ниже-печорских пробах составляли рыбы, идущие на повторный нерест. Эта таблица показывает также, насколько может в пробах изменяться процент повторно нерестующих рыб как в течение хода, так и по отдельным годам.

Несмотря на неполноту данных, здесь все же можно усмотреть определенную закономерность, заключающуюся в том, что максимальные подходы повторно нерестующих рыб приходятся на первую половину хода, в конце августа — начале сентября подходы минимальны, а к концу хода они опять-таки обнаруживают тенденцию к повышению. Эти изменения еще более резко выступают у семги рек Колы, Туломы и Колвицы. Здесь мы ограничимся только приведением данных, относящихся к подходам семги р. Колы. Цифры, характеризующие процент повторно мигрирующих рыб в пробах, взятых на рыболовном участке, расположенном близ устья р. Колы, приводятся в таблице 3.

Таблица 3
Повторная миграция семги в устье р. Колы
(в % от общего числа рыб)

| Месяц | Декада | Г о д | | | |
|-------------------------------|--------|-------|------|------|------|
| | | 1952 | 1953 | 1954 | 1955 |
| М а й | III | — | 26,9 | 25,0 | — |
| | I | 4,0 | | 9,0 | 9,6 |
| И ю н ь | II | 6,2 | 15,5 | 6,5 | 4,4 |
| | III | 3,6 | | 4,8 | 2,0 |
| И ю л ь | I | 0 | | 2,0 | 3,2 |
| | II | 0 | 2,2 | 0 | 0 |
| А в г у с т | III | 0 | | 0 | 0 |
| | I | 0 | 0 | 0 | 0 |
| С е н т я б р ь | II | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | III | 0 | | 0 | |
| Количество исследованных экз. | | 348 | 289 | 236 | 309 |

В таблице 3 нет данных за май 1952 г., за сентябрь 1953 г. и за май и сентябрь 1955 г., что связано с отсутствием сколько-нибудь значительных уловов. Из таблицы 3 видно, что здесь наблюдаются примерно такие же изменения в подходах повторно мигрирующих рыб, как и у печорской семги.

Данные таблиц 2 и 3 показывают, что пользуясь эпизодическими, разновременными сборами для оценки значения повторных миграций, можно прийти к ошибочным заключениям. Здесь мы не приводим результатов обработки эпизодических сборов, проводимых на целом ряде рек Кольского полуострова, и только укажем, что у семги р. Варзуги и р. Поноя, видимо, наблюдается совершенно иная закономерность в подходах рыб, идущих на повторные нересты, заключающаяся в том, что максимальные их подходы наблюдаются здесь в осенние месяцы.

Несомненно, это связано с тем, что в эти реки главным образом заходит осенняя семга.

Выживаемость до повторных миграций хорошо выявится, когда мы будем знать численность многих поколений семги подконтрольных стад и сможем учесть, какой процент рыб, принадлежащих к данному поколению, выжил до повторных миграций на нерест. Сейчас этих данных у нас еще очень мало и накоплены они будут не так скоро. Здесь можно указать, что от 2,15 до 4,99% рыб каждого поколения, встреченных в уловах печорской семги, вылавливаются при следовании на повторный нерест и от 0,08 до 0,14% — при следовании на третий нерест.

Если считать возможным условно принять, что численность промысловой части приблизительно равна численности воспроизводящей, то эти цифры можно рассматривать и как приближенный показатель выживаемости до повторных миграций.

Наилучшее представление об общем значении выживаемости до повторных нерестовых миграций мы можем сейчас получить, взяв сумму всех наших возрастных проб, характеризующих отдельные стада в течение всего хода, и вычислить процент особей с нерестовыми знаками.

Результат вычисления представлен в таблице 4. Следует иметь в виду, что малочисленные пробы по семге рек Кольского полуострова, представляющие значительную часть мигрантов, достаточно хорошо характеризуют истинное положение вещей, так как численность их стад не может быть сравнена с численностью печорской семги.

Таблица 4
Сводные данные о повторно нерестующей семге

| Название реки | Количество исследованных экз. | % нерестующих рыб | | | |
|-------------------|-------------------------------|-------------------|----------|------------|---------------|
| | | впервые | вторично | третий раз | четвертый раз |
| Печора | 36300 | 95,369 | 4,380 | 0,243 | 0,008 |
| Кола | 1180 | 93,230 | 6,650 | 0,120 | нет |
| Тулома | 3380 | 94,940 | 2,060 | нет | нет |
| Колвица | 1450 | 93,100 | 1,900 | нет | нет |

Обращает на себя внимание тот факт, что в стадах рек Колвицы и Туломы повторные мигранты составляют гораздо меньшую долю, чем в реках Печора и Коле.

Здесь не рассматриваются результаты обработки эпизодических сборов возрастных проб, так как по вышеуказанным причинам они не внушают доверия. В ряде случаев обнаруживался большой процент рыб с нерестовыми знаками.

Так, например, в сборах инспектора Мургосрыбвода Колоскова, состоявших из 32 проб, взятых в середине сентября в нижнем течении р. Поноя, оказалось 17 экз. с нерестовыми знаками. Объяснить это можно лишь отчасти временем сбора, совпавшим с массовым подходом повторно нерестующих рыб, в основном же — случайностью. Делать на основании этой пробы какие-либо выводы, безусловно, нельзя.

Сейчас нашей задачей не является рассмотрение всех вопросов, связанных с повторными миграциями. Укажем только, что у печорской семги как исключение наблюдается трехгодичный морской межнерестовый период, сравнительно редко двухгодичный, у большинства же рыб одногодичный и однолетний; последний значительно реже. Поскольку

печорская семга относится (целиком или почти целиком) к созревающей по „озимому типу“, то, следовательно, от нереста до нереста, судя по нерестовым маркам на чешуе, должно пройти минимум два года.

У летней семги рек Колы, Колвицы и Туломы мы находили в основном одногодичный морской межнерестовый период и как исключение — двухгодичный. Однолетний морской межнерестовый период был нами обнаружен лишь у одной „осенней“ самки кольского стада и у одной колвицкого. Таким образом, и в данном случае от нереста до нереста проходит не менее двух полных лет.

В таблице 5 представлено процентное соотношение полов среди повторных мигрантов, определенное для семги рассматриваемых стад.

Таблица 5

Половой состав повторно мигрирующей семги

| Показатели | Название рек | | | |
|--|--------------|------|---------|--------|
| | Печора | Кола | Колвица | Тулома |
| Количество исследованных рыб | 372 | 52 | 16 | 26 |
| В том числе (в %): | | | | |
| самцов | 7,0 | 20,0 | 6,0 | 33,0 |
| самок | 93,0 | 80,0 | 94,0 | 67,0 |

Из таблицы 5 видно, что среди рыб, совершающих повторные миграции, самок значительно больше, чем самцов.

Это, несомненно, связано с лучшей выживаемостью самок, на что уже неоднократно указывалось на страницах специальной литературы.

В большинстве случаев рыбы, идущие на повторный нерест, по своей длине близки к рыбам, идущим на первый нерест после трехгодичного пребывания в море. Сборы возрастного материала по семге рек Мурманского берега показали, что 62% повторно нерестующих рыб входят в сорт „залом“; 26% — в сорт „крупная“ и 12% — в сорт „ровная“. Средняя длина печорских повторных мигрантов (по 1600 экземплярам) составляет 101 см при колебаниях от 78 до 126 см; средняя длина колвицких рыб (по 16 экземплярам) — 90 см, а кольских (по 52 экземплярам) — 98,3 см. Поскольку плодовитость самок связана положительной корреляцией с их размерами, постольку и средняя плодовитость повторно мигрирующих самок близка к средней плодовитости самок, мигрирующих на первый нерест после 3+ лет жизни в море (табл. 6).

Таблица 6

Плодовитость повторно мигрирующих самок кольского стада семги

| Группа | Плодовитость (колич. икринок) | | | Число определенных |
|---|-------------------------------|------------|---------|--------------------|
| | наибольшая | наименьшая | средняя | |
| 5+ ₂ | 19550 | 5730 | 15605 | 8 |
| 6+ ₃ | 28560 | 9270 | 16466 | 57 |
| 7+ ₄ | 27867 | 10830 | 17106 | 19 |
| Мигрирующие на повторный нерест | 38060 | 9894 | 18722 | 14 |

Повторные мигранты варзугского стада, наоборот, отличаются не большими размерами, так как основная масса варзугской семги до первой миграции на нерест проводит в море только один год, а рыбы, скатившиеся после нереста в море, проводят там до повторной миграции только одно лето.

Шесть измерений длины, произведенные работниками Варзугского рыболовного завода при мечении серебристых вальчаков, и повторные измерения при их вылове в период следования на повторный нерест позволяют охарактеризовать приросты за известный промежуток времени (табл. 7).

Таблица 7

| Прирост варзугской семги в море | | | |
|---|--|-----------------|-------------------------------------|
| Длина семги в момент мечения при скате (в см) | Длина семги в момент вылова при повторном нересте мигрантов (в см) | Приросты (в см) | Количество дней, проведенных в море |
| 59,5 | 67,0 | 7,5 | 106 |
| 60,0 | 65,0 | 5,0 | 123 |
| 62,0 | 62,5 | 0,5 | 126 |
| 57,5 | 65,0 | 7,5 | 129 |
| 59,0 | 68,0 | 9,0 | 138 |
| 59,0 | 68,0 | 9,0 | 147 |

У вальчаков, проживших в море один год и большую часть следующего лета, наблюдается очень значительный прирост длины. Об этом в отношении печорской семги можно судить по материалам, представленным в таблице 8.

При вычислении возраста повторных мигрантов мы условно принимали, что вся печорская семга мечет икру через год после захода в реку.

Здесь следует отметить, что рыбы, совершавшие первую нерестовую миграцию после одного года жизни в море, скатившись обратно в море после нереста, обнаруживают способность к гораздо более бурному росту, чем рыбы, совершавшие первую миграцию после нескольких лет морской жизни.

По-видимому, и выживаемость до повторной миграции рыб, проживших в море до первой миграции один год, значительно выше, чем рыб, проживших в море большее число лет. Это сразу же видно, если мы сравним процентное соотношение экземпляров с различным морским периодом жизни среди рыб, совершающих первую нерестовую миграцию, и среди рыб, совершающих повторную нерестовую миграцию.

Мы полагаем, что данные, приведенные в таблицах 8 и 9, позволяют сказать, что рыбы, совершавшие первую нерестовую миграцию в более молодом (по морскому периоду жизни) возрасте, выживают до повторной миграции лучше, чем рыбы более старшие (опять-таки по морскому периоду жизни), сохраняя при этом способность к бурному росту.

Таблица 8

Прирост печорской семги в море в период
между двумя миграциями

| Морской период | Возраст рыб во время первой нерестовой миграции | Средняя многолетняя длина (в см) | Количество экзemplяров | Возраст рыб при повторной нерестовой миграции (после 1+ года жизни в море) | Средняя длина (в см) | Количество экзemplяров |
|----------------|---|----------------------------------|------------------------|--|----------------------|------------------------|
| 1+ | 3+ ₂ | 61,0 | 32 | 6+ ₂ | 100,0 | 19 |
| | 3+ ₃ | 64,0 | 968 | 7+ ₃ | 97,2 | 327 |
| | 5+ ₄ | 63,0 | 14 | 8+ ₄ | 95,4 | 97 |
| 2+ | 4+ ₂ | 79,5 | 687 | 7+ ₂ | 100,0 | 10 |
| | 5+ ₃ | 80,9 | 24143 | 8+ ₃ | 102,5 | 418 |
| | 6+ ₄ | 81,9 | 1912 | 9+ ₄ | 105,0 | 49 |
| | 7+ ₄ | 80,4 | 106 | 10+ ₅ | 108,0 | 2 |
| 3+ | 5+ ₂ | 102,0 | 158 | 8+ ₂ | 111,0 | 1 |
| | 6+ ₃ | 102,4 | 5308 | 9+ ₃ | 114,1 | 63 |
| | 7+ ₄ | 103,7 | 379 | 10+ ₄ | 116,5 | 6 |
| 4+ | 7+ ₃ | 112,0 | 244 | 10+ ₃ | 118,0 | 2 |

Таблица 9

Численность и возраст печорской семги
первой и второй миграции

| Количество мигрантов (в %) | Продолжительность морского периода | | | | Количество экзemplяров |
|--|------------------------------------|------|------|-----|------------------------|
| | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ | |
| Среди рыб, совершающих первую нерестовую миграцию | 4,0 | 79,1 | 16,7 | 0,2 | 36300 |
| Среди рыб, совершающих вторую миграцию (для первой миграции) | 48,4 | 46,1 | 5,3 | 0,2 | 1606 |

Пытаясь пока приближенно оценить значение повторных нерестовых миграций, мы не могли оставить без внимания вопрос о выживаемости серебристых лохов „вальчаков“ в течение морского межнерестового периода.

Ответ на этот вопрос дают результаты мечения „вальчаков“, проведенного Мурросрыбводом в 1951 г. в течение третьей декады мая и первой декады июня.

При помощи специальной ловушки, подшитой к ставному неводу, установленному в р. Варзуге в 25 км от ее устья, сотрудники Варзугского рыболовного завода выловили 203 покатных серебристых лоха для целей мечения. Рыбы метились круглыми красного цвета пластмассовыми метками, прикрепляемыми к спинному плавнику, и в хорошем состоянии выпускались в реку.

Вскоре в нижнем течении р. Варзуги была обнаружена одна погибшая после мечения рыба. Кроме того, в течение первых семидесяти дней было выловлено в море 7 живых меченых рыб, из них 6 рыб на Терском берегу на расстоянии 64—86 км к востоку от устья р. Варзуги и одна в Мезенском заливе у мыса Воронова.

Вылов меченых рыб при их повторном следовании на нерест начался через 106 дней после выпуска. Всего было получено 19 рыб, выловленных в следующих местах:

| | |
|--|----------|
| в море в 40—45 км от устья р. Варзуги | — 5 рыб |
| в море близ устья р. Варзуги | — 7 рыб |
| в р. Варзуге | — 6 рыб |
| Обнаружено при обработке (место вылова неизвестно) | — 1 рыба |
| выловлено в р. Варзуге в 1952 г. | — 1 рыба |

Таким образом, от 195 меченых рыб мы получили 20 повторно мигрирующих рыб, что несколько превышает 10% остатка. Фактический возврат, несомненно, намного превышает указанную цифру, так как она характеризует долю рыб, обнаруженных только в промысловой части стада. Исходя из этого, можно сделать вывод, что фактическая выживаемость серебристых лососей до повторных миграций на нерест очень высока и, вероятно, близка к 20%.

