

43049

М. Н. Иванова

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ПРЕСНОВОДНЫХ КОРЮШЕК**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

М. Н. Иванова

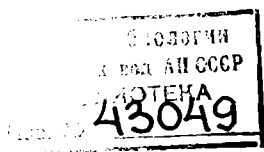
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ПРЕСНОВОДНЫХ КОРЮШЕК

Рыбинск — 1982 г.

Популяционная изменчивость пресноводных корюшек.  
Иванова М. Н.  
Рыбинск, 1982, 145 с.

В монографии описаны результаты исследования биологических и морфологических особенностей популяций корюшек, населяющих волжские водохранилища и некоторые озера Северо-Запада СССР. Показано, что основные признаки, по которым многочисленные популяции этого вида делятся на собственно корюшек и «сетков», подвержены фенотипической изменчивости. Полученные данные позволяют судить о влиянии условий обитания на продолжительность жизни рыб и, следовательно, на структуру отдельных популяций, а также остановиться на вопросе целесообразности выделения популяций «сеткового» типа в самостоятельный таксон. Издание рассчитано на биологов, ихтиологов, зоологов, работников рыбной промышленности и хозяйства. Лит. — 120 назв., ил. — 41, табл. — 73.

Ответственный редактор  
доктор биологических наук **А. В. МОНАКОВ**



## ВВЕДЕНИЕ

В пределах своего ареала европейская корюшка *Osmerus eperlanus* Linne представлена многочисленными популяциями, различающимися типом динамики численности, сроками полового созревания, особенностями нереста, составом пищи особей и рядом других признаков. В. В. Петров (1925, 1940) впервые предложил разделить всех европейских корюшек на три группы: проходные (морские), озерно-речные и озерные корюшки или «сетки». Такое деление было принято Л. С. Бергом (1948). По его системе к озерно-речным корюшкам относятся такие как ладожская и онежская — *Osmerus eperlanus eperlanus natio ladogensis* Berg, — а к озерным — белозерский, псковско-чудской и другие «сетки» — *Osmerus eperlanus eperlanus morpha spirinchus* Pallas. Данные, полученные В. В. Петровым (1925—1940), впоследствии были дополнены многими другими исследователями, которые показали необычайно широкую экологическую изменчивость и пластичность отдельных популяций пресноводных корюшек (Мельянцева, 1946; Васильев, 1951; Федорова, 1953; Лапин, 1955; Аброров и Агапов, 1957; Смирнова — Стефановская, 1966 и др.).

Рыбы популяций сеткового типа живут, как правило, не более 3-х лет, созревают они на 1—2 годах жизни. По данным ряда авторов (Петров, 1940; Лапин, 1955; Белянина, 1965), большая часть особей в сетковых популяциях погибает после первого нереста. Основную массу в них составляют годовики и двухлетки. Они всю жизнь проводят в озере (нагуливаются и размножаются), питаются только зоопланктоном.

Особь популяций корюшкового типа живут 6—7, максимум 10 лет. Впервые созревают они на 2—4 годах жизни и большинство из них нерестится неоднократно. Основу таких популяций составляют рыбы 3—5 лет, которые нагуливаются и зимуют в озерах, а размножаются в реках. Младшие особи в таких популяциях питаются зоопланктоном, старшие с определенного этапа своего развития начинают хищничать, питаясь молодой рыбой.

Корюшка — озерная рыба, и в реках она не живет. В бассейне Волги изредка попадалась лишь в р. Шексне. С образованием каскада водохранилищ корюшка из Белого озера проникла в верхнее, затем среднее и, наконец, нижнее течение Волги и образовала новые популяции в Рыбинском, Горьковском, Куйбы-

шевском, Саратовском и даже Волгоградском водохранилищах. Всего за 20—30 лет южная граница ареала этого представителя арктического пресноводного комплекса продвинулась почти до Каспийского моря.

Такое расширение границ ареала и успешная интродукция корюшки в некоторых водохранилищах Волжского каскада представляет особый интерес в нескольких аспектах. Во-первых, как потребитель зоопланктона она стала существенным элементом экосистемы пелагиали, кормовые ресурсы которой недоиспользуются рыбой практически во всех водохранилищах. Во-вторых, благодаря высокой численности корюшка стала не только одним из основных компонентов пищи ценных видов хищных рыб, но и увеличила промысловые ресурсы водохранилищ. В-третьих, интродукция в водоемах с физико-географическими условиями, отличными от материнских, безусловно должна была сказаться и на некоторых ее биологических показателях. Последнее имеет существенное значение для уточнения ряда теоретических положений рыбохозяйственной науки и практики. Действительно, волжские популяции различаются между собой и отличаются от исходной белозерской формы (Иванова, 1976) размерно-возрастным составом, продолжительностью жизни особей, темпом их линейного и весового роста, характером питания и др. признаками. Их своеобразие помогает глубже понять роль экологических факторов в формировании качественной структуры отдельных популяций корюшек в водоемах разного типа и ее динамику в одном и том же водоеме. Кроме того оно создает предпосылки к пересмотру существующей внутривидовой системы вида *Osmerus eperlanus*, которая искусственна по существу и нелогична по форме, поскольку в ней смешаны понятия 2-х аспектов: экологического (морфа) и географического (нация) (Володин и др., 1974; Иванова, 1976).

Все это в значительной мере определило цель настоящего исследования — дать возможно более полную характеристику биологических и морфологических особенностей пресноводных корюшек как в водоемах, существующих много десятилетий, так и вновь образовавшихся в последние годы. При этом одну из главных задач автор видел в выявлении экологических факторов, формирующих структуру отдельных популяций.

В основу работы положены результаты 15-летних исследований популяций корюшки водохранилищ волжского каскада, а также Ладожского и Белого озер.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Большая часть приемов сбора и обработки данных — биологический анализ пойманных рыб, определение их возраста, жирности, плодовитости, состава пищи, гистологическое изучение половых желез молоди и взрослых особей, сбор планктонных проб и т. д. — общепринятые, стандартные, опубликованные в методических разработках (Роскин, Левинсон, 1957; Правдин, 1966; Анохина, 1969; Лапин и Чернова, 1970; Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974 и т. д.).

Для решения отдельных вопросов, помимо общепринятых, были использованы методы, встречающиеся сравнительно редко. Так, например, для определения продолжительности жизни отдельных групп особей в поколениях разных лет рождения мы использовали количество склеритов на чешуе, поскольку известно (Чугунова, 1951; Савваитова, 1968; Рослый, 1972; и др.), что число их и расстояние между ними могут служить вполне репрезентативными показателями при решении ряда биологических вопросов.

На чешуйной пластинке у корюшек за год образуется от 3 до 12 склеритов, причем их количество различно как у отдельных особей одного и того же поколения, так и у рыб разных поколений. При медленном росте у сеголетков образуется от 3 до 6 склеритов, а при хорошем — от 6 до 12. Особи, у которых на чешуе за сезон нагула образуется от 3 до 6 склеритов, во всех поколениях имеют самые низкие показатели линейного и весового роста, небольшие коэффициенты упитанности и жирности. Рыб с такой чешуей мы относили в группу медленнорастущих. Корюшки у которых на чешуе за год образуется 7—8 склеритов, имеют средние величины изученных показателей. Их относили к группе рыб со средним темпом роста. И наконец особи, у которых закладывается 9—12 склеритов, имеют самые большие длину и вес тела, высокие коэффициенты упитанности и жирности. Этим рыб объединяли в группу быстрорастущих. При обработке материалов мы подсчитывали и сравнивали число склеритов на чешуе образовавшихся за первый год жизни и тем самым определяли, какая группа особей из каждого поколения доживает до 2-х, 3-х и более лет (Иванова, 1980).

При изучении распределения молоди и взрослых рыб пользовались мальковым тралом, меняя частоту и продолжительность

тралений, при этом на русловых участках водохранилищ типа Горьковского, Куйбышевского и др. облавливали только один горизонт через каждые 20 км. При исследовании нагульных скоплений рыб в Белом озере применялась сетка тралений. Вся площадь водоема была разбита на 7 разрезов, расстояния между которыми составляли около 5 км. Лов проводили на глубине 2 и 5—6 м через каждые 5 км (Пермитин и др., 1971). В Рыбинском водохранилище в местах скопления рыб также применяли сетку станций, расстояние между которыми сокращалось до 200 м. Для выяснения вертикального распределения рыб обловы тралом проводили в различных слоях воды от поверхности до дна через каждые 2 м (Иванова и др., 1970, а).

Для экспериментального изучения влияния экологических условий на темп полового созревания и роста молоди на неводной тоне в р. Волхов была получена и искусственно оплодотворена икра 3- и 4-летних производителей «крупной формы» ладожской корюшки (терминология Н. Т. Архипцевой, 1975). На стадии морулы средних клеток икру в специальном ящике во влажной атмосфере и при температуре 5° перевезли в лабораторию Института. Дальнейшую инкубацию осуществляли в кристаллизаторах при температуре воды 10—13°. Выклюнувшихся предличинок пересадили в два пруда — выростной и зимовальный — по 5 тыс. экз. в каждый, где и выращивали их в течение всего лета (Иванова, Володин, 1981).

Для определения оптимальных и экстремальных для жизни корюшек температур были проведены специальные эксперименты (Иванова, Лапкин, 1982). В опытах использовали половозрелых особей трех возрастных групп (1+, 2+, 3+) с длиной тела от 60 до 124 мм. Избираемые (оптимальные) рыбами температуры исследовали в типовой горизонтальной термоградиентной установке с непроточной водой (Поддубный и др., 1978; Badenichulzen, 1967). Опыты по определению верхнего термического максимума (или летальной температуры) проводили как на рыбах, уже выбравших оптимальную температурную зону, так и на особях, взятых из соответствующих акклимационных температур. В каждом опыте использовано 10—15 особей.

При измерении морфометрических признаков за основу принята схема И. Ф. Правдина (1966) для сем. Osmeridae.

Абсолютные значения всех признаков при обработке материала вычислены в % к длине тела рыб по Смитту (Правдин, 1966). Для уточнения соотношения отдельных частей головы признаки 1—7 (см. рис. 1) вычислены в % к длине головы.

Из меристических признаков нами исследовались следующие:

1. Число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике.
2. Число лучей в анальном плавнике.
3. Число тычинок на 1-й жаберной дуге.
4. Число позвонков, при подсчете которых первый позвонок, сросшийся с затылочной частью черепа, и последний, сросшийся с уrostилем, не учитывали (Володин и др., 1974). Вследствие лег-

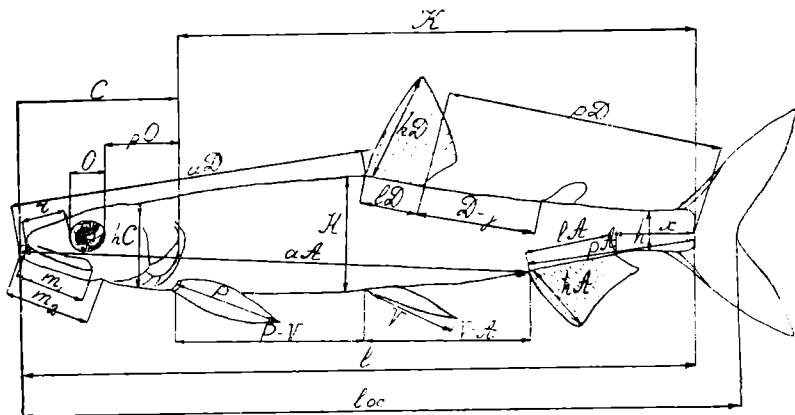


Рис. 1. Схема измерений лососевых рыб по Смитту: длина рыла —  $r$ ; диаметр глаза —  $o$ ; длина заглазничного отдела головы —  $ro$ ; ширина межглазничного пространства —  $io$ ; длина верхней челюсти —  $m_1$ ; длина нижней челюсти —  $m_2$ ; высота головы у затылка —  $hC$ ; длина головы —  $C$ ; наибольшая высота тела —  $H$ ; наименьшая высота тела —  $h$ ; длина туловища —  $K$ ; длина хвостового стебля —  $x$ ; антедорсальное расстояние —  $aD$ ; антеанальное расстояние —  $aA$ ; постанальное расстояние —  $pA$ ; пекто-ветральное расстояние —  $P-V$ ; анально-ветральное расстояние —  $A-V$ ; длина основания спинного плавника (Д) —  $D$ ; наибольшая высота спинного плавника (Д) —  $hD$ ; длина основания анального плавника (А) —  $A$ ; наибольшая высота анального плавника (А) —  $hA$ ; длина грудного плавника (Р) —  $P$ ; длина брюшного плавника (V) —  $V$ .

кого опадания чешуи у снетка и корюшки, общее число чешуй в боковой линии и число прободенных чешуй мы не определяли. Степень сходства и различия отдельных морфометрических признаков у рыб из разных водоемов определяли с помощью критерия Стьюдента и критерия Фишера.

При изучении размерно-возрастной изменчивости морфологических признаков рыб в отдельных водоемах был использован метод разложения по естественным ортогональным функциям (естественным составляющим) или так называемый метод главных компонент.

Принципиальные основы данного метода и его математическая интерпретация подробно изложены в работах Н. А. Багрова (1959), В. В. Налимова (1971) и ряда других авторов. Применительно к нашему материалу сущность метода главных компонент изложена в статье В. М. Володина и М. Н. Ивановой (1973).

Автор признателен Н. П. Смирнову за консультации по применению данного метода к изучению явлений биологического порядка.



## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

## 2.1. «Снетковые» и корюшковые типы популяций

Европейская корюшка — *Osmerus eperlanus eperlanus* L. — Л. С. Бергом (1948) отнесена к подвидам р. *Osmerus* (сем. *Osmeridae*; *Clupeiformes*). В последние годы на основании остеологических исследований, В. А. Клюканов (1969, 1975 и др.) выделил европейскую корюшку (наряду с восточноамериканской) в самостоятельный вид, ареал которого «простирается вдоль западных берегов Европы — от Бискайского залива до Балтийского моря включительно. В озерах она образует пресноводные формы, которые, кроме того, встречаются также в бассейнах верхнего течения Волги, Белого моря и р. Печеры» (Клюканов, 1969, стр. 99—100). Автор отмечает, что европейская корюшка встречается в бассейне Белого моря не только в озерах, но и в низовьях рек (рис. 2).

Многочисленные пресноводные формы, как уже указывалось, В. В. Петров (1940) и Л. С. Берг (1948) разделили на 2 большие группы: озерно-речные корюшки — *Osmerus eperlanus eperlanus natio ladogensis* Berg и озерные — *Osmerus eperlanus eperlanus morpho spirinchus* Pallas. В Европейской части Союза корюшки первой группы населяют озера Ладожское, Онежское, Врево (р. Луга, Финский залив) и озеро Великое (бассейн р. Кобожи; впадающей в р. Мологу). Рыбы второй группы — «снетки» обитают в озерах Белом, Чудском, Псковском, Валдайском, Себро, Ильмене, Селигере (бассейн Каспийского моря), а также в озере Воже (системы р. Онеги — бассейн Белого моря).

Одним из основных критериев различия собственно корюшек и снетков В. В. Петров и Л. С. Берг выдвигали в первую очередь их размеры. Считается, что длина тела снетка не превышает 100 мм, тогда как корюшка лишь становится половозрелой при длине около 150 мм. В качестве второстепенного признака отмечается сравнительно слабое развитие зубов и относительно большие размеры глаза у снетков (Петров, 1940). Вместе с тем В. В. Петров (1940), изучая систематику европейских представителей р. *Osmerus*, указывал, что «резкой границы между снетками и корюшками не существует. В водоемах Ленинградской области и Карелии имеются формы, заполняющие промежуток между корюшкой и снетком. Так, ладожская корюшка (нерестовая) имеет длину от 100 до 252 мм, онежская корюшка — от 90 до 160 мм. В отношении зубного вооружения онежские корюшки занимают промежуточное положение между корюшками и снетками. Дальнейшие исследования показывают, что промежуток меж-

ду крайними членами ряда форм (невская корюшка — снеток) заполняется не двумя названными формами, а целым рядом их. Так, снетки некоторых озер Валдайской группы (Середейское, Валдай, Миронег-Аскольда) имеют размеры до 130 мм. Иначе говоря, имеется целый ряд градаций изменчивости, приводящий от типичной проходной (невской) корюшки к типичному снетку» (Петров, 1940, стр. 48). Автор подчеркивал, что в ряде озер (например, в Великом и Псковском) встречаются и корюшка, и снеток. Учитывая недостаточность различий между ними только по длине тела (этот признак может быть функцией возраста) В. В. Петров (1940) вводил еще один признак — место размножения. По его мнению, снеток (мелкая форма) перестится в озере

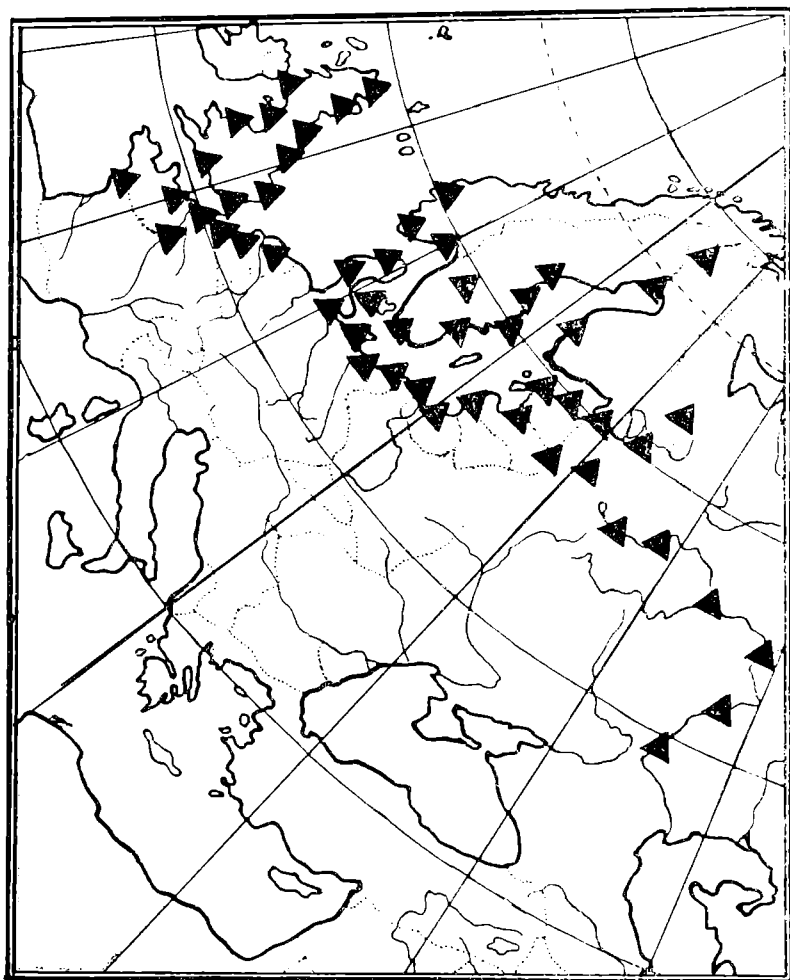


Рис. 2. Распространение *Osmerus eperlanus* (L.) по: Велуаина, 1969.

и не входит в реки, корюшка же размножается только в реке и никогда не мечет икры в озере.

## 2.2. Естественная акклиматизация в волжские водохранилища

Вселение белозерского снетка в водохранилища Волжского каскада началось после образования озеровидного водоема на месте слияния вод рек Волги, Мологи и Шексны (рис. 3). Первые сведения о нем появились в 1943 г., а в 1949 г. — он уже стал объектом промысла в водохранилище (Васильев, 1951). В отличие от мелководного блюдцеобразного Белого озера Рыбинское водохранилище — водоем с более разнообразными условиями обитания для рыб, в том числе и корюшек. Оно характеризуется значительной по площади центральной частью с глубинами от 6 до 26 м, расширенными участками плесов, сочетающих в себе черты озера и реки и, наконец, мелкими речками, верховья которых имеют быстрое течение и каменистое дно. В первые 10 лет в биологии натурализовавшегося здесь белозерского снетка существенных изменений не наблюдалось (Щетинина, 1954; Лапин, 1955). Отмечались лишь некоторые морфологические преобразования, не выходящие за рамки обычной, характерной для этого вида локальной изменчивости (Лапин, 1955). В последующие годы изменения были более глубокими. Увеличение продолжительности жизни рыб привело к тому, что рыбинская популяция в отличие от белозерской приобрела ряд черт, характерных для озерно-речных корюшек (Иванова и др., 1969; Иванова, 1976).

После натурализации в Рыбинском водохранилище снеток стал изредка встречаться в уловах и в среднем течении Волги на расстоянии до 1600 км от Белого озера (Кузнецов, 1951; Кузнецова, 1966). С образованием Горьковского и Куйбышевского водохранилищ (1957—1958 гг.) его уловы в этом регионе стали более регулярными (Кожевников, 1958; Чиркова, 1960; Шаронов, 1960; Иванова и др., 1971).

В отличие от озерообразного Рыбинского, средне-волжские водохранилища относятся к типу озерно-речных, на значительной акватории которых сохранился речной режим. Исходной формой популяций снетка Горьковского и Куйбышевского водохранилищ явилась рыбинская. Однако в этих водоемах численность новых популяций снетка нарастала значительно медленнее, чем в Рыбинском водохранилище, и заселили они только расширенные участки с замедленным течением. Продолжительность жизни рыб этих популяций оказалась меньше, чем рыбинской. По биологическим особенностям они уклонились от исходной рыбинской формы и в настоящее время имеют больше сходства с белозерской, чем с последней (Иванова, 1976).

В 60-х годах единичные экземпляры снетка ловились в Куйбышевском водохранилище, а в 70-х годах даже в Волгоградском. С созданием каскада водохранилищ, снеток проник не только в среднее, но и в нижнее течение Волги, распространившись почти

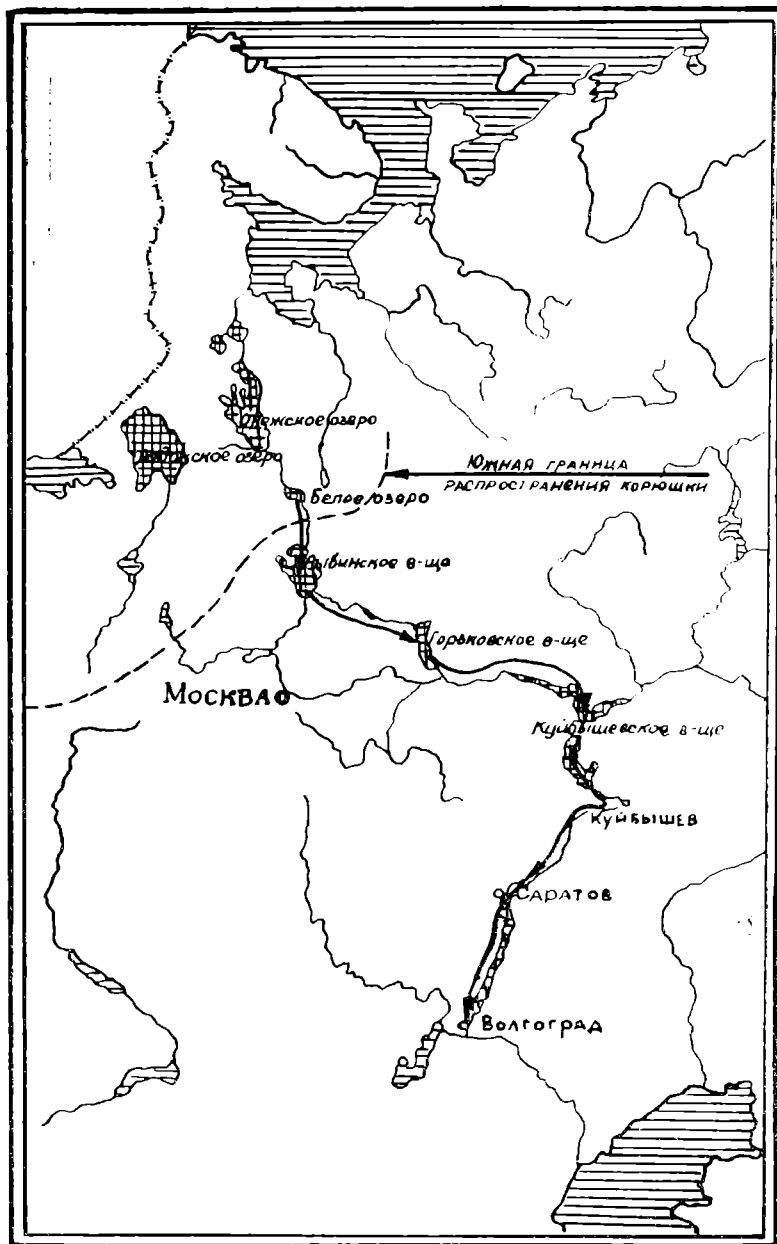


Рис. 3. Карта-схема расселения коровшки по бассейну реки Волги, по: Кудерский, 1965, стр. 312.

на 3 тыс. км южнее прежней границы своего ареала (рис. 3). Однако в речных водохранилищах Нижней Волги продолжительность его жизни оказалась еще более короткой, чем в озерно-речных. В Саратовском и Волгоградском снеток старше 2-х лет не встречается.

Таким образом, в каждом из водохранилищ волжского каскада образовалась самостоятельная популяция, которая по продолжительности жизни особой отличается от исходной формы, обитающей в вышележащем водоеме.

Интересные данные по изменчивости американской корюшки *Osmerus mordax* (Mitchill) получены Раппом и Редмондом (Rupp, Redmond, 1966). Изучая вопрос о происхождении мелкой и крупной корюшки, авторы осуществили ряд пересадок ее икры из одного озера в другое. Так, например, икра мелкой корюшки из озера М. Конкорд была пересажена в озеро Шэд. В первом из них размеры корюшки не превышали 75 мм, а возраст 2 лет. Через несколько лет после пересадки популяция корюшки в озере Шэд достигла высокой численности, размеры рыб увеличились до 212 мм, а возраст — до 4 лет. Затем икра крупной корюшки, имеющей длину 192 мм и предельный возраст 3 года, из озера Бренч была пересажена в озеро Бейсин. В отличие от предыдущей интродукции в нем корюшка, наоборот, стала мельче; она как бы «остановилась» на втором году жизни. Размеры ее в этом озере не превышали 120 мм. На основании полученных данных авторы пришли к выводу, что «рост, длина и численность корюшки больше зависят от комплекса физических и биологических факторов среды, чем от предполагаемых генотипических различий отдельных пород» (Rupp, Redmond, 1966, стр. 259).

Сходные материалы были получены А. Ф. Смирновой-Стефановской (1966) при акклиматизации икры крупной корюшки из р. Олонки в Сегозерское водохранилище. Оказалось, что в водохранилище рыбы растут хуже, чем в реке. Кроме того у них после вселения изменился ряд морфологических признаков. В последствии из Сегозерского водохранилища корюшка проникла в Выгозерское и в нем стала лучше расти и раньше созревать (в возрасте 2-х лет), чем в Сегозерском и Ладожском озерах (Гуляева, 1967).

Естественная акклимация белозерского снетка в волжских водохранилищах и данные по пересадке икры американской корюшки в различные озера подтверждают высокую пластичность корюшек, их способность к изменению биологических свойств в зависимости от условий обитания. Примеры подобной изменчивости дали Г. В. Федоровой (1953) основание высказывать предположение, что в каждом водоеме корюшка представляет собой особую форму, выработавшуюся под влиянием специфических условий данного водоема.

### 2.3. Краткая характеристика условий обитания корюшек в водоемах разного типа

По описанию П. Ф. Домрачева (1923), «снеток водится в озерах, которые характеризуются значительной глубиной. Это тяготение к глубоководным озерам или в одном и том же озере к более глубоким местам, объясняется тем, что как и прочие лососевые, снеток требует для своего существования воду с достаточно низкой температурой, а главное, богато насыщенную кислородом» (стр. 119). Отмеченное автором свойство снетка несомненно относится и к озерно-речным формам корюшки.

Отдельные озера Северо-Западной части СССР, в которых обитают корюшки, отличаются друг от друга площадью, глубиной, рельефом дна, проточностью и многими другими особенностями (табл. 1). Для «снетковых» и «корюшковых» водоемов характерны обилие кислорода, слабая щелочность, высокая минерализация, низкая окисляемость (Петров, 1940).

К озерам, в которых обитают популяции снеткового типа относится Белое озеро. Это сравнительно небольшой, самый мелководный из рассматриваемых нами водоемов с ровным рельефом дна и слабой изрезанностью береговой линии (табл. 1). Форма озера — довольно правильный овал. В озеро впадает много мелких ручьев и несколько рек, главная из которых — Ковжа. Вытекает из озера река Шексна. Глубина озера до зарегулирования ее стока большей частью не превышала 5 м. Уровень непостоянен. Глубина и площадь водной поверхности в значительной мере зависят от величины притока и стока. Наиболее низкий уровень наблюдается, как правило, с октября по май. В конце апреля — в мае, в период интенсивного таяния снегов, уровень озера резко повышается и в июне достигает максимума. При обильных летних и осенних дождях может наблюдаться второй подъем уровня.

Прозрачность воды невелика. В летний период она составляет всего 1,2 м. Во время ветров развивается значительное волнение, приводящее к полному перемешиванию вод и образованию большого количества взвесей.

Вследствие интенсивного перемешивания водных масс и малых глубин летом озеро хорошо прогревается. Температура воды в открытых районах достигает 25,6°, причем разница температур поверхностных и придонных вод практически отсутствует. Зимой озеро охлаждается до дна и температура придонных слоев воды снижается до долей градуса. Белое озеро характеризуется большим однообразием экологических условий и довольно высокой кормностью. Это водоем снетково-судачьего типа (Федорова, 1953; Мосевич, 1955; Морозова, 1956).

По зоопланктону оно относится к мезотрофным водоемам (Смирнова и др., 1981). Численность планктонов пелигиали озера в 1976 г. колебалась от 28 до 393 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — 0,2—1,5 г/м<sup>3</sup>. В некоторые годы она достигает 2,4 г/м<sup>3</sup> (1977).

## Физико-географические особенности отдельных озер и водохранилищ

Водосом	Площадь, км <sup>2</sup>	Средняя и (максим.) глубина, м	Длина и ширина водоема, км	Длина береговой линии, км	Рельеф дна; грунт	Максимальная температура воды у поверхности и дна	Автор
Озера Ладожское	18724	51 (230)	$\frac{207}{130}$	1000	Сложный; каменный, галечный, песчаный	пов. 18—20° дно 4—5°	Правдин, 1959 а
Онежское	9890	30 (100)	$\frac{260}{90}$	1542	Сложный; каменный, галечный, песчаный	пов. 18—20° дно 4—5°	Правдин, 1959 б
Белое	1126	3—5 г.л. ям — 16 м (их 7—8 шт.)	$\frac{43}{32}$	126	Ровный; глинистый ил с песком	пов. 25° дно 22°	Мосевич, 1955
Ильмень	1124	2,5 (9)	$\frac{43}{23}$	176	Слабовогнутая впадина; пески, ленточные глины	пов. 21° дно 18°	Домрачев, Правдин, 1926
Псковско-Чудское	3600	3—5 и 6,9 (12)	$\frac{143}{49}$		Глины, пески	пов. 21—22° дно 20° пов. 16—17°	Култус, Мерила, 1986
Водохранилища Рыбинское	4550	5,6 (30,0)	$\frac{140}{60}$	1724	Сложный; заиленные по- чвы, пески, илы	пов. 23—29° дно 21—23°	Антипов, 1961
Куйбышевское	6448	9,0 (41)	$\frac{630}{45}$	2130	Сложный; заиленные по- чвы, пески, илы	пов. 28° дно 13°	Лукин, 1961

Доминируют формы: *Kellicottia* sp., *Conochilus* sp., *Asplanchna* sp., *Daphnia* sp., *Bosmina* sp., *Mesocyclops* sp., *Eudiaptomus* sp.

К водоемам, которые населяют популяции корюшкового типа, относится, в частности, Ладожское озеро. Основными источниками притока его вод служат р. Свирь, через которую поступают воды Онежского озера, и р. Волхов — воды оз. Ильмень. Нева — единственная река, вытекающая из Ладожского озера.

Южная часть Ладожского озера характеризуется пологими низкими берегами и сравнительно небольшими (20—50 м) глубинами; северная — высокими скалистыми берегами с многочисленными заливами, шхерами, где преобладают глубины свыше 100 м. Средняя глубина озера составляет около 50 м. Рельеф дна неровный. Грунт разнообразный — песок, ил, глина, камень.

Уровень озера непостоянен. Характерны значительные стонно-пагонные ветровые колебания. Течения преимущественно ветровые, параллельные берегам. Порой они достигают значительной скорости.

Вода характеризуется сравнительно высокой прозрачностью. В начале осени в северо-западной части озера прозрачность достигает 4—5 м.

Среднемесячная температура поверхностного слоя озера в июле — августе не превышает 16°. Для него, как и для других глубоководных озер, характерно термическое расслоение водной толщи в летний период. В глубоких слоях профундали температура воды не поднимается выше 4—5° (Ясонов, 1962; Николаев, 1972).

Ладожское озеро — олиготрофный водоем сигово-корюшкового типа, населенный в основном палеарктическими формами и характеризующийся большим разнообразием экологических условий (Герд, 1951; Архипцева, 1969). Оно относится к средним по кормности водоемам. В его зоопланктоне по числу видов доминируют коловратки, а по численности и биомассе — копеподы. Наиболее многочисленны *Conochilus* sp., *Asplanchna* sp., *Bosmina coregoni*, *B. obtusirostris*, *B. crassicornis*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis*. В некоторые периоды обильно развиваются *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Eurytemora lacustris*, *Limnocalanus grimaldii* v. *macrurus*. Реже встречаются *Alona* sp., *Alonella* sp., *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*, *Ceriodaphnia* sp., *Diaphanosoma* sp. и др. Большинство ракообразных — обитатели пелагиали, живущие преимущественно в верхнем слое воды толщиной до 20 м. Видовой состав зоопланктона довольно однообразен на всей акватории озера. Этому способствуют частые ветры и волнения.

В количественном отношении Волховская губа и некоторые участки восточного района озера более продуктивны, чем его северная часть. Средняя биомасса зоопланктона в слое 0—10 м в июле — августе составляет 0.7 г/м<sup>3</sup> (Смирнова и др., 1981).

Донная фауна Ладожского озера представлена в основном реликтовыми ракообразными — *Pontoporeia affinis*, *Pallasea*



quadrispinosa, Gammarocantus loricatus, Mysis oculata. Удельный вес остальных компонентов бентоса (олигохет, личинок хирономид, мелких моллюсков и др.) относительно невелик.

Рыбинское водохранилище, созданное в 1941—1947 гг. искусственным зарегулированием стока Волги, Шексны и Мологи, относится к водоемам озерного типа (табл. 1). Для него характерно наличие большой озеровидной центральной части и длинных языковидных плесов, сочетающих в себе черты озера и реки. Это мелководный водоем со средней глубиной 5.6 м, в котором узкими лентами проходят сравнительно глубокие бывшие русла рек. Глубина на таких участках местами достигает 30, чаще же 15—17 м. Прозрачность воды летом не превышает 1.2 м.

Летний период характеризуется частыми и продолжительными штормами, во время которых вода перемешивается до дна, и образуется масса взвесей из частиц торфа и ила.

Уровень водохранилища непостоянен и регулируется искусственно. Ежегодно после постепенного и длительного понижения уровня наступает весьма быстрый его подъем, который происходит в апреле — мае.

Прогревание и охлаждение водных масс водохранилища происходит довольно быстро. Этому способствуют большая площадь зеркала, малые глубины, ветровые течения. Максимальная температура поверхностного слоя воды может достигать 26°, обычная же дневная температура поверхностных вод в июле — августе составляет 18—19°, у дна — до 23°. Весной температура воды в северных и южных районах различается на 10—15°.

Рыбинское водохранилище характеризуется разнообразием экологических условий и сравнительно невысокой кормностью. Это водоем лещево-судачьего типа (Овчинников, 1950; Антипова, 1961).

Основу летней биомассы зоопланктона водохранилища составляют ценные в кормовом отношении *Daphnia longispina*, *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis* и крупные хищные клadoцеры: *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Limnosida frontosa* и др. (Луферова, Момаков, 1967). Среднегодовые биомассы рачков в водохранилище в 1971—1972 гг. составляли 0.8—0.9 г/м<sup>3</sup> (Дзюбан, Ривьер, 1974), в предыдущие годы они были ниже (0.4—0.8 г/м<sup>3</sup>). По величине биомассы кормового планктона Рыбинское водохранилище относится к среднекормным водоемам. Однако подробные исследования характера распределения планктона в озерном плесе водохранилища показали, что степень его агрегированности на разных биотопах неодинакова (Половкова, Пермитин, 1981). На отдельных участках русел рек, затопленных озер и стариц вследствие различий в направлении и скоростях течений в придонном и поверхностном слоях образуются скопления обитателей толщи воды. Зоны аккумуляции планктона наблюдаются в озерном плесе водохранилища в течение июня — августа. Численность и биомасса зоопланктона в этих зонах в десятки раз больше их средних значений

для водоема в целом. Биомассы рачков на отдельных пятнах в зонах аккумуляции могут достигать 20—38 г/м<sup>3</sup> (Половкова, Пермитин, 1981). По данным авторов, численность рачков на этих биотопах, после выедания рыбами, восстанавливается в течение нескольких часов. Территории с зонами аккумуляции кормовых организмов занимают около 7% всей площади водохранилища (Пермитин, Половков, 1978).

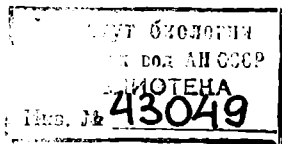
Куйбышевское водохранилище, созданное в 1955—1957 гг., относится к озерно-речному типу. Средняя его глубина 9,4 м, максимальная — 41,0 м. Прозрачность в летний период в среднем составляет 1,0 м.

Стоковые течения сохраняются, хотя скорости перемещения водных масс в расширенных участках снизились в 2—3 раза по сравнению в рекой.

Весенний прогрев воды после очищения ото льда начинается раньше и проходит интенсивнее, чем в водоемах, расположенных севернее. В отдельных пунктах водохранилища температура воды у поверхности в мае колеблется от 9 до 13° (Ясонов, 1962). Среднемесячная температура воды в мае в этом водоеме выше на 2—5°, чем в Рыбинском водохранилище и на 7—8°, чем в Ладожском озере. Наибольший прогрев вод наблюдается в июле — августе. Максимальные температуры поверхностного слоя воды в отдельные годы достигают 27—28°. В глубоководных участках температура воды летом у дна не поднимается выше 13°.

Куйбышевское водохранилище — водоем лещево-сазанье-судачьего типа (Антипова, 1961; Лукин, 1961). В водохранилище успешно акклиматизировалась группа северных вселенцев: *Bosmina coregoni*, *Bythotrephes longimanus*, *Cyclops kolensis*, *Eudiaptomus graciloides*, *Heterocope appendiculata*. В настоящее время биомасса зоопланктона в нем в 2,0—2,5 раза выше, чем в Рыбинском водохранилище и Белом озере. После вселения ряда беспозвоночных донная фауна Куйбышевского водохранилища пополнилась двумя видами мизид (Мордухай-Болтовской и др., 1974). В 1964 г. чархальская тюлька проникла в Куйбышевское водохранилище и уже в 1967 г. стала массовой рыбой (Шаронов, 1968). Этот вид является важным кормовым объектом для пелагических хищников.

Таким образом, даже неполный перечень физико-географических особенностей водоемов, заселенных корюшкой, свидетельствует о большом разнообразии условий обитания этого вида рыб. Проникновение снетка в волжские водохранилища после регулирования стока реки показало, что основным фактором, лимитирующим его расселение по водоемам, оказывается их проточность. Наиболее благоприятные условия для обитания этого вида складываются в водоемах озеровидного типа. Водохранилища озерно-речного и особенно речного характера, на значительных площадях которых сохраняется проточность, корюшкой заселяются в меньшей степени.



### РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

#### 3.1. Соотношение размерных и возрастных групп

Как уже сообщалось, рыбы сетковых популяций характеризуются небольшими размерами. Это обстоятельство дало основание ряду авторов высказать предположение, что сетки — карликовая форма пресноводных корюшек (Берг, 1948; Щетинина, 1954; Белянина, 1966 и др.). Длина, которой достигают особи в Ильмене, Псковско-Чудском, Белом и других озерах обычно не превышают 130 мм. Основу стад в перечисленных озерах составляют особи 1—2, редко — 3 лет (Домрачев и Правдин, 1926; Петров, 1940; Морозова, 1955).

В Псковско-Чудском озере, по данным А. И. Ефимовой (1967), сетей представлен в уловах всего двумя возрастными группами (0+ и 1+), причем в собственно Псковском озере преобладают сеголетки, составляющие от 80 до 100% уловов, а в Чудском — двухлетки (70—80%). Длина годовиков в этом водоеме колеблется от 43 до 75 мм, двухлеток — от 75 до 100 мм и трехлеток — от 100 до 125 мм. До трехлетнего возраста в Псковско-Чудском озере доживают лишь единичные особи. В 1935 г., например, они составили всего 0.03% уловов (Петров, 1940).

В Белом озере, как правило, встречаются рыбы 3-х возрастных групп: 0+; 1+; 2+. Их размеры колеблются от 50 до 130 мм (Арпюльд, 1925; Федорова, 1953; Морозова, 1955 и др.). В 1952 г. например, в нерестовом стаде годовики составляли 18,8% (63—79 мм); двухгодовики — 78,6% (81—102 мм) и трехгодовики — 2,6% (109—120 мм); в осенних уловах того же года доминировали сеголетки — 57%; двухлетки составляли 42%; трехлетки — 1% (Федорова, 1953).

В Ильмене в 1923—1924 гг. в массе ловились сеголетки длиной 45—52 мм, двухлетки встречались значительно реже (длина 75—94 мм), а трехлетки — единично (размер — 101—122 мм.). Крайне редко попадались рыбы длиной до 270 мм (Домрачев и Правдин, 1926).

Ладожская корюшка (особи волховского стада) по данным Н. Т. Архипцевой (1956, 1968, 1969, 1975 гг.) живет до 7—9 лет. В промысловых уловах ее длина колеблется от 70 до 270 мм, причем преобладают рыбы с длиной тела 110—180 мм. Основу уловов составляют двух, трех и четырехлетки (табл. 2).

В популяциях волжских водохранилищ на первых этапах их становления число возрастных групп было небольшим. В Рыбинском, например, в уловах 1949 г. сеголетки составляли 42%, двух-

## Возрастной состав корюшки в реке Волхов (1952 г., Архипцева, 1956)

Возраст	Средняя длина, см	Колебания длин, см	Количество	%
2	9.1	7—13	39	19.5
3	11.6	8—17	39	35.5
4	15.2	10—21	71	19.5
5	17.9	13—21	40	20.0
6	18.8	15—22	9	4.5
7	22.0	21—23	2	1.0

летки — 57% и трехлетки — 1%. Длина годовиков колебалась от 50 до 70 мм, двухгодовиков — от 90 до 100 мм (Васильев, 1951).

В водохранилищах Средней Волги популяции сетка состояли также из 3-х возрастных групп. В Горьковском водохранилище преобладали двухлетки (до 76%), а в Куйбышевском — сеголетки (до 95%).

Размеры рыб в водохранилищах, особенно в Куйбышевском, крупнее, чем в озерах. В 1979 г., например, средняя длина молоди в нем достигала 74.5 мм; двухлеток — 126 мм; трехлеток — 151 мм и четырехлеток — 170 мм.

Набор размерных и возрастных групп в популяциях сеткового типа изредка «усложняется» на один, максимум на два возрастных класса. В Псковском озере, например, в 1956 г. перестовые стада состояли только из годовиков и двухгодовиков, а в 1957—1958 гг. число возрастных групп увеличилось до 3—4. Рыбы старше 2-х лет в эти годы составляли до 10—45% популяции. Соответственно увеличилось и число размерных групп. Максимальная длина отдельных особей возросла до 155 мм (Лапин, 1971). В Белом озере в осенних уловах в 1967—1968 гг. доминировали сеголетки и двухлетки (98.7%), трехлетки ловились единично (1.3%). В 1971—1974 гг. относительная доля 3-х леток увеличилась, в небольшом числе появились даже 4-х летки. В 1975—1977 гг. 3-х и 4-х летние рыбы в озере не встречались и структура популяции вновь упростилась до 2-х возрастных групп (Иванова, 1980).

В популяциях корюшкового типа колебания в числе возрастных групп более значительны, чем в сетковых. В Ладожском озере в 1925 г., например, встречались корюшки в возрасте от 1 до 9 лет; в 1956 г. — от 1 до 5 лет; в 1958 г. — от 1 до 7 лет, а в 1965 г. — от 1 до 10 лет (Петров, 1925; Смирнова-Стефановская, 1966; Архипцева, 1968). Следовательно, набор возрастных групп может варьировать от 5 до 10. Соответственно изменяется и размерный ряд рыб в уловах.

### 3.2. Динамика размерно-возрастной структуры популяций при изменении условий обитания.

Наблюдения за характером вселения снетка в водоемы волжского каскада показали, что размерно-возрастная структура популяций под влиянием условий обитания может изменяться (Иванова, 1976). В Рыбинском водохранилище, как указывалось, в первые годы набор возрастных групп в новой популяции был небольшим и снетки не достигали крупных размеров (Щетинина, 1954; Лапин, 1955). На втором десятилетии существования водоема в уловах стали встречаться крупные рыбы. Если в 1953 г. особей с длиной тела более 90 мм было около 12%, то в 1965 и 1966 гг. их стало 27% (табл. 3; Иванова и др., 1969). Соответственно изменилась и возрастная структура популяций (табл. 4).

Таблица 3

Длина снетка в Рыбинском водохранилище в уловах 1953—1954 гг. (Лапин, 1955) и 1965—1966 гг. (Иванова и др., 1969)

Классы длины, мм	1953—1954 гг.		1965—1966 гг.	
	число рыб	%	число рыб	%
30—50	—	—	52	7.6
50—70	85	40.1	253	37.6
70—90	102	48.1	188	27.8
90—110	25	11.8	149	22.2
110—130	—	—	32	4.7
130—150	—	—	1	0.1
Число рыб	212	100.0	675	100.0

Таблица 4

Возрастная структура популяций снетка в 1953—1954 гг. (Лапин, 1955) и 1965—1966 гг. (Иванова и др., 1969)

Возраст, лет	1953—1954 гг.		1965—1966 гг.	
	число рыб	%	число рыб	%
1	81	44.3	47	11.7
2	72	39.4	210	52.5
3	26	14.2	65	16.3
4	4	2.1	68	17.0
5	—	—	9	2.3
6	—	—	1	0.2
Число рыб	183	100.0	400	100.0

Популяция снетка в водохранилище в 1953—1954 гг. была представлена четырьмя, а в 1965—1966 гг. шестью возрастными группами. По всей вероятности, шестилетний возраст, который в наших материалах был самым высоким, не является предельным для рыбинского снетка. Так, в мае 1959 г. было поймано несколько крупных экземпляров, длина которых достигала 158—165 мм, а вес — 37—50 г. Эти рыбы участвовали в нересте: их половые железы были в VI стадии зрелости (чешуя не сохранилась). Таким образом, эти наблюдения показали, что у белозерского снетка, вселившегося в водохранилище, через несколько поколений продолжительность жизни увеличилась.

Исходной формой для средневожских водохранилищ служил рыбинский снеток, причем в тот период, когда в его популяции стали появляться особи с большей продолжительностью жизни, чем прежде. Однако структуры горьковской и куйбышевской популяций уклонились от рыбинской формы с первых лет их существования (Иванова и др., 1971; Иванова, 1976) и через 20 лет после образования они остались без изменения: в Горьковском водохранилище рыбы живут максимум до 3-х лет, а в Куйбышевском — до 4-х (табл. 5).

Таблица 5

**Возрастной состав уловов в средне-вожских водохранилищах, октябрь (%)**

Возраст	Горьковское		Куйбышевское	
	1963, 1969 гг.	1972—1979 гг.	1967, 1969 гг.	1971—1979 гг.
Сеголетки	30.0	19.5	95.6	77.0
Двухлетки	62.5	76.0	2.2	11.9
Трехлетки	7.5	4.5	1.3	7.7
Четырехлетки	—	—	0.9	3.4
Число рыб	173	223	220	118

Размеры же рыб в обоих водохранилищах в последние годы увеличилась (табл. 6). Относительная численность рыб, крупнее 90 мм, в конце второго десятилетия возросла более чем в 2 раза. Таким образом, по возрастной структуре горьковская и куйбышевская популяции сразу после образования уклонились от рыбинской. В размерной структуре различия этих популяций в последние годы несколько сгладились, поскольку темп роста рыб в водохранилищах заметно возрос.

Приведенные данные свидетельствуют об изменчивости размерно-возрастной структуры популяций при вселении рыб в новые водоемы, отличающиеся условиями обитания от «материнских». Однако особый интерес представляют наблюдения за одной и той же популяцией, когда в водоеме происходит изменение

### 3.2. Динамика размерно-возрастной структуры популяций при изменении условий обитания.

Наблюдения за характером вселения снетка в водоемы волжского каскада показали, что размерно-возрастная структура популяций под влиянием условий обитания может изменяться (Иванова, 1976). В Рыбинском водохранилище, как указывалось, в первые годы набор возрастных групп в новой популяции был небольшим и снетки не достигали крупных размеров (Щетинина, 1954; Лапин, 1955). На втором десятилетии существования водоема в уловах стали встречаться крупные рыбы. Если в 1953 г. особей с длиной тела более 90 мм было около 12%, то в 1965 и 1966 гг. их стало 27% (табл. 3; Иванова и др., 1969). Соответственно изменилась и возрастная структура популяций (табл. 4).

Таблица 3

Длина снетка в Рыбинском водохранилище в уловах 1953—1954 гг. (Лапин, 1955) и 1965—1966 гг. (Иванова и др., 1969)

Классы длины, мм	1953—1954 гг.		1965—1966 гг.	
	число рыб	%	число рыб	%
30—50	—	—	52	7.6
50—70	85	40.1	253	37.6
70—90	102	48.1	188	27.8
90—110	25	11.8	149	22.2
110—130	—	—	32	4.7
130—150	—	—	1	0.1
Число рыб	212	100.0	675	100.0

Таблица 4

Возрастная структура популяций снетка в 1953—1954 гг. (Лапин, 1955) и 1965—1966 гг. (Иванова и др., 1969)

Возраст, лет	1953—1954 гг.		1965—1966 гг.	
	число рыб	%	число рыб	%
1	81	44.3	47	11.7
2	72	39.4	210	52.5
3	26	14.2	65	16.3
4	4	2.1	68	17.0
5	—	—	9	2.3
6	—	—	1	0.2
Число рыб	183	100.0	400	100.0

Популяция снетка в водохранилище в 1953—1954 гг. была представлена четырьмя, а в 1965—1966 гг. шестью возрастными группами. По всей вероятности, шестилетний возраст, который в наших материалах был самым высоким, не является предельным для рыбинского снетка. Так, в мае 1959 г. было поймано несколько крупных экземпляров, длина которых достигала 158—165 мм, а вес — 37—50 г. Эти рыбы участвовали в нересте: их половые железы были в VI стадии зрелости (чешуя не сохранилась). Таким образом, эти наблюдения показали, что у белозерского снетка, вселившегося в водохранилище, через несколько поколений продолжительность жизни увеличилась.

Исходной формой для средневожских водохранилищ служил рыбинский снеток, причем в тот период, когда в его популяции стали появляться особи с большей продолжительностью жизни, чем прежде. Однако структуры горьковской и куйбышевской популяций уклонились от рыбинской формы с первых лет их существования (Иванова и др., 1971; Иванова, 1976) и через 20 лет после образования они остались без изменения: в Горьковском водохранилище рыбы живут максимум до 3-х лет, а в Куйбышевском — до 4-х (табл. 5).

Таблица 5

Возрастной состав уловов в средне-вожских водохранилищах, октябрь (%)

Возраст	Горьковское		Куйбышевское	
	1966, 1969 гг.	1972—1979 гг.	1967, 1969 гг.	1971—1979 гг.
Сеголетки	30.0	19.5	95.6	77.0
Двухлетки	62.5	76.0	2.2	11.9
Трехлетки	7.5	4.5	1.3	7.7
Четырехлетки	—	—	0.9	3.4
Число рыб	173	223	220	118

Размеры же рыб в обоих водохранилищах в последние годы увеличилась (табл. 6). Относительная численность рыб, крупнее 90 мм, в конце второго десятилетия возросла более чем в 2 раза. Таким образом, по возрастной структуре горьковская и куйбышевская популяции сразу после образования уклонились от рыбинской. В размерной структуре различия этих популяций в последние годы несколько сгладились, поскольку темп роста рыб в водохранилищах заметно возрос.

Приведенные данные свидетельствуют об изменчивости размерно-возрастной структуры популяций при вселении рыб в новые водоемы, отличающиеся условиями обитания от «материнских». Однако особый интерес представляют наблюдения за одной и той же популяцией, когда в водоеме происходит изменение



Длина снетка в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах из уловов 1967, 1969 и 1979 гг. (%)

Классы длины, мм	Горьковское		Куйбышевское	
	1969 г.	1979 г.	1967 г.	1979 г.
30—50	35.0	5.1	—	1.0
50—70	49.0	37.1	57.0	44.0
70—90	11.0	14.5	30.3	23.0
90—110	13.0	36.1	7.9	6.0
110—130	2.0	7.2	2.4	8.0
130—150	—	—	2.4	10.0
150—170	—	—	—	7.0
170—190	—	—	—	1.0
Число рыб	100	97	76	100

экологических условий. Подобные наблюдения были проведены нами в Белом озере.

В 1963—1964 гг. сток р. Шексны был зарегулирован, создано Череповецкое водохранилище, и уровень Белого озера поднялся на 2 м. Проточность его, и без того слабая (объем сменялся примерно один раз в год: Мосевич, 1955), стала еще меньше, в связи с чем условия обитания рыб в озере изменились.

Белозерская популяция была обследована через 4—5 и 8—14 лет после поднятия уровня в озере. Первый анализ размерно-возрастной структуры в 1967—1968 гг. подтвердил выводы, сделанные исследователями еще в начале столетия. В популяции белозерского снетка, как и до зарегулирования стока р. Шексны, насчитывалось всего 3 возрастные группы: 0+, 1+, 2+. Основную массу рыб в уловах составляли сеголетки и двухлетки. Трехлетние особи встречались редко. На их долю приходилось менее 1% от общей численности популяции (проанализировано было 6 тыс. рыб). Наибольшее число рыб имело длину 70—90 мм. Максимальные размеры отдельных снетков не превышали 105 мм. Наблюдения за состоянием белозерской популяции в 1971—1977 гг. показали, что в уловах увеличилось число рыб крупнее 100 мм (табл. 7).

Как показано в таблице 7, число рыб, крупнее 100 мм в уловах 1971 г. по сравнению с 1968 г. увеличилось более, чем в 2 раза. Произошли изменения и в возрастном составе. Возросла численность трехлеток, встретились и четырехлетние особи (табл. 8).

С 1971 по 1974 гг. особи старше 2-х лет попадались регулярно, составив в 1973 г. до 15% от всего вылова рыб (с учетом и млад-

Таблица 7

Размерный состав популяции белозерского снетка осенью 1968 и 1971 гг. (%)

Дата наблюдений	Размерные группы, мм							Число рыб
	60-70	70-80	80-90	100	110	120-130		
Ноябрь 1968 г.	22.6	8.3	53.0	14.5	1.6	--	--	375
Октябрь 1971 г.	4.2	58.7	25.5	7.0	2.3	1.9	0.4	474

Таблица 8

Соотношение старших возрастных групп в популяции белозерской корюшки в осенних уловах 1968 и 1971 гг.

Дата наблюдений	2+		3+		4+		Число рыб
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	
Ноябрь 1968 г.	272	98.2	3	1.1	—	—	275
Октябрь 1971 г.	146	61.7	79	34.5	2	0.8	227

ших особей-сеголеток). В период с 1975 по 1977 гг. уловы вновь состояли только из сеголетков и двухлеток (Иванова, 1980). Сведения о том, что в Белом озере в уловах иногда попадались крупные особи с длиной тела более 100 мм, встречались в литературе и ранее. Так по данным П. Н. Морозовой (1955), в 1950 г. в озере была поймана самка в возрасте 4 лет длиной 162 мм и весом 40 г. Однако крупные рыбы встречались лишь единично. Увеличение количества 3- и 4-леток в уловах 1971—1975 гг. вероятно было связано с более глубокими изменениями в размерно-возрастной структуре белозерской популяции после зарегулирования стока р. Шексны (Иванова, Половкова, 1972).

### 3.3. Темп роста рыб разных популяций.

Снетки, обитающие в мелководных озерах, особенно быстро растут на первых годах жизни, причем наибольшие приросты длины тела в течение первого лета наблюдаются у особей с созревающей воспроизводительной системой. Обычно размеры таких рыб превышают 60 мм, в отдельных водоемах они колеблются от 50 до 75 мм. Длина неполовозрелых особей к концу первого года жизни обычно редко превышает 50 мм (Петров, 1940; Федорова, 1953; Белянина, 1965; Лапин, 1971). Сравнение скорости линейного роста рыб разного возраста показывает, что наиболее быстро растут особи на первом году жизни; двухлетки растут хорошо лишь в первой половине лета, а потом их рост замедляется; скорость роста трехлеток незначительна, и медленнее всех ра-

стут четырехлетки (Лапин, 1955). Если выразить приросты по годам в процентах к максимальной длине, то для рыб сетковых популяций они будут выглядеть следующим образом: первый год — 63, второй год — 30 и третий год — 7% (Белянина, 1965).

У особей в популяциях корюшкового типа характер линейного роста иной. В Ладожском озере на первом году жизни рыбы растут медленно. Сеголетки к осени редко достигают длины более 60 мм. Такие особи в уловах обычно составляют около 5%. Основная масса молоди имеет размер 33—50 мм. На втором году рыбы достигают длины в среднем 90 мм, на третьем — 116 мм, на четвертом — 152 мм, на пятом — 179 мм, на шестом — 188 мм и на седьмом — 220 мм (Архипцева, 1956). Относительная величина приростов длины тела у корюшек по годам в среднем выражается следующими цифрами: на первом году — 27.2, на втором — 14.2, на третьем — 11.3, на четвертом — 16.3, на пятом — 12.2, на шестом — 8.6, на седьмом — 10%. Следовательно, корюшка в Ладожском озере растет более равномерно, чем в мелководных озерах.

В Рыбинском водохранилище на первом этапе формирования популяции рыбы росли как и в «сетковых» озерах. Особенно высоким темпом роста отличались созревающие особи, длина которых достигала 60—70 мм. Так в 1953 г. несозревшие сеголетки имели длину 37—58 мм. Длина двухлеток в среднем составляла 77 мм, трехлеток — 87 мм и четырехлеток — 93 мм (Лапин, 1955). Следовательно относительная величина линейного прироста за первый год в среднем составила — 59, за второй — 21, за третий — 10 и за четвертый только — 6%. На втором десятилетии существования водохранилища темп роста рыб изменился. В 1968—1971 гг. относительная величина линейного прироста на первом году составляла 49, на втором — 20, на третьем — 15.8, на четвертом — 15 и на пятом — около 10%. В Куйбышевском водохранилище наблюдалась аналогичная картина. В 1969—1971 гг. приросты на первом году жизни составляли 57, на втором — 21 и на третьем — 12%. На втором десятилетии существования этого водохранилища (1979 г.) прирост первого года составил в среднем 45, второго — 33, третьего — 15.2 и четвертого 8.5%.

Приведенные данные показывают, таким образом, что по темпу роста сеголетки и двухлетки сетка Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ сходны с таковыми мелководных «сетковых» озер, а трех- и четырехлетки — с особями Ладожского озера.

### 3.4. Динамика численности популяций.

В большинстве мелководных озер наблюдаются значительные колебания численности сетка по годам (Петров, 1940; Морозова, 1955; Пиху, 1966; Ефимова, 1967 и др.). Годы высокой численности сменяются периодами почти полного исчезновения популяции из водоема (табл. 9).

Белое озеро в этом отношении не представляет собой исклю-

Динамика уловов снетка (тыс. ц) в Псковско-Чудском водоеме в 1950—1962 гг. (по: Ефимова, 1967)

Водоем	Годы наблюдений													
	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	
Псковское озеро	8.8	13.1	14.4	12.7	16.1	3.9	2.1	13.1	13.8	4.1	1.5	3.8	4.2	
Чудское озеро	7.2	13.2	27.0	29.8	40.4	22.2	16.8	10.3	7.8	8.2	15.3	4.9	9.6	
Всего	16.0	26.3	41.4	42.5	56.5	26.1	18.9	23.4	21.6	12.3	16.8	8.7	13.8	

чения. В нем, по данным промысловой статистики, в период с 1960 по 1968 гг. наименьшие уловы снетка отличались от наибольших в 50 раз (табл. 10).

Таблица 10

Уловы снетка в Белом озере в 1960—1968 гг. (тыс. ц по данным промысловой статистики)

Годы наблюдений	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968
Улов	5.0	0.8	0.2	0.1	0.3	2.0	3.4	4.8	0.5

Быстрое исчезновение и столь же быстрое восстановление запасов снетка определяются его коротким жизненным циклом. Поскольку численность популяции в ряде случаев зависит от мощности одного поколения, то воздействие внешних условий, уменьшающее эффект воспроизводства в каком-то одном году, сразу же приводит к резкому ее сокращению. Наоборот, если условия благоприятны для выживания икры и молоди, то в ту же осень численность популяции может стать высокой, хотя бы перед этим она и находилась в состоянии депрессии.

В Ильмене, например, сильный упадок снеткового промысла наблюдался в 1916—1917 гг., а в 1918 г. рыба вновь появилась в большом количестве. Весной 1919 г. в озере было еще много снетка, но к осени этого года он исчез. В 1920—1921 гг. он снова появился в озере, а в 1922 — почти не встречался в уловах. Однако уже в 1923 г. наблюдалось новое обильное появление снетка (Домрачев и Правдин, 1926).

Ю. Е. Лапин (1971), подчеркивая высокую воспроизводительную способность рано созревающих особей указывает на наличие «резерва» в снетковых популяциях в виде рыб, которые не достигли половой зрелости к годовалому возрасту. Эти особи станут половозрелыми и отнерестятся в возрасте 2-х полных лет. Наличие такого резерва в снетковых популяциях объясняет быстрое

восстановление их численности при благоприятных условиях воспроизводства.

Численность популяции ладожской корюшки в общем тоже подвержена годовым колебаниям, но в отличие от сетковых, эти колебания не столь велики. Так, по данным Н. Т. Архипцевой (1956), в период с 1947 по 1954 гг. (табл. 11) минимальные и максимальные уловы корюшки в Ладожском озере отличались друг от друга всего в 4 раза против 50 раз в Белом озере.

Таблица 11

**Промысловые уловы корюшки в Ладожском озере в 1947—1954 гг.  
(по: Архипцева, 1956)**

Годы наблюдений	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954
Уловы	5.5	6.4	10.5	16.9	22.8	11.0	10.9	13.2

Более сложный возрастной состав популяции ладожской корюшки способствует поддержанию относительно стабильного уровня ее численности в водоеме.

В Рыбинском водохранилище в первом десятилетии существования новой популяции динамика ее численности характеризовалась признаками присущими сетковому типу. После высокоурожайных лет 1950—1952 гг., в 1955—1956 гг. уловы рыб резко сократились. На втором десятилетии уловы постепенно стабилизировались (Иванова и др., 1969). В последующие 16 лет в водохранилище резкого сокращения численности не наблюдалось. Наоборот, с 1961—1962 гг. она существенно увеличилась, о чем свидетельствуют исследовательские уловы. За одно пятиминутное траление мальковым тралом в 1955—1956 гг. вылавливалось в среднем 15 рыб, в 1957—1958 гг. — 28, в 1959—1960 гг. — 55, в 1961—1962 гг. — 160, в 1963—1964 гг. — по 300 (Иванова и др., 1969), а в 1971—1972 гг. — 1385—2523 шт. (Пермитин, Половков, 1978). Затем повышение температуры воды летом 1972 г. привело к гибели большей части популяции. Уловы снетка сократились в 35 раз (Пермитин, Половков, 1978). Тем не менее в настоящее время численность снетка в водоеме восстанавливается. Удлинение жизненного цикла возрастного ряда за счет увеличения количества рыб старшего возраста способствуют стабилизации численности всей популяции. Один-два неурожайных года уже не могут привести к такому резкому сокращению количества рыб в водоеме, как это наблюдается у белозерского или псковско-чудского снетков.

Приведенные данные показывают, что у белозерского снетка после его вселения в более глубоководное Рыбинское водохранилище увеличилась продолжительность жизни и число возрастных и размерных групп в популяции, стабилизировалась ее числен-

ность. При дальнейшем продвижении на юг, жизненный цикл снетка в средневолжских водохранилищах сократился. Возрастная структура горьковской и куйбышевской популяций стала сходной с белозерской, но увеличение темпа линейного и весового роста рыб в Средней Волге усложнило размерную структуру новых популяций, что придает им черты корюшкового типа.

Следовательно, различия в размерно-возрастной структуре отдельных популяций при изменении условий обитания могут сглаживаться.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ.

## 4.1. Сезонные изменения в распределении молоди и взрослых рыб.

Рыбы сетковых популяций почти всю жизнь обитают в озерах. В мае — начале июня сеголетки встречаются преимущественно в районе нерестилищ, а затем постепенно течениями выносятся в центральные участки озер. В Псковском озере молодь сопутствует в уловах взрослым особям (Петров, 1940). Косяки рыб могут частично перемещаться под воздействием ветровых течений, но из глубоководных районов в течение лета все же не выходят (Петров, 1940). В Ильмене молодь и взрослые особи встречаются в основном так же в самом озере. Их распределение определяется преимущественно направлением господствующих ветров и высотой уровня. Весной сеток массами подходит к берегам и устьям рек, а в остальные сезоны встречается на более глубоких участках водоема. В теплое и тихое время года он придерживается поверхностных горизонтов, а в ветренную погоду опускается на глубину и передвигается в подветренные районы озера (Домрачев и Правдин, 1926).

В Белом озере, как и в других мелководных водоемах, молодь сетка очень быстро выносится с нерестилищ в центральный плес. Уже в начале июня до 85% сеголетков встречается в западных и северо-западных районах озера, иногда на расстоянии 15—20 км от берега (Пермитин и др., 1971). Вынос личинок с нерестилищ происходит в нескольких направлениях. Одна ветвь идет вдоль северного берега, другая, самая мощная, выносится в центральную часть водоема, и третья — вдоль западного побережья (Пермитин и др., 1971). Личинки по длине и весу тела в этот период в отдельных участках Белого озера между собой различаются мало (табл. 12).

Таблица 12

Средние размеры и вес личинок и мальков сетка в Белом озере в начале июня 1967 г.

Район наблюдений	Длина, мм	Вес, мг
Устье р. Ковжи	11.6	3.2
Центральный участок	11.4	3.1
Восточное побережье	10.1	2.6

Летом молодь встречается по всему озеру, обитая преимущественно в поверхностных горизонтах воды. К сентябрю наиболее крупные сеголетки начинают образовывать большие скопления, располагающиеся главным образом вдоль юго-восточного побережья (рис. 4). В период ледостава основная масса молоди остается в самом озере, причем в его центральных районах держатся самые мелкие, преимущественно ювенильные особи (табл. 13). Более крупные и в основном половозрелые особи группируются ближе к устью р. Ковжи. В реку заходит лишь незначительная часть молоди — всего около 2% ежегодного пополнения. Но в ней группируются самые крупные сеголетки (табл. 13). Неполовозрелые снетки здесь не встречаются.

Взрослые рыб держатся на большей глубине, чем сеголетки: 2-х и 3-хлетние снетки летом встречаются по всему озеру.

Таблица 13

Средняя длина (мм) и соотношение созревших и несозревших сеголетков снетка в различных районах Белого озера в ноябре 1967 г.

	Центральная часть			Устье р. Ковжи			Река Ковжа (10 км выше устья)		
	средняя длина	экз.	%	средняя длина	экз.	%	средняя длина	экз.	%
Самцы	52.5	12	7.8	55.0	58	36.0	57.5	9	27.0
Самки	56.5	11	7.2	56.0	43	26.8	62.0	24	73.0
Несозревшие	47.7	128	85.0	51.0	60	37.2	—	—	—

В июне 1967 г. наибольшие их уловы наблюдались в центральных районах водоема — до 1308 экз. за одно пятиминутное траление. Здесь в глубоких участках держались наиболее крупные особи (табл. 14). Двухлетние рыбы составляли основную массу в уловах в дневное время (до 97%) трехлетки же встречались лишь единицами (3%). Ночью, наоборот, до 85.8% траловых уловов составляли крупные особи. Повидимому самые старшие особи в популяции в летний период днем держались в придонном слое воды, что затрудняло их лов. В толщу воды они поднимались только ночью. Длина первых колебалась в пределах 50—70 мм, трехлеток — 70—90 мм (рис. 5).

К сентябрю относительная численность рыб 2-х и 3-хлетнего возраста в уловах уменьшилась, а сеголетков наоборот увеличилась. Таким образом в течение лета произошло изменение возрастного состава рыб в озере. Подобное явление было отмечено для Псковско-Чудского озера, в котором в начале июня в массе ловились отнерестившиеся годовики снетка. После летнего запрета осенью в уловах преобладали сеголетки, а годовики встречались лишь единицами (Петров, 1940). Сопоставляя возрастной



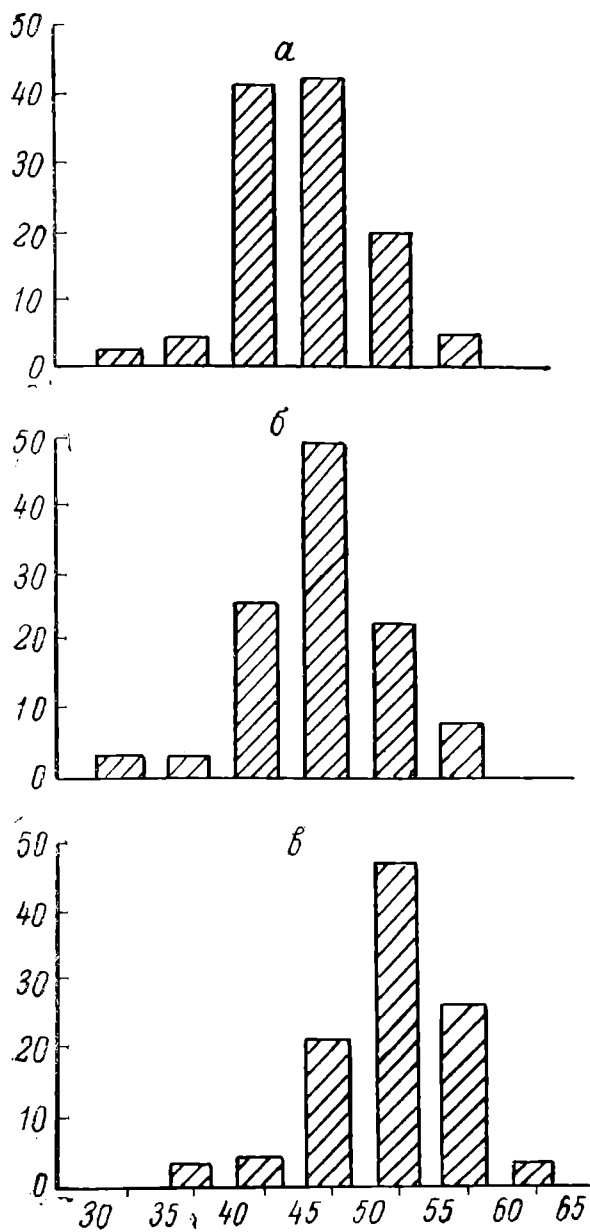


Рис. 4. Размеры сеголетков в разных районах Белого озера в сентябре 1967 г.  
 а — северо-восточное побережье; б — центральная часть, в — юго-восточный район. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм.

Средние размеры (мм) двухлеток сетка в Белом озере в июне 1967 г.

Участок лова	Восточный разрез		Центральные разрезы				Западный разрез	
	I		III		IV		V	
	экз.	длина	экз.	длина	экз.	длина	экз.	длина
Южный Центральный Северный	50	$52.08 \pm 0.58$	63	$54.56 \pm 0.52$	105	$53.77 \pm 0.41$	69	$51.84 \pm 0.59$
	50	$52.40 \pm 0.66$	50	$54.81 \pm 0.61$	99	$54.96 \pm 0.46$	79	$52.62 \pm 0.45$
	23	$51.61 \pm 0.75$	50	$55.94 \pm 0.42$	38	$54.66 \pm 0.76$	—	—
	39	$50.10 \pm 0.76$	58	$54.86 \pm 0.57$	12	$49.42 \pm 1.58$	—	—
Средние по раз- резам	162	$51.64 \pm 0.35$	221	$54.96 \pm 0.27$	254	$54.17 \pm 0.29$	148	$52.26 \pm 0.37$

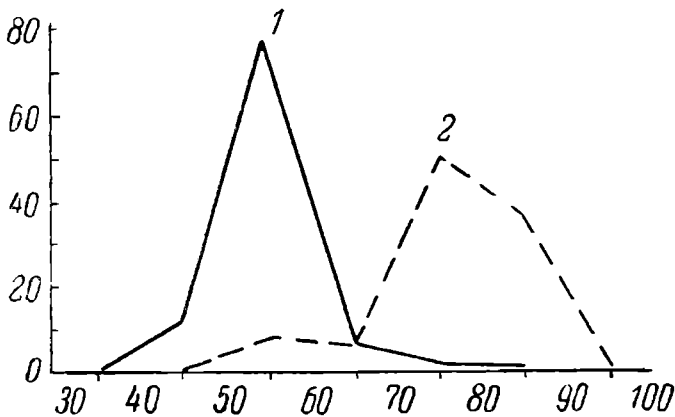


Рис. 5. Размеры рыб в светлое и темное время суток. 1 — светлое, 2 — темное время суток; По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм.

состав летних и осенних уловов, автор пришел к выводу, что снеток после нереста погибает. Мы считаем, что в мелководных озерах преобладание сеголетков в осенних уловах наблюдается в результате территориального разобшения молоди и взрослых рыб. К сентябрю в Белом озере, например, двух- и трехлетние рыбы покидают центральные участки водоема и уходят в реки. В этот период они не образуют значительных скоплений: максимальный улов в р. Ковже в 1967 г. составил всего 41 экз. Перед ледоставом самые крупные и старшие в популяции особи скапливаются в нижнем течении рек, образуя довольно большие концентрации. В ноябре 1967 г. уловы в реке колебались от 64 до 490 экз., состояли они преимущественно из двух и трехлетних рыб (рис. 6; табл. 15).

Наиболее многочисленная часть популяции — сеголетки — зимуют в озере. Самые мелкие из них, ювенильные, особи держатся в центральных районах, рыбы с начавшей созреть половой системой группируются возле устьев рек, и лишь единичные наиболее крупные сеголетки (преимущественно самки) поднимаются в реки. Из взрослой части популяции в озере остается лишь около 22% особей, которые представлены самыми мелкими двухлетками (преимущественно самцами — 68,6%). Основная масса взрослого крупного снетка, среди которого преобладают самки, поднимаются в реки (рис. 6; табл. 15).

В Ладожском озере, в отличие от Белого и других мелководных озер, молодь корюшки в первый месяц после выклева проводит в разных экологических условиях. Например, личинки, выклюнувшиеся из икры, отложенной в предустьевом участке р. Волхов, сразу скатываются в Волховскую губу, а с нерестилиц, рас-

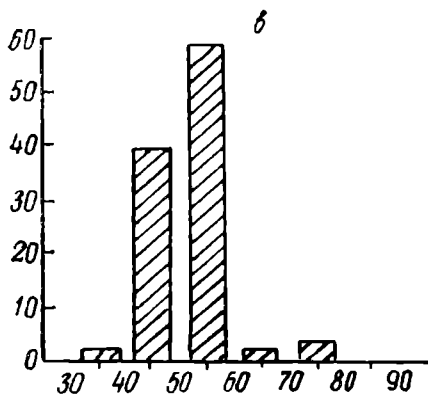
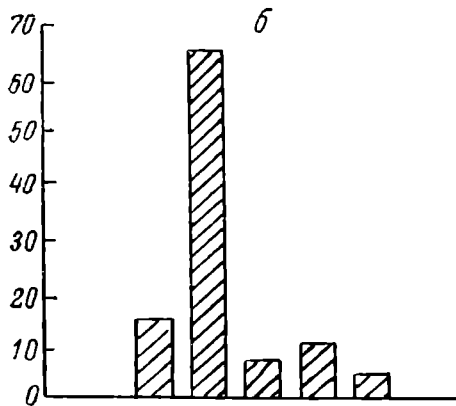
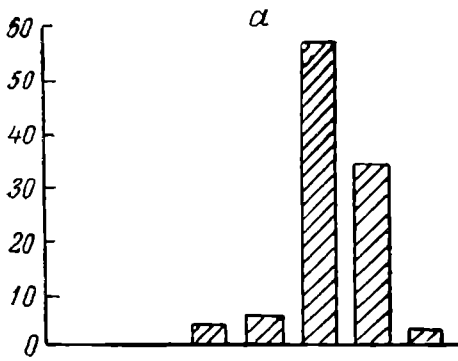


Рис. 6. Размеры снетка в озере и в реке в ноябре 1967 г.  
 а — река Ковжа, б — предустьевой район, в — центральная часть. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм.

Средние размеры, вес и соотношение полов у снетка старшего возраста  
в ноябре 1967 г.

Пол рыб	Белое озеро						Р. Ковжа						
	1+			1+			1+			2+			
	длина, мм	вес, г	число экз.	длина, мм	вес, г	число экз.	длина, мм	вес, г	число экз.	длина, мм	вес, г	число экз.	%
Самцы	72.5	3.0	28	68.6	76.9	3.5	64	29.8	79.0	3.6	1	5.0	
Самки	77.3	3.7	13	31.4	78.9	3.7	143	70.2	82.7	4.0	20	95.0	

положенных в самой реке, выносятся в те же районы в течение месяца. По данным Н. Т. Архипцевой (1975), различия длины и веса молоди с речных и озерных нерестилищ сохраняются в течение первого месяца жизни, пока она держится в разных районах (табл. 16).

Молодь, родившаяся на речных нерестилищах растет быстрее. К началу июня ее средние длина и вес выше, чем у корюшек, родившихся на предустьевых нерестилищах. В последующий период сеголетки держатся вместе в поверхностных горизонтах эстуариев крупных рек (Архипцева, 1975, 1977). Летнее и осенне-зимнее распределение молоди корюшки в Ладожском озере не изучено.

Взрослые рыбы после окончания нереста скатываются в озеро. В начале лета они держатся разреженно и лишь к середине июля начинают концентрироваться в предустьевых районах рек. В летнее время особи младших возрастов — от 1 до 3 лет, так называемая «мелкая корюшка» — нагуливаются на глубинах 10—15 м, тогда как более крупные рыбы (старше 3-х лет) обитают на глубине 16—30 м, придерживаясь слоя с температурой от 6 до 10° (Архипцева, 1977). Волховская губа, устье р. Олонки и предостровные участки озера — основные места обитания взрослой корюшки в течение лета, осени и зимы. Таким образом, в Ладожском озере молодь и старшие рыбы оказываются территориально разобщенными в течение всего годового цикла.

В пелагиали Рыбинского водохранилища основные скопления снетков образуются над бывшими руслами рек и их притоков, над озерами и другими значительными углублениями дна, а также на прирусловых участках глубоководной поймы. Площадь, на которой летом обитает снеток занимает 4—15% всей площади плесов или 5,4—7,3% ложа водохранилища (рис. 7) (Пермитин, Половков, 1978). Таким образом, не вся глубоководная часть водохранилища (батиналь занимает около 22,5% площади водоема) занята популяцией этого вида, а только наиболее продуктивные по биомассе кормового зоопланктона участки (Половкова, Пермитин, 1981).

В водохранилище молодь снетка рождается на озерных и речных нерестилищах, нередко удаленных друг от друга на значительные расстояния (см. гл. Размножение). Поэтому в первые 3 месяца сеголетки обитают в районах, характеризующихся разными температурными и кормовыми условиями. На речных нерестилищах молодь выклеивается раньше, чем на озерных (Иванова и др., 1970, б). Из верховьев реки Ильдь личинки скатываются быстро. Уже через 2 недели после выклева из икры они в массе встречаются в среднем течении реки, на расстоянии более 3-х км ниже нерестилища. Дальнейшее продвижение молоди по реке проходит значительно медленнее. Расстояние в 4—5 км до устья она проходит за 1—1,5 месяца. Личинки держатся в русле реки на глубине 2—4 м. Первыми из реки выносятся наиболее мелкие особи (табл. 17).

Размеры личинок корюшки в устье и в р. Волхов в мае, июне 1967 г.  
(Архипцева, 1975)

Дата	Устье						Река				К-во экз.	К-во экз.		
	Длина, мм		вес, мг		среднее	колебания	длина, мм		среднее	колебания			вес, мг	среднее
	колебания	среднее	колебания	среднее			колебания	среднее						
	колебания	среднее	колебания	среднее	колебания	среднее	колебания	среднее						
22 мая	7-1.0	8.5	0.3-1.0	0.7	9-10	9.2	—	—	1	30				
24 мая	9-11.5	10.5	1.0-1.5	1.1	9-13	11.2	0.6-4.0	1.8	26					
29 мая	8.6-14.7	11.6	1.0-5.5	1.9	12-15.5	14.5	3.5-9.0	6.2	12					
30 мая	7.0-15.0	10.1	0.8-7.0	1.6	9.7-15.5	12.6	2.0-9.5	4.7	10					
2-5 июня	—	—	—	—	9.4-15.7	12.8	1.5-10.0	4.4	55					

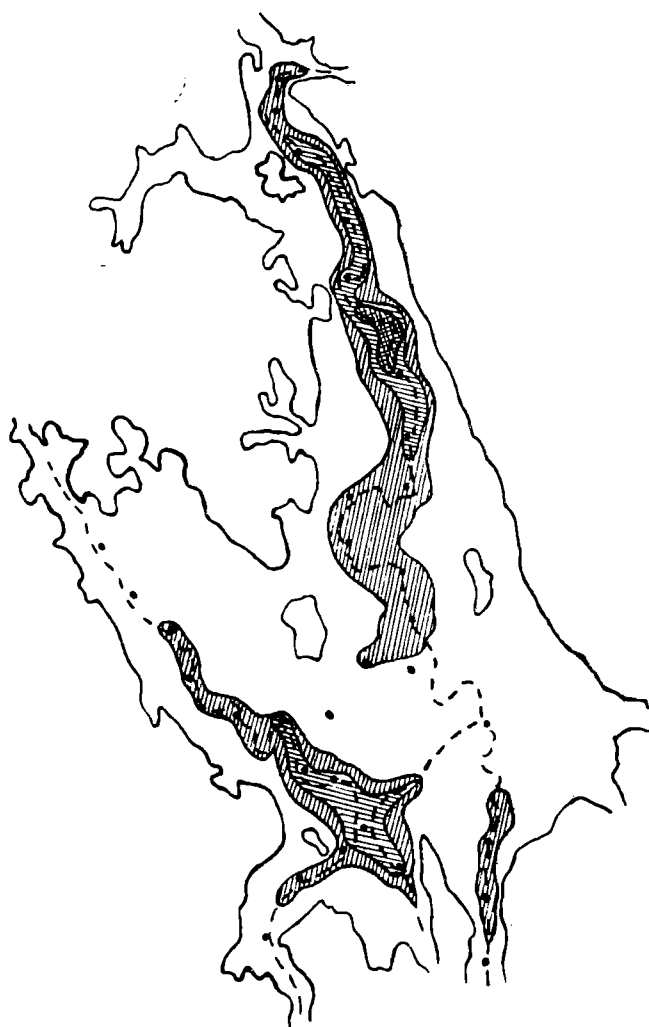


Рис. 7. Распределение нагульных скоплений снетка (июль — август 1971 г.) по: Пермитин, Половков, 1978.  
 Величина уловов: 1 — 5000 и больше экз.; 2 — 1000—5000; 3 — 100—1000; 4 — 10—100 экз. в ед. времени.



## Средняя длина, вес и упитанность личинок снетка в р. Ильдъ в нижней части Волжского плеса \*(5 июня 1967 г.)

Районы	Температура воды	Число экз.	Длина, мм	Вес, мг	Упитанность
<b>р. Ильдъ</b>					
8 км от устья	16—21°	12	13.5±0.14	7.25±0.66	0.313±0.013
2 км от устья		80	14.1±0.07	6.08±0.48	0.221±0.011
Устье		13	12.3±0.06	4.70±0.58	0.307±0.012
Нижняя часть Волжского плеса	11—16°	13	11.8±0.46	4.57±0.85	0.264±0.011

Как показано в таблице, «речная» молодь в начале лета крупнее «озерной». Относительно высокая температура воды способствует более раннему развитию зоопланктона в реке по сравнению с центральными участками водохранилища, что в свою очередь приводит к ускорению роста «речной» молоди (рис. 8).

Из нерестовых рек скат молоди заканчивается к началу июля. Вся молодь из многочисленных притоков водохранилища спускается по русловым частям плесов и движется к эстуарному озеровидному району водохранилища. Длительность ската молоди с речных нерестилищ зависит от сроков нереста производителей и

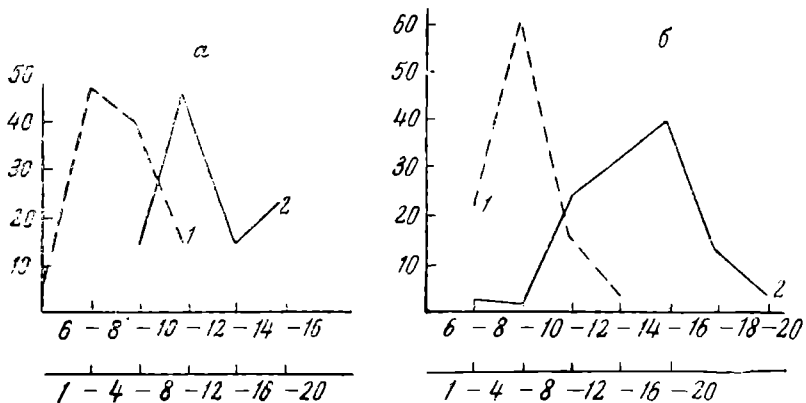


Рис. 8. Размеры и вес молоди снетка в различных участках Волжского плеса в июне 1967 г.

а — на границе эстуарного и нижнего участков, б — в реке Ильдъ. 1 — вес тела рыб, мг; 2 — длина, мм. По оси ординат — число рыб, %; по верхней оси абсцисс — длина тела, мм; по нижней оси абсцисс — вес тела, мг.

\* В нижней части Волжского плеса обитает молодь, родившаяся на озерных нерестилищах.

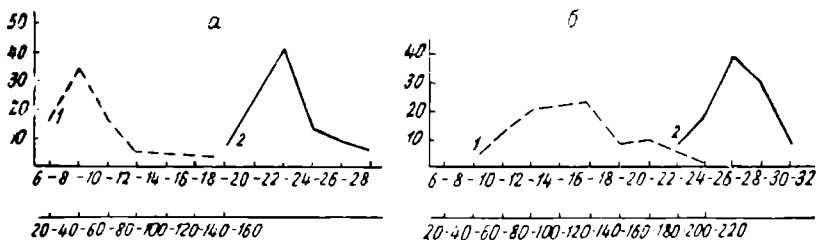


Рис. 9. Размеры и вес молоди снетка в июле 1967 г.  
 а — эстуарный участок, б — средний участок плеса. 1 — вес тела рыб, мг; 2 — длина, мм. По оси ординат — число рыб, %; по осям абсцисс — длина (верхняя), мм, вес (нижняя), мг.

гидрометеорологических условий года. Обычно скат полностью заканчивается к началу или середине августа. Дольше всех задерживаются на речных участках наиболее крупные сеголетки. Территориальное разобшение крупной и мелкой молоди в июне — июле приводит к дальнейшему усилению различий ее длины и веса, т. к. условия откорма в эстуарии плеса в первой половине лета хуже, чем в речных участках (рис. 9).

Таким образом, сеголетки, выклюнувшиеся из икры на озерных и речных нерестилищах, в течение первых трех месяцев жизни находятся в разных экологических условиях. Озерная молодь уже в конце мая — начале июня выносится в расширенную часть плеса, где водная масса прогревается значительно медленнее, и условия нагула в этот период хуже, чем в реках. «Речные» сеголетки попадают в те же участки только через 2—3 месяца.

В августе вся молодь снетка, скатившаяся с различных нерестилищ нагуливается в эстуарных районах плесов. Отдельные ходовые стайки объединяются, образуя более крупные скопления преимущественно в поверхностных и средних горизонтах. Средняя многолетняя температура воды в этот период — 17,9°. Уже в конце августа — начале сентября начинается обратная миграция молоди в плесы. Ювенильные особи остаются в эстуарии. Начавшие созревать рыбы перемещаются в средние участки плесов. Самые крупные из них поднимаются в верховья. Таким образом, в низовьях плесов — промежуточных этапов пути следования молоди — соотношение ювенильных и созревающих сеголеток в течение осени меняется (табл. 18).

Таблица 18

Соотношение незрелых особей и созревших самцов и самок снетка в сентябре 1967 г. в устьевом участке плеса (в %)

Даты	Неполовозрелые	Половозрелые		Всего рыб, экз.
		самцы	самки	
13.IX	24	42	34	129
30.IX	46	31	23	146

Основная масса молоди зимует в нижних участках плесов.

Взрослые рыбы весной после распаления льда скапливаются на нерестилищах в низовьях плесов и их притоках (Иванова и др., 1970 а). После нереста они небольшими стаями уходят с речных нерестилищ в озерную часть. Скот происходит волнообразно. Первые «волны» состоят из особей, нерестившихся на озерных нерестилищах. Они, представленные в основном младшими возрастными группами (1+, 2+), спускаются в эстуарий уже к началу июня (табл. 19). Следующие «волны» состоят из рыб, не-

Таблица 19

Средние размеры, вес и возраст снетка в низовье Волжского плеса в мае — июне 1967 г.

Районы	Дата лова	Возраст, годы	Средняя длина, мм	Средний вес, г	Число рыб
Низовье плеса (Остров Шуморовский)	25 мая	2	75.6	3.8	66
	6 июня	2	80.8	4.4	34
		3	87.0	5.9	6
	15 июня	2	80.7	5.2	32
		3	88.9	7.3	11
		4	98.0	10.2	1
Озерная часть водохранилища, 10 км ниже острова Шуморовского	6 июня	1	57.6	1.6	5
		2	75.0	3.8	35
	15 июня	1	73.0	4.5	2
		2	78.6	5.3	36
		3	86.3	6.8	3

нерестившихся в притоках нижнего, среднего и верхнего участков плеса. Это более старые и крупные рыбы. По-видимому, такой импульсный скот зависит от удаленности нерестовых притоков от озерного плеса, времени пребывания рыб на местах размножения, от сроков и растянутости нереста. Снеток перемещается небольшими стайками, делая остановки в местах поворота бывших русел. Его скопления в этих местах в отдельные периоды то увеличиваются (до 200 экз. за одно траление), то уменьшаются (до 30 экз). Такое временное возникновение и быстрое распадение скоплений характерно для всего периода ската.

#### 4.2. Нагульные скопления и миграции.

К началу июля весь взрослый снеток концентрируется для нагула в эстуариях плесов, образуя отдельные большие скопления различной формы и плотности. В качестве примера рассмотрим структуру одного из скоплений снетка в Волжском плесе

водохранилища. Весь взрослый снеток плеса концентрируется для нагула в низовье, протяженностью около 20 км. Рыбы здесь обычно скапливаются в изгибах бывшего русла Волги. В июле 1967 г. нами (Иванова и др., 1970, а) было обнаружено три скопления, территориально обособленные друг от друга и отличающиеся занимаемой ими площадью (протяженностью 500, 400 и 1500 м). Наиболее мощное из них располагалось на границе Волжского и Центрального плесов. Его форма напоминала вытянутую каплю (рис. 10). Наиболее плотно рыбы держались в головной части, где максимальный улов составил 2770 экз. за 1 траление. Ширина скопления в этой части не превышала 300 м. В 200 м от нее концентрация рыбы снизилась в 2 раза (1300 экз. за 1 траление), а ширина скопления увеличилась примерно до 500 м. Еще через 400 м уловы уменьшились до 600 экз. на одно траление. На этом участке скопление начало сужаться. В самой хвостовой его части уловы не превышали 50 экз. на каждое траление. Вне скопления встречались лишь отдельные особи. По ширине (поперек русла) скопление также распределялось неравномерно. Анализ траловых уловов показал, что количество рыб увеличивалось в месте поворота русла, где оно как бы прижималось к крутому левому склону.

По вертикали уловы снетка распределялись следующим образом. Наибольшее количество рыб попадало в трал в среднем слое водной толщи на глубине 5—9 м. Глубже встречались лишь единичные особи. В поверхностных горизонтах (до 5 м) взрослый снеток в светлое время суток вообще не встречался. Температура воды в слое, где держался снеток, не превышала 19,8°. У поверхности она достигла 20,5°, а ниже 9 м — 18,5°.

Размерный состав рыб в скоплении был довольно однороден (рис. 10). Основную группу в его центральной, хвостовой и боковой частях составляли рыбы длиной 70—90 мм. В местах наибольшей концентрации (в головной части косяка и у левого склона русла) размерный ряд был наиболее широк (рис. 10 а, в, г), в участках с пониженной плотностью — уже (рис. 10 б). Скопления снетка в штилевую погоду не совершали сколько-нибудь значительных перемещений и сохранялись в течение всего месяца. При ветреной погоде они разбивались.

С августа начинается распадение нагульных скоплений рыб. К концу месяца плотность наиболее крупных скоплений уменьшается в 4 раза, к середине сентября — в 5 раз по сравнению с июлем (Иванова и др., 1970, а). Скопления как бы растягиваются по всей длине плесов от устья до верховьев. К концу октября — началу ноября в эстуарных частях плесов их плотности уменьшаются в 48 раз по сравнению с июлем. В низовьях в этот период ловится только самый мелкий снеток. Поздней осенью 1967 г. в Волжском плесе, например, его средний размер составил 60,7 мм, а вес — 2,1 г., тогда как в конце августа средняя длина рыб в этом районе достигла 90 мм, а вес — 6,9 г. В низовьях плесов перед ледоставом

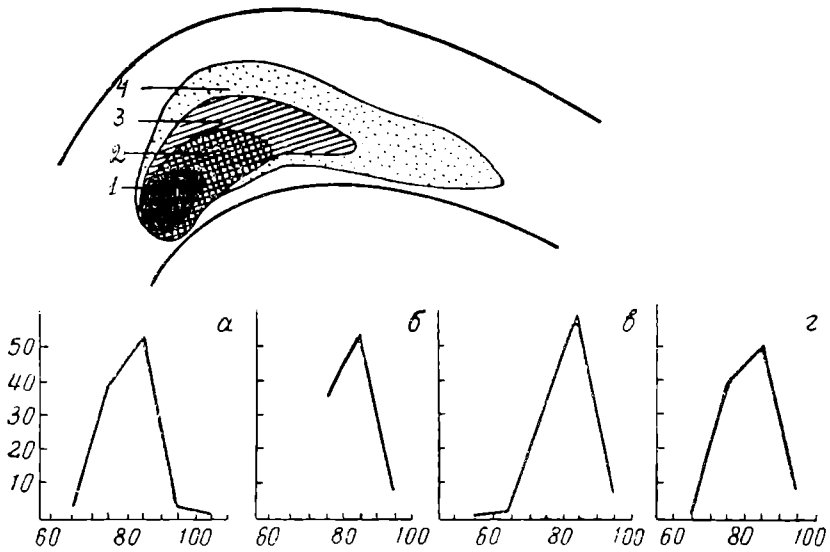


Рис. 10. Структура скопления снетка и размеры рыб в отдельных его участках: а — в центре скопления, б — в хвостовой части, в — у правого склона русла, г — у левого склона русла. 1 — 2770 экз. рыб, 2 — 1300 экз., 3 — 600 экз., 4 — менее 30 экз. на каждое траление. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм.

остаются преимущественно сеголетки (табл. 20). Места зимовки снетка рассредоточены по всем плесам.

Таким образом, для популяции снетка Рыбинского водохранилища характерна временная локализация отдельных размерно-

Таблица 20

Средние размеры, вес и возраст снетка в эстуарном и верхнем участках Волжского плеса в октябре — ноябре 1967 г.

Участки плеса	Возраст, годы	Средняя длина, мм	Средний вес, г	Количество рыб	
				экз.	%
Эстуарный	0+	57.8	1.7	95	87.3
	1+	78.4	4.9	5	4.6
	2+	83.0	5.9	9	8.1
Верхний	0+	63.4	2.4	19	10.5
	1+	75.4	4.4	67	37.3
	2+	94.2	8.3	72	49.0
	3+	102.5	10.8	22	12.2

возрастных групп. Молодь и взрослые особи держатся в одном районе — низовьях плесов только летом. В остальное время года они пространственно разобщены. Мелкие (молодые) особи большую часть года проводят в озерной части, а крупные (старшие) рыбы поднимаются в речные участки плесов. Чем старше и крупнее снетки, тем большее расстояние вверх по плесам они проходят.

Приведенные данные свидетельствуют, что по образу жизни и особенностям распределения молодь ладожской и рыбнинской популяций имеет много общих черт с озерными снетками. Сеголетки снетка и молодь ладожской корюшки нагуливаются летом в центральных участках мелководных озер или эстуариях плесов (Рыбниское водохранилище) и приустьевых пространствах рек (Ладожское озеро). Зимуют они в тех же районах, частично перемещаясь ближе к устьям рек или низовьям плесов. Взрослые особи во всех водоемах только в период нагула обитают вместе с молодью. Осенью и весной они поднимаются в реки или средние и верхние участки плесов водохранилищ, где зимуют и размножаются. Таким образом, по особенностям распределения рыбы одного возраста в отдельных популяциях имеют больше сходства, чем особи разного возраста в одном и том же водоеме.

## Глава V.

### РАЗМНОЖЕНИЕ

#### 5.1. Возраст полового созревания, гаметогенез и возможность повторного нереста у рыб «снетковых» популяций.

В снетковых популяциях рыбы впервые созревают на первом или втором году жизни. В Псковском озере основная масса снетка созревает на первом году жизни, а в соседнем с ним Чудском — на втором (Петров, 1940). В Белом озере у одного поколения (1971 г.) относительная численность сеголеток с начавшими созревать половыми железами в осенних уловах составила 0,2, у другого (1977 г.) — 23 и у пяти поколений — от 55 до 95% (1972, 1973, 1974, 1975 и 1976 гг.). В Рыбинском водохранилище, из 8 прослеженных нами поколений, у одного (1978 г.) доля созревающих сеголеток составила 4, у двух — 32 и 37 (1969, 1971 гг.) и у четырех — от 58 до 85% (1967, 1968, 1973 и 1974 гг.). В средневолжских водохранилищах молодь созревает преимущественно на первом году жизни. В Горьковском водохранилище доля сеголеток с половыми железами в III стадии зрелости в уловах 1966, 1972 и 1979 гг. составляла соответственно: 87, 76 и 95%; в Куйбышевском — в 1969, 1971 и 1979 гг. — 65, 70 и 87%. Исключение среди «снетковых» водоемов составляет Валдайское озеро, где массовое созревание рыб иногда происходит на третьем году жизни (Чумаевская — Световидова, 1945).

В популяциях корюшкового типа рыбы созревают в возрасте от 2-х до 4-х лет (Архипцева, 1969). Зрелые годовики в нерестовых уловах в Волховской губе встречаются редко, по данным Н. Т. Архипцевой (1969), они в среднем составляют около 6%. Наибольшее их количество (16%) за десять лет наблюдений было отмечено в 1961 г. (Архипцева, 1968).

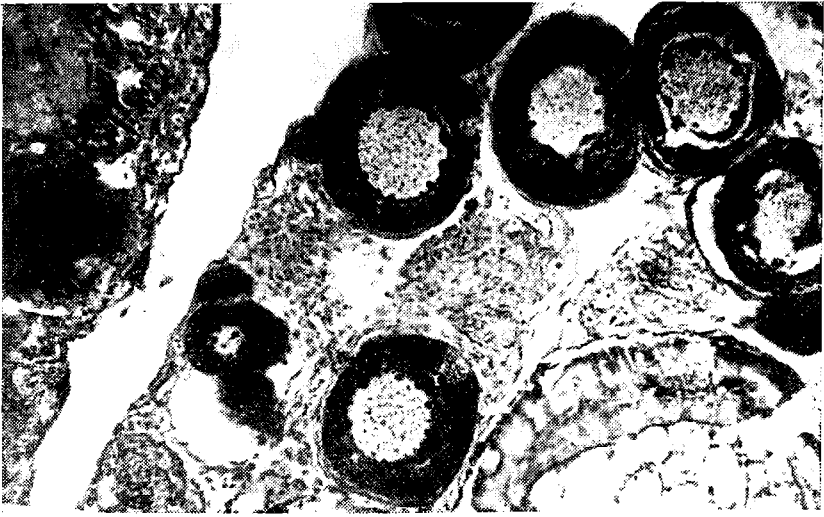
Многие исследователи (Арнольд, 1925; Kendall 1926; Дрягин, 1934; Петров, 1940 и др.) склонны считать, что снеток нерестится только один раз в жизни и вскоре после нереста погибает. Основанием для такого заключения служат, главным образом, факты резких периодических колебаний численности, а иногда и практически полное исчезновение рыб в разных водоемах в отдельные годы. Ю. Е. Лапин (1955) пришел к выводу, что снетки Рыбинского водохранилища, которые хорошо растут на первом году жизни и достигают половой зрелости в годовалом возрасте, погибают после первого нереста. Лишь некоторые особи из числа созревших на втором году жизни, по мнению этого автора, могут созревать и нереститься повторно.

Наши наблюдения за биологическими особенностями рыбинского снетка в 60-х и 70-х гг., свидетельствующие об удлинении продолжительности его жизни при сохранении времени наступления половозрелости на 1—2 года, позволили предположить наличие повторности икротетания у рыб этой популяции. Для проверки этого предположения В. М. Володин (1974) провел гистологическое изучение гонад взрослых особей рыбинской и белозерской популяций в весенне-летне-осенний периоды их развития. Данные, полученные этим исследователем, сводятся к следующему.

После нереста, который у рыбинского и белозерского снетка обычно происходит в начале — середине мая, яичники самок заполнены пустыми и спавшимися фолликулами, оставшимися после вымета зрелой икры. Довольно часто встречаются и отдельные невыметанные остаточные икринки (см. рис. 11 а), причем число их иногда может доходить до нескольких десятков штук. Помимо пустых фолликулов и остаточных икринок, в половых железах имеется большое количество ооцитов синаптенного пути развития и разных стадий протоплазматического периода роста. Они служат «резервным фондом», по выражению П. А. Дрягина (1949), из которого будет развиваться икра к последующему сезону размножения. У большинства самок этот резерв довольно велик. По подсчетам на срезах количество молодых ооцитов обычно превышает число пустых фолликулов и остаточных икринок. В конце мая у части особей развитие очередной генерации ооцитов из периода протоплазматического роста вступает в фазу краевой вакуолизации плазмы (см. рис. 11 б).

К середине июня фолликулы, оставшиеся после вымета зрелой икры предыдущей генерации, в значительной степени спадают и уменьшаются в размерах. Остаточные икринки начинают резорбироваться. Развитие ооцитов старшей генерации переходит

а



б

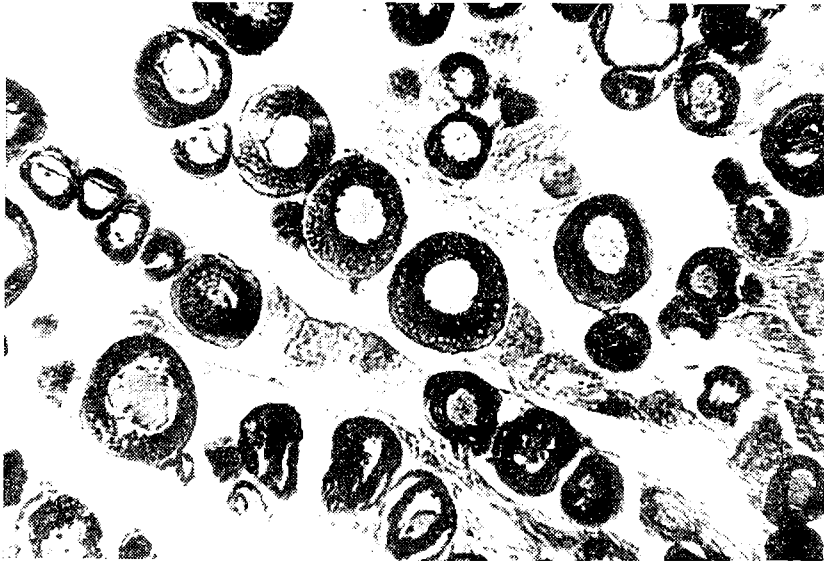
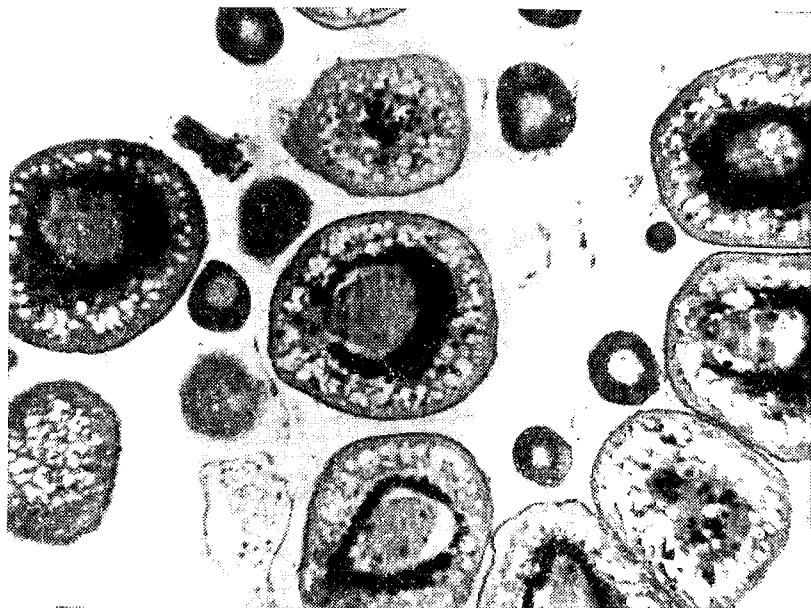


Рис. 11. Оогенез рыбного снетка.

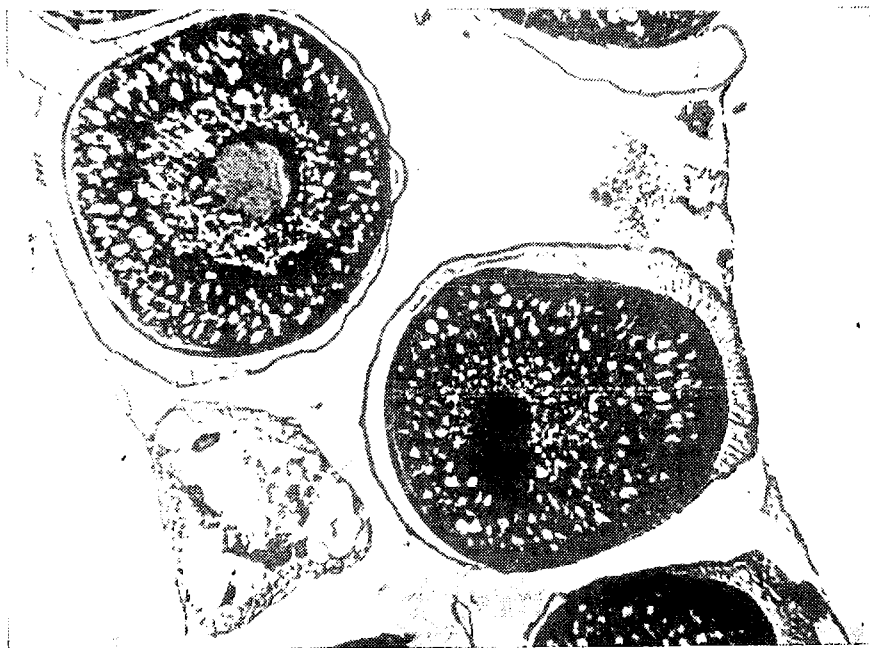
а. Послеперестовое состояние яичника (увел.  $7 \times 20$ ). Конец мая. На фотографии видны спавшиеся фолликулы, остаточная резорбирующая икринка, ооциты протоплазматического периода роста. Гематоксилин с докраской пикроиндигокармином;  
 б. Начало краевой вакуолизации плазмы (увел.  $7 \times 9$ ). Начало июня. На фотографии видны спавшиеся фолликулы — следы прошедшего нереста. Гематоксилин с докраской пикроиндигокармином;  
 в. Вакуолизация плазмы и первоначальные этапы накопления жира (увел.  $7 \times 9$ ). Начало августа. Видна остаточная икринка в конце резорбции. Осьмиевая кислота с докраской световым зеленым;  
 г. Первоначальное накопление желтка (увел.  $7 \times 9$ ). Середина октября. Хорошо видна остаточная резорбирующаяся икринка. Гематоксилин с докраской пикроиндигокармином;  
 д. «Инкапсуляция» резорбирующейся остаточной икры (увел.  $7 \times 9$ ). Середина июля. Гематоксилин с докраской пикроиндигокармином,

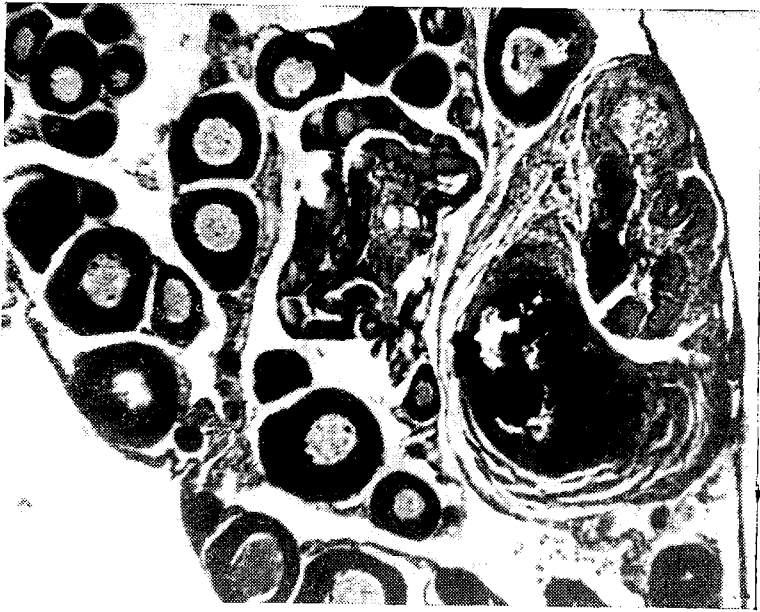


B



Г





в фазу краевой вакуолизации уже примерно у половины самок. В июле заканчивается процесс атрезии спавшихся фолликулов. Лишь у некоторых самок на срезах с яичника удается найти их остатки в виде отдельных небольших групп клеток фолликулярного эпителия с липофусцином. К началу августа следы прошедшего нереста можно обнаружить лишь по наличию резорбирующихся остаточных икринок. К этому времени протоплазматический рост ооцитов очередной генерации заканчивается в яичниках всех без исключения самок. У половины из них в ооцитах, помимо продолжающейся краевой вакуолизации плазмы, в вакуолях околядерной зоны начинает накапливаться жир (см. рис. 11 в). Кроме ооцитов старшей генерации и резорбирующейся остаточной икры, в яичниках присутствуют, естественно, и ооциты «резервного фонда» на различных стадиях развития. В начале сентября не удается обнаружить даже следов фолликулов, оставшихся после вымета икры. Ооциты старшей генерации всех без исключения самок находятся в фазе краевой вакуолизации и жиронакопления.

Гораздо дольше, чем атрезия фолликулов, происходит процесс резорбции остаточных икринок. Следы последних заметны на срезах даже в середине октября в виде отдельных довольно редко встречающихся фолликулов с остатками желтка или оболочек, а иногда и пустых (см. рис. 11 г). Изредка остаточные икринки обрастают соединительной тканью яичника и как бы инкапсулируются (см. рис. 11 д). В начале октября в плазме ооцитов некоторой части самок появляются глыбки желтка. К середине

этого месяца процесс накопления желтка идет уже у подавляющего большинства особей.

В зимний период наблюдения над развитием половых желез корюшек не проводились. Однако на основании просмотра проб, собранных в преднерестовый период 1972 г., в которых следы нереста прошлого года не были обнаружены ни разу, В. М. Володин (1974) пришел к выводу, что в течение зимних месяцев окончательно исчезают все следы прошедшего нереста. У старшей генерации продолжается накопление желтка, идет увеличение ооцитов до дефинитивных размеров.

Исследования, проведенные В. М. Володиным, показали, что повторность созревания снетков можно установить по наличию естественных меток в гонадах. Такими метками могут служить атретические фолликулы или следы их в половой железе в период пачала трофоплазматического периода роста ооцитов «резервного фонда», а также присутствие остаточной икры, резорбирующейся длительное время.

Описанные выше результаты наблюдений за состоянием половых желез рыбинского снетка в период с конца мая по середину октября 1971 г. суммированы в таблице 21. Можно видеть, что фолликулы, оставшиеся после вымета зрелой икры, и группы клеток фолликулярного эпителия сохраняются в яичнике до середины июля. В это время уже у половины самок начинается краевая вакуолизация плазмы в ооцитах следующей генерации, а у остальных заканчиваются последние стадии периода протоплазматического роста. Еще дольше сохраняются в половой железе остаточная икра и следы ее резорбции. Последние заметны даже тогда, когда в ооцитах старшей генерации происходит накопление желтка. В 1971 г. остаточная икра имела в яичниках более 60% самок рыбинского снетка. Суммируя число самок только с пустыми фолликулами и количество самок, имеющих остаточную икру, и естественно, пустые фолликулы, находим, что следы нереста в данном году имелись более чем у 80% особей.

В белозерской популяции были исследованы половые железы у 45 самок, пойманных после нереста в конце мая 1971 г. Основную часть яичников в тот период занимали пустые фолликулы, оставшиеся после вымета зрелой икры. Помимо них, в железе присутствовали ооциты синаптевного пути развития и разных стадий протоплазматического периода роста, а у одной из самок развитие части ооцитов старшей генерации даже вступило в фазу краевой вакуолизации плазмы. «Большой резервный фонд» был обнаружен в яичниках 84% изученных особей. У 16% самок имела остаточная икра. Эти неполные данные показывают, что и у белозерского снетка повторность нереста также весьма вероятна, как и у рыбинского.

Таким образом, обнаруженные В. М. Володиным (1974) естественные метки в виде атретических фолликулов и резорбирующейся остаточной икры в разные периоды развития половых желез самок рыбинского и белозерского снетков наряду с другими

данными (Иванова и др., 1969) свидетельствуют о том, что у части особей этих популяций имеет место повторное созревание и неоднократный нерест. Следовательно, их можно отнести уже к полициклическому типу популяций, поскольку известно, что у настоящих моноцикловых рыб, к которым относится, например, летняя кета и горбуша, овогонии и молодые ооциты в яичниках отсутствуют (Иванова, 1956). Что касается других популяций, которые нами самостоятельно не изучены, то возможно, к некоторым из них более подходят термины «условная моноциклия» или «скрытая полициклия» (Дрягин, 1949) и «обратимая моноциклия» (Кузнецов, 1964). Во всяком случае, термин «истинная моноциклия», вероятно, не применим ни к одной из популяций этого вида.

Таблица 21

**Состояние половых желез у самок рыбинского снетка в течение вегетационного периода 1971 г. (количество самок, %): по: Володин, 1974**

Состояние половых желез		Конец мая	Середина июня	Середина июля	Начало августа	Начало сентября	Середина октября
Признаки прошедшего нереста или развития предыдущей генерации	Тотальная резорбция икры.	7.4	17.2	16.0	10.0	—	—
	Наличие отдельных резорбирующихся икринок.	48.3	58.6	63.2	63.3	63.6	83.3
	Только пустые и спавшиеся фолликулы.	44.3	24.2	10.9	—	—	—
	Следы нереста не обнаруживаются.	—	—	10.9	26.7	36.4	16.7
Развитие ооцитов следующей генерации	Протоплазматический рост.	95.6	45.0	58.0	—	—	—
	Вакуолизация плазмы.	3.5	55.0	42.0	47.0	—	—
	Вакуолизация плазмы и накопление жира.	—	—	—	53.0	100.0	2.8
	Накопление желтка.	—	—	—	—	—	97.2
	Наличие «резерва»*	93.1	93.1	74.0	97.0	95.5	2.8
Количество исследованных самок		29	29	19	30	22	36

\* Под «резервом» подразумеваются ооциты синаптенного пути развития и ранних стадий периода протоплазматического роста в количественном соотношении не менее 1:1 к числу ооцитов старшей генерации и пустых фолликулов.

## 5.2. Типы нерестилищ, сроки размножения, нерестовые миграции

По месторасположению в водоемах нерестилища корюшек можно разделить на так называемые «озерные» и речные.

Первые характерны для водоемов, в которых обитают сетковые популяции. Они могут быть расположены в прибрежье, в зоне волнобоя, и на расстоянии до 2-х км и более от зоны береговых зарослей на глубине от 0.4 до 3.7 м (Михеев, 1951; Мешков и Сорокин, 1952; Федорова, 1953 и др.). Грунт на нерестилищах во всех озерах довольно однотипный: твердый песчано-каменистый, покрытый слоем кварцевого песка и гравия (Михеев, 1951). Икра откладывается на разнообразный субстрат как растительный: водяной мох, корни и стебли наземных растений (Чумаевская — Световидова, 1945; Федорова, 1953), так и на минеральный: крупный песок и камни (Самсонов, 1910; Мешков, Сорокин, 1952 и др.).

Речные нерестилища подробно описаны для озер населенных популяциями корюшкового типа (Маркун, 1926; Архипцева, 1975 и др.). В Волхове, например, они расположены на глубине 2—3 м на песчаных и каменистых грунтах вдоль крутого правого берега реки.

В Рыбинском водохранилище существуют оба типа нерестилищ (Иванова, Половкова, 1972). В Волжском плесе водохранилища на протяжении около 100 км нами было обнаружено 16 участков, на которых размножается сеток. Три из них находятся в эстуарии, остальные — в речках и ручьях, впадающих в плес.

Примером «озерного типа» могут служить нерестилища, обнаруженные нами в расширенной эстуарной части плеса (район о. Шуморовского). Ширина плеса здесь достигает 8 км. Русло Волги с глубинами до 15 м проходит недалеко от острова. Ширина русла составляет всего около 0.5 км. Остальные 7.5 км представлены поймой с глубинами на отдельных участках до 9 м. Нерестилища расположены вблизи западного и южного берега острова на песчаных косах, идущих вдоль русла Волги, с глубинами до 4 м.

В расширенной части Волжского плеса встречаются песчаные банки с глубинами 6—8 м. В одном из таких участков, в 500 м от русла Волги, были пойманы производители сетка с текучими половыми продуктами, однако обнаружить икру здесь нам не удалось. Постоянные течения в этих районах практически отсутствуют даже в весенний период (Буторин, Литвинов, 1963).

Иная экологическая обстановка наблюдается на озерных нерестилищах, находящихся в прибрежных участках плеса и устьях рек. Одно из них расположено вдоль правого крутого берега плеса у с. Легково. Протяженность нерестилища составляет около 1.5 км, ширина — всего 150 м. Рельеф дна нерестилища относительно ровный (рис. 12) с глубинами от 3 до 5 м. Грунт каменисто-песчаный, усеян древесными остатками. Икра была обнаружена на древесине, раковинах мертвой дрейссены, мелких

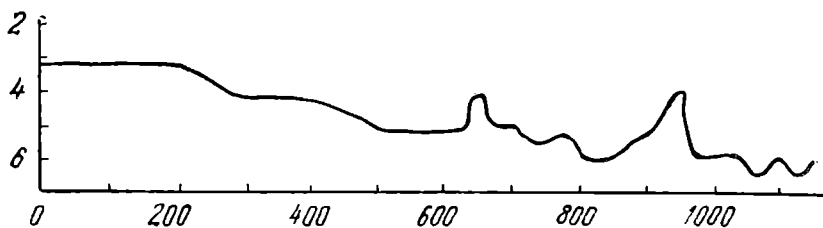


Рис. 12. Рельеф дна в районе нерестилища.  
По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — расстояние от берега, м.

камнях. Пригодный для нереста субстрат расположен узкой полосой на расстоянии 250 м от берега. В 400—500 м от него дно захламлено крупными корягами, полусгнившими пнями. На крупных корягах и пнях, а также на живой дрейссене икры не обнаружено. Нерестилище подобного типа ничем не защищено от волнений. Во время сильных северных, западных и южных ветров происходит перемешивание воды и субстрат, на котором отложена икра, может перемещаться с места на место.

«Речные» нерестилища находятся в верховьях впадающих в плес рек. Наиболее детально была обследована р. Ильдь, впадающая в нижнее течение плеса, приблизительно в 15 км от о. Шуморовского. В р. Ильдь нерестилище расположено выше зоны подпора водохранилища и имеет протяженность около 2 км. Ширина реки в этом районе 10—20 м. Скорость течения в период нереста колеблется от 0.8 до 0.4 м/сек в верхнем участке и от 0.5 до 0.2 м/сек в нижнем. Дно песчаное с большим количеством мелких и крупных камней. Глубины в верхнем течении реки не превышают 30—50 см, а в нижнем они достигают 2—3 м. Участки, на которых производители откладывают икру, расположены отдельными пятнами. Они то расширяются и занимают всю русловую часть реки, то сужаются и вытягиваются в виде узкой полосы вдоль берега. В верховье реки был обнаружен участок протяженностью около 25 м с очень большой плотностью кладок икры. Часто все дно реки здесь бывает усеяно икрой, за исключением узкой полосы заплывного песка вдоль самого уреза воды. Икра откладывается на мелкие камни, песок и на остатки мертвой растительности — листья деревьев, ветки. Икринки, которые попадают на песок, склеиваются в небольшие комочки и как бы инкрустируются отдельными песчинками. Видимо, на песчаном грунте условия для аэрации икры лучше, так как она заилена гораздо меньше, чем на камнях и остатках растительности. В последнем случае икринки иногда переносятся течением воды, и могут забиваться под камни, коряги и попадать в неблагоприятные для развития условия.

Нерест в отдельных водоемах начинается при температуре 3.5—4.8°. Первыми во всех озерах и водохранилищах нерестятся наиболее крупные (старшие) производители. В сетковых водоемах разгар нереста наблюдается при температуре 7—10°. Ко-

лебания температуры в период откладки и инкубации икры у рыб в сетковых водоемах весьма значительны — от 3.5 до 13.5° (Лавин, 1955; Чиркова, 1959 и др.). В глубоководных озерах первая половина нереста, когда размножается крупная корюшка, проходит при температуре воды 3—7°. Средняя продолжительность нереста — около 10 дней. С наступлением теплой погоды и постепенным прогревом воды крупные отнерестившиеся корюшки скатываются в озеро, а к нерестилищам подходят более мелкие производители. Они размножаются при температуре воды 7—13° и используют нерестилища преимущественно озерного типа. Разница в сроках нереста крупной и мелкой корюшки может составлять от 20 до 30 дней. Нерест мелкой корюшки растягивается в отдельные годы до 20 и более дней (Архипцева, 1975).

Сроки размножения рыб на отдельных нерестилищах в Волжском плесе Рыбинского водохранилища не совпадают. Как правило, в крупных реках (Юхоть, Корежечная, Ильдь, Сутка), особенно в их верхнем течении, икра откладывается в конце апреля, когда вода прогревается до 5°. На озерных нерестилищах, как в эстуарии, так и в прибрежных участках плеса, нерест обычно начинается на 6—9 дней позже. Так, в 1970 г. в верховье р. Ильдь нерест начался 30 апреля, на озерном нерестилище у о. Шуморовского — 6 мая, а в эстуарии плеса — 9—11 мая.

Таким образом, корюшки, независимо от типа популяций, во всех водоемах используют нерестилища обоих типов — озерные и речные. Однако степень использования нерестилищ и их значимость для воспроизводства рыб в водоемах разного типа неодинакова.

Во всех озерах, населенных сетковыми популяциями, основная масса рыб постоянно размножается на озерных нерестилищах. Речные нерестилища посещаются производителями нерегулярно. На них размножается незначительная часть нерестовых стад. В Ладожском озере регулярно используются нерестилища обоих типов, но в нем большая часть производителей поднимается и размножается на речных участках. А в Рыбинском водохранилище озерные и речные нерестилища используются рыбами в равной степени.

В большинстве водоемов корюшка, относящаяся к эвритерным видам, — одна из рано нерестующих рыб (Дрягин, 1973).

Нерестовый ход рыб обычно отмечается с распалением льда в апреле — мае, но начало миграций иногда наблюдается еще подо льдом (в марте — апреле). Интенсивность хода, его сроки, размерно-возрастной состав производителей, идущих к местам размножения, зависит от температуры воды, высоты ее уровня и направления ветров (Маркуц, 1926 и др.).

В Белом озере производители начинают передвигаться к нерестилищам еще подо льдом. Нерестовый ход начинается сразу после освобождения рек ото льда (Федорова, 1953). Ежегодно масса снетка скапливается вдоль северо-западного берега озера и в предустьевых районах рек Ковжи, Кемы и др. В Псковско-

Чудском озере формирование и передвижение нерестовых косяков приурочено к моменту таяния льда. Основная масса половозрелых рыб скапливается в предустьевом пространстве р. Великой и на отдельных участках вдоль каменистых берегов озера. Такие же ранние по срокам и небольшие по протяженности весенние миграции снетка описаны П. Ф. Домрачевым и П. Ф. Правдиным (1926) для озера Ильмень. Эти авторы указывают, что весной рыбы концентрируются в основном в устьях рек и входят во многие притоки. По р. Шелони производители поднимаются на расстояние около 10 км от устья. По Ловати — до 35 км. Во всех озерах, где обитают снетковые популяции, основная масса половозрелых особей остается в самом водоеме, и лишь незначительная часть нерестовых стад поднимается для размножения в реки.

В Ладожском озере существенное значение в воспроизводстве корюшки имеют реки Волхов (Маркун, 1926; Архипцева, 1969). Олонка (Смирнова-Стефановская, 1966), Видлица (Винокуров, 1975). Наиболее хорошо изучен нерестовый подход производителей к р. Волхов. Еще до вскрытия льда корюшка собирается стаями вблизи устья реки и начинает входить в реку, когда температура волховской воды достигает 1—3°. По данным М. И. Маркуна (1926), идет корюшка большими косяками, которые держатся преимущественно в русле реки. По его мнению, это обусловлено тем, что корюшки избегают более прогретого побережья. По Волхову они поднимаются на 20—25 км от устья (Архипцева, 1975). Продвижение рыб вверх по реке зависит от скорости течения, которое могут преодолевать только старшие особи в популяции (Маркун, 1926).

Аналогичные данные приводятся А. Ф. Смирновой-Стефановской (1966) и С. П. Винокуровым (1975) для стада ладожской корюшки, размножающихся в реках Олонка и Видлица. В р. Олонке корюшка поднимается на нерестилища, расположенные на расстоянии 20 км от устья. В начале нерестового хода преобладают крупные рыбы, в его разгаре появляются мелкие особи. Последние в конце периода размножения доминируют по численности.

В Волжском плесе Рыбинского водохранилища у снетка наблюдается 2 подхода производителей к нерестилищам — осенний (до ледостава) и весенний (после вскрытия, а также, частично и подо льдом). После окончания летнего нагула в озерной части водохранилища снеток обычно начинает подниматься в Волжский плес. Подъем к верхним участкам начинается задолго до образования льда, а в притоки, расположенные в среднем и нижнем участках — как осенью, так и весной (Иванова и др., 1970). Характер подъема, его мощность, продолжительность и количество производителей, встречающихся перед ледоставом в верховьях плеса, зависит от условий нагула в летний период. Поэтому в отдельные годы может быть более ярко выражен либо осенний, либо весенний подходы. Летом 1967 г. условия нагула взрослых снет-



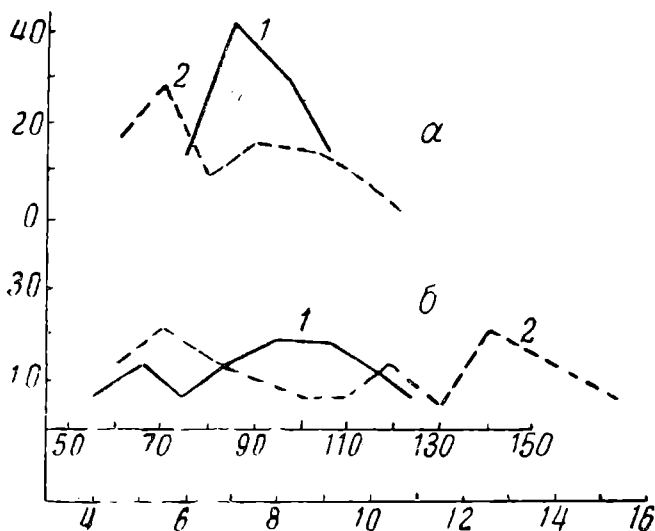


Рис. 13. Размеры и вес снетка в эстуарии и верхнем участке плеса в августе 1967 г. а — в эстуарии, б — в среднем участке. 1 — длина тела, мм; 2 — вес, г. По оси ординат — число рыб, %; по осям абсцисс: длина, мм (верхняя), вес, г (нижняя).

ков были благоприятными. Подъем части рыб в верховья плеса был отмечен уже в начале августа. Первыми с мест откорма начинали мигрировать наиболее крупные, хорошо нагулявшиеся и упитанные рыбы (рис. 13). Осень в том году была теплой и поздней. Температура в верхнем участке плеса 1 ноября достигала 8°. В результате в среднем и в верхнем участках Волжского плеса перед ледоставом осенью 1967 г. уловы составляли в среднем 115 снетков за 1—2-х минутное траление. Летом 1968 г. нагул проходил в менее благоприятных условиях, отход производителей с мест откорма задержался до конца августа. Осенняя миграция была кратковременной, так как уже в конце октября 1968 г. эстуарный участок начал покрываться льдом и температура воды в верховье была всего 2.3°. В результате в верхние участки плеса зашло гораздо меньшее число рыб (уловы составляли в среднем всего по 60 рыб на одно траление). Значительная часть волжского стада осталась на зимовку в озеровидной части водохранилища. В связи с этим весной 1969 г. наблюдался мощный ход производителей из эстуарного района на перестилища нижнего участка плеса. Таким образом, численность производителей в верхних районах плеса, где расположены только речные перестилища, определяется в основном осенним заходом рыб в эти участки.

Интенсивность весеннего нерестового хода зависит от численности рыб, оставшихся на зимовку в центральном плесе водохранилища и гидрологических условий. Весенняя миграция в плес начинается когда эстуарий еще покрыт льдом, а температура воды в этот период в самом плесе — 2.2°. Передвигается снеток исключительно по руслу. Судя по размерно-возрастному составу первых косяков, весенняя миграция сходна с осенней. В этот период неполовозрелые рыбы встречаются в уловах крайне редко. Первыми нерестовый ход начинают наиболее крупные особи из оставшихся на зимовку в эстуарии. Средняя длина самок с гонадами в IV стадии зрелости равна 90.5 мм, самцов — 86.7 мм. По показателям популяционной плодовитости особи, пришедшие весной на речные перестилища, сходны со снетками, которые осенью поднялись в верховья плеса (табл. 22).

Таблица 22

Показатели популяционной плодовитости у снетка из разных участков Волжского плеса (Володин, 1971)

Район и время наблюдения	Средний возрастной состав	Средний половой состав*	Средняя абсолютная плодовитость	Показатель популяционной плодовитости	Число рыб
Верхний участок, осень 1967 г.	2.45	0.57	5432	1263	36
Нижний участок, осень 1967 г.	1.05	0.42	1716	686	1197
Эстуарий, осень 1967 г.	1.26	0.40	2414	766	168
Эстуарий, весна 1968 г.	1.18	0.56	1961	931	286
Р. Пльдь, весна, 1968 г.	2.07	0.47	5090	1107	128

Мощность хода заметно увеличивается, когда температура воды в плесе достигает 4.5°. Уловы возрастают с 28 до 360 рыб на 1—2-х минутное траление. С повышением температуры до 8.3° нерестовый ход заметно сокращается. В конце весенней миграции из эстуария в плес заходят мелкие рыбы (средняя длина самок 66.8 мм, самцов — 65.0 мм), среди которых доля неполовозрелых особей увеличивается до 70%. Таким образом, весенняя миграция снетка Рыбинского водохранилища по основным показателям — температурному порогу, размерно-возрастному составу стай и т. д. сходна с нерестовым ходом ладожской корюшки.

\* В графе дано соотношение самцов и самок.

### 5.3. Состав нерестовых стад.

В нерестовых стадах снетка и корюшки во всех водоемах преобладают самцы (Маркуи, 1926; Чумаевская-Световидова, 1945; Архипцева, 1956 и др.).

В мелководных озерах нерестовые стада состоят из двух, максимум из трех возрастных групп. В Чудском и Белом озерах годовики и двухгодовики составляют до 99% производителей на нерестилищах. Трехгодовалые особи встречаются единицами. Первыми на нерестилища подходят двухгодовики, в середине нереста появляются годовалые рыбы. К концу периода размножения они составляют обычно более половины численности нерестовых стад. Длина размножающихся особей колеблется от 57 до 117 мм. Первыми нерестятся более крупные рыбы (Федорова, 1953; Ефимова, 1967).

В Ладожском озере среди рыб, размножающихся на речных нерестилищах, преобладают особи 3- и 4-х летнего возраста с длиной тела от 120 до 270 мм. Корюшки старшего возраста относительно малочисленны. На озерных нерестилищах — в Волховской губе и устье р. Волхов — размножаются более мелкие рыбы с длиной тела от 65 до 140 мм (Архипцева, 1969).

В Рыбинском водохранилище нами изучен состав нерестовых стад на нерестилищах обоих типов (Иванова, Половкова, 1972). Так же как и в других водоемах, в первых косяках, поднимавшихся весной 1969 г. в притоки Волжского плеса, преобладали самцы (58,5%). В середине нерестового хода, когда его мощность увеличилась, относительная доля самцов сократилась до 30,4%, а в конце соотношение полов было примерно равным. На самих нерестилищах во время размножения соотно-

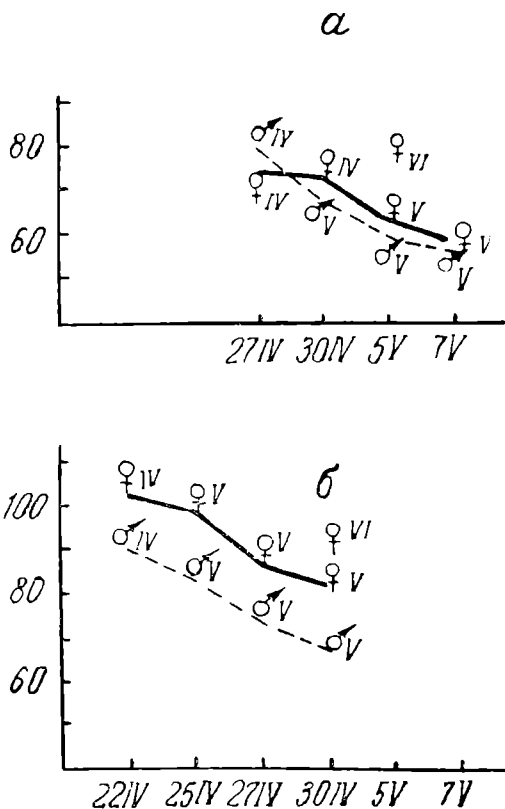


Рис. 14. Размеры самок и самцов снетка в период нереста.

а — у о. Шуморовского, б — в верховье р. Ильдь. По оси ординат — средняя длина тела рыб, мм; по оси абсцисс — даты наблюдений.

шение полов подтверждено тем же изменениям. Так в 1967 г. на нерестилище в р. Ильдь в первые дни размножения самцы составляли 73%. В разгар нереста в результате массового подхода самок доля самцов уменьшилась до 59,2%, а в конце нереста относительная численность самцов возросла до 68%.

Длина рыб на нерестилищах уменьшалась от начала к концу периода размножения (рис. 14). Соотношение отдельных возрастных и размерных групп рыб, которые размножались на разных нерестилищах, представлено в табл. 23 и на рис. 15. Основную массу нерестовых стад в верховье р. Ильдь составляли рыбы крупнее 90 мм. Это двух-, трех- и четырехгодовики — т. е. особи, в основном нерестящиеся повторно. На озерных нерестилищах размножались рыбы длиной 60—80 мм, из которых впервые созревшие годовики составили 77,5%. На нерестилищах, расположенных в устье р. Ильдь, сетки по длине тела и соотношению возрастных групп занимали промежуточное положение (табл. 23) между озерными и речными стадами.

Длина и вес одновозрастных рыб на озерном и речном нерестилищах приведены в таблице 24.

Помимо того, что на речные нерестилища в большей степени поднимаются старшевозрастные производители, даже среди одновозрастных в реках преобладают более крупные особи. Территориальное обособление крупных и мелких производителей в популяции сетка в период нереста, по-видимому, связано с их разной способностью преодолевать течение. Установлено, что при преодолении потока мелкие особи утомляются быстрее, чем крупные (Асланова, 1952).

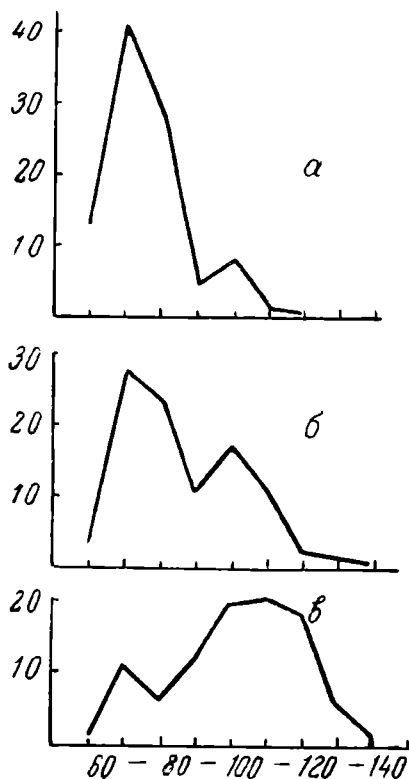


Рис. 15. Размеры сетка на нерестилищах разного типа  
а — у о. Шуморовского, б — в устье р. Ильдь, в — в верховье реки. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — длина рыб, мм.

**Возрастной состав нерестовых стад снетка на нерестилищах Волжского плеса  
(% от общего улова за апрель — май 1968—1970 гг.)**

Места размножения	Возрастные группы				
	1	2	3	4	5
Речное нерестилище					
Верховье р. Ильдъ	22.0	29.5	34.0	13.2	1.3
Озерные нерестилища					
Устье р. Ильдъ	37.5	26.8	31.4	4.7	—
Эстуарий плеса	77.5	16.0	6.5	—	—

Таблица 24

**Средние длина и вес рыб на озерном и речном нерестилище в апреле — мае  
1968 г.**

Биологические показатели	Нерестилище	Возрастные группы				
		1	2	3	4	5
Длина, мм	речное	64.4	86.0	98.0	123.0	139.0
	озерное	58.4	85.0	95.5	—	—
Вес, г	речное	1.8	6.1	7.2	12.4	31.3
	озерное	1.6	5.1	6.8	—	—
Соотношение отдельных возрастных групп, %	речное	10.6	63.5	80.0	100.0	100.0
	озерное	89.4	36.5	20.0	—	—
Число рыб		358	60	45	9	2

Таким образом, экологические условия, в частности, скорость течения в весенний период определяет размерное соотношение рыб на нерестилищах. Мелкие концентрируются на озерных, крупные — на речных. Однако группа мелких производителей качественно неоднородна. Как показано, на озерных нерестилищах основную массу составляют годовики. В каждом водоеме во всех поколениях созревающие на первом году жизни особи имеют более крупные размеры по сравнению с ювенильными (Лапин, 1955; Беянина, 1966; Ефимова, 1967 и др.). Следовательно, годовики, принимающие участие в размножении — это наиболее быстро развивающиеся и растущие особи в популяции. Они нерестятся вместе с 2- и 3-летними рыбами, отличающимися более медленным линейным и весовым ростом (табл. 24) от особей того же возраста, поднимающихся в реки. Этот интересный и важный факт свидетельствует, что на озерных нерестилищах скрещиваются быстрорастущие и рано созревающие годовики с медленнорасту-

щими 2- и 3-летними особями, что способствует сохранению генетического единства всей популяции.

Приведенные данные свидетельствуют, что время наступления половой зрелости различно не только у рыб сетковых и корюшковых популяций. Оно изменяется даже у снетка при вселении его в южные водоемы, т. е. в известной степени регулируется факторами среды. Несмотря на ускоренное развитие воспроизводительной системы для части особей в сетковых популяциях характерна повторность нереста. Характер нерестового хода, сроки и места размножения рыб зависят от соотношения размерно-возрастных групп в каждой популяции. Основная масса впервые созревающих рыб размножается на озерных нерестилищах, созревающих повторно — на речных. Чем выше численность рыб старше 3-х лет в популяции, тем в большей степени ими используются речные нерестилища. Скрещивание на озерных нерестилищах быстрорастущих и рано созревающих годовиков с медленно растущими двух- и трехлетними рыбами поддерживает генетическое единство каждой популяции.

## ПИТАНИЕ

## 6.1. Состав пищи молоди и взрослых рыб

По способу добычи пищи и составу кормовых организмов корюшка относится к группе рыб планктофагов-хищников. В ее рационе во всех водоемах, независимо от трофности, всегда встречаются планктонные ракообразные. Спектр пищи корюшек включает более 20 видов ветвистоусых и веслоногих планктеров. В меньшем количестве в желудках попадают личинки и куколки хирономид и других насекомых. В Ладожском и Онежском озерах корюшка питается мизидами и гаммаридами. Довольно существенное значение в ее рационах в ряде водоемов составляет молодь рыб (Половкова, 1976; Архипцева, 1977; Иванова, 1978 и др.).

Питание личинок снетка наиболее подробно изучено в Рыбинском водохранилище (Стрельникова, Иванова, 1982). Общий пищевой спектр рыб в течение всего постэмбрионального периода достаточно широк. Он включает 3 вида *Rotatoria*, наупиальные и копеподитные стадии подотрядов *Calanoida* и *Cyclopoidea* и 8 видов *Cladocera*. В небольшом количестве встречаются личинки моллюсков (табл. 25).

Этап С. Средняя длина личинок 10.9 мм (9.5—12.0 мм), вес — 2.6 мг (0.5—6.0 мг). Основную массу пищевого комка рыб на этом этапе, по наблюдениям 1979 г., составляли рачки наупиальных и копеподитных стадиях развития — 95.8%. На долю коловраток приходилось лишь 4.2%, из которых доминирующей формой был *Brachionus* sp. На одну личинку в среднем приходилось по 7 экземпляров кормовых организмов (от 2 до 11).

Этап D<sub>1</sub>. Средняя длина личинок 13.7 мм (11.0—16.0 мм), вес — 7.2 мг (2—17 мг). Основу питания личинок составляли копеподиты и взрослые копеподы. Размеры рачков в пище еще незначительны (*Acanthocyclops* — 1.2 мм, *Cyclops* — 1.5 мм). В отличие от предыдущего этапа роль коловраток и рачков наупиальных стадий в питании существенно снизилась. На их долю приходится всего лишь 1.1% от веса пищевого комка. В кишечниках личинок появились представители ветвистоусых ракообразных (3.1%). Из них в этот период отмечены *Diaphanosoma* sp., *Limnosida frontosa*, *Bosmina* sp. У каждой личинки в кишечнике обнаружено в среднем по 9 экземпляров кормовых организмов (от 2 до 21).

, Этап D<sub>2</sub>. Длина личинок 16.0 мм (13.6—19.5 мм), вес — 17.5 мг (11—24 мг). Основу питания личинок, по-прежнему, составляли

Соотношение отдельных групп организмов в пище личинок рыбинского снетка в раннем онтогенезе (в % по весу)

Виды организмов	Этапы развития личинок				
	С	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	Е	Ф
<i>Polyartra</i> sp.	0.2	—	—	—	—
<i>Conochilus</i> sp.	0.6	—	—	—	—
<i>Brachionus</i> sp.	3.4	0.04	—	—	—
Науплии	20.8	1.1	0.3	0.9	0.2
Сореподит	75.0	64.2	42.9	4.9	7.7
<i>Diaphanosoma</i> sp.	—	0.2	3.2	2.4	2.0
<i>Limnospida frontosa</i>	—	1.1	2.1	0.8	—
Молодь клadoцер	—	0.06	—	—	—
<i>Cyclops</i> sp.	—	16.8	19.2	31.1	10.7
<i>Acanthocyclops</i> sp.	—	14.7	30.1	19.6	11.3
<i>Bosmina</i> sp.	—	1.8	2.2	0.3	6.9
<i>Heterosope</i> sp.	—	—	—	23.8	16.6
<i>Daphnia</i> sp.	—	—	—	4.2	2.7
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	—	—	—	0.06	—
<i>Eurytemora</i> sp.	—	—	—	6.4	28.6
Veliger	—	—	—	0.04	0.5
<i>Leptodora kindtii</i>	—	—	—	0.4	11.9
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	—	—	—	5.1	—
<i>Polyphemus pediculus</i>	—	—	—	—	0.4
<i>Sida</i> sp.	—	—	—	—	0.5

рачки на копеподитных стадиях развития, а также взрослые особи этих рачков. На долю веслоногих приходилось до 91% пищевого комка. Увеличилось значение ветвистоусых (9%). Коловратки в пище отсутствовали. В кишечнике одной личинки в среднем насчитывалось до 10 организмов (от 3 до 21).

Этап Е. Средняя длина личинок 18.3 мм (16.2—25.0 мм), вес—25.7 мг (17—44 мг). Спектр питания личинок расширился (табл. 25). Из веслоногих ракообразных в рацион стали входить представители подотряда Calanoida. Из ветвистоусых — *Polyphemus pediculus*, *Daphnia* sp., *Ceriodaphnia* sp. и такой крупный рачок, как *Leptodora kindtii*. Соотношение этих групп организмов по весу следующее: копеподы — 88.5%, клadoцеры — 11.5%. Изредка встречались личинки моллюсков. На каждую личинку в среднем, приходилось по 10 организмов (от 3 до 31).

Этап Ф. Средняя длина личинок 26.8 мм (24—29 мм), вес —



100.0 мг (64—130 мг). В составе пищи личинок на данном этапе веслоногие ракообразные составили 75.1% веса пищевого комка. При этом на долю крупных рачков *Heteroscope* sp. и *Eurytemora* sp. приходилось 45.2%. Из кладоцер доминировала *Leptodora kindtii*. В кишечнике одной личинки в среднем насчитывалось до 25 организмов (от 12 до 37).

Таким образом, приведенные данные показывают, что в Рыбинском водохранилище начиная с этапа E личинки могут захватывать крупных зоопланктеров, даже таких как *Leptodora*. Ранний переход на потребление крупных кладоцер отмечен для личинок и в других водоемах, причем как сеткового (Пермитин и др., 1971), так и корюшкового типа (Архипцева, 1977). Однако в середине лета, когда начинается мальковый период развития, условия нагула молоди в разных водоемах оказываются неодинаковыми. В Белом озере и других сетковых озерах и водохранилищах она питается как мелкими многочисленными *Bosmina* sp, так и крупными ветвистоусыми рачками *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus* (Петров, 1940; Гальцова, 1975; Пихтова, 1981 и др.). В холодноводном олиготрофном Ладожском озере кладоцеры (*Daphnia* sp., *Bosmina* sp. и *Leptodora kindtii*) доминируют в составе пищи сеголеток только в конце их личиночного развития (начало июня). В июле — августе они питаются копеподами (*Cyclops* sp.). Смена пищевых объектов у молоди корюшки в Ладожском озере происходит в соответствии с изменением состава зоопланктонных рачков в кормовой базе (Ахипцева, 1977).

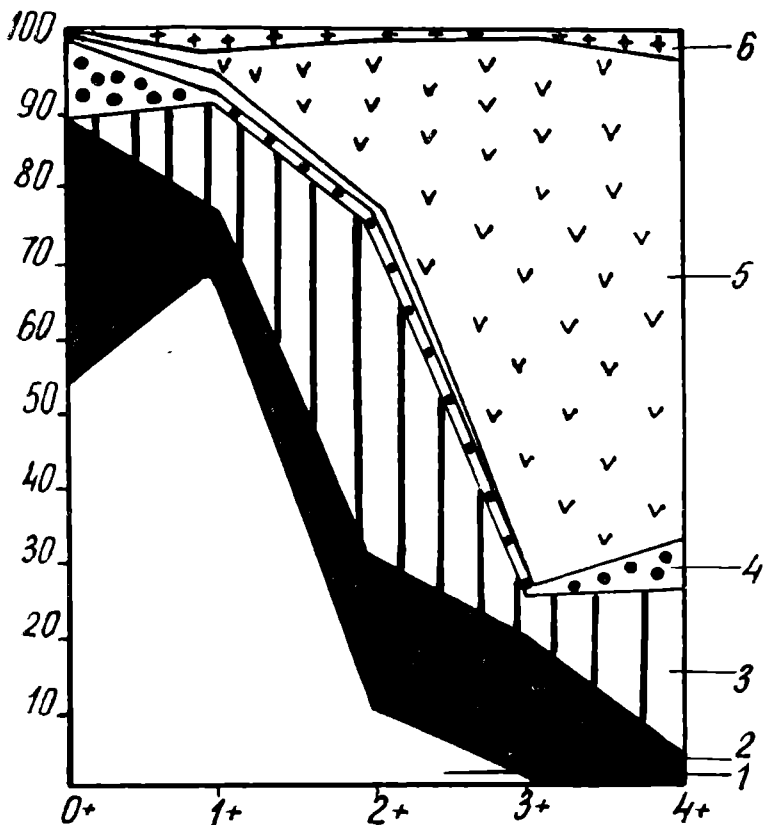
Рыбы более старшего возраста (2-х и 3-х лет) в мелководных озерах эвтрофного и мезотрофного типа питаются также, как и сеголетки: основу их рациона составляют наиболее массовые виды планктонных рачков (преимущественно кладоцер). В Псковско-Чудском озере главные кормовые объекты сетка всех возрастов — *Bosmina* sp., *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* и др. (Петров, 1940); в Чудском — кроме *Bosmina* sp. еще *Daphnia* sp., *Cyclops* sp. (Гальцова, 1975); в Ильмене — *Bosmina* sp., *Diaphanosoma* sp., *Leptodora kindtii*, *Eudiaptomus* sp. (Домрачев, Правдин, 1926); в Белом — *Bosmina* sp., *Heteroscope appendiculata*, в меньшей степени *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* (Пермитин и др., 1971; Пихтова, 1981). Почти все перечисленные исследователи отмечали, что иногда в уловах встречались крупные сетки, в желудках которых находилась заглоченная молодь рыб (Домрачев и Правдин, 1926; Петров, 1940; Тихомирова, 1974; Пихтова, 1981 и др.). Поскольку рыба в рационе сетков появляется время от времени, эта пища расценивается авторами как случайная.

Состав пищи корюшек в олиготрофных водоемах носит иной характер. Как уже указывалось, в Ладожском озере на первом году молодь питается преимущественно копеподами, и только на 2 году жизни в ее желудках появляются кладоцеры — *Daphnia* sp., *Leptodora kindtii*. На 2—3 годах жизни корюшки начинают поедать крупных реликтовых рачков-гаммарид и мизид — кото-

рые постепенно становятся их основной пищей, составляя в отдельные месяцы до 98% рационов. Особи старше 3-х лет поедают молодь рыб, причем у 5—7-летних корюшек она становится основным кормом, составляя в некоторых районах озера от 62 до 95%. Зоопланктон и крупные ракообразные для взрослых корюшек имеют уже второстепенное значение (Архипцева, 1977).

В Онежском озере у корюшек до 5 лет в июне—июле в рационе доминируют клadoцеры (до 93% по весу), в меньшем количестве встречается мизиды и каланоиды. Осенью они питаются преимущественно мизидами и паласеей. Иногда в пище 4—5-летних особей в октябре-ноябре встречается молодь рыб. У рыб старше 5 лет основу пищевого комка в течение всего года составляют крупные реликтовые рачки и собственная молодь (81—100% по весу; Русакова, 1969).

В Рыбинском водохранилище возрастная изменчивость питания у снетков прослеживается четко: мелкие кормовые организмы по мере роста рыб заменяются более крупными (рис. 16; Иванова и др., 1969). В течение года характер откорма рыб не одинаковый. Зимой интенсивность питания снетков низкая. Активно кормятся только самые крупные особи в популяции. Основу их рациона составляет молодь рыб. Весной интенсивность питания снетков всех возрастных групп повышается. В состав пищи входят молодь и взрослые веслоногие рачки (*Cyclops vicinus*), личинки хирономид. Наиболее интенсивно откармливаются рыбы в водохранилище в конце мая, июне и июле. Основу их пищевого комка в этот период составляет *Bosmina*, *Leptodora kindtii*, *Daphnia* sp. и др. клadoцеры. Индексы наполнения желудков в весенне-летнее время достигают 120—240‰, а суточные рационы 2—3% (Половкова, Пермитин, 1981). В сентябре интенсивность откорма снетков снижается. Индексы наполнения колеблются от 60 до 100‰. Осенью в спектрах питания снетков возрастает роль *Bosmina* sp. и *Leptodora kindtii*. Подробное изучение характера откорма снетков в скоплениях, приуроченных к зонам аккумуляции кормовых рачков в водохранилище, проведенное С. Н. Половковой и И. Е. Пермитиным (1981) показало, что за вегетационный период выедание ими зоопланктона составляет в среднем около 3% от продукции последних. Авторы установили, что в центре скоплений, где плотность рыб наибольшая (до 2—3 особей на 1 м<sup>3</sup>), за период откорма (например в утренние часы суток) биомасса зоопланктона уменьшается в несколько раз (до 9). Однако высокие значения биомассы рачков на этих участках в течение суток восстанавливаются, главным образом за счет переноса планктонов от периферийных к центральному участку зоны аккумуляции корма. В результате здесь сохраняются устойчивые скопления планктофагов. Следовательно, неравномерное распределение планктона в водоемах создает благоприятные условия для нагула снетков-планктофагов даже в среднем по кормности Рыбинском водохранилище.



Фиг. 16. Состав пищи снетка разного возраста  
 1 — *Bosmina* sp. 2 — *Leptodora kindtii*, 3 — *Bythotrephes longimanus*, 4 — *Daphnia* sp.  
 5 — молодь рыб, 6 — прочие. По оси ординат — соотношение отдельных организмов, % по весу; по оси абсцисс — возраст рыб.

## 6.2. Хищное питание снетков

Как уже было показано, почти во всех водоемах в рационе снетков изредка, а у корюшек — постоянно, — встречается молодь рыб. Характер хищного питания снетков практически не изучен. В связи с этим, нами была предпринята попытка выяснить особенности потребления рыбной пищи снетками в Белом озере и Рыбинском водохранилище (Иванова, 1978).

В Белом озере до зарегулирования стока р. Шексны (Федорова, 1953) и в первые годы после образования Шексинского водохранилища (Пермитин и др., 1971) пища белозерской корюшки состояла исключительно из зоопланктонных организмов, среди которых доминировала босмина. Рыба — молодь уклей и собственные сеголетки — за 2 года наблюдения была встречена только у 2-х особей. В октябре 1971 г. нами впервые в желудках довольно большого числа снетков была обнаружена рыбная пища (Ива-

нова, Половкова, 1974). Относительная численность хищничающих особей в том году в Белом озере достигала 94.5% всего количества питающихся рыб. Правда, интенсивность питания осенью у снетков обычно бывает понижена в 3—4 раза по сравнению с летним периодом. Осенью 1971 г. рыба была отмечена в рационе особей всех возрастов за исключением сеголетков (табл. 26). Ес-

Таблица 26

**Встречаемость планктона и рыбы в пище белозерских снетков в октябре 1971 г.**

Возрастная группа	Колебания длины, мм	Количество исследованных рыб	Из них питались	Состав пищи, %	
				планктон	рыба
0+	38—63	33	1	100.0	—
1+	60—90	146	11	18.2	81.8
2+	70—116	79	37	2.7	97.3
3+	80—125	2	1	—	100.0

ли в желудках последних встречались только планктонные рачки, то у более старых и крупных снетков доля рыбной пищи увеличивалась (табл. 27). Среди группы хищничающих особей преобладали самки — 91.5%. Основу рыбного корма снетков составляли собственные сеголетки — 99%. Размеры сеголетков в желудках особей-хищников колебались от 30 до 53 мм. Причина увеличения числа хищничающих снетков в 1971 г. объясняется во-первых, низким темпом роста сеголетков, которые достигли к осени небольших размеров и во-вторых увеличением численности крупных рыб старше 3-х лет (Иванова, 1980). В 1972 г., вероятно, в связи с необычайно высокой температурой воды в летний период и крупными размерами сеголетков снетки питались только зоопланктоном, но уже в октябре 1973 г. в спектре их питания вновь была встречена рыба (Иванова, 1978).

Отмеченное в последние годы изменение характера питания белозерских снетков оказало влияние на состояние их популяции. В таблице 27 приведены некоторые биологические показатели самок, пойманных в октябре 1967—1968 гг., когда их пища состояла только из беспозвоночных, и в 1972—1974 гг., после того, как в рационе старших особей была отмечена рыба.

У мелких самок (длиной 60—70 мм), состав пищи которых остался прежним, средний вес, упитанность и абсолютная плодовитость не изменились (табл. 27). У более крупных особей произошло увеличение исследованных показателей. Исключение составили снетки размерной группы 70—80 мм, у которых в желудках рыба не была обнаружена, а средний вес тем не менее увеличился (разность средних значений достоверна). У самок группы 80—90 мм увеличились вес и плодовитость, у особей длиной 90—100 мм — вес, упитанность и плодовитость. У корюшек группы 100—110 мм увеличился только вес тела. Изменения осталь-

Средний вес, упитанность и абсолютная плодовитость самок в Белом озере

Длина тела, мм	Число рыб, экз.		Средний вес, г		Упитанность по Кларк		Абсолютная плодовитость, шт.		Состав пищи, % встречаемости			
	1967— —1968		1967— —1968		1967— —1968		1967—1971		1967—1968		1972—1974	
	1972— —1974	1972— —1974	1972— —1963	1972— —1974	1972—1971	1972—1974	1967—1968	1972—1974	рыба	планктон	рыба	планктон
60—70	18	34	2.15	2.11	0.73	0.69	2061	2019	—	100.0	—	100.0
70—80	22	15	3.02*	3.49*	0.74	0.71	2467	2612	—	100.0	—	100.0
80—90	20	20	4.67***	6.09***	0.73	0.77	3504*	4081*	1.8	98.2	13.8	87.0
90—100	21	33	6.84***	8.03***	0.77**	0.85***	4844***	5716**	—	100.0	15.0	85.0
100—110	9	18	8.29***	9.58***	0.77	0.84	6061	6268	—	100.0	28.5	71.5
110—120	—	15	—	13.48	—	0.79	—	9430	—	—	47.0	53.0
120—130	—	11	—	18.60	—	0.74	—	15767	—	—	62.8	37.2

\*p 0.05

\*\*p 0.01

\*\*\*p 0.001

ных показателей у рыб этой группы статистически не достоверны, хотя тенденция к их увеличению очевидна (табл. 27).

Приведенные данные показывают, что возрастание доли рыбного корма в спектре питания снетков оказывает влияние на весовой рост, упитанность и, как следствие этого, — на плодовитость самок, что естественно, сказывается на состоянии всей популяции.

В пищевом ассортименте рыбинского снетка рыба встречается постоянно (Иванова и др., 1969). Относительная численность снетков с рыбным питанием в водохранилище в течение года подвержена значительным сезонным колебаниям. Весной и летом (до сентября) численность особей, питающихся рыбой, колеблется от 6 до 15%. В мае — июле они потребляют преимущественно личинок ерша, окуня, судака и собственную молодь. Во второй половине лета быстрорастущая молодь окуня и судака выходит из-под воздействия хищничающих снетков, и собственные сеголетки становятся почти единственным кормом, который потребляют взрослые особи (табл. 28). Массовое потребление собственной молоди, по-видимому, объясняется высокой степенью ее доступности, которая определяется прогонистой формой тела, небольшими размерами и сходными местами обитания. При этом даже среди собственной молоди снетки выбирают отстающих в росте сеголетков (рис. 17).

Осенью и зимой снетки питаются собственной молодь (таб. 28). Число рыб, потребляющих зоопланктон в зимний период невелико (Половкова, 1976), поэтому относительная численность хищничающих особей в этот период достигает максимума и составляет в феврале — начале апреля 98—100%.

В мае — июне длина тела снетков, потребляющих зоопланктон и личинок рыб, одинакова (рис. 18). Максимальный размер жертвы в этот период не превышает 20 мм. В августе и сентябре с увеличением размеров молоди в водоеме ею продолжают питаться

Таблица 28

Соотношение отдельных видов рыб в пище рыбинских снетков за период 1965—1971 гг. (в %)

Виды рыб	Месяцы									Средняя взвешенная за период наблюдений
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X—XI	II	III	
Снеток	78.6	54.4	75.9	80.2	100.0	91.6	100.0	100.0	100.0	72.8
Окунь	—	14.2	5.0	—	—	—	—	—	—	6.3
Ерш	—	31.4	17.5	19.0	—	4.2	—	—	—	19.3
Судак	—	—	1.6	—	—	—	—	—	—	1.2
Плотва	21.4	—	—	0.8	—	4.2	—	—	—	0.4

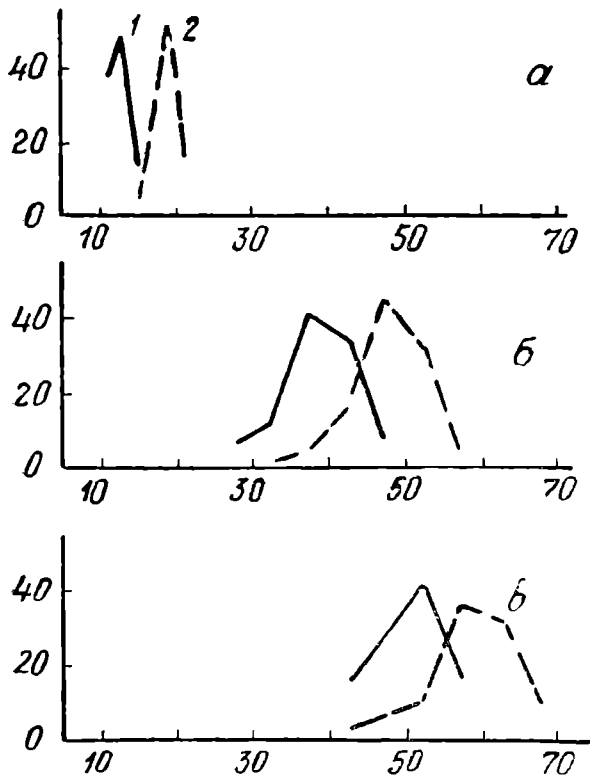


Рис. 17. Длина молоди снетка в пище взрослых особей и в уловах малькового трала (по данным 1967—1970 гг.). а — июнь, б — август, в — сентябрь. 1 — в пище рыб, 2 — в уловах. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — длина, мм.

в основном крупные особи (рис. 18). Средняя длина жертвы в сентябре составляет 46 мм.

Осенью и зимой рыбу потребляют только самые крупные снетки длиной более 100 мм. Средний размер жертвы в этот период достигает 56,3 мм.

Самцы и самки рыбинской популяции хищничают в неодинаковой степени. В мае — июле среди хищничающих особей самцы незначительно преобладают над самками. Однако, начиная с августа, осенью и зимой хищничают преимущественно самки (табл. 29).

Количество корма, которое съедает в среднем каждый снеток, питаясь только зоопланктоном или зоопланктоном и рыбой, неодинаково. По данным С. Н. Половковой (1976), в летне-осенний период 1966 г., например, когда снетки питались только беспозво-

ночными, каждая взрослая рыба средним весом около 7 г за 4 мес. нагула (VI—IX) съела 12.4 г, пищи (177,4% своего веса). В 1965, 1967, 1970 и 1971 гг. при питании зоопланктоном и рыбой за те же 4 мес. каждая особь съела 14,5—17.1 г. корма (208.2—244.7%). Следовательно, снетки-хищники потребляют не только качественно иной корм, но и поедают его в большем количестве по сравнению со снетками-планктофагами.

В средневожских водохранилищах спектры питания снетка неодинаковы. В Горьковском — рыбы питаются только зоопланктоном. В Куйбышевском в последнее десятилетие в пище старших рыб появлялись мизиды и молодь тюльки, что привело к увеличению темпа линейного и весового роста этих особей (см. гл. 4).

Анализ приведенных данных показал, что рыбу нельзя рассматривать как случайный компонент питания снетка. Этот вывод подтверждают особенности строения ротового аппарата снетков, у которых, как и у корюшек, ротовая полость вооружена хорошо развитыми зубами. Они расположены на межчелюстных, верхнечелюстных костях и передней части нижней челюсти. На сошнике сидит одна-две пары зубов, из которых задние сильные, клыковидные. Такие же сильные клыковидные зубы расположены на языке (Берг, 1948).

Изучение характера питания рыб показывает, что на этапе F личинки снетка и корюшки могут захватывать крупные планктонные организмы. В эвтрофных озерах и водохранилищах сеголетки в июне-июле начинают потреблять практически все виды рачков, даже хищных клadoцер.

У двух и трехлетних особей в этих водоемах сохраняется тот же состав пищи. Молодь рыб в их рационах практически не встре-

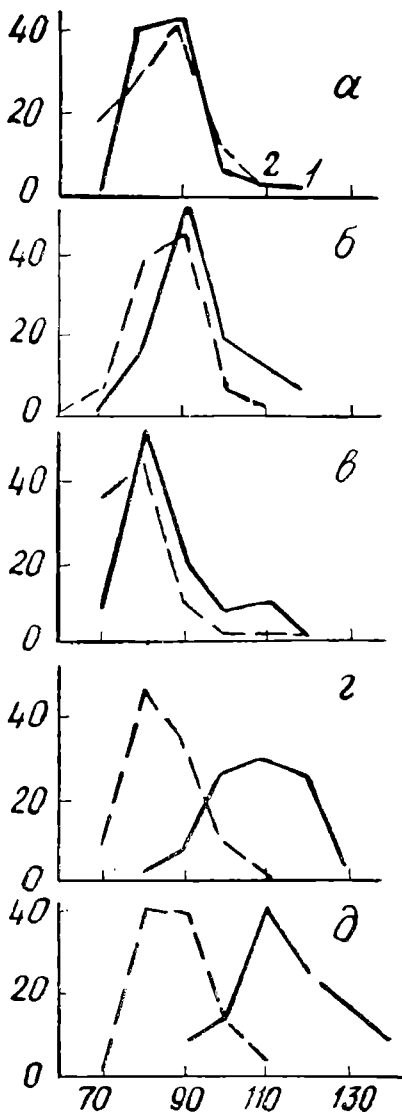


Рис. 18. Длина снетков, питающихся бой и планктоном.

а — май, б — июнь, в — июль, г — август, д — сентябрь. 1 — хищники, 2 — планктофаги. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — длина, мм.



## Соотношение самцов и самок среди снетков, питающихся рыбой (по данным 1970—1971 гг.)

Месяцы	Относительная численность, %		Средняя длина, мм		Количество, экз.
	самцы	самки	самцы	самки	
Май	54.5	45.5	84.4	87.0	33
Июнь	53.0	47.0	94.6	102.0	34
Июль	57.5	42.5	92.5	92.0	59
Август	30.4	69.6	110.5	110.5	23
Сентябрь	26.3	73.7	116.4	118.5	38
Октябрь — ноябрь	—	100.0	—	112.3	3
Февраль	—	100.0	—	132.4	19
Март	14.0	86.0	124.0	132.0	49
Апрель	14.3	85.7	127.0	128.0	35

чается. Как показали проведенные исследования, этот вид корма необходим для снетков и корюшек, начиная с 2—3 летнего возраста. У белозерского снетка при переходе на рыбный корм усиливается темп роста, возрастает упитанность и плодовитость. Однако, рыба в рационе снетка появляется только в те годы, когда сеголетки растут медленно и имеют мелкие размеры. В олиготрофных озерах у корюшек четко выражена возрастная смена состава пищи. Ее молодь питается копеподами, на втором году переходит на потребление крупных кладоцер, затем реликтовых ракообразных. У особей старше 3-х лет основным пищевым компонентом становится молодь рыб.

### МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СЕТКА И КОРЮШКИ.

#### 7.1. Характеристики рыб ладожской, белозерской, рыбинской и куйбышевской популяций.

Материалы по морфологии рыбинского снетка собраны в нерестовый (апрель — май) и нагульный (июнь — сентябрь) периоды, а по морфологии белозерского снетка и ладожской корюшки — только в период нагула (Володин и др., 1974). Между тем известно, что самцы и самки корюшек в периоды нагула и нереста значительно различаются по внешнему виду. Рыбинский снеток, в частности, во время нереста окрашен значительно темнее, чем летом. Окраска его спины принимает темно-оливковый оттенок, бока становятся синими с металлическим отливом, чешуя покрывается толстым слоем эпителия и крепко держится в чешуйных кармашках. Как у самцов, так и у самок поверхность тела и головы покрыта эпителиальными бугорками, причем у самцов они более многочисленны и более крупные. Ю. Е. Лапин (1955) нашел к тому же, что в период нереста у рыбинского снетка значительно изменяются длина головы, длина рыла, размер межглазничного пространства, диаметр глаза, длина верхней челюсти, длина основания анального плавника, антедорсальное расстояние и даже число позвонков и количество лучей в анальном плавнике. По всем этим признакам автор установил достоверные различия ( $M \text{ diff} > 3$ ) между нерестовой и нагульной популяциями рыбинского снетка. Судя по данным Ю. Е. Лапина, брачный наряд вызывает существенные изменения морфологических черт строения рыб, хотя утверждение об увеличении числа лучей в анальном плавнике и уменьшении количества позвонков в период нереста вызывает некоторое сомнение. В связи с этими замечаниями необходимо было решить, можно ли использовать для сравнительного анализа материалы, собранные в весенний период, или же следует ограничиться летне-осенними. Следовало проверить также наличие или отсутствие полового диморфизма у исследуемых рыб, хотя некоторые авторы (Кирпичников, 1935; Петров, 1940) и указывают на отсутствие такового у корюшек.

Для того, чтобы установить наличие или отсутствие полового диморфизма у исследуемых корюшек, а также чтобы выяснить какое влияние на их морфологию оказывается брачный наряд в период нереста, мы провели следующие исследования: у рыбинского снетка сравнили самцов и самок в периоды нереста и нагула, затем отдельно самцов во время нереста и нагула и отдельно самок в те же периоды; у ладожской корюшки — самцов и самок в период нагула (табл. 30—34). Как видно из данных, приведенных в таблицах, достоверные различия получены только в пара-

Самцы рыбинского снетка в периоды нагула и нереста  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Период нагула		Период нереста		Критерий Стьюдента
	M	m±	M	m±	
Длина рыла	6.53	0.113	6.67	0.095	0.9415
Диаметр глаза	5.18	0.046	5.14	0.056	0.5880
Заглазничный отдел головы	10.43	0.082	10.37	0.074	0.5391
Межглазничное пространство	5.62	0.091	5.86	0.112	1.6079
Длина верхней челюсти	10.52	0.181	10.25	0.208	0.9758
Длина нижней челюсти	12.51	0.233	12.09	0.233	1.2718
Высота головы у затылка	11.55	0.158	11.36	0.270	0.5671
Длина головы	21.39	0.187	21.17	0.189	0.8264
Наибольшая высота тела	16.06	0.165	15.29	0.408	1.6393
Наименьшая высота тела	5.73	0.035	5.74	0.074	0.1085
Длина туловища	72.48	0.169	72.57	0.323	0.2392
Длина хвостового стебля	10.98	0.142	10.76	0.170	0.9591
Антедорсальное расстояние	48.53	0.241	48.27	0.391	0.5475
Антеанальное расстояние	69.78	0.301	69.09	0.403	1.3331
Постанальное расстояние	24.26	0.102	24.47	0.117	1.3344
Пекто-вентральное расстояние	25.63	0.759	26.02	0.373	0.4839
Анально-вентральное расстояние	23.88	0.552	23.16	0.175	1.3150
Длина основания Д	8.30	0.173	8.90	0.172	2.4568
Наибольшая высота Д	16.44	0.205	15.91	0.297	1.4371
Длина основания А	12.77	0.123	13.39	0.366	1.4942
Наибольшая высота А	10.18	0.164	10.05	0.154	0.5738
Длина Р	15.14	0.120	14.61	0.318	1.4661
Длина V	14.12	0.112	14.16	0.095	0.2925
Расстояние между Д и жировым плавниками	27.82	0.222	27.68	0.399	0.2980

t=2.62, l=60—120 мм.

метрах пекто-вентрального расстояния у самок рыбинского снетка в период нагула и нереста и в длине основания анального плавника у самцов и самок ладожской корюшки. Увеличение пекто-вентрального расстояния у самок рыбинского снетка в период нереста можно объяснить значительным растяжением брюшной полости вследствие развития половых продуктов, а большая длина основания анального плавника у самцов ладожской корюшки,

Самки рыбинского снетка в периоды нагула и нереста  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Период нагула		Период нереста		Критерий Стьюдента
	М	$\pm m$	М	$\pm m$	
Длина рыла	6.46	0.100	6.65	0.132	1.1261
Диаметр глаза	5.11	0.057	5.08	0.049	0.2969
Заглазничный отдел головы	10.37	0.124	10.08	0.145	1.5463
Межглазничное пространство	5.63	1.378	5.76	0.070	1.1619
Длина верхней челюсти	10.54	0.178	10.33	0.224	0.7778
Длина нижней челюсти	12.52	0.144	12.26	0.237	0.8731
Высота головы у затылка	11.64	0.097	11.17	0.169	1.9451
Длина головы	20.04	0.207	21.12	0.239	0.7739
Наибольшая высота тела	15.88	0.181	16.22	0.177	1.5578
Наименьшая высота тела	5.74	0.123	5.64	0.053	1.6075
Длина туловища	71.81	0.179	72.99	0.489	1.2780
Длина хвостового стебля	10.86	0.789	10.87	0.129	0.0611
Антедорсальное расстояние	48.70	0.036	49.21	0.345	1.2106
Антеанальное расстояние	69.92	0.901	69.86	0.391	0.1468
Постанальное расстояние	23.98	0.160	24.04	0.134	0.2512
Пекто-вентральное расстояние	25.56	0.145	26.74	0.263	3.6058*
Анально-вентральное расстояние	23.41	0.195	23.38	0.227	0.1374
Длина основания Д	8.45	0.102	8.36	0.164	0.4078
Наибольшая высота Д	16.42	0.144	15.67	0.254	2.5617
Длина основания А	12.80	0.150	13.26	0.378	1.0818
Наибольшая высота А	10.28	0.175	10.14	0.142	0.6056
Длина Р	14.76	0.195	14.03	0.424	1.5951
Длина V	13.86	1.162	13.76	0.173	0.3969
Расстояние между Д и жировым плавниками	26.23	0.808	27.40	0.298	1.3537

$t=2.62$ ,  $l=60-120$  мм.

\* — различия достоверны.

возможно, как-то связана с особенностями размножения. Несмотря на эти различия, полученные материалы дают основание сделать следующие выводы.

1. Половой диморфизм у рыбинского снетка и ладожской корюшки отсутствует.

2. Брачный наряд, появляющийся у корюшек перед нерестом,

Сравнение самцов и самок рыбинского снетка по критерию  
Стьюдента в период нагула

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Самцы		Самки		Критерий Стьюдента
	M	m±	M	m±	
Длина рыла	6.53	0.120	6.51	0.129	0.1332
Диаметр глаза	5.18	0.046	5.16	0.047	0.2521
Заглазничный отдел головы	10.43	0.082	10.23	0.098	1.5150
Межглазничное пространство	5.62	0.092	5.57	0.124	0.2897
Длина верхней челюсти	10.52	0.181	10.45	0.181	0.2789
Длина нижней челюсти	12.51	0.253	12.48	0.242	0.0972
Высота головы у затылка	11.55	0.158	11.57	0.232	0.0652
Длина головы	21.39	0.187	21.32	0.168	0.2718
Наибольшая высота тела	16.06	0.165	15.73	0.051	1.8899
Наименьшая высота тела	5.73	0.035	5.76	0.045	0.6580
Длина туловища	72.48	0.169	72.68	0.358	0.4360
Длина хвостового стебля	10.98	0.142	11.02	0.130	0.5038
Антедорсальное расстояние	48.53	0.241	48.89	0.196	1.1570
Антеанальное расстояние	69.78	0.301	69.79	0.195	0.5281
Постапальное расстояние	24.26	0.102	24.16	0.185	0.5215
Пекто-вентральное расстояние	25.63	0.759	25.75	0.170	0.2212
Анально-вентральное расстояние	23.88	0.552	23.43	0.134	1.8050
Длина основания Д	8.30	0.173	8.37	0.179	1.3412
Наибольшая высота Д	16.44	0.205	16.50	0.188	0.2645
Длина основания А	12.77	0.123	12.55	0.024	0.1428
Наибольшая высота А	10.18	0.164	10.18	0.245	1.4412
Длина Р	15.14	0.120	14.90	0.183	0.0085
Длина V	14.12	0.112	14.16	0.057	1.1190

t=2.62, l=60—130 мм.

изменяя внешний облик рыб, не влияет существенно на основные морфологические черты их строения. Это позволяет объединить весь полученный материал и рассматривать его независимо от пола рыб и сезона наблюдений. Данные промеров корюшек из каждого водоема приведены в табл. 35—38.

Ладожская корюшка и белозерский снеток. Сравнение морфологических особенностей строения ладожской корюшки и белозерского снетка по совокупным материалам, отражающим размер-

Сравнение самцов и самок снетка по критерию Стьюдента в период нереста  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Самцы		Самки		Критерий Стьюдента
	M	m±	M	m±	
Длина рыла	6.67	0.095	6.57	0.122	0.6606
Диаметр глаза	5.14	0.056	5.12	0.036	0.4618
Заглазничный отдел головы	10.37	0.074	9.99	0.137	2.4098
Межглазничное пространство	5.86	0.112	5.73	0.068	0.9838
Длина верхней челюсти	10.25	0.208	10.22	0.229	0.0743
Длина нижней челюсти	12.09	0.233	12.12	0.215	0.0936
Длина головы	11.36	0.270	11.12	0.186	0.7504
Высота головы у затылка	21.17	0.189	20.93	0.172	0.9172
Наибольшая высота тела	15.29	0.408	16.23	0.203	2.0702
Наименьшая высота тела	5.74	0.074	5.64	0.061	1.0371
Длина туловища	72.57	0.323	73.23	0.493	1.1173
Длина хвостового стебля	10.76	0.170	11.08	0.192	1.2266
Антедорсальное расстояние	48.27	0.391	49.11	0.382	1.5395
Антеанальное расстояние	69.09	0.403	69.76	0.392	1.1991
Постанальное расстояние	24.47	0.117	24.13	0.111	2.0664
Пекто-вентральное расстояние	26.02	0.373	26.83	0.284	1.7305
Анально-вентральное расстояние	23.16	0.175	23.46	0.246	0.9879
Длина основания Д	8.90	0.172	8.40	0.184	2.0034
Наибольшая высота Д	15.91	0.297	15.51	0.226	1.0707
Длина основания А	13.39	0.366	13.02	0.345	0.7175
Наибольшая высота А	10.05	0.154	10.57	0.535	0.9281
Длина Р	14.61	0.318	14.33	0.348	0.5978
Длина V	14.16	0.095	13.31	0.491	1.6952

t=2,62, l=60—120 мм.

ный состав обеих популяций, показало (табл. 39), что особи этих популяций существенно различаются между собой по 25 из 27 исследованных пластических и меристических признаков. Одинаковыми оказались лишь диаметр глаза и расстояние между грудным и брюшным плавниками. Ладожская корюшка отличается от белозерского снетка в целом большими размерами головы и ротового аппарата, сравнительно коротким и прогонистым телом, но более длинным хвостовым стеблем, относительно меньшими размерами плавников (за исключением грудного), меньшим числом лучей в непарных плавниках, меньшим числом жаберных тычинок

Сравнение самок и самцов ладожской корюшки по критерию Стьюдента  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Самцы		Самки		Критерий Стьюдента
	M	m±	M	m±	
Длина рыла	6.25	0.187	6.22	0.189	0.1236
Диаметр глаза	5.15	0.092	5.16	0.095	0.0585
Заглазничный отдел головы	11.17	0.092	11.12	0.063	0.3759
Межглазничное пространство	5.39	0.075	5.43	0.090	0.3615
Длина верхней челюсти	11.77	0.194	11.75	0.183	0.0945
Длина нижней челюсти	13.48	0.256	13.94	0.561	0.9589
Высота головы у затылка	12.11	0.157	12.22	0.096	0.5754
Длина головы	22.23	0.169	22.16	0.151	0.3353
Наибольшая высота тела	14.29	0.131	14.26	0.124	0.1663
Наименьшая высота тела	5.47	0.071	5.48	0.070	0.1265
Длина туловища	71.07	0.133	71.39	0.313	0.9305
Длина хвостового стебля	11.05	0.117	10.95	0.089	0.6294
Антдорсальное расстояние	46.95	0.354	47.90	0.196	2.3783
Антеанальное расстояние	70.59	0.184	70.94	0.190	1.3042
Постанальное расстояние	23.92	0.100	23.79	0.145	0.7395
Пекто-вентральное расстояние	25.12	0.161	25.07	0.148	0.2586
Анально-вентральное расстояние	22.18	0.161	22.46	0.138	1.3320
Длина основания Д	8.35	0.058	8.35	0.051	0.0436
Наибольшая высота Д	15.47	0.150	15.31	0.108	0.8370
Длина основания А	13.08	0.067	12.67	0.095	3.5001*
Наибольшая высота А	9.64	0.077	9.74	0.052	1.1102
Длина Р	15.21	0.125	14.94	0.127	1.5153
Длина V	13.92	0.112	13.69	0.107	1.4853

\* — различия достоверны  
Достоверность различия = 2.60

на первой жаберной дуге и бóльшим количеством позвонков в позвоночнике. Указанные различия определяются биологическими особенностями этих двух форм корюшек, которые будут рассмотрены несколько ниже.

Ладожская корюшка и рыбинский снеток. Сравнение морфологических особенностей строения корюшки и рыбинского снетка по критериям Стьюдента и Фишера выявило существенное расхожде-

**Морфологическая характеристика строения корюшек Ладожского озера**  
**Признаки в % к длине головы**

Признаки	M	G*	G	Cv	m±	t
Длина рыла	6.25	0.552	0.742	0.118	0.185	33.65
Диаметр глаза	5.13	0.136	0.369	0.072	0.092	55.45
Заглазничный отдел головы	11.13	0.087	0.296	0.026	0.074	150.41
Межглазничное пространство	5.41	0.110	0.332	0.061	0.083	65.13
Длина верхней челюсти	11.75	0.547	0.740	0.063	0.185	63.49
Длина нижней челюсти	13.48	0.930	0.964	0.071	0.241	55.89
Высота головы у затылка	12.19	0.178	0.422	0.034	0.105	115.39
Длина головы	22.26	0.307	0.554	0.024	0.138	160.42
Наибольшая высота тела	14.27	0.221	0.471	0.033	0.117	121.19
Наименьшая высота тела	5.44	0.070	0.265	0.048	0.066	81.94
Длина туловища	71.09	0.235	0.485	0.006	0.121	586.26
Длина хвостового стебля	10.92	0.059	0.243	0.022	0.060	179.40
Антедорсальное расстояние	47.79	0.187	0.433	0.009	0.108	441.05
Антеанальное расстояние	70.63	0.222	0.471	0.096	0.117	599.57
Постанальное расстояние	23.65	0.059	0.244	0.010	0.061	386.20
Пекто-вентральное расстояние	24.31	1.126	1.061	0.043	0.265	91.63
Анально-вентральное расстояние	22.33	0.160	0.401	0.017	0.100	222.65
Длина основания Д	8.33	0.026	0.162	0.019	0.040	205.52
Наибольшая высота Д	15.34	0.233	0.483	0.031	0.120	127.07
Длина основания А	12.89	0.103	0.322	0.025	0.080	159.98
Наибольшая высота А	9.66	0.337	0.192	0.019	0.048	200.48
Длина Р	15.06	0.289	0.537	0.035	0.134	112.04
Длина V	13.76	0.205	0.453	0.032	0.113	121.44

**Признаки в % к длине головы**

Длина рыла	28.09	7.468	2.732	0.097	0.683	41.12
Диаметр глаза	23.13	4.702	2.168	0.093	0.542	42.67
Заглазничный отдел головы	50.16	0.363	0.603	0.012	0.150	332.55
Межглазничное пространство	24.45	1.194	1.093	0.044	0.273	89.48
Длина верхней челюсти	52.72	4.914	2.216	0.042	0.554	95.12
Длина нижней челюсти	60.57	10.096	3.177	0.052	0.794	76.24
Высота головы у затылка	54.59	0.281	0.530	0.009	0.132	411.25

**Меристические признаки**

Число лучей в Д	11—8.29	0.021	0.145	0.017	0.036	227.43
Число лучей в А	14.34	0.029	0.171	0.011	0.042	334.62
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.33	0.145	0.381	0.011	0.095	349.86
Число позвонков	58.36	0.034	0.184	0.003	0.046	126.39



**Морфометрическая характеристика строения корюшек Белого озера**  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M	G <sup>2</sup>	G	Cv	m±	t
Длина рыла	5.40	0.040	0.200	0.037	0.089	60.37
Диаметр глаза	5.38	0.121	0.349	0.064	0.156	34.44
Заглазничный отдел головы	10.46	0.318	0.563	0.053	0.252	41.48
Межглазничное пространство	4.46	0.188	0.433	0.097	0.193	23.00
Длина верхней челюсти	10.00	0.154	0.393	0.039	0.176	56.80
Длина нижней челюсти	11.48	0.127	0.356	0.031	0.159	72.03
Высота головы у затылка	11.20	0.219	0.469	0.041	0.209	53.93
Длина головы	20.32	0.586	0.766	0.037	0.342	59.30
Наибольшая высота тела	15.50	1.279	1.131	0.072	0.505	30.63
Наименьшая высота тела	6.24	0.078	0.279	0.044	0.124	49.96
Длина туловища	74.04	1.598	1.264	0.017	0.565	130.97
Длина хвостового стебля	9.56	0.187	0.433	0.045	0.193	49.30
Антедорсальное расстояние	47.08	0.306	0.554	0.011	0.247	189.99
Антеанальное расстояние	68.98	0.536	0.732	0.011	0.327	210.48
Постанальное расстояние	24.09	0.075	0.273	0.010	0.122	196.77
Пекто-вентральное расстояние	24.94	0.758	0.870	0.034	0.389	64.05
Анально-вентральное расстояние	23.26	0.332	0.577	0.024	0.258	90.13
Длина основания Д	9.12	0.247	0.496	0.054	0.222	41.03
Наибольшая высота Д	16.22	1.386	1.177	0.073	0.526	30.61
Длина основания А	13.86	0.443	0.665	0.048	0.297	46.56
Наибольшая высота А	10.42	0.337	0.580	0.055	0.259	40.14
Длина Р	14.54	1.007	1.003	0.069	0.448	32.38
Длина V	14.44	0.372	0.610	0.042	0.273	52.87

Таблица 36 (продолжение)

## Признаки в % к длине головы

Признаки	M	G <sup>2</sup>	G	Cv	m ±	t
Длина рыла	26.56	2.582	1.607	0.060	0.718	36.95
Диаметр глаза	26.56	3.592	1.895	0.071	0.847	31.33
Заглазничный отдел головы	51.46	4.373	2.091	0.040	0.935	55.02
Межглазничное пространство	22.08	4.101	2.025	0.091	0.905	24.38
Длина верхней челюсти	49.14	3.407	1.846	0.037	0.825	59.52
Длина нижней челюсти	56.58	3.197	1.788	0.031	0.799	70.76
Высота головы у затылка	55.06	11.443	2.382	0.061	1.512	36.39

## Меристические признаки

Признаки	M	G <sup>2</sup>	G	Cv	m ±	t
Число лучей в Д	11—8.42	0.075	0.274	0.032	0.122	68.52
Число лучей в А	14.62	0.095	0.308	0.021	0.137	105.98
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.73	0.457	0.676	0.020	0.302	111.47
Число позвонков	57.01	0.598	0.773	0.013	0.345	164.82

Таблица 37

## Морфометрическая характеристика строения корюшек Рыбинского водохранилища

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M	G <sup>2</sup>	G	Cv	m ±	t
Длина рыла	6.50	0.047	0.217	0.033	0.072	89.47
Диаметр глаза	5.10	0.025	0.158	0.031	0.052	96.76
Заглазничный отдел головы	10.34	0.072	0.269	0.026	0.089	115.03
Межглазничное пространство	5.64	0.057	0.240	0.042	0.080	70.45
Длина верхней челюсти	10.38	0.231	0.481	0.046	0.160	64.64
Длина нижней челюсти	12.32	0.216	0.465	0.037	0.155	79.37
Высота головы у затылка	11.49	0.166	0.407	0.035	0.135	84.57

Таблица 37 (продолжение)

Признаки	M	G*	G	Cv	m $\bar{x}$	t
Длина головы	21.25	0.185	0.430	0.020	0.143	148.14
Наибольшая высота тела	15.84	0.432	0.657	0.041	0.219	72.25
Наименьшая высота тела	5.68	0.029	0.171	0.030	0.057	99.26
Длина туловища	72.62	0.501	0.708	0.009	0.236	307.51
Длина хвостового стебля	10.88	0.181	0.426	0.039	0.142	76.50
Антердорсальное расстояние	48.84	0.415	0.644	0.013	0.214	227.39
Антеанальное расстояние	69.82	0.404	0.635	0.090	0.211	329.37
Постанальное расстояние	24.07	0.154	0.393	0.016	0.131	183.39
Пекто-вентральное расстояние	25.32	0.719	0.848	0.033	0.282	89.56
Анально-вентральное расстояние	24.28	0.431	0.657	0.027	0.219	110.82
Длина основания Д	8.43	0.160	0.400	0.047	0.133	63.25
Наибольшая высота Д	16.08	0.191	0.438	0.027	0.146	110.09
Длина основания А	12.80	0.132	0.364	0.028	0.121	105.49
Наибольшая высота А	10.34	0.382	0.618	0.059	0.206	50.16
Длина Р	14.60	0.242	0.492	0.033	0.164	88.94
Длина V	13.75	0.292	0.541	0.039	0.180	76.26
<b>Признаки в % к длине головы</b>						
Длина рыла	30.98	0.594	0.771	0.024	0.257	120.53
Диаметр глаза	24.17	1.167	1.080	0.044	0.360	67.10
Заглазничный отдел головы	48.76	0.940	0.969	0.019	0.323	150.84
Межглазничное пространство	26.52	0.884	0.940	0.035	0.313	84.60
Длина верхней челюсти	48.83	1.759	1.326	0.027	0.442	110.43
Длина нижней челюсти	57.92	1.271	1.271	0.019	0.375	154.07
Высота головы у затылка	53.95	1.000	1.000	0.018	0.333	161.84
<b>Меристические признаки</b>						
Число лучей в Д	11—8.12	0.049	0.223	0.027	0.078	102.98
Число лучей в А	15.17	0.011	0.106	0.007	0.037	401.11
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.93	0.039	0.199	0.005	0.070	481.10
Число позвонков	58.65	0.325	0.570	0.009	0.201	290.96

**Морфометрическая характеристика строения корюшек  
Куйбышевского водохранилища**  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M	G*	G	Cv	m <sub>р</sub>	t
Длина рыла	4.67	0.003	0.057	0.012	0.033	139.99
Диаметр глаза	5.13	0.003	0.057	0.011	0.033	153.99
Заглазничный отдел головы	10.87	0.043	0.208	0.019	0.120	90.42
Межглазничное про- странство	5.00	0.009	0.059	0.019	0.057	86.60
Длина верхней челю- сти	9.43	0.003	0.057	0.006	0.033	282.99
Длина нижней челю- сти	10.80	0.010	0.100	0.009	0.057	187.06
Высота головы у за- тылка	11.37	0.013	0.115	0.010	0.066	179.50
Длина головы	20.93	0.003	0.057	0.002	0.033	627.90
Наибольшая высота тела	13.77	0.123	0.351	0.022	0.202	77.76
Наименьшая высота тела	6.27	0.003	0.057	0.009	0.033	188.00
Длина туловища	73.77	0.053	0.220	0.003	0.133	553.25
Длина хвостового стебля	10.30	0.010	0.100	0.009	0.057	178.40
Антерорсальное рас- стояние	47.43	0.003	0.057	0.001	0.033	1422.90
Антеанальное рассто- яние	69.37	0.023	0.152	0.002	0.088	786.54
Постанальное рассто- яние	23.53	0.013	0.115	0.004	0.066	352.99
Пекто-вентральное расстояние	25.40	0.010	0.100	0.003	0.057	439.94
Анально-вентральное расстояние	23.60	0.269	0.519	0.022	0.290	78.67
Длина основания Д	9.10	0.009	0.099	0.010	0.057	157.62
Наибольшая высота Д	15.20	0.279	0.529	0.034	0.305	49.75
Длина основания А	13.07	0.013	0.115	0.008	0.066	196.00
Наибольшая высота А	9.33	0.103	0.321	0.034	0.185	50.29
Длина Р	13.97	0.143	0.378	0.027	0.218	63.89
Длина V	13.90	0.120	0.346	0.024	0.200	69.49

Таблица 38 (продолжение)

## Признаки в % к длине головы

Признаки	M	G <sup>2</sup>	G	Cv	m±	t
Длина рыла	22.40	0.269	0.519	0.023	0.299	74.67
Диаметр глаза	24.43	0.053	0.230	0.009	0.133	183.25
Заглазничный отдел головы	51.90	0.570	0.754	0.014	0.435	119.07
Межглазничное пространство	23.90	0.279	0.529	0.022	0.305	78.23
Длина верхней челюсти	45.13	0.253	0.503	0.011	0.290	155.31
Длина нижней челюсти	51.60	0.250	0.500	0.009	0.288	178.75
Высота головы у затылка	54.23	0.373	0.611	0.011	0.352	153.74

## Меристические признаки

Признаки	M	G <sup>2</sup>	G	Cv	m±	t
Число лучей в Д	11—8.26	0.005	0.072	0.008	0.041	198.40
Число лучей в А	14.88	0.025	0.158	0.010	0.091	162.35
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	34.21	0.001	0.032	0.000	0.018	184.46
Число позвонков	57.52	0.015	0.125	0.002	0.072	791.71

Сравнение ладожской корюшки и белозерского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.25	5.40	4.12*	13.80*
Диаметр глаза	5.12	5.38	1.40	1.12
Заглазничный отдел головы	11.13	10.47	2.55*	3.63*
Межглазничное пространство	5.41	4.46	4.51*	1.70
Длина верхней челюсти	11.75	10.00	6.85*	3.53
Длина нижней челюсти	13.48	11.48	6.92*	7.33*
Высота головы у затылка	12.19	11.20	4.21*	1.23
Длина головы	22.26	20.32	5.24*	1.91
Наибольшая высота тела	14.27	15.50	2.36*	5.77*
Наименьшая высота тела	5.44	6.24	5.63*	1.10
Длина туловища	71.09	74.04	5.10*	6.79*
Антедорсальное расстояние	10.92	9.56	6.71*	3.17*
Антеанальное расстояние	47.79	47.08	2.62*	1.63
Длина хвостового стебля	70.62	68.98	4.72*	2.42
Постанальное расстояние	23.65	24.10	3.29*	1.25
Расстояние между Р и V	24.31	24.94	1.33	1.49
Расстояние между А и V	22.23	23.26	3.35*	2.07
Длина основания Д	8.33	9.12	3.49*	9.39*
Наибольшая высота Д	15.34	16.22	1.88	4.32*
Длина основания А	12.89	13.86	3.15*	4.27*
Наибольшая высота А	9.66	10.42	2.87*	9.07*
Длина Р	15.06	14.54	1.11	3.49*
Длина V	13.76	14.44	2.31*	1.82

**Меристические признаки**

Число лучей в Д	11-8.28	11-8.42	0.97	3.55 *
Число лучей в А	14.34	14.62	1.95	3.24 *
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.33	33.73	1.27	3.15 *
Число позвонков	58.36	57.01	3.80 *	17.53*

\* Различия достоверны  
 $f=19$ ,  $t_{95}=2.0$ ,  $F_{05}^1=5.84$ ,  $F_{05}^2=3.06$ ,  $f$  — число степеней свободы,  $t_{95}$  — критерий Стьюдента при уровне значимости 0.05 и данном числе степеней свободы,  $F_{05}^1$  — критерий Фишера при уровне значимости 0.05 и  $M_1 > M_2$ ,  $F_{05}^2$  + критерий Фишера при уровне значимости 0.05 и  $M_1 < M_2$ .

Сравнение ладожской корюшки и рыбинского снетка по критериям  
Стьюдента и Фишера

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.25	6.50	1.25	11.62*
Диаметр глаза	5.12	5.10	0.23	5.47*
Заглазничный отдел головы	11.13	10.34	6.76*	1.20
Межглазничное пространство	5.41	5.64	2.01	1.91
Длина верхней челюсти	11.75	10.38	5.60*	2.36
Длина нижней челюсти	13.48	12.32	4.04*	4.29*
Высота голевы у затылка	12.19	11.49	4.06*	1.07
Длина головы	22.26	21.26	5.01*	1.66
Наибольшая высота тела	14.27	15.84	6.31*	1.95
Наименьшая высота тела	5.44	5.68	2.67*	2.40
Длина туловища	71.09	72.62	5.76*	2.13
Длина хвостового стебля	10.92	10.88	0.31	3.07*
Лантедорсальное расстояние	47.79	48.84	4.39*	2.21
Антеанальное расстояние	70.62	69.82	3.31*	1.82
Постанальное расстояние	23.65	24.07	2.88*	2.58
Расстояние между Р и V	24.31	25.32	2.60*	1.57
Расстояние между А и V	22.23	24.28	8.08*	2.68*
Длина основания Д	8.33	8.43	0.73	6.08*
Наибольшая высота Д	15.34	16.08	3.87*	1.21
Длина основания А	12.89	12.80	0.60	1.28
Наибольшая высота А	9.66	10.34	3.22*	10.30*
Длина Р	15.06	14.60	2.18*	1.19
Длина V	13.76	13.76	0.00	1.43
<b>Меристические признаки</b>				
Число лучей в Д	11—8.29	11—8.12	1.94	2.54
Число лучей в А	14.34	15.17	14.53*	2.57
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.33	33.99	5.57*	3.64*
Число позвонков	58.36	58.65	1.37	9.53*

$f = 23$ ,  $t_{95} = 0.07$ ,  $F_{05}^1 = 3.20$ ,  $F_{05}^2 = 2.64$ .

Обозначения те же, что и в табл. 30.

ние (табл. 40) 23 из 27 изученных пластических и меристических признаков. Не обнаружено разницы лишь в относительной величине межглазничного пространства, длине основания анального плавника, длине брюшного плавника и числе лучей в спинном плавнике. От рыбинского снетка ладожская корюшка отличается в целом более крупными размерами головы и ротового аппарата, сравнительно коротким и прогонистым телом, длинным хвостовым стеблем, меньшими размерами непарных плавников, меньшим числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге и меньшим числом позвонков в позвоночнике.

Ладожская корюшка и куйбышевский снеток. По внешнему строению тела ладожская корюшка отличается от куйбышевского снетка по 20 из 27 исследованных (табл. 41) признаков. У ладожской корюшки по сравнению с куйбышевским снетком относительно более крупная голова и ротовой аппарат, небольшое прогонистое тело и более длинный хвостовой стебель, сходные размеры плавников, меньшее число лучей в анальном плавнике и число тычинок на первой жаберной дуге, большее число позвонков.

Снеток Рыбинского водохранилища и Белого озера. Сравнение рыбинского и белозерского снетков по критериям Стюдента и Фишера (табл. 42) показало, что они достоверно различаются между собой по 18 из 27 признаков. Рыбинский снеток от белозерского отличается несколько большими размерами головы и ротового аппарата, относительно более коротким телом и длинным хвостовым стеблем, меньшими размерами плавников (за исключением грудного) большим числом лучей в анальном плавнике, и большим количеством тычинок на первой жаберной дуге, а также большим числом позвонков в позвоночнике.

Снеток Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ. Сравнение рыбинского и куйбышевского снетков (табл. 43) показало, что они различаются по 20 из 27 признаков. У рыбинского снетка по сравнению с куйбышевским более крупная голова и мощный ротовой аппарат, относительно меньшие размеры туловища, но более длинный хвостовой стебель, примерно одинаковая площадь плавников, меньшее количество тычинок на первой жаберной дуге, большее число лучей в анальном плавнике и позвонков в позвоночнике.

Снеток Белого озера и Куйбышевского водохранилища. Куйбышевский снеток по морфологии наиболее близок к белозерскому. Они различаются между собой по 18 из 27 исследованных пластических и меристических признаков, однако различия выражены не так резко, как между остальными рассматриваемыми формами корюшек (табл. 44). Из 18 признаков 9 различаются только по критерию Фишера, т. е. их средние индексы довольно близки друг к другу. У куйбышевского снетка несколько более крупная голова, относительно небольшие размеры ротового аппарата и глаз несколько меньшие относительные размеры туловища, но более высокое тело и более длинный хвостовой стебель, относительно небольшие размеры непарных плавников, большее число



Сравнение ладожской корюшки и куйбышевского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.25	4.67	8.39*	165.60*
Диаметр глаза	5.13	5.13	0.39	41.00*
Заглазничный отдел головы	11.13	10.87	1.87	2.02
Межглазничное пространство	5.41	5.00	4.08*	11.05*
Длина верхней челюсти	11.75	9.43	12.32*	164.40*
Длина нижней челюсти	13.48	10.80	10.81*	93.10*
Высота головы у затылка	12.19	11.37	6.57*	13.39
Длина головы	22.26	20.93	9.27*	92.39*
Наибольшая высота тела	14.27	15.77	6.36*	1.80
Наименьшая высота тела	5.44	6.27	11.07*	21.19*
Длина туловища	71.09	73.77	14.83*	4.41
Длина хвостового стебля	10.92	10.30	7.45*	5.93
Антедорсальное расстояние	47.79	47.43	3.12*	56.35*
Антеанальное расстояние	70.63	69.37	8.55*	9.51
Постанальное расстояние	23.65	23.52	1.29	4.50
Расстояние между Р и V	24.31	25.40	4.00*	112.65*
Расстояние между А и V	22.23	23.60	4.01*	1.68
Длина основания Д	8.33	9.10	15.92*	7.89
Наибольшая высота Д	15.34	15.20	0.44	1.20
Длина основания А	12.89	13.07	1.71	7.79
Наибольшая высота А	9.66	9.33	1.72	2.78
Длина Р	15.06	13.97	4.27*	2.02
Длина V	13.76	13.90	0.62	1.71
<b>Меристические признаки</b>				
Число лучей в Д	11—8.29	11—8.26	0.61	4.09
Число лучей в А	14.34	14.88	5.35*	1.16
Число тычинок на I-й жаберной дуге	33.33	34.21	9.07*	140.55*
Число позвонков	58.36	57.52	9.85*	2.15

 $\bar{t} = 17$ ,  $t_{95} = 2.40$ ,  $F_{05}^1 = 19.43$ .

Обозначения те же, что и в табл. 30.

**Сравнение рыбинского и белозерского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера**

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.50	5.40	9.54 *	1.19
Диаметр глаза	5.10	5.38	1.70	4.88 *
Заглазничный отдел головы	10.34	10.46	0.43	4.37 *
Межглазничное пространство	5.64	4.46	5.64 *	3.25
Длина верхней челюсти	10.38	10.00	1.58	1.50
Длина нижней челюсти	12.32	11.48	3.78 *	1.71
Высота головы у затылка	11.49	11.20	1.15	1.32
Длина головы	21.25	20.32	2.52 *	3.17
Наибольшая высота тела	15.84	15.50	0.62	2.96
Наименьшая высота тела	5.68	6.24	4.09 *	2.65
Длина хвостового стебля	72.62	74.04	2.31 *	3.18
Длина туловища	10.88	9.56	5.48 *	1.03
Антедорсальное расстояние	48.84	47.08	5.38 *	1.35
Антеанальное расстояние	69.82	68.98	2.16	1.33
Постанальное расстояние	24.07	24.09	0.18	2.07
Расстояние между Р и V	25.32	24.94	<b>0.79</b>	1.05
Расстояние между А и V	24.28	23.26	<b>3.01 *</b>	1.30
Длина основания Д	8.43	9.12	2.65 *	1.54
Наибольшая высота Д	16.08	16.22	0.30	5.25 *
Длина основания А	12.80	13.86	3.30 *	3.34
Наибольшая высота А	10.34	10.42	0.23	1.14
Длина Р	14.60	14.54	0.12	4.16 *
Длина V	13.76	14.44	2.09	1.27
<b>Меристические признаки</b>				
Число лучей в Д	11—8.12	11—8.42	2.01	1.51
Число лучей в А	15.17	14.62	3.84*	8.32*
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.99	33.73	0.83	11.46*
Число позвонков	58.65	57.01	4.10*	1.84

$t = 12$ ,  $t_{95} = 2.18$ ,  $F_{05}^1 = 6.04$ ,  $F_{05}^2 = 3.84$ .

Обозначения те же, что в табл. 30.

Сравнение ладожской корюшки и куйбышевского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.25	4.67	8.39*	165.60*
Диаметр глаза	5.13	5.13	0.39	41.00*
Заглазничный отдел головы	11.13	10.87	1.87	2.02
Межглазничное пространство	5.41	5.00	4.08*	11.05*
Длина верхней челюсти	11.75	9.43	12.32*	164.40*
Длина нижней челюсти	13.48	10.80	10.81*	93.10*
Высота головы у затылка	12.19	11.37	6.57*	13.39
Длина головы	22.26	20.93	9.27*	92.39*
Наибольшая высота тела	14.27	15.77	6.36*	1.80
Наименьшая высота тела	5.44	6.27	11.07*	21.19*
Длина туловища	71.09	73.77	14.83*	4.41
Длина хвостового стебля	10.92	10.30	7.45*	5.93
Антедорсальное расстояние	47.79	47.43	3.12*	56.35*
Аптеанальное расстояние	70.63	69.37	8.55*	9.51
Постанальное расстояние	23.65	23.52	1.29	4.50
Расстояние между Р и V	24.31	25.40	4.00*	112.65*
Расстояние между А и V	22.23	23.60	4.01*	1.68
Длина основания Д	8.33	9.10	15.92*	7.89
Наибольшая высота Д	15.34	15.20	0.44	1.20
Длина основания А	12.89	13.07	1.71	7.79
Наибольшая высота А	9.66	9.33	1.72	2.78
Длина Р	15.06	13.97	4.27*	2.02
Длина V	13.76	13.90	0.62	1.71
<b>Меристические признаки</b>				
Число лучей в Д	11—8.29	11—8.26	0.61	4.09
Число лучей в А	14.34	14.88	5.35*	1.16
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.33	34.21	9.07*	140.55*
Число позвонков	58.36	57.52	9.85*	2.15

 $f=17$ ,  $t_{95}=2.40$ ,  $F_{05}^1=19.43$ .

Обозначения те же, что и в табл. 30.

Сравнение рыбинского и белозерского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.50	5.40	9.54 *	1.19
Диаметр глаза	5.10	5.38	1.70	4.88 *
Заглазничный отдел головы	10.34	10.46	0.43	4.37 *
Межглазничное пространство	5.64	4.46	5.64 *	3.25
Длина верхней челюсти	10.38	10.00	1.58	1.50
Длина нижней челюсти	12.32	11.48	3.78 *	1.71
Высота головы у затылка	11.49	11.20	1.15	1.32
Длина головы	21.25	20.32	2.52 *	3.17
Наибольшая высота тела	15.84	15.50	0.62	2.96
Наименьшая высота тела	5.68	6.24	4.09 *	2.65
Длина хвостового стебля	72.62	74.04	2.31 *	3.18
Длина туловища	10.88	9.56	5.48 *	1.03
Антедорсальное расстояние	48.84	47.08	5.38 *	1.35
Антеанальное расстояние	69.82	68.98	2.16	1.33
Постанальное расстояние	24.07	24.09	0.18	2.07
Расстояние между Р и V	25.32	24.94	<b>0.79</b>	1.05
Расстояние между А и V	24.28	23.26	<b>3.01 *</b>	1.30
Длина основания Д	8.43	9.12	2.65 *	1.54
Наибольшая высота Д	16.08	16.22	0.30	5.25 *
Длина основания А	12.80	13.86	3.30 *	3.34
Наибольшая высота А	10.34	10.42	0.23	1.14
Длина Р	14.60	14.54	0.12	4.16 *
Длина V	13.76	14.44	2.09	1.27
<b>Меристические признаки</b>				
Число лучей в Д	11—8.12	11—8.42	2.01	1.51
Число лучей в А	15.17	14.62	3.84*	8.32*
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.99	33.73	0.83	11.46*
Число позвонков	58.65	57.01	4.10*	1.84

$t = 12$ ,  $t_{95} = 2.18$ ,  $F_{05}^1 = 6.04$ ,  $F_{05}^2 = 3.84$ .

Обозначения те же, что в табл. 30.

**Сравнение рыбинского и куйбышевского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера**

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.50	4.67	22.94*	14.25
Диаметр глаза	5.10	5.13	0.53	7.50
Заглазничный отдел головы	10.34	10.87	3.48*	1.68
Межглазничное пространство	5.64	5.00	6.52*	5.78
Длина верхней челюсти	10.38	9.43	5.76*	69.58*
Длина нижней челюсти	12.32	10.80	9.19*	21.69*
Высота головы у затылка	11.49	11.37	0.81	12.46
Длина головы	21.26	20.93	2.19	55.58*
Наибольшая высота тела	15.84	15.77	0.26	3.51
Наименьшая высота тела	5.68	6.27	8.80*	8.83
Длина туловища	72.62	73.77	4.22*	9.41
Длина хвостового стебля	10.88	10.30	3.76*	18.19
Антодермальное расстояние	48.84	47.43	6.49*	124.58*
Антеанальное расстояние	69.82	69.37	1.98	67.33*
Постанальное расстояние	24.07	23.53	3.62*	11.62
Расстояние между Р и V	25.32	25.40	0.27	71.94*
Расстояние между А и V	24.28	23.60	1.82	1.60
Длина основания Д	8.43	9.10	4.59*	16.00
Наибольшая высота Д	16.08	15.20	2.59*	1.46
Длина основания А	12.80	13.07	1.93	9.94
Наибольшая высота А	10.34	9.33	3.64*	3.70
Длина Р	14.60	13.97	2.32*	1.69
Длина V	13.76	13.90	0.54	2.44
<b>Меристические признаки</b>				
Число лучей в Д	11—8.12	11—8.26	1.51	9.58
Число лучей в А	15.17	14.88	2.91*	2.20
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.99	34.21	3.00*	38.66*
Число позвонков	58.65	57.52	5.28*	20.54*

$f=10$ ,  $t_{95}=2.23$ ,  $F_{10}^1=19.36$ .

Обозначения те же, что в табл. 30.

**Сравнение куйбышевского и белозерского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера**

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_1$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	4.67	5.40	7.68*	12.00
Диаметр глаза	5.13	5.38	1.54	36.60*
Заглазничный отдел головы	10.87	10.46	1.45	7.34
Межглазничное пространство	5.00	4.46	2.67*	18.80
Длина верхней челюсти	9.43	10.00	3.16*	46.50
Длина нижней челюсти	10.80	11.48	4.01*	12.79
Высота головы у затылка	11.37	11.20	0.76	16.50
Длина головы	20.93	20.32	1.78	176.10*
Наибольшая высота тела	15.77	15.50	0.49	10.38
Наименьшая высота тела	6.27	6.24	0.21	23.40*
Длина туловища	73.77	74.04	0.47	29.96*
Длина хвостового стебля	10.30	9.56	3.66*	18.80
Антедорсальное расстояние	47.43	47.08	1.41	92.10*
Антеанальное расстояние	69.37	68.98	1.14	23.01*
Постанальное расстояние	23.53	24.09	4.06*	5.62
Расстояние между Р и V	25.40	24.94	1.17	75.80*
Расстояние между А и V	23.60	23.26	0.86	1.23
Длина основания Д	9.10	9.12	0.09	24.70*
Наибольшая высота Д	15.20	16.22	1.88	3.60
Длина основания А	13.07	13.86	2.60*	33.22*
Наибольшая высота А	9.33	10.42	3.40*	3.26
Длина Р	13.97	14.54	1.15	7.03
Длина V	13.90	14.44	1.59	3.11

**Меристические признаки**

Число лучей в Д	11—8.26	11—8.42	1.22	14.51
Число лучей в А	14.88	14.62	1.57	3.77
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	34.21	33.73	1.58	443.15*
Число позвонков	57.52	57.01	1.44	37.78*

$t=6$ ,  $t_{95}=2.45$ ,  $F_{05}^1=19.25$ .

Обозначения те же, что в табл. 30.

тычинок на первой жаберной дуге и большее число позвонков в позвоночнике.

Как было отмечено нами раньше, сравнительный анализ морфологического строения корюшек изучаемых водоемов выполнен по всей совокупности собранных материалов, поскольку половой диморфизм у данного вида отсутствует, а брачные изменения не оказывают существенного влияния на внешнее строение рыб. Чтобы получить наиболее общее представление о сходстве или различии в строении тела снетка разных популяций и ладожской корюшки, сознательно не была принята во внимание и возможная размерно-возрастная изменчивость отдельных признаков. Между тем данные по ладожской корюшке получены на основании промера рыб с длиной тела по Смитту от 60 до 220 мм, по рыбинскому снетку — от 50 до 140 мм, по белозерскому снетку — от 50 до 100 мм, а по куйбышевскому снетку — всего от 50 до 80 мм. В связи с такой неравноценностью размерных рядов может возникнуть сомнение в достоверности полученных данных. Можно предположить, что наблюдаемое расхождение признаков в действительности не так велико, и что обнаруженная разница в соотношении отдельных частей тела не превышает их размерно-возрастной изменчивости. Как показал графический анализ зависимости между относительной величиной ряда признаков и размером рыб, проведенный нами по ладожской корюшке (рис. 19—23), с ростом рыб относительная величина отдельных частей их

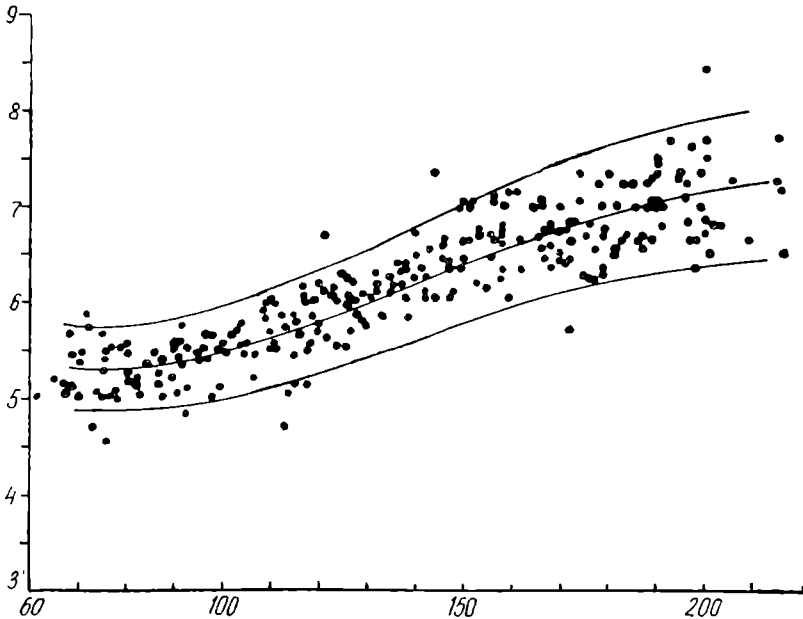


Рис. 19. Длина рыла у ладожской корюшки.  
по оси ординат — отношение длины рыла к длине тела, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм.

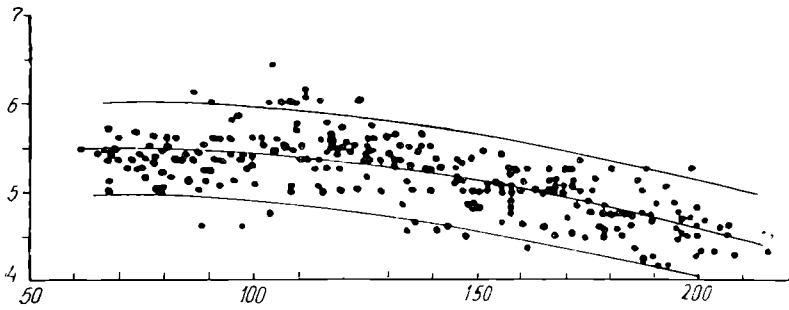


Рис. 20. Диаметр глаза у ладожской корюшки.  
 По оси ординат — диаметр глаза к длине тела, %, по оси абсцисс — длина тела рыб, мм

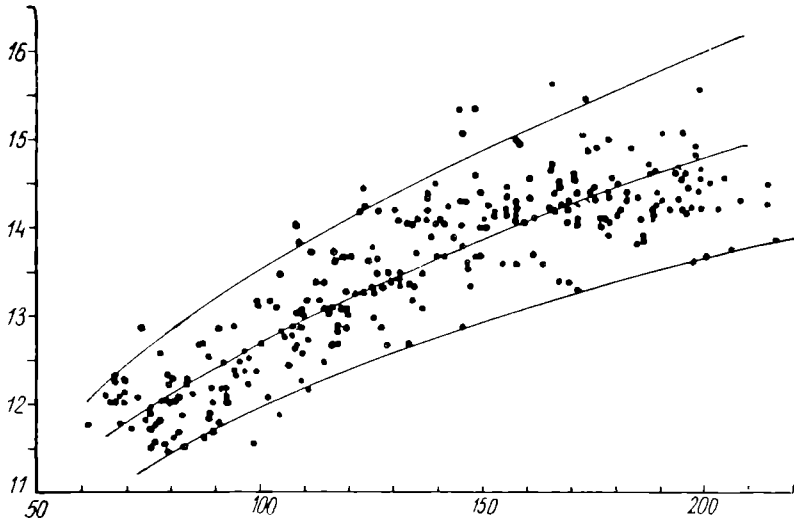


Рис. 21. Длина нижней челюсти у ладожской корюшки.  
 по оси ординат — отношение длины нижней челюсти к длине тела, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм

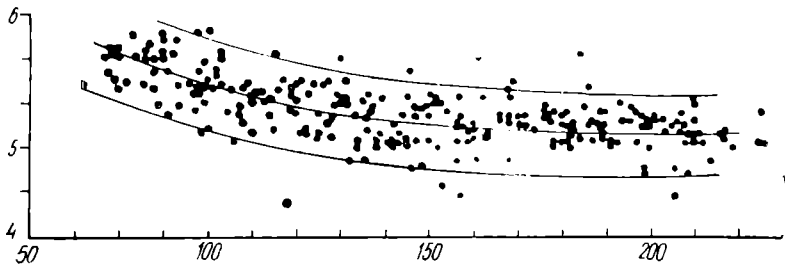


Рис. 22. Наименьшая высота тела у ладожской корюшки.  
 по оси ординат — отношение наименьшей высоты тела к его длине, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм



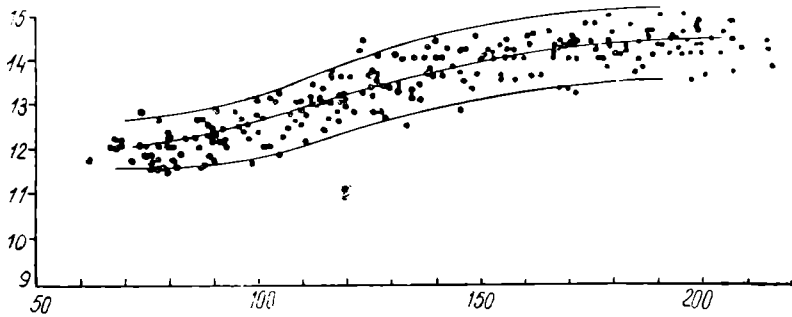


Рис. 23. Длина хвостового стебля у ладожской корюшки.  
по оси ординат — отношение длины хвостового стебля к длине тела, %; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм

тела не остается постоянной. Некоторые из них прогрессивно растут, скорость роста других все время уменьшается. Следовательно, для получения истинного представления о морфологическом сходстве или различии исследуемых популяций корюшек желательно рассматривать рыб более или менее одинаковых размеров. Учитывая это обстоятельство, в табл. 45—49 мы привели данные сравнительного анализа по критериям Стьюдента и Фишера ладожской корюшки, рыбинского, белозерского и куйбышевского снетков с длиной тела до 100 мм. В данном случае были взяты группы рыб примерно одного размера. Оказалось, что у рыб с длиной тела до 100 мм и у всей совокупности рыб каждого водоема соотношение отдельных частей тела в общем примерно одинаковы. Различаются главным образом лишь абсолютные показатели индексов, последние имеют меньшую величину у особей с длиной тела до 100 мм. Другими словами, расхождение абсолютного большинства признаков у исследуемых рыб происходит уже на самых первых годах жизни. С дальнейшим ростом строение тела корюшки и рыбинского снетка изменяется довольно мало. И среди рыб с длиной тела до 100 мм ладожская корюшка отличается наиболее крупными относительными размерами головы и отдельных ее частей, сравнительно коротким прогонистым телом и удлиненным хвостовым стеблем, небольшими размерами непарных и брюшных плавников, но увеличенными грудными, сравнительно небольшим числом лучей в анальном плавнике и числом тычинок на 1-й жаберной дуге, увеличенным количеством позвонков в позвоночнике. На втором месте по этим показателям (а по некоторым из них даже на первом) стоит рыбинский снеток. Белозерский снеток отличается сравнительно длинным и высоким туловищем, крупными непарными и брюшными плавниками, расположенными наиболее близко к переднему концу тела, небольшим числом лучей в анальном плавнике и числом тычинок на 1-й жаберной дуге, самым малым количеством позвонков в позвоночнике. Куйбышевский снеток занимает промежуточное место между рыбинским и белозерским.

Сравнение ладожской корюшки и белозерского снетка по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)  
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	5.30	5.40	1.02	6.00
Диаметр глаза	5.42	5.38	0.13	1.12
Заглазничный отдел головы	10.82	10.46	1.42	34.69*
Межглазничное пространство	5.42	4.46	4.47*	5.25
Длина верхней челюсти	10.70	10.00	3.69*	7.76
Длина нижней челюсти	12.10	11.48	3.46*	4.76
Высота головы у затылка	11.82	11.20	2.67*	5.17
Длина головы	21.65	20.32	3.53*	6.07
Наибольшая высота тела	14.42	15.50	2.10	56.89*
Наименьшая высота тела	5.85	6.24	2.77	4.68
Длина туловища	71.72	74.04	3.80*	7.89
Длина хвостового стебля	10.75	9.56	5.82*	11.28*
Антедорсальное расстояние	47.37	47.08	1.12	10.52*
Антеанальное расстояние	70.40	68.98	4.11*	11.50*
Постанальное расстояние	23.45	24.09	4.33*	2.50
Расстояние между Р и V	25.00	24.94	0.15	16.24*
Расстояние между А и V	22.67	23.26	1.56	1.12
Длина основания Д	8.25	9.12	3.76*	14.82*
Наибольшая высота Д	14.87	16.22	2.41*	2.31
Длина основания А	12.72	13.86	3.41*	6.33
Наибольшая высота А	9.55	10.42	3.14*	9.19*
Длина Р	14.62	14.54	0.17	4.98
Длина V	13.67	14.44	2.48*	4.52
<b>Меристические признаки</b>				
Число лучей в Д	11—8.23	11—8.42	1.41	6.07
Число лучей в А	14.16	14.62	3.04*	5.72
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.34	33.73	1.26	18.86*
Число позвонков	58.53	57.01	4.19*	11.99*

$\bar{t}=7$ ,  $t_{95}=2.37$ ,  $t_{99}=3.50$ ,  $t_{99.9}=5.41$ ,  $F_{0.5}=9.1$ ,  $F_{0.1}=271$ .

\* — различия достоверны.

**Сравнение ладожской корюшки и рыбинского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)**

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	5.30	6.36	14.61*	2.70
Диаметр глаза	5.40	5.14	3.83*	5.44
Заглазничный отдел головы	10.82	10.22	9.96*	1.31
Межглазничное пространство	5.42	5.52	0.62	2.01
Длина верхней челюсти	10.70	10.00	6.14*	2.00
Длина нижней челюсти	12.10	11.94	1.66	2.05
Высота головы у затылка	11.82	11.24	3.21*	2.66
Длина головы	21.65	20.92	4.48*	8.05
Наибольшая высота тела	14.42	15.50	4.02*	14.67*
Наименьшая высота тела	5.85	5.76	1.09	1.28
Длина туловища	71.72	73.10	4.87*	1.40
Длина хвостового стебля	10.75	11.14	2.15	8.58
Антедорсальное расстояние	47.37	48.72	5.55*	8.81
Антеанальное расстояние	70.40	69.64	2.38*	9.71*
Постанальное расстояние	23.45	24.36	7.17*	1.43
Расстояние между Р и V	25.00	25.86	3.76*	4.35
Расстояние между А и V	22.67	24.04	3.55*	1.24
Длина основания Д	8.25	8.22	0.16	9.12*
Наибольшая высота Д	14.87	15.80	2.67*	7.92
Длина основания А	12.75	12.58	1.08	1.89
Наибольшая высота А	9.55	9.92	2.96*	1.14
Длина Р	14.62	14.64	0.05	1.71
Длина V	13.67	13.98	1.79	1.96

**Меристические признаки**

Число лучей в Д	11—8.23	11—8.07	1.16	6.10
Число лучей в А	14.16	15.14	11.82*	1.18
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.34	33.93	5.25*	1.34
Число позвонков	58.53	58.60	0.20	10.42*

$f=7$ ,  $t_{95}=2.37$ ,  ${}_{99}t=3.50$ ,  $t_{99.9}=5.41$ ,  $F_{0.5}=9.1$ ,  $F_{0.1}=28.71$ .

\* различия достоверны.

**Строение ладожской корюшки и куйбышевского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)**

(Признаки в % к длине головы)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	5.30	4.67	12.02*	2.00
Диаметр глаза	5.40	5.13	8.00*	7.01
Заглазничный отдел головы	10.82	10.87	0.32	4.72
Межглазничное пространство	5.42	5.00	3.83*	3.58
Длина верхней челюсти	10.70	9.43	16.20*	6.00
Длина нижней челюсти	12.10	10.80	13.00*	2.67
Высота головы у заглазка	11.82	11.37	3.73*	3.19
Длина головы	21.65	20.93	4.51*	14.00
Наибольшая высота тела	14.42	15.77	6.21*	5.48
Наименьшая высота тела	5.85	6.27	5.73*	5.00
Длина туловища	71.72	73.77	7.81*	3.80
Длина хвостового стебля	10.75	10.30	5.20*	1.67
Антедорсальное расстояние	47.37	47.43	0.64	8.35
Антеанальное расстояние	70.40	69.37	7.41*	2.00
Постанальное расстояние	23.45	23.53	0.76	2.25
Расстояние между Р и V	25.00	25.40	3.26*	4.67
Расстояние между А и V	22.67	23.60	2.28	2.09
Длина основания Д	8.25	9.10	9.81*	1.67
Наибольшая высота Д	14.87	15.20	0.72	1.56
Длина основания А	12.72	13.07	2.14	5.25
Наибольшая высота А	9.55	9.33	1.04	2.82
Длина Р	14.62	13.97	2.10	1.41
Длина V	13.67	13.90	0.91	1.45

**Меристические признаки**

Число лучей в Д	11—8.23	11—8.26	0.47	2.39
Число лучей в А	14.16	14.88	6.45*	1.51
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.34	34.21	10.91*	23.48*
Число позвонков	58.53	57.52	7.61*	3.15

$f=5$ ,  $t_{95}=2.57$ ,  $t_{99}=4.03$ ,  $t_{99.9}=6.86$ ,  $F_{05}=19.16$ ,  $F_{0.1}=99.17$ .

\* — различия достоверны.

**Сравнение рыбинского и белозерского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)**

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.36	5.40	8.91*	2.22
Диаметр глаза	5.14	5.38	1.41	5.30
Заглазничный отдел головы	10.22	10.46	0.94	45.43*
Межглазничное пространство	5.52	4.46	4.65*	2.61
Длина верхней челюсти	10.00	10.00	0.00	3.87
Длина нижней челюсти	11.94	11.48	2.75*	9.76
Высота головы у затылка	11.24	11.20	0.15	1.95
Длина головы	20.92	20.32	0.73	48.92*
Наибольшая высота тела	15.50	15.50	0.00	3.88
Наименьшая высота тела	5.76	6.24	3.56*	6.00
Длина туловища	73.10	74.04	1.59	11.02*
Длина хвостового стебля	11.14	9.56	6.14*	1.31
Антедорсальное расстояние	48.72	47.08	4.88*	1.19
Антеанальное расстояние	69.64	68.98	1.48	1.18
Постанальное расстояние	24.36	24.10	1.39	1.74
Расстояние между Р и V	25.86	24.94	2.10	3.73
Расстояние между А и V	24.04	23.26	2.08	1.10
Длина основания Д	8.22	9.12	3.18*	1.62
Наибольшая высота Д	15.80	16.22	0.91	18.30*
Длина основания А	12.58	13.86	4.13*	11.97*
Наибольшая высота А	9.92	10.42	1.84	10.53*
Длина Р	14.64	14.54	0.21	8.54*
Длина V	13.98	14.44	1.60	8.88*

**Меристические признаки**

Число лучей в А	11—8.67	11—8.42	2.00	1.00
Число лучей в Д	15.14	14.62	3.55*	6.78*
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.93	33.73	0.62	14.10*
Число позвонков	58.60	57.01	3.37*	1.15

$\bar{x}=8$ ,  $t_{95}=2.31$ ,  $t_{99}=3.36$ ,  $t_{99.9}=5.04$ ,  $F_{0.5}=6.4$ ,  $F_{0.1}=15.98$ .

\* — различия достоверны.

**Сравнение рыбинского и куйбышевского снетка  
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)**

(Признаки в % к длине тела)

Признаки	$M_1$	$M_2$	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6.36	4.67	24.67*	5.40
Диаметр глаза	5.14	5.13	0.09	6.90
Заглазничный отдел головы	10.22	10.87	5.14*	6.19
Межглазничное пространство	5.52	5.00	3.90*	7.20
Длина верхней челюсти	10.00	9.43	55.97*	12.00
Длина нижней челюсти	11.94	10.80	14.80*	1.30
Высота головы у затылка	11.24	11.37	0.77	8.47
Длина головы	20.92	20.93	0.22	3.60
Наибольшая высота тела	15.50	15.77	0.81	2.67
Наименьшая высота тела	5.76	6.27	8.32*	3.90
Длина туловища	73.10	73.77	3.08*	2.71
Длина хвостового стебля	11.14	10.30	4.70*	14.30
Антедорсальное расстояние	48.72	47.43	5.61*	4.94
Антеанальное расстояние	69.64	69.37	0.87	19.41*
Постанальное расстояние	24.36	23.53	7.24*	3.22
Расстояние между Р и V	25.86	25.40	2.19	20.30*
Расстояние между А и V	24.04	23.60	1.09	1.36
Длина основания Д	8.22	9.10	4.79*	15.20
Наибольшая высота Д	15.80	15.20	1.86	5.09
Длина основания А	12.58	13.07	4.47*	2.77
Наибольшая высота А	9.92	9.33	2.90*	3.22
Длина Р	14.64	13.97	2.52*	1.21
Длина V	13.98	13.90	0.36	2.85

**Меристические признаки**

Число лучей в Д	11—8.07	11—8.26	1.46	14.67
Число лучей в А	15.14	14.88	2.49*	1.79
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.93	34.21	3.45*	31.42*
Число позвонков	58.60	57.52	3.27*	32.83*

$f=6$ ,  $t_{95}=2.45$ ,  $t_{99}=3.71$ ,  $t_{99.9}=5.96$ ,  $F_{05}=19.16$ ,  $F_{01}=99.17$ .

\* — различия достоверны.

Таким образом, наблюдаемое расхождение в строении тела ладожской корюшки и снетков Белого озера, Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ происходит уже на первых годах их жизни. Это расхождение величин признаков корюшки разных водоемов превышает существующую размерно-возрастную изменчивость рыб каждой отдельной популяции. Поэтому и материалы, приведенные по всей совокупности рыб в пробах, вполне сравнимы, а наблюдающиеся различия в строении тела рыб и соотношении отдельных его частей достоверны.

Изучение морфологии тела ладожской корюшки, рыбинского, белозерского и куйбышевского снетков подтвердило наше предположение о связи внешнего строения рыб с особенностями биологии рыб отдельных популяций. Ладожская корюшка и рыбинский снеток, как было показано, отличаются наиболее крупными размерами головы и ротового аппарата, сравнительно коротким прогонистым туловищем, удлинненным хвостовым стеблем, небольшими и сдвинутыми к заднему концу тела непарными плавниками, увеличенными размерами грудных плавников, небольшим числом позвонков в позвоночнике и т. д.

В своей книге «Функциональные основы внешнего строения рыбы» Ю. А. Алеев (1963) на огромном фактическом материале подробно рассматривает различные приспособления в строении тела рыб, связанные с маскировкой и защитой, нейтрализацией действия силы тяжести, обеспечением поступательного движения, стабилизацией и изменением направления движения, захватом пищи и т. д. С позиций этого автора разница в морфологическом строении исследуемых корюшек может найти следующее объяснение.

Как уже было показано, рыбинский снеток и ладожская корюшка на определенном этапе развития примерно со второго-третьего года жизни начинают активно хищничать, поедая собственную молодь и молодь других видов рыб. Укороченное стреловидное туловище, удлинненный хвостовой стебель и сдвинутые к заднему концу тела непарные плавники, видимо, способствуют выполнению короткого и сильного броска за подвижной добычей, а большая голова и хорошо развитый ротовой аппарат — ее захвату и удержанию. Крупная голова утяжеляет передний конец тела рыбы, что мешает направленному прямолинейному движению. В связи с этим происходит увеличение размеров грудных плавников, которые не только играют роль вертикальных рулей, но и выполняют функцию несущих плоскостей, помогающих рыбе при движении удерживать передний конец тела в горизонтальном положении.

Белозерский и куйбышевский\* снетки всю свою жизнь питаются планктоном. Их форма тела больше приспособлена к плаванию в толще воды и захвату планктонных организмов. Сравни-

---

\* — Морфология куйбышевского снетка была исследована до вселения тюльки в водохранилище и перехода крупных особей в популяции на потребление рыбы.

тельно длинное и высокое тело, увеличенная поверхность непарных плавников способствует распространению локомоторной волны по наибольшей поверхности тела рыбы, увеличивая тем самым коэффициент полезного действия движителя, с одной стороны, и улучшая поворотливость тела в горизонтальной плоскости, с другой. Последнее свойство крайне необходимо при поимке планктонных организмов, которых корюшки именно ловят, а не фильтруют, как истинные планктофаги. Фильтрующий аппарат у корюшек развит довольно слабо (сравнительно небольшое количество тычинок на жаберных дугах).

Ладожская корюшка и рыбинский снеток — хищники, но и среди этих двух форм первая отличается от второй более крупными размерами головы и ротового аппарата, коротким туловищем и удлинненным хвостовым стеблем, меньшими размерами плавников за исключением грудных и т. п. Собственно они различаются между собой теми же признаками, что и хищные корюшки от корюшек-планктофагов. Причина этих различий заключается в том, что ладожская корюшка питается более крупной добычей, чем рыбинский снеток. Основу рациона (до 91%) составляет рыба и крупные придонные ракообразные. На долю мелкого планктона приходится всего только 9% пищи. В пище рыбинского снетка наряду с рыбой имеет весьма существенное значение планктон (до 40%), причем крупные придонные ракообразные в Рыбинском водохранилище отсутствуют. Таким образом величина кормовых организмов и способы их добычи тесно связаны с морфологическими особенностями изучаемых корюшек.

Помимо особенностей питания с внешним строением тела связана и способность совершать миграции разной продолжительности и степени трудности. Как было показано, старшие возрастные группы рыбинского снетка и ладожской корюшки размножаются преимущественно на речных нерестилищах. При этом они вынуждены совершать миграции от мест нагула к нерестилищам протяженностью до 50 (Волховская губа — р. Волхов) — 100 км (Волжский плес Рыбинского водохранилища). Удлиненный хвостовой стебель и смещенные к заднему концу тела непарные плавники усиливают мощность хвостового отдела, играющего роль локомоторного органа и горизонтальных рулей. Белозерский и куйбышевский снетки дальних миграций не совершают, и их локомоторный аппарат развит слабее.

## 7.2. Размерно-возрастная изменчивость морфометрических признаков

Рыбы относятся к группе животных, рост которых не прекращается на протяжении всего онтогенеза. Скорость роста отдельных частей тела при этом неодинакова. Одни из них в какие-то периоды жизни растут быстрее, другие медленнее. Затем скорость роста первых может замедлиться, а вторых увеличиться. Взаимосвязь между относительной величиной любого признака и общей



длиной тела графически, как правило, представляет собой ломаную линию с многочисленными пиками, происхождение которых часто трудно объяснимо (рис. 24—30). Они могут, с одной стороны, отражать вполне определенную закономерность роста и в то же время быть следствием недостаточного количества промеров или ошибки измерений при большой индивидуальной изменчивости рыб. Не всегда можно судить о надежности наблюдаемых изменений относительной величины тех или иных частей тела, даже если их общая тенденция проявляется довольно четко. Обычные ме-

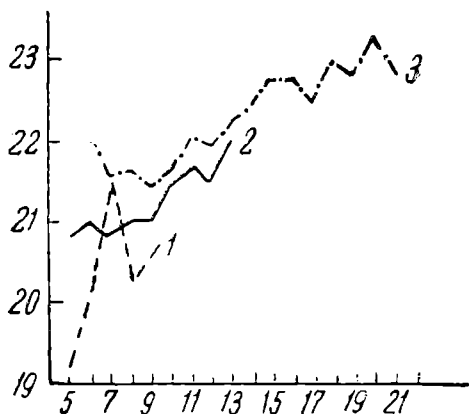


Рис. 24. Зависимость между длиной головы и длиной тела у белозерской, рыбинской и ладожской корюшек. 1 — белозерская, 2 — рыбинская, 3 — ладожская корюшки. По оси ординат — длина головы, %; по оси абсцисс — длина тела, см.

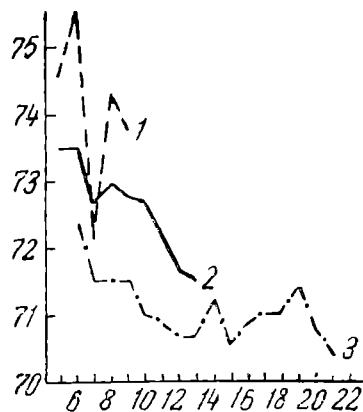


Рис. 25. Зависимость между длиной туловища и длиной тела у белозерской, рыбинской и ладожской корюшек. 1 — белозерская, 2 — рыбинская, 3 — ладожская корюшки. По оси ординат — длина туловища, %; по оси абсцисс — длина тела, см.

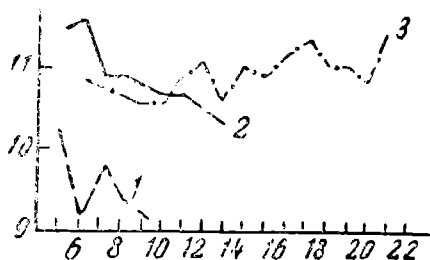


Рис. 26. Зависимость между длиной хвостового стебля и длиной тела у белозерской, рыбинской и ладожской корюшек. 1 — белозерская, 2 — рыбинская, 3 — ладожская корюшки. По оси ординат — длина хвостового стебля, %; по оси абсцисс — длина тела, см.

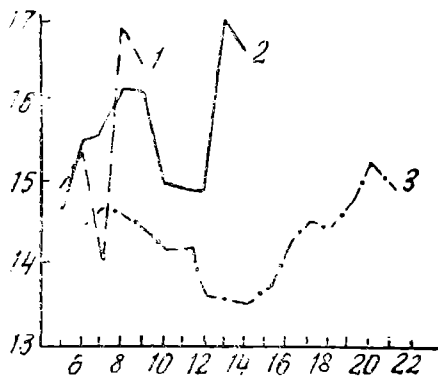


Рис. 27. Зависимость между наибольшей высотой и длиной тела у белозерской, рыбинской и ладожской корюшек. 1 — белозерская, 2 — рыбинская, 3 — ладожская корюшки. По оси ординат — наибольшая высота тела, %; по оси абсцисс — длина тела, см.

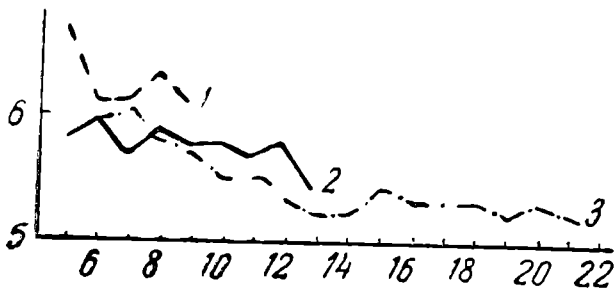


Рис. 28. Зависимость между наименьшей высотой и длиной тела у белозерской, рыбинской и ладожской корюшек. 1 — белозерская, 2 — рыбинская, 3 — ладожская корюшки. По оси ординат — наименьшая высота тела, %; по оси абсцисс — длина тела, см.

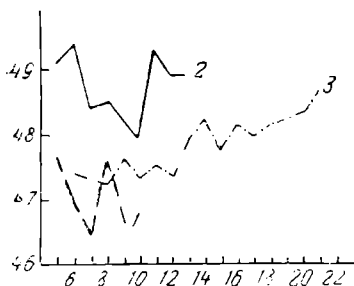


Рис. 29. Зависимость между величиной антедорсального расстояния и длиной тела у белозерской, рыбинской и ладожской корюшек. 1 — белозерская, 2 — рыбинская, 3 — ладожская корюшки. По оси ординат — антедорсальное расстояние, %; по оси абсцисс — длина тела, см.

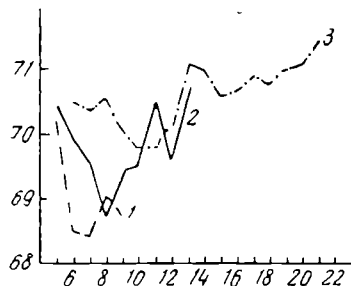


Рис. 30. Зависимость между величиной антеанального расстояния и длиной тела у белозерской, рыбинской и ладожской корюшек. 1 — белозерская, 2 — рыбинская, 3 — ладожская корюшки. По оси ординат — антеанальное расстояние, %; по оси абсцисс — длина тела, см.

тоды анализа часто бывают также не в состоянии точно установить «критические» периоды, когда изменения скорости роста тех или иных частей тела оказываются наиболее существенными для организма в целом. Эти затруднения позволяет преодолеть избранный для анализа метод главных компонент (Багров, 1959; Налимов, 1971, см. главу I), с помощью которого удалось установить, что рост и изменение скорости роста всех исследованных морфометрических признаков рыб исследованных популяций подчиняется трем закономерностям (Володин, Иванова, 1973).

На рис. 31—33 графически изображены собственные вектора (главные компоненты) ковариационных матриц и коэффициенты разложения преобразованных признаков.

Рис. 31—33 показывают, что у белозерского снетка первой закономерности подчинено 51% признаков, второй — 22 и третьей — 21%; у ладожской корюшки — соответственно 44%; 25 и 10%, у рыбинского снетка — 52, 17 и 13%. При этом заметно, что у

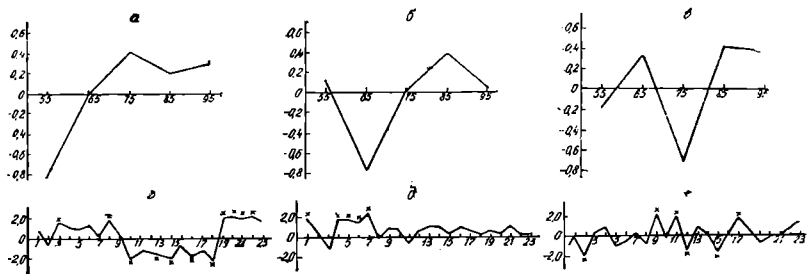


Рис. 31. Собственные вектора ковариационной матрицы морфометрических признаков белозерского снетка и значения преобразованных признаков\*. а, б, в — собственные вектора первых, вторых и третьих собственных чисел матриц; г, д, е — коэффициенты преобразованных признаков. 1 — длина рыла; 2 — диаметр глаза; 3 — заглазничный отдел головы; 4 — межглазничное пространство; 5 — длина верхней челюсти; 6 — длина нижней челюсти; 7 — высота головы у затылка; 8 — длина головы; 9 — наибольшая высота тела; 10 — наименьшая высота тела; 11 — длина туловища (вместе с хвостовым стеблем); 12 — длина хвостового стебля; 13 — антедорсальное расстояние; 14 — антеанальное расстояние; 15 — постанальное расстояние; 16 — расстояние между основаниями грудных и брюшных плавников; 17 — расстояние между основанием брюшных плавников и анальным; 18 — длина основания спинного плавника; 19 — наибольшая высота спинного плавника; 20 — длина основания анального плавника; 21 — наибольшая высота анального плавника; 22 — длина грудных плавников; 23 — длина брюшных плавников. По оси ординат — а, б, в — коэффициенты разложения; г, д, е — коэффициенты преобразованных признаков; по оси абсцисс — а, б, в — длина тела рыб, мм; г, д, е — морфометрические признаки.

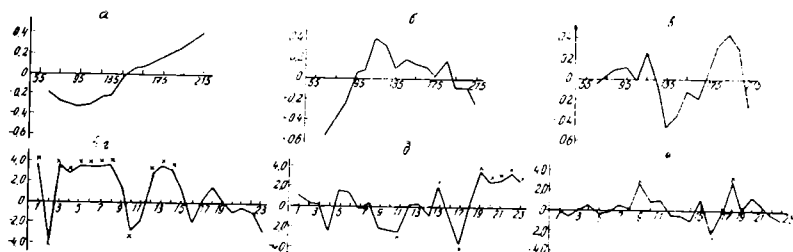


Рис. 32. Собственные вектора ковариационной матрицы морфометрических признаков ладожской корюшки и значения преобразованных признаков\*. Обозначения те же, что и на рис. 31.

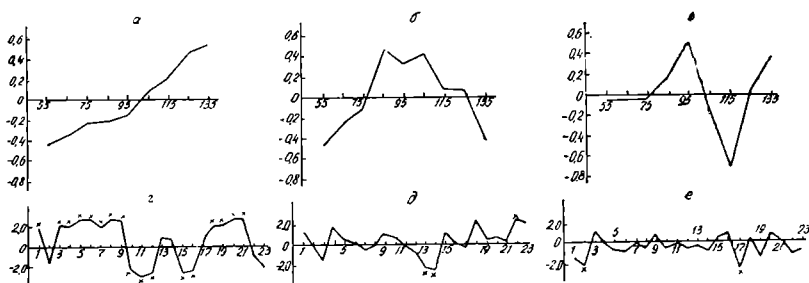


Рис. 33. Собственные вектора ковариационной матрицы морфометрических признаков рыбинского снетка и значения преобразованных признаков\*. Обозначения те же, что и на рис. 31.

\* Звездочкой отмечены признаки, изменения которых подчиняются данной закономерности.

всех трех форм корюшки характер первой закономерности роста разный, тогда как второй — имеет определенное сходство у ладожской корюшки и рыбинского снетка, а характер третьей — у всех форм. Кроме того у рыб разных популяций изменение одних и тех же признаков не всегда происходят одинаково. Так, если длина головы у корюшек во всех водоемах увеличивается согласно первой закономерности, то большинство остальных признаков строения головы у белозерского снетка изменяется по второй, а у рыбинского снетка и ладожской корюшки — по первой. Длина туловища у рыбинского снетка растет согласно первой закономерности, у ладожского — согласно третьей. Длина хвостового стебля у рыбинского снетка и ладожской корюшки изменяется по первой закономерности, а у белозерского — по третьей. Другими словами, рост отдельных частей тела рыб различен в трех водоемах. Рассмотрим, как изменяются основные признаки, характеризующие строение изучаемых снетков и корюшек, с общим увеличением длины их тела.

Признаки, характеризующие строение головы. Скорость роста головы и отдельных ее частей у белозерского снетка меняется при длине тела рыб 60—70 мм и 80—90 мм: сначала величина признаков уменьшается, затем увеличивается и снова уменьшается (рис. 31). У ладожской корюшки эти признаки уменьшаются с ростом рыб до длины 100 мм, после достижения ими этого размера, признаки начинают увеличиваться (рис. 32). У рыбинского снетка скорость роста головы увеличивается с ростом тела (рис. 33).

Длина туловища. Относительная скорость роста туловища у снетков в Белом озере меняется 2 раза по мере роста рыб в длину: сначала она увеличивается, затем уменьшается и у самых крупных экземпляров опять увеличивается (рис. 31). У ладожской корюшки до достижения рыбами длины 120 мм туловище непрерывно уменьшается, а у более крупных особей увеличивается (рис. 32). У рыбинского снетка длина туловища непрерывно уменьшается (рис. 33).

Длина хвостового стебля. У белозерского снетка она изменяется несколько раз в течение жизни (рис. 31). У ладожской корюшки относительная скорость роста хвостового стебля уменьшается у рыб до достижения ими длины 100 мм, а у более крупных особей — увеличивается (рис. 32). У рыбинского — непрерывно замедляется (рис. 33).

Наибольшая и наименьшая высота тела. У рыб белозерской популяции изменения этих величин подчиняются разным закономерностям (рис. 31). У ладожской корюшки относительная скорость роста наибольшей высоты тела увеличивается у рыб с длиной тела до 100 мм и уменьшается с последующим увеличением их размера, скорость роста наименьшей высоты тела — изменяется один раз (рис. 32). У рыбинского снетка наибольшая высота тела непрерывно увеличивается, а наименьшая высота — снижается (рис. 33).

Размер плавников. Относительная скорость роста плавников у белозерского снетка увеличивается с ростом рыб до 80 мм, затем понижается и вновь несколько увеличивается у более крупных рыб (рис. 31), у ладожской корюшки возрастает с увеличением длины тела до 120 мм и затем, у более крупных особей — уменьшается (рис. 32), а у рыбинского снетка — увеличивается всю жизнь (рис. 33).

Расположение плавников. Относительная скорость изменения расстояний между плавниками у представителей всех трех форм более или менее одинакова. Она уменьшается у рыб до достижения ими длины в Белом озере — 80 мм, Ладожском — 100 мм и в Рыбинском водохранилище — 90 мм, затем у рыб всех популяций она увеличивается (рис. 31—33). В результате спинной и анальный плавники сначала оказываются смещенными ближе к переднему концу тела (вернее, его вертикальной оси), а затем отодвигаются назад.

Анализируя характер изменений относительной величины морфометрических признаков с увеличением размера и возраста рыб, можно заметить, что в их жизни существуют некоторые периоды, когда изменения скорости роста отдельных частей тела происходят наиболее резко.

У белозерского снетка на первом году жизни наиболее быстро растут туловищный отдел и плавники. Части головы в этот период растут медленнее. На втором году жизни скорость роста туловищного отдела снижается, хвостовой же отдел и части головы начинают усиленно расти. При длине 80—90 мм вновь усиливается рост туловищного отдела, а скорость роста хвостового стебля и плавников снижается. Непарные плавники начинают смещаться к хвостовому концу тела. В конце второго—начале третьего года у рыб с длиной тела более 90 мм скорость роста частей головы уменьшается и увеличиваются относительные размеры плавников. Следовательно, у белозерского снетка изменение величин большинства признаков происходит на втором году жизни.

У ладожской корюшки основная масса изменений морфометрических признаков происходит при достижении рыбами 100 и 120 мм, что соответствует второму и третьему годам жизни. На втором году резко увеличивается скорость роста головы и ее частей, за исключением диаметра глаз, а также хвостового стебля, непарные плавники смещаются к хвосту. Эти изменения связаны с переходом корюшек на питание крупным кормом и формированием организма, строение которого наиболее типично для хищных видов рыб. На третьем году, при достижении общей длины тела 120 мм, начинается увеличение скорости роста туловищного отдела, которое совпадает с началом полового созревания и развитием воспроизводительной системы.

У рыбинского снетка относительная величина подавляющего большинства признаков с общим увеличением размера рыб изменяется наиболее плавно по сравнению с особями ладожской и белозерской популяции. Однако при достижении рыбами длины

тела 70—80 мм, что соответствует концу первого- началу второго года, голова и отдельные ее части, а также плавники начинают расти не так быстро, как прежде. Величина же признаков, характеризующих строение тела, начинает увеличиваться несколько быстрее. В конце второго — начале третьего года, при длине около 100 мм скорость роста отдельных частей тела вновь соответственно увеличивается, либо уменьшается. Изменения скорости роста грудных плавников, диаметра глаз, а также антедорсального, антеапального и пектоцентрального расстояний происходят при достижении рыбами длины 80—90 мм. Таким образом, у рыбинского снетка на втором году жизни скорость роста туловища и хвостового стебля несколько увеличивается, а скорость роста плавников уменьшается. Эти изменения совпадают с началом полового созревания и развитием воспроизводительной системы. В конце второго — начале третьего года вновь усиливается рост головы и плавников, а скорость роста туловища и хвостового стебля уменьшается, что связано с переходом рыб на хищное питание.

Следовательно, второй год является в известном смысле «критическим» в жизни всех форм изучаемых корюшек. В этот период у них происходит коренная перестройка основных моментов их биологии и, вероятно, физиологии, меняются требования к условиям среды. Анализ биологических особенностей рыб корюшковых популяций, особи которых характеризуются максимальной продолжительностью жизни (гл. 3—6) показал, что в Ладожском озере, например, на втором году жизни они начинают потреблять крупную добычу — сначала реликтовых рачков, потом молодь рыб. В этот период созревает воспроизводительная система корюшек, после чего они принимают участие в нерестовых миграциях. Перестройка экологии оказывает существенное влияние на внешний облик снетков и корюшек и пропорциональность роста отдельных частей их тела. В Ладожском озере и Рыбинском водохранилище особи старше 3-х лет приобретают черты строения, характерные для хищных рыб, совершенствуется их двигательный аппарат. Если на втором или третьем годах жизни условия среды не соответствуют новым требованиям организма, в частности, затруднен переход на потребление молоди рыб, биологический ритм нарушается, скорость роста частей тела непрерывно меняется, наступает гибель особей, как это происходит у белозерского снетка.

## Глава VIII.

### ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ОСОБЕЙ ОТДЕЛЬНЫХ ПОКОЛЕНИЙ

Многими исследователями отмечалось, что в некоторые периоды в «снетковых» и «корюшковых» водоемах в уловах увеличивается относительная доля старших особей, например, в Белом озере иногда встречаются трех- и даже четырехлетки (Иванова, 1980), а в Ладожском озере — восьми-, десятилетки (Архипцева,

1968). Нерегулярное появление особей старше 2-х лет в Белом и 8-ми лет в Ладожском озерах свидетельствует о разной продолжительности жизни рыб, родившихся в отдельные годы. Поскольку увеличение численности рыб старшего возраста существенным образом влияет на характерные черты всей популяции, особенно «сеткового» типа (Иванова, 1980), необходимо было выяснить причину различной продолжительности жизни рыб отдельных поколений. Для того, чтобы проследить судьбу рыб, родившихся в разные годы, мы использовали в качестве естественной метки, сохранившейся в течении всей жизни рыбы — число склеритов на ее чешуе (см. методику).

В Белом озере нами было изучено 5 поколений рыб, которые отличались друг от друга рядом биологических характеристик, а также числом склеритов на чешуе (табл. 50).

Рыбы поколения 1971 г. не созрели на первом году жизни. росли они в течение нагульного сезона медленно и в октябре 1971 г. имели небольшие длину и вес тела, низкие коэффициенты упитан-

Таблица 50

Соотношение сеголетков с разным числом склеритов на чешуе в отдельных поколениях, %

Поколение	Число склеритов									Число рыб
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1971	5.7	35.6	50.2	7.1	1.4	—	—	—	—	70
1972	—	2.3	2.3	18.6	25.6	25.6	18.6	7.0	—	43
1973	—	—	—	—	7.3	9.8	51.2	27.0	4.7	41
1974	—	—	2.8	17.1	17.1	34.5	20.0	8.5	—	35
1975	—	—	—	1.2	7.1	12.2	19.4	35.6	24.5	98

Таблица 51

Биологические показатели ( $M \pm m$ ) сеголетков с разным числом склеритов на чешуе (октябрь, 1971 г.)

Показатель	Число склеритов	
	3-6	7
Длина тела по Смитту, мм	$51.4 \pm 1.1^*$	$57.4 \pm 2.2^*$
Общий вес тела, г	$0.9 \pm 0.05^{**}$	$1.2 \pm 0.09^{**}$
Вес тела без внутренностей, г	$0.8 \pm 0.05^{**}$	$1.1 \pm 0.06^{**}$
Упитанность по Кларк	$0.59 \pm 0.01$	$0.60 \pm 0.04$
Коэффициент жирности, ‰	$193.8 \pm 14.2$	$217.8 \pm 28.0$
Число рыб, экз.	18	5

\* Различия достоверны при уровне значимости 0.05;

\*\* Различия достоверны при уровне значимости 0.01.

ности и жирности (табл. 51). Почти все рыбы этого поколения отличались медленным ростом и на чешуе у них образовалось от 3 до 6 склеритов (табл. 50). Очень редко встречались особи, на чешуе которых было 7 склеритов. Такие рыбы росли быстрее основной массы молодежи (табл. 51).

На втором году жизни рыбы этого поколения попали в крайне неблагоприятные условия. Лето 1972 г. было исключительно жарким, температура воды во второй половине июня, в июле и в августе была на 3—4° выше средней многолетней. Такая высокая температура воды, которая сохранялась более 50 дней, оказалась экстремальной для снетка. Во многих озерах Северо-Запада СССР погибла большая часть популяций (Кудерский, Федорова, 1977). В Белом озере в течение июня и июля погибли все особи, у которых на чешуе на первом году жизни образовалось 3 склерита (рис. 34, 1971 а). К началу августа среди оставшихся в живых

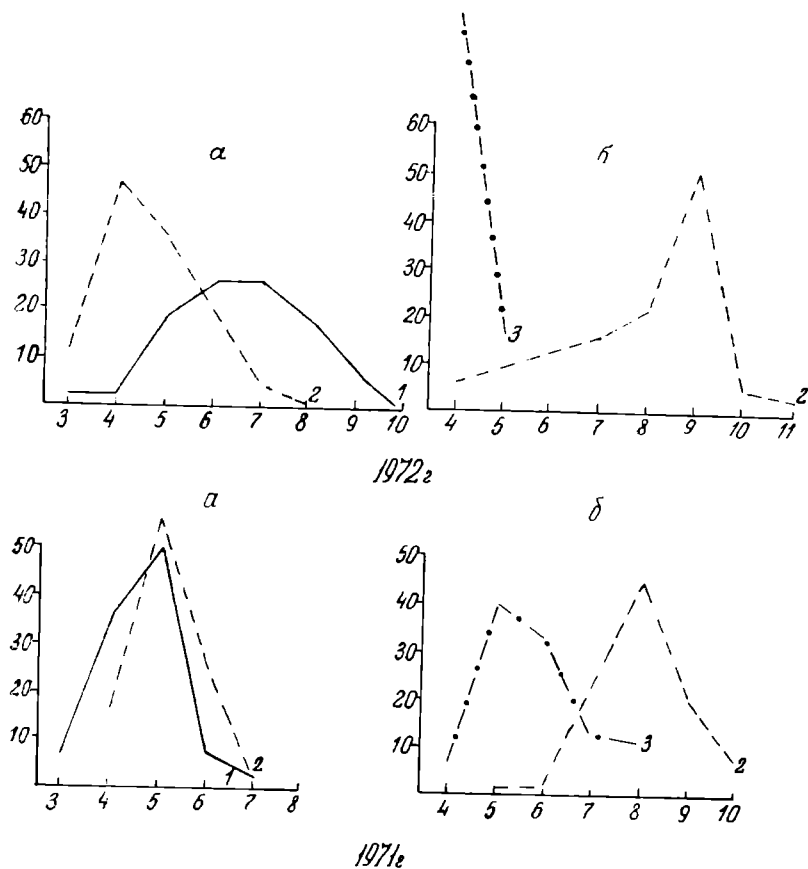


Рис. 34. Число склеритов на чешуе рыб поколений 1971 и 1972 гг. а — на первом году жизни, б — на втором году жизни. 1 — однолетние, 2 — двухлетние, 3 — трехлетние особи. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — число склеритов



рыб преобладали (74%) особи, на чешуе которых имелся дополнительный валик. Можно предположить, что он образовался после остановки питания и роста при наступлении жары и с началом роста рыб и чешуи при последующем возобновлении откорма при понижении температуры воды. Рыбы с дополнительными валиками на чешуе имели крупные размеры тела и высокую жирность (табл. 52). У остальных рыб (26%) на чешуе дополнительного валика не было. Эта группа состояла из особей, которые медленно росли на первом году жизни (имели 4—6 склеритов). Длина и вес тела, упитанность у этих рыб остались низкими и на втором году (табл. 52). В осенних пробах мы не обнаружили ни одной рыбы, на чешуе которой не было бы дополнительного валика. Вероятно, рыбы второй группы за период голодовки погибли. Остав-

Таблица 52

Биологические показатели ( $M \pm m$ ) двухлетних снетков в августе 1972 г.

Показатель	Чешуя без дополнительного валика	Чешуя с дополнительным валиком и с приростом после него
Длина по Смитту, мм	$67.7 \pm 1.2^{**}$	$72.3 \pm 0.9^{**}$
Общий вес тела, г	$2.4 \pm 0.1^{**}$	$3.0 \pm 0.1^{**}$
Вес тела без внутренностей, г	$2.1 \pm 0.1^{**}$	$2.6 \pm 0.1^{**}$
Коэффициент упитанности по Кларк	$0.67 \pm 0.06$	$0.69 \pm 0.01$
Коэффициент жирности, % <sub>ооо</sub>	$75.0 \pm 13.6^{***}$	$233.4 \pm 31.6^{***}$
Число склеритов на первом году жизни, % (4—6)	100.0	95.5
» (7)	—	4.5
Число рыб, экз.	14	22

шиеся в живых росли хорошо. Длина, вес и другие показатели у рыб с разным числом склеритов на втором году жизни различались несущественно (табл. 53). В целом на втором году жизни большая часть (69.1%) рыб поколения 1971 г. характеризовалась средним темпом роста. Медленно- и быстрорастущих особей было значительно меньше (соответственно 3.6 и 27.3%). Относительная плодовитость самок этого поколения, впервые созревших на втором году жизни, оказалось не очень высокой и составила у отдельных рыб от 500 до 1100 икринок на 1 г веса тела. Особи с низким и средним темпом роста имели более низкую абсолютную плодовитость, чем быстрорастущие рыбы (табл. 53).

На третьем году жизни снетки поколения 1971 г. нагуливались в более благоприятных условиях. Лето 1973 г. было менее жарким, биомасса кормовых рачков высокой (Литвин, 1978). В те-

\*\* Обозначения, как в таблице 51.

\*\*\* Различия достоверны при уровне значимости 0.001.

Биологические показатели ( $M \pm m$ ) двухлетних самок (октябрь 1972 г.)

Показатель	Число склеритов на втором году жизни	
	5—8	9—10
Длина тела по Смитту, мм	91.0 ± 1.4	92.8 ± 0.9
Общий вес тела, г	7.1 ± 0.3	7.5 ± 0.2
Вес тела без внутренних органов, г	5.7 ± 0.2	6.1 ± 0.1
Коэффициент упитанности по Кларк	0.79 ± 0.03	0.93 ± 0.02
Коэффициент жирности, ‰	339.1 ± 25.6	340.5 ± 24.3
Абсолютная плодовитость, шт.	4494.0 ± 492.0	5007.0 ± 2355.
Относительная плодовитость, шт/г	767.0 ± 8.0	846.0 ± 36.0
Число рыб, экз.	7	13

чение третьего лета погибли рыбы с наиболее высокой относительной и абсолютной плодовитостью, — те особи, на чешуе которых в течение предыдущего сезона образовалось 9 и 10 склеритов (рис. 34, 1971 б). До осени третьего года сохранились производители с низкой относительной и абсолютной плодовитостью, которые сравнительно медленно росли на втором году жизни. Эти рыбы имели средние показатели линейного и весового роста к концу первого сезона нагула. На четвертом году жизни погибли последние особи поколения 1971 г.

Среди поколения 1972 г. к концу первого года жизни созрело 64% особей. Большая часть сеголеток осенью 1972 г. отличалась средним темпом роста (7—8 склеритов), медленно- и быстрорастущих было сравнительно немного (табл. 51). В группе медленно-растущих особей были в основном неполовозрелые рыбы (80%). Сеголетки со средним темпом роста на 59% состояли из неполовозрелых и на 41% — из половозрелых рыб. Быстрорастущая молодежь была представлена почти исключительно половозрелыми рыбами (91%). У медленно-растущих самок длина, вес тела, а также абсолютная и относительная плодовитость были ниже, чем у быстрорастущих (табл. 54). В течение 1973 г. погибли рыбы на чешуе которых за первый нагульный сезон образовалось 9—10 склеритов (рис. 34, 1972 а), — наиболее быстрорастущие и созревшие на первом году жизни особи с высокой абсолютной и относительной плодовитостью. Оставшиеся в живых и встречавшиеся в уловах в октябре 1973 г. двухлетки медленно росли на первом году и стали половозрелыми лишь к концу второго года жизни. Меньшая часть относилась к группе повторно созревающих рыб, характеризовав-

Биологические показатели ( $M \pm m$ ) самок-сеголетков (октябрь 1972 г.)

Показатель	Число склеритов		
	4-6	7-8	9-10
Длина тела по Смитту, мм	59.3±1.2*	60.7±1.2	63.4±1.3*
Общий вес тела, г	1.6±0.1	1.6±0.1	2.0±0.1
Вес тела без внутренностей, г	1.3±0.1*	1.3±0.1	1.7±0.1*
Упитанность по Кларк	0.65±0.03	0.59±0.07	0.67±0.01
Коэффициент жирности, ‰	231.7±73.7	152.4±13.1	175.0±30.0
Абсолютная плодовитость, шт.	1354.0± ±105.0**	1942.0± ±252.0	2115.0± ±210.0**
Относительная плодовитость, шт./г	1027.0± ±47.0*	1101.0± ±100.0	1190.5± ±55.0*
Число рыб, экз.	5	9	9

Обозначения, как в таблице 51.

шихся низкой относительной плодовитостью на первом году жизни. Но на втором году подавляющее большинство оставшихся в живых рыб (95%) отличалось быстрым ростом, относительно высокой абсолютной и относительной плодовитостью и имело на чешуе 9—11 склеритов (табл. 55).

## Биологические показатели двухлетних самок (октябрь 1973 г.)

Показатель	Число склеритов	
	5-8*	9-11
Длина тела по Смитту, мм	95.0	97.5±1.0
Общий вес тела, г	8.0	8.3±0.2
Вес тела без внутренностей, г	6.5	6.7±0.1
Упитанность по Кларк	0.70	0.74±0.02
Коэффициент жирности, ‰	375.0	216.0±18.8
Абсолютная плодовитость, шт.	3500.0	5184.0±255.0
Относительная плодовитость, шт./г	538.0	756.0±27.0
Число рыб, экз.	1	12

\* Среди рыб с 5—8 склеритами на чешуе преобладали самцы, самка была только одна.

В течение третьего года (летом 1974 г.) погибли опять-таки именно эти, быстрорастущие особи. До осени третьего года дожили преимущественно рыбы, которые на втором году жизни росли медленнее остальных. Наконец, на четвертом году, в 1975 г., погибли все рыбы поколения 1972 г.

Рыбы поколений 1973 и 1975 гг. рождения почти все созрели к концу первого года жизни. Условия обитания для них в первое лето были благоприятны: весна в те годы была ранняя и теплая, период нагула длительный с высокой биомассой кормовых организмов, особенно в начале лета (Литвин, 1978). Молодь росла очень быстро, и к осени сеголетки на 80% состояли из быстрорастущих особей, на чешуе которых насчитывалось 9—11 склеритов (табл. 56). Самки, родившиеся в эти 2 года, имели самую высокую индивидуальную абсолютную и относительную плодовитость.

Таблица 56

Соотношение рыб с разным числом склеритов в поколениях 1973—1975 гг., %

Год	Возраст	Число склеритов			Число рыб
		4—6	7—8	9—11	
1973	0+	—	17.1	82.9	41
	1+	12.5	43.7	43.7	32
1974	0+	19.9	51.6	28.5	35
	1+	42.2	47.3	10.5	19
1975	0+	1.2	19.3	79.5	98
	1+	6.1	42.4	51.5	33

Сеголетки 1974 г. рождения по количеству созревших особей, длине, весу тела и плодовитости занимали промежуточное положение между рыбами поколений 1972 и 1973 гг.

На втором году жизни и из поколений 1973 и 1975 гг. погибли в основном те особи, у которых на чешуе за первый сезон нагула образовалось большее число склеритов, т. е. преимущественно быстрорастущие рыбы. В связи с этим к осени среди двухлеток увеличилось относительное количество рыб, отличавшихся медленным и средним темпом роста на первом году жизни (табл. 56).

Во время второго нагульного сезона оставшиеся в живых рыбы этих двух поколений росли хорошо. Средняя длина самок к осени 1976 г. достигла 99.3 мм, вес тела — 6.5 г. Средняя абсолютная плодовитость их составила 6040 икринок, а относительная — 925 шт./г. После второго года жизни все особи этих поколений погибли.

Таким образом, наибольшая продолжительность жизни в Белом озере характерна для особей, которые оставались ювенильными

на первом году жизни. Такие особи встречались во всех поколениях. Однако росли они неодинаково. Длина тела неполовозрелых сеголетков поколений 1971 и 1972 гг. к концу первого нагульного сезона не превышала 60 мм, а вес — 1 г; упитанность и жирность их также были небольшими. В поколениях 1973 и 1975 гг. ювенильные особи достигли длины выше 60 мм, а веса — около 2 г (табл. 57). Наибольшее количество «долгоживущих» рыб — 3 и 4-леток — дало поколение 1971 и 1972 гг.

Таким образом, в белозерской популяции до 2—3-х лет доживают особи, созревающие на втором году жизни, с низким темпом линейного и весового роста и небольшими жировыми запасами. Однако в экстремальных условиях жаркого лета 1972 г. повышенная смертность наблюдалась среди мелких рыб, которые, как показано, в обычных условиях отличаются увеличенной продолжительностью жизни. Необходимо подчеркнуть, что летом 1972 г., когда погибло большинство взрослых рыб в белозерской популяции (Кудерский, Федорова, 1977), сеголетки сохранились в живых. Они характеризовались средним темпом линейного и весового роста (табл. 50). В другие годы, например, холодным летом 1971 г., когда молодь росла медленно, взрослые рыбы имели более высокие показатели роста и абсолютной плодовитости (табл. 58), чем в годы с повышенным температурным режимом, т. е. на повышение температуры воды молодь и взрослые рыбы реагируют неодинаково.

Таблица 57

**Биологические показатели ( $M \pm m$ ) неполовозрелых рыб разных поколений**

Показатель	П о к о л е н и е					
	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1975 г.	1971 г.	1975 г.
Длина тела по Смитту, мм	54.2±0.7	53.0±0.6	65.3±4.1	64.3±0.1	54.2± ±0.7***	64.3± ±0.1***
Общий вес тела, г	1.0±0.03	1.0±0.05	2.1±0.3	1.8±0.1	1.0± 0.03***	1.8± ±0.1***
Вес тела без внутренних, г	0.9±0.03	0.9±0.04	1.8±0.2	1.6±0.08	0.9± 0.03***	1.6± ±0.08***
Коэффициент упитанности по Кларк	0.58± ±0.01*	0.61± ±0.01*	0.66± 0.03	0.60± ±0.01	0.58±0.01	0.60±0.01
Коэффициент жирности, %/1000	191.1± ±13.7	191.4± ±19.2	305.6± ±86.6	338.7± ±36.1	191.1± ±13.7**	338.7± ±36.1***
Число рыб, экз.	37	12	3	11	37	11

\*. \*\*\* Обозначения, как в таблицах 51 и 52.

Отклонения температурного режима от средней многолетней в отдельные годы в Белом озере, оказывая влияние на созревание и рост молоди, а также на выживание двух- и трехлетних рыб, определяют тем самым продолжительность жизни особей отдельных поколений, а следовательно, и тип структуры популяции в целом.

Биологические показатели трехлетних самок в Белом озере

Показатели	1971 г.	1972 г.	1973 г.
Длина тела по Смитту, мм	106.9±2.0	99.8±0.9	100.9±3.3
Вес порки, г	8.9±0.05	7.3±0.1	8.1±0.8
Упитанность по Кларк	0.69±0.01	0.83±0.02	0.77±0.01
Жирность, ‰	138.4±16.7	359.1±14.5	240.9±28.3
Абсолютная плодовитость, тыс. шт.	7.6±0.5	5.5±0.3	5.4±0.2
Относительная плодовитость, шт./г веса тела	820±40	747±34	698±31
Сумма градусодней за VII—VIII	1069	1315	1133

В Ладожском озере долголетними оказываются другие особи (рис. 35 а; табл. 59).

Таблица 59

Некоторые биологические показатели молоди корюшки с разным числом склеритов на чешуе на первом году жизни

Водоем	Ладожское озеро		Пруды	
	4—5	6—8	7—9	10—12
Длина тела, мм	44.0±1.0**	51.6±2.3**	77.0±0.7	77.7±0.8
Вес тела, г	0.4±0.02***	0.8±0.09***	3.4±0.09	3.6±0.1
Вес порки, г	0.3±0.02**	0.6±0.08**	2.8±0.06	2.9±0.08
Коэффициент упитанности по Фульгону	0.55±0.01**	0.59±0.01**	0.74±0.01	0.73±0.02
Коэффициент упитанности по Кларк	0.45±0.01*	0.48±0.01*	0.61±0.01	0.62±0.01
Коэффициент жирности, ‰	143±31	208±35	292±16	286±20
Число зрелых особей, %	—	—	26.3	48.0
Число рыб, шт.	26	18	23	29

В отличие от Белого озера в Ладожском до старшего возраста доживают те рыбы, которые в течение малькового периода отличались более высоким темпом линейного и весового роста, а также имели на чешуе большее число склеритов (рис. 35 а; табл. 59). Сеголетки с 6—8 склеритами в 1978 г. составляли 33.2%, а в возрасте 2—3 лет (1980—1981 гг.) их относительная численность

\*, \*\*, \*\*\* Обозначения, как в таблице 51.

в уловах достигала 80%. Последнее свидетельствует о том, что холодном и сравнительно малокормном для молодежи Ладожском озере из поколения 1978 г. в первую очередь погибла отставшая в росте молодежь, которая в течение нагульного сезона не накопила достаточного количества энергетических ресурсов для зимовки. Кроме того в этом водоеме самая мелкая молодежь отмирает не только в силу естественных причин, но и служит кормом корюшкам более старшего возраста.

Молодь того же поколения 1978 г., выключившаяся из икры ладожской корюшки, но выращенная в экспериментальных прудах дала иные результаты. В мелководных прудах (см. гл. 1 и 9) все сеголетки ладожской корюшки росли быстро, и в течение первого года жизни на их чешуе заложилось от 7 до 12 склеритов. Биологические показатели рыб с разным числом склеритов достоверно не отличались, но тенденция, которая так четко выражена в естественных водоемах, прослеживается и в прудах. Длина и вес тела корюшек с 7—8 склеритами на чешуе несколько меньше, чем у особей с 9—12 склеритами (табл. 59). Среди сеголетков осенью 1978 г. доля рыб с 7—8 склеритами составляла 13,9, среди двухлеток в 1979 г. — уже 60,5 и среди трехлеток в 1980 г. — 78% (рис. 36).

Таким образом, в прудах, как и в Белом озере сохранялись в живых медленно растущие корюшки, с меньшим числом склеритов на чешуе (рис. 35 б; табл. 59). Большинство из них к концу первого года жизни оставались ювенильными.

В волжских водохранилищах: Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском, несмотря на разную скорость роста рыб, до двух- и трехлетнего возраста доживают особи с медленным темпом линейного и весового роста, созревающие впервые на втором году жизни (рис. 35 в, г, д; табл. 60).

Таблица 60

**Некоторые биологические показатели молодежи сетка с разным числом склеритов на чешуе на первом году жизни**

Водоем Число склеритов	Рыбинское водохранилище		Горьковское водохранилище	
	4—5	6—7	6—7	8—11
Длина тела, мм	53.1±1.3**	59.0±1.0**	55.2±2.3**	60.5±1.5**
Вес тела, г	0.9±0.07***	1.3±0.09***	1.1±0.1**	1.3±0.1**
Вес печени, г	0.7±0.06***	1.1±0.07***	0.8±0.1***	1.1±0.09***
Коэффициент упитанности по Фультону	0.59±0.01	0.63±0.02	0.63±0.03	0.61±0.02
Коэффициент упитанности по Кларку	0.51±0.01	0.54±0.02	0.51±0.01	0.50±0.02
Коэффициент жирности, %	128±16	202±24	0	6.8±2.6
Число зрелых особей, %	11.1	41.1	60	88

\*\* — обозначения, как в таблице 51.

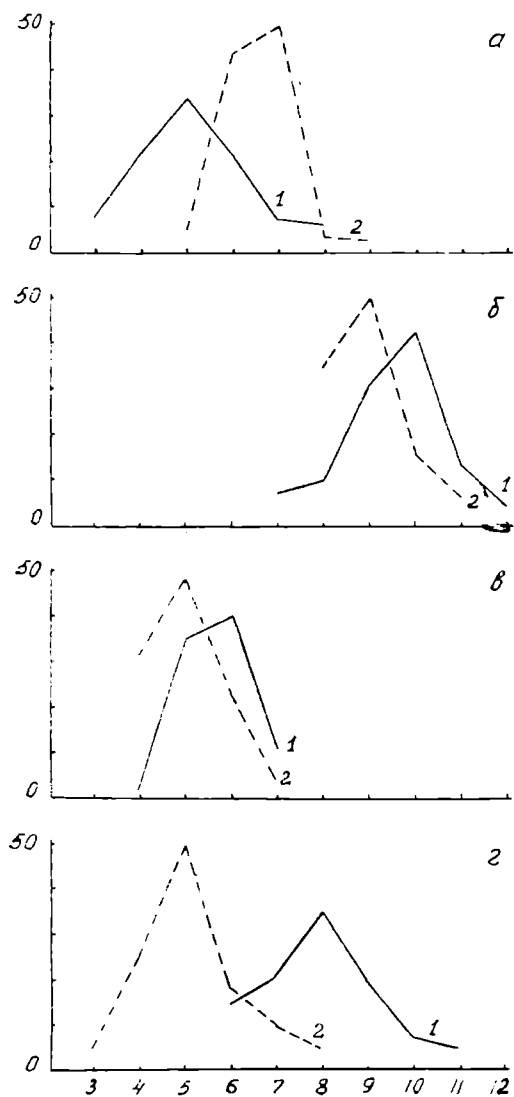


Рис. 35. Число склеритов на чешуе однолетних и двухлетних рыб в отдельных водоемах. а — Ладожское озеро. б — экспериментальные пруды, в — Рыбинское водохранилище, г — Горьковское водохранилище. 1 — однолетние, 2 — двухлетние рыбы. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — число склеритов.



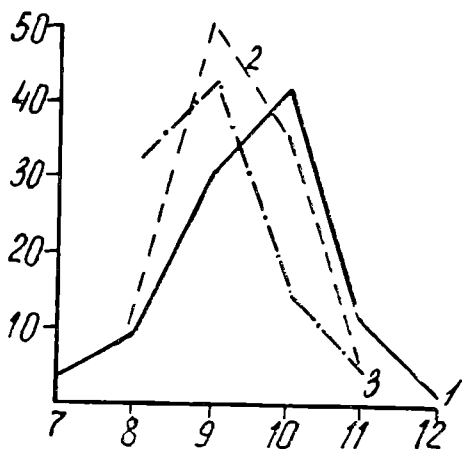


Рис. 36. Число склеритов за первый год жизни в прудах на чешуе ладожской корюшки поколения 1978 г. 1 — сеголетки, 2 — двухлетки, 3 — трехлетки. По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — число склеритов.

Таким образом, в мелководных озерах и волжских водохранилищах до трех-четырёх лет обычно доживают рыбы, которые медленно растут на первом году жизни и становятся половозрелыми в возрасте двух лет. В Ладожском озере «долгожителями» оказываются быстрорастущие сеголетки. Однако среди ладожских корюшек, содержащихся в экспериментальных прудах, в отличие от материнского водоема, выжила и достигла половой зрелости группа молодки, которая характеризовалась не быстрым, а как и в сетковых популяциях, более низким темпом линейного и весового роста.

Этот факт наряду с выживанием быстрорастущих особей в Белом озере жарким летом 1972 г. (Иванова, 1980) показывает, что при резких изменениях экологических условий в популяциях сетков и корюшек могут сохраняться в живых рыбы, которые в обычных условиях погибают раньше других.

## Глава IX.

### ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОСТАВА КОРМОВОЙ БАЗЫ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ

#### 9.1. Темп полового созревания при разных температурных и кормовых условиях.

Разный темп развития воспроизводительной системы у корюшек и сетков, а также неодинаковая скорость их линейного и весового роста наблюдаются не только в различных, но и в одном и том же водоеме. Имеющиеся литературные данные свидетельствуют о том, что показателем скорости полового созревания может служить продолжительность периода протоплазматического роста ооцитов. Ю. К. Кузнецов (1975), изучая морфологию ооцитов корюшки из Финского залива, Ладожского и Псковского озер, отметил, что при одинаковом числе фаз развития период протоплазматического роста ооцитов у корюшек длится около 2 лет, а у сетки он сокращен до трех месяцев, в связи с чем половое созре-

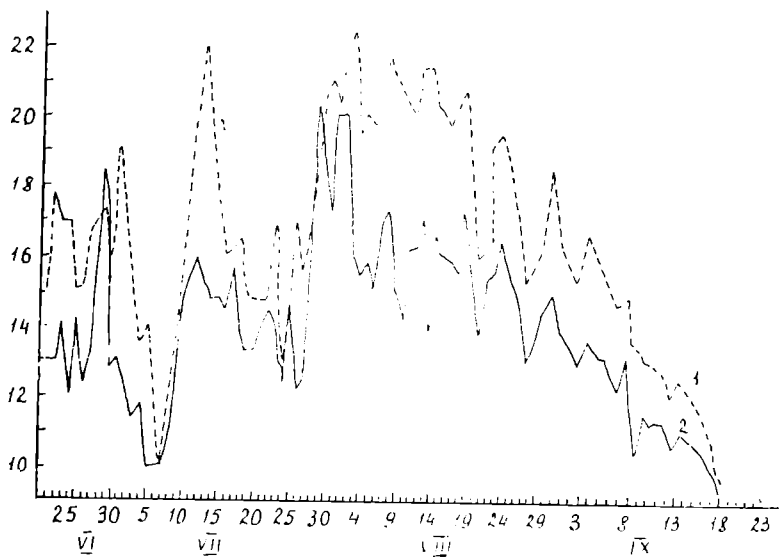


Рис. 37. Температура воды в экспериментальных прудах летом 1978 г. 1 — выростной пруд, 2 — зимовальный пруд. По оси ординат — температура воды, °С; по оси абсцисс — даты наблюдений.

вание сетков часто начинается уже на первом году жизни, тогда как корюшек — в более старшем возрасте. Наши наблюдения за скоростью полового созревания сетка разных поколений в одном и том же водоеме (Иванова, 1980) и данные по изменению темпа созревания воспроизводительной системы некоторых других видов рыб: сазана, воблы, лосося и др. (Чернышев, 1947, Сергеева, 1952; Галкин, 1955) показывают, что на сроки полового созревания, видимо, может оказывать существенное влияние температурный режим водоема. С целью проверки этого предположения нами была предпринята попытка экспериментально определить степень влияния температуры, при которой нагуливается молодь сетка и корюшки в течение первого года жизни, на темп развития их половых желез.

В 1969 и 1971 гг мы выращивали молодь рыбинского сетка в прудах, температурный и кормовой режимы которых значительно отличались от материнского водоема. В мелководных хорошо прогреваемых прудах с богатой кормовой базой 94% сеголеток к концу первого года жизни имели половые железы в начале IV стадии зрелости, тогда как в водохранилище в тот же период относительная доля созревающих сеголетков составила только 32%. Следующим этапом работы — были эксперименты с молодь ладужской корюшки (Иванова, Володин, 1981). Как указывалось, в озере сеголетки с гонадами в III стадии зрелости встречаются крайне редко (Архипцева, 1969).

Весной 1978 г. предличинки ладужской корюшки были высажены в 2 пруда — выростной и зимовальный. Площадь вырост-

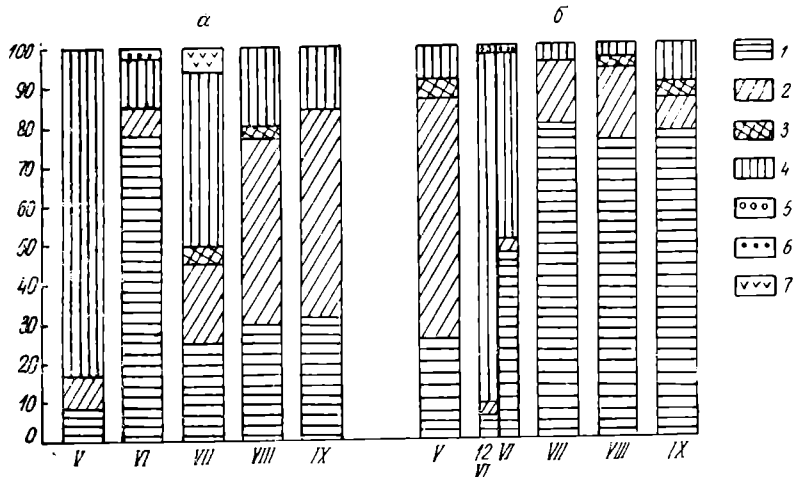


Рис. 38. Соотношение отдельных групп организмов в планктоне прудов. а — выростной пруд, б — зимовальный пруд. 1 — Cladocera, 2 — молодь Ceriodaphnia, 3 — взрослые Ceriodaphnia, 4 — Rotatoria, 5 — личинки Chaborus, 6 — личинки Chironomidae, 7 — личинки Mollusca. По оси ординат — численность, %; по оси абсцисс — даты наблюдений.

ного пруда — 0.08 га, глубина — около 1 м. В нем к концу лета довольно обильно развилась водная растительность. Зимовальный пруд имел бетонированные стенки и ложе и был совершенно лишен растительности. Его площадь равна 0.04 га, глубина — около 2.5 м. За счет постоянной подпитки артезианской водой в нем всегда сохранялась более низкая температура воды, чем в выростном (рис. 37). Кормовой зоопланктон в экспериментальных прудах был очень обилен, но развивался в течение лета неравномерно. В мелководном и «теплом» выростном пруду кормовые организмы были более многочисленны с самого начала наблюдений. В зимовальном пруду сходный комплекс гидробионтов сформировался позже. Состав и количество зоопланктона прудов представлены в таблице 61 и на рисунке 38. Помимо зоопланктона в них встречалась зарослевая и донная фауна. В выростном пруду среди растительности и в грунте, а в зимовале на бетонных стенках обитали личинки хирономид, поденок, ручейников и других насекомых.

В выростном пруду уже в пробе от 6 сентября у части самцов в семенниках помимо сперматогоний последних порядков деления имелись цисты со сперматозитами I и II порядков и сперматидами (рис. 39 а, б), характерными для начала III стадии зрелости. У некоторых самцов сперматогонии уже практически отсутствовали, а половые клетки были представлены в основном сперматозитами и сперматидами. В ряде цист, расположенных на периферии семенника, сперматиды начали преобразовываться в сперматозоиды (рис. 39 в), т. е. у этих рыб заканчивался сперматогенез и начинался спермиогенез. Половые клетки в семенниках рыб,

Численность и биомасса зоопланктона в прудах

Дата взятия проб	Вырастной пруд		Зимовальный пруд	
	Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	Биомасса г/м <sup>3</sup>	Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	Биомасса, г/м <sup>3</sup>
25.V	91	1.6	7	0.1
12.VI	234	16.9	273	1.2
26.VI	790	18.0	770	9.1
20.VII	340	8.1	360	38.9
24.VII	390	1.8	220	16.7
10.VIII	665	21.7	10875	30.4
6.IX	316	2.2	1057	67.2

нагуливавшихся в зимовальном пруду, были представлены лишь сперматогониями (рис. 39 г, д).

Гистологический анализ воспроизводительной системы молоди, проведенный 26 сентября, показал, что в вырастном пруду почти у половины сеголеток половые железы были во II—III и III стадиях зрелости. Примерно у 2/3 созревающих самцов основная часть половых клеток в семенниках была представлена сперматоцитами и сперматидами, во многих цистах наблюдалось начало спермиогенеза. У меньшей части созревающих самцов в семенниках заканчивался сперматогенез, что тоже свидетельствовало о начале их полового созревания.

Начало полового созревания самок можно было заметить даже визуально. На гистологических препаратах оно четко отмечалось по переходу развития старшей генерации ооцитов к трофоплазматическому периоду роста—вакуолизации периферийной зоны клеток и отложению жировых включений в циркумнуклеарной зоне (рис. 40 а). Наряду с ооцитами начала трофоплазматического периода роста в половых железах имелось большое количество гнезд оогоний и ооцитов синаптенного пути развития, а также разных фаз протоплазматического периода роста—так называемый «резервный фонд».

В обоих прудах у молоди, развитие половых желез которой к октябрю остановилось на II стадии зрелости, в семенниках имелись только сперматогонии, а в яичниках старшая генерация была представлена лишь ооцитами III—IV фаз протоплазматического периода роста. С таким состоянием половых желез молодь была раздельно посажена на зимовку.

Весной был произведен контрольный анализ. Среди молоди, жившей первое лето в вырастном пруду, около 63% самцов имели характерный для этого вида брачный наряд. Их половые железы находились в IV стадии зрелости. Стенки цист в канальцах семен-

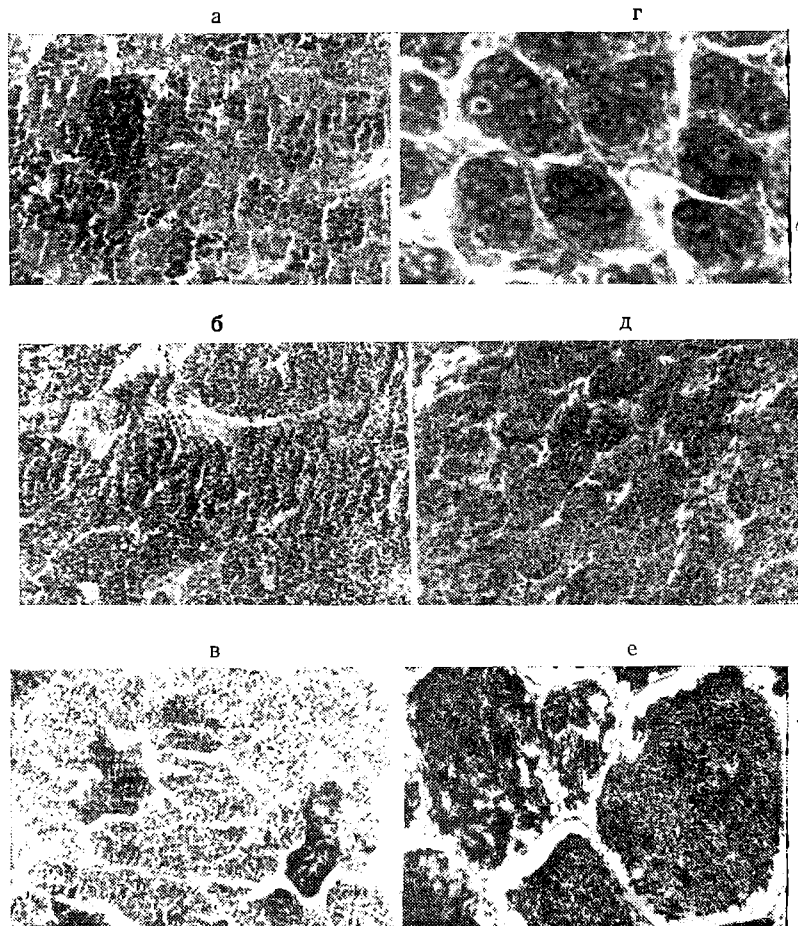
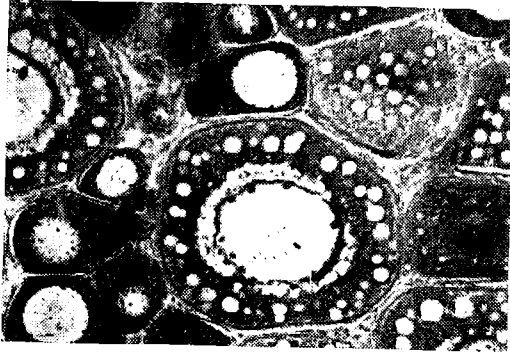


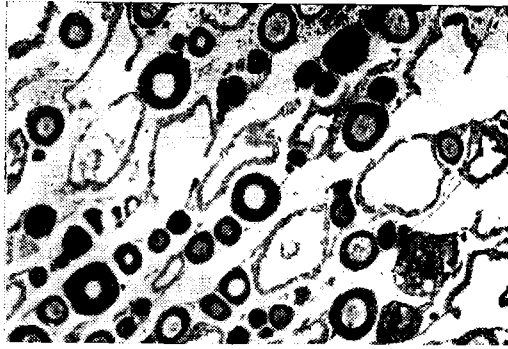
Рис. 39. Состояние половых желез у самцов ладожской корюшки в экспериментальных прудах.  
 а — сперматогонии последних порядков, сперматоциты; б — сперматоциты последних порядков; в — сперматиды и начало образования сперматозоидов; г — сперматогонии первых порядков; д — сперматогонии последних порядков; е — сперматозоиды в семенных канальцах. Ув. рис. а — д: об. 20\*, ок. 7\*, рис. е: об. 10\*, ок. 7\*.

ников исчезли. Сами каналцы заполнились сперматозоидами (рис. 39 е). Часть спермиев, видимо, уже вышла в семенные протоки, так как между их скоплениями и стенками каналцев образовался заметный просвет. Интерстициум стал шире, чем на предыдущей стадии. В нем на стыках между каналцами единично располагались сперматогонии. Количество их невелико, но все же явно больше, чем у самцов сетка Рыбинского водохранилища на аналогичной стадии развития половой железы. Половые клетки ювенильных самцов, как и осенью, были представлены исключительно сперматогониями разных порядков. Лишь у небольшой части рыб наблюдалось начало образования сперматоцитов.

*a*



*б*



*в*

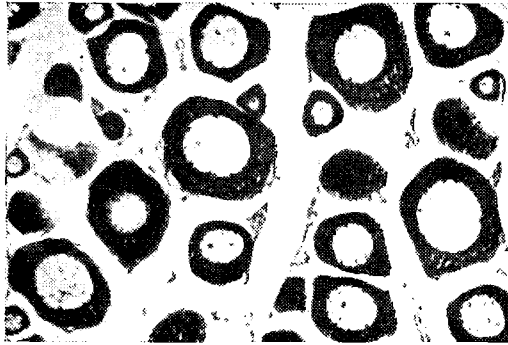


Рис. 40. Состояние половых желез у самок ладожской корюшки в экспериментальных прудах.

*a* — начало трофоплазматического периода роста ооцитов; *б* — резорбция ооцитов старшей генерации; *в* — ооциты III—IV фаз протоплазматического периода роста. Ув. рис. *a*, *в*: об. 10\*, ок. 7\*, рис. *б*: об. 3.2\*, ок. 7\*.

Биологический анализ неожиданно показал почти полное отсутствие самок с созревшими гонадами среди годовиков из выростного пруда. Гистологическое исследование показало, что у некоторых рыб за период зимовки произошла атрезия ооцитов старшей генерации. Об этом свидетельствовала масса пустых фолликулярных мешков, часть из которых еще содержала остатки желтка (рис. 40 б). Половые клетки таких самок были представлены исключительно ооцитами очередной генерации в III—IV фазах протоплазматического роста. Лишь у единичных рыб половые железы находились в IV стадии зрелости и содержали ооциты с гранулами желтка. Большая часть самок с гонадами в III стадии зрелости за зиму погибла.

В яичниках ювенильных самок развитие старшей генерации ооцитов находилось главным образом в III фазе протоплазматического периода роста (рис. 40 в).

Таким образом, анализ состояния половых желез, выполненный в конце сентября 1978 г. и в конце апреля 1979 г., показал, что у молоди, выросшей в «теплом» выростном пруду, к концу первого года жизни половое созревание началось у 52.8 % особей, в том числе среди самцов у 62.9% рыб, а среди самок — у 43.5%. В более «холодном» зимовальном пруду начало созревать лишь 6% особей, среди которых были только самцы.

В последующие годы обе группы рыб содержались в одинаковых зимовальных прудах, термической и кормовой режим которых были сходными. Следовательно, корюшки обитали в разных экологических условиях только в первое лето жизни. Для облегчения изложения в дальнейшем эти 2 группы молоди будут условно обозначаться по названию того пруда, в котором они провели первое лето жизни. К сентябрю 1979 г. гонады всех без исключения рыб из «выростного» пруда и у 90.9% из «зимовального» были в III и III—IV стадиях зрелости. На третьем году жизни к сентябрю 1980 г. все рыбы из обоих прудов были половозрелыми. Таким образом, рыбы, содержащиеся на первом году жизни в «теплом» и более кормном выростном пруду, впервые созрели на 1 и 2 годах жизни. Особи другой группы, жившие при более низкой температуре воды и в худших кормовых условиях созрели в возрасте 2 и 3 лет. По-видимому, часть особей из обоих прудов созревала повторно. Корюшки в зимовалах не нерестились, так как в них не было необходимых для размножения условий, поэтому весной у самок происходила резорбция невыметанной икры.

Анализ температурного режима прудов, Рыбинского водохранилища и Ладожского озера, а также сравнение относительной численности сеголеток, созревающих на первом году жизни в этих водоемах, показывает, что начало полового созревания у корюшек, как и предполагалось нами, во многом определяется температурой, причем даже не столько общей температурой в течение лета, сколько температурой воды в период личиночного развития (табл. 62).

**Относительная численность созревающих на первом году жизни сеголетков  
рыбинского снетка и ладожской корюшки**

Показатели	Снеток Рыбинского водохранилища						Корюшка Ладожского озера, 1978 г.		
	пруды		водохранилище				вы- раст- ной пруд	зимо- валь- ный пруд	Ла- дож- ское озеро
	1969	1971	1969	1971	1973	1978			
Относительная численность созревающих сеголетков, %	100	94	37	32	84	4	53	6	2
Сумма градусо-дней за личиночный период развития	612	649	507	546	624	491	540	462	306*
Сумма градусо-дней за май—сентябрь	2323	2517	2085	2228	2405	2235	2560	2232	1800*

\* Средние данные за период 1945—1970 гг.

Если сумма тепла в этот период превышает 600 градусо-дней, массовое половое созревание особей происходит на первом году жизни, при меньшей сумме — на втором и позже.

Среди водоемов, в которых обитает европейская корюшка, Ладожское озеро — одно из самых холодных. Средняя многолетняя сумма тепла в нем в течение первого месяца жизни корюшек не превышает 400 градусо-дней, а в Рыбинском водохранилище она больше 500 с колебаниями в отдельные годы от 470 до 624. Соответственно этому относительная численность созревающих на первом году жизни сеголетков снетка в Рыбинском водохранилище иногда может составлять более 80%, а в Ладожском озере они всегда встречаются единицами.

Влияние температурного фактора на постэмбриональное развитие снетка мы наблюдаем и в естественных условиях (Стрельникова, Иванова, 1982). Так в 1979 г. в Рыбинском водохранилище нам удалось проследить за двумя группами личинок на речном нерестилище в р. Ильдь. Одну из них составили личинки, появившиеся в III декаде мая. Они выклюнулись из икры, отложенной производителями, которые начали размножаться одними из первых. Личинки другой группы выклюнулись в начале июня. Первых мы условно назвали «ранний» выклев, вторых — «поздний». Развитие особей первой группы проходило при повышении температуры воды в реке от 13° до 21°, а второй — в период похолодания, которое привело к снижению температуры воды до 12°. Личинки пер-



вой группы попали в благоприятные условия обитания, а второй — сразу же испытали на себе действие низкой температуры. К моменту перехода на внешнее питание средние длина и вес тела личинок этих двух групп были различными, отличалась и интенсивность потребления ими корма (табл. 63).

Таблица 63

**Некоторые биологические показатели личинок снетка разных сроков выклева на этапе С**

Срок выклева	Дата вылова	Температура воды	Средняя длина, мм	Средний вес, мг	Средний индекс потребления пищи, ‰
Ранний	31/V	21.5°	10.7±0.27	1.38±0.32	150
Поздний	18/VI	13.7°	9.8±0.22	0.80±0.38	80

Примечание. Индексы потребления в сравнимые даты рассчитаны для личинок весом в 1 мг.

В последующий период разница в интенсивности откорма сохранилась (табл. 64). На всех этапах развития снетки, выклюнувшиеся первыми, питались более интенсивно. Кроме того, пик интенсивности питания у «ранних» личинок наблюдался на этапе D<sub>2</sub>, а у поздних на этапе D<sub>1</sub> (табл. 64), т. е. рыбы раннего выклева сохраняли высокую пищевую активность более продолжительное время. Сходные данные были получены О. И. Кудринской (1970), которая показала, что у личинок судака и окуня при снижении температуры воды происходит резкое уменьшение потребления пищи, изменяется распределение ее ассимилированной части, которая в большей степени идет на обмен, вследствие чего скорость роста рыб падает. Наблюдениями Д. А. Панова (1963) за питанием личинок леща установлено, что помимо непосред-

Таблица 64

**Индексы потребления (в ‰) у личинок снетка в раннем онтогенезе**

Этап	Дата	Срок выклева	Вес личинок, мг				Средний вес, мг	Средняя длина, мм
			1	5	16	22		
С	31/V	ранний	150				1.4	10.7
	18/VI	поздний	80				0.8	9.8
D <sub>1</sub>	4/VI	ранний		156			4.1	12.3
	29/VI	поздний		82			3.3	12.2
D <sub>2</sub>	12/VI	ранний			221.5		16.2	15.3
	6/VII	поздний			49.2		15.7	14.6
E	18/VI	ранний				100.0	26.0	17.5
	11/VII	поздний				37.5	21.8	16.8

ственного влияния низкая температура воды оказывает воздействие на интенсивность развития кормовой базы.

Для более точного сопоставления характера откорма личинок «раннего» и «позднего» сроков выклева в таблице 64 приведены индексы потребления пищи у особей, имевших один и тот же вес. В целом личинки первой группы не только более интенсивно питались на всех этапах развития, но и быстрее развивались. Этапа Е, на котором молодь может потреблять не только мелких, но и крупных зоопланктеров, особи от «раннего» выклева достигли в середине июня, а от «позднего» — только во II десятидневке июля (табл. 64).

Следовательно, молодь первой группы обогнала в развитии сеголетков второй почти на месяц. По аналогии с результатами, полученными в экспериментальных прудах, можно предположить, что в водохранилище в поколении 1979 г. на первом году созрели особи, выключившиеся из икры, отложенной производителями в начале размножения. Рыбы, появившиеся от производителей нерестившихся в конце размножения, в массе созреют на втором году жизни. В годы с иным температурным режимом более быстро развиваться и расти по-видимому будут личинки второй группы, или все поколение в целом. Одновременное или разновременное вступление в нерестовое стадо потомства одного поколения либо от старших (начало нереста), либо от младших производителей (конец нереста) способствует стабилизации численности и поддержанию разнокачественности всей популяции.

## 9.2. Характер роста и жира накопления при различном составе кормовых организмов.

Влияние температурного режима, обилия и состава кормовой базы на биологические показатели рыб в мальковый и более поздний периоды онтогенеза было попутно исследовано нами при изучении скорости полового созревания ладожской корюшки в экспериментальных прудах (Иванова и др., 1981).

В течение первого лета жизни спектр питания сеголетков в прудах включал 1 вид коловраток, 17 видов кладоцер, 6 видов копецод, 15 видов личинок хирономид и их куколок, личинок ветвистоусого комара, поденок, ручейников и взрослых клещей. Из рачкового планктона корюшки поедали преимущественно кладоцер, удельный вес которых в пищевом спектре рыб в выростном пруду колебался от 50 до 90%, а в зимовальном — от 10 до 90%. Кроме ракообразных корюшки в обоих прудах поедали личинок насекомых и в первую очередь — хирономид (*Chironomus*, *Cricotopus*, *Glyptotendipes*), составлявших в рационе рыб в выростном пруду около 1%, а в зимовальном пруду — 17—25%.

К концу первого месяца жизни молодь в выростном пруду имела большие длину и вес тела, чем в зимовальном, так как удельная скорость ее роста в это время была выше (табл. 65). Однако во второй половине лета она стала расти медленнее, чем в зимоваль-

ном. В результате через 3 месяца после выклева рыбы из зимовального пруда по показателям длины и веса тела даже превзошли рыб из выростного (табл. 65, 66).

Таблица 65

**Некоторые биологические показатели ладожских корюшек, выращенных в прудах (1978 г.)**

Дата	Пруд	Длина тела, мм	Вес тела, мг	Удельная скорость роста		Жирность, %		Число рыб
				линейного роста, сутки <sup>-1</sup>	веса, сутки <sup>-1</sup>	по сухому весу	по сырому весу	
16.VI	1*	22.7±0.8	36.8±2.6	0.05	0.09	—	—	8
	2*	16.7±0.6	13.8±1.5	0.04	0.06	—	—	10
18.VII	1	42.4±1.6	592±20.6	0.02	0.08	—	—	18
17.VIII	1	60.7±0.6	1550± ±44.8	0.01	0.02	25.0±0.7	5.2±0.2	16
	2	67.7±1.6	1896± ±101	0.02	0.07	26.7±0.7	6.3±0.3	10
6.IX	1	71.3±1.0	2445± ±125	0.01	0.02	22.6±1.3	4.9±0.3	31
	2	75.8±0.7	3140± ±190	0.01	0.02	31.0±0.9	7.4±0.3	9

\* 1 — пруд выростной; 2 — пруд зимовальный.

На пятом месяце жизни рыбы, обитавшие в зимовальном пруду, имели не только большую длину и вес тела, но и более высокую жирность. Ускорение темпа линейного и весового роста, которое было отмечено в зимовале в августе, произошло в результате увеличения численности и биомассы кормового зоопланктона, а также в связи с большей доступностью в нем личинок хирономид.

По темпу роста молодь в обоих экспериментальных прудах значительно превосходила сеголетков, нагуливавшихся в естественных условиях (табл. 67).

Полученные данные показали, таким образом, что при повышенной кормности и при более высокой температуре воды сеголетки ладожской корюшки могут расти гораздо интенсивнее, чем они растут в озере. Стремление молоди по мере роста переходить на питание более крупными организмами позволило им при обитании в прудах использовать богатую фауну зарослей — зоопланктон и даже личинок хирономид, — пищу, которая недоступна сеголеткам в Ладожском озере. В результате за первые 3—4 месяца корюшки в прудах выросли до таких размеров, которых они достигают в материнском водоеме только на втором году жизни (Архипцева, 1956).

Некоторые биологические показатели сеголетков ладожской озерной корюшки  
в октябре 1978 г.

Биологические показатели	Неполовозрелые особи								Половозрелые особи				
	самки				самцы				самки		самцы		
	Ладожское озеро	вырастной пруд	зимовальный пруд	Ладожское озеро	вырастной пруд	зимовальный пруд	Ладожское озеро	вырастной пруд	зимовальный пруд	вырастной пруд	зимовальный пруд	вырастной пруд	зимовальный пруд
Длина тела по Смитту, мм	43.8±1.1	75.4±0.8	77.3±0.9	43.7±1.9	77.6±0.9	77.4±1.0		80.4±1.5	78.2±0.7				83.6±1.6
Вес тела, г	0.5±0.04	3.1±0.08	3.6±0.1	0.4±0.09	3.4±0.1	3.7±0.1		4.0±0.2	3.7±0.1				4.0±0.2
Вес порки, г	0.4±0.03	2.6±0.06	2.9±0.1	0.4±0.07	2.8±0.09	2.9±0.1		3.2±0.2	2.9±0.07				3.2±0.2
Коэффициент упитанности по Кларк	0.46±0.01	0.61±0.01	0.64±0.01	0.44±0.01	0.61±0.02	0.63±0.01		0.61±0.02	0.61±0.01				0.57±0.02
Коэффициент жирности, %	141.7±26.9	264.0±13.8	528.0±18.3	135.9±37.8	332.7±24.6	556.0±22.3		357.0±47.0	232.7±17.8				—
Число рыб	29	15	15	15	15	16		5	15				5

Некоторые биологические показатели молоди корюшки

Показатели	Вырастной пруд, 1978 г.	Ладожское озеро, 1978 г.	Рыбинское водохранилище 1978 г.	Белое озеро, 1972 г.	Куйбышевское водохранилище, 1972, 1979 гг.
Длина тела по Смитту, мм	77.7±0.8	52.6±2.3	59.0±1.0	63.4±1.3	74.5±2.1
Общий вес тела, г	3.6±0.1	0.8±0.09	1.3±0.09	2.0±0.1	3.4±0.3
Вес тела без внутренних органов, г	2.9±0.08	0.6±0.08	1.1±0.07	1.7±0.1	2.8±0.2
Упитанность по Кларк	0.62±0.01	0.48±0.01	0.54±0.02	0.67±0.01	0.63±0.01
Коэффициент жирности, 0/1000	286±20	208±35	202±24	175±0.03	308±42
Число зрелых особей, %	52,8	2,0	41.1	73.2	65.0
Число исследованных рыб	60	45	83	23	19

На втором и третьем годах корюшки продолжали расти быстрее, чем в Ладожском озере (табл. 68). Лишь на четвертом году (осень 1981 г) рост прудовых рыб замедлился, и озерные корюшки обогнали их по показателям как линейного, так и весового роста (табл. 68). Приросты длины у прудовых и озерных рыб по годам изменялись следующим образом — в прудах: на 1 г — 48%, на 2—36, на 3—11.2 и на 4—6.1% в озере; на 1 г — 26, на 2 — 17, на 3 — 28 и на 4 — 34.3% (за 100% принята длина 4-х летних особей). Показательны изменения числа склеритов, образовавшихся на чешуе рыб при обитании в пруду и озере (рис. 41). Во все эти годы в прудах рыбы продолжали питаться личинками хирономид (37.5%); личинками и взрослыми формами других насекомых (50%) и зоопланктонными рачками (12.5%). В пище же ладожских рыб на третьем году жизни стали доминировать гаммариды, а на четвертом — наряду с ними (60%) значительный удельный вес приобрела и молодь рыб (40%). Температура воды в прудах в летний период 1979—1981 гг. колебалась от 10 до 24° и была выше, чем в Ладожском озере в зоне обитания трех- и четырехлетних корюшек (Николаев, 1972).

Наблюдения, проведенные в прудах, показали также, что степень обилия и доступности кормовых организмов сказывается и на уровне жирности как сеголетков (табл. 66), так и взрослых

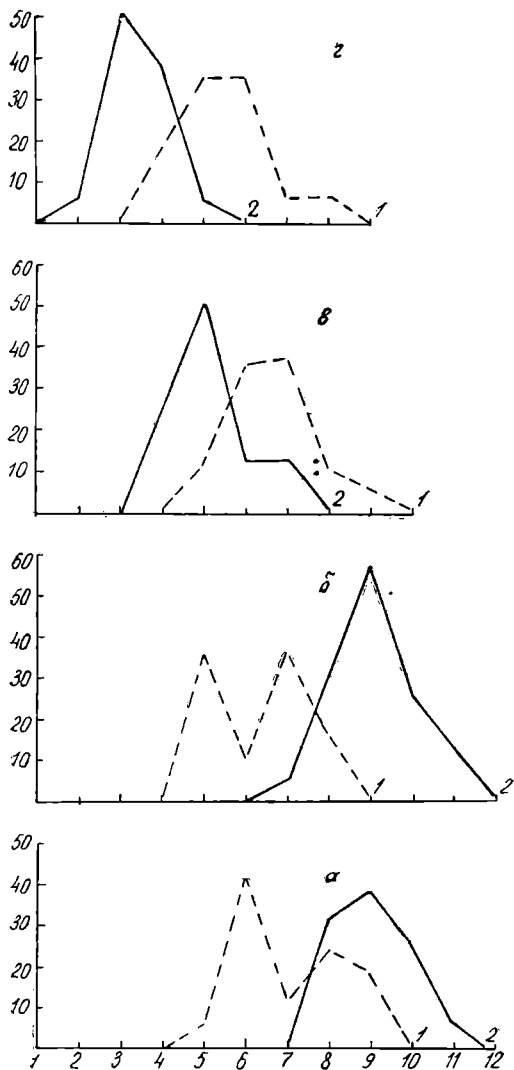


Рис. 41. Число склеритов на чешуе четырехлетних рыб в Ладожском озере и прудах.

а — первый, б — второй, в — третий, г — четвертый годы жизни. 1 — Ладожское озеро, 2 — пруды.  
По оси ординат — число рыб, %; по оси абсцисс — число склеритов.

**Некоторые биологические показатели самок ладожской корюшки поколения  
1978 г. в прудах и Ладожском озере**

Год наблюдений	Водоем	Средняя длина рыб, мм	Средний вес рыб, г	Число половозрелых особей, %	Число рыб
1979	Зимовальный пруд	134.4±0.8	19.0±0.3	90.9	50
	Озеро	70.0±7.6	2.3±0.7	10.0	27
1980	Зимовальный пруд	152.7±2.1	31.7±0.9	100.0	50
	Озеро	113.0±2.1	9.7±0.4	41.0	45
1981	Зимовальный пруд	162.4±2.7	29.3±1.0	100.0	50
	Озеро	169.0±2.9	35.9±1.8	62.5	32

особей (табл. 69 и 70). У рыб в прудах и озере различался не только уровень жиронакопления, но и распределение его в организме (табл. 69 и 70). У прудовых корюшек большая часть жировых запасов была сосредоточена на внутренностях (в 1979 г. до 2/3; в 1981 г. — половина), а у озерных — в тушке. В течение зимы прудовые корюшки теряли большое количество жира. Если коэффициенты жирности осенью 1978 г. в зимовальном пруду достигали у самцов 528<sup>0</sup>/<sub>000</sub>, а самок — 597, то к весне они снизились почти в 10 раз (у неполовозрелых самцов — 58 и у самок — 74<sup>0</sup>/<sub>000</sub>). В Ладожском озере коэффициенты жирности у корюшек осенью 1980 г. колебались от 84 до 164<sup>0</sup>/<sub>000</sub>. Весной 1981 г. во время нереста они составляли у нерестящихся самцов 114, у самок — 51 и отнерестившихся самок — 19<sup>0</sup>/<sub>000</sub>. В Рыбинском водохранилище весной к местам размножения производители подходят с минимальными запасами жировых веществ. Содержание жира в тушке рыбы с гонадами в IV стадии зрелости колеблется в отдельные годы от 4—2 до 7.0% (по отношению к сухому весу). Жир на внутренностях бывает израсходован почти полностью — 0.3%. В течение нескольких дней пребывания на нерестилищах до начала икрометания рыбы интенсивно откармливаются (Половкова, 1981), и у них в полости тела количество жира увеличивается до 6.8, а в мышцах — до 14%. В период нереста питание рыб ослабевает, кроме того много жира выметывается вместе с половыми продуктами, в результате содержание его во всем теле падает до 9—12% (по сухому весу). После окончания размножения, когда рыбы начинают интенсивно питаться, жирность повышается до 12.5—23.8%, при этом особенно быстро увеличивается содержание полного жира (до 11.3% по сухому весу).

В прудах в течение зимы корюшки не имели возможности питаться столь интенсивно, как в естественных водоемах (Ивано-

Жирность корюшек в зимовальном пруду (поколение 1978 года)

Пол и стадия зрелости	Длина рыб, мм	Вес рыб, г	Жирность мышц, в % на		Жирность внутренностей, в % на		Абсолютное количество жира в теле, мг	% жира		Число проб	
			в % на		в % на			в мышцах	на внутренностях		
			сухой вес	сырой вес	сухой вес	сырой вес					
Нполовозрелые Весна 1979 г. (годовики)	75.7±0.9	2.31±0.07	5.9±0.8	1.1±0.2	66.0±4.3	36.1±5.5	85.5±18.4	73.4±0.5	27.6±1.6	—	32
	134.4±0.8	19.5±0.7	12.5±2.8	2.7±0.6	57.0±6.2	22.6±3.2	883±73	33.2±1.6	59.6±2.0	7.2±1.1	14
Осень 1979 года (двухлетки)	134.7±1.4	19.0±0.3	9.5±1.0	1.9±0.2	70.2±3.1	32.7±2.1	855±44	37.2±4.2	60.4±4.2	2.4±0.5	20
Самки IV	131.3±3.2	10.3±0.09	10.0±2.0	1.6±0.2	19.0±2.5	3.8±0.6	—	—	—	—	17
	126.8±2.2	12.0±0.5	10.9±3.0	2.3±0.6	22.9±3.4	4.6±0.6	355±93	84.4±1.8	9.1±2.7	6.5±1.1	25
Самцы IV	152.7±2.1	31.7±0.9	20.0±4.2	4.4±1.0	52.0±6.3	20.8±4.6	1067±206	72.0±6.8	26.3±7.0	1.7±0.5	39
Осень 1980 года (трехлетки)	144.3±5.4	25.7±1.0	15.5±1.0	3.2±0.1	53.0±8.2	23.8±8.2	—	—	—	—	27
Самки III—IV	148.9±3.1	19.3±1.1	10.9±0.4	2.1±0.1	22.9±3.6	4.7±0.9	451±99	85.8±3.0	12.2±3.0	2.0±0.3	33
	146.0±3.7	21.2±1.6	10.6±0.9	2.1±0.2	34.9±2.1	7.8±0.6	540±56	73.5±2.9	21.4±2.6	5.1±0.8	27
Самцы IV—V	162.4±2.7	29.3±1.0	10.1±0.5	1.8±0.0	51.8±5.3	16.1±3.2	957±143	57.9±5.4	39.7±5.6	2.4±0.7	42
Осень 1981 года (четырёхлетки)	154.6±5.4	28.5±2.1	10.2±0.3	1.9±0.0	52.0±8.4	18.6±4.9	1028±155	52.6±6.0	44.3±7.4	3.1±1.1	25
Самки III—IV											
Самцы IV											



Жирность корюшек в Ладожском озере (поколение 1978 года)

Пол и стадия зрелости	Длина рыб, мм	Вес рыб, г	Жирность мышц, в % на		Жирность внутренностей, в % на		Абсолютное количество жира в теле, мг	% жира		Число проб	
			сухой вес	сырой вес	сухой вес	сырой вес		в мышцах	на внутренностях		в гонадах
Осень 1979 года (двухлетки)											
Неполовозрелые самки	70.0±7.6	2.3±0.7	15.2±0.5	3.1±0.1	53.5±6.6	15.0±3.6	113.2±48.6	69.9±2.7	40.1±0.8	—	
Неполовозрелые самцы	67.7±1.5	1.8±0.1	10.1±1.4	1.9±0.2	48.2±2.7	12.4±1.7	48.0±4.5	65.4±1.9	34.6±1.9	—	
Весна 1981 года (трехгодовики)											
Самки IV—V	137.3±0.7	20.0±5.1	10.8±1.4	2.1±0.3	30.3±3.5	7.7±1.4	1473±150	49.2±4.1	14.6±2.9	36.2±4.6	
Самцы V	127.7±1.9	17.7±0.9	13.6±1.3	2.3±0.5	52.7±4.8	11.8±3.3	673±167	64.0±1.3	29.9±1.7	6.1±0.7	
Весна 1982 года (четырёхгодовики)											
Самки V	164.1±4.2	37.1±3.4	16.1±1.7	3.4±0.4	25.1±2.4	5.1±0.6	1406±168	57.5±2.3	9.5±1.1	33.0±1.8	
Самки VI	166.7±8.9	32.7±6.5	9.3±1.0	1.5±0.05	11.8±2.5	1.8±0.4	606±62	81.7±5.8	8.2±0.5	10.1±6.3	
Самцы V	158.7±5.5	30.8±3.5	14.3±0.7	2.9±0.7	42.9±4.7	10.9±2.1	1083±161	69.7±2.3	5.1±0.3	25.2±4.2	

ва, 1978). В зимовалах не было необходимой для них в этот период кормовой молодежи. Поэтому за зиму у корюшек не только расходовались жировые запасы, образовавшиеся предыдущим летом на внутренностях, но даже снижался вес самого тела. Особенно значительные потери веса происходили у созревающих самок, у которых, как было показано, наблюдалась атрезия ооцитов старшей генерации (табл. 71). Вес тела неполовозрелых рыб

Таблица 71

Некоторые биологические показатели ладожских корюшек до и после зимовки в прудах

Биологические показатели	Самки					Самцы	
	неполовозрелые		половозрелые			половозрелые	
	IX. 1978	IV. 1979	IX. 1978	IV. 1979		IX. 1978	IV. 1979
			III ст. зрелости	IV ст. зрел.	резорб.		
Длина тела, мм	75±0.8	77±0.8	80±1.5	75	83.3±2.5	78±0.7	79±0.9
Вес, тела г	3.2±0.08	3.1±0.09	4.0±0.3	3.1	3.3±0.1	3.8±0.1	3.5±0.1
Упитанность по Фультону	0.75±0.04	0.65±0.01	0.76±0.06	0.73	0.56±0.08	0.80±0.03	0.68±0.05
Коэффициент жирности, ‰	264±14	0	357±47	0	0	233±18	0
Число рыб, ‰	23,0	35.0	16.8	0.2	1.4	36.0	24.4

за период зимовки оставался практически без изменений. Этот факт подтверждает высказанное ранее предложение (Иванова, 1978; гл. 6) о необходимости питания рыбой для тех корюшек, у которых началось созревание воспроизводительной системы. На важность питания рыб для нормального развития их гонад именно в холодное время года указывает Н. Н. Лапина (1979). Установлено также, что при недостатке корма у рыб может произойти необратимое жировое истощение (Белянина, 1971), которое приводит к их гибели. По-видимому сходное явление наблюдалось при зимовке корюшек в экспериментальных прудах. Рыбы из зимовального пруда, которые начали созревать позже корюшек, содержащихся в выростном пруду, жили на год дольше. Основной отход в обоих прудах происходил зимой (табл. 72).

На основании приведенных данных, можно предположить, что в большинстве сетковых водоемов гибель рыб происходит зимой во время дозревания у них гонад, а не весной, сразу после нереста, как указывали В. В. Петров (1940), Е. Д. Носкова (1971) и др. Условия питания зимой, а именно: наличие или отсутствие доступной по размерам молодежи рыб является важным фактором, который

Выживание корюшек в экспериментальных прудах (1978—1981 гг.)

Год наблюдений	Пруд, в котором содержались рыбы летом 1978 г.	Гибель рыб за лето, %	Осталось на зимовку, шт	Гибель рыб за зиму, %
1-ый, 1978	вырастной	90	500	17
	зимовальный	90	500	6
2-ой, 1979	вырастной	11	250 *	80
	зимовальный	12	310 *	14
3-ий, 1980	вырастной	22	12 *	—
	зимовальный	26	182 *	58
4-ый, 1981	зимовальный	20	50 *	—

определяет продолжительность жизни снетков и корюшек, поскольку возможности для перехода их на рыбное питание в разных водоемах неодинаковы.

В эвтрофных и «теплых» водоемах молодь разных видов рыб, в том числе и собственные сеголетки растут быстро, к осени длина их тела обычно превышает 60 мм. В силу этого она становится недоступной для снетков, достигших размеров 90 мм, при которых они должны начать потреблять рыбный корм. Наиболее благоприятные в этом отношении условия в Ладожском озере, где молодь растет сравнительно медленно.

### 9.3. Температурный режим и продолжительность жизни

Экспериментальные работы по определению оптимальных и экстремальных температур, проведенные в термоградиентной установке, (гл. «Методика») показали, что основная масса исследованных рыб (96%) выбирает температуру около 12°, причем этот выбор не зависит ни от температуры акклимации, ни от сезона года (табл. 73). Лишь в отдельных случаях годовики в зимний и весенний периоды предпочитали находиться в зоне с температурой 1—2°. Время достижения корюшками стабильного избираемого уровня колеблется от 0 до 6 суток и максимально весной в нерестовый период.

Верхняя летальная температура (табл. 73) при скорости нагрева воды 0.5—1.0 град./сутки также практически не зависит от температуры акклимации и сезона года. Для годовиков она равна 28—29°, а для двух- и трехлетних особей — 26—27°.

Влияние температурного фактора на молодь корюшек было прослежено также в экспериментальных прудах. Как показали наблюдения сеголетки как рыбинской, так и ладожской корюшек в массе выживали до осени и хорошо росли в течение лета в мел-

\* Каждую осень на оставшихся в живых рыб 30—50 особей брали на биологический анализ.

Термоадаптационные особенности пресноводной корюшки

Сезон	Число опытов	Размерно-весовой состав		Температура акклиматизации, °	Окончательно избираемая температура, °С		Время выбора, сутки	Летальная температура, °С
		Длина тела, мм	сырой вес, г		мода	интервал		
Лето	2	103	4.9	12	12	8—19	0	27
		97	6.7	21	13	9—16	2	26
Осень	2	110	10.5	3	11	5—17	3	26
		108	9.0	12	14	7—20	0	27
Зима	4	103	7.8	1	13	5—15	3	27
		93	6.0	1	11	9—15	3	27
		62	1.0	2	2 и 13 *	2—15	2	28
		110	9.2	12	11	10—15	0	26
Весна	4	60	0.9	3	2 и 14 *	2—16	2	29
		108	10.0	3	13	5—16	2	26
		124	13.7	6	10	4—12	6	27
		117	10.3	12	14	6—19	0	27

\* годовики.

ководных прудах с глубиной около 1 м только в годы с относительно прохладным летом (1969, 1971 и 1978 гг.), когда температура воды в них была ниже 25°. В 1973 и 1977 гг., когда в июле и августе температура воды поднялась до 27—28° и держалась в этих пределах в течение 7—10 дней, вся молодежь в прудах погибла.

В свете этих данных становится также понятным факт гибели жарким летом 1972 г. большей части популяций сеткового типа в Белом озере, Рыбинском водохранилище и других мелководных водосмах (Кудерский и Федорова, 1977). В Ладожском и Онежском озерах подобной гибели не наблюдалось.

Экспериментально установленные параметры оптимальной и экстремальной для корюшек температуры позволяют объяснить особенности их распределения и выживания в водоемах. В Ладожском озере, в котором наличие больших глубин способствует созданию постоянной стратификации в летний период (Николаев, 1972), сеголетки корюшек (Архипцева, 1977) обитают в эпилимнионе с температурой 15—18°. Рыбы в возрасте от 1 до 3 лет предпочитают глубины от 10 до 15 м, где температура равна 11—12°, а особи от 3 до 7 лет обитают главным образом на глубине 16—30 м, где температура в летний период колеблется в пределах 6—10°. Мелководные озера и водохранилища, особенно лежащие южнее границы прежнего ареала этого вида, летом прогреваются до дна,

им свойственна почти полная гомотермия. Поэтому в таких водоемах нет зон, в которых могли бы жить корюшки старше трех лет.

Таким образом, сроки наступления полового созревания, темп линейного и весового роста, характер жиронакопления у снетков и корюшек определяются температурным режимом водоемов, в которых они обитают, а также доступностью кормовых организмов и их обилием. При этом температурный режим оказывает существенное влияние на скорость полового созревания и выживание корюшек в летний период, а степень доступности рыбного корма — на выживание в период зимовки, особенно впервые созревающих особей.

Прудовые эксперименты показали, что молодь корюшковых популяций при изменении условий обитания может расти и развиваться аналогично молодежи снетковых. Однако в этом случае продолжительность жизни корюшек сократилась до 2—3 лет.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пресноводные корюшки вида *Osmerus eperlanus* (Linne) ярко демонстрируют широту экологической изменчивости вида. С экологической точки зрения многочисленные ее популяции могут быть объединены в две большие группы. Одну из них представляют популяции рыб с коротким жизненным циклом, другую — популяции особей со сравнительно длинным жизненным циклом. Первая известна под названием «снетка», вторая — корюшки.

«Снетки» в большинстве мелководных озер живут не дольше 3—4 лет. Особи, которые становятся половозрелыми на первом году, в таких популяциях живут максимум 2 года, причем основная масса из них погибает, вероятно, в период первой или второй зимовки. Рыбы, половое созревание которых происходит на втором году, могут жить до трех лет. Повторно созревает, видимо, лишь небольшая часть особей. Продолжительность жизни корюшек глубоководных олиготрофных озер — 7—10 лет. Половая зрелость у них наступает на 2—4 годах жизни. Размножаются они неоднократно. Следуя классификации Г. Н. Монастырского (1949), нерестовые популяции «снетков» надлежит относить к I типу, а корюшек — ко II и даже к III. Численность популяций «снетков» подвержена значительным колебаниям, а корюшек — относительно стабильна. Так, например, максимальные годовые уловы белозерского снетка иногда превышают минимальные в 50 раз, а ладожской корюшки — всего в 4 раза. Помимо указанных признаков, корюшки этих двух групп различаются и морфологически. «Снетки» характеризуются относительно меньшими размерами головы и ротового аппарата, относительно длинным и высоким туловищем с коротким хвостовым стеблем и увеличенной поверхностью непарных плавников.

Наблюдения показывают, что свойства этих групп наследственно не закреплены. «Снетковые» популяции при изменении условий обитания могут приобретать черты корюшковых и наоборот. Примером могут служить естественная акклиматизация «снетков»

в волжские водохранилища и выращивание ладожской корюшки в прудах. В волжских водохранилищах образовались новые популяции, рыбы которых характеризуются некоторыми признаками, свойственными «снетковому» типу, в частности ранним наступлением половой зрелости, и одновременно чертами, характерными для корюшковых популяций: относительно увеличенной продолжительностью жизни рыб (Рыбинское), или высоким темпом линейного и весового роста двух- и трехлетних особей (Куйбышевское). Изменение признаков, характерных для «снетков» происходит не только при попадании рыб в новые водоемы, но иногда наблюдается в одном и том же водоеме. Так, в Белом озере, в годы с медленным ростом молоди и при созревании рыб на втором году жизни в популяции происходит накопление «долгоживущих» особей — трех- и четырехлеток. Наличие в популяции относительно большого числа рыб старше 2-х лет придает ей в отдельные годы черты корюшкового типа. Популяция как бы переходит из одного состояния в другое. Но эти изменения обратимы: через несколько лет «корюшковые черты» исчезают, восстанавливается обычный снетковый характер популяции (Иванова, 1980). У ладожской корюшки, содержащейся в мелководных прудах с обильной развитой фауной беспозвоночных наблюдалось ранее наступление полового созревания, высокий темп линейного и весового роста на 1—2 годах жизни. Однако условия обитания в хорошо прогреваемых прудах оказались неблагоприятными для рыб более старшего возраста. На 3—4 годах темп линейного и весового роста прудовых корюшек снизился. Обитание при повышенной температуре изменило распределение запаса энергетических веществ в теле рыб. В отличие от озерных у прудовых корюшек за период нагула жировые накопления были сосредоточены в основном в полости тела. Поскольку эти запасы используются организмом при энергетических тратах в первую очередь, почти полный расход полостного жира за зиму и отсутствие в прудах необходимого рыбного корма привели рыб к гибели. Следовательно, ладожская корюшка в мелководных прудах образовала популяцию, которая по основным признакам может быть отнесена к «снетковому типу».

Таким образом, в мелководных эвтрофного типа водоемах с ранним прогревом воды на нерестилищах и обильной кормовой базой формируются популяции корюшек с ускоренным половым созреванием и повышенным темпом линейного и весового роста молоди. Зимой в них наблюдается дефицит мелкого рыбного корма, необходимого для особей старшего возраста, а летом, как правило, складываются неблагоприятные условия для жизни корюшек старше трех лет. В результате в мелководных озерах и волжских водохранилищах популяции корюшек состоят из особей преимущественно младших возрастных групп. Структура этих, так называемых «снетковых» популяций упрощена, а численность подвержена резким колебаниям.

В холодных глубоководных олиготрофных водоемах молодь корюшек растет и развивается медленно. Половое созревание происходит сравнительно поздно. Подростающие особи практически

всегда обеспечены подходящим по размерам рыбным кормом. Летом в глубоких озерах сохраняется зона с оптимальным для рыб старших возрастных групп температурным режимом; структура популяций корюшек в таких водоемах усложнена и состоит из большего набора возрастных групп, чем в «сетковых», поэтому их численность относительно стабильна.

Способность пресноводных корюшек при изменении экологических условий образовывать популяции с новыми биологическими особенностями определяет разнокачественность отдельных популяций в озерах и водохранилищах. Каждую такую популяцию следует рассматривать как фазовое состояние вида (терминология Б. С. Кузина, 1962), обусловленное факторами внешней среды.

Таким образом, в экологическом аспекте пресноводные корюшки представлены двумя морфами. Изучая их в географическом аспекте, нетрудно заметить, что в пределах своего ареала они представлены многочисленными популяциями, особи которых различаются целым рядом биологических и морфологических признаков. При этом соседние популяции имеют между собой не больше сходства, чем с популяциями более отдаленными. Б. С. Кузин (1962), рассматривая различные проявления географической изменчивости указывают, что элементарные более или менее изолированные популяции вида, которые он называет стадами, не всегда группируются в хорологические единицы более высокого порядка (подвид, племя). В таких случаях каждая из этих популяций является как бы микроскопическим подвидом. Отмечать каждое такое стадо-подвид особым латинским наименованием, по мнению этого автора, не следует. Соглашась с этим мы предлагаем не разделять искусственно вид *Osmerus eperlanus* (L.) на подвиды и нации, а тем более не включать в систему его хорологических подразделений и морфы (как это было сделано Л. С. Бергом, 1948), которые относятся к понятиям другого аспекта, — экологического. По нашему мнению, следует упразднить всю крайне запутанную и нелогичную внутривидовую синонимию единого, но крайне изменчивого и экологически пластичного вида *Osmerus eperlanus* (L.) и обозначать каждую его отдельную популяцию по наименованию водоема, который она населяет, например ладожская, онежская, рыбинская, псковская, белозерская корюшка и т. п. Это не противоречило бы и правилам зоологической номенклатуры, принятым на XV международном зоологическом конгрессе, согласно которым в таксоны видовой группы включаются лишь категории вида и подвида. Инфраподвидовые формы (вариетет, морфа) в таксоны видовой группы не входят и положения Международного кодекса зоологической номенклатуры (1966) к ним не применимы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В. Н., Агапов И. Д. О саморегуляции численности снетка в Жижигском озере. — *Вопр. ихтиологии*, 1957, вып. 8, с. 160—178.
- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд. АН СССР, 1963, 247 с.
- Анохина Л. Е. Закономерности изучения плодовитости рыб. М.: Наука, 1969, 291 с.
- Антипова О. П. Рыбинское водохранилище. — *Изв. ГосНИОРХ*, 1961, т. 50, с. 31—50.
- Арнольд И. Н. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. — *Изв. отд. прикл. ихтиологии и научно-пром. исследований*, 1925, т. 3, вып. 1, с. 5—27.
- Архипцева Н. Т. Промыслово-биологическая характеристика ладожской корюшки. — *Изв. ВНИОРХ*, 1956, т. 38, с. 125—135.
- Архипцева Н. Т. Биология и состояние запасов корюшки в Ладожском озере. — В кн.: *Биологические ресурсы Ладожского озера*. Л., 1968, с. 174—186.
- Архипцева Н. Т. Биология и рыбохозяйственное значение корюшки Ладожского озера. — Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук, Л., 1969, 20 с.
- Архипцева Н. Т. Особенности размножения корюшки Ладожского озера. — В кн.: *Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов*, 1975, № 16, с. 20—23.
- Архипцева Н. Т. Питание ладожской корюшки. — *Изв. ГосНИОРХ*, 1977, т. 125, с. 80—90.
- Аслаинова Н. Е. Экспериментальное изучение поведения рыб в потоке — Докл. ВНИРО, 1952, вып. 1, с. 13—18.
- Багров Н. А. Аналитическое представление последовательности метеорологических полей посредством естественных ортогональных составляющих. — *Тр. Центр. ин-та прогнозов*, 1959, вып. 74, 190 с.
- Белянина Т. Н. Эколого-морфологические закономерности формирования структуры популяции беломорской корюшки. — Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук, М., 1965, 20 с.
- Белянина Т. Н. Сезонные изменения жирности беломорской корюшки в связи с созреванием гонад. — В кн.: *Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна*. М., 1966, с. 156—180.
- Belyanina T. N. Synopsis of biological Data on Smelt *Osmerus eperlanus* (L.) 1758. — *FAO Fisheries Synopsis*, 1969, № 78, p. 8:7.
- Белянина Т. Н. Некоторые сравнительные данные по биологии снетка и корюшки. В кн.: *Закономерности роста и созревания рыб*. М., 1971, с. 153—168.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1, М.-Л., 1948, с. 436—437.
- Буторин Н. В., Литвинов А. С. О течениях в Рыбинском водохранилище. — *Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР*, Л., 1963, вып. 6(9), с. 270—302.
- Васильев Л. И. О снетке Рыбинского водохранилища. — *Зоол. ж.*, 1951, т. 30, вып. 6, с. 590—593.
- Винокуров С. П. Характеристика корюшки Ладожского озера в нерестовый период. — *Отчетн. сессия уч. Совета Сев. НИОРХа, Петрозаводск*, 1975, с. 31—33.
- Володин В. М. Плодовитость снетка в Волжском плесе Рыбинского во-



дохранилища. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971. с. 165—177.

Володин В. М. О повторности нереста у пресноводных корюшек. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. М. — Рыбинск, 1974, с. 258—263.

Володин В. М., Иванова М. Н. Размерно-возрастная изменчивость корюшек. — *Вопр. ихтиологии*, 1973, т. 13, вып. 5(82), с. 875—887.

Володин В. М., Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Морфологические и биологические особенности пресноводных корюшек. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. М. — Рыбинск, 1974, с. 218—257.

Галкин Г. Г. Биология и морфологические особенности молоди лосося в естественных условиях и выращиваемой в прудах. *Изв. ВНИОРХ*, 1955, т. 36, с. 76—85.

Гальцова М. З. О питании снетка Чудского озера. — *Тр. Псковского отд. НИОРХ*. Л., 1975, вып. 1, с. 123—127.

Герд С. В. Озера Карело-Финской ССР и их рыбные богатства. *Петро-заводск*, 1951, 151 с.

Гуляева А. М. О корюшке Выгозерского водохранилища. — *Изв. ГосНИОРХ*, 1967, т. 62, с. 164—169.

Дзюбан Н. А., Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона Волги. — Тезисы докл. II конф. по изуч. водоемов бас. Волги, Ярославль, 1974, с. 31—35.

Домрачев П. Ф. О распространении ряпушки и снетка в связи с рыбоводными перспективами Озерного Края. — *Русский гидробиол. ж.*, 1923, т. 2, № 5—7, с. 115—123.

Домрачев П. Ф., Правдин И. Ф. Рыбы оз. Ильмена и р. Волхова и их хозяйственное значение. — В кн.: *Материалы по исследованию р. Волхова и ее бассейна*. Л., 1926, т. 10, 294 с.

Дрягин П. А. Размеры рыб при наступлении половой зрелости. — *Рыбн. хоз-во СССР*. 1934, № 4, с. 17—25.

Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб. — *Изв. ВНИОРХ*, 1949, т. 28, с. 3—113.

Дрягин П. А. Экологическая классификация рыб по температурному фактору. — В кн.: *Лимнология Сев.-Запада СССР*, Таллин, 1973, т. 1, с. 167—170.

Ефимова А. И. Метод прогнозирования уловов снетка Псковско-Чудского водоема. — *Изв. ГосНИОРХ*, 1967, т. 62, с. 226—235.

Иванова М. Н. Экологическая изменчивость пресноводных корюшек при расширении ареала. — В кн.: *Материалы к II Всес. совещанию «Вид и его продуктивность в ареале»*, Вильнюс, 1976, с. 58—60.

Иванова М. Н. О питании рыбой пресноводных корюшек. — *Зоол. ж.* 1978, т. 42, вып. 7, с. 1033—1039.

Иванова М. Н. О продолжительности жизни снетка Белого озера. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 3(122), с. 481—489.

Иванова М. Н., Володин В. М. Изменчивость темпа полового созревания у пресноводных популяций европейской корюшки. — *Вопр. ихтиологии*, 1981, т. 21, вып. 3, с. 440—450.

Иванова М. Н., Лапкин В. В. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах. — *Информ. бюл. «Биология внутренних вод»*, 1982, № 55, с. 37—40.

Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Володин В. М., Половкова С. Н. Вселение снетка в Горьковское водохранилище. — В кн.: *Биология и физиология пресноводных организмов*. Л., 1971, с. 178—182.

Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. Структурные особенности и численность популяций снетка Рыбинского водохранилища. — *Вопр. ихтиологии*, 1969, т. 9, вып. 3(56), с. 415—422.

Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. Сезонные особенности распределения взрослого снетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — *Вопр. ихтиологии*, 1970 а, т. 10, вып. 5(64), с. 897—906.

Иванова М. Н., Половкова С. Н. Типы нерестилищ и экология нере-

ста снетка в Рыбинском водохранилище. — *Вопр. ихтиологии*, 1972, т. 12, вып. 4(75), с. 684—692.

Иванова М. Н., Половкова С. Н. Об изменениях характера питания и размерно-возрастного состава популяции белозерской корюшки. — *Инф. бюл. «Биология внутренних вод»*, 1974, № 21, с. 51—54.

Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Некоторые черты биологии молоди снетка Рыбинского водохранилища. — *Зоол. ж.*, 1970, т. 49, вып. 6, с. 881—891.

Иванова М. Н., Стрельникова А. П., Лопатко А. Н. О питании и росте ладожской корюшки в прудах. — В кн.: *Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб*, Ярославль, 1981, с. 78—90.

Иванова С. А. Гистологическое исследование гонад горбуши и летней кеты. — *Вопр. ихтиологии*, 1956, вып. 6, с. 96—99.

Кирпичников В. С. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры. — *Тр. ВНИРО*, 1935, т. 2, с. 103—193.

Клюканов В. А. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* (*Osmeridae*). — *Зоол. ж.*, 1969, т. 48, вып. 1, с. 99—109.

Клюканов В. А. Систематика и родственные отношения корюшек р. *Osmerus* и *Hypomesus* (*Osmeridae*) и их расселение. — *Зоол. ж.*, 1975, т. 54, вып. 4, с. 590—596.

Кожевников Г. П. Снеток в Горьковском водохранилище. — *Научно-техн. бюл. ВНИОРХ*, 1958, № 6—7, с. 111—112.

Кудерский Л. А. Случаи саморасселения и аутоакклиматизации корюшки. — *Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ*, 1968, т. 5, вып. 1, с. 310—314.

Кудерский Л. А., Федорова Г. В. Снижение запасов снетка в больших водоемах Северо-Запада Европейской части СССР в 1973—1975 гг. — В кн.: *Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов*, Л., 1977, № 20, с. 3—8.

Кудринская О. И. Влияние пищевого и температурного факторов на рост, развитие и выживаемость личинок судака и окуня. — *Вопр. ихтиологии*, 1970, т. 10, вып. 6(65), с. 1035—1046.

Кузин Б. С. О низших таксономических категориях. — В кн.: *Общая зоология и медицинская паразитология*, М., 1962.

Кузнецов Н. В. О нахождении корюшки в р. Волге в районе г. Горького. — *Тр. Кар.-Финск. отд. ВНИОРХ*, 1951, т. 3, с. 413—419.

Кузнецов Ю. К. О функциональных основах адаптивной радиации в пределах вида *Osmerus eperlanus* (L.) — *Вопр. ихтиологии*, 1964, т. 4, вып. 3(32), с. 454—462.

Кузнецов Ю. К. О морфологии ооцитов протоплазматического роста у рыб с различным темпом полового созревания на примере представителей вида *Osmerus eperlanus* (L.). — В кн.: *Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб*, Л., 1975, с. 50—65.

Кузнецова И. А. Скат и питание снетка *Osmerus eperlanus eperlanus* *morpha spirinchus* P. в р. Волге. — *Вопр. ихтиологии*, 1966, т. 6, вып. 4(41), с. 744—749.

Куулус Л. П., Мерила Л. А. Данные по изученности, гидрометеорологическому и гидрохимическому режиму Чудско-Псковского озера. — В кн.: *Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера*, Таллин. 1966, с. 9—34.

Лапин Ю. Е. Снеток Рыбинского водохранилища. — *Диссертация на соиск. уч. степ. канд. биол. наук*, М., 1955, 185 с.

Лапин Ю. Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М., 1971, 173.

Лапин В. И., Чернова Е. Г. О методике экстракции жира из сырых тканей рыб. — *Вопр. ихтиологии*, 1970, т. 12, вып. 4, с. 753—755.

Лапина Н. Н. Закономерности сезонной динамики физиолого-биохимических показателей некоторых карповых рыб. — *Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук*, М., 1979, 22 с.

Литвин А. И. О зоопланктоне Череповецкого водохранилища. — В кн.: *Биологические ресурсы водоемов Вологодской обл., их охрана и рациональное использование*, Вологда, 1978, с. 29—31.

- Лукин А. В. Куйбышевское водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ. 1961, т. 50, с. 62—76.
- Луферова Л. А., Монаков А. В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967, вып. 12(15), с. 40—55.
- Маркун М. И. Весенний лов корюшки в устье р. Волхов. — Изв. Отд. прикладной ихтиологии, 1926, т. 4, вып. 1, с. 104—113.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом, М.-Л., 1966, 150 с.
- Мельянцев В. Г. Материалы по корюшке Пяозера. — Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, 1946, т. II, с. 323—340.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974, 254 с.
- Мешков М. М., Сорокин С. М. Снеток Псковского озера (биология и промысел). — Уч. зап. Псковск. гос. пед. ин-та, 1952, вып. 1, с. 37—55.
- Михеев П. В. Сбор и перевозка икры снетка. — Рыбное хоз-во, 1951, № 9, с. 50—51.
- Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций. — Зоол. ж., 1949, т. 28, вып. 6, с. 535—544.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А., Иоффе В. И. Изменения в фауне Волги под влиянием антропогенных факторов. — Вторая конф. по изучению водоемов бассейна Волги. «Волга-2», Ярославль, 1974, с. 35—39.
- Морозова П. Н. Рыбы Белого озера и их промысловое использование. — В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 20—53.
- Морозова П. Н. Рыбные запасы Вологодской области и пути их рационального использования. — Тр. научн. конф. по изуч. Вологодской обл., Вологда, 1956, с. 37—52.
- Мосевич Н. А. Белое озеро (общее описание). — В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 6—19.
- Налимов В. В. Теория эксперимента. М., 1971, 320 с.
- Николаев И. И. Зоопланктон и температура воды как факторы продуктивности и распределения основных промысловых рыб Онежского озера — ряпушки и корюшки. — В кн.: Зоопланктон Онежского озера, Л., 1972, с. 269—282.
- Носкова Е. Д. Размножение снетка в Куршском заливе. — В кн.: Природа и хозяйственное использование озер, Псков, 1971, с. 173—175.
- Овчинников И. Ф. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1950, вып. 1, с. 105—138.
- Панов Д. А. Влияние температуры на потребление пищи личинками леща. — В кн.: Материалы по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.-Л., 1963, с. 83—84.
- Пермитин И. Е., Иванова М. Н., Половкова С. Н. О некоторых чертах биологии снетка Белого озера. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 182—190.
- Пермитин И. Е., Половков В. В. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978, с. 78—105.
- Петров В. В. К систематике русских корюшек. — Изв. Отд. прикл. Ихтиологии, 1925, т. III, вып. 1, с. 87—108.
- Петров В. В. Снеток Псковско-Чудского водоема. — Изв. ВНИОРХ, 1940, т. 23, вып. 2, с. 47—76.
- Пихтова Т. С. Значение зоопланктона в питании рыб-планктофагов. — В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР, Л., 1981, ч. II, с. 100—108.
- Пиху Э. Р. О биологии и промысле снетка Псковско-Чудского озера. — В кн.: Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера, Таллин, 1966, с. 175—183.
- Поддубный А. Г., Голованов В. К., Лапкин В. В. Сезонная динамика избираемых температур рыб. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978, с. 151—167.
- Половкова С. Н. Питание и пищевые взаимоотношения корюшек в

водоемах разного типа. — Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук, М., 1976, 16 с.

Половкова С. Н. Питание корюшки в нерестовый период. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб, Ярославль, 1981, с. 72—77.

Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов. — В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб, Ярославль, 1981, с. 3—35.

Правдин И. Ф. Озеро Ладожское. — В кн.: Озера Карелии (справочник), Петрозаводск, 1959 а, с. 326—284.

Правдин И. Ф. Озеро Онежское. — В кн.: Озера Карелии (справочник), Петрозаводск, 1959 б, с. 86—134.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966, 376 с.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М., 1957, 468 с.

Рослый Ю. С. Структура чешуи амурской кеты как показатель роста и условий обитания на пресноводном этапе жизни. — Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 3(74), с. 532—544.

Русакова С. А. О составе пищи Онежской корюшки. — В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера, Петрозаводск, 1969, вып. 3, с. 51—54.

Саввиатова К. А. О неоднородности роста кумжи в пределах одной популяции. — Биол. науки, 1968, № 23—29.

Самсонов Н. А. Весенний лов снетка ризцами на Лифляндском берегу Чудского озера. — Вестник Рыбпромышленности, 1910, февраль № 2, с. 51—102.

Сергеева А. И. Темп полового созревания воibly. — Тр. Касп. бассейнового филиала ВНИРО, Астрахань, 1952, т. 12, с. 89—96.

Смирнова Т. С., Ривьер И. К., Пихтова Т. С. Зоопланктон. — В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР, Л., 1981, ч. II, с. 77—99.

Смирнова-Стефановская А. Ф. Корюшка раки Олонки Ладожского озера. — В кн.: 6-я сессия ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии», Петрозаводск, 1966, с. 86—87.

Стрельникова А. П., Иванова М. Н. Питание корюшки Рыбинского водохранилища в раннем онтогенезе. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 3, с. 501—407.

Тхомброва Л. П. Питание некоторых рыб Псковско-Чудского водоема. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 83, с. 131—135.

Федорова Г. В. Белозерская форма озерной корюшки. — Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук, 1953, 20 с.

Чернышев О. Б. О несоответствии между возрастом, ростом и степенью зрелости половых продуктов у 2- и 3-годовалых самок сазана на оз. Солонцы (Днепровско-Бугский лиман). — Тр. Лабор. основ рыбоводства, 1947, ч. 1, с. 168—176.

Чиркова З. Н. Материалы по биологии промысловых видов рыб Белого озера. — Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 1959, вып. 2(5), с. 159—173.

Чиркова З. Н. Снеток в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. — Бюл. Ин-та биол. водохранилищ, 1960, № 8—9, с. 38—41.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., 1951, 115 с.

Чумаевская-Световидова Е. В. Биология и развитие Псковско-Чудского снетков. — Зоол. ж., 1945, т. 24, вып. 6, с. 341—346.

Шаронов И. В. О распределении снетка в Куйбышевском водохранилище. — Бюл. Ин-та биол. водохранилищ, 1960, № 8—9, с. 44—45.

Шаронов И. В. Расширение ареалов некоторых рыб в связи с гидростроительством. — В кн.: Волга-I. Первая конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968, с. 212—213.

Щетинина Д. А. Снежок Рыбинского водохранилища. — Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 6, с. 1336—1342.

Ясонов Г. А. Термический режим Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Сборник работ Комсомольской ГМО, Куйбышев, 1962, вып. II, с. 55—74.

Badenschulzen T. R. Temperature selected by *Tilapia mossambic* (Peters) in a test tank with a horizontal temperature gradient. — *Hydrobiol.* 1967, 30, 3—4, p. 541—554.

Kendall W. C. The smelts. — *Bull. Bur. Fish., Wash.*, 1926, (42), p. 217—37.

Rupp R. S. and Redmond M. A. Transfer studies of ecologic and genetic variations in the American smelt. — *Ecology*, 1966, 47(2), p. 253—259.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ . . . . .	3
ГЛАВА I. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ . . . . .	5
ГЛАВА II. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ . . . . .	8
1. «Снетковые» и корюшковые типы популяций . . . . .	8
2. Естественная акклиматизация в волжские водохранилища . . . . .	10
3. Краткая характеристика условий обитания корюшек в водоемах разного типа . . . . .	13
ГЛАВА III. РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ . . . . .	18
1. Соотношение размерных и возрастных групп . . . . .	18
2. Динамика размерно-возрастной структуры популяции при изменении условий обитания . . . . .	20
3. Темп роста рыб разных популяций . . . . .	23
4. Динамика численности популяций . . . . .	24
ГЛАВА IV. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ . . . . .	28
1. Сезонные изменения в распределении молоди и взрослых рыб . . . . .	28
2. Нагульные скопления и миграции . . . . .	40
ГЛАВА V. РАЗМНОЖЕНИЕ . . . . .	43
1. Возраст полового созревания, гаметогенез и возможность повторного нереста у рыб «снетковых» популяций . . . . .	43
2. Типы нерестилищ, сроки размножения, нерестовые миграции . . . . .	50
3. Состав нерестовых стад . . . . .	56
ГЛАВА VI. ПИТАНИЕ . . . . .	60
1. Состав пищи молоди и взрослых рыб . . . . .	60
2. Хищное питание снетков . . . . .	64
ГЛАВА VII. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СНЕТКА И КОРЮШКИ . . . . .	71
1. Характеристики рыб ладожской, белозерской, рыбинской и куйбышевской популяций . . . . .	71
2. Размерно-возрастная изменчивость морфометрических признаков . . . . .	99
ГЛАВА VIII. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ОСОБИИ ОТДЕЛЬНЫХ ПОКОЛЕНИЙ . . . . .	105
ГЛАВА IX. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОСТАВА КОРМОВОЙ БАЗЫ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ . . . . .	116
1. Темп полового созревания при разных температурных и кормовых условиях . . . . .	116
2. Характер роста и жиронакопления при различном составе кормовых организмов . . . . .	125
3. Температурный режим и продолжительность жизни . . . . .	134
ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .	136
ЛИТЕРАТУРА . . . . .	139