

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМЕНИ И. Д. ПАПАНИНА РАН



**РЫБЫ
РЫБИНСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА:
ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ДИНАМИКА И ЭКОЛОГИЯ**

УДК 597.2/5
ББК 28.693.32
Р93

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / ред. Ю. В. Герасимов ; РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина. – Ярославль : Филигрань, 2015. – 418 с.

ISBN 978-5-906682-31-4

Коллективная монография обобщает результаты исследований рыб и среды их обитания, выполненных на Рыбинском водохранилище за все время его существования. В работе освещены фундаментальные проблемы региональной ихтиологии и гидробиологии, связи многолетней динамики популяционных показателей видов рыб с факторами среды обитания. Рассматривается влияние изменений в интенсивности промысла на популяции промысловых рыб. Обсуждается современное состояние популяций рыб и перспективы их развития в одном из крупнейших и старейших водохранилищ европейской части России.

Исследования частично поддержаны Программой фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

Книга рассчитана на ихтиологов, гидробиологов и экологов широкого профиля.

Fishes of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology / Ed. Yu.V. Gerasimov. I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. – Yaroslavl : Filigran, 2015. – 418 p.

The book is a summary of results of fish and their environment studies performed in the Rybinsk reservoir over the whole period of its existence. It is devoted to fundamental problems of regional ichthyology and hydrobiology, and relation of perennial dynamics of population characteristics of fish species to environmental factors. The impact of changes in fishing intensity on commercial fish populations is also considered. The current state of fish populations and their prospects in one of the largest and oldest Russian water reservoirs are discussed.

Авторский коллектив:

Ю. В. Герасимов, М. Н. Иванова, А. С. Стрельников, И. А. Столбунов, Е. А. Боровикова, С. Ю. Бражник, А. Н. Свирская, Н. И. Комова, Н. А. Касьянов, Ю. Г. Изюмов, А. С. Маврин, Ю. В. Кодухова, Д. П. Карabanов, Б. А. Лёвин, М. А. Лёвина, Д. Д. Павлов, М. И. Малин, Н. М. Зеленецкий, В. И. Лазарева, С. Н. Перова, Е. Г. Пряничникова, А. С. Литвинов, В. В. Законнов, Л. Е. Васюра

Редактор

доктор биологических наук, профессор **Ю. В. Герасимов**

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор **Ю. С. Решетников**
доктор биологических наук, профессор **А. В. Крылов**

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

Издание осуществлено при поддержке

Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий»

ISBN 978-5-906682-31-4

© Институт биологии внутренних вод РАН, 2015

Памяти наших учителей и коллег —
А. Г. Поддубного
В. Н. Яковлева
Н. А. Гордеева
В. М. Володина
Л. К. Малинина
В. В. Лапкина
М. М. Сметанина
А. И. Гончарова
В. Д. Линника
В. И. Кияшко
Ю.Е. Лапина
— ихтиологов ИБВВ РАН,
посвятивших свою жизнь изучению
Рыбинского водохранилища и
других водоемов мира

ВВЕДЕНИЕ

Заполнение Рыбинского водохранилища было начато в 1941, а закончено в 1947 г. Оно образовалось в месте слияния рек Шексна, Молога и Волга, затопив обширное пространство Молого-Шекснинской низины. Площадь акватории нового водоема озерного типа составила 4550 км².

Во вновь созданном водохранилище началось формирование популяций рыб, основная часть которых ведет начало от популяций, обитавших в водоемах и водотоках на затопленной территории. Процесс сопровождался глубокой перестройкой видового состава рыб и их популяционной структуры. Это было связано с переходом от речных условий жизни к обитанию в большом водоеме озерного типа. При этом опыт работ отечественных ученых на реках и озерах оказался малоприменимым для решения проблем, возникавших при эксплуатации крупного искусственного водоема. Прогнозы, в основу которых закладывались данные по гидробиологии естественных водоемов, не оправдались.

Для эффективной рыбохозяйственной деятельности на создававшихся в то время водохранилищах требовалось проведение всесторонних исследований с целью разработки научных основ поддержания и повышения их продуктивности. Этими исследованиями на Рыбинском водохранилище занялся организованный в 1956 г. Институт биологии водохранилищ АН СССР, который в 1962 г. был преобразован в Институт биологии внутренних вод АН СССР.

Первая монографическая публикация под грифом ИБВВ АН СССР, обобщавшая фундаментальные знания и фактические данные о состоянии популяций основных видов рыб, а также о влиянии на них факторов среды в начальный период формирования водохранилища и за первые 30 лет его существования, была издана А.Г. Поддубным в 1971 г. (Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах). Следующая подобная работа вышла в свет благодаря инициативе А.С. Стрельникова спустя 26 лет (Современное состояние рыбных запасов ..., 1997). В настоящее время архив лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН (до середины 1990-х гг. — лаборатория ихтиологии под руководством А.Г. Поддубного) содержит практически непрерывные 70-летние ряды по динамике популяционных показателей промысловых и массовых промысловых рыб.

С начала 1990-х гг. на многолетние процессы формирования и функционирования рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища, обусловленные естественными процессами переформирования его ложа и эвтрофикацией, значительное влияние оказали кардинальные

изменения социально-экономических реалий после распада СССР. Они крайне негативно сказались на состоянии рыбных ресурсов водохранилища, поскольку в этих условиях нарушились сложившиеся в течение многих лет формы ведения рыбного хозяйства и охраны рыб. Это привело к значительному сокращению рыбных запасов, а состояние некоторых популяций стало близким к критическому. Основная причина заключалась в хищнической легальной и нелегальной промысловой нагрузке. Все это происходило на фоне заметного потепления климата в 2000-е гг., которое оказало неоднозначное воздействие на рыб, обитающих в водохранилище.

Резкие изменения условий эксплуатации запасов промысловых рыб нарушили естественный ход развития и функционирования их популяций. В результате нарушений экологических условий произошла перестройка всех звеньев экосистемы, в том числе и тех, которые определяют пищевую обеспеченность рыб. В таких условиях обобщение многолетних данных по динамике популяций промысловых рыб и рассмотрение механизмов влияния различных факторов на их структуру должны способствовать поиску путей возрождения рыбного хозяйства водохранилища.

Основу настоящей монографии, изданной при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий», составили архивные материалы лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина, собранные в период с 1945 по 2013 гг. на акватории Рыбинского водохранилища.

В первой главе описывается процесс формирования видовой структуры рыбного сообщества в первые годы, ее динамика за все время существования водоема (*Ю.В. Герасимов, Д.П. Карabanov*).

Вторая глава посвящена формированию среды обитания рыб. В ней представлена динамика абиотических и биотических факторов, оказывающих значимое влияние на популяции рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище на протяжении 72-летнего периода его существования (*В.И. Лазарева* (зоопланктон), *С.Н. Перова* (бентос), *Е.Г. Пряничникова* (*Dreissena polymorpha*, бентос), *А.С. Литвинов, В.В. Законнов* (гидрологические факторы)). В специальном разделе рассмотрен актуальный и на современном этапе гидростроительства вопрос о влиянии леса, затопленного при заполнении водохранилища, на биологический режим водоема и его обитателей, в частности рыб (*Ю.В. Герасимов*).

Вопросы естественного воспроизводства рыб рассмотрены в третьей главе. Основу рыбного населения водохранилища составляют

фитофильные виды рыб, поэтому значительная часть первого раздела главы посвящена динамике зарастания мелководий, зависимости урожайности пополнения от сезонного режима уровня водохранилища и краткой характеристике условий нереста отдельных видов рыб (Ю.В. Герасимов). Во втором разделе главы описывается многолетняя динамика численности молоди рыб и факторы, ее определяющие (Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов).

В четвертой главе приводятся многолетние данные по динамике интенсивности промысла на Рыбинском водохранилище, описывается ее зависимость от различных факторов, в том числе и от состояния популяций основных промысловых рыб (Ю.В. Герасимов, С.Ю. Бражник*, Л.Е. Васюра**). Здесь же дается оценка интенсивности нелегального промысла и его влияния на состояние запасов рыб, представляющих различную коммерческую ценность.

В пятой главе на основании 70-ти летних рядов наблюдений анализируется популяционная динамика 19 видов промысловых и массовых непромысловых рыб, а также данные по межвидовым гибридам и 4 видам-вселенцам, появившимся в Рыбинском водохранилище в последние годы (Ю.В. Герасимов, Д.П. Карabanов, Е.А. Боровикова, М.Н. Иванова, А.С. Стрельников, А.П. Стрельникова, С.Ю. Бражник*, А.Н. Свирская, Н.И. Комова, Н.А. Касьянов, Ю.Г. Изюмов, А.С. Маврин, Н.М. Зеленецкий***, Ю.В. Кодухова, Д.П. Карabanов, Б.А. Левин, М.А. Левина, Д.Д. Павлов, М.И. Малин). У хищных видов более подробно проанализировано питание (М.Н. Иванова (сом, щука, судак, берш, окунь, налим), Н.М. Зеленецкий (сом)). В разделах, посвященных таким видам, как плотва, лещ, окунь, тюлька и щука, описывается их внутривидовая структура, проявляющаяся в пространственной дифференциации их экологических морф (Ю.В. Герасимов (лещ), А.Н. Касьянов, Ю.Г. Изюмов, Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов (плотва), Д.Д. Павлов, Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов (окунь), Д.П. Карabanов (тюлька), М.Н. Иванова, А.Н. Свирская (щука)). С использованием современных методов молекулярной генетики идентифицирован видовой статус и филогенетическое положение плотвы (Б.А. Левин, М.А. Левина), тюльки (Д.П. Карabanов), ряпушки и тупоносого бычка (Е.А. Боровикова).

В настоящее время список рыб Рыбинского водохранилища насчитывает 52 вида, в монографии с разной степенью подробности,

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

**ФГБУ «Верхневолжский рыбвод»

***Дарвинский государственный природный биосферный заповедник

обусловленной наличием фактического материала, описано 23 вида. Остальные виды по разным причинам в течение всего времени существования водохранилища выпадали из поля зрения исследователей, что обусловило практически полное отсутствие необходимой информации. В первую очередь к таким видам относятся реофилы, которые после создания водохранилища быстро исчезли (стерлядь) или резко сократили свою численность, и их немногочисленные популяции сохранились только в притоках и на речных участках водохранилища (елец, голавль, волжский подуст и др.). К ним также относятся мелкие и относительно малочисленные виды, отлов которых требует применения специальных приемов или орудий лова (например, обыкновенная и сибирская щиповки, вьюн, усатый голец, обыкновенный голянь, пескарь и т.д.). В современный список включены и те виды рыб, которые отлавливались единично, проникая в водохранилище из рыбоводных хозяйств (белый толстолобик, белый амур, канальный сомик, форель и т.д.).

Проведенные на базе ИБВВ РАН в 2011 и 2014 гг. 1-я и 2-я Всероссийские конференции «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов» показали, что негативные тенденции в изменении рыбных запасов, наблюдаемые на Рыбинском водохранилище в течение последних двух десятилетий, характерны практически для всех «рыбных» водоемов России. Коллектив авторов монографии надеется, что данное издание поможет решению проблем, связанных с рационализацией промысла и восстановлением рыбных запасов на других водохранилищах, озерах и реках страны.

Ю.В. Герасимов

ГЛАВА 1. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Видовой состав рыб Верхней Волги до образования Рыбинского водохранилища был представлен в ряде работ (Берг, 1933; Себенцов и др., 1940; Пузанов, 1942; Кулемин, 1944; Васильев, 1950 а). В списках указано 37 видов рыб, как обитавших постоянно и в той или иной степени служивших объектами промысла, так и встречавшихся в этих водах редко. К последним прежде всего относятся все проходные рыбы — каспийская минога *Caspiomyzon wagneri*, белуга *Huso huso*, осетр *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюга *Acipenser stellatus* и белорыбица *Stenodus leucichthys*, встречавшиеся в последние годы перед образованием водохранилища лишь случайно (Васильев, 1950 а). Уже в начале XX века только отдельные особи каспийских мигрантов поднимались выше устья р. Кама (Берг, 1949) и их наличие в регионе подтверждалось только ссылками на работы того времени. Белорыбица встречалась чаще других. После сооружения Рыбинского водохранилища и до постройки Горьковского гидроузла (1958 г.) она ежегодно подходила к плотине и вылавливалась здесь в количестве 20–30 экз. (Васильев, 1955). В мае 1953 г. в нижнем бьефе белорыбицы скопилось больше, чем в другие годы, она попадалась почти ежедневно, а в иные дни и по несколько экземпляров.

Аборигенная фауна бассейна была представлена широко-ареальными европейскими и евро-сибирскими видами и не имела в своем составе региональных эндемиков видового ранга. В экологическом отношении ихтиофауна собственно русла Верхней Волги существенно не отличалась от фауны ее притоков и содержала одни и те же реофильные элементы, присущие бассейну. Встречались на этом участке Волги и рыбы, населявшие верховья притоков, мелкие речки, ручьи, пойменные и надпойменные озера, в той или иной степени связанные с Волгой, — это усатый голец *Barbatula barbatula*, верховка *Leucaspis delineatus* и красноперка *Scardinius erythrophthalmus*.

Указанный в списке европейский (обыкновенный) хариус *Thymallus thymallus*, по данным Васильева (1950), ко времени создания водохранилища сохранился лишь в притоке Шексны — р. Суде, где он ловился на порогах выше подпора водами водохранилища.

Семейство Petromysontidae в Верхней Волге было представлено двумя видами. В литературных источниках (Пузанов, 1942; Васильев, 1950) для Ярославской и Костромской областей упоминалась ручьевая минога *Lampetra planeri*, а также каспийская минога, которая проникала до Твери (Себенцов, 1940). В 1940 г. несколько экземпляров было

поймано даже в Ивановском водохранилище на третьем году его существования (Васильев, 1950). Из осетровых, широко распространенных по всей Волге, включая верхнее течение и притоки, наиболее массово встречалась стерлядь *Acipenser ruthenus*, имевшая промысловое значение. Остальные три вида этого семейства крайне редко встречались на Верхней Волге, хотя их поимки и отмечались до самой постройки плотины (кроме севрюги).

Семейство карповых было представлено наибольшим количеством видов. Одни из указанных в таблице видов встречались повсеместно и составляли основу промысла, другие отмечались в Волге довольно редко. Например, красноперка обнаруживалась только в пойменных озерах и прудах и очень редко попадала в реки. Линь *Tinca tinca* и карась *Carassius* sp. часто встречались в надпойменных и пойменных озерах и почти не попадались в самой Волге. Сазан *Cyprinus carpio* обитал только на определенных участках рек Молога и Шексна, где являлся предметом небольшого промысла. Быстрянка *Alburnoides bipunctatus* и серебряный карась *Carassius auratus* упоминались Л.И. Васильевым (1950), но не были включены им в список, поскольку для быстрянки отсутствовали задокументированные доказательства ее поимок, а у виденных им карасей с серебристой окраской чешуи не удавалось сделать необходимых измерений и просчетов признаков для уточнения видовой принадлежности. Однако все это, в принципе, не исключало присутствия этих видов на данном участке Волги.

Из семейства *Cobitidae* шиповка *Cobitis taenia* была обычна в самой Волге, тогда как вьюн *Misgurnus fossilis* встречался только в мелких притоках, старицах и небольших озерах. Единственный представитель сем. *Nemacheilidae* — усатый голец, также является обитателем притоков современного Рыбинского водохранилища. Обыкновенный сом был очень редок в Верхней Волге до 1920 г. С 1920-х гг. и до образования водохранилища он стал встречаться значительно чаще, но промыслового значения не имел. Такие хищники, как щука *Esox lucius* и представители сем. *Percidae* в Волге были обычными видами (за исключением берша *Sander volgensis*, значительно более редкого, чем судак *S. lucioperca*). Бычок-подкаменщик *Cottus koshewnikowi* был редок, но периодически встречался под камнями на песчаных мелководьях. Налим *Lota lota* являлся обычной промысловой рыбой, особенно в зимний период, когда выходил на мелководные участки.

После образования Рыбинского водохранилища ихтиофауна формировалась тремя различными путями (Васильев, 1950). Ядро было сформировано из рыб, обитавших на данном участке Волги или в ее притоках и озерах, оказавшихся в зоне затопления. Второй путь — проникновение новых видов из водоемов, имевших связь с водохранилищем. Ранее это было северное направление (из Белого озера через

р. Шексну), в настоящее время — южное (из Каспия через нижележащие водохранилища). Третий путь — это искусственная интродукция новых видов с целью повышения рыбопродуктивности водохранилища.

В Рыбинском водохранилище и устьевых участках его притоков к концу первого десятилетия существования зарегистрирован 31 вид рыб (Васильев, 1955). Сравнение ихтиофауны водохранилища и Верхней Волги до зарегулирования показало, что в бассейне водохранилища в это время отсутствовали лишь проходные виды, проникновению которых препятствовала сооруженная плотина. Практически ни один из жилых аборигенных видов не выпал полностью из состава ихтиофауны, а некоторые виды существенно увеличили свою численность и расширили зону обитания.

Численность реофильных видов, таких как стерлядь, хариус, волжский подуст *Chondrostoma variable*, белоглазка *Ballerus sapa*, елец *Leuciscus leuciscus* и голавль *Squalius cephalus*, катастрофически снизилась. В настоящее время они представлены в водохранилище или в его притоках малочисленными локальными популяциями. Напротив, популяции таких видов, как чехонь и синец, не достигавшие высокого обилия в первые годы, увеличили численность и стали занимать существенную долю в промысловых уловах. Особенно высокий прирост численности наблюдался у леща, щуки, окуня, плотвы, синца и судака, которые составили основу промысловых уловов в водохранилище. Менее многочисленными, но обычными в промысловых уловах, были налим, язь *Leuciscus idus*, линь, карась, густера *Blicca bjoerkna* и берш, более редкими — жерех *Leuciscus aspius* и сом *Silurus glanis*. При научных обловах периодически встречались мелкие виды — верховка, пескарь *Gobio gobio*, шиповка, вьюн и голец, которые, не имея промысловой ценности, не отмечались в промысловой статистике.

Через р. Шексну из Белого озера проникли корюшка *Osmerus eperlanus* и белозерская ряпушка *Coregonus albula*, которые до образования водохранилища в Верхней Волге не встречались (Благовидова, Световидова, 1960; Иванова, 1982). Они стали постоянными компонентами ихтиофауны, а корюшка быстро достигла высокой численности и до середины 1990-х гг. доминировала в пелагических скоплениях рыб Рыбинского водохранилища, что создало условия для организации специализированного промысла этого вида.

Начиная с 1930-х гг. в бассейне Верхней Волги неоднократно предпринимались попытки акклиматизации, зарыбления и разведения целого ряда видов, большинство из которых исторически чужды бассейну (Никольский, 1950; Поддубный, 1987; Шатуновский и др., 1988; Никаноров, Баранова, 1989; Виктор, 1992; Кудерский, 2001; Экологические проблемы Верхней Волги, 2001): сибирский осетр *Acipenser baeri*, веслонос *Polyodon spathula*, форель *Oncorhynchus mykiss*, обыкновенный сиг

Coregonus lavaretus, пелядь *Coregonus peled*, нельма *Stenodus leucichthys*, переславская ряпушка, тугун *Coregonus tugun*, угорь *Anguilla anguilla*, сазан, белый амур *Stenopharyngodon idella*, белый *Hypophthalmichthys molitrix* и пестрый *Aristichthys nobilis* толстолобики, малоротый *Ictiobus bubalus*, большеротый *I. cyprinellus* и черный *I. niger* буффало, канальный сомик *Ictalurus punctatus*, большеротый окунь *Micropterus salmoides*.

Попытки акклиматизации новых видов рыб в Рыбинском водохранилище в большинстве своем успеха не имели (Ильина, Поддубный, 1961). Большие надежды возлагались на сазана, так как он добывает пищу активнее, чем лещ *Abramis brama*, и потребляет высшую растительность. По данным А.А. Световидовой (1960), в Рыбинское водохранилище вселяли сазана из Галичского рыбобитомника в 1944 г. в количестве 2000 сеголетков и в 1947 г. — 20000 производителей. Выпускали также волжского сазана (очевидно, отловленного в Нижней Волге): в 1944 г. — 22000 сеголетков, в 1945 г. — 50000, в 1947 г. — 27000, в 1948 г. — 79300. Кроме того, в эти же годы вселяли производителей амурского сазана — 500, 1500, 1002 и 2700 особей соответственно. Всего по данным А.А. Световидовой (1960) в Рыбинское водохранилище было выпущено 183300 сеголетков и 25702 производителей. Значительно более низкие объемы вселения сазана, особенно по количеству выпущенных производителей, приводятся у других авторов. По этим данным (Ильина, Поддубный, 1961), всего в водохранилище было выпущено 6220 производителей сазана и 182.5 тыс. молоди. Тем не менее положительных результатов получено не было. Объяснялось это тем, что сазан в водохранилище не размножается из-за неподходящего температурного режима. В дальнейшем оказалось, что сазан все-таки сформировал немногочисленные самовоспроизводящиеся популяции и в настоящее время периодически встречается в сетных уловах.

Попытки восстановить на Верхней Волге популяции стерляди изначально были нацелены на ежегодный искусственный выпуск ее молоди с рыбоводных заводов. В результате проведения подобных работ в Ивановском и Угличском водохранилищах, а также в верхней части речного участка Волжского плеса Рыбинского водохранилища стерлядь периодически встречается, но в основном молодь. За год попадают 1–2 особи длиной (L) 300–350 мм.

Неоднократно в водохранилище завозили икру и личинок сиговых. По данным А.А. Световидовой (1960), в Рыбинское водохранилище в 1945 г. была завезена икра сига (без указания вида) в количестве 52000 шт. и икра рипуса в количестве 20000000 шт. Пойманные в декабре 1959 – феврале 1960 гг. производители чудского сига не выметали половых продуктов из-за отсутствия подходящих мест нереста (Поддубный, Сахарова, 1961). Кроме этих рыб, в водохранилище в

1954 г. была выпущена кубенская нельма, до сих пор не встреченная в уловах.

Безуспешной была и акклиматизация пеляди. Как и в случае с сазаном, в водохранилище не удалось создать достаточно мощную самовоспроизводящуюся популяцию этого вида (Стрельников и др., 1984). Максимальный улов, отмеченный в 1979 г., составил всего 23.2 ц, и состоял, очевидно, из ранее выпущенных и подросших в водохранилище экземпляров. Возможно, это и послужило причиной неудачи с акклиматизацией пеляди, поскольку весьма вероятно, что в результате было выловлено уже сформировавшееся маточное стадо. В дальнейшем, вплоть до настоящего времени, пелядь крайне редко встречается в уловах и только в единичных экземплярах.

Следовательно, все попытки интродукции сиговых рыб, активно проводившиеся на Рыбинском водохранилище в 60-х гг. XX века, также не привели к созданию продуктивного природного стада. Это, очевидно, обусловлено неблагоприятными условиями для нереста (заиление песчаных субстратов, значительная амплитуда колебания уровня в осенне-зимний период). Кроме того, водохранилище характеризуется периодически наблюдаемыми высокими летними температурами воды и часто возникающим (летом и зимой) дефицитом кислорода.

Помимо вышеупомянутых видов рыб, у двух авторов (Васильев, 1950 а; Световидова, 1960) упоминается о выпуске производителей судака. По данным А.А. Световидовой (1960), в Рыбинское водохранилище в 1945 г. было выпущено 500 производителей судака (без указания водоема-источника). Ни у одного из других авторов (Поддубный, Сахарова, 1961; Ильина, Поддубный, 1961; Стрельников и др., 1984 и др.), упоминавших об акклиматизации остальных видов в водохранилище, о факте выпуска производителей судака не говорится. Если искусственное вселение производителей судака действительно имело место, то это единственная удачная попытка искусственного вселения в Рыбинское водохранилище рыбы из другого водоема, которая дала положительный результат, поскольку именно с весьма многочисленного поколения 1946 г. началось быстрое повышение его численности (Васильев, 1950 а; Барсуков, 1959; Поддубный, 1971).

В работе А.А. Световидовой (1960) содержится еще более удивительная информация об искусственном вселении в Рыбинское водохранилище 10000 производителей корюшки (без указания водоема-источника), причем это единственное упоминание о данном факте. Напротив, во всех источниках, даже монографических (Иванова, 1982), утверждается, что корюшка самопроизвольно проникла в водохранилище через р. Шексна из Белого озера.

Интродукция разных видов буффало и большеротого окуня оказалась совершенно неудачной. Ни в одном из водохранилищ Верхней

Волги, в том числе и в Рыбинском, случаев их поимки не зафиксировано.

Таким образом, в подавляющем большинстве случаев попытки искусственной интродукции рыб в Рыбинское водохранилище не имели успеха, а формирование видового состава рыб шло и идет в настоящее время в основном под влиянием факторов, приводящих к расширению ареалов видов в результате непреднамеренной интродукции.

Достаточно много чужеродных видов, зарегистрированных в Рыбинском водохранилище, отмечено в результате разовых поимок. Из адвентивных видов рыб, отловленных в бассейне Рыбинского водохранилища можно отметить единичные поимки рыбаками кумжи *Salmo trutta* и радужной форели *Oncorhynchus mykiss*. В Шекснинском плесе в июне 2006 г. у г. Череповец и в декабре 2008 г. у пос. Мякса были зарегистрированы поимки двух особей белого толстолобика ($L = 280$ и 300 мм). В сентябре 2005 г. у г. Череповец был пойман единственный экземпляр белого амура ($l = 250$ мм). В это же время у г. Череповец был отловлен и единственный экземпляр канального сомика. Появление этих рыб в Рыбинском водохранилище, несомненно, связано с их случайным уходом из прудовых хозяйств или частных прудов.

Ротан-головешка *Perccottus glenii*) в 1990–2000-е гг. получил широкое распространение в различных водоемах прудового типа в непосредственной близости от Рыбинского водохранилища (l до 170 мм). Вероятно, этот вид проникает и в водохранилище, но не выдерживает пресса многочисленных хищников и в уловах пока не встречался.

В целом из всех адвентивных видов наиболее многочисленные устойчивые популяции в разное время смогли сформировать только три вида: европейская корюшка, европейская ряпушка и черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris*. Европейская корюшка, вселившаяся в водохранилище в середине 1940-х гг., к концу десятилетия стала промысловым видом (Иванова, 1982). Она оставалась доминирующим пелагическим видом до середины 1990-х гг., но в дальнейшем из-за изменения климатических условий резко сократила свою численность до единичной встречаемости в уловах. В настоящее время наблюдается некоторое увеличение численности данного вида в Шекснинском плесе, что, очевидно, указывает на продолжающееся проникновение особей из Белого озера по р. Шексне. Европейская ряпушка, проникшая в Рыбинское водохранилище одновременно с корюшкой (Васильев, 1952) и образовавшая относительно многочисленную популяцию, в настоящее время стала лишь изредка встречаться в уловах по тем же причинам, что и корюшка.

В последнее время многочисленную устойчивую популяцию смогла сформировать только черноморско-каспийская тюлька. Впервые она была отмечена нами в Рыбинском водохранилище в количестве трех половозрелых особей в улове пелагическим тралом в 1993 г. После практически полного исчезновения популяции корюшки в середине 1990-х – начале 2000-х гг. тюлька резко увеличила свою численность и стала вместо корюшки доминировать в пелагических скоплениях рыб.

Периодически в промысловой статистике отмечаются поимки взрослых особей угря *Anguilla anguilla* (70–80 см), совершающих нерестовую миграцию через акваторию Рыбинского водохранилища.

Происхождение небольших популяций европейского горчака в малых притоках Волжского плеса Рыбинского водохранилища требует отдельного изучения. Данные о существовании популяций гамбузии и гуппи в районе водосбросных сооружений крупных городов бассейна водохранилища нуждаются в проверке.

Из каспийских бычков только тупоносый бычок *Proterorhinus* sp. (изначально определенный как бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus*) сформировал несколько небольших популяций в Волжском и Моложском плесах водохранилища. Впервые в водохранилище он был найден в 2002 г. на мелководье о. Юршинский (Слынько, 2008). Средняя длина тела у взрослых особей в уловах (*l*) — 45–50 мм.

В 2007 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в ставные сети был пойман налим, в желудке которого оказалось 8 особей бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Иванова, Касьянов, 2011). Длина тела бычков варьировала от 78 до 90 мм, масса тела — от 6.4 до 8.9 г. Один экземпляр оказался самцом с гонадами в четвертой стадии зрелости. Возраст этой рыбы и еще трех особей достигал 3–4 лет. В июле 2010 г. в прибрежной зоне приплотинного участка Волжского плеса Рыбинского водохранилища была поймана половозрелая самка бычка-кругляка массой 4.5 г и длиной (*L*) 80 мм (Столбунов и др., 2013). Наличие зрелых половых продуктов у пойманных особей может свидетельствовать о возможности успешного воспроизводства бычка-кругляка в условиях Рыбинского водохранилища.

Данные по единственной находке каспийского бычка-головача *Ponticola gorlap* требуют отдельной проверки (Атлас пресноводных рыб России, 2003 б).

В настоящее время список рыб Рыбинского водохранилища, учитывая и вышеуказанные единичные поимки, включает 54 вида рыб (таблица). Латинские названия рыб даны по последней редакции базы данных FishBase (Froese R. and Pauly D., editors. 2015. FishBase. World Wide Web electronic publication. Ver. 02/2015. www.fishbase.org).

Таблица. Список рыб Рыбинского водохранилища

Вид	Встречаемость		Примечание
	Середина XX века	Настоящее время	
Класс СЕРНАЛАСПИДОМОРФИ			
Отряд Ретромузониформы			
Семейство Ретромузониidae			
<i>Caspiomuzon wagneri</i> (Kessler, 1870) – каспийская минога	+	–	Данных о находках нет.
<i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784) – европейская ручьевая минога	+	– ?	Данных о находках нет.
Класс АСТИНОПТЕРЫГИ			
Отряд Аципенсериформы			
Семейство Аципенсерidae			
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt & Ratzeburg, 1833 – русский осетр	+	С	Единичные поимки особей с рыбоводных заводов.
<i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – стерлядь	++	+	Популяция крайне малочисленна, поддерживается за счет искусственного воспроизведения.
<i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1771 – северюга	+	–	Вид на Верхней Волге в нативных условиях не встречается.
<i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758) – белуга	+	–	Вид на Верхней Волге в нативных условиях не встречается.
Отряд Ангуиллиформы			
Семейство Ангуиллиidae			
<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758) – речной угорь	++	С	Очень редкие поимки взрослых особей (70–80 см).