В заключение мы хотим остановиться на таком интересном вопросе, как выживаемость карликовых, то есть созревших в реке, самцов. До самого последнего времени мы вообще не знали скатываются ли они после нереста в море, погибают ли или участвуют в нересте несколько раз. Лишь в 1951 г. Л. М. Нуссенбаумом (1951) было установлено, что среди покатной молодежи встречаются и достигшие половой зрелости самцы.

Однако известно, что речной период жизни семги ограничен пятью годами; в то же время Г. В. Никольский (1947; 82) встречал карликовых самцов в возрасте 5+.

Можно думать, что это предельный возраст карликовых самцов, так как если предполагать, что значительное их количество доживает до этого возраста, а затем скатывается в море, то мы, просмотрев более 36 тысяч возрастных проб, должны были бы обнаружить рыб с речным периодом в 6+.

Со своей стороны мы предполагаем, что значительное количество карликовых самцов погибает в реке до ската в море. Такой вывод мы делаем на основании того, что среди сеголетков и годовиков наблюдается равномерное соотношение полов (Берг, 1935; 50), в то время как в ходе семги многих рек преобладают самки (Берг, 1935; 48). В связи с этим представляется небезынтересным сравнить полученные нами данные о среднем соотношении полов среди молодых пестряток, покатников и мигрантов семги р. Колы (табл. 10).

Таблица 10

Половой состав семги р. Колы (в %)

| Биологические стадии | Самцы | Самки | Количество экземпляров |
|----------------------|-------|-------|------------------------|
| Пестрятки | 50,1 | 49,9 | 378 |
| Покатники | 41,2 | 58,8 | 660 |
| Мигранты | 37,0 | 63,0 | 1180 |

Из таблицы 10 видно, что если среди пестряток нами обнаружено фактически равномерное соотношение полов, то среди покатной молодежи и мигрантов значительно преобладают самки. Следовательно, можно полагать, что недостаток самцов в скате и мигрирующих на нерест стадах связан с созреванием некоторых самцов до ската в море и их частичной гибелью. В данном случае совершенно не обязательно предполагать только посленерестовую гибель; повышенная (по сравнению с пестряткой) гибель карликовых самцов может быть связана с целым рядом причин и, в частности, с притуплением инстинкта самосохранения, что неизбежно проявляется у рыб в период нереста.

Г. В. Никольский (1947; 80) сообщает, что на чешуе карликового самца в возрасте 5+ им была обнаружена довольно отчетливая нерестовая марка. В 1952 г. Н. М. Сомовой была обнаружена нерестовая марка, отложившаяся на четвертом году жизни в реке у самца, зашедшего с моря в р. Печору. Однако в 1954 г. В. В. Азбелевым были обнаружены „нерестовые марки“, отложившиеся в течение речного периода жизни у двух самок, мигрировавших на нерест в р. Тулому. Это позволяет предположить, что в данном случае мы сталкивались не с подлинными нерестовыми марками, а с имевшими место повреждениями чешуи или разрушением ее краев по неизвестным нам причинам.

ВЫВОДЫ

1. В стадах семги подконтрольных рек рыбы, идущие на повторный нерест, в начале хода составляют значительную его долю; в дальнейшем их подходы снижаются, а в некоторых случаях прекращаются. Неравномерность подходов показывает, что суждение о значении повторных миграций должно быть основано на характеристике всего мигрирующего стада, а не отдельных отрезков хода.

2. В подконтрольных стадах доля рыб, совершающих повторные миграции, в среднем составляла: второй миграции — от 1,9 до 6,38%, третьей миграции — от 0,0 до 0,24% и четвертой миграции — от 0,0 до 0,008%. Это не исключает того, что при определенных условиях рыбы, совершающие повторные миграции, могут составить значительную долю мигрирующего стада (у печорского стада до 19,7%; у кольского стада до 13,8%).

3. В связи с тем, что повторные мигранты в основном бывают представлены крупными самками с высокой плодовитостью, их подходы могут в ряде случаев сыграть немаловажную роль в пополнении воспроизводящей части стада (например, в печорских стадах в 1948 и 1949 гг.).

4. В печорских стадах доля рыб, совершающих повторные миграции, изменяется от 0,6 до 19,7%, в кольских — от 4,0 до 13,8%, в колвицких — от 0,0 до 2,8%. Такие изменения показывают, что имевшие место попытки судить об интенсивности промысла на основании встречаемости повторных мигрантов не имеют под собой достаточной основы.

5. В печорском стаде рыбы, совершающие первую нерестовую миграцию после одного года жизни в море, выживают до повторных миграций лучше рыб более старших (по морскому периоду), сохраняя при этом и лучшую способность к росту.

6. Проведенное Варзугским рыболовным заводом мечение скатывающихся „серебристых лохов“ показало, что фактическая выживаемость их до повторных миграций очень высока, вероятно, не ниже 20%, и сравнительная малочисленность повторных мигрантов связана со значительной посленерестовой гибелью их в реке.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С. 1935. Материалы по биологии семги. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыби. хоз., т. 20.

Нуссенбаум Л. М. 1951. Исследование половых желез и крови семги в связи с особенностями ее размножения. Автореферат канд. дисс.

Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И. и Пикuleва В. А. 1947. Рыбы бассейна верхней Печоры. Изд. Моск. общ. испыт. природы.

П. И. НОВИКОВ

Карельское отделение Всесоюзного
научно-исследовательского инсти-
тута озерного и речного рыбного
хозяйства

О МИГРАЦИЯХ КЕМСКОЙ СЕМГИ (*Salmo salar*)

Изучение миграций семги р. Кеми (западная часть бассейна Белого моря) было начато в 1948 г. (Новиков, 1951). В 1949 г. работы по изучению миграций кемской семги были продолжены (изучался суточный ход семги). Постановка вопроса по изучению суточного хода вызывалась необходимостью выяснить, в какой период суток ход семги в реке увеличивается или уменьшается, что важно знать для успешной эксплуатации рыбопропускных сооружений.

Работа по исследованию суточного хода кемской семги была выполнена нами при участии инспекторов рыбоохраны Карелфинрыбвода. В работе по мечению взрослой семги участвовали в 1951 г. Новиков П. И. и Рубан Н. А., в 1952 г. — Пашкова Н. Н. и Алуферова Е. Н., в 1953 г. — Алуферова Е. Н. и Горбунова З. А.

ИЗМЕНЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ХОДА КЕМСКОЙ СЕМГИ В ТЕЧЕНИЕ СУТОК

Имеются очень ценные указания ряда авторов о суточном ходе атлантических и тихоокеанских лососей. Проф. М. И. Тихий (Тихий и Викторов, 1940), руководивший в 1938 г. ихтиологическими работами на Туломском рыбоходе, сообщает, что некоторые экземпляры семги проходят весь рыбоход в течение одной ночи. Учет красной (*Oncorhynchus nerka*), поднимающейся по р. Дальней, показал, что ход этого лосося приурочен преимущественно к вечерним и утренним часам (Крогиус, 1949). По наблюдениям на взморье р. Большой (Камчатка) наиболее высокие уловы горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) приходится на раннее утро. Наблюдается вспышка к 11 часам. После дальнейшего ослабления в 12 и 13 часов мощность хода в общем возрастает до 16 часов. К вечеру ход горбуши вновь слабеет (Семко, 1939). Наблюдения над ходом лососевых в рыбоходе Бонневильской плотины показывают, что лососевые поднимаются преимущественно в дневные часы; ночью проходит около 4% от числа рыб всего суточного хода. Закрытие рыбоходов в ночные часы (до 8 часов) и задержка небольшого числа лососевых (чавычи, нерки, кижуча, кеты) в нижнем бьефе вредных последствий не влечет (Кожин, 1940).

В. В. Абрамов (1953) приводит данные о ходе дальневосточных лососей в период речной миграции. В реках лососи идут неравномерно в течение суток. Эта неравномерность хода лососей подтверждается ежегодными наблюдениями на контрольно-учетных заграждениях, имеющих в бассейне р. Амура и на камчатских реках. Дальневосточные лососи, как правило, поднимаются вверх по реке в дневное время, причем мощность хода повышается, когда солнечный свет падает сбоку или сзади по ходу рыбы, и совсем прекращается при ярком солнечном свете против направления хода рыбы, чего не замечается в дни сплошной облачности.

Очень опытный наблюдатель и хороший знаток лососей М. П. Виролайнен в 1937 г. отметил, что наиболее интенсивный ход кемской семги в течение суток наблюдается с 3 часов ночи до 8—9 часов утра и затем с 3 часов дня до 11 часов вечера.

Таким образом, все авторы отмечают, что ход лососей может продолжаться в течение всего периода суток (при определенных условиях), но с неодинаковой интенсивностью за отдельные периоды.

Исследования по выяснению суточного хода кемской семги были организованы нами в нижнем течении р. Кеми, где расположен порог Вочаж — один из самых бурных среди многочисленных порогов р. Кеми.

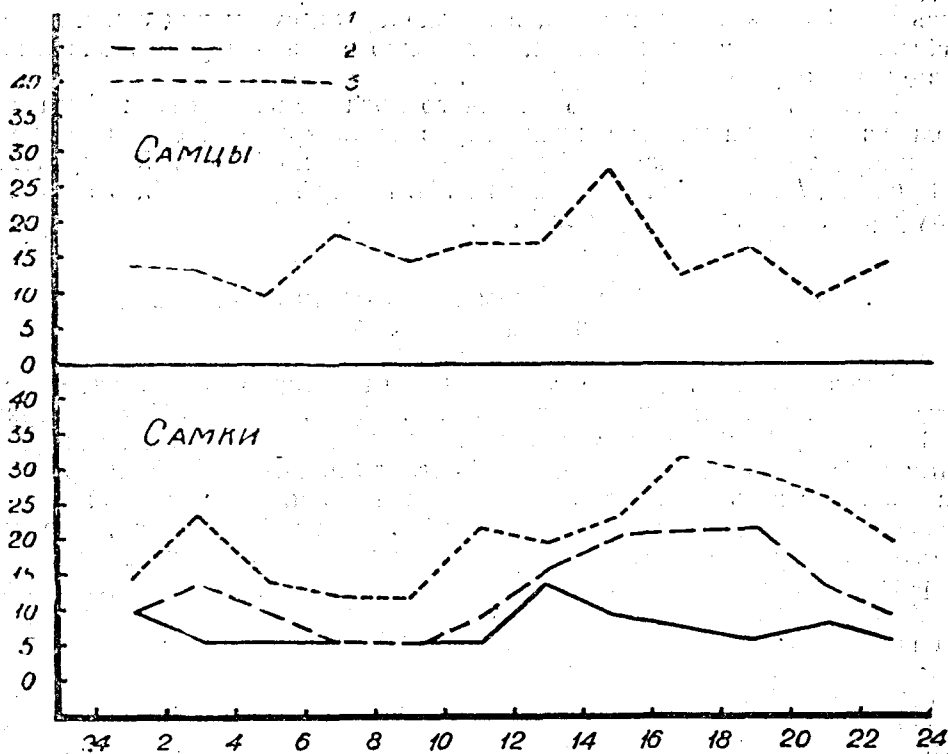


Рис. 1. Кривая суточного хода летней семги в нижнем течении р. Кеми (в участке порога Вочаж). Июль, 1949 г. Горизонтальные цифры—время суток, вертикальные—число рыб:

1—первая декада июля; 2—вторая декада июля; 3—третья декада июля.

При помощи мечения нами было выяснено, что кемская семга, прежде чем начать ход через Вочаж, останавливается ниже порога на длительный срок, для многих рыб на 2 недели и более (Новиков, 1951). У порогов, не таких бурных, как Вочаж, семга делает остановки менее длительные. Участок реки ниже Вочажа, где происходит концентрация семги, охраняется согласно правил рыболовства. Лов семги выше места стоянки рыб (в порожистом участке) производится при помощи больших сачков. Последними ловят с берегов, с больших валунов, выходящих на поверхность воды. Сачковый лов весьма добычлив — в период массового хода один рыбак вылавливает до 100 и более рыб за один день.

Учитывая, что лов в Вочаже в незапретные дни производится круглые сутки одним и тем же количеством рыбаков, представилось возможным организовать учет вылавливаемой здесь семги через каждые 2 часа. Учетная работа велась круглые сутки в течение двух месяцев (июль и август) в период массового хода летней семги. Следует отметить, что указанные месяцы на севере являются временем белых ночей. В 1949 г. в июле на нерестилища поднимались преимущественно самки, а в августе — главным образом мелкие самцы (тинда) с небольшой примесью крупных самцов. Отметим, что Вочаж не является местом нереста; грунт здесь каменистый с наличием крупных валунов, скорость течения большая — вода на протяжении всего порога превращается в пену. Семга, минуя порог, поднимается на главные нерестилища, расположенные выше Вочажа.

За июль и август (лов через день) при учете через каждые два часа было зарегистрировано 2938 рыб, из них 742 в июле и 2196 в августе (табл. 1, 2, рис. 1, 2).

Таблица 1

Количество семги, учтенной в пороге Вочаж
за отдельные декады июля 1949 г.

| Время суток | Количество самок (закройка) | | | Количество самцов (тинда) | |
|-------------|-----------------------------|-----------|------------|---------------------------|------------|
| | I декада | II декада | III декада | II декада | III декада |
| 24—2 | 10 | 10 | 15 | 5 | 15 |
| 2—4 | 7 | 14 | 24 | 2 | 14 |
| 4—6 | 6 | 11 | 15 | 1 | 11 |
| 6—8 | 6 | 6 | 13 | — | 18 |
| 8—10 | 6 | 5 | 12 | — | 16 |
| 10—12 | 7 | 10 | 21 | 3 | 18 |
| 12—14 | 15 | 16 | 20 | 6 | 18 |
| 14—16 | 11 | 21 | 23 | 3 | 28 |
| 16—18 | 9 | 21 | 32 | 2 | 13 |
| 18—20 | 6 | 22 | 31 | 11 | 17 |
| 20—22 | 3 | 14 | 28 | 9 | 10 |
| 22—24 | 6 | 9 | 20 | 2 | 15 |
| Итого | 92 | 159 | 254 | 44 | 193 |

Таблица 2
Количество семги, учтенной в пороге
Вочаж за отдельные декады
августа 1949 г.

| Время суток | Количество самок (закройка) | | Количество самцов (тинда) | |
|-------------|-----------------------------|-----------|---------------------------|-----------|
| | I декада | II декада | I декада | II декада |
| 24—2 | 32 | 3 | 62 | 18 |
| 2—4 | 14 | 3 | 39 | 17 |
| 4—6 | 9 | 3 | 40 | 12 |
| 6—8 | 13 | 15 | 78 | 148 |
| 8—10 | 20 | 3 | 52 | 46 |
| 10—12 | 19 | 6 | 70 | 31 |
| 12—14 | 13 | 19 | 42 | 208 |
| 14—16 | 22 | 1 | 140 | 28 |
| 16—18 | 24 | 2 | 163 | 57 |
| 18—20 | 22 | 22 | 98 | 266 |
| 20—22 | 22 | 5 | 120 | 26 |
| 22—24 | 19 | — | 124 | — |
| Итого | 229 | 82 | 1028 | 857 |

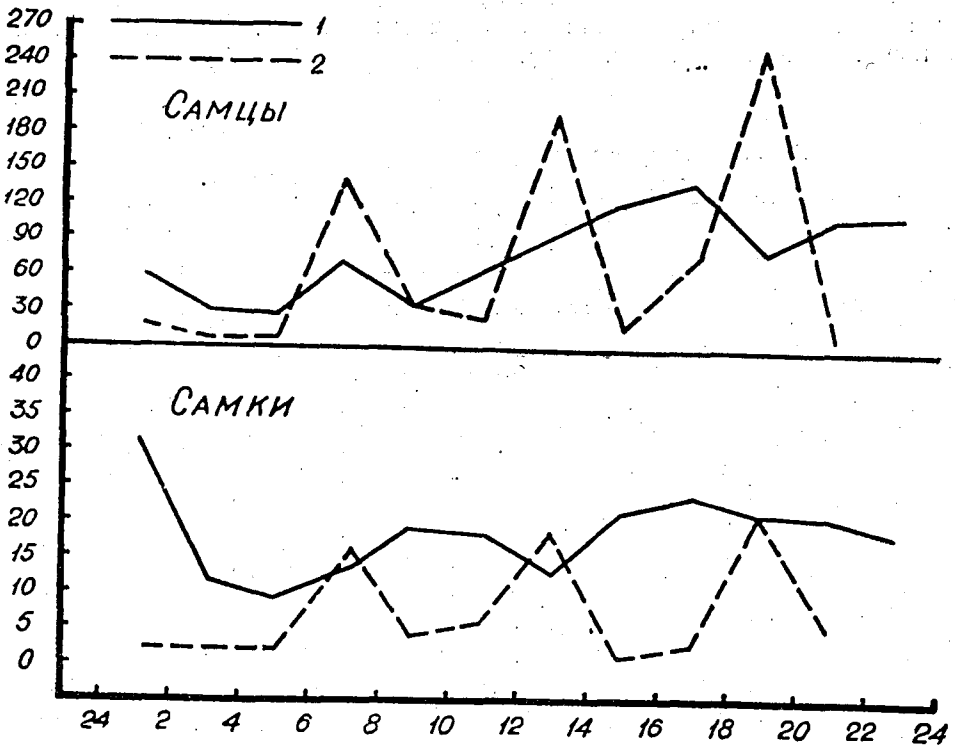


Рис. 2. Кривая суточного хода летней семги в нижнем течении р. Кемп (в участке порога Вочаж). Август, 1949 г. Горизонтальные цифры—время суток, вертикальные—число рыб:

1—первая декада августа; 2—вторая декада августа.

Анализируя материал, приведенный в таблицах 1 и 2 и представленный в виде графиков (рис. 1, 2), можно отметить следующие особенности суточного хода кемской семги в порожищем участке реки, каким является Вочаж:

1. Семга, делая в период речной миграции остановки в нижних частях порогов, скапливается здесь и затем продолжает ход с мест стоянок в продолжении всего периода суток.

2. Наибольшее количество рыб продолжает ход вверх по реке с мест стоянок во второй половине дня — в разные сроки с 12 до 20 часов. Могут быть исключения: в первой декаде августа большой пик хода (самок) отмечен для полуночи. Подъемы хода, меньшие по интенсивности, чем наблюдающиеся во второй половине дня, происходят и после 24 часов, чаще в утреннее время — с 6 до 8 часов утра.

3. Периоды большого и малого хода семги могут изменяться во времени. Так, во второй декаде августа наблюдалось три пика хода в периоды от 6 до 8 часов утра, от 12 до 14 часов и от 18 до 20 часов, но таких резко выраженных пиков не наблюдалось в первой декаде того же месяца.

4. Есть отличия в характере хода семги и тихоокеанских лососей. Для камчатской горбуши (у взморья р. Большой) наиболее интенсивный ход падает на первую половину дня, у семги — на вторую половину дня. Хотя основной ход семги наблюдается в дневное время, но и ночью поднимается немалое количество рыб — больше 4%, как это отмечается и для тихоокеанских лососей в рыбоходе Бонневильской плотины.

МИГРАЦИИ КЕМСКОЙ СЕМГИ ПО ДАННЫМ МЕЧЕНИЯ

ЗА 1951, 1952 и 1953 гг.

Мечение кемской семги проводилось в нижнем течении реки, у порога Вочаж. Как показывает опыт работы, для получения успешных результатов большое значение имеет цвет метки. Вначале применялись алюминиевые метки, но цвет последних сливается с окраской чешуи рыбы. Рыбаки, вылавливая рыбу с такой меткой, очень часто не замечают ее и сдают семгу вместе с метками на приемный пункт. При транспортировке рыбы на пункт метки отрываются, остаются незамеченными и обнаруживаются совершенно случайно. Учитывая это, при мечении на р. Кеми применялись цветные (ярко-красные, бледно-розовые, зеленые) целлулоидные метки. К каждой рыбе прикреплялось две метки у переднего края основания спинного плавника.

Разработанный и описанный нами метод мечения крупной половозрелой семги двумя метками (Новиков, 1953) удобен тем, что он дает возможность указать на метке не только литер, но и название реки, где производится мечение, а также сокращенное название организации, которая проводит мечение. При наличии таких данных на метке рыбаки безошибочно направляют метки по правильному адресу (нами было получено несколько меток почтой в конвертах вместе с соответствующей документацией).

Большое значение имеет система крепления метки. Две метки, прикрепленные к телу рыбы по правой и левой стороне спинного плавника, напоминают два дополнительных плавника, располагающиеся по бокам тела рыбы, которые не мешают последней.

За отчетные годы указанным методом было помечено половозрелой семги в нижнем течении р. Кеми 329 экз. в 1951 г., 400 экз. в 1952 г. и 316 экз. в 1953 г.

В общей сложности за три года было помечено более тысячи рыб. Помеченные рыбы выловлены на различных морских тонях Западного и Терского побережий Белого моря (табл. 3).

Таблица 3

Места вылова в Белом море семги, помеченной в нижнем течении р. Кеми (порог Вочаж)

| Дата мечения | Промысловое название рыбы | Литер метки | Дата вылова | Места вылова меченой семги | Срок пребывания меченой рыбы в воде |
|-----------------|---------------------------|-------------|----------------|---|-------------------------------------|
| 7—VIII 1951 | Закройка (самка) | КФФЭ | 1—VII 1952 | На морской тоне „Малое Точильно“ (Терский берег) | 10 месяцев 28 дней |
| 14—VIII 1951 | Тинда (самец) | ФХ | 9—VI 1952 | На морской тоне против р. Летней (западное побережье Белого моря) | 10 месяцев |
| 2—VIII 1952 | Тинда (самец) | ПС | 10—V 1953 | Терский берег. Тоня не установлена | 9 месяцев 12 дней |
| 11—VII 1952 | Закройка (самка) | КС | 13—VI 1953 | Морская тоня „Мосеево“ (Терский берег, в 5 км от р. Хлебной) | 11 месяцев 8 дней |
| 4—VIII 1952 | Закройка (самка) | НЛ | 21—VII 1953 | Морская тоня „Тонное“ (Терский берег) | 11 месяцев 22 дня |
| 2—VIII 1952 | Тинда (самец) | ВЩ | 11—VII 1953 | Морская тоня „Лудка“ (Терский берег) | 10 месяцев 17 дней |
| 13—VIII 1953 | Тинда (самец) | ГС | 25—V 1954 | Морская тоня в 12 км от устья р. Кеми | 9 месяцев 1 день |
| 15—VIII 1953 | Тинда (самец) | ЗБ | Июнь 1954 | Морская тоня „Хендалакша“ близ устья р. Умбы (Терский берег) | Около 9 месяцев |

Как видно из таблицы 3, рыбы после мечения были пойманы вторично с метками через 9—11 месяцев. Закройка (самка), помеченная 4 августа 1952 г., была вторично поймана на морской тоне „Тонное“ (Терский берег) почти через год (через 11 месяцев 22 дня).

Анализируя данные таблицы 3, можно подметить два очень важных факта. Во-первых, большинство меченых рыб было поймано у Терского берега, т. е. к северу от места мечения; во-вторых, меченые рыбы пойманы на морских семажках тонях, близко расположенных к берегу. Учитывая эти два факта, а также имея в виду наличие в Белом море известных течений, является возможным предположить следующую схему миграции семги рек западного побережья Белого моря (после нереста, когда лосальные рыбы скатываются в море). Отнерестившиеся рыбы, скатившись в море, направляются из рек к выходу в Баренцово море не по прямой линии, а вначале мигрируют примерно параллельно западному побережью Белого моря; в это время они мигрируют против течения и достигают морских участков Терского побережья. Далее миграция семги совершается вдоль Терского побережья до выхода из Белого в Баренцово море и затем на нагульные морские участки, часть которых расположена у берегов Норвегии.

Метод мечения является надежным и очень важным средством изучения морских миграций. Но следует отметить, что для успешного про-

ведения этих работ надо иметь соответствующие поводки для крепления меток, материал которых не действовал бы разрушающе на живую ткань рыбы. Необходимо проведение гистологических исследований участков тела рыбы, где происходит крепление метки. Есть основание считать, что поводки, покрытые хлорвинилом, вредно действуют на живую ткань рыбы. В таких случаях метки могут с течением времени отпадать от рыбы. Это необходимо учитывать при организации работ по мечению.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов В. В. 1953. Приспособительные признаки взрослых лососей рода *Oncorhynchus* в пресных водах. Зоолог. журнал, т. XXXII, в. 6.

Кожин Н. И. 1940. Первый год работы рыбохода на Бонневильской плотине. Природа, № 1.

Крогиус Ф. В. 1949. Зависимость численности красной (*Oncorhynchus nerka*) от условий размножения и биологии молоди. Автореферат доктор. дисс.

Новиков П. И. 1951. О скорости хода лососей (*Salmo*) в период речной миграции. Труды Карело-Финск. отд. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. III. Госиздат КФССР.

Новиков П. И. 1953. Северный лосось — семга (биология, промысел и искусственное разведение). Изд. Карело-Финск. отд. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз. Госиздат КФССР.

Семко Р. С. 1939. Камчатская горбуша. Изв. Тихоокеанского научно-исслед. инст. рыбн. хоз. и океаногр., т. XVI.

Тихий М. И. и Викторов П. В. 1940. Запасы рыб и гидростроительство. Пищепромиздат.

М. Н. ГРАЧЕВА

Всесоюзный научно-исследовательский
институт озерного и речного рыбного
хозяйства

К МЕТОДИКЕ ВЫДЕРЖИВАНИЯ И ВЫРАЩИВАНИЯ ЛИЧИНОК РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ

Радужная форель, как быстрорастущая форма лососей, представляет интерес в качестве объекта рыбоводства и для Карелии.

В предлагаемой статье излагаются результаты опытов по выдерживанию и выращиванию личинок радужной форели.

С целью определения основных особенностей ранних этапов постэмбрионального развития радужной форели, как весенненерестующей формы лососевых, в 1951—1953 гг. на экспериментальной базе Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства проводились наблюдения за личинками в период их выдерживания. Было установлено, что постэмбриональный период развития радужной форели, так же как и у других лососевых, может быть разделен на два основных этапа:

- 1) собственно личиночный период — с момента выхода зародыша из оболочки до перехода его на активное питание;
- 2) мальковый период — после перехода на активное питание до образования чешуйчатого покрова.

Выход личинок радужной форели при инкубации икры в условиях температуры 6—10° совершается в период с 20 мая по 15 июня.

Выдерживание личинок проводилось в инкубационных аппаратах при плотностях посадки от 15—20 тыс. экз. на 1 м² в начале и до 5 тыс. экз. на 1 м² в конце периода выдерживания.

В первый день после выклеывания тело личинки почти прозрачно, желточный мешок округло-шаровидной формы желто-зеленого оттенка с ярко-желтой жировой каплей на поверхности желтка. Вес личинки 45—50 мг, длина 1,2—2,5 см. Желток составляет в среднем 50—65% к общему весу личинки (колебания в пределах 30—70%), что, вероятно, находится в прямой зависимости от размера икринок. Дифференцировка непарных плавников почти не обнаруживается. Плавниковая кайма сплошная, почти без выемок. Грудные плавники в виде округлых лопастей расположены за жаберной щелью. Имеются зачатки брюшных плавников. Кишечник зеленоватого цвета, четко просматривается. Кровеносная система хорошо развита. Личинки первые дни после выклеывания лежат на дне аппарата на боку.

В течение первых 10—12 дней развития при средней температуре 14° (150—160 градусо-дней) происходит постепенное рассасывание жел-

точного мешка и изменение в характере пигментации тела. При остатке нерассосавшегося желтка (15—20% к общему весу тела) личинка приобретает серовато-серебристый оттенок, что связано с отложением различных пигментов в коже (меланин, гуанин и др.). Желудок в это время дугообразно изогнут. Непарные плавники сформированы, остатки плавниковой каймы наблюдаются в виде прианальной складки. Вес личинки достигает 80—90 мг при длине 1,9—2 см. Отдельные личинки уже начинают подниматься в толщу воды в поисках корма, у большинства из них имеются в желудке кормовые организмы. Таким образом, в этот период осуществляется переход личинок на активное питание, и они близки к завершению процесса превращения в малька.

Период формирования малька продолжается 30—45 дней. К концу этого периода начинается закладка чешуи при весе малька 0,4—0,6 г и длине около 3,5—4 см. В этой стадии мальки приобретают ярко-серебристую окраску с радужной полосой вдоль боковой линии. Окраска плавников оранжевая.

Дифференцировка пола у форели происходит преимущественно после 45-дневного возраста. В это время на чешуе имеется 4—6 склеритов. Пол у сеголетков радужной форели определяется по достижении ими веса в 2,5—3 г. Сравнивая особенности постэмбрионального развития радужной форели и балтийского лосося, следует отметить, что у радужной форели рассасывание желточного мешка происходит весьма быстро (у форели 15—18 дней, у лосося 25—40 дней). Переход на активное питание личинок радужной форели осуществляется при меньшей степени развития пигментации тела, чем у лосося. Заложка чешуи у радужной форели и дифференцировка пола происходит позднее. Так, у лосося при весе 0,3—0,4 г закладка чешуи уже закончена, в то время как у радужной форели при этих размерах она только начинается.

Продолжительность выдерживания личинок радужной форели зависит от температуры воды в лотках и колеблется от 10 до 20 суток. В 1951 г. продолжительность выдерживания с подкормкой равнялась 20 суткам. Подкормку личинок в аппаратах начали с 11 июля, когда желточный мешок рассосался примерно на 2/3 первоначального его размера. Кормом служили мелкие планктонные формы, преимущественно мелкие дафнии.

Начальному периоду постэмбрионального развития следует придавать большое значение, поскольку эмбрион попадает в обстановку, резко отличную от предыдущих условий среды. В этот период происходят интенсивные процессы морфогенеза в связи с подготовкой личинки к активному питанию. Поэтому главным моментом при выдерживании личинок является создание таких условий, которые соответствовали бы их жизненным требованиям.

Период перехода личинок от использования ими питательных веществ в желточном мешке на активное, внешнее, питание — один из важнейших этапов в развитии рыб. В связи с этим при искусственном выращивании молоди рыб следует создавать такие условия перевода личинок с желточного на активное питание, которые обеспечивали бы их дальнейшее нормальное развитие и максимальный рост. Специальными исследованиями в рыболовной практике отмечено, что личинки рыб, например, лосося, начинают активно питаться еще до полного завершения процесса рассасывания желточного мешка. Поэтому рекомендуется при выращивании лосося в прудах пересаживать личинок из условий инкубатора в пруды еще в тот период, когда у них не полностью рассосался желточный мешок (Яндовская, 1950). Этого же правила придерживаются на рыбодовных заводах при выпуске личинок

лосося и семги в естественные водоемы. В наших опытах с форелью это положение подтвердилось.

Для выяснения срока начала активного питания молоди в период содержания ее в лотках при подкормке живым кормом (мелкий планктон, выловленный в прудах) проводилось систематическое исследование содержимого их желудков. Результаты этих исследований показали, что отдельные личинки переходят на активное питание при среднем весе 65 мг и длине равной 18 мм; личинки длиной 22—23 мм и средним весом 90—100 мг активно питались. Следовательно, для создания нормальных условий развития и роста молоди форели необходимо обеспечить ее своевременно живым кормом, т. е. когда еще не полностью рассосался желточный мешок.

В приводимых нами работах личинки радужной форели с момента их массового перехода на активное питание пересаживались в заранее подготовленные выростные пруды и оставались в этих прудах не менее, как это рекомендует в своем учебнике А. Н. Елеонский (1946), а все лето, до осени, без сортировки на размерные группы, что особенно важно, т. к. на ранних стадиях молодь форели особенно чувствительна к влиянию внешних факторов.

Исследования по питанию молоди в первые дни пребывания ее в прудах показали, что в желудках встречались различные кладоцеры, личинки хирономид, остракоды, копеподы, олигохеты, воздушные насекомые, фитопланктон и растительный детрит.

С целью выявления преимуществ питания искусственными и естественными кормами было проведено раздельное выращивание. Основная часть молоди была высажена на выращивание непосредственно в выростные пруды.

Одновременно небольшое количество молоди этого же возраста было высажено в пловучие питомники системы Персова. Площадь каждого питомника 1,6 м², плотность посадки на 1 м² составляла около 5 тыс. экз. Опыты проводились в двух питомниках, куда всего было посажено на выращивание 15 тыс. экз. личинок.

Питомники в Гостилицах (отделение Экспериментальной базы ВНИОРХ „Ропша“) были установлены в ручей с хорошей проточностью.

Газовый режим и водообмен как в садках, так и в прудах был вполне благоприятным. Кормом для выращивания молоди в питомниках в первые дни служил яичный порошок, а затем селезенка. Корм в питомники вносился 4 раза в сутки. Мальки кормились до полного насыщения.

Как показали наблюдения, рост и развитие молоди форели в питомниках по сравнению с молодой, выращиваемой в прудах, оказались значительно замедленными. Так, например, 15 июля мальки из питомников весили в среднем 0,43 г при средней длине 3,4 см и имели на чешуйке 1—2 склерита; пол у мальков еще не дифференцирован, окраска их темная, тело прогонистое. В то же время мальки из выростного пруда (плотность посадки 10 тыс. экз. на 1 м²) весили 1,2 г при длине 4,3 см, на чешуйках имелось 2—4 склерита. С помощью микроскопа у этих мальков можно было определить пол, тело их было широкое с ярко-серебристой окраской. Они были весьма подвижны.

У мальков, выращиваемых в питомниках, в первых числах июля начался отход. Погибающие мальки имели весьма темную окраску тела, вели себя беспокойно, плохо брали корм и больше держались у притока в верхних слоях воды.

Отход мальков с каждым днем увеличивался. В конце июля вся подопытная рыба в питомниках погибла. Как показали исследования, она

была заражена вертежом. Аналогичное заражение вертежом наблюдалось и у подопытной молоди, выращиваемой в прудах. Однако благодаря полноценному питанию естественным кормом, способствующим хорошему росту, массовой гибели здесь мы не наблюдали. Отход сеголетков за весь вегетационный период составил около 30%.

Вертеж в Западной Европе является бичом форелеводства. По нашему мнению, это в определенной степени зависит от недостатков принятой схемы ведения форелевого хозяйства.

Выращивание мальков проводится по этой схеме в небольших садках или бассейнах на искусственных кормах. Скудность мальков в таких маленьких водоемах и применение на ранних стадиях развития искусственных кормов способствует заражению вертежом.

Применение нами датских пловучих садков, рекомендованных форелеводом Яффе, при выращивании на ранних стадиях развития не дало положительных результатов. Лучшие результаты были получены при выращивании молоди без предварительного выдерживания в пловучих садках.

Предлагаемая нами схема форелевого хозяйства, как показали исследования и производственная проверка, обеспечивает значительное снижение ущерба, наносимого вертежом. Как уже указывалось выше, нами предусматривается выращивание молоди форели в первые месяцы их жизни на естественных кормах, а не на искусственных, как это предусматривается по классической схеме, и в сравнительно больших по площади вырстных прудах (1—3 га) при относительно небольшой плотности посадки. В этих условиях опасность заражения вертежом становится слабее.

Таким образом, при выдерживании личинок радужной форели необходимо придерживаться следующей схемы:

1. Начинать подкорм личинок радужной форели живым кормом в 10—15-дневном возрасте после выхода их из икры. Объективным показателем начала кормления личинок является их поведение. Личинки в этой стадии начинают подниматься со дна в толщу воды.

2. При массовом переходе на активное питание личинок радужной форели следует высаживать непосредственно в заранее подготовленные вырстные пруды.

3. Основным кормом на ранних стадиях развития должен быть естественный корм, состоящий из мелкого планктона и бентоса.

ЛИТЕРАТУРА

Елеонский А. Н. 1946. Прудовое рыбоводство. Учебник для вузов рыбной промышленности. Пищепромиздат.

Яндовская Н. И. 1950. Опыты по выращиванию сеголетков лосося в монокультуре. Вести. Ленингр. гос. унив., № 8.

Л. А. КУДЕРСКИЙ

Институт биологии Карельского
филиала Академии наук СССР

ПОМЕСЬ ЛЕЩА И ГУСТЕРЫ В КОТКОЗЕРЕ (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

Согласно Л. С. Бергу (1949), помесь леща и густеры встречается в бассейне р. Волги и в Западной Европе. Для водоемов Карелии эта помесь известна не была и впервые обнаружена нами в октябре 1954 г. в Коткозере (бассейн р. Олойки).

Кроме помеси леща с густерой в Коткозере были обнаружены следующие 15 видов рыб: озерный лосось, озерная форель, снеток, щука, плотва, елец, язь, уклея, густера, лещ, налим, судак, окунь, ерш, подкаменщик.

Помимо этих видов в ручье Бограноя встречается ручьевая форель. Местными рыбаками указываются случаи поимки единичных экземпляров крупного сига и миноги. При этом озерный лосось, озерная форель и крупный сиг, вылавливаемые в осенний период, являются особями, поднимающимися из Ладожского озера по р. Олонке для размножения. Факт вхождения этих рыб в р. Олонку хорошо известен в литературе (Правдин, 1953, 1954).

Обнаруженная нами в Коткозере густера сравнительно редко встречается в водоемах Карелии. До этого она была указана для следующих озер: Водлозеро (Лукаш, 1939), Ладожское, Онежское, Сязозеро, Лакшяярви, Оскозеро, Кударярви (Смирнов, 1939; Герд, 1949), Чудозеро, Кудомгубское и Гимольское (Зыков, 1950).

Несмотря на то, что в перечисленных водоемах густера встречается совместно с лещом, помесь леща и густеры в них не зарегистрирована. Последнее, возможно, отчасти объясняется недостаточным объемом материала, имеющегося по этим озерам. Можно предполагать, что при более тщательном исследовании популяций леща в некоторых из указанных водоемов удастся обнаружить гибридные особи.

В Коткозере нами было выловлено два экземпляра помеси леща и густеры. Результаты подробных замеров одного из них приводятся ниже.

Исследованный экземпляр помеси леща и густеры весом 565 г оказался самкой, половые продукты которой имели II стадию зрелости. По величине, морфологии и окраске гонады гибрида ничем не отличались от гонад самки леща, имеющей аналогичные размеры и стадию зрелости половых продуктов.

Полная длина тела (*ab*) помеси равнялась 374 мм, длина тела без хвостового плавника — 300 мм, длина туловища — 236 мм. Лучей в спин-

ном плавнике III—9, в анальном плавнике III—23, чешуй в боковой линии 54, чешуй по боку хвостового стебля 10, тычинок на первой жаберной дуге 24, формула глоточных зубов 5—5.1.

В процентах длины тела без хвостового плавника: длина рыла 6,0, диаметр глаза горизонтальный 6,0, заглазничный отдел головы 11,2, длина головы 23,3, высота головы у затылка 21,3, ширина лба 9,5, наибольшая толщина тела 12,0, наибольшая высота тела 37,7, наименьшая высота тела 9,8, антедорсальное расстояние 59,7, постдорсальное расстояние 36,7, длина хвостового стебля 15,7, длина основания спинного плавника 13,3, наибольшая высота спинного плавника 22,0, длина основания анального плавника 26,7, наибольшая высота анального плавника 17,2, длина грудного плавника 19,5, длина брюшного плавника 18,0, длина верхней лопасти хвостового плавника 25,7, длина нижней лопасти хвостового плавника 29,2, расстояние между грудным и брюшным плавниками 19,7, расстояние между брюшным и анальным плавниками 19,0.

Второй экземпляр помеси леща и густеры оказался неполовозрелым. При длине тела без хвостового плавника (*ad*) 107 мм он имел лучей в спинном плавнике III—9, в анальном плавнике III—23, чешуй в боковой линии 52, формулу глоточных зубов 2.5—5.

Окраска тела и плавников обоих экземпляров не имела существенных отличий от окраски тела и плавников леща.

Описываемый случай нахождения гибрида леща и густеры представляет не только теоретический, но и известный практический интерес.

При построении рыбных хозяйств на водоемах, в целях наиболее рационального использования их продуктивных свойств, необходимо будет „дикие“ виды рыб заменять хозяйственно более ценными культурными породами. Одним из методов получения таких пород рыб является гибридизация. Несомненно, что накопление материала по естественным гибридам может значительно облегчить последующие работы в этом направлении.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. II. Изд. АН СССР.
- Герд С. В. 1949. Некоторые зоогеографические проблемы изучения рыб Карелии. Труды первой научн. сессии Карело-Финск. гос. унив., в. 2.
- Зыков П. В. 1950. Редкие рыбы в водоемах Карелии и некоторые вопросы зоогеографии. Изв. Карело-Финск. филиала АН СССР, № 2.
- Лукаш Б. С. 1939. Рекогносцировочное рыбохозяйственное исследование Водлозера. Рыбное хоз. Карелии, в. 5.
- Правдин И. Ф. 1948. Рыбы водоемов Карельского перешейка. Учен. зап. Карело-Финск. гос. унив., т. III, вып. 3.
- Правдин И. Ф. и Корнилова В. П. 1949. Ручьевая форель в притоках Ладожского озера. Изв. Карело-Финск. филиала АН СССР, № 3.
- Правдин И. Ф. 1953. Лососи (род *Salmo*) водоемов Карело-Финской ССР. Труды Карело-Финск. гос. унив., т. V.
- Правдин И. Ф. 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. Изд. АН СССР.
- Смирнов А. Ф. 1939. Рыболовство на Сямозере. Труды Карельского педагог. инст., в. I.

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|-----|
| С. В. Герд. Ихтиологические исследования Карельского филиала Академии наук СССР | 3 |
| Н. Л. Гербильский. Роль нервной системы в осуществлении процесса перехода организма рыбы в нерестное состояние | 6 |
| Б. С. Лукаш. Материалы к филогении карповых рыб (сем. Cyprinidae) | 13 |
| М. М. Кожов. О распространении современной байкальской фауны вне Байкала | 39 |
| С. В. Герд. Опыт биолимнологического районирования озер Карелии. | 47 |
| И. И. Соколов. Зообентос литорали южной половины Ладожского озера . . . | 76 |
| М. В. Балагурова. О методике определения рыбной продуктивности малых водоемов Карелии | 88 |
| В. Г. Мельянцева. Возможности рыбохозяйственного использования кончезерской группы озер | 96 |
| М. Ф. Вериндуб. Морфологические и физиологические изменения в эмбриональный период развития сига-лудогы (<i>Coregonus lavaretus ludoga</i> Poljakow) . . | 103 |
| А. Ф. Смирнов. Палии Сегозера | 119 |
| В. В. Азбелев, Г. Д. Громов, И. И. Лагунов. О повторном нересте семги | 131 |
| П. И. Новиков. О миграциях кемской семги (<i>Salmo salar</i>) | 141 |
| М. Н. Грачева. К методике выдерживания и выращивания личинок радужной форели | 148 |
| Л. А. Кудерский. Помесь леща и густеры в Коткозере (южная Карелия) . . | 152 |