Таблица (продолжение)

Вид	Встречаемость		Примечание
	Середина XX века	Настоящее время	
Отряд Clupeiformes			
Семейство Clupeidae			
<i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька	-	++++	Впервые зарегистрирована в Рыбинском водохранилище в 1993 г., по В.Н. Яковлеву с соавторами (Яковлев и др., 2001) – в 1994 г. В настоящее время тюлька присутствует в уловах пелагическим тралом по всей акватории водохранилища. Характерны значительные колебания численности.
Отряд Sauriniiformes			
Семейство Saurinidae			
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	++++	++++	Многочисленный промысловый вид.
<i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782) – быстрянка	?	+ (басс.)	Встречается в малых реках бассейна водохранилища.
<i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758) – уклейка	++	+++	Повсеместно встречается в реках бассейна и на речных участках водохранилища.
<i>Ballerus ballerus</i> (= <i>Abramis ballerus</i>) (Linnaeus, 1758) – синец	+++	++++	Многочисленный промысловый вид.
<i>Ballerus sapa</i> (= <i>Abramis sapa</i>) (Pallas, 1814) – белоглазка	+	+	Немногочисленная популяция белоглазки обитает в Моложском плесе, изредка встречается на речных участках Шекнинского и Волжского плесов.
<i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758) – густера	++	+++	В Рыбинском водохранилище встречается повсеместно, хотя численность популяции не велика.
<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) – серебряный карась	++?	+++	Встречается повсеместно на слабопроточных участках, в старицах и прудах.

Таблица (продолжение)

Вид	Встречаемость		Примечание
	Середина XX века	Настоящее время	
<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) – золотой (обыкновенный) карась	++ ?	++	Встречается повсеместно на слабопроточных участках, в старицах и прудах.
<i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844) – белый амур	-	(ед.)	Единичные поимки особей с рыбоводных заводов.
<i>Chondrostoma variabile</i> Yakovlev, 1870 – волжский подуст	+	С	Единичные поимки молоди подуста в Моложском плесе и реках – притоках водохранилища.
<i>Syrpinus carpio</i> Linnaeus, 1759 – сазан	+	+	Редкий вид, в Рыбинском водохранилище также встречаются зеркальные карпы (объект аквакультуры).
<i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758) – пескарь	++	++	Обитает в основном в реках бассейна и на речных участках водохранилища.
<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844) – белый толстолобик	-	(ед.)	Единичные поимки особей с рыбоводных заводов.
<i>Leucasprius delineatus</i> (Heckel, 1843) – верховка	+	+	Немногочисленные популяции обитают в малых реках бассейна Рыбинского водохранилища.
<i>Leuciscus aspius</i> (= <i>Aspius aspius</i>) (Linnaeus, 1758) – обыкновенный жерех	++	++	Повсеместно, но популяция немногочисленна.
<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	++	+++	Встречается в реках бассейна и на русловых участках Рыбинского водохранилища.
<i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) – елец	++	+++	Обитает в основном в реках бассейна водохранилища. Часто встречается в Волжском плесе.
<i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758) – чехонь	++	++++	Многочисленный промысловый пелагический вид.

Таблица (продолжение)

Вид	Встречаемость		Примечание
	Середина XX века	Настоящее время	
<i>Rhoxinus rhoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный голяк	–	+	Встречается в верховьях малых рек.
<i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782) – европейский обыкновенный горчак	–	+	Очень редко встречается в малых реках бассейна Рыбинского водохранилища.
<i>Rhyacocorypris percnurus</i> (= <i>Rhoxinus percnurus</i>) (Pallas, 1814) – озерный голяк	+	С	Крайне редко встречается в старицах и прудах малых рек бассейна Рыбинского водохранилища.
<i>Romanogobio alviripinnatus</i> (Lukasch, 1933) – белоперый пескарь	–	+	Крайне редко встречается в малых реках и Волжском плесе Рыбинского водохранилища.
<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва	++++	++++	Многочисленный промысловый вид.
<i>Scardinus erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758) – красноперка	+	++	Изредка встречается в малых реках и Волжском плесе Рыбинского водохранилища.
<i>Squalius cephalus</i> (= <i>Leuciscus cephalus</i>) (Linnaeus, 1758) – голавль	+	+	Изредка встречается в реках бассейна и на русловых участках Рыбинского водохранилища.
<i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) – линь	++	++	Обитает преимущественно на заросших участках водохранилища.
Семейство Nemacheilidae			
<i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) – усатый голец	+	+	Обитает в верховьях рек бассейна Рыбинского водохранилища.
Семейство Cobitidae			
<i>Cobitis taenia</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенная щиповка	+	++	Встречается в большинстве рек бассейна Рыбинского водохранилища.
<i>Cobitis melanoleuca</i> (Nichols, 1925) – сибирская щиповка.	?	++?	Возможно, обитает совместно с обыкновенной щиповкой (Яковлев и др., 2001).
<i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758) – вьюн	++	++	Обитает на мелководных участках рек бассейна Рыбинского водохранилища.

Таблица (продолжение)

Вид	Встречаемость		Примечание
	Середина XX века	Настоящее время	
Отряд Siluriformes			
Семейство Siluridae			
<i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенный (европейский) сом	+++	+++	Встречается на всей акватории водохранилища.
Семейство Ictaluridae			
<i>Ictalurus ripistatus</i> (Rafinesque, 1818) – канальный сомик	–	(ед.)	Единичные находки связаны с уходом рыбы из рыбоводных хозяйств.
Отряд Salmoniformes			
Семейство Salmonidae			
<i>Oscoerhynchus mykiss</i> (= <i>Parasalmo mykiss</i>) (Walbaum, 1792) – радужная форель, микижа	–	(ед.)	Единственный пойманный экземпляр имеет явно искусственное происхождение.
<i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758 – кумжа	–	(ед.)	Несколько пойманных особей имели, вероятно, искусственное происхождение.
Семейство Coregonidae			
<i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка	–	++	Немногочисленный, но стабильный компонент пелагического рыбного сообщества.
<i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789) – пелядь	–	C ?	Изредка, видовая принадлежность пойманных особей требует дополнительной проверки.
<i>Stenodus leucichthys</i> (Güldenstädt, 1772) – нельма, белорыбца	+	– ?	Крайне редко, последняя поймака в 1992 г.
Семейство Thymallidae			
<i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758) – европейский хариус	+	+	Малочисленные популяции обитают в некоторых реках бассейна Рыбинского водохранилища.

Таблица (продолжение)

Вид	Встречаемость		Примечание
	Середина XX века	Настоящее время	
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука	+++	Отряд Esociformes	Обычный вид, встречается повсеместно по водохранилищу.
		Семейство Esocidae	
<i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758) – европейская корюшка	–	Отряд Osmeriformes	Малочисленный вид, встречается в пелагиали Шекнинского и Центрального плесов.
		Семейство Osmeridae	
<i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	++	Отряд Gadiformes	Встречается на всей акватории водохранилища.
		Семейство Lotidae	
<i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859) – малая южная коллошка	–	Отряд Gasterosteiformes	Единичные находки на водозаборе Рыбинской ГЭС (Яковлев и др., 2001)
		Семейство Gasterosteidae	
<i>Cottus koshewnikowi</i> Graziyanov, 1907 (ранее указан как <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758) – русский подкаменщик	+	Отряд Scorpaeniformes	Встречается в верховьях малых рек бассейна Рыбинского водохранилища.
		Семейство Cottidae	
<i>Gymnocephalus setina</i> (= <i>Gymnocephalus setinus</i>) (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш	++	Отряд Perciformes	Встречается повсеместно по водохранилищу. Характерны значительные колебания численности.
		Семейство Percidae	

Таблица (продолжение)

Вид	Встречаемость		Примечание
	Середина XX века	Настоящее время	
<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	++++	++++	Встречается повсеместно по водохранилищу.
<i>Sander luciperca</i> (= <i>Stizostedion luciperca</i>) (Linnaeus, 1758) – судак	+++	++++	Встречается повсеместно по водохранилищу, промысловый вид.
<i>Sander volgensis</i> (= <i>Stizostedion volgensis</i>) (Gmelin, 1789) – берш	++	+++	Численность меньше, чем у судака, но стабильно встречается в уловах.
	Семейство Eleotrididae		
<i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877 – роганг-головешка	–	(+++) (басс.)	В самом Рыбинском водохранилище не отмечен, но небольшие популяции существуют в прудах в непосредственной близости от водохранилища.
	Семейство Gobiidae		
<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814) – бычок-кругляк	–	С	Популяцию не образует, единичные находки связаны со случайной интродукцией.
<i>Ponticola gortari</i> (Ijii, 1949) (= <i>Neogobius ilijini</i> Vasiljeva et Vasiljev, 1996) – каспийский бычок-головач	–	С ?	Данные (Атлас пресноводных рыб России, 2003) по единственной находке требуют проверки.
<i>Protogobius</i> sp. (ранее указан как <i>Protogobius tartaricus</i> (Pallas, 1814)) – тупоносый бычок	–	+	Встречается в Моложском и Волжском плесе. В ихтиофауне Рыбинского водохранилища отмечается с 2002 г. как бычок-цуцик (Слынько, 2008). Таксономическая принадлежность к конкретному виду тупоносых бычков требует дополнительных исследований.

Встречаемость: «+» — вид не отмечен, «++» ... «++++» — (редко-обильно), «С» — случайно, «?» — требует дополнительных исследований, «ед.» — случайные единичные находки, «басс.» — вид отмечен для бассейна водохранилища.

ГЛАВА 2. ФОРМИРОВАНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ РЫБ

2.1. ДИНАМИКА АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Процесс формирования ихтиофауны — часть становления биологического режима водохранилищ, который, в свою очередь, лишь часть многостороннего процесса его развития (Поддубный, 1971). Развитие водохранилища, в том числе и процесс первоначального его становления, протекает при непрерывной взаимной связи геоморфологических (переработка берегов и ложа), гидродинамических (изменение режима течений), гидрофизических (изменение прогревания и охлаждения воды), химических (трансформация речных и грунтовых вод) и биологических (размножение и жизнедеятельность населяющих его организмов) явлений. Формирование ихтиофауны должно рассматриваться с учетом всего приведенного комплекса условий.

Видовой состав и величина запасов рыб в новых водоемах зависят от трех основных факторов: 1) видového состава и численности исходного рыбного населения водоемов в зоне затопления, 2) направления и объема акклиматизационных работ, 3) наличия в водохранилище комплекса условий, необходимых для успешного воспроизводства отдельных видов рыб (Поддубный, 1971).

На участке Верхней Волги до начала заполнения Рыбинского водохранилища в 1941 г. основу рыбного населения составляли реофильные и рео-лимнофильные виды рыб. После строительства Рыбинского водохранилища суммарная ихтиомасса увеличилась в 3–4 раза (Поддубный, 1987). В первую очередь это стало следствием увеличения численности фитофильных карповых рыб.

Основу уловов составляли: лещ с плотвой (до 63.6%) и щука (15%), откладывающий икру на корневища жесткой растительности судак (до 2.5%), индифферентные к субстрату окунь (от 13 до 43%) и ерш (до 3.8%). На долю типичных реофилов — размножающихся на русловых перекатах стерляди, ельца, голавля и подуста — в разные годы приходилось от 3.4 до 5.0%. В начале XX века еще регистрировались заходы в верховья Волги белуги и каспийской белорыбицы.

После зарегулирования резко изменился уровенный режим: сократилось летнее падение уровня, но увеличилось нехарактерное для природных водоемов зимнее и особенно предпадокковое снижение. В нижних бьефах возникли суточные и недельные колебания уровня, вызванные неравномерным сбросом воды через турбины ГЭС. Скорость течения снизилась с 0.8–1.0 до 0.05–0.2 м/с. В пелагиали озеровидного расширения водохранилища развилась сложная система циркуляции вод-

ных масс с зонами обширных круговоротов, сгонно-нагонными и компенсаторными ветровыми течениями (Поддубный, Галат, 1998).

В результате условия для обитания рыб, близкие к исходным речным, сохранились только в верховьях притоков и составляли не более 1% акватории. Реофилы утратили промысловое значение и теперь встречаются единично. С формированием новых условий обитания преимущество получили лимнофильные рыбы. Общая ихтиомасса по сравнению с речным периодом увеличилась в 3–4 раза. При этом видовое разнообразие не только не сократилось, но и продолжает увеличиваться за счет вселения новых видов (Поддубный, 1987).

В период с 1945 до начала 1990-х гг. динамику обилия рыбного населения во многом определяли естественные причины, характерные для крупных искусственных водоемов на стадии формирования их биотической структуры. Так, биотический режим Рыбинского водохранилища формировался в соответствии с известными схемами (Баранов, 1961; Balon, 1972), пройдя несколько фаз: 1 — фаза вспышки трофии, 2 — фаза трофической депрессии, 3 — фаза постепенного повышения трофии (по: Balon, 1972, фазе постепенного повышения трофии предшествует фаза стабилизации). В большинстве водохранилищ фаза вспышки трофии длилась от 5 до 20 лет и, по мере истощения органического вещества в залитых почвах, переходила в фазу трофической депрессии, когда количественные показатели развития гидробионтов снижались в 5–10 раз (Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубный, 1963 б; Изменение структуры ..., 1982; Ривьер, Баканов 1984; Решетников, 1994; Решетников, Шатуновский, 1997; Dussart et al., 1972; Keith, 1975; Nelson et al., 1978).

В то же время при первоначальном заполнении в новом водоеме происходит интенсивное, но сравнительно кратковременное обогащение воды биогенными элементами вследствие быстрого и кратковременного эвтрофирования, обусловленного размывом богатых почв в пойме затопленных рек (см. фото). В результате разложения остатков наземной растительности и поступления из размываемых почв ряда веществ происходит образование соединений, легко усваиваемых фитопланктоном. Наряду с развитием фитопланктона, донных обрастаний и перифитона увеличивается биомасса зоопланктона и многих бентических форм. Указанные процессы приводят к созданию исключительно благоприятного комплекса условий для развития и роста молодежи многих видов, служащих пищей хищникам, потомство которых также резко увеличивается. Все это обеспечивает высокую численность поколений соответствующих лет. Так, в период «вспышки трофии» с 1954 по 1965 гг. на Рыбинском водохранилище наблюдались

максимальные зарегистрированные промысловые уловы (до 4304 т/год).



Фото. Разрыв почвы до корневых пород среди остатков затопленного леса на осушенных мелководьях Рыбинского водохранилища. Высота от боковых корней деревьев до поверхности песка около 1 м.

Значительную роль в повышении рыбопродуктивности Рыбинского водохранилища сыграли адвентивные виды, которые сформировали в водохранилище многочисленные и устойчивые популяции. В первые годы существования водохранилища произошло вселение мелкого пелагического вида, европейской корюшки и прикрепленного двухстворчатого моллюска, *Dreissena polymorpha*.

Первые сведения о европейской корюшке в Рыбинском водохранилище появились в 1943 г. Заметный рост ее численности в водоеме, установленный по встречаемости в неводных уловах, начался в 1944 г., а в 1949 г. корюшка уже стала объектом промысла (Васильев, 1950 а). В середине 1950-х гг. она занимала третье место по численности в пелагических скоплениях рыб, уступая только молоди плотвы и окуня. К концу десятилетия корюшка уже доминировала в пелагиали водохранилища. При этом она стала важнейшим звеном в пелагической пищевой цепи водохранилища, потребляя до 32,9% биомассы зоопланктона (Половкова, Пермитин, 1981) и являясь основным объектом питания хищных рыб. Например, у судака уже в 1950-е гг. корюшка составляла до 30% рациона молоди и неполовозрелых особей и более 10% рациона взрослых особей (Иванова, 1968).

До вселения корюшки основу питания хищников составляла молодь окуня, ерша и плотвы. Например, до заполнения водохранилища пища судака состояла из наиболее многочисленных видов рыб, обитавших в реках на территории будущего водоема. В первые годы существования водохранилища в рацион судака входили ерш, плотва и окунь (91% по числу съеденных экз.). Ерш в этот период был доминирующим кормовым объектом хищника (73.5% по количеству съеденных экз.) (Задульская, 1960). Появление европейской корюшки в экосистеме Рыбинского водохранилища привело к изменениям во всех звеньях трофической цепи. В первую очередь это сказалось на кормовой базе хищных рыб. Корюшка наряду с плотвой, ершом и окунем стала основой рациона хищных рыб: они составляли до 77–88% от всего количества съеденных хищниками рыб (Иванова, 1966). В рационе массовых пелагических хищников — судака и крупного окуня — она составляла 12–20% (по количеству съеденных экз.), молодь окуня — 27–36%, плотвы — 6–11%, ерша — 20–27% (Романова, 1956; Иванова, 1966). Еще большее значение корюшка имела в рационе налима.

Особую роль корюшка играла в процессе выживания ранней молоди окуневых рыб. Например, в южных естественных водоемах мальки судака при длине тела 25–30 мм переходят на питание придонными ракообразными — гаммаридами и мизидами, а затем уже становятся типичными хищниками (Романова, 1958). В Рыбинском водохранилище, где крупные ракообразные малочисленны и малодоступны для молоди судака, эта переходная фаза питания выпадает, и на хищное питание переходит только часть наиболее крупной молоди. В отдельные годы количество такой молоди к осени достигало 60% (Романова, 1958). Более мелкие сеголетки судака очень долго, вплоть до октября, питаются исключительно зоопланктоном, что не позволяет всей молоди набрать необходимые кондиции для успешной зимовки. Возможно, что одной из причин быстрого увеличения численности популяции судака Рыбинского водохранилища стало вселение европейской корюшки. Небольшие размеры молоди корюшки обеспечивали ранний переход молоди судака на хищное питание, что способствовало увеличению ее выживания. По данным Л.И. Васильева (1955), полученным в 1944 г., стадо судака Рыбинского водохранилища до 1946 г. было немногочисленно. Первое урожайное поколение, после вхождения в промысел которого судак сразу стал одним из основных промысловых видов, появилось в 1946 г. (Барсуков, 1959), а этот год приходится на период быстрого увеличения численности корюшки (1944–1949 гг.).

Процесс заселения Рыбинского водохранилища *Dreissena polymorpha* начался в 1950-е гг. В 1951 г. этот моллюск впервые был обнаружен в Волжском плесе водохранилища (Поддубный, 1971). С этого года началось его проникновение на другие участки водохранилища, чему способствовало разрушение затопленных лесов. Древесные остатки, служащие основным субстратом для этого моллюска, разносились штормами по всему водохранилищу, засоряя дно по всей акватории. Кроме того, на глубинах ниже отметки минимальной сработки уровня водохранилища остались нетронутыми пни и обломки комлей затопленного леса. Все эти субстраты заселялись *D. polymorpha*. В 1952 г. моллюск, по данным Мордухай-Болтовского (1955), отмечался только в Волжском плесе (рис. 2.1). В 1954–1955 гг. он уже встречался на большинстве станций Центрального плеса (Мордухай-Болтовской и др., 1958), а к 1959 г. стал доминирующим видом (Луферов, 1963). В 1961 г. дрейссена уже появилась в Моложском плесе (Митропольский, 1963).

С заселением плотных субстратов на дне Рыбинского водохранилища моллюском *D. polymorpha* часть особей плотвы, обладающих мощными глоточными зубами и являясь потенциальными моллюскоедом, начала осваивать новый кормовой ресурс (Поддубный, 1971). В период 1960–1965 гг. плотва повсеместно перешла на его потребление (Поддубный, 1966). К 1967 г. плотва освоила все основные местообитания *D. polymorpha* в Центральном и речных плесах водохранилища (Поддубный, 1971). Переход плотвы на питание моллюском приводит к значительному увеличению темпа ее роста. При этом крупная плотва способна употреблять в пищу моллюсков размером до 20 мм.

Помимо плотвы активными потребителями *D. polymorpha* стали и другие массовые виды рыб Рыбинского водохранилища — лещ и густера. Эти два вида уступали плотве только в максимальных размерах моллюсков, которых они могли потребить. Максимальный размер *D. polymorpha*, встреченной в пищевом тракте густеры, составлял 14 мм, леща — 10 мм (Shcherbina, Buckler, 2006).

Период «вспышки трофии» имеет проходящий характер и больше не повторяется при нормальной эксплуатации водоема. Через какое-то время он сменяется периодом длительной депрессии, сопровождаемой резким ухудшением условий обитания рыб (обеспеченность нерестилищами и пищей).

В Рыбинском водохранилище фаза трофической депрессии началась в середине 1960-х гг. Уменьшение биомассы планктона и бентоса происходило на фоне процесса формирования донного рельефа водохранилища, вследствие чего большинство мелководий превратились в песчаные пляжи (Курдин, 1976).

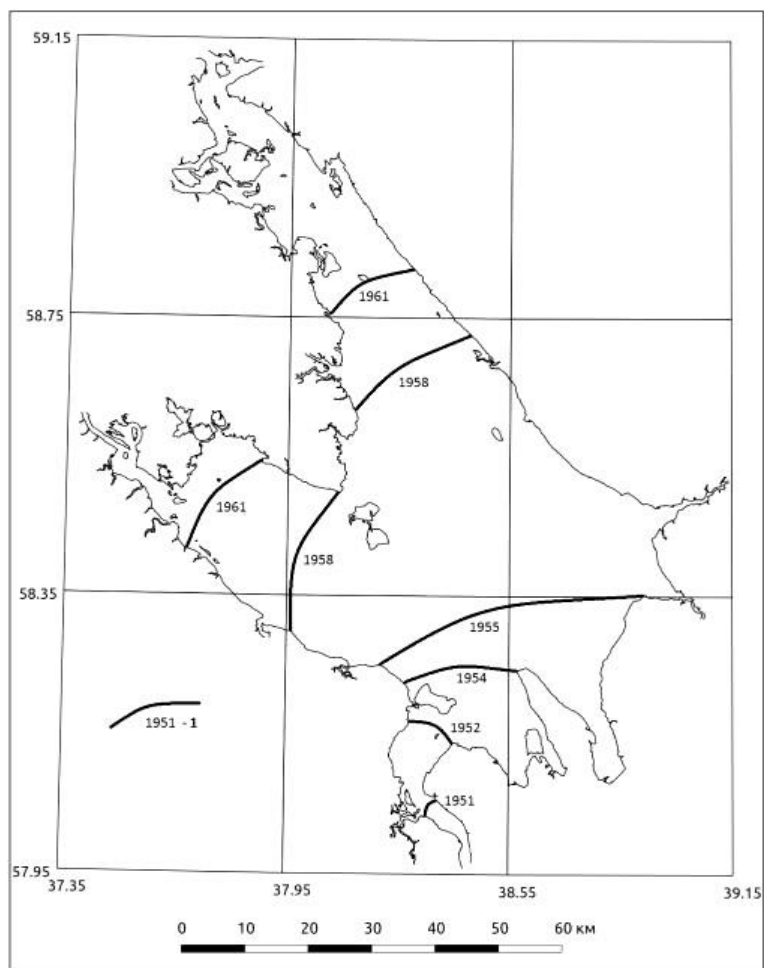


Рис. 2.1. Расселение *Dreissena polymorpha* в Рыбинском водохранилище (Поддубный, 1971). 1 — граница распространения моллюска и год наблюдения.

На Рыбинском водохранилище, при его общей площади 4550 км² при нормальном подпорном уровне (НПУ), на территории около 1500 км² были оставлены для затопления лес и кустарник (Тачалов, 1965). Кроме того, в результате затопления торфяных болот образовались сплавины, занимавшие в 1956 г. около 4700 га площади водоема. Эти биотопы создавали весьма благоприятные условия для нагула и нереста рыб. Так, биомасса бентоса на защищенных остатках древес-

ной растительности мелководьях достигала 120 г/м^2 , а в открытой части она не превышала 5 г/м^2 , биомасса зоопланктона — соответственно 3.8 и 1.2 г/м^3 . Заросшие мелководья среди затопленных лесов и торфяные сплавины использовались рыбами в качестве нерестовых субстратов, нивелируя разницу в степени обводнения нерестовых субстратов в маловодные и многоводные годы.

Разрушение затопленной древесины (см. фото) под воздействием подвижек льда началось с момента затопления. К началу 1960-х гг. затопленный лес сохранился только в немногочисленных заливах (Тачалов, 1965) (рис. 2.2). Интенсивность разрушения прибрежных сухостоев можно проиллюстрировать на примере основных в водохранилище массивов Центрального мыса. Площадь лесов с 1945 г. по 1949 г. сократилась здесь на 20% (Куражковский, 1953), с 1949 г. по 1956 г. — на 34.6%, с 1956 по 1961 г. — на 34.1%, т.е. к началу 1960-х гг. их площадь уменьшилась в 10 раз и составила лишь 26.6 км^2 вместо 260 км^2 в первые годы после затопления (Тачалов, 1965).

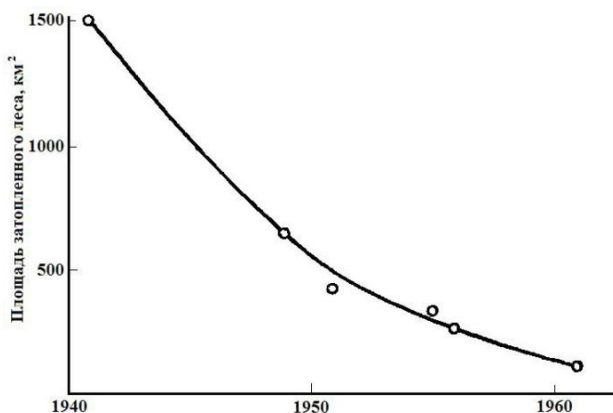


Рис. 2.2. Изменение площади затопленного леса и кустарника за первые двадцать лет существования Рыбинского водохранилища.

Исчезновение остатков древесной растительности, под защитой которой развивались прибрежные зарослевые биотопы (рис. 2.3 а, биотоп 4), привело к тому, что большинство мелководий под влиянием волн превратились в песчаные пляжи (рис. 2.3 б, биотоп 5). Защищенные участки литорали, на которых развивалась водная растительность, остались только в устьях притоков и за островами (рис. 2.3 б, биотоп 6). Зона прибрежных зарослей сократилась до 1.3% площади водохранилища (Экзерцев, Довбня, 1974). Это привело к резкому сниже-

нию продуктивности мелководий. С тех пор биомасса бентоса на мелководьях в отсутствие зарослей не превышает 3 г/м^2 .

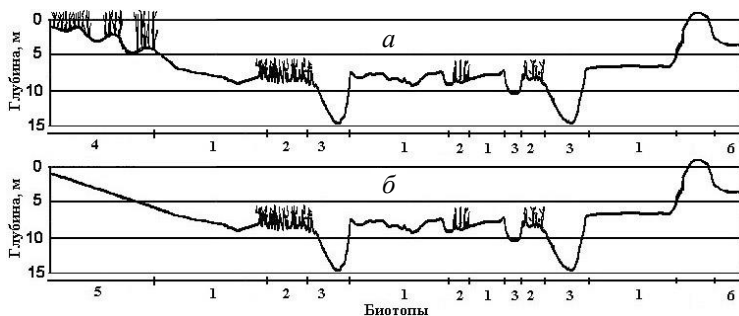


Рис. 2.3. Различные биотопы Рыбинского водохранилища до разрушения затопленных лесов (*а*) и после разрушения (*б*). 1 — пойменные участки с глубиной более 8 м, 2 — пойменные участки с остатками затопленного леса, 3 — затопленные русла рек, 4 — мелководная пойма с глубиной менее 8 м с остатками затопленного леса, 5 — переформированная мелководная пойма с глубиной менее 8 м, 6 — заостровные участки.

Кроме того, резко ухудшились условия нереста многих фитофильных рыб и нагула их молоди. Так, по данным Д.К. Ильиной и И.А. Гордеева (1970), в 1950–1957 гг. в целом по водохранилищу при нормальном уровне площадь нерестилищ достигала 332 км^2 , а в маловодные годы — 20 км^2 . После разрушения затопленных лесов даже в многоводные годы этот показатель не превышает 3 км^2 , т.е. из 21% площади водохранилища, занимаемой мелководьями, площадь участков, пригодных для нереста фитофилов, составляет лишь около 1%. Начиная с 1960 гг. урожайность фитофильных рыб, по сравнению с 1940–1950-ми гг., снизилась на 20–30% (Современное состояние ..., 1997).

В результате переноса органики с мелководий усилилась аккумуляция серых илов, богатых легкоусвояемым органическим веществом на участках сублиторали. К середине 1960-х гг. площадь илистых отложений составляла 46% от площади дна водохранилища (табл. 2.1) (Законнов, 1981).

Таблица 2.1. Изменения площадей грунтового комплекса, % (по годам гидрологических съемок) (Законнов, 1995)

Тип грунта, донных отложений	1941	1955	1965	1978	1992–94
Трансформированные грунты (почвы)	(99)	55	15	15	17
Песчаные наносы	0.8	20	37	42	56
Илистые отложения	0.2	23	46	40	24
Торф и отложения из макрофитов	—	2	2	3	3

После практически полного размыва затопленных почв до коренных пород ветровая эрозия дна на мелководьях продолжилась, но теперь вместо органики взмучиванию и переносу из литорали в сублитораль водохранилища подвергался обнажившийся песок.

Исследования показали, что гидродинамическое воздействие может в значительной степени влиять на структуру и динамику осадконакопления практически на всей площади мелководной зоны водохранилища (Герасимов, Поддубный, 1999). Это происходит в результате волновой эрозии — взмучивания и последующего перераспределения донного осадка (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Площадь литорали Рыбинского водохранилища, подверженная процессу эрозии дна при действии ветра

Плес	Ширина мелководной зоны, км	Отметка уровня водохранилища, м					
		102 (НПУ)		101		99.5	
		А	Б	А	Б	А	Б
Главный	0.6–5.7	23	99	59	100	100	100
Волжский	0.3–2.8	10	93	40	93	73	100
Моложский	0.2–3.2	2	41	45	61	94	100
Шекснинский	0.2–5.0	8	94	51	95	94	99

Примечание. А — при ветрах со средней скоростью, Б — при ветрах с максимальной скоростью.

Мелководья во всех плесах подвержены действию волновой эрозии. При средних скоростях ветра и максимальном наполнении водохранилища интенсивность эрозии дна минимальна. Усиление скорости ветра или снижение уровня приводят к резкому возрастанию интенсивности эрозии. При уровне ниже НПУ на 1 м даже при средних скоростях ветра на 40–60% площади мелководий происходят эрозионные процессы. Снижение уровня на 2.5 м от НПУ приводит к сокращению площади водной поверхности открытых мелководий, при этом от 65 до 100% оставшейся площади подвержено интенсивной эрозии дна. Во время штормовых ветров даже при НПУ эрозией дна охвачено во всех плесах не менее 40% площади.

При этом средние и крупные фракции в основном перемещаются, не отрываясь от дна, в то время как мелкий песок переносится на большие расстояния в толще воды (Распопов и др., 1990). Взмученный песок оседал в сублиторали, засыпая продуктивные илистые биотопы, приводя к захоронению под минеральными частицами донных беспозвоночных. Эмерсон (Emerson, 1989), изучавший влияние ветра на мелководные сообщества мягких грунтов, считает, что процесс переноса минеральных частиц лимитирует величину продукции бентоса, контролируя важные

для его метаболизма абиотические и биотические факторы. В своих исследованиях он получил значимую отрицательную корреляцию скорости ветра с величинами продукции общего бентоса (-0.32), макробентоса (-0.12) и мезобентоса (-0.52).

Вследствие ветровой эрозии дна на мелководьях Рыбинского водохранилища к 1990 г. значительная часть высокопродуктивных серых илов была покрыта песком. Их площадь сократилась с 46 до 24% общей площади водоема, тогда как территории под песками различной степени заиленности выросли с 37 до 56% (табл. 2.1) (Законнов, 1995). Это замедлило рост биомассы бентоса (олигохеты, хирономиды), которая до 1990 г. оставалась на уровне 70-х гг. XX века (Перова, 1999; Экологические проблемы ..., 2001).

В результате в Рыбинском водохранилище сложились абиотические условия, благодаря которым затем сформировалась современная структура рыбного населения Рыбинского водохранилища (Герасимов, 2005). Эта абиотическая основа представлена тремя важнейшими биотопами, на которых образуются типичные по плотности и характеру распределения рыбные скопления (Герасимов, Новиков, 2001):

- а) затопленные русла крупных рек (прежде всего Волги, Мологи и Шексны), характеризующиеся большими глубинами (10–16 м) и значительным уклоном дна на кромке, где субстрат представлен исключительно илами различной природы);
- б) глубоководная пойма — понижения дна с глубинами 6–10 м (затопленные озера, старицы, балки, долины рек, где субстратом по большей части являются серые илы и, в меньшей степени, песчаные илы и илистый песок);
- в) мелководная пойма — вся литораль и возвышения дна (подводные плато), характеризующиеся малыми глубинами (< 6 м) и ровным рельефом дна, где субстрат до глубин 4–5 м представлен песком, а на больших глубинах — илистым песком.

Сравнительный анализ средней плотности рыб на этих биотопах показал, что в разные сезоны наблюдаются достоверные устойчивые различия между образующимися на них скоплениями. Это подтверждает объективность выделения указанных местообитаний в качестве субъединиц, составляющих абиотическую основу, на которой формируется современная устойчивая структура пространственного распределения рыб водохранилища (Герасимов, 2005).

Сравнительный анализ средней плотности рыб на различных участках Рыбинского водохранилища в дневное и ночное время (табл. 2.4) показал, что выделенные биотопы имеют существенные различия в плотности образующихся на них рыбных скоплений.

Таблица 2.4. Сравнительный анализ (критерий Стьюдента) средней плотности рыб на различных биотопах Рыбинского водохранилища в дневное и ночное время

Время суток	Местообитание	Русло	Глубокая пойма	Мелководная пойма
День	русло	*	—	—
	глубокая пойма	0.003	*	—
	мелководная пойма	0.00	0.00	*
Ночь	русло	*	—	—
	глубокая пойма	0.4	*	—
	мелководная пойма	0.00	0.00	*

Из всех местообитаний рыбы в наибольшей степени предпочитают русловые участки и сравнимые с ними по глубине участки поймы (табл. 2.5). За ними следует глубоководная пойма, а минимальная плотность отмечена на мелководной пойме. Коэффициент вариации плотности указывает на высокую стабильность скоплений рыб, образующихся на участках с большими глубинами, в отличие от скоплений на мелководной пойме. Это свидетельствует о высоком уровне зависимости последних от таких факторов, как волновые воздействия высокой интенсивности и изменения уровня режима, которые препятствуют образованию стабильных скоплений на мелководной пойме (Герасимов, Поддубный, 1999).

Таблица 2.5. Средняя плотность рыб (M , экз./100 м²), ошибка средней (Sm , экз./100 м²), стандартное отклонение (σ , экз./100 м²), коэффициент вариации плотности (Cv , %) и количество исследуемых участков (n) во время дневной (над чертой) и ночной (под чертой) съемок

Местообитание	M	σ	Sm	Cv	n
Русло	<u>6.9</u>	<u>6.1</u>	<u>1.3</u>	<u>87.8</u>	<u>81</u>
	16.6	8.6	1.8	52.0	93
Глубокая пойма	<u>4.7</u>	<u>4.9</u>	<u>0.6</u>	<u>104.3</u>	<u>300</u>
	15.8	6.9	0.8	43.6	269
Мелководная пойма	<u>0.4</u>	<u>1.3</u>	<u>0.1</u>	<u>303.5</u>	<u>324</u>
	3.1	4.6	0.5	149.6	341

Распределение рыб по этим местообитаниям определяется сезонными колебаниями уровня водохранилища. Зависимость имеет параболическую форму, максимум численности приходился на летние месяцы, минимум — на весну и осень (коэффициент детерминации $R^2 = 0.31$; $p = 0.10$). Между значениями средней плотности рыб на всех выделенных биотопах наблюдался высокий уровень корреляции ($r = -0.71$; при $p < 0.001$), указывающий на то, что смена численности на разных биото-

пах происходит за счет перераспределения рыб между ними. За весь период наблюдений наибольший коэффициент вариации средней плотности рыб был отмечен на мелководной пойме (92%), т.е. осенью рыбы уходили отсюда на глубоководную пойму и русло.

Кроме того, отмечается четкая зависимость от ветровой активности. При штормовой погоде скопления рыб на мелководной пойме исчезают, поскольку уходят на участки с большей глубиной. Скорость ветра имеет отрицательную связь с плотностью рыб на мелководной пойме ($r = -0.32$; $p = 0.20$) и положительную — с плотностью рыб на остальных биотопах. Продолжительные штормы приводят к образованию плотных скоплений рыб на русловых участках за счет их миграции с поймы. Примером могут служить данные приведенные в таблице 2.6.

Таблица 2.6. Распределение рыб Рыбинского водохранилища по отдельным биотопам по данным гидроакустики (кг/га)

Биотоп	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Мелководная пойма, < 6 м	66	3	6	7	10	48
Глубокая пойма, от 6 до 10 м	335	183	198	166	103	198
Русло, > 10 м	353	324	263	221	178	58
Средняя взвешенная	165	104	102	86	63	63.1

Наибольшим количеством штилевых дней осенью отличались 1999 и 2004 гг. Именно в эти годы плотность рыб на мелководной пойме (с глубиной менее 6 м) была максимальной.

Фаза постепенного повышения трофического уровня в результате антропогенного эвтрофирования началась с 1970-х гг. (Ривьер, Баканов, 1984). На 1970-е гг. приходится наиболее интенсивный рост биомассы макрозообентоса в глубоководной части водохранилища, где только на торфянистых илах ее значение осталось практически неизменным, а на почвах, песках, переходных, серых и песчаных серых илах по сравнению с 1950–60-ми гг. она возросла в 2–5 раз. В целом увеличение площади наиболее продуктивных серых илов способствовало повышению биомассы кормовых организмов в 5 раз (табл. 2.7) по сравнению с начальным периодом существования водохранилища (Баканов, Митропольский, 1982).

Резкое повышение биомассы макрозообентоса в 1970-е гг., по мнению некоторых авторов (Перова, Щербина, 1998), связано с образованием в водохранилище биоценоза дрейссены, разновозрастные друзы которой в это время занимали обширные площади на поймах затопленных рек с глубинами 4–8 м, достигая на отдельных участках речных плесов численности 13 тыс. экз./м² и биомассы 12 кг/м². Значительное повышение плотности поселений дрейссены привело к накоплению

продуктов ее жизнедеятельности (агглютинаты и фекалии), которые обогащают донные осадки легкоусвояемым органическим веществом. Это положительно влияет на развитие макрозообентоса, особенно олигохет и хищных беспозвоночных. Одновременно началось и увеличение биомассы зоопланктона, связанное с ростом количества ракообразных (Лазарева и др., 2012).

Таблица 2.7. Площадь (км²) грунтов и биомасса (г/м²) обитающего в них бентоса в Рыбинском водохранилище в 1970–1980-е гг. (Законов, 1981; Поддубная, 1988)

Грунты	Площадь	Биомасса
Затопленные почвы	228	4.0
Пески – илистые пески	1910	4.1–11.2
Переходные илы	228	2.9
Торфянистые илы	364	2.3
Песчанистые серые – серые илы	1820	24.6–27.4

Однако потери от уменьшения нерестовых площадей до настоящего времени остаются невосполнимыми. После сокращения площади зарастания мелководий в конце 1950-х гг. в результате разрушения биотопов, образовавшихся под защитой остатков древесной растительности, данный показатель стабилизировался на уровне 3–4% акватории водохранилища (Папченков, 2011).

Тем не менее механизм зарастания мелководий Рыбинского водохранилища, сложившийся после разрушения затопленных лесов, способствует снижению диапазона колебаний показателей обводненности нерестового субстрата. Динамика зарастания Рыбинского водохранилища, уреченный режим которого непостоянен как по годам, так и в пределах года, имеет пульсирующий характер. В годы с низким уровнем обширные территории прибрежных мелководий оказываются осушенными, что приводит к существенному снижению степени зарастания водохранилища. Одновременно идет наступление водных и воздушно-водных растений на прежде недоступные им глубокие места. При последующем подъеме уровня воды эти новые места зарастания не исчезают: растения в них адаптируются к условиям повышенной глубины и разрастаются (Папченков, 2011). Таким образом, периодические колебания площади зарастания в основном происходят за счет самых мелководных участков зарослей. Эти участки в маловодные годы не заливаются, а в многоводные годы нерест здесь малоэффективен, поскольку они обсыхают при малейших колебаниях уровня, а в ночное время из-за высокой плотности зарослей наблюдается дефицит кислорода.

Площади зарослей вдоль нижней кромки зарастания, где нерест наиболее эффективен вследствие стабильного обводнения и благопри-

ятного кислородного режима, остаются относительно постоянными из года в год и даже постепенно увеличиваются за счет освоения макрофитами более глубоких местообитаний. Полностью эти участки обсыхают только в редкие годы с очень низким уровнем наполнения водохранилища. Следовательно, показатели зарастания и обводнения мелководий могут оказывать критическое воздействие на численность пополнения наиболее массовых видов фитофильных рыб только в отдельные годы.

Кроме того, фитофильные рыбы, населяющие Рыбинское водохранилище, в основном относятся к длинноцикловым видам, и негативное влияние уровня режима водохранилища в отдельные маловодные годы не приводит к заметным колебаниям численности их популяций. Помимо этого, многочисленные и среднечисленные по урожайности поколения у таких видов появляются значительно чаще, чем малочисленные, и они компенсируют недостаток пополнения в неурожайные годы. Например, у синца, наиболее зависимого от уровня и времени наполнения водохранилища, многочисленное поколение появляется один раз в 2–3 года, что и определяет относительную стабильность его запаса в водохранилище (Экологические проблемы ..., 2001). Один раз в три года появляются высокоурожайные поколения у судака. Самые низкие коэффициенты вариации ежегодной численности пополнения (от 10 до 20%) отмечены у плотвы, что, очевидно, объясняется ее низкой требовательностью к состоянию нерестового субстрата. Для популяции леща Рыбинского водохранилища характерно преобладание сравнительно высоких и средних по численности поколений, а весьма малочисленные поколения появляются довольно редко, в среднем раз в 4 года.

Выживанию молоди способствует и обильная кормовая база. В водохранилище до 1990-х гг. наблюдалось увеличение биомассы зоопланктона, вызванное ростом количества ракообразных (Лазарева и др., 2012) (рис. 2.4). Максимум развития отмечен в 1980-х гг., в 1990-х гг. продуктивность зоопланктона была вдвое выше, чем в 1950–1970-е гг. В последующие годы регистрировали некоторое снижение биомассы и продукции зоопланктона. Тем не менее его современные (2004–2010 гг.) значения в 1.3–1.6 раза превышают таковые в 1970-х гг.

В 1980-е гг. средняя биомасса донных животных в водохранилище на разных типах грунтов увеличилась в 1.3–4.0 раза по сравнению с 1970-ми гг. При этом основу прироста продуктивности макрозообентоса на большинстве типов донных субстратов составляли олигохеты, на серых илах — хирономиды; те и другие — наиболее предпочитаемые объекты питания рыб. В 1990 г. средняя биомасса бентоса продолжала

увеличиваться (Перова, Щербина, 1998). Наиболее значительный рост биомассы макрозообентоса отмечен на торфянистых илах и заиленном ракушечнике. Основу прироста продуктивности макрозообентоса на большинстве типов грунтов, как и 1980-е гг., составляли олигохеты и лишь на серых илах — хирономиды. В биоценозе дрейссены доля олигохет увеличилась в 6.3 раза, что связано с дальнейшим ростом плотности друз дрейссены (в 2.3 раза по сравнению с 1980 г.) и, соответственно, увеличением количества продуктов их жизнедеятельности (Перова, Щербина, 1998).

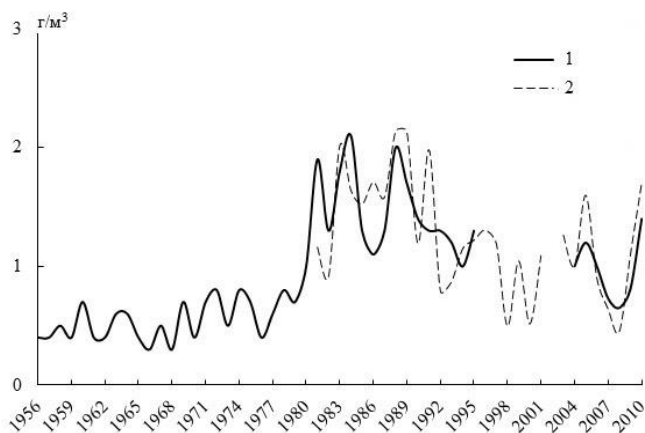


Рис. 2.4. Динамика биомассы зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 1956–2010 гг. 1 — средняя биомасса (май–октябрь), 2 — средняя биомасса (июль–август) (Лазарева и др., 2012).

Также в середине 1970-х гг. началось потепление, которое наиболее интенсивно протекает в 2000-е гг. (Литвинов, Рощупко, 2010; Литвинов и др., 2012). В последние годы повышение температуры воздуха в зимние месяцы способствовало более раннему очищению акватории водохранилища ото льда. Средняя продолжительность безледного периода увеличилась с 193 до 220 дней (табл. 2.8).

Таблица 2.8. Ледовые явления на Рыбинском водохранилище

Период, гг.	Средняя дата		Продолжительность периода, свободного ото льда, (дни)
	очищения ото льда весной	появления ледяных образований осенью	
1961–1990	3 V	11 XI	193
1976–2010	30 IV	13 XI	198
2001–2010	26 IV	24 XI	220

В связи с этим изменились сроки перехода температуры воды через экологически важные ее значения. До потепления переход температуры через 4°C весной (установление гомотермии) наблюдался в среднем 6 мая, переход через 10°C (начало биологического лета) — 19 мая, в настоящее время даты сместились на 4 и 16 мая соответственно. Аналогичная картина наблюдается осенью, когда даты обратного перехода приходится на более поздние сроки (Литвинов и др., 2012) (табл. 2.9).

Таблица 2.9. Даты перехода температуры воды Рыбинского водохранилища через 10°C

Период, гг.	Даты перехода температуры воды через 10°C		Продолжительность «биологического» лета
	весной	осенью	
1947–1975	17 V	22 IX	129
1976–2012	14 V	30 IX	140
2001–2012	14 V	3 X	143

В водохранилище значительно увеличилось количество декад с температурой $\geq 20^\circ\text{C}$ (во 2-й декаде июля на 31.6%, в первой декаде августа — на 36.4%), отмечен сдвиг периода максимального прогрева водохранилища на 3-ю декаду июля – 1-ю декаду августа (рис. 2.5).

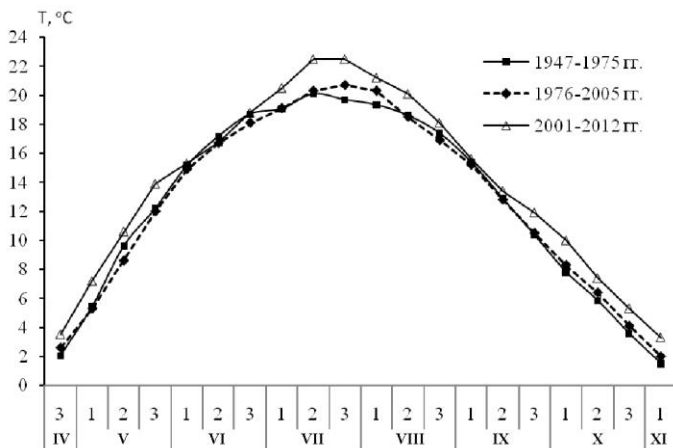


Рис. 2.5. Сезонный ход среднедекадной температуры воды поверхностного слоя Рыбинского водохранилища в разные периоды. Горизонтальная ось: римские цифры — месяцы, арабские цифры — декады.

В неглубоких ди- или полимиктических водоемах умеренного пояса потепление климата часто приводит к росту интенсивности про-

цессов эвтрофирования (Adrian et al., 2009). То же отмечено для водохранилищ Волги (Копылов и др., 2012). Такое радикальное изменение среды обитания влияет на структуру и продуктивность водных сообществ, а также трофические взаимодействия между видами (Straile, 2002; Adrian et al., 2009; Лазарева, 2010; Лазарева и др., 2012). Например, согласно имеющимся данным (Adrian et al., 2006; Wagner, Adrian, 2009), рост температуры воды и продолжительности вегетационного периода обычно сопровождается увеличением количества зоопланктона, особенно копепод (наиболее сильно — *Cyclops kolensis* весной и *Thermocyclops oithonoides* летом). То же зарегистрировано в Рыбинском водохранилище. Общая направленность изменения структуры зоопланктона определялась непропорционально сильным ростом (на 10%) доли в сообществе веслоногих ракообразных. К 2010 г. это привело к формированию явственно «копеподного» облика летнего зоопланктона водоема. В целом потепление климата способствовало увеличению обилия крупных форм зоопланктона, избирательно потребляемых рыбами-планктофагами. Увеличилась продолжительность периода массового развития зоопланктона (на 2 недели), возросла его биомасса во второй половине лета и в среднем за вегетационный период.

Наряду со значительными температурными изменениями за время существования водохранилища происходили и колебания водности. Выделяют несколько фаз водности (Литвинов и др., 2005): 1941–1950 гг. — маловодная, 1951–1962 гг. — многоводная, 1963–1976 гг. — маловодная, 1977–1995 гг. — многоводная и с 1996 г. до настоящего времени — современная маловодная. Многолетняя динамика водности на фоне потепления оказала значительное воздействие на динамику продуктивности пелагической зоны водохранилища. Маловодный период до потепления (до 1976 г.) характеризовался низкой биомассой зоопланктона, наибольшие значения не превышали 0.8 г/м^3 за сезон (рис. 2.4). В 1980-х гг. — на пике развития зоопланктона водохранилища — его продуктивность была в 2–3 раза выше, чем до потепления, и приближалась к наблюдаемой в водных экосистемах эвтрофного типа (Лазарева, Копылов, 2011). В этот период за сезон для рыб было доступно почти 70% продукции (50 ккал/м^2). Рыбы-планктофаги всех возрастов были обеспечены полноценным кормом.

В многоводный период 1977–1995 гг. сформировались наилучшие условия для питания планктофагов: среднесезонная биомасса зоопланктона в пелагиали водохранилища достигала 2.1 г/м^3 .

В современный период (1990–2000-е гг.) биомасса и продукция зоопланктона в водохранилище приблизительно в 1.5 раза выше, чем в 1960–1970-х гг., но примерно на 30% ниже величин 1980-х гг. Доступ-

ная для рыб продукция снизилась в 1.7 раза — до 30 ккал/м² за сезон (менее 60% общей продукции зоопланктона), во второй половине лета рыбам остается чуть более 40% общей продукции.

По-иному ситуация с планктоном складывалась на мелководных участках. Прибрежная зона Главного плеса преимущественно представлена песчаными мелководьями, тянущимися на многие десятки километров. Заросли высшей водной растительности сохраняются только в устьевых областях малых рек, а также в верховьях речных плесов (около 2% мелководий). В штормовую погоду в прибрежной зоне происходит взмучивание иловых отложений, минеральные частицы вызывают отмирание зоопланктеров-фильтраторов и седиментаторов (ветвистоусых рачков и коловраток), забивая их пищедобывающие и дыхательные системы. В начале лета на этих участках литорали с глубинами 0.5–2 м количество планктона в 8–13 раз меньше, чем на соседних глубоководных станциях, а во второй половине лета — в 1.5–2 раза.

В речных плесах водохранилища, где площадь заросшей литорали выше, биомасса зоопланктона достигает 3–5 г/м³. Количество зоопланктона в зарослях защищенного побережья в десятки раз выше по сравнению с незащищенным. В Волжском плесе среди водной растительности (на глубине 0.5 м) биомасса зоопланктона может превышать 40 г/м³ (Столбунова, 1976).

Потепление оказало заметное влияние и на популяции отдельных видов рыб. Оно, очевидно, послужило основной причиной резкого снижения численности доминировавшей до 1996 г. относительно холодолюбивой европейской корюшки. Одновременно оно сыграло определяющую роль во вселении в Рыбинское водохранилище еще одного нового вида — черноморско-каспийской тюльки, которая смогла образовать в водоеме многочисленную популяцию, сменив в пелагических скоплениях практически исчезнувшую к тому времени европейскую корюшку.

В 1993–1994 гг. средние уловы корюшки составляли более 2000 экз./10 мин траления учетным пелагическим тралом, а в 1996 г. они резко упали до 20 экз./10 мин. В период с 1996 по 2000 гг. в пелагических скоплениях присутствовала исключительно молодь карповых и окуневых. Пища хищников была представлена молодью и взрослыми рыбами-аборигенами — плотвой, уклежкой, синцом, густерой, лещом и окунем. В 2000 г. произошла вспышка численности черноморско-каспийской тюльки, и она становится доминирующим в пелагиали водохранилища видом. При этом тюлька встречается во всех плесах, образуя скопления разной плотности в пелагиали (глубины 8–16 м) и в мелководных заливах (глубины 3–8 м). Ее средняя численность в уло-

вах пелагического трала составляет 223 ± 159 экз./10 мин траления или около 90% от общей численности (Экологические проблемы ..., 2001).

Появление черноморско-каспийской тюльки в экосистеме Рыбинского водохранилища, совпавшее с резким сокращением численности корюшки, привело к серьезным перестройкам во всех звеньях трофической цепи, в частности их конечного звена — хищных рыб (Кияшко, Степанов, 2003). По мере роста численности тюльки ее роль в питании хищников увеличивалась и в 2002 г. она заняла доминирующее положение в пищевом спектре всех наиболее многочисленных видов хищных рыб. Ее доля в пищевом коме судака, окуня, щуки и налима колебалась от 20 до 80%. Тюлька присутствует в питании хищников в течение всего года. При этом в летнее время тюлькой в пелагиали питаются пелагические хищники — судак и крупный окунь, а на заостровных участках — щука и окунь. Зимой она встречается в желудках всех хищников — налима, окуня, судака и щуки. В результате, вселившись в Рыбинское водохранилище, тюлька стала основным кормовым объектом для хищных рыб, заменив исчезнувшую европейскую корюшку.

Повышение температуры отразилось и на качестве водной среды. Основные изменения в водных экосистемах, вызванные потеплением климата, связаны с трансформацией циклов биогенных элементов (С, N, P), увеличением растворенного в воде органического вещества, снижением прозрачности и содержания кислорода в гипolimнионе.

Впервые ухудшение летнего кислородного режима зарегистрировали в аномально жарких июле и августе 2010 г. Тогда температура воды в Рыбинском водохранилище у дна достигла 25°C. Аноксия наблюдалась на глубине более 5 м (3–5 м над дном), она сопровождалась интенсивным выделением газов из донных отложений. К 2013 г. участки с содержанием кислорода менее 4 мг/л заняли 20–25% акватории, максимальная мощность слоя с дефицитом кислорода увеличилась с 5 до 7 м над дном. Дефицит кислорода — основная причина уменьшения численности моллюсков-фильтраторов, наблюдаемого в донных сообществах водохранилища. Их вклад в общую фильтрацию воды гидробионтами снизился в 5–7 раз (с 40% до 6–8%), что уже сейчас сказывается на самоочищающей способности водохранилищ и, вероятно, приведет к дальнейшему ее снижению и ухудшению качества воды в ближайшем будущем.

Ухудшение кислородного режима в придонном слое заметно сказалось на численности популяции ерша, одного из самых многочисленных мелких донных видов рыб Рыбинского водохранилища. В течение 1990-х гг. он практически исчез из уловов, хотя в 1970–1980-е гг. занимал

третье по численности место в уловах донным тралом (до 20% общей численности) (Экологические факторы ..., 1993).

Снижение численности корюшки и ерша повлияло на условия питания судака. В середине 1990-х гг. корюшка полностью выпала из его спектра питания, а доля ерша сократилась с 20–27 до 2%. Все это негативно сказалось на темпе линейного и весового роста судака.

У налима, так же, как и у судака, в 2000-е гг. отмечено снижение темпа линейного и весового роста по сравнению с предыдущими годами, но это, скорее всего, стало прямым следствием существенного потепления воды Рыбинского водохранилища, причем не только в летний период. Снижение темпа роста холодноводных рыб при повышении температуры воды в последнее время отмечается и у других представителей арктического фаунистического комплекса (Wrona et al., 2006; Rijnsdorp et al., 2009).

Заметное влияние на среду обитания в водохранилище оказали изменения в обилии такого средообразующего организма, как *D. polymorpha*. В 1990-е и 2000-е гг. наблюдалось значительное снижение численности этого моллюска (рис. 2.6).

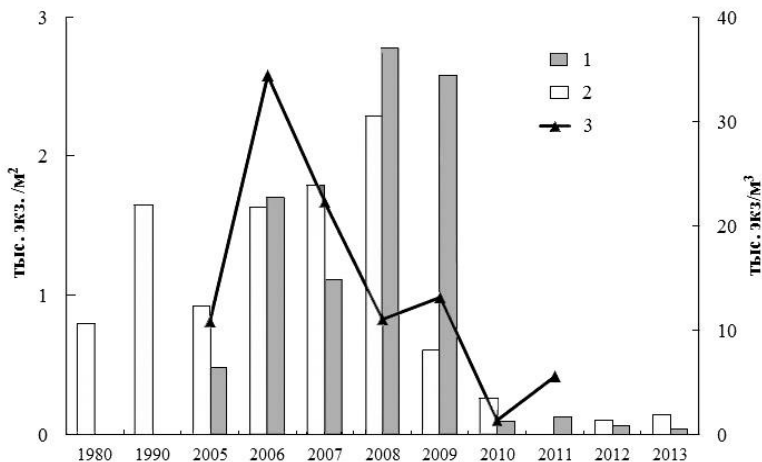


Рис. 2.6. Динамика численности *Dreissena bugensis* (1) и *D. polymorpha* (2) и их велигеров (3) в Рыбинском водохранилище с 1980 по 2013 гг.

В 1990-е гг. основной причиной этого явления стало уменьшение твердых субстратов, используемых *D. polymorpha* для прикрепления. В первой половине 1960-х гг. в результате разрушения прибрежных затопленных лесов всё дно водохранилища до глубин 8–10 м было

усяено древесными обломками, которые активно использовались этим моллюском. В дальнейшем, за счет заиления и переноса древесных остатков штормами (выброс на берег и захоронение в илах на русловых участках водохранилища), площадь таких биотопов существенно сократилась.

В 2000-е гг. вторым негативным фактором, оказавшим существенное влияние на обилие *D. polymorpha*, стало потепление, послужившее причиной ухудшения кислородного режима. Если раньше данный моллюск обнаруживался повсеместно, то в 2012 г. живые дрейссены были зарегистрированы только на 40% стандартных станций, а в 2013 г. — на 20%. Так же быстро снижается и воспроизводительная способность популяции моллюска. Если в 2012 г. численность велигеров в планктоне составляла 30–56 тыс. экз./м³, то в 2013 г. она не превышала 3–4 тыс. экз./м³.

Значимость *D. polymorpha* для рыбного населения Рыбинского водохранилища заключается в том, что данный моллюск после вселения в 1960-е гг. стал играть существенную роль в питании плотвы, густеры и леща. Переход плотвы на питание этим кормовым организмом способствовал ее дивергенции на две экологические расы: моллюскоядную или глубоководную и растительноядную или прибрежную, различающиеся темпом роста, упитанностью и жирностью (Поддубный, 1966). В результате плотва стала важнейшим объектом промысла.

В 1990-е и 2000-е гг. на фоне снижения в водохранилище запасов *D. polymorpha* наблюдается изменение сложившейся внутривидовой структуры у плотвы: специфичность моллюскоядной плотвы как специализированной морфы утрачивается. Значительная часть популяции перешла на смешанное питание, что отразилось на ряде признаков. Современная плотва по темпу роста, абсолютной плодовитости, фенотипу позвоночника и некоторым меристическим признакам занимает некоторое промежуточное положение между растительноядной и моллюскоядной морфами, имея признаки сходства с обеими, но все же находится несколько ближе к растительноядной (Комова, 2014).

На современном этапе пока не ясно, в каком направлении пойдет дальнейшее развитие популяции плотвы Рыбинского водохранилища. Вполне возможно, что произойдет восстановление популяционной структуры плотвы, наблюдавшейся в 1970 и 1980-е гг. Связано это с тем, что в 1997 г. появился другой вид дрейссены — *D. bugensis* (Andrusov) (Orlova et al., 2000) (рис. 2.6). К 2003 г. *D. bugensis* уже доминировала в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, где на ее долю приходилось более 95% от общей численности и биомассы дрейссенид (Щербина, 2008) (рис. 2.6). Таким образом, в течение 2000-х гг. в Рыбинском

водохранилище на фоне снижения численности популяции *D. polymorpha* наблюдался рост численности популяции *D. bugensis* (Shcherbina, Buckler, 2006). Основными причинами данного явления авторы называют толерантность *D. bugensis* к заилению дна водоема и дефициту растворенного в воде кислорода (Shcherbina, Buckler, 2006). Кроме того, слабое прикрепление к субстрату, а также тонкостенная и хрупкая раковина упрощают выедание взрослых особей *D. bugensis* моллюскоядными рыбами (Пряничникова и др., 2011). Очевидно, вселение *D. bugensis* в Рыбинское водохранилище в дальнейшем будет способствовать восстановлению кормовой базы моллюскоядных видов рыб.

Заключение. На современном этапе развития водохранилища одним из основных естественных факторов, оказывающих значимое воздействие на экосистему Рыбинского водохранилища, является потепление. Его прямое и опосредованное воздействие сказалось на всех звеньях экосистемы. Явно негативное воздействие потепление оказало на холодноводную часть биоты водохранилища. Его влияние на тепловодные организмы оказалось неоднозначным. Наиболее существенные перестройки в экосистеме водохранилища наблюдались в конце 1990-х – начале 2000-х гг., когда отмечалось наиболее резкое повышение температуры воды.

Дальнейшее развитие экосистемы водохранилища в значительной степени будет определяться температурной динамикой водных масс Рыбинского водохранилища.

2.2. РЫБЫ СРЕДИ ОСТАТКОВ ЗАТОПЛЕННОЙ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Вопрос о влиянии затопленного леса на биологический режим водохранилищ был особенно актуален в период массового строительства водохранилищ. Актуальным он остается и в настоящее время поскольку, например, в таких водохранилищах как Братское, Богучанское и Илимское на Ангаре, Осиновское и Хантайское на Енисее, леса и кустарники занимают до 60% затопленных площадей (Вершинин, 1966). Один из основных вопросов, возникающих при решении данной проблемы, — формирование продуктивности в зоне затопленного леса и влияние этого процесса на остальную акваторию водохранилища, в частности на обилие кормовых ресурсов для рыб.

Наличие в водоеме затопленной древесины, используемой многими гидробионтами в качестве субстрата, рядом специалистов-биологов расценивается как существенный резерв повышения кормовой базы рыб. Первые данные о роли затопленной древесины были получены при обследовании северных лесосплавных рек европейской части СССР (Аристовская, 1935; Ревнивых, 1937; Бенинг, 1938; Зверева, 1947; Остроумов, 1947, 1951). Благодаря масштабному использованию этих рек для лесосплава, в них ежегодно попадало большое количество свежей древесины и коры, на которой, как отмечали все авторы, развивалась обильная и разнообразная фауна беспозвоночных. Эти организмы активно потреблялись чиром, пелядью, язем и плотвой (Остроумов, 1951).

Быстрое и обильное заселение затопленной древесины наблюдали и в водохранилищах В.И. Жадин и П.Г. Данильченко (1941), Ц.И. Иоффе (1954), Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1955), Н.П. Костарева (1959), М.Л. Грандильевская-Дексбах (1961) и некоторые другие. Они указывали на высокую численность и биомассу обростателей и минеров на затопленных деревьях, но не располагали данными об использовании дендрофильной фауны рыбами или другими водными животными. Правомерность прямого переноса данных полученных в лесосплавных реках на водохранилища была поставлена под сомнение А.Г. Поддубным и М.М. Фортунатовым (1961).

На настоящий момент по этому вопросу имеется лишь довольно скудная и противоречивая информация. Одни авторы (Иоффе, 1954; Мордухай-Болтовской, 1955; Соколова, 1959; Ключарева, 1960; Громов, 1961; Громов, Пономарева, 1963; Вершинин, 2012) доказывают, что затопленная древесина является хорошим субстратом для эпифауны, значительно обогащая кормовые ресурсы рыб. Другие (Арнольди, 1902; Гусев, 1950, 1953; Житенева, 1963; Поддубный, 1963 *a*) считают, что лес ухудшает гидрохимический режим водохранилища, а развивающаяся на

нем эпифауна используется рыбами лишь частично. Недостаточно сведений и об использовании рыбами затопленного леса в период нереста и зимовки. Тем не менее представление о положительной роли затопленной древесной растительности в обогащении фауны водохранилищ получило довольно широкое распространение и учитывается при проектировании, и строительстве новых водоемов.

Рыбинское водохранилище расположено в лесной зоне, на границе подзоны тайги и смешанных лесов. Ложем водоема является Молого-Шекснинское междуречье, 53% которого до затопления занимали леса, 3% — кустарники, 4% — болота и водоемы, 40% приходилось на пашни, луга и другие угодья (Овчинников, 1950). Заполнение водохранилища началось в 1941 г. и продолжалось 7 лет. Вырубка леса в зоне затопления осуществлялась не полностью. Кроме того, вследствие растянутого периода затопления многие частично или полностью расщипанные участки, оказавшись в первые годы вне воды, снова успели зарости молодым лесом и кустарниками. По данным Л.Н. Куражковского (1953), в затопленных лесах были представлены все местные породы деревьев, причем преобладали молодняки и березовые леса нетоварного значения. При общей площади Рыбинского водохранилища 4550 км² (при НПУ) лес и кустарник были оставлены для затопления на территории около 1500 км² (Тачалов, 1965), что составило около 34% общей площади.

При исследовании затопленных лесов Рыбинского водохранилища, в зависимости от местоположения в водоеме, раздельно рассматривались полностью погруженные затопленные леса и прибрежные, частично погруженные «сухостой»; при этом среди последних различались защищенные от прямого волнобоя и открытые (Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубный, 1971). К категории погруженных относились леса, расположенные на глубинах более 4 м, т.е. те, которые при осенне-зимней сработке уровня никогда полностью не обнажаются. Летом они погружены на глубину не менее 4–5 м. Участки таких лесов были известны в различных районах водохранилища, где они занимали площадь от нескольких десятков до сотен гектаров. В основном это прирусловые участки поймы Шексны в низовьях Шекснинского плеса, у Бабинских торфяных островов, в устьях рек Ухры и Согожи, у Центрального мыса, местами — вдоль западного побережья и в некоторых других районах (Поддубный, 1971).

Погруженные части деревьев, которые круглый год находятся под водой, сохраняют высокую прочность до сих пор, т.е. более 70 лет. Поэтому погруженные массивы затопленного леса за время существования водохранилища почти не изменили своего первоначального состояния и конфигурации.

Основные массивы прибрежных сухостоев располагались на территории Дарвинского заповедника (северное побережье водохранилища) и вдоль восточного и западного побережий Центрального плеса. Большинство из них было открыто непосредственному воздействию волнового прибоя, лишь небольшая часть находилась в узких и извилистых заливах и была защищена от сильного разрушения.

Прибрежные сухостои, в отличие от погруженных, подвержены значительному и быстрому разрушению. Частично затопленные деревья отмирают уже в первый год, на второй год древесина почти полностью теряет свои товарные качества, ее механическое разрушение начинается вскоре после затопления, но идет медленно и в первую очередь захватывает надводные незатопленные части стволов (Куражковский, 1953). Площади прибрежных сухостоев ежегодно сокращаются под воздействием весенних подвижек льда и сильных осенних штормов.

Исследование рыбного населения в затопленных древесных остатках (Поддубный, 1963 *a*) показало, что в сетных уловах здесь встречались 20 из 29 видов рыб, указанных Л.И. Васильевым (1950) для Рыбинского водохранилища. Многочисленными и имеющими важное промысловое значение были 7 — лещ, синец, чехонь, плотва, щука, судак и налим. При этом наиболее высокие уловы отмечались в погруженных лесах поймы, несколько меньшие — в прибрежных защищенных сухостоях, еще ниже — в открытых лесах (Поддубный, 1963 *a*). Основу уловов (по численности) составляли уклея (32.9%) и плотва (29.1%), из остальных видов — синец (9.7%), густера (7.4%), чехонь (6.7%) и окунь (6.6%). Уловы леща не превышали здесь 3.5% от общего количества пойманной рыбы, судака — 1.4%, ряпушки — 1.1%, щуки — 0.8%, а жерех, язь, карась, линь и налим встречались единично (Поддубный, 1963 *a*). Плотва, густера и окунь составляли в затопленных лесах 77.3% общего улова, синец и чехонь — 16.4%, а лещ, судак, щука и налим — всего 6%. Между тем на участках вне затопленных лесов леща ловилось в среднем 22.6%, синца — 12.4%, судака — 6.8%, а плотвы, густеры и окуня — только 31.7%. В течение безледного периода количество рыбы, выловленной в затопленных лесах исследователями орудиями, распределялось следующим образом: май–июнь — 45.2%, июль–август — 50.4%, сентябрь — 4.4%.

Все это указывает на исключительную значимость затопленных лесов для рыбы в нерестовый и нагульный период. Затопление прибрежных сухостоев водой происходило во время весеннего подъема уровня, когда начиналось наполнение водохранилища. Обычно это происходило, как и в настоящее время, в последних числах апреля, а заканчивалось в конце мая – начале июня. В многоводный год, когда

водохранилище заполнялось до проектной отметки или с некоторым ее превышением, затоплялись все прибрежные сухости и частично лежащие за ними участки суши, покрытые луговой растительностью. За полосой затопленного леса у берега при любом волнении всегда относительно тихо и эти участки активно использовались рыбой для нереста. В многоводный год, особенно если ему предшествовал мало-водный и происходило летование части прибрежной зоны, большинство фитофильных рыб, по наблюдениям Л.К. Захаровой (1955, 1958), откладывали икру именно на этих участках. На этом субстрате обеспечивалось лучшее выживание икры, что способствовало повышению эффективности нереста.

Если водохранилище весной не заполнялось до проектной отметки, фитофильные рыбы, испытывая недостаток растительного субстрата, откладывали икру непосредственно среди затопленных деревьев на погруженный в воду хворост и мелкие вымытые из грунта корни деревьев.

Практически все фитофильные рыбы нерестились среди древесных остатков, так как именно под их защитой формировались обширные зоны, заросшие макрофитами. Наиболее многочисленными плотва и окунь одинаково хорошо использовали макрофиты и древесные остатки, а окунь даже предпочитал прикреплять кладки с икрой к затопленным стволам, корням и веткам затопленных деревьев.

Обширные заросшие мелководья, образовавшиеся под защитой затопленных древесных остатков, активно использовала для обитания молодь не только фитофильных видов рыб, но и псаммофилов. В первые годы существования нового водоема основными промысловыми орудиями лова были невода. Отсутствие в те годы нормативов по прилову молоди позволяло рыбакам активно добывать рыбу на местах обитания молоди. В результате основу промысловых уловов составляли щука, лещ, плотва и промысловая категория «мелочь», причем последняя в течение ряда лет занимала первое место. Например, в 1944 г. в колхозе «Красный рыбак» из общего улова за год в 3186,5 ц «мелочь» составила 74,1% или около 2370 ц и в ней была представлена молодь 17 видов.

Как правило, в «мелочь» выделялась вся рыба до 100 г. Средняя масса одной особи в составе «мелочи» следующая: плотва — 31 г, густера — 77, лещ — 57, окунь — 34, ерш — 12, язь — 37, чехонь — 40, судак — 38, синец — 28, ряпушка — 20. Иными словами, «мелочь» — это молодь основных промысловых видов (Васильев, 1955).

Привлекательность затопленных лесов для рыбы в нагульный период была обусловлена высокой продуктивностью заросшей литорали. Стволы и ветви затопленных деревьев после отмирания оказываются

довольно длительное время заселенными обильным и хорошо сложившимся биоценозом, использующим древесину в качестве субстрата (Поддубный, 1963 а). Исследования, проведенные в 1952 г. (Мордухай-Болтовской, 1955), показали, что биомасса тендепид в биоценозе защищенных сухостоев в Рыбинском водохранилище в августе–сентябре составляла 16.1 г/м², общая биомасса — 122.9, а без губок — 52.9 г/м². С учетом организмов, заселивших дно между стволами затопленных деревьев, общая биомасса достигала 20.2 г/м², а с пиявками, мшанками и губками — 208 г/м². На затопленных деревьях основными по встречаемости и биомассе видами были *Glyptotendipes* ex gr. *gripekoveni* (11.9 г/м²), *Endochironomus* ex gr. *tendens* (3.4), *Asellus aquaticus* (0.45), ручейники, главным образом, *Cyrrnus flavidus* (0.36), несколько видов брюхоногих моллюсков (1.75), пиявки (8.0), а также совершенно неиспользуемые рыбами мшанки и губки (31.0). Во время этого обследования в водохранилище, исключая его Волжский плес, еще не было обнаружено моллюска *Dreissena polymorpha*.

Более поздние исследования фауны затопленных лесов, проведенные в 1959 г., позволили обнаружить существенные изменения в составе населения и обилии отдельных видов (Луферов, 1963). Прежде всего, было отмечено бурное расселение дрейссены в северные участки водоема: ее крупные колонии (до 3 кг/м²) в последние годы постоянно встречаются во всех затопленных лесах Центрального плеса. Одновременно с этим произошло значительное обеднение характерного для затопленных лесов «биоценоза глиптотендипес», что, по-видимому, связано с опадением коры с большинства стволов деревьев, под которой, по подсчетам Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1955), обитало не менее 2/3 всех тендепид. В 1959 г., как установил В.П. Луферов, биомасса основных групп тендепид даже в период максимального развития (август) едва достигала 4.7 г/м² против 16–20 г/м² в 1952 г.

С другой стороны, погруженные древесные остатки сплошь покрылись раковинами *D. polymorpha*, что значительно улучшило условия для нагула плотвы, густеры, язя и леща. В биоценозе дрейссены, сформировавшемся на горизонтальном субстрате, доля олигохет увеличилась в 6.3 раза, что связано с накоплением в другах моллюска продуктов его жизнедеятельности, которые предоставляют легкоусвояемое органическое вещество для организмов макрозообентоса. Сходные процессы протекают и в биоценозе дрейссены, образовавшемся на вертикальном субстрате — древесных остатках.

Аналогичные результаты были получены Н.В. Вершининым (1966), который, исследуя эпифауну затопленной древесины и ее роль в формировании кормовых ресурсов рыб Братского водохранилища, пока-

зал, что затопленные деревья являются одним из основных биотопов водоема, где формируется значительная часть кормовых ресурсов рыб. По его данным, в вегетационный период ведущее положение среди эпибионтов занимают амфиподы, личинки хирономид и моллюски. Все прочие группы бентоса в составе эпифауны появляются спорадически.

В первые годы существования Рыбинское водохранилище представляло собой малокормный для бентофагов водоем, поскольку более половины площади его дна было занято малопродуктивными илами, биомасса бентоса на которых не превышала 2 г/м^2 (Поддубная, 1958). В то же время в затопленных лесах она составляла 53 г/м^2 .

Казалось бы, в таких условиях кормовая база, формирующаяся в затопленных лесах, должна была активно использоваться многими видами рыб, однако А.Г. Поддубный (1963 *a*) и Т.С. Житенева (1963), исследовавшие их питание, сделали вывод о слабом использовании рыбами кормовых ресурсов затопленных лесов. Очевидно, разные виды рыб, населяющие Рыбинское водохранилище, в различной степени использовали ресурсы затопленных лесов.

Данные о питании рыб среди остатков древесной растительности взяты в основном из работ А.Г. Поддубного (1963 *a*) и Т.С. Житеновой (1963), данные о размерном составе — из архивных материалов.

Лещ. Лещ ловился на защищенных сухостоями участках прибрежья весной во время нереста и летом во время нагула в штилевую погоду. Однако в затопленных лесах, как и вообще в прибрежной зоне, нагуливалась относительно небольшая часть его популяции. Массовые скопления леща в период открытой воды, исключая время нереста, были приурочены к затопленным руслам рек (Поддубный, 1959), где в начальный период существования Рыбинского водохранилища сохранялись наиболее кормные участки для рыб-бентофагов.

Размерный состав леща на участках с затопленным лесом и без него был практически сходным: в обоих местообитаниях были представлены практически все размерные группы леща — от сеголетков до особей длиной 460 мм (рис. 2.7), которые встречались в водохранилище.

Основная масса питающегося леща обычно образовывала скопления в той части прибрежных сухостоев, где за барьером из стоящего и поваленного леса создавались относительно защищенные от волнения участки, заполненные остатками торфяных сплавин, отдельно стоящими деревьями и частично заросшие тростником. Участки у внешней границы затопленного леса лещом для нагула почти не использовались. Условия его нагула на прибрежных мелководьях не везде были благоприятными, скопления отличались неустойчивостью. Продолжительность пребывания питающихся особей на прибрежных мелководьях

ях определялась степень защищенности участка от ветрового воздействия и характером летней сработки уровня воды (Поддубный, 1963 а).

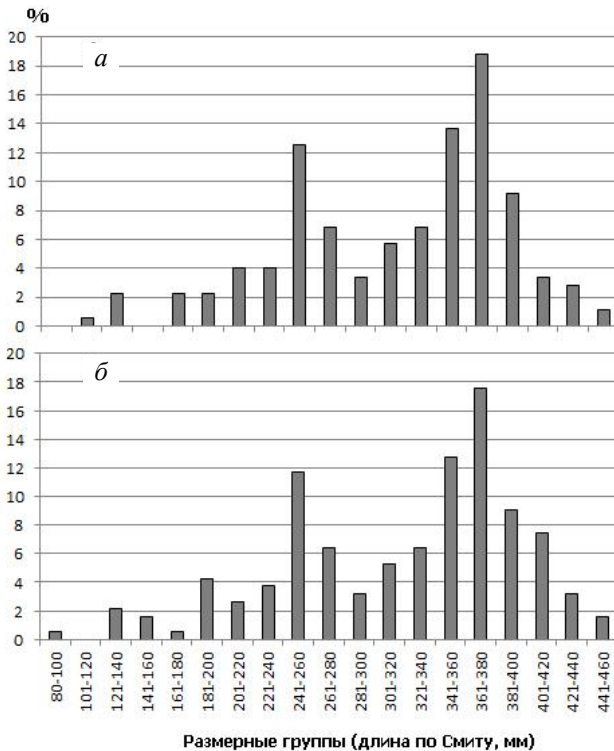


Рис. 2.7. Размерный состав леща Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (а) и без него (б).

Основу содержимого кишечника лещей в прибрежных и в погруженных лесах составляли зоопланктон, непищевые частицы и, видимо, олигохеты (табл. 2.10) (Поддубный, 1963 а). Последние очень быстро перевариваются, и учесть их количество по массе при сетном отлове не представляется возможным. Лов активными орудиями лова среди остатков древесной растительности практически невозможен из-за обилия зацепов.

Личинки хирономид по массе составляли 7%, из них 5% принадлежало к типичным бентосным формам рода *Chironomus*, а оставшиеся 2% включали зарослевые формы *Glyptotendipes*, *Tanytarsus* и *Polypedilum*. Личинки хирономид, обитающие на затопленных деревь-

ях, например, *Glyptotendipes* ex gr. *gripekoveni*, *Endochironomus* ex gr. *Tendens* и *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, лещом не потреблялись. Из моллюсков полностью отсутствовала в питании дрейссена, но были обычны обитающие на илах сферииды, а из ручейников — *Cyrnus flavidus*.

Таблица 2.10. Состав пищи рыб в прибрежных затопленных лесах (% от массы содержимого кишечника) (Поддубный, 1963 а)

Вид пищи	Лещ		Густера		Синец		Чехонь		Плотва		Окунь		Ерш		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
Фитопланктон	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	72	30
Макрофиты	—	—	20	20	—	—	—	—	43.6	15	25	—	—	—	—
Зоопланктон	52	70	30	10	65.5	50	—	—	1.8	—	—	—	—	75	10
Тендипедиды	25	7	21.4	20	—	—	—	—	1.8	—	—	17.2	—	81	50
Из них: бентосные	20.6	5	1.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	81	10
эпибионтные	4.4	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	81	40
Прочие насекомые	7	—	35.7	20	—	—	56	15	5.5	—	100	80	—	—	—
Моллюски	5.5	—	1.4	—	—	—	—	—	27.2	70	—	—	—	—	—
Из них дрейссена	—	—	1.4	—	—	—	—	—	27.2	70	—	—	—	—	—
Олигохеты	9.6	*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*
Рыбы	—	—	8.6	—	—	—	44.0	70	1.8	—	1.8	5	—	—	—
Непищевые частицы	49	20	46	20	37.5	20	22.1	10	36.4	10	17.4	10	—	—	—
Количество кишечников	73	—	70	—	32	—	27	—	55	—	18	—	—	32	—
Из них пустых	17	—	6	—	4	—	0	—	0	—	0	—	—	0	—

Примечание. 1 — встречаемость, 2 — вес в пищевом комке (%), * — масса не учитывалась.

В погруженных лесах у леща несколько возросло потребление личинок хирономид, но одновременно увеличивалось и количество непищевых частиц (торф, песок, грубый, детрит), захватываемых, видимо, попутно (табл. 2.11). Преимущественно планктонное питание взрослого леща в прибрежных сухостоях сохранялось с начала лета до глубокой осени. Донные формы приобретали несколько большее значение только в сентябре, когда интенсивность питания была уже низкой. По данным другого исследования (Ключарева, 1960), доля личинок хирономид в питании леща в затопленных лесах составляла до 30%, хотя и в этой работе указывается на его преимущественно планктонное питание на участках с затопленным лесом.

В целом, по мнению А.Г. Поддубного (1963 а) и Т.С. Житеновой (1963), мелководные участки водохранилища, включая прибрежные сухостои, использовались лещом старше одного года для нагула значительно менее эффективно, чем бывшие русла рек и поймы.

Таблица 2.11. Состав пищи рыб в погруженных затопленных лесах (% от массы содержимого кишечника) (Поддубный, 1963 а)

Вид пищи	Лещ		Густера		Синец		Чехонь		Плотва		Окунь		Ерш	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Зоопланктон	6.2	—	—	—	5.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Макрофиты	—	—	—	—	5.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Зоопланктон	37.5	40	16.6	30	65.0	90	7.7	—	—	—	20	3	—	—
Тендипедиды	56	10	16.6	30	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100
Из них: бентосные	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	87.0	40
эпибионтные	—	—	16.6	30	—	—	—	—	—	—	—	—	83.0	60
Прочие насекомые	—	—	—	—	—	—	7.7	10	21.0	—	6.7	—	—	—
Моллюски	12.5	—	16.6	10	—	—	—	—	71.6	80	—	—	—	—
Из них дрейссена	—	—	8.3	8	—	—	—	—	71.6	80	—	—	—	—
Олигохеты	25.0	*	—	—	—	—	—	—	5.2	*	—	—	—	—
Рыбы	—	—	16.6	5	—	—	77.0	80	5.2	—	33.2	90	—	—
Непищевые частицы	56	40	16.6	10	29.4	10	—	—	15.8	15	26.7	2	—	—
Количество кишечника	16	—	12	—	17	—	13	—	19	—	1.5	—	17	—
Из них пустых	3	—	5	—	4	—	2	—	6	—	6	—	0	—

Примечание. 1 — встречаемость, 2 — масса в пищевом комке (%), * — масса не учитывалась.

Тогда в чем же причина устойчивой посещаемости лещом всех размерных групп мелководных участков с затопленным лесом? По всей видимости, в начальный период существования леща в Рыбинском водохранилище в связи с наличием обширных заросших мелководий сложились очень хорошие условия для его воспроизводства и в то же время, в связи с низкой продуктивностью большей части залитой акватории, — плохие условия для нагула. Это усиливало в достаточно многочисленной популяции леща внутривидовую конкуренцию за относительно кормные участки в бывших руслах затопленных рек. В результате часть особей всех возрастов, не выдерживавших конкуренцию, мигрировали для питания на мелководные участки. Механизм этого явления будет подробно рассмотрен в разделе, посвященном лещу Рыбинского водохранилища.

После разрушения местообитаний в прибрежных затопленных лесах у леща сохранилась сходные кормовые миграции, но устойчивость нагульных скоплений на мелководных участках при отсутствии защиты от воздействия волн уменьшилась. В настоящее время такие скопления наблюдаются только в штилевую погоду, а в штормовые периоды лещ перемещается на русловые участки затопленных рек.

Учитывая вынужденный характер посещения лещом участков затопленного леса, он употреблял в пищу только доступные для него организмы бентоса и планктона. К потреблению эпифауны с вертикальных субстратов, стволов и веток затопленных деревьев он не способен из-за своих морфологических особенностей. Способность леща к свободным перемещениям в одних направлениях и затруднения при перемещении в других обусловлены гидродинамическими свойствами тела, что, несомненно, играет определенную роль при добывании пищи (Васнецов, 1948). Легкость и быстрота поворотов вниз и в стороны позволяют лещу тщательно обыскивать дно. Наклоненный вниз при вытягивании трубковидный рот может быстро накрывать, как накидкой, даже подвижную добычу, находящуюся на дне или близко над дном. Поворот вверх замедлен и совершается с большим трудом, поэтому потребление эпифауны лещом крайне затруднено. Нижний рот еще больше осложняет питание организмами-обрастателями, так как для захвата подобной пищи с вертикальных субстратов лещу необходимо очень круто поворачиваться вверх.

В то же время, как показали исследования пищевого аппарата леща (Hoogenboezem et al., 1991, 1993; Van den Berg et al., 1993), у него имеется очень эффективный механизм для интенсивного потребления планктонных организмов. Было показано, что в зависимости от размера доминирующих организмов планктона лещ способен менять селективные свойства фильтрующего жаберного аппарата, а слизь на нем предотвращает потерю мелких частиц, которые не отцеживаются этим фильтром. Проведенные эксперименты позволили заключить, что к эффективному питанию планктоном способны лещи размерами более 30 см. Это дало основание считать, что именно наличие подобного механизма у леща способствовало его широкому распространению в эвтрофных водоемах Европы и позволило ему не только быстро освоить многочисленные водохранилища, но и доминировать в них по численности.

В целом необходимо отметить, что слабое использование лещом богатой эпифауны затопленных лесов и его преимущественное питание планктоном, очевидно, и послужили причиной, по которой А.Г. Поддубный (1963 *a*) и Т.С. Житенева (1963) сделали вывод о слабом использовании лещом кормовых ресурсов затопленных лесов. Мы же считаем, что в случае с лещом затопленные леса играли положительную роль: питание на местообитаниях в затопленном лесу позволило ему снизить внутривидовую конкуренцию за счет более полного освоения существующих в пределах ареала альтернативных ресурсов, что способствовало поддержанию высокой численности популяции.

Густера. У густеры в затопленном лесу наблюдались более устойчивые, чем у леща, скопления. Как и у леща, размерный состав густеры на участках с затопленным лесом и без него был весьма сходным, т.е. на местообитаниях в затопленных лесах и на более глубоких участках без древесных остатков были представлены все размерные группы, встречавшиеся в водохранилище (рис. 2.8).

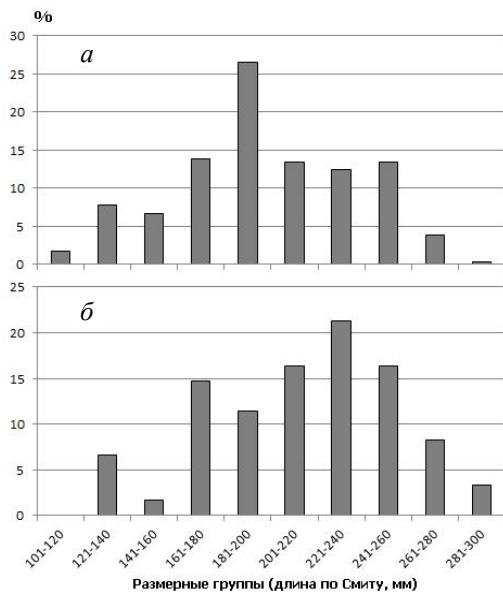


Рис. 2.8. Размерный состав густеры Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (а) и без него (б).

Гидродинамические свойства тела густеры схожи с таковыми у леща, но ее полунижний рот более приспособлен для питания эпифауной. Кроме того, густера, в отличие от леща, является более активным потребителем дрейссены. Крупные особи могут потреблять моллюсков размером до 14 мм (Shcherbina, Buckler, 2006). Основными объектами питания густеры в прибрежных сухостоях служили макрофиты, зарослевые и дендрофильные тендипедиды родов *Endochironomus* и *Glyptotendipes*, ручейники, остракоды и зоопланктон (табл. 2.6) (Поддубный, 1963 а). В небольшом количестве встречалась дрейссена, сеголетки снетка и окуня, донные личинки хирономид родов *Chironomus* и *Procladius*. Торфяная крошка, детрит и песок отмечались почти в 50% кишечника, составляя по массе до 20% всего содержимого. Личинки хирономид преобладали в пище густеры из открытых сухостояев,

где уловы этой рыбы всегда были многочисленными. Зоопланктон и макрофиты являлись обычным содержимым кишечника густеры, пойманной в защищенных участках. В погруженных лесах у нее возросло потребление дрейссены и молоди рыб, ручейники встречались редко, а макрофиты полностью отсутствовали (табл. 2.7).

Вслед за А.Г. Поддубным (1963 *a*) и Т.С. Житеновой (1963) мы считаем, что затопленные леса в жизни густеры имели важное значение, благодаря относительно высокой доступности для нее дендрофильных форм тендипедид и дрейссены.

Плотва. Плотва имела самую высокую встречаемость в затопленных лесах: она обнаруживалась в 70% уловов при облове прибрежных сухостоев и в 100% — в погруженных лесах. При устойчивом уровне воды плотва встречалась затопленных лесах повсеместно, предпочитая этот биотоп другим. При этом она способна переносить сильное перемешивание и взмучивание воды в прибрежной зоне, не совершая свойственных лещу миграций в более глубокие участки водоема.

У плотвы, в отличие от густеры и леща, размерный состав на участках с прибрежным сухостоем сильно отличался от размерного состава особей в более глубоких местообитаниях. В прибрежных сухостоях основную долю в уловах составляли особи с размерами от 120 до 200 мм (рис. 2.9). На более глубоких участках доминировала размерная группа от 220 до 260 мм. В погруженных лесах уловы в основном состояли из особей размером от 220 до 320 мм, часто встречались особи до 380 мм.

Прибрежные сухостои ежегодно обсыхали в результате осенне-зимнего снижения уровня, поэтому дрейссена здесь была представлена только сеголетками, которые оседали на древесный субстрат в течение лета и погибали осенью и зимой при понижении уровня. Поэтому здесь в основном обитала мелкая всеядная плотва, которая потребляла зоопланктон (*Cladocera*), остракод и макрофиты (табл. 2.6). Весной потребление плотвой макрофитов заметно выше, чем в другие сезоны (40–60% по массе содержимого кишечника). Поедается как вегетирующая, так и отмершая растительность — водная и наземная (различные рдесты, элодея, осоки и частуха). Некоторые растения, особенно осоки, не имеющие сами по себе высокой пищевой ценности, видимо, захватывались с выедаемой икрой фитофильных рыб и зарослевыми личинками хирономид, субстратом для которых они служат. Роль личинок ручейников и других насекомых в питании плотвы была невелика. Очень редко потреблялась мелкая рыба (преимущественно снеток).

Ниже зоны осушения, где на древесных остатках встречались моллюски всех размеров, плотва питалась в основном дрейссеной

(табл. 2.11). В кишечниках встречались и олигохеты, которые в большом количестве развивались в другах дрейссены, питаясь продуктами ее жизнедеятельности.

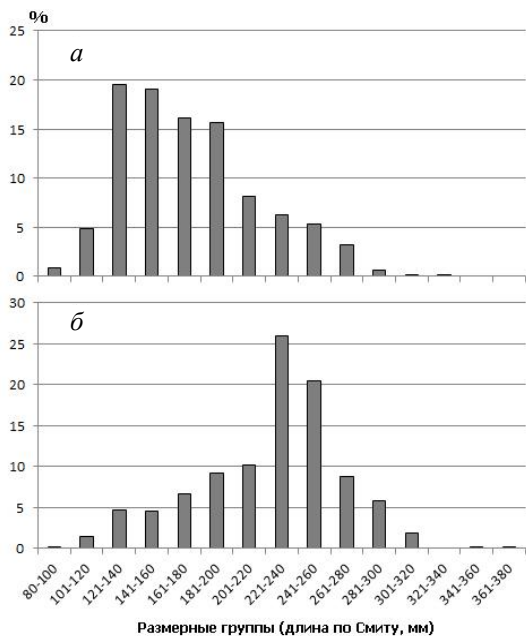


Рис. 2.9. Размерный состав плотвы Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (а) и без него (б).

В отличие от леща, плотва способна гораздо эффективнее питаться эпифауной с вертикальных субстратов. Равенство кривизны верхнего и нижнего профилей тела при быстром поступательном движении пассивно направляет тело по прямой линии, а не по дуге, отчего невозможны очень быстрые и сильные движения по направлению ко дну, а, следовательно, и закапывание в дно (Васнецов, 1948). Кроме того, в отличие от леща, плотва имеет конечный рот. Все это и способствует эффективному питанию эпифауной, т.е. плотва хорошо приспособлена к сбору кормовые организмы со стволов затопленных деревьев.

Крупная плотва способна потреблять в пищу моллюсков размером до 20 мм, превосходя в этом отношении такие массовые виды рыб-бентофагов, как лещ, потребляющий моллюсков размером до 10 мм, и густера — до 14 мм (Shcherbina, Buckler, 2006). В результате появления значительных площадей, занятых затопленными лесами,

поселившаяся на них дрейссена предоставляла практически неограниченный пищевой ресурс. Это позволило плотве значительно увеличить численность в водохранилище. У той части ее популяции, которая перешла на питание дрейссеной, значительно улучшился темп роста.

Именно интенсивное разрушение прибрежных сухостоев, вызвавшее засорение дна водоема древесными остатками, и наличие погруженных лесов благоприятствовали массовому развитию дрейссены, что, в свою очередь, способствовало увеличению численности плотвы и улучшению ее товарных качеств в 1960–1970-е гг.

Синец. Синец в прибрежных сухостоях встречался большими группами. Как и у леща, размерный состав синца на участках с затопленным лесом и без него был практически сходным, и в обоих местобитаниях были представлены практически все размерные группы, которые встречались в водохранилище, — от сеголетков до особей длиной 380 мм (рис. 2.10).

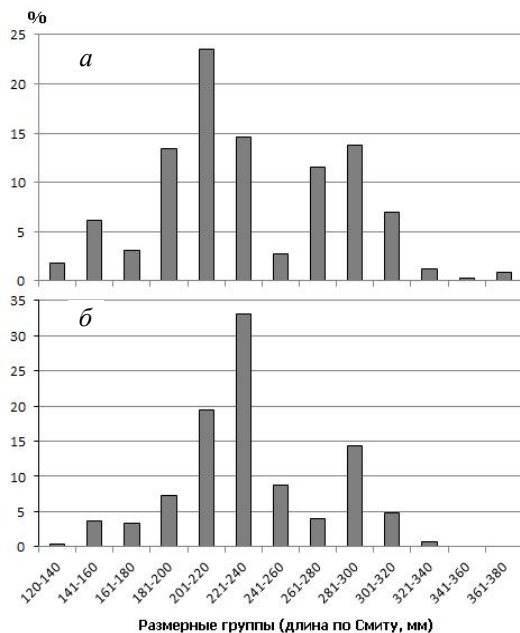


Рис. 2.10. Размерный состав синца Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (а) и без него (б).

В затопленных лесах прибрежья синец питался исключительно остракодами и зоопланктоном, потребляя массовые виды: *Alona* и *Chydorus* в защищенных участках и *Bosmina* — в открытых

(табл. 2.10). В кишечниках синцов из погруженных лесов, помимо зоопланктона, в небольшом количестве был отмечен фитопланктон (табл. 2.11). Интенсивность питания синца в затопленных лесах несколько ниже, чем на других участках водохранилища, чему, очевидно, способствовало периодически возникающее волновое воздействие, вынуждающее синца, как и леща, покидать мелководья, перемещаясь на более глубокие участки.

Чехонь. Чехонь большими группами встречалась в открытых сухостоях и погруженных лесах. Размерный состав на участках с затопленным лесом и без него сильно различался. На участках затопленного леса чехонь была представлена в основном крупными особями. Доминировала размерная группа 340–360 мм, но встречались особи длиной до 420 мм. Особи длиной менее 300 мм отмечались единично (рис. 2.11). В открытой части водохранилища размерный диапазон чехони был сходным, но доминировали более мелкие особи: самой многочисленной была размерная группа 220–240 мм.

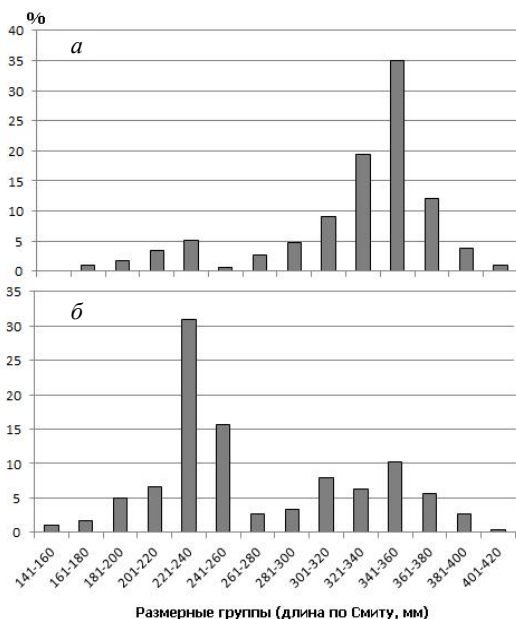


Рис. 2.11. Размерный состав чехони Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (а) и без него (б).

Стаи чехони встречались в основном на внешней границе прибрежных сухостоев и никогда не отмечались в центральной части этих

участков или за прибрежными сухостоями. Чехонь, заходящая в затопленные леса, питалась только корюшкой или молодью рыб (плотва, окунь, уклейка) и наземными насекомыми (табл. 2.10). Зоопланктон в кишечниках особей из прибрежных сухостоев полностью отсутствовал, а у рыб из погруженных лесов отмечался, но всегда в небольшом количестве (табл. 2.11). Молодь чехони практически не встречалась в погруженных лесах и обитала исключительно в пелагиали открытых участков водохранилища, где питалась преимущественно зоопланктоном.

Крупную чехонь в затопленные сухостои привлекала концентрация там большого количества молоди. С другой стороны, чехонь — пелагический вид, который не способен эффективно хищничать в заросших макрофитами местообитаниях. Поэтому стаи чехони встречались в основном на внешней границе прибрежных сухостоев. Исчезновение затопленных лесов обусловило образование обширных пелагических скоплений молоди, что должно было привести к увеличению ее доступности для чехони. Поэтому, на первый взгляд, разрушение прибрежных сухостоев не должно было негативно сказаться на динамике численности чехони. Тем не менее этот процесс вызвал ухудшение условий нереста этого пелагофильного вида, поскольку привел к усилению волновой эрозии дна мелководий. В свою очередь, увеличилась концентрация взвешенных частиц в зонах возвратно-поступательных и циркуляционных перемещений водных масс (Зиминова, Курдин, 1968), где находились основные места нереста пелагофила — чехони. Это способствовало увеличению гибели икры от налипания органической и минеральной взвеси (Поддубный, 1958), что понизило эффективность воспроизводства чехони, особенно в 1957–1963 гг. (годы наиболее интенсивного размыва) и впоследствии определило падение ее численности.

Окунь. Размерный состав окуня на участках с затопленным лесом и без него был сходным: на обоих местообитаниях доминировали размерные группы 220–260 мм (рис. 2.12).

Устойчивые скопления окуня наблюдались на всех участках с древесными остатками. Численность окуня была высокой и не испытывала резких колебаний в отдельные годы.

В прибрежных сухостоях окунь, как и плотва, был значительно мельче, чем в погруженных лесах, доминировали мелкие окуни с размерами менее 200 мм.

Различалось и содержимое кишечников окуней, обитающих на этих участках. В сухостоях их пищу составляли почти исключительно личинки насекомых (табл. 2.10). В период нереста фитофильных рыб окунь активно выедал отложенную икру. В этот период практически во всех кишечниках окуня обнаруживалась икра. Кроме того, значи-

тельную часть рациона окуня здесь составляли зарослевый планктон и дендрофильные личинки хирономид. Уловы питающихся окуней в прибрежных сухостоях были довольно устойчивыми, пустые кишечники в пробах отсутствовали.

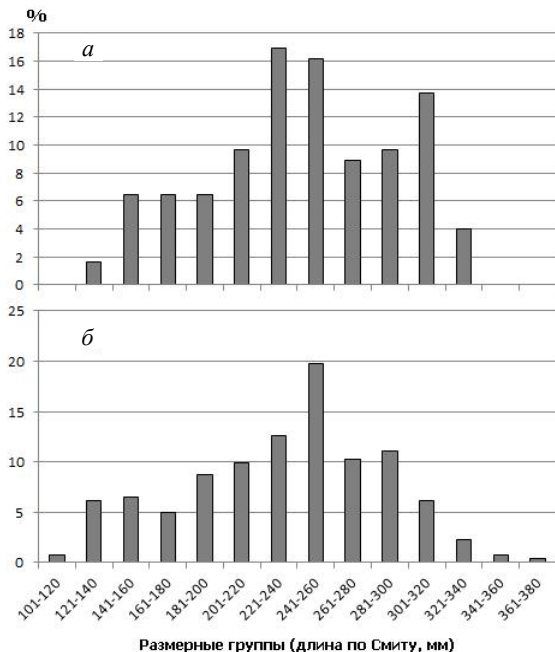


Рис. 2.12. Размерный состав окуня Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (а) и без него (б).

В погруженных лесах доминировали крупные окуни. По характеру питания они сильно отличались от особей из прибрежных сухостоев. Основу составляла рыбная пища — собственная молодь и корюшка (90% от веса пищевого комка) (табл. 2.11). В питании также присутствовали планктонные организмы и личинки насекомых, причем последние встречались далеко не в каждом кишечнике.

Судак. Размерный состав судака на участках с затопленным лесом и без него был практически сходным, и в обоих местообитаниях были представлены практически все размерные группы рыб, которые встречались в водохранилище — от сеголетков до особей длиной 700 мм (рис. 2.13). Судачки встречались в основном на внешней границе прибрежных сухостоев, они, как и чехонь, никогда не отмечались в глубине этих участков или за прибрежными сухостоями. В открытых

сухостоях уловы судака заметно повышались при массовых подходах к берегу корюшки и уклейки, которыми он здесь активно питался.

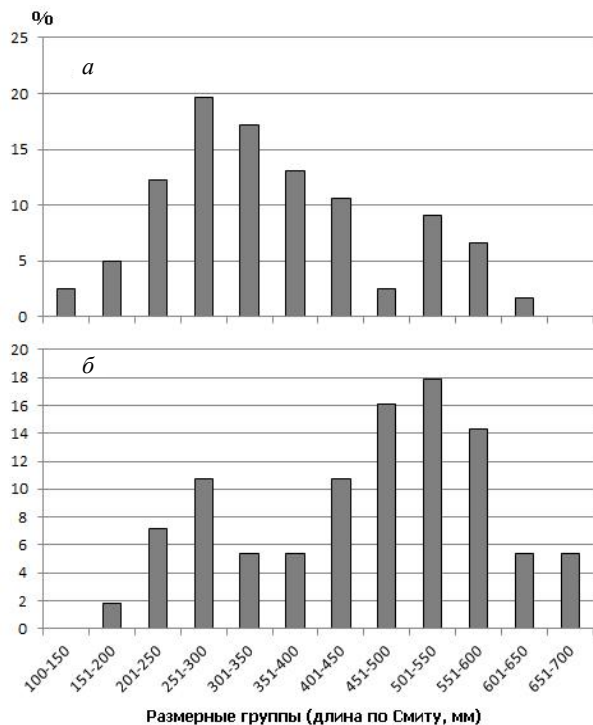


Рис. 2.13. Размерный состав судака Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (а) и без него (б).

И в прибрежных сухостоях, и в погруженных лесах он питался исключительно рыбой, а кроме указанных видов, потреблял также сеголетков и годовиков окуня и ерша. Сколько-нибудь значительные скопления судака в прибрежных лесах образовывались очень редко. Обычно здесь нагуливались единичные рыбы, и только в тихую погоду. При начале волнения судак, как и лещ, мигрировал на более глубокие участки.

В погруженных лесах судак встречался чаще, но скоплений также не образовывал. Основу питания здесь составляли молодь окуня, ерш и корюшка. Разрушение прибрежных остатков затопленных лесов для популяции судака имело, скорее всего, позитивное значение, поскольку следствием этого стало формирование в 1960-е гг. плотных

многовидовых пелагических скоплений молоди рыб, основу которых составляли кормовые объекты судака — молодь окуня и снеток. Молодь рыб в пелагиали стала более доступной для этого хищника-угонщика, чем в прибрежных зарослях.

В воспроизводстве судака Рыбинского водохранилища затопленные леса играли еще более важную роль, чем в его нагуле. Участки с остатками затопленной древесной растительности служили нерестилищами судака в озерной части водоема, где субстратом для икры служили размытые кромки торфяных сплавин и корневища мертвых деревьев и кустарников (Поддубный, 1963 *a*). Нерест судака проходил здесь, видимо, на различной глубине — от 1.5–2 до 10 м, так как его личинки встречались над разными биотопами и по времени еще не могли быть принесены сюда из других районов.

В 1960-е гг. в результате разрушения биотопов с остатками затопленного леса, игравших роль озерных нерестилищ судака, резко снизился темп его воспроизводства. Численность молоди в уловах из озерной части водохранилища, по сравнению с 1940–1950 гг., сократилась не менее чем в 5–10 раз. Основное поступление молоди стали вновь обеспечивать речные плесы, где судак, поднимаясь вверх по течению и заходя в мелкие притоки и защищенные от ветра заливы, откладывает икру на типичные для него субстраты — размытые корневища тростника и других прикрепленных растений.

Щука. Исключая время нереста, щука ловилась в затопленных лесах единичными экземплярами. Встречалась в открытых сухостоях и погруженных лесах. Размерный состав щуки на участках с затопленным лесом и без него сильно отличался. На участках затопленного леса ее размерный диапазон был значительно шире (от 250 до 800 мм), чем на участках без леса (350–750 мм), но в обоих местообитания доминировали сходные размерные группы от 400 до 550 мм (рис. 2.14).

В период, пока существовали затопленные леса, щука обитала в прибрежной полосе практически по всему периметру озерного плеса водохранилища, в низовьях речных плесов и в устьях притоков, т.е. в этот период наблюдалось самое широкое распространение вида по акватории водохранилища. Наибольшие скопления разновозрастных особей отмечались на участках мелководий, защищенных остатками затопленного леса. Основу питания щуки составляли мелкая плотва и окунь (92.2% по массе). Из остальных видов рыб потреблялись ерш, синец и собственная молодь.

В этот период были зарегистрированы максимальные уловы щуки, соизмеримые с уловами судака. Постепенное сокращение площади занимаемой прибрежными сухостоями и связанное с этим уменьшение пло-

щадя зарастаемых макрофитами мелководий привели к сокращению площадей основных нерестилищ щуки и мест нагула ее молоди. По этой причине численность популяции щуки в дальнейшем постоянно снижалась, и в настоящее время она занимает только восьмое место в промысле.

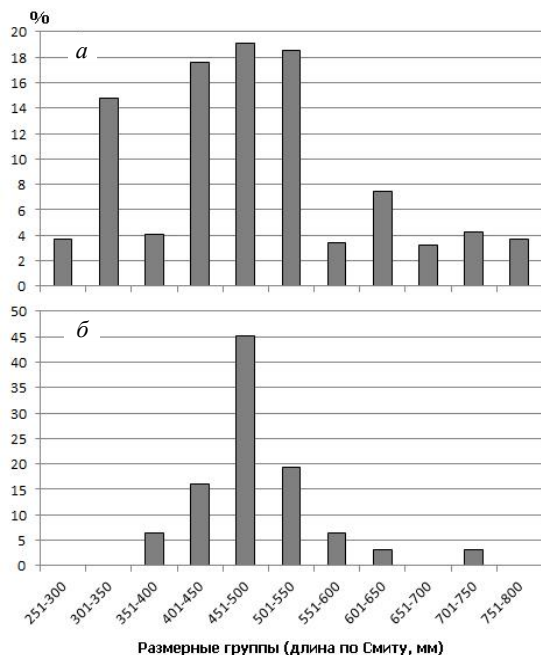


Рис. 2.14. Размерный состав щуки Рыбинского водохранилища на участках затопленным лесом (а) и без него (б).

Следовательно, затопленные леса играли очень важную роль, как в воспроизводстве, так и в нагуле щуки. После их исчезновения запасы этого вида в водохранилище резко сократились, а места его обитания в настоящее время приурочены к устьям рек, впадающих в водохранилище, и участкам литорали, защищенным островами. Основным лимитирующим фактором является недостаток заросших макрофитами мелководий, которые используются взрослой щукой для нереста, а ее молодь — в качестве охотничьих угодий.

Линь и карась. Эти виды рыб встречались в основном на участках затопленного леса. Размеры линя, вылавливаемого в Рыбинском водохранилище, колебались от 230 до 410 мм. Максимальные размеры карася в уловах составляли 350 мм.

Наибольшее значение в питании линия Рыбинского водохранилища всех возрастов имели личинки рода *Chironomus*, ракообразные прибрежных зарослей (в первую очередь *Eurycercus lamellatus*, *Simocephalus vetulus* и *Sida crystallina*) и макрофиты (Ключарева, 1960). С возрастом наблюдалось расширение пищевого спектра и возрастание роли личинок и куколок прочих Chironomidae, личинок других насекомых (*Chaoborus* sp., *Corixa dentipes*, Coleoptera, Odonata), а также *Asellus aquaticus* и моллюсков. Одновременно убывало значение в питании личинок ручейников (*Oecetis ochracea* и *Phryganea grandis*) и растительного детрита.

Пища мелкого карася (10–14 см) состояла из мелких личинок Chironomidae и мелких зарослевых рачков (*Alona* и *Chydorus*). С возрастом увеличивалось значение в пище Mollusca, *Asellus aquaticus*, *Corixa dentipes* и зарослевых рачков *Eurycercus lamellatus*. Роль личинок Chironomidae, ручейников, макрофитов и зарослевых рачков, за исключением *Eurycercus lamellatus*, снижалась.

Для сравнения интенсивности питания карася и линия облавливались следующие прибрежные местообитания: залитые луга и редкие кустарники, отдельные рощи затопленного леса на территории залитого луга и большие массивы затопленного леса. Исследования показали, что индексы наполнения у однородных по возрасту и полу особей линия и карася были выше в районах затопленных лесов (Ключарева, 1960).

Таким образом, интенсивность питания линей и карасей в весенне-летний сезон в затопленных лесах выше, чем на открытых местах.

Налим. Средняя длина налимов из уловов в затопленном лесу и на безлесных участках достоверно не различалась, однако различия в средней массе были значимыми (табл. 2.12). Отношение длины особей к их массе на участках затопленного леса составило 0.88, а на более глубоких участках — 1.24. Это говорит о том, что при одинаковой длине налимы с участков без леса были более упитанными.

Таблица 2.12. Средняя длина и масса налима в уловах на участках с затопленным лесом и без него

Показатель	Местообитание	
	Затопленный лес	Без леса
Длина	393 ± 49	387 ± 50
Масса	347 ± 114	483 ± 29

Очевидно, это связано с тем, что налим является представителем арктического фаунистического комплекса, т.е. холодноводным видом, ведущим активный образ жизни в осенне-зимний период и снижающим свою активность при прогреве воды. С повышением тем-

пературы воды в мае до 12–15°C у него заканчивается посленерестовый нагульный период. В июне налим практически исчезает из промысловых сетных уловов. В это время он проводит большую часть времени в различных убежищах. Важную роль среди мест его летнего обитания играли и продолжают играть участки погруженных лесов с сильно захламленным древесными остатками дном, где налим может найти большое количество разнообразных убежищ.

Прибрежные сухостои налимом в этот период не посещались из-за прогрева воды на мелководьях. В конце августа у него отмечалось минимальное содержание жира, запасы которого расходуются в период летней пониженной активности. Период осеннего нагула начинается в конце августа – сентябре, когда налим начинает активно питаться и появляется в промысловых сетных уловах, что свидетельствует о повышении его активности. С сентября по январь коэффициент жирности постепенно увеличивается.

Следовательно, налим, который вылавливался в погруженных лесах, не питался и, как следствие, имел пониженную упитанность.

Ерш в прибрежных сухостоях потреблял бентосных и минирующих тендипедид, рачковый планктон, фитопланктон и олигохет (табл. 2.10). В сохранившихся погруженных лесах он до сих пор питается исключительно личинками хирономид (табл. 2.11). Пустые кишечники в пробах отсутствуют даже глубокой осенью. Ерш встречается в затопленных лесах повсеместно, здесь он находит убежища для защиты от хищников, и в первую очередь от судака, для которого является одним из основных объектов питания.

Уклейка в погруженные леса заходила крупными стаями. На участках затопленного леса ее размерный диапазон был значительно шире (от 110 до 170 мм), чем на участках без леса (130–180 мм). Однако затопленных лесов в основном придерживались более мелкие особи, доминировала размерная группа 121–140 мм. За пределами затопленных лесов преобладали более крупные особи — 140–150 мм, в то время как особи с размерами до 180 мм встречались только вне затопленных лесов (рис. 2.15). Массовые подходы уклейки в затопленные леса привлекали судака, которой здесь активно питался. В этот период уловы судака в прибрежных сухостоях заметно повышались.

Таким образом, А.Г. Поддубный (1963 *a*) и Т.С. Жигенева (1963), исследовавшие значение остатков затопленной древесины для рыб Рыбинского водохранилища, на наш взгляд, недооценивают роль затопленных лесов. Мнение этих авторов основано на следующих аргументах. Во-первых, наиболее обильная в затопленных лесах фауна обростаний совершенно не потребляется лещом, очень слабо исполь-

зуется другими ценными промысловыми рыбами, но хорошо освоена плотвой, густерой, ершом и окунем. То есть, согласно этой точке зрения, затопленные леса, как погруженные, так и сухостои, были заселены преимущественно малоценными непромысловыми рыбами. Здесь эти рыбы всегда хорошо обеспечены нерестилищами и пищей и имеют преимущество перед промысловыми видами. Численность их высока и стабильна.

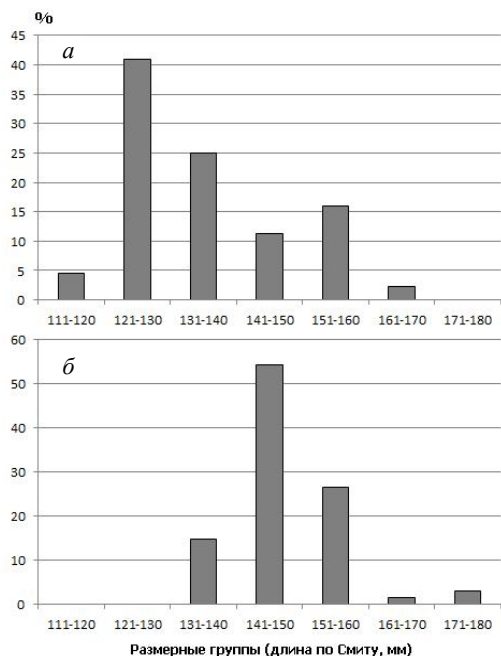


Рис. 2.15. Размерный состав уклеи Рыбинского водохранилища на участках с затопленным лесом (*а*) и без него (*б*).

Во-вторых, наличие в водохранилище остатков деревьев и кустарников, служащих удобным субстратом для дрейссены, способствует ее массовому развитию. Значительная часть популяции дрейссены здесь не используется рыбами и выпадает из трофического цикла. В-третьих, сильная засоренность дна затрудняет нормальное развитие рыбодобывающего промысла и снижает возможную рыбопродуктивность водохранилища. В зимний период значительная часть прибрежных сухостоев, расположенных в зоне временного затопления, при сработке уровня обсыхает и не может быть использована рыбами.

С другой стороны, эти авторы отмечают и некоторые положительные стороны наличия в водохранилище затопленных лесов. Так, погруженные леса, которые в отличие от прибрежных сухостоев остаются под водой круглый год, используются для зимовки молодь и многими взрослыми рыбами, являясь хорошим убежищем от активных в зимнее время хищников. Зимние уловы в зоне затопленного леса или на его границе, как правило, оказываются выше, чем на участках с чистым дном.

Безусловно, подобная оценка роли затопленных лесов связана с исключительно утилитарным подходом к рыбным запасам водохранилища, в основе которого лежит деление рыб на неценных и ценных и обеспечение максимальной доступности последних для промысла. На это указывают и некоторые высказывания А.Г. Поддубного и Т.С. Житенева. Например, о том, что в затопленных лесах водохранилища возможен только сетной лов, но он сопряжен с большим износом орудий лова и малорентабелен. По их мнению, роль затопленного леса, как убежища для молоди, при всей своей важности не может служить основанием для сокращения масштабов вырубki леса в зоне подготовляемых водохранилищ. Кроме того, они указывают и на то, что необходима расчистка ложа уже существующих искусственных водоемов там, где леса мешают развитию промысла, поскольку в интересах рационального ведения рыбного хозяйства основную массу рыбы наиболее целесообразно отлавливать в период ее максимальной упитанности осенью и зимой. Они также считали, что необходимо полное удаление леса в зоне временного затопления (открытые сухостои), где он быстро разрушается и, будучи перенесен течением, засоряет ранее чистые участки дна.

С другой стороны, А.Г. Поддубный и Т.С. Житенева допускают, что в ряде случаев можно оставлять нерасчищенными отдельные участки заливов и бухт, закрытых от сильного волнения, которые могут сыграть известную положительную роль для рыбного хозяйства как убежища для молоди. Можно также сохранить и использовать часть постоянно погруженных в воду обособленных лесных массивов в качестве мест концентрации рыб с целью отлова ее на подходах.

Если же рассматривать роль затопленных лесов в аспекте сохранения запасов и разнообразия рыб, то их роль окажется значительно более важной. О.А. Ключарева (1960) считала, что положительную роль затопленных лесов как питомников живых кормов и очагов расселения кормовых объектов по акватории водохранилища трудно переоценить. Н.В. Вершинин (1966), изучавший затопленные леса в Братском водохранилище, также рассматривал их как положительный фактор в развитии пищевых ресурсов рыб, а в конечном счете и рыбного хозяйства в целом, поскольку они значительно повышают продуктивность водоема,

являясь дополнительным субстратом для эпифауны — ценного кормового ресурса для рыб. Располагаясь вне придонной зоны низкого содержания кислорода, эпифауна может беспрепятственно использоваться рыбами в течение всего периода открытой воды и в подледный период.

Количественный состав эпифауны затопленных деревьев заметно превосходит биомассу донной фауны водохранилища, что способствует формированию здесь значительных многовидовых нагульных скоплений рыб. Сопоставляя качественный и количественный состав эпибионтов затопленной древесины и пищи рыб в Братском водохранилище, Н.В. Вершинин (1966) показал, что сиг, елец и окунь в этом водоеме в значительном количестве используют кормовые организмы обростаний.

Такого же мнения, несмотря на общее негативное отношение к затопленным лесам, придерживался и А.Г. Поддубный (1963 *a*). Он считал, что в биотопах, образовавшихся среди древесных остатков, создаются крайне благоприятные условия для нагула рыб. Так, биомасса бентоса на защищенных остатками древесной растительности мелководьях достигала 120 г/м^2 , в открытой части она не превышала 5 г/м^2 , биомасса зоопланктона — соответственно 3.8 и 1.2 г/м^3 . Разрушение этих биотопов привело к резкому снижению продуктивности мелководий, поскольку средняя биомасса бентоса на них в дальнейшем не превышала 3 г/м^2 . Кроме того, А.Г. Поддубный (1963 *a*) считал, что благодаря обширным зарослям водной растительности, развивавшимся под защитой древесных остатков, создаются весьма благоприятные условия для нереста фитофильных рыб. При этом, благодаря своей значительной протяженности, они нивелировали разницу в степени обводнения нерестовых субстратов в многоводные и маловодные годы.

После их разрушения резко ухудшились условия нереста фитофильных рыб и нагула их молоди. Так, по данным Д.К. Ильиной и И.А. Гордеева (1970), в 1950–1957 гг. в целом по водохранилищу при нормальном уровне площадь нерестилищ достигала 332 км^2 , а в маловодные годы — 20 км^2 , в то время как после разрушения затопленных лесов даже в многоводные годы этот показатель не превышает 3 км^2 . Таким образом, из 21% площади водохранилища, занимаемой мелководьями, площадь участков, пригодных для нереста фитофилов, составляет всего лишь около 1%. В результате начиная с 1960 гг. урожайность фитофильных рыб по сравнению с 1940-ми и 1950-ми гг. снизилась на 20–30% (Современное состояние ..., 1997).

Именно в период существования прибрежных сухостоев, под защитой которых развивались обширные заросли водной растительности, промысловая рыбопродуктивность Рыбинского водохранилища

достигла максимума и составляла только по официальной статистике около 9.0 кг/га, без учета развитого в тот период (из-за практически полного отсутствия рыбоохраны) браконьерства (Ильина, Поддубный, 1961). Судя по современному уровню браконьерства (при фактически полном отсутствии реальной рыбоохраны), фактическое изъятие рыбы из водохранилища в те годы могло достигать 16–18 кг/га. Подобную промысловую нагрузку популяции промысловых видов рыб выдерживали более 10 лет (1954–1965 гг.), в течение которых промысловые уловы оставались на высоком и относительно стабильном уровне.

Сразу после разрушения прибрежных сухостоев площади зарастаемой литорали под действием волн и колебаний уровня резко сократились. При этом промысловая рыбопродуктивность уменьшилась более чем на 30% от официальной, или в 2 раза от приблизительно оцененной фактической. В период вторичного эвтрофирования водохранилища (1970–1980-е гг.), промысловая рыбопродуктивность несколько возросла и достигла 6.8 кг/га. Данная величина близка к реальной, поскольку в этот период нелегальное изъятие рыбы было минимальным в связи с хорошо организованной рыбоохраной.

Следовательно, максимальная величина рыбопродуктивности была достигнута в Рыбинском водохранилище в 1950–1960-е гг., когда проблемы, связанные с переформированием дна мелководий, еще не обострились до современного уровня. После разрушения прибрежных сухостоев и последовавшим за этим уменьшением площади зарастаемой макрофитами литорали рыбопродуктивность значительно снизилась и оставалась такой в течение всего дальнейшего периода существования водохранилища.

Современные исследования показали, что наличие на дне водохранилища остатков погруженного леса и через 70 лет после их затопления продолжает оказывать существенное влияние на распределение рыб. В настоящее время затопленный лес представляет собой обломки стволов разной длины (высотой до 6 м), стоящие вертикально, удерживаемые остатками корневой системы, частично погруженной в донный субстрат. Эти леса находятся на затопленной пойме на участках с глубинами более 5–6 м, т.е. ниже уровня зимней сработки уровня (рис. 2.16).

Некоторые донные фации, в том числе и образованные остатками затопленного леса, оказывают прямое привлекающее воздействие на рыб. Качественные и количественные показатели воздействия во многом определяются топографией дна. Следствием этого является взаимосвязь распределения рыб и топографических элементов.

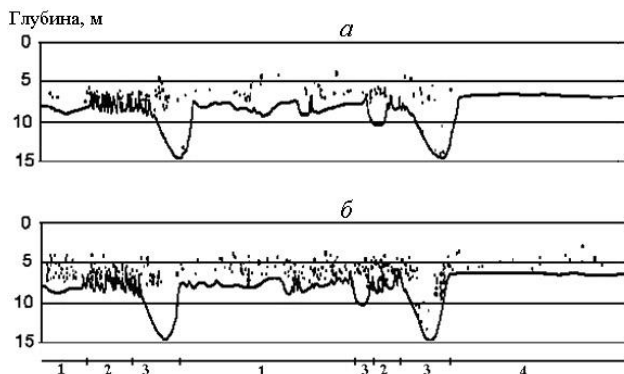


Рис. 2.16. Распределение рыб на различных биотопах Рыбинского водохранилища в дневное (а) и ночное (б) время (репродукция с экрана эхолота). Шкала по оси абсцисс: 1 — пойменные участки с глубиной более 8 м, 2 — пойменные участки с остатками затопленного леса, 3 — затопленные русла рек, 4 — мелководная пойма с глубиной менее 8 м.

Анализ корреляционных связей ряда топографических параметров (табл. 2.13, рис. 2.17) позволяет сделать вывод об их совместном влиянии на плотность скоплений рыб, причем остатки погруженных лесов играют существенную роль в распределении рыб Рыбинского водохранилища. С помощью факторного анализа взаимодействия данных переменных было оценено общее результирующее воздействие на плотность рыб (рис. 2.18).

Таблица 2.13. Градации некоторых топографических переменных и их влияние на плотность скоплений рыб (H — критерий Краскела–Уоллиса)

Переменная	Градации переменной	H	p
Глубина, м	<6, 6–8, 8–10, 10–12, ≥ 12	171.44	≤ 0.001
Удаление от русла, м	<60, 60–300, 300–1500, ≥ 1500	69.20	≤ 0.001
Перепад глубин, м	≤ 0.3 , 0.3–1, 1–2, > 2	53.37	≤ 0.001
Отн. неровность дна, %	≤ 0.1 , 0.1–0.3, 0.3–1, > 1	68.37	≤ 0.001
Затопленный лес, баллы*	0, 1, 2	55.01	≤ 0.001

* 0 — затопленный лес отсутствует, 1 — занимает менее половины участка, 2 — занимает более половины участка.

В результате анализа выделены две компоненты. Первая из них представляет общую тенденцию к уменьшению глубины и изрезанности дна водохранилища при удалении от участков затопленных русел рек. Вторая компонента почти полностью отражает наличие или отсутствие затопленного леса. Распределение участков с различной плотностью рыб в пространстве данных компонент позволяет сделать вывод о зна-

чительном влиянии данных параметров на плотность рыб в открытой части мелководного водохранилища. Полученные данные свидетельствуют об активном использовании рыбной частью сообщества различных элементов дна, усложняющих структуру донного субстрата.

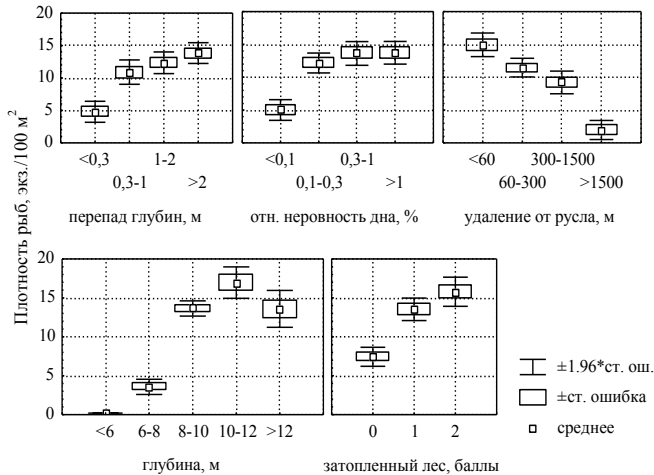


Рис. 2.17. Средняя плотность рыб по грациям анализируемых топографических переменных.

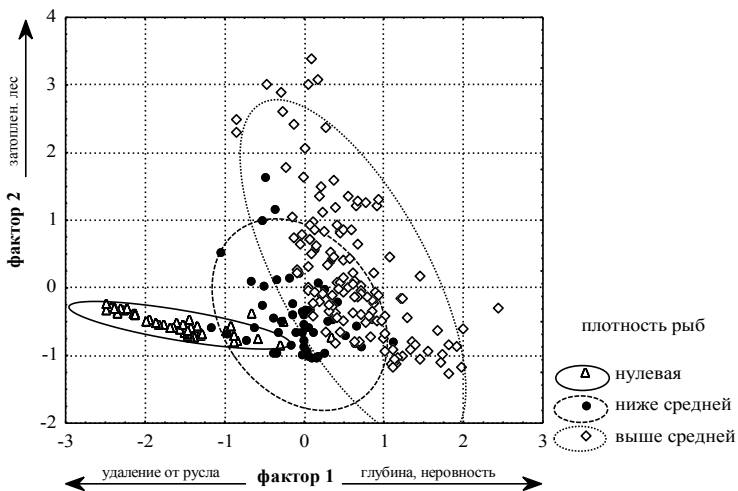


Рис. 2.18. Распределение участков с различной плотностью рыб в пространстве главных компонент (линиями показаны границы эллипсов 90%-ной вероятности).

Исследования показали, что скопления рыб на местообитаниях, образованных остатками затопленного леса, значительно превосходят по плотности скопления, расположенные на соседних местообитаниях со сходной глубиной, но без остатков леса (табл. 2.14). Соотношение плотности рыб между глубоководной и мелководной поймами сохраняется: плотность рыб в затопленных остатках леса на мелководной пойме в несколько раз меньше, чем на глубоководной. Сравнительный анализ плотности рыбного населения на участках глубоководной и мелководной поймы с затопленным лесом и без него показал достоверность различий в плотности скоплений между этими местообитаниями (табл. 2.14). Исследования показали, что и на мелководной и на глубоководной пойме на местообитаниях с затопленными остатками леса формируются более устойчивые скопления рыб, о чем свидетельствуют меньшие значения коэффициента вариации их плотностей.

Таблица 2.14. Средняя плотность рыб на исследуемых участках (m , экз./100 м²), количество исследуемых участков (n), ошибка средней (Sm , экз./100 м²), стандартное отклонение (σ , экз./100 м²), коэффициент вариации плотности (C , %) и достоверность различий плотности (p , критерий Стьюдента) на участках глубоководной и мелководной поймы с затопленным лесом и без него

Время	Лес	m	σ	Sm	C	p	n
Глубоководная пойма							
День	Погруженный лес	6.9	5.2	1.2	75.5%	< 0.01	72
	Без леса	4.0	4.6	0.6	114.6%		228
Ночь	Погруженный лес	16.7	6.1	1.3	36.3%	< 0.1	80
	Без леса	15.3	7.2	1.0	46.7%		187
Мелководная пойма							
День	Погруженный лес	2.1	2.1	1.0	101.7%	< 0.01	19
	Без леса	0.3	1.2	0.1	356.7%		305
Ночь	Погруженный лес	6.5	4.0	1.5	61.7%	< 0.01	27
	Без леса	2.8	4.5	0.5	163.7%		312

Заключение. Таким образом, остатки затопленного леса увеличивают емкости среды и устойчивость населяющих их сообществ гидробионтов (Герасимов, Слынько, 1990; Герасимов, Поддубный, 1999).

Особо следует отметить роль затопленных лесов в формировании высокопродуктивных местообитаний в литорали и sublиторали Рыбинского водохранилища, которые, в свою очередь, поддерживали высокий уровень рыбопродуктивности водохранилища. После разрушения прибрежных сухостоев мелководья в результате геоморфологических и гидродинамических процессов превратились в малопродуктивные песчаные пляжи, что и стало одной из основных причин снижения рыбопродуктивности водохранилища.

ГЛАВА 3. ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО

3.1. УСЛОВИЯ НЕРЕСТА

В Рыбинском водохранилище по типу нереста преобладают фитофилы, т.е. виды, откладывающие икру на растительности. Обычно их нерестилища приурочены к мелководьям литоральной зоны водохранилища и впадающих в него рек. Поэтому одним из основных факторов, влияющих на численность их пополнения, является наличие в нерестовый период достаточного количества растительного субстрата. Это, с одной стороны, определяется степенью зарастания мелководий, а с другой — весенним уровнем наполнения водохранилища.

За прошедшие 73 года в Рыбинском водохранилище, по мере формирования берегов под влиянием колебаний уровня воды и волновой эрозии, происходили значительные изменения в качественных и количественных показателях зарастания мелководий. В целом для водохранилища был характерен длительный процесс формирования прибрежно-водной растительности (Папченков, 2011).

Этапы формирования и развития растительного покрова Рыбинского водохранилища можно характеризовать следующим образом (Папченков, 2011, 2012):

- I. 1941–1950 гг. — начальный этап с крайне неустойчивым разнообразием флоры и растительных группировок. Максимальное зарастание водохранилища было отмечено в 1956 г., когда еще сохранялись затопленные леса, которые служили естественной защитой от воздействия волн и препятствовали размыву литорали. Литоральная зона интенсивно зарастала водной растительностью и представляла собой идеальный субстрат для икрометания производителей фитофильных рыб. После 1956 г. стало наблюдаться постепенное сокращение водных зарослей в связи с уменьшением закрытых местообитаний из-за размыва торфяных островов и исчезновения затопленных лесов.
- II. 1951–1962 гг. — этап интенсивного освоения мелководий гидрофитами и низкотравными гелофитами, пришедшийся на многоводную фазу наполнения водоема; этап формирования сложных многовидовых фитоценозов. Он характеризовался тем, что в эти годы началось постепенное разрушение затопленных лесов, которое закончилось к началу 1960-х гг. В результате их исчезновения начался интенсивный размыв и переформирование субстрата в литоральной зоне, что негативно сказалось на степени ее зарастания. Началось резкое сокращение площади зарастания мелководий. После разрушения биотопов, образовавшихся под

защитой остатков древесной растительности, данный показатель стабилизировался на уровне 3–4% площади акватории водохранилища (Папченков, 2011). Соответственно, уменьшились и площади нерестилищ, особенно в озерной части водоема, где волновое воздействие на мелководные участки достигает наибольшей интенсивности (табл. 3.1). Общие площади естественных нерестилищ в Рыбинском водохранилище снизились с 232.2 до 18.4 км² (Ильина, Гордеев, 1970).

III. С 1963 г. — этап медленного повышения разнообразия растительного покрова и его продуктивности в условиях пульсирующего зарастания мелководий, связанного с характерным для водоема резким колебанием водного уровня (Ляшенко, 1995; Белавская, Кутова, 1966; Папченков, 2011).

Таблица. 3.1. Изменение площадей нерестилищ фитофильных рыб в озерной части Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня по годам, км² (Современное состояние ..., 1997)

Плес водохранилища	1950–1957		1963–1967		1977–1983	
	Уровень, м					
	102	101	102	101	102	101
Волжский	50.6	5.6	7.2	2.4	7.1	2.1
Моложский	22.2	1.6	0.8	0.3	0.7	0.2
Шекснинский	71.5	6.6	5.5	1.2	5.3	1.1
Главный	87.9	6.3	4.9	1.5	4.2	1.4
Всего	232.2	10.1	18.4	5.4	17.3	4.8

Материалы аэрофотосъемки 1987 и 1989 гг. показали, что водохранилище в это время зарастало на 3.2% (Ляшенко, 1995), т.е. начиная с 1963 и по 1990-е гг. не только прекратилось снижение степени зарастания водохранилища, но и появилась тенденция к увеличению площади зарастания. При этом наблюдалось господство воздушно-водных растений. Увеличение зарастания в этот период в основном происходило за счет самых мелководных участков зарослей, которые малодоступны для рыб из-за небольшой глубины. Отложенная здесь икра часто обсыхает даже при незначительных колебаниях уровня или гибнет от ночных заморозов. Поэтому интенсивное зарастание в эти годы не могло компенсировать потери нерестового субстрата, произошедшие после разрушения затопленных лесов.

В связи с этим уже к 1970 г. увеличивается значение притоков Рыбинского водохранилища в воспроизводстве фитофильных рыб (Ильина, Гордеев, 1970; Современное состояние ..., 1997). Необходимо подчеркнуть, что их роль особенно велика в маловодные годы, когда пло-

щади озерных нерестилищ могут сокращаться в 5–6 раз вплоть до полного их отсутствия (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Изменение площадей нерестилищ фитофильных рыб на акватории водохранилища (без притоков) в зависимости от уровня в 1990-е гг., км² (Герасимов, Поддубный, 2000)

Плесь водохранилища	Уровень, м			
	> 101.8	101.8	101	100
Волжский	37	7	2	0
Моложский	20	1	0.2	0
Шекнинский	39	5	1	0
Центральный	13	4	2	0
Всего	109	17	5.5	0

Помимо геоморфологических процессов, происходящих на мелководьях, на процесс зарастания большое влияние оказывают изменения водности. При этом прослеживается следующая закономерность (Папченков, 2012): в маловодные периоды (1963–1976 и 1996–2007 гг.) сначала идет снижение степени зарастания мелководий за счет зарастания луговой травой и кустарником ранее слабо обводненных зарослей водно-болотной и прибрежно-водной растительности, а затем — наступление на изменившиеся мелководья манника, тростника, камыша озерного; в многоводные годы (1977–1995 гг. и с 2008 г.) в первую фазу происходит закрепление и разрастание макрофитов в местах, вновь ставших глубокими (это наблюдалась до 1990 г. и имеет место сейчас). Одновременно на мелководьях начинается интенсивный процесс отложения неразложившихся органических материалов и неорганических взвесей, приводящий к тому, что многие площади перестают заливаться водой.

Динамическое равновесие, которое наблюдается в последние годы в геоморфологических процессах, происходящих на мелководьях Рыбинского водохранилища, до сих пор не наступило в процессе формирования прибрежно-водной растительности. Динамика растительного покрова и теперь обусловлена выраженным пульсирующим характером зарастания мелководий, при котором, в зависимости от водности, идет наступление берега на акваторию с последующим новым витком развития растительности на ранее неосвоенных мелководьях (Папченков, 2012).

На этом фоне наиболее важным показателем, который определяет обеспеченность нерестилищами фитофильных видов рыб, является степень обводненности заросших мелководий в весенний нерестовый период. Водность года в данном случае имеет большое значение, но не менее важную роль играет и антропогенный фактор,

связанный с регулированием уровня водохранилища в предпаводковый период. Максимальная обводненность заросших мелководий наблюдается в годы с отметкой уровня воды в водохранилище близком к НПУ — 101.8 м. При отметке 101 м общая площадь зарастания обводненных мелководий составляет 50 км² (табл. 3.3). При среднем же уровне наполнения (отметка около 100.0 м) общая площадь зарастания мелководий гораздо ниже и составляет около 30 км². При отметке 99.0 м площадь зарастания акватории сокращается до 7 км² (табл. 3.3).

Таблица 3.3. Площадь обводненных зарослей (км²) в Рыбинском водохранилище при разных отметках уровня воды (Папченков, 2011)

Параметры	Плеса водохранилища				Водохранилище
	Волжский	Моложский	Шекснинский	Главный	
При отметке уровня 101.0 м					
Площадь зарослей	6.96	5.30	10.93	26.58	49.78
Площадь акватории	468.30	166.30	560.20	2849.00	4044.00
% зарастания	1.5	3.2	2.0	0.9	1.2
При отметке уровня 100.0 м					
Площадь зарослей	4.66	2.73	6.93	14.95	29.27
Площадь акватории	382.00	122.70	434.30	2643.60	3582.60
% зарастания	1.2	2.2	1.6	0.6	0.8
При отметке уровня 99.0 м					
Площадь зарослей	2.00	0.76	1.47	2.82	7.06
Площадь акватории	304.60	101.50	328.90	2392.60	3127.60
% зарастания	0.7	0.7	0.4	0.1	0.2

При этом следует отметить, что не на всей площади залитых весенним паводком зарослей мелководий в весенний нерестовый период возможен эффективный нерест фитофильных рыб. На самых мелководных участках зарослей нерест малоэффективен, поскольку они обсыхают при малейших колебаниях уровня, например, при сгонно-нагонных явлениях, а в ночное время из-за высокой плотности зарослей здесь наблюдается дефицит кислорода (Сухойван, 1975). В сплошных зарослях резко усиливается выедание икры беспозвоночными (Ильина, 1966).

Поэтому наиболее эффективно нерест проходит на относительно узкой полосе вдоль нижней границы заросших мелководий, а площадь эффективных нерестилищ значительно меньше общей площади заливаемых весной зарослей макрофитов (табл. 3.1–3.3). Если общая площадь зарастания обводненных мелководий при отметке уровня 101 м составляет 50 км² (табл. 3.3), то площадь эффективных нере-

стилищ при этом же уровне только 5.5 км² (табл. 3.2), т.е. почти в 10 раз меньше (Современное состояние ..., 1997).

Пульсирующий характер зарастания Рыбинского водохранилища (Папченков, 2011) способствует освоению макрофитами более глубоких местообитаний, что увеличивает площадь заросших макрофитами участков с наилучшими условиями для нереста рыб. Эти участки характеризуются относительно стабильным обводнением в весенний период и благоприятным кислородным режимом. Полностью они обсыхают только в редкие годы с аномально низким уровнем наполнения водохранилища.

При оценке обеспеченности того или иного вида фитофильных рыб нерестилищами необходимо также учитывать, что далеко не все заросли макрофитов используются ими для откладывания икры. Язь и синец откладывают икру на лисохвост и манник плавающий, плотва и лещ на осоку, щука — на любой из этих видов растений (Поддубный, 1971). Лучший субстрат для икры фитофильных рыб — осока и манники. По данным Л.К. Захаровой (1958), прямостоящие стебли тростника обыкновенного, камыша озерного и рогоза узколистного в качестве субстрата непригодны. В.С. Ивлев (1950) указывает на ядовитость этих растений для икры рыб.

На Рыбинском водохранилище доминирующие сообщества представлены воздушно-водными растениями (95% от общей площади зарослей) (Современное состояние ..., 1997). Среди них наиболее распространены сообщества крупно-осочников (осок водной и острой), тростника обыкновенного, манника большого, двукисточника тростникового, хвоща речного, камыша озерного, жерушника земноводного и сусака зонтичного. Погруженная и плавающая растительность (5% общей площади зарослей) в водоемах умеренной зоны в качестве нерестового субстрата, как правило, почти не используется (Современное состояние ..., 1997). Причина в том, что практически все такие заросли отмирают в зимний период, а новая растительность появляется поздно (в конце мая), когда нерест большинства видов уже закончился.

Исходя из вышеизложенного, весенний уровень наполнения водохранилища играет ключевую роль в воспроизводстве фитофильных видов рыб, поскольку от него зависит величина площади эффективных нерестилищ для этих видов. Из Верхне-Волжских водохранилищ наиболее многообразно изменение уровня режима в Рыбинском (Литвинов, Рошупко, 2007, 2010). Анализ эффективности размножения рыб в периоды 1941–1960 (Ильина, Поддубный, 1963) и в 1961–1980 гг. (Поддубный и др., 1984) показал, что она во многом зависит

не только от высоты уровня в текущем году, но и от уровня предшествующего.

Н.В. Буторин (1963, 1969), анализируя форму кривых уровня Рыбинского водохранилища в разные годы, выделил четыре основных типа его колебания (рис. 3.1).

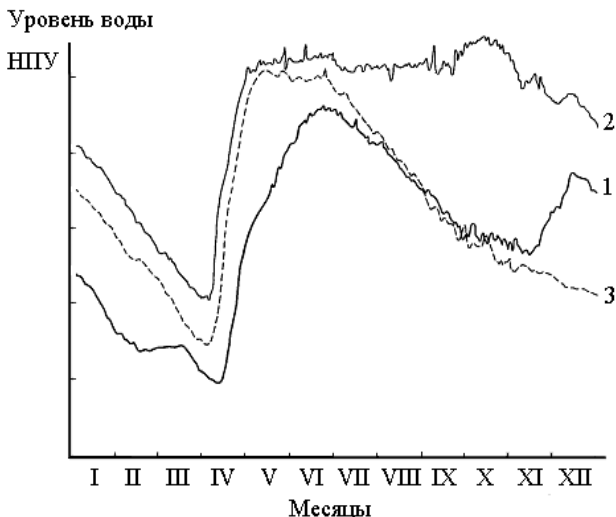


Рис. 3.1. Уровенный режим Рыбинского водохранилища. 1 — I тип, 2 — II тип, 3 — III-IV типы.

- I. Уровень водохранилища к концу весеннего накопления достигает или даже превышает отметку НПУ. Затем, после непродолжительного стояния около максимальной отметки, начинает постепенно снижаться.
- II. В весенний период, как и в первом случае, высота уровня достигает или превышает отметку НПУ. Однако в течение лета он не снижается, а поддерживается около максимальной отметки весеннего наполнения.
- III. К концу весеннего наполнения уровень не достигает отметки НПУ, но, как и в первом случае, после непродолжительного стояния начинает постепенно понижаться, и особенно резко снижается в зимний период.
- IV. Весной уровень не достигает НПУ и в течение летне-осеннего сезона находится ниже его отметки. Однако к концу лета в результате интенсивных дождевых паводков происходит второй подъем уров-

ня, при котором он достигает отметки или может значительно превышать высоту весеннего наполнения.

Для размножения фитофилов наиболее благоприятен первый тип уровенного режима, обеспечивающий нормальный нерест, развитие и нагул молоди (Поддубный и др., 1984). При втором типе прибрежная зона не подвергается летованию и, естественно, не успевает зарости травой, что вызывает недостаток нерестилищ весной следующего года. Уровенные режимы третьего и четвертого типов также связаны с сокращением нерестовых площадей и не имеют принципиальных различий в отношении эффективности нереста фитофильных видов рыб.

Следовательно, наиболее благоприятным оказывается такой ход наполнения водохранилища, когда во время нереста рыб высота уровня намного превышает отметку предыдущего года (Поддубный и др., 1984). Из 40 лет, рассмотренных авторами (Поддубный и др., 1984), подобная ситуация сложилась лишь 6 раз — в 1946, 1947, 1953, 1955, 1970 и 1979 гг., когда были залиты большие площади осушенных в предшествующие годы мелководий. Эти годы дали самые урожайные поколения фитофильных видов рыб. Периодическое целенаправленное осушение мелководий в летний период, по мнению авторов, может значительно повысить урожайность этих видов. В этом случае фактором, лимитирующим численность пополнения, будет кормовая база водохранилища.

Обычной является ситуация, когда в весенний период высота уровня лишь ненамного превышает отметку предыдущего года или остается прежней. При этом площади эффективных нерестилищ для обеспечения успешного нереста рыб со средним уровнем урожайности вполне достаточно (Ильина, Гордеев, 1972; Поддубный и др., 1984).

В редкие годы, когда весенний уровень водохранилища значительно ниже уровня предыдущего года и остатки прошлогодней растительности остаются незалитыми, пополнение у фитофильных рыб может быть крайне малочисленным. Из-за необычных погодных условий 1972 и 1973 гг. оказались исключительно маловодными. Исследования на нерестилищах, которые в течение многих лет активно использовались фитофильными рыбами (Ильина, Гордеев, 1972) показали, что из-за очень низкого уровня вода не достигла даже нижней границы остатков прошлогодней растительности. В зоне затопления на дне встречались только одиночные прошлогодние растения частухи, древесная крошка, пни и плавающие остатки прошлогоднего камыша. Нереста у подошедших к мелководьям производителей щуки, леща, густеры, уклейки, синца и окуня авторам наблюдать не удалось. Во второй поло-

вине мая был зарегистрирован нерест мелкой плотвы. Этот вид наименее требователен к качеству нерестового субстрата. Икра была отложена на все предметы, за исключением чистого ила и песка. На древесной крошке и других растительных остатках икра распределялась пятнами, неравномерно. Икра была обнаружена даже на металлической консервной банке, оказавшейся в воде. Усилившийся после нереста ветер согнал воду, и уровень понизился на 16–20 см, икра оказалась у самого уреза воды, а часть ее обсохла. Плавающие остатки камыша ветром были выброшены на берег и обсохли вместе с отложенной на них икрой. В эти годы размножение большинства видов прошло только в притоках, где, благодаря лучшей защищенности мелководий, в зоне затопления сохранились различного рода субстраты. В связи с этим молодь ловилась только в верховьях плесов и в устьевых областях рек и ручьев.

В очередной раз очень низкий уровень наблюдался в 1996 г., когда максимальная отметка была достигнута в июне и составляла всего 99.75 м, что на 2.25 м ниже уровня НПУ (Современное состояние ..., 1997). Вследствие такого низкого уровня в мае в водохранилище оказались незалитыми 854 км² мелководий, т.е. нерестилища на акватории водохранилища полностью отсутствовали. Незалитой оказалась растительность и в притоках водохранилища. Относительно приемлемые для воспроизводства участки фитофильных рыб сохранились лишь в верховьях рек на мелководных разливах, но их доля была очень небольшой.

Среди фитофильных видов рыб наиболее успешно отнерестились рыбы с поздне-весенним нерестом — уклейка и густера, поскольку к моменту начала их нереста на мелководьях появилась свежая растительность. В то же время для ранненерестующих видов (язя, щуки, синца и леща) исследуемый год был малопродуктивен. Среднее количество отловленной молоди за один замет мальковой волокушей в многоводном 1995 г. составляло 2360 экз., а в 1996 г. — только 165 экз., что свидетельствует о низком уровне пополнения в 1996 г.

Сходная ситуация наблюдалась и в 2014 г, когда наполнение водохранилища проходило по третьему типу и максимальная отметка была достигнута в мае, но составляла 100.6 м, что на 1.2 м ниже уровня НПУ. Прибрежные нерестилища на основной акватории водохранилища не были залиты. До нижней кромки зарослей вода не дошла более чем на 1 м, т.е. в соответствии с таблицей 3.2 прибрежные нерестилища на основной акватории водохранилища практически отсутствовали. Если средняя многолетняя плотность молоди на прибрежных биотопах составляла 1.1 экз./м², то в 2014 маловодном году — только 0.5 экз./м², т.е. вдвое меньше. В этом году на прибрежных участках полностью отсут-

ствовала молодь щуки и судака, а плотность молоди леща была в 220 раз ниже, чем средняя многолетняя (табл. 3.4). Доминировала молодь плотвы, поскольку этот вид отличается низкой требовательностью к качеству нерестового субстрата, а также молодь уклейки, численность которой почти в 4 раза превысила среднюю многолетнюю. Это связано с тем, что уклейка нерестится позже остальных фитофильных видов, когда появляется свежая водная растительность.

Таблица 3.4. Численность молоди (экз./м²) на прибрежных участках водохранилища — средняя многолетняя и в маловодном 2014 г.

Годы	Окунь	Жерех	Язь	Лещ	Щука	Плотва	Уклейка	Густера	Судак
Средние многолетние	0.08	0.14	0.24	0.22	0.01	0.25	0.03	0.07	0.01
2014	0.03	0	0.01	0.001	0	0.23	0.11	0.08	0

Анализ данных по эффективности нереста показал, что, как и в предыдущие маловодные годы, в 2014 г. возросла роль нерестилищ фитофильных рыб, расположенных в притоках Рыбинского водохранилища. Так, на устьевых участках притоков средняя многолетняя плотность молоди составила 6.1 экз./м². В 2014 г. ее снижение, по сравнению с прибрежными биотопами, было минимальным — до 5.8 экз./м². В то же время следует отметить, что в качественном отношении пополнение 2014 г. уступало среднему многолетним показателям, хотя разница была и не столь высокой, как в случае прибрежных участков. Так, плотность молоди леща была ниже в 6 раз, а щуки в 8 раз (табл. 3.5). Доминировали, как и на прибрежных участках, виды с низкой требовательностью к качеству нерестового субстрата — плотва и окунь, а также поздно нерестящиеся виды — уклейка и густера.

Таблица 3.5. Численность молоди (экз./м²) на устьевых участках притоков водохранилища — средняя многолетняя и в маловодном 2014 г.

Годы	Окунь	Жерех	Язь	Лещ	Щука	Плотва	Уклейка	Густера
Средние многолетние	2.27	0.11	0.44	0.54	0.08	1.67	0.26	0.76
2014	0.76	0	0.83	0.09	0.01	1.83	1.77	0.58

Поскольку годы с такими неблагоприятными условиями нереста в Рыбинском водохранилище достаточно редки, их влияние на численность популяций фитофильных рыб нивелируется предшествующими и последующими поколениями со средней и высокой численностью. Тем более что все фитофильные рыбы Рыбинского водохранилища относятся к длиннопериодическим видам. Кроме того, даже при небольшом количестве выклюнувшейся молоди ее выживаемость может оказаться

высокой, поскольку ослабевают конкуренция за пищу, а скопления с низкой плотностью менее привлекательны для хищников. В результате даже в относительно маловодный год поколение может оказаться средним по численности.

В советское время колхозам, занимающимся рыбным промыслом на водохранилищах, вменялась в обязанность ежегодная постанковка искусственных нерестилищ, представлявших собой круглый плоский проволочный каркас диаметром около 70–80 см с заплетенными в нем пучками спутанной капроновой лески. В 1970-е гг. на Рыбинском водохранилище их выставлялось до 100 тыс. штук. При нехватке искусственных нерестилищ вырубали словый лапник, связывали его в веники, утяжеляли камнями и помещали в воду. Однако уже тогда подобные мероприятия подвергались определенной критике, поскольку установка искусственных нерестилищ в годы с достаточной отметкой уровня была бесполезной тратой сил и средств.

В маловодные годы, даже при таком количестве выставляемых конструкций, их суммарная площадь составляла доли процента от требуемых нерестовых площадей. В результате наблюдалось переуплотнение кладок икры при использовании одних и тех же нерестилищ множеством производителей разных видов рыб. При обследовании искусственных нерестилищ в маловодные годы отмечалось, что икра отложена на них в несколько слоев и полностью покрыта сапролегнией, что исключало наличие в ней живых икринок.

Уровень максимального весеннего наполнения — только один из факторов, способных сыграть определяющую роль в формировании урожайности рыб Рыбинского водохранилища. Многие авторы (Ильина, Гордеев, 1972; Поддубный и др., 1984) утверждают, что гораздо чаще негативная ситуация создается в результате несвоевременного достижения максимального весеннего наполнения. При ежегодном предпаводковом снижении уровня опоздание с последующим весенним наполнением имеет более критическое значение, чем величина достигнутого затем максимального уровня. Особенно актуальна эта проблема в маловодные годы, когда паводковых вод не хватает для быстрого наполнения водохранилища. В первую очередь от этого страдают виды, нерестящиеся в апреле – начале мая. В Рыбинском водохранилище это щука, язь, окунь и синец.

Недостаток нерестилищ из-за низкого уровня или несвоевременного заливания растительности при наступлении нерестовых температур приводит к перезреванию икры в результате задержки нереста. Это отражается на ее качестве и может закончиться резорбцией невыметанной икры у самок.

Сопоставление величины площади эффективных нерестилищ в отдельные годы с количеством самок леща и синца с резорбирующей икрой, показывает, что уровненный режим и связанная с ним площадь нерестилищ оказывали существенное влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов в Рыбинском водохранилище (Поддубный и др., 1984). Недостаток нерестилищ приводил к тому, что большая часть самок не принимала участия в размножении, и урожайность молоди в такие годы была, как правило, низкой. Например, в 1952 г. при очень низком уровне, не наблюдавшемся перед этим уже в течение шести лет, оказались незалитыми более 700 км² побережья, благодаря чему были осушены все площади, пригодные для нормального нереста фитофильных рыб (Васильев, 1955). В связи с создавшимся положением в конце июня в неводных уловах среди половозрелых самок леща, синца, густеры и язя оказалось от 30 до 50% особей с невыметанной, начавшей перерождаться икрой. Сеголетки карповых и щуки встречались осенью этого года в весьма ограниченном количестве.

В исключительно маловодные 1972 и 1973 гг. количество самок леща и синца с резорбирующей икрой было очень большим (Поддубный и др., 1984). Так, в 1972 г. их доля у леща в водохранилище в среднем составила 31% от общего количества участвующих в нересте, у синца — 73%; в 1973 г. у леща — 31.2%, у синца — 60.5%. При этом наблюдалась достоверная корреляция между площадью эффективных нерестилищ и количеством самок с резорбирующей икрой — как у леща ($r = -0.58$; $F = 11.09$; $p < 0.01$), так и у синца ($r = -0.49$; $F = 4.01$; $p < 0.05$). Эта зависимость сохранялась до конца 1970-х гг.

С 1977 г. начался многоводный период, когда крайне мала вероятность полного обсыхания зарослей вдоль нижней кромки зарастания, где нерест наиболее эффективен. Поэтому площадь нерестовых площадей стала меньше зависеть от умеренных колебаний весеннего уровня, в результате чего встречаемость самок с резорбирующей икрой стала единичной.

Снижение зависимости эффективности нереста от колебаний уровня в наступивший многоводный период привело лишь к относительной стабилизации урожайности поколений фитофильных рыб. Значимые изменения этого показателя в разные годы наблюдаются и в настоящее время. Связано это с тем, что влияние уровня на эффективность воспроизводства запасов фитофильных рыб весьма разнообразно и не ограничивается только отметкой весеннего наполнения.

В связи с этим Л.К. Ильина и Н.А. Гордеев (1980) отмечают, что попытка вывести какие-либо зависимости урожайности поколения от уровня наполнения водохранилища не дала ожидаемого результата.

Так, полученные ими коэффициенты корреляций между урожайностью поколений леща Рыбинского водохранилища и максимальным уровнем, годовым притоком, летней суммой тепла и уровнем на 10 мая (начало нереста) за период с 1950 по 1973 гг. составили соответственно 0.48, 0.45, 0.22 и 0.50.

Несколько иного мнения о связи урожайности поколения и уровня наполнения водохранилища придерживались А.Г. Поддубный с соавторами (1984). Ими исследовано воздействие уровня на урожайность ранней молоди. По их данным ведущими факторами, оказывающими влияние на урожайность ранней молоди, являются уровень и температурный режим, с коэффициентом множественной корреляции между урожайностью, уровнем и температурой равным -0.93 . При этом главная роль принадлежит уровенному режиму, определяющему площади залития нерестилищ (коэффициент парной корреляции $r = 0.86$), роль же температурного режима во время нереста сравнительно мала ($r = -0.37$). За весь период наблюдений максимальная урожайность молоди всегда совпадала с залитием больших площадей нерестилищ. Определяющее влияние оказывает уровень и на резорбцию икры у самок леща ($r = -0.91$), влияние температуры значительно меньше ($r = -0.16$). Резорбция икры у синца связана с уровнем в гораздо меньшей степени ($r = -0.57$), но в данном случае усиливается влияние температурного фактора ($r = -0.60$).

По мнению А.Г. Поддубного с соавт. (1984), такой высокий коэффициент множественной корреляции позволяет использовать значения уровня и температуры для прогнозирования рыбохозяйственного потенциала водохранилищ.

Уровень значимости этих факторов для ранней молоди, численность которой оценивается в течение первого месяца жизни, вполне ожидаем. Однако он не в полной мере отражает их влияние на урожайность, поскольку в дальнейшем этой молоди предстоит пережить ряд сезонных изменений уровенного режима, что может существенно повлиять на ее численность по достижении годовалого возраста.

В зависимости от режима уровня (месячного, сезонного, годового) его негативное воздействие на урожайность нового поколения рыб может проявиться практически на любой стадии онтогенеза. Например, благоприятный уровень для нереста может смениться неблагоприятным уровнем для нагула или зимовки молоди, и наоборот. Иными словами, урожайность фитофильных видов рыб определяется особенностями уровенного режима водохранилища в течение всего года (Поддубный и др., 1984). Так, в результате снижения уровня в период развития икры, причем даже кратковременного, часть нерестилищ может обсыхать с отложенной на них икрой; резкий сброс воды в летне-

осенне-зимний период вызывает гибель молоди в отшнуровавшихся водоемах; значительная сработка уровня в зимний период может приводить к появлению заморных явлений. Уровненный режим на ранних этапах развития оказывает определенное влияние на обеспеченность молоди пищей и ее доступность для хищников, что также сказывается на жизнестойкости и выживаемости молоди.

Гораздо более обоснованной представляется оценка влияния показателей уровня режима на урожайность поколений фитофильных рыб, рассчитанная по количеству молоди на более поздних стадиях развития. Для данного анализа были использованы показатели, значимость которых отмечалась авторами работ по проблеме влияния уровня режима на урожайность рыб Рыбинского водохранилища (Поддубный, 1960, 1971; Ильина, Гордеев, 1970; Ланге, Дмитриева, 1973; Ильина и др., 1978; Володин, 1979; 1980; Поддубный и др., 1984; Герасимов, Поддубный, 1999; Современное состояние ..., 1997). Это максимальный уровень (H_m), выраженный в абсолютных отметках (м); время достижения максимального уровня (T_m), отсчитываемое в днях от 1 января; начало летней сработки уровня (T_c), отсчитываемое в днях от 1 мая; скорость летней сработки уровня (V_c), за период с момента начала сработки до конца июля (см/сут); минимальный уровень сработки в подледный период (H), выраженный в абсолютных отметках (м); время достижения минимального подледного уровня (T), отсчитываемое в днях от 1 января; суммарное тепло, накапливаемое водной массой за безледный период (Θ , градусодни). Данные по урожайности четырех фитофильных видов рыб Рыбинского водохранилища были взяты из архивов лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН.

На основе корреляционного анализа были получены коэффициенты парной корреляции между этими показателями и урожайностью рыб. Анализ коэффициентов корреляции показал слабую зависимость урожайности от показателей уровня режима ($r < 0.4$). Причина в том, что каждый из перечисленных факторов в разные годы может оказать критическое воздействие на процесс формирования численности конкретного поколения рыб. В один год этим фактором может стать недостаточный уровень наполнения водохранилища, а на следующий — чрезмерная зимняя сработка или холодная весна и т.д.

Поэтому в дальнейшем использовался метод пошаговой регрессии, с помощью которого были получены уравнения множественной регрессии с упорядоченными по степени предсказывающей способности показателями уровня режима:

$$\begin{aligned} \text{для леща} &— L_c = -821 - 17V_c + 0.06 \Theta + 7 H_m + 0.3 T_c (R^2 = 0.75; E = \pm 10), \\ \text{для плотвы} &— P_l = 814 - 24H + 19V_c + 14 H_m + 0.5\Theta + 0.3T_c (R^2 = 0.96; E = \pm 6), \\ \text{для синца} &— C_n = -399 + 13 H_m - 0.7T_m + 15 V_c - 8H (R^2 = 0.71; E = \pm 16), \\ \text{для судака} &— C_y = 820 + 35 V_c - 0.5 T_c - 8H (R^2 = 0.79; E = \pm 13). \end{aligned}$$

В результате этой операции для каждого вида были получены модели, объясняющие от 71 до 96% дисперсии зависимой переменной. Применение пошаговой процедуры показало, что для разных видов рыб значимыми являются разные наборы показателей уровня режима.

Нерестовый период. Отсутствие четкой схемы регулирования уровня режима в Рыбинском водохранилище, в частности летнего понижения НПУ, привело к исчезновению большей части естественных нерестилищ. В результате постоянного воздействия волн на прибрежную зону на месте нерестилищ возникли обширные песчаные пляжи, которые даже при длительном осушении зарастают слабо. Поэтому в качестве нерестилищ фитофильные виды используют в основном остатки прошлогодней водной растительности, которая развивается при длительном обводнении мелководий в год, предшествующий нересту. Это относительно узкая полоса укорененных растительных остатков вдоль верхней границы осушаемой зоны водохранилища.

В маловодные периоды площадь нерестилищ, в зависимости от водности конкретного года, может колебаться от 100 до 0 км². В многоводные периоды практически каждый год фитофильные рыбы бывают обеспечены нерестилищами, но ежегодные колебания площади, тем не менее, имеют место. Это и обуславливает наличие достаточно тесной связи между площадью нерестилищ и уровнем водохранилища, которая проявляется независимо от водности рассматриваемых лет.

От уровня весеннего наполнения зависит площадь нерестилищ в системе нерестовых биотопов (зарастающее побережье в открытой части водохранилища; устья притоков в зоне подпора и заостровные участки; речные участки притоков). Чем ниже уровень весеннего наполнения, тем выше роль речных участков притоков.

Кроме того, для создания соответствующих условий нереста необходима синхронность сроков созревания половых продуктов у рыб и времени весеннего обводнения зарастаемых мелководий. Иными словами, подъем уровня воды в водохранилище должен сочетаться прежде всего с температурой воды, как фактором, определяющим степень готовности рыб к нересту. Только в этом случае производители в достаточной мере обеспечены нерестовым субстратом, а молодь — нагульными площадями. Это в равной степени относится и к нерестилищам, которые расположены на реках, питающих водохранилище, поскольку и уровень залития речных нерестовых площадей в определенной мере зависит от уровня подпора водохранилища.

Следовательно, в нерестовый период основное влияние на урожайность фитофильных видов оказывают отметка достигнутого уровня и время его достижения (Поддубный, 1960; Ильина, Гордеев, 1970,

1980; Ильина и др., 1978; Поддубный и др., 1984; Ривьер, Баканов, 1984; Современное состояние ..., 1997; Герасимов, Поддубный, 1999).

Проведенный анализ показал, что наибольшую роль показатели максимального уровня и времени его достижения играют в формировании урожайности синца. Это связано с тем, что синец приходит на нерест первым из указанных видов рыб, и время достижения максимального уровня для него наиболее актуально. В меньшей степени от этих показателей зависит урожайность плотвы, которая нерестится позже синца. Кроме того, из всех перечисленных видов карповых плотва наименее требовательна к качеству нерестового субстрата. Поэтому для плотвы показатель максимального уровня — третий по значимости параметр уравнения, а время достижения — последний. Еще позднее нерестится лещ, в это время подъем воды в водохранилище практически заканчивается, и для него определяющим показателем становится значение максимального уровня, которое характеризует степень залития нерестового субстрата.

В отличие от вышеупомянутых карповых, у судака ни один из этих показателей не играет существенной роли в формировании урожайности, поскольку этот вид не использует для нереста зарастаемые мелководья. По данным А.Г. Поддубного (1971), в Центральном плесе Рыбинского водохранилища субстратом для нереста судака служат размытые кромки торфяных сплавин, корневища мертвых деревьев и кустарников на глубинах от 1.5 до 6 м. Несколько иная ситуация наблюдается при нересте судака в притоках. В этом случае оптимальным является такой уровень, который обеспечивает заливание речных нерестилищ (для Рыбинского водохранилища — не ниже отметки 100 м). У судака, как и у леща, относительно поздний нерест, в это время подъем воды в водохранилище, в подавляющем большинстве случаев, уже заканчивается на более высокой отметке, поэтому указанные показатели не оказывают существенного воздействия на урожайность судака.

Нагульный период. В период нагула изменение уровня может повлиять на условия питания рыб. Например, сработка уровня приводит к уменьшению площади нагульных местообитаний молоди в прибрежных зарослях макрофитов, где помимо богатейших запасов кормовых беспозвоночных она находит и убежище от хищников. Изменение уровня является побудительной причиной к миграции молоди на другие местообитания, условия для питания на которых могут оказаться хуже (Ильина, 1968 *а, б*, 1978). Наиболее серьезные негативные последствия наблюдаются, когда в результате понижения уровня заросшие мелководья покидает молодь, не достигшая необходимых кондиций для обитания вне зоны водной растительности.

Кроме того, колебания уровня негативно сказываются на обилии кормовых беспозвоночных в зоне осушения водохранилища. При сработке уровня мелководья обсыхают, что приводит к гибели организмов бентоса. При отсутствии летней сработки уровня (II и IV типы колебания уровня — Буторин, 1963, 1969) падение уровня происходит уже подо льдом. При этом ледовый покров опускается на дно и примерзает к грунту, а всплывая весной отрывает верхний слой грунта, где находятся покоящиеся стадии кормовых беспозвоночных. В ряде случаев может происходить «выпахивание» ложа дрейфующими ледяными полями. Все это губительно действует на донную фауну мелководий, поскольку при последующем весеннем повышении уровня воды не все бентосные организмы способны быстро восстановить свою численность (Константинов, 1969). Связь между биомассой бентоса на мелководьях крупных водохранилищ и колебаниями уровня воды может быть весьма тесной ($r = -0.71$) (Ривьер, Баканов, 1984).

Преждевременное снижение уровня приводит к раннему выносу молоди из зарослей литорали, что способствует повышению ее доступности для пелагических хищников, в первую очередь для судака и окуня. Показано, что при раннем июньском снижении уровня в питании судака и окуня присутствует значительное количество молоди плотвы и леща, в благоприятных условиях предпочитающей держаться среди зарослей макрофитов. При высоком же уровне в основном потребляется молодь, нагуливающаяся в пелагиали водохранилища (табл. 3.6).

Таблица 3.6. Встречаемость молоди или мелких рыб в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища в годы с различным уровнем наполнения

Вид	Низкий уровень		Высокий уровень	
	судак	окунь	судак	окунь
Лещ 0+	—	+	—	—
Плотва 0+	+	+	—	—
Окунь 0+	+	+	+	+
Ерш	—	—	+	+
Судак 0+	—	+	—	—
Снеток	+	—	+	+
Ряпушка	—	—	+	—

Роль зарослей как субстрата, способствующего выживанию молоди рыб под прессом хищника, была подтверждена как в эксперименте, так и в естественных условиях (Герасимов, Линник, 1993; Герасимов, Поддубный, 1999; Герасимов, 2007).

Проведенные в лабораторных условиях эксперименты с окунем (2+) показали, что в искусственных зарослях эффективность охоты оку-

ня за сеголетками плотвы определяется плотностью зарослей. Регрессионный анализ выявил наличие обратной зависимости между плотностью зарослей и интенсивностью питания окуней (табл. 3.7).

Таблица 3.7. Параметры уравнения, описывающего зависимость интенсивности питания окуня от густоты растительности в аквариуме

<i>n</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
44	-1.02	8.25	-0.776	< 0.05

Это же справедливо и для других хищников, посещающих для охоты заросшие мелководья (судак, берш, жерех, чехонь и язь). Характерный для них способ охоты, предусматривающий погоню за жертвой, становится малоэффективным в густых зарослях макрофитов.

Единственный хищник, у которого отсутствует подобная зависимость — щука. В эксперименте была даже отмечена тенденция к увеличению интенсивности питания при возрастании плотности макрофитов, что неудивительно, поскольку речь идет о хищнике, который является облигатным засадчиком. Полученные нами результаты говорят о слабой зависимости эффективности охоты щуки от плотности зарослей. Тактика щуки в присутствии растительного (маскирующего) субстрата, заключающаяся в неожиданном броске из засады, избавляет ее от необходимости преследовать убегающую жертву, что малоэффективно в условиях зарослей макрофитов, где ограничена видимость и стеснен маневр.

В эксперименте проверялись и данные о том, что окунь, который охотится как хищник-угонщик, в плотных зарослях макрофитов может применять и тактику хищника-засадчика (Фортунова, Попова, 1973). В результате было показано, что при достижении в эксперименте определенной плотности зарослей происходит достоверное увеличение интенсивности питания окуня ($p < 0.05$). Очевидно, что наблюдаемое повышение интенсивности питания окуня в густых зарослях объясняется его переходом на более эффективный в данных условиях способ охоты — из засады. Тем не менее у окуня, в отличие от щуки, даже при охоте из засады сохраняется элемент преследования жертвы (Кашин и др., 1977). Поэтому при дальнейшем повышении плотности зарослей происходит дальнейшее снижение интенсивности питания.

Сходные результаты были получены при исследовании питания окуня в естественных условиях. В зарослях макрофитов по мере их разрастания в течение вегетативного сезона увеличивается сложность их пространственной структуры: высота над дном, проективное покрытие, число листьев и боковых побегов. В результате, независимо от вида макрофита, в зарослях происходит уменьшение доступности кормовых организмов и, как следствие, снижение эффективности питания рыб.

Особенно четко это проявляется у хищников, которые питаются жертвами, отличающимися высокой подвижностью и развитым защитным поведением.

У окуня, питающегося среди растительности, к концу сезона было отмечено снижение численности ($p < 0.05$) и изменение размерного состава (Герасимов, Линник, 1993; Герасимов, Поддубный, 1999; Герасимов, 2007). В течение сезона непрерывно возрастала численность мелких особей размерной группы 13–18 см, а к августу окуни этой группы в зарослях стали доминирующими. Одновременно снижалась численность более крупных окуней. При этом к концу сезона у окуней всех размерных групп в зарослях макрофитов снижалась доля рыбной пищи. Объяснялось это уменьшением ее доступности в условиях возрастающей плотности зарослей. В результате крупные окунихиитофаги к концу сезона переместились в сублитораль, где активно хищничали, охотясь за молодь у нижней границы зарослей и в пелагиали. Окуни размерной группы 13–18 см и мелче, основу питания которых составляли беспозвоночные, продолжали оставаться в зарослях. С одной стороны, это спасало их от хищников, с другой — они имели обильную кормовую базу, состоящую из личинок насекомых и ракообразных.

Вышеизложенное доказывает, что заросли макрофитов выполняют функцию защитного субстрата, защищая молодь рыб от выедания такими массовыми хищниками, как окунь, судак, берш, чехонь и язь. Снижение уровня, особенно на ранних стадиях развития молоди, вынуждает ее к выходу из зарослей и, как следствие, приводит к массовому истреблению хищниками. В такие периоды раннюю молодь активно потребляют и «нехищные» виды — уклейка, плотва, густера и др.

Таким образом, сроки начала сработки уровня оказывают существенное влияние на формирование урожайности фитофильных рыб. Вместе с тем в приведенных уравнениях регрессии показатель «начало летней сработки уровня» играет существенную роль только для леща и судака. Синец и плотва, для которых данный параметр оказался незначимым, нерестятся раньше леща и имеют гораздо более высокий темп роста на ранних этапах онтогенеза. В результате к моменту средней многолетней даты начала сработки уровня они и за пределами зарослей достаточно обеспечены пищей, имеют крупные размеры и необходимые навыки для эффективной обороны от хищников.

Молодь леща, который нерестится вслед за синцом и плотвой, имеет более низкий темп роста и приобретает необходимые кондиции для обитания вне зарослей позже. Поэтому ранняя сработка уровня ухудшает условия нагула его молоди и увеличивает смертность от воз-

действия хищников. Отрицательное значение параметра в уравнении говорит о том, что для леща более благоприятны годы с поздним началом сработки уровня водохранилища.

Это подтвердили и эксперименты, проведенные на участках литорали, отделенных от остальной акватории водохранилища дамбами, куда пропускали производителей леща для нереста. После нереста водопропускные сооружения закрывались и уровень в этих водоемах уже не зависел от колебаний уровня в водохранилище. Тем самым осуществлялась искусственная задержка молоди на заросших мелководьях. В годы с ранним понижением уровня это позволяло получить молодь с гораздо более высокими показателями весового и линейного роста, чем в водохранилище (табл. 3.8). Данный эффект менее заметен в годы с высоким и устойчивым уровнем воды в водохранилище (табл. 3.8).

Таблица 3.8. Сравнение веса и длины сеголетков леща из обвалованного водоема и водохранилища

Показатель	n	Средние значения		Разница средних	Коэффициент вариации	
		Вдхр.	Обвалованный водоем		Вдхр.	Обвалованный водоем
А — поздняя сработка уровня						
Масса, г	100	2.01	2.05	0.04	14	6
Длина, мм	100	45	46	1	30	10
Б — ранняя сработка уровня						
Масса, г	60	1.47	1.99	0.52 ($p < 0.05$)	10	5
Длина, мм	60	39	44	5 ($p < 0.05$)	22	11

Отрицательная корреляция урожайности судака со временем начала летней сработки уровня объясняется тем, что его молодь не нагуливается в зарослях макрофитов, предпочитая незаросшие участки акватории (Ланге, Дмитриева, 1973; Ильина и др., 1978; Современное состояние ..., 1997). При раннем понижении уровня, вызывающем отток воды из заросшей литорали, на открытые участки мелководий поступает большое количество зарослевого планктона и ранней молоди карповых, что значительно улучшает условия нагула судака и способствует переходу большей доли его пополнения на питание рыбой. Это приводит к снижению уровня каннибализма и увеличивает выживание в зимний период.

Ранний выход молоди из зарослей может привести и к определенным изменениям в генетической структуре пополнения. Нами были проведены эксперименты с целью исследования влияния хищника (окуня) на генетическую структуру экспериментальной популяции жертв (леща) в отсутствие и в присутствии растительного субстрата

(Герасимов, Слынько, 2000, 2001). Генетическая структура экспериментальной популяции жертвы была представлена двумя группами особей, генотипы которых содержали разные аллели полиморфного локуса пероксидазы, маркирующие различия в плавательной способности (особи с алллем ПО100 обладают повышенной плавательной способностью, см. глава 5, раздел 5.5).

Действие отбора и его характер определялись по изменениям величин относительной приспособленности (табл. 3.9).

Таблица 3.9. Относительной приспособленности в ситуации без субстрата (А) и с субстратом (В) в группах леща с разной концентрацией аллелей ПО79 и ПО100

Группа рыб	Относительные приспособленности генотипов (W)
А–1 без субстрата $W_{\text{hom}}^{79} < W_{\text{hom}}^{100}$	$W_{\text{hom}}^{79} = 0.299$ $W_{\text{hom}}^{100} = 1.000$
А–2 без субстрата $W_{\text{hom}}^{79} > W_{\text{hom}}^{100}$	$W_{\text{hom}}^{79} = 0.443$ $W_{\text{hom}}^{100} = 0.750$
В–1 с субстратом $W_{\text{hom}}^{79} < W_{\text{hom}}^{100}$	$W_{\text{hom}}^{79} = 1.000$ $W_{\text{hom}}^{100} = 0.750$
В–2 с субстратом $W_{\text{hom}}^{79} > W_{\text{hom}}^{100}$	$W_{\text{hom}}^{79} = 0.625$ $W_{\text{hom}}^{100} = 1.000$

Соотнося характер отбора и его направление в различных группах с концентрацией аллелей ПО79 и ПО100, мы приходим к следующим выводам:

1. В отсутствие субстрата в группах А–I и А–II, независимо от соотношения особей, содержащих указанные аллели, отбор в обоих случаях был направлен против особей с аллелем ПО79, которые обладают пониженной плавательной способностью.
2. В присутствии субстрата в группе В–I в случае избытка аллеля ПО79 ($ПО79 > ПО100$) наблюдается направленный отбор против данного аллеля, т.е. происходит процесс преимущественного выедания рыб с наиболее массовым генотипом, в данном случае — содержащих аллель ПО79.
3. В присутствии субстрата в группе В–II при $ПО79 < ПО100$. Отбор направлен против аллеля ПО100, т.е. преимущественно выедались также особи с наиболее массовым генотипом.

Таким образом, четкая дифференциация популяций жертвы по исследованным аллелям под воздействием хищника прослеживалась лишь в отсутствие субстрата, когда селективным преимуществом обладал один из генотипов леща, отличающийся достоверно большей плавательной способностью.

В присутствии растительного субстрата окунь придерживался тактики хищника-засадчика, в этом случае повышается доля случайности в потреблении жертвы, т.е. прежде всего выедаются особи с наиболее массовыми генотипами.

Следовательно, в отсутствие субстрата под действием хищника происходит глубокая и закономерная перестройка генотипической структуры популяции, способная привести к утрате определенных генотипов, т.е. к снижению полиморфизма. В присутствие же субстрата воздействие хищника не вызывает существенных сдвигов в структуре и изменение последней происходит по стохастическим законам.

Позднее и замедленное снижение уровня в конце летнего периода также может оказать негативное воздействие на пополнение.

В начальный этап формирования ложа водохранилища на площади дна между отметками уровня 102–100 м сохранялось множество углублений, из которых 20–25% после снижения уровня ниже определенной отметки теряли связи с акваторией водохранилища (Поддубный, 1960). Это приводило к тому, что в отшнурованных водоемах оставалось много молодежи, которая погибала в результате осушения или заморных явлений.

Исследования А.Г. Поддубного (1960) показали, что суммарная гибель молодежи и частично взрослой рыбы (плотва, щука, язь) в отшнурованных водоемах литорали Рыбинского водохранилища может достигать 6% от общей численности. В этих условиях в большей степени страдала молодежь щуки — 65.3% от общего числа погибших, молодежь окуня составляла 19%, плотвы — 9.6%, налима — 1.4%, молодежь прочих видов — 4.7%.

Несмотря на произошедшую в течение всего времени существования водохранилища нивелировку дна мелководий под действием волнения и заиления, данная проблема существует и в настоящее время. Большинство мелководий водохранилища превратились в песчаные пляжи с плавным понижением дна. Исключение составляют речные плесы водохранилища, где из-за их небольшой ширины по сравнению с центральным плесом гидродинамические воздействия (волнение, ветровые течения) не имеют столь высокой интенсивности. В связи с этим рельеф дна остался сложным, с большим количеством прибрежных локальных понижений дна. Именно на этих участках находятся наиболее эффективные нерестилища, которые после выклева используются ранней молодежью и для нагула. При понижении уровня эти участки отшнуровываются от основной акватории. В дальнейшем они постепенно осушаются, на оставшихся обводненных участках развивается дефицит кислорода, и все это приводит к гибели оставшейся здесь молодежи.

Плотва и синец при понижении уровня отходят от берега, но продолжают оставаться вблизи уреза. Поэтому при медленной сработке их молодь задерживается в остаточных водоемах на литорали и впоследствии погибает. Как отмечалось выше, молодь плотвы составляет до 10% от общего числа погибших рыб.

При медленной сработке в конце августа – начале сентября лещ, в отличие от синца и плотвы, активно покидает мелководья, переходя на более глубокие участки литорали и сублиторали, и больше на мелководья он не выходит. В связи с этим молодь леща в меньшей степени подвержена опасности обсыхания или гибели от замора в остаточных водоемах.

Молодь судака, придерживающаяся относительно глубоких участков сублиторали, при быстром снижении уровня сразу уходит в открытую часть водоема (Современное состояние ..., 1997), благодаря чему не подвержена опасности обсыхания или гибели от замора в остаточных водоемах.

Предзимовальный и зимовальный периоды. В водохранилищах большое влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов оказывает режим сработки уровня в осенне-зимний период (Поддубный, 1960; Современное состояние ..., 1997). В приведенных выше уравнениях регрессии процесс сработки водохранилища описывался следующими показателями: минимальным уровнем сработки и временем достижения минимального уровня.

Глубокая зимняя сработка уровня (приближающаяся к мертвому объему водохранилища) приводит к серьезным нарушениям режима зимовки рыб. Перемещения особей, вызванные снижением уровня воды, требуют дополнительных затрат энергии. В свою очередь, повышение двигательной активности рыб делает их более заметными и, соответственно, более доступными для хищников. Кроме того, во вновь образующихся отшнурованных водоемах происходит гибель рыбы от дефицита кислорода (Поддубный, 1960; Современное состояние ..., 1997).

Для плотвы значимым параметром является минимальная отметка подледного снижения уровня. Плотва зимует в непосредственной близости от уреза и вынуждена менять место зимовки по мере снижения уровня, перемещаясь на участки с максимальной толщиной иловых отложений. Отрицательная зависимость урожайности этого вида от показателя зимней отметки уровня, скорее всего, определяется кислородными и температурными условиями, формирующимися на участках с высоким содержанием разлагающейся органики в подледный период. Кроме того, по данным Т.Н. Курдиной и Н.В. Буторина (1968), при сработке уровня в подледный период на мелководные участки поступают обескислороженные грунтовые воды, и при очень

медленном водообмене содержание кислорода снижается до значений 0.1–1.0 мг/л, что особенно критично при относительно высоких придонных температурах.

Судак и синец менее зависимы от этого параметра, чем плотва, поскольку ведут преимущественно пелагический образ жизни и в меньшей степени страдают от недостатка кислорода в придонных слоях. С другой стороны, выход молоди синца из придонных слоев, где развиваются условия с дефицитом кислорода, на более глубокие участки, вызывает ее повышенную гибель от хищников.

Судак, продолжающий активно добывать пищу в подледный период, вынужден охотиться в местах зимовки молоди массовых видов рыб. Менее требовательный к содержанию кислорода, он не способен активно охотиться в условиях его пониженного содержания. Кроме того, зимние заморы на мелководьях приводят к массовой гибели потенциальных жертв судака.

Места зимовки леща на склонах русел затопленных рек гораздо находятся ниже отметки зимней сработки уровня (если она не достигает критических значений). На этих участках, расположенных ближе к руслу, гидродинамика более активна за счет стокового течения больших рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, и здесь формируется более благоприятный кислородный режим. Кроме того, в отличие от молоди плотвы и синца, более высокотелая молодь леща в этот период уже менее доступна, чем плотва или синец, массовым пелагическим хищникам — окуню и судаку.

В приведенном выше уравнении такой параметр, как «время достижения минимального уровня в подледный период (Т)», не оказался значимым ни для одного из рассмотренных видов. Отметка минимального уровня, которая в Рыбинском водохранилище достигается в подледный период, определяет такой критический для выживания молоди параметр, как содержание растворенного в воде кислорода. Отсутствие ветрового перемешивания при значительной сработке уровня быстро приводит к заморным явлениям и не важно, в течение какого времени развивается это явление — главное, что это сразу увеличивает вероятность массовой гибели молоди любого вида.

Показатель «суммарного тепла, накапливаемого водной массой за безледный период», не имеет прямого отношения к уровенному режиму, однако его роль в формировании урожайности отмечалась ранее рядом исследователей (Ильина, Гордеев, 1970; Поддубный и др., 1984; Современное состояние ..., 1997). При анализе методом пошаговой регрессии этот показатель оказался значимым только для леща и плотвы. Это объясняется тем, что на момент нереста леща и плотвы в реги-

оне Рыбинского водохранилища ежегодно отмечается похолодание, иногда очень сильное. Момент наступления, продолжительность и степень понижения температуры в значительной степени влияют на ход нереста, а также выживание икры и молоди указанных видов.

Таким образом, расчеты показали, что наибольшее влияние на урожайность рассмотренных видов оказывают следующие параметры уровня режима: максимальный уровень, время его достижения, начало летней сработки, скорость летней сработки и минимальный уровень сработки в подледный период.

Набор параметров и уровни значимости каждого из этих параметров для исследованных видов рыб сильно различаются и определяются особенностями их экологии. Основные различия в уровне значимости параметров весенне-летнего режима наполнения и сработки наблюдаются между рано нерестящимися (синец и плотва) и поздно нерестящимися (лещ) видами, а также отличающимся от них по экологии нереста судаком.

Из числа рассмотренных видов рыб существующий уровеньный режим водохранилища в наибольшей степени соответствует биологии плотвы и судака. Весенний режим лимитирует урожайность синца, а летний — леща. Этот вывод можно распространить и на другие массовые виды фитофильных рыб. Сходное положение с синцом у язя и щуки, к группе леща можно отнести густера и уклейку. К видам, не лимитируемым уровнемным режимом, помимо плотвы и судака, следует отнести окуня и берша. Устойчивость последних к воздействию уровня режима объясняется также их меньшей требовательностью к нерестовому субстрату.

Поскольку режим уровня водохранилища регулируется человеком, вполне реальна определенная оптимизация этого процесса в целях рыбного хозяйства. С другой стороны, так называемое комплексное использование водохранилища, предусматривающее учет интересов других водопользователей (энергетика, судоходство и т.д.), не позволяет в полной мере оптимизировать уровеньный режим с целью оптимизации функционирования рыбного населения водохранилища.

Рыбинское водохранилище — водоем с сезонным, многолетним типом регулирования уровня. В разные годы величина его наполнения непостоянна и сработка полезного запаса воды также производится поразному (Ильина, Гордеев, 1972). Как уже было показано выше (Буторин, 1963, 1969; Ильина, Поддубный, 1963), все разнообразие наполнения и сработки водохранилища можно свести к 4 основным типам, каждый из которых определенным образом влияет на условия размножения, а, следовательно, и на численность поколения конкретного го-

да. Многолетние наблюдения подтвердили, что оптимальный уровень режим для рыбного хозяйства предусматривает максимальное весеннее наполнение водохранилища, поддержание постоянного горизонта во время нереста рыб, июльскую сработку на 1 м и повторное снижение уровня на 1 м перед ледоставом. Такой режим обеспечивает нормальный нерест и нагул личинок на ранних стадиях, летование прибрежной зоны, зарастание ее прибрежной водной растительностью, т.е. подготовку субстрата к будущему году и скат молоди из прибрежной зоны на более глубокие участки для зимовки. Летнюю сработку на 1 м для зарастания мелководий с целью улучшения размножения рыб и повышения кормности водоема предлагали и раньше (Васильев, 1955; Захарова, 1955; Владимирова, 1955; Мордухай-Болтовской, 1955; Гинзбург, 1956; Тюрин, 1961).

Впервые заключение о существовании у рыб Рыбинского водохранилища урожайных и неурожайных поколений и о связи их появления с типом наполнения и сработки водохранилища было сделано на основании исследований возрастного состава в 1948–1949 гг. (Васильев, 1950). Последующие наблюдения это подтвердили (Васильев, 1955). Сопоставление данных по уловам «мелочи» с высотой весеннего уровня воды в водохранилище по отдельным годам показывало, что в годы, следующие за годами с уровнем, более высоким относительно предыдущего, неводные уловы молоди повышались. Так, вслед за первыми годами заполнения водохранилища (1941–1943), когда уровень каждого последующего года был выше предыдущего, количество молоди в уловах возрастало. В 1944 г. уровень был значительно ниже уровня 1943 г., а в 1945 г. — ниже всех предыдущих лет. После этого уловы молоди в 1946 и в 1947 гг. довольно резко снизились. В 1946 г. уровень подняли выше, чем во все предыдущие годы, а в 1947 г. была впервые достигнута проектная отметка. За этим последовала новая волна повышения количества молоди в неводных уловах.

В первые годы существования водохранилища, пока имели место ежегодные повышения уровня, ежегодно заливались новые пространства суши с остатками травостоя, что создавало благоприятную обстановку для нереста, развития икры и выживания молоди. После достижения проектного уровня аналогичная ситуация возникала при чередовании лет с низким и высоким уровнями, когда осушаемая зона, заросшая при низком уровне, в годы высокого уровня заливалась вновь (Васильев, 1955).

По мнению некоторых авторов, подобная схема регулирования уровня работала на Рыбинском водохранилище до 1960-х гг. (Ильина, Гордеев, 1972). В тот период на значительном протяжении прибрежной

зоны под защитой остатков затопленных лесов и торфяных сплавин еще сохранялись прежние грунты с большим количеством корневищ, семян и других зачатков прибрежно-водных растений. При летнем осушении прибрежной полосы или в годы с низким уровнем вся зона временного затопления покрывалась густой растительностью, охотно используемой рыбами на следующий год в качестве субстрата для откладки икры.

По мнению Л.К. Ильиной и Н.А. Гордеева (1972), применение указанной схемы регулирования уровня начиная с того периода и в последующие годы могло бы способствовать образованию на пологих берегах водохранилища мощной полосы береговой растительности, укрепляющей грунты и препятствующей размыву берегов. Кратковременное пребывание этой зоны под водой (1.5–2 мес.) от максимального подъема уровня до летнего сброса не приводило бы к ее уничтожению. Отдельные маловодные годы, ввиду редкой их повторяемости, не могли бы существенно ухудшить условий произрастания прибрежно-водной растительности. Тем самым, тогда еще можно было бы на значительных пространствах прибрежной зоны водохранилища сохранить естественные нерестилища, что способствовало бы поддержанию запасов фитофильных видов рыб на сравнительно высоком уровне.

Отсутствие требуемого регулирования уровня режима в Рыбинском водохранилище, в частности летнего понижения горизонта, привело к исчезновению большей части естественных нерестилищ (Ильина, Гордеев, 1972). По мнению этих авторов, ежегодное длительное пребывание мелководий под водой вызвало выпадение многих видов прибрежно-водной растительности, не выносящих длительного затопления. В результате разрушения затопленных лесов и постоянного воздействия волны на прибрежную зону на месте нерестилищ возникли обширные песчаные пляжи, которые даже при длительном осушении не зарастают. Площади естественных нерестилищ за период 1957–1967 гг. сократились с 232.2 до 18.4 км² (Ильина, Гордеев, 1970). В связи с этим, по их мнению, упала численность промысловых видов рыб. В случае своевременного введения регулирования уровня режима на Рыбинском водохранилище промысел можно было бы поддержать на более высоком уровне, не допустив резкого снижения запасов.

В итоге Л.К. Ильина и Н.А. Гордеев (1972) задают вопрос: «... что может дать сейчас применение предложенной ранее схемы регулирования уровня режима на Рыбинском водохранилище?» (с. 415). Первый пункт вышеприведенных рекомендаций — максимальное весеннее наполнение водохранилища — не утратил своего значения. Прибрежная растительность сохранилась только в закрытых заливах, в поймах малых рек и узкой полосой на защищенных участ-

ках речных плесов. Поэтому своевременное наполнение водохранилища весной до максимальной отметки продолжает оставаться важным элементом регулирования уровня в интересах рыбного хозяйства.

Второй пункт рекомендации — снижение уровня в июле на 1 м — уже не может дать нужного эффекта, так как обнажающиеся пески почти не зарастают, а возникающая на осушной зоне редкая растительность не сохраняется до весны следующего года.

Третий пункт — снижение уровня на 1 м перед ледоставом для выхода молоди из зоны растительности — для Рыбинского водохранилища также потерял актуальность, поскольку к осени существующая узкая полоса растительности, как правило, и без того осушается в результате постепенного летнего снижения уровня, которое происходит ежегодно.

Таким образом, предложенное ранее двойное снижение уровня летом и осенью не сможет улучшить воспроизводство рыбных запасов Рыбинского водохранилища при современном состоянии этого водоема, но приведет к значительным потерям электроэнергии. Потому в настоящий момент настаивать на его осуществлении в интересах рыбного хозяйства нецелесообразно (Ильина, Гордеев, 1972).

Примером тому может служить ситуация, сложившаяся в Рыбинском водохранилище в 1979 г. Отличительной чертой гидрологического режима в этом году явилось форсированное наполнение водохранилища, в результате которого уровень в конце 2-й декады мая оказался на 0.2 м выше проектной отметки. Это явление было необычным для водохранилища. Такой высокий уровень держался до конца июня. В результате были залиты площади, летовавшие 10 лет и заросшие травой и кустарником, что необычайно увеличило площади эффективных нерестилищ (на 2800 га). Как следствие, урожайность молоди в этот год была на порядок выше, чем в другие годы.

Таким образом, по мнению Л.К. Ильиной и Н.А. Гордеева (1972), уровненный режим во всех водохранилищах оказывает решающее влияние на воспроизводство рыбных запасов. Однако регулировать его в интересах рыбного хозяйства без ущерба, и весьма существенного, для других отраслей народного хозяйства не представляется возможным. Основное требование по стандартной схеме — холостой сброс больших объемов воды в сжатые сроки в середине лета и осенью — приведет к значительным потерям электроэнергии и неосуществимо при каскадном расположении водохранилищ.

Поэтому в сложившихся условиях необходимо отказаться от указанной схемы регулирования уровненного режима. В интересах

рыбного хозяйства целесообразно настаивать лишь на следующем (Ильина, Гордеев, 1972):

1. Избегать кратковременного понижения уровня во время нереста в Верхневолжских и других водохранилищах, где это не связано с необходимостью обводнения лежащих ниже нерестилищ.
2. Проводить осеннюю сработку воды в водохранилищах с постоянным летним горизонтом для осушения зоны прибрежной растительности перед ледоставом. Это мероприятие будет способствовать отходу молоди на более глубокие участки, предупреждению заморозов в подледный период в результате сокращения стока богатых гумусом вод с мелководий и, главное, предотвращению разрушения растительности льдом в период половодья.
3. Не допускать зимней сработки горизонта воды ниже предусмотренной проектом.

В более поздней публикации А.Г. Поддубный с соавт. (1984) подтверждают мнение Л.К. Ильиной и Н.А. Гордеева (1972) в отношении искусственного регулирования уровня Рыбинского водохранилища в интересах рыбного хозяйства, которое ранее неоднократно было рекомендовано ИБВВ АН СССР. Они также считали, что при сложившихся на мелководьях условиях подобное регулирование вряд ли сможет обеспечить быстрое восстановление рыбных запасов на уровне 1950-х гг., поскольку время упущено, первичные грунты в прибрежной зоне размыты и заменены песчаными пляжами, мало способствующими произрастанию водной растительности.

Особенности нереста рыб в Рыбинском водохранилище исследовались на всем протяжении его существования (Захарова, 1958; Персональная, 1960; Володин, 1966; Поддубный, 1971; Современное состояние ..., 1997). Следует отметить, что основные показатели экологии нереста — температура воды, выбор нерестового субстрата, сроки нереста — за этот период практически не изменились.

Фитофилы. В весенний период масса производителей фитофильных рыб оказывается сосредоточенной на участках акватории, примыкающих к мелководьям с остатками прошлогодней растительности, образуя преднерестовые скопления. По мере прогрева воды и достижения определенных для каждого вида нерестовых температур, производители выходят на заросшие мелководья и откладывают там икру. Сроки нахождения производителей разных видов на нерестилищах существенно перебиваются.

Щука размножается в литорали, откладывая икру преимущественно на осоку. В разные годы сроки нереста сильно варьируют. Самый ранний нерест был отмечен в 1951 и 1953 гг. (17 апреля), но в

случае холодной и затяжной весны нерест иногда начинается и в конце апреля. Продолжительность икрометания составляет 10–12 дней. Пороговая температура нереста щуки составляет приблизительно 4°C (Современное состояние ..., 1997).

В настоящее время в популяции щуки выделилась форма с более высоким нерестовым порогом (выше 10°C), икрометание у которой происходит в более поздние сроки, когда в водохранилище уровень стабилизируется на отметке, близкой к НПУ. Благодаря этой адаптации заметно увеличилось выживание молоди щуки, и с конца 1970-х гг. начали появляться средние по численности поколения (Современное состояние ..., 1997).

Кратковременное пребывание икры (на стадии вылупления) и личинок щуки при низких температурах, и даже промерзание воды, не приводят к гибели. Наиболее важным фактором смертности икры и личинок в водохранилище является обсыхание нерестилиц при сработке уровня воды. При температуре от 4.5 до 16.5°C развитие икры продолжается 10 дней.

Язь размножается в литорали водохранилища и притоках на участках с сухой растительностью, неподверженной гниению (Персональная, 1960). При высоком уровне икрометание происходит на затопленных мелководьях в заливах и перед устьями рек. Икра откладывается на прошлогоднюю осоку и нередко на ветки живого затопленного кустарника. При низком уровне язь заходит для икрометания в речки и мечет икру на их пойме и в русле, на затопленном хворосте и размытых корнях растений.

Подходит на нерест 18–20 апреля. Дружный кратковременный нерест длится в течение 2-х дней. При ранней весне нерест заканчивается уже к 26 апреля. В случае поздней и холодной весны ход язя к местам нереста отмечен в период с 27 апреля по 3 мая, а нерест продолжается с 1 по 13 мая. Температура воды на нерестилищах составляет 4.8–5°C, ее следует считать пороговой для нереста язя. При температуре воды 10–14°C продолжительность развития икры составляет 9–10 дней (Современное состояние..., 1997).

Окунь размножается на любом растительном субстрате. В теплую весну и при раннем затоплении нерестовых участков нерест окуня происходит в конце (27–29) апреля. При позднем наступлении весны и медленном подъеме уровня воды он продолжается с 3 по 13 мая, а в некоторые годы даже по 18 мая. Четкой зависимости начала нереста от температуры воды на нерестилищах не отмечено. Температура, при которой начинается нерест окуня, сильно варьирует — от 4 до 17°C. Даже при наличии подходящих условий нерест может начаться позд-

но — в конце апреля (при температуре 14–17°C). Однако известны случаи, когда нерест начинался и при температуре 4°C. Развитие икры при температуре воды 12–18°C происходит в течение 10–12 дней (Современное состояние..., 1997).

Синец размножается на растительных формациях осоки, манника и лисохвоста (Персональная, 1960). Продолжительность нереста — около недели, но в отдельные годы икрометание может растягиваться на срок до одного месяца. При ранней теплой весне начало нерестового хода синца отмечено 18 апреля. В массе синец подходит к берегам в конце апреля, основная часть производителей выметывает половые продукты в течение трех дней.

В затяжную холодную весну единичные особи с текучими половыми продуктами появляются в начале второй декады мая. Массовый нерест синца в этом случае наблюдается с 12 по 16 мая. Однако в отдельные годы нерест продолжался с 26 апреля по 17 мая. Хотя синец и нерестится ранней весной, но при довольно высокой температуре (10–11°C). Развитие икры при 7–10°C продолжается две недели (Современное состояние..., 1997).

Плотва имеет две формы — прибрежную растительную и мигрирующую моллюсковую (Поддубный, 1966 а). Размножаются обе формы в литорали.

Плотва является весьма неприхотливой рыбой в отношении нерестилищ. Это обстоятельство дает ей возможность использовать для икрометания все сколько-нибудь пригодные для нереста участки. Субстратом для нереста служит всевозможная растительность, живая и мертвая (затопленная луговая трава, обмытые корни, поваленные в воду деревья), поэтому нерестилищами плотва вполне обеспечена при любом уровне воды. Глубина нерестилища колеблется от 25 до 40 см.

В Рыбинском водохранилище плотва обычно нерестится в мае. Производители подходят на нерестилища приблизительно за неделю до нереста, который при теплой весне начинается 2–3 мая. В холодную весну массовый нерест наблюдается с 14 по 19 мая, а икрометание продолжается 5 дней. Нерест плотвы в разные годы прорекает в широком диапазоне температур воды 8–17°C. При колебаниях температуры от 6 до 12°C икра развивается до 15 дней (Современное состояние ..., 1997).

Лещ размножается в литорали главным образом на осочно-полевичных растительных формациях (Персональная, 1960). В Рыбинском водохранилище основной массе производителей леща свойственно единовременное икрометание. Среди весенне-нерестующих видов рыб он мечет икру одним из последних. Сроки нереста леща в отдельные годы не совпадают. В условиях теплой весны нерестовый подход

начинается 4–5 мая и продолжается до 12 мая. В холодную затяжную весну эти сроки сдвигаются и нерест наблюдается с 19 мая по 1 июня. Массовый дружный нерест длится 2–3 дня. Растянутый нерест отмечается в годы с низким уровнем, когда площадь нерестилищ недостаточна. Оптимальной для нереста леща является температура воды 15–17°C, а пороговой — 11–12°C. При похолодании до 5–13°C развитие икры продолжается 9–10 дней, а при температуре воды 17–18°C — всего 6 (Современное состояние ..., 1997).

Густера размножается на тех же участках литорали, что и лещ (Поддубный, 1971). По времени нереста густера является одной из самых последних среди весенне-нерестующих рыб и может быть отнесена к летне-нерестующим, поскольку ее нерест начинается в конце мая – начале июня. В Рыбинском водохранилище наблюдается только один подход густеры на места нереста. Температура воды на мелководьях перед нерестом в течение недели колеблется от 14 до 18°C. Нерест проходит при температуре воды около 20°C. Так, при благоприятных погодных условиях нерест густеры может проходить в течение двух дней — 12–13 июня (температура 14–18°C). При температуре воды 16–19 и 21–22°C густера также нерестится 2 дня, обычно 16–17 июня, в то время как при 20°C нерест может начаться уже 23 мая. В случае снижения температуры воды до 12.5°C в нересте густеры происходит перерыв. Данные о продолжительности развития икры отсутствуют (Современное состояние ..., 1997).

Судак имеет две формы по местоположению нерестилищ — речную и озерную. Речной судак поднимается в верховья притоков, где использует для откладки икры корневища тростника, прибрежной древесной и кустарниковой растительности. Озерный судак размножается в sublиторали и батии в районах с остатками затопленных деревьев и размытых торфяных славин (Поддубный, 1971).

Сроки и характер нереста судака зависят от температурных условий года. При ранней теплой весне начало нереста отмечено в первой декаде мая при температуре 9.5–12°C. Однако разгар икрометания наблюдается при более высокой температуре воды — 18–19°C, иногда 14–15°C. Продолжительность икрометания составляет 13–16 суток. Икра охраняется производителями до момента выклева эмбрионов из оболочки. Развитие икры при температуре воды 16–18°C длится 7–10 дней (Современное состояние ..., 1997).

Карась нерестится на затопленной растительности. К началу нереста, который проходит в начале июня, уровень водохранилища бывает достаточно высоким для затопления прошлогодней растительности. Кроме того, к этому времени появляется и новая раститель-

ность. Глубина на нерестилищах колеблется в небольших пределах — около 50 см. Нерест проходит при температуре воды более 20°C (Персональная, 1960).

Щиповка. Икра щиповки светло-зеленого цвета, обнаруживается в начале июня. Икринки находятся в притоках на глубине от 35 до 70 см среди затопленных густых зарослей водной растительности. Температура воды в местах обнаружения икры варьировала от 16 до 20°C (Персональная, 1960).

Псаммофилы. Лучшие жизненные условия в водохранилищах создаются для рыб, способных в стоячей или слабопроточной воде откладывать икру на песок. При этом размножение псаммофилов в несколько меньшей степени зависит от высоты уровня в весенний период, хотя зимнее понижение уровня ниже среднего многолетнего может привести к обсыханию икры при обнажении песчаных кос. Очевидно, в этом основная причина того, что псаммофилы по численности, как правило, уступают фитофилам. Кроме того, им для нормальной инкубации икры все же требуется определенный режим постоянной проточности. Поэтому нерестилища псаммофилов обычно располагаются в верхних речных участках водохранилища, и они сравнительно невелики по площади. По мере формирования ложа водохранилища обширные песчаные пляжи образуются и в нижних озерных участках. Это несколько расширяет нерестовый ареал псаммофилов, но выживаемость икры и личинок на озерных нерестилищах ниже в связи с их заилением и менее благоприятным кислородным режимом. Поэтому увеличение площади нерестилищ не приводит к резкому увеличению численности популяций псаммофилов.

Ряпушка. После вселения ряпушки в Рыбинское водохранилище встал вопрос о местах ее нереста (Васильев, 1952). Известно, что озерные ряпушки мечут икру осенью на чистых, незаиленных песчаных и каменистых грунтах на глубине 1–3 м, причем инкубация икры длится около 5 месяцев, самых холодных в году (Решетников, Богданов, 2011). В Рыбинском водохранилище в период с ноября по апрель происходит падение уровня. Среднее многолетнее снижение уровня достигает величин около 3.0–3.5 м. С учетом толщины льда приблизительно равной 60–80 см оказывается, что поверхность дна до глубины более чем 4 м от НПУ непригодна для размножения ряпушки.

Очевидно, проникнув в Рыбинское водохранилище, ряпушка смогла приспособиться к его условиям. Так, Р.С. Сергеев (1959) во время поиска нерестилищ налима никогда не встречал икру налима на песках даже с тончайшим слоем ила на его поверхности, хотя в тех же местах икра ряпушки встречалась очень часто.

Кроме того, нерест может происходить на глубине, превышающей величину падения уровня в посленерестовый период, т.е. глубже 4 м. В Волжском плесе водохранилища, по склону бывшего правого берега Волги, песчаные и каменистые грунты, вероятно пригодные для откладывания икры, имеются на глубинах более 4 м (Носков, 1956).

Возможно, что способность ряпушки в Рыбинском водохранилище нереститься на глубинах более 4 м, а также повышение устойчивости икры к заилению нерестового субстрата способствовали ее натурализации в водоеме.

Корюшка. По месторасположению в водоемах нерестилища корюшек делили на «озерных» и «речных». В Рыбинском водохранилище существовали оба типа нерестилищ (Иванова, Половкова, 1972). Озерные нерестилища располагались на песчаных косах, идущих вдоль русла Волги с глубинами до 4 м. В расширенной части Волжского плеса встречались песчаные банки с глубинами 6–8 м. Постоянные течения в этих районах практически отсутствовали даже в весенний период.

Иная экологическая обстановка наблюдалась на озерных нерестилищах, находящихся в прибрежных участках плеса и устьях рек. Одно из них располагалось вдоль правого крутого берега плеса у с. Легково. Протяженность нерестилища составляла около 1.5 км, ширина — всего 150 м, глубины — от 3 до 5 м. Грунт каменисто-песчаный, усеян древесными остатками. Икра была обнаружена на древесине, раковинах мертвой дрейссены, мелких камнях. На крупных корягах и пнях, а также на живой дрейссене икры не обнаружено.

Речные нерестилища находились в верховьях впадающих в плес рек. Ширина рек в этих районах составляла 10–20 м, скорость течения в период нереста колеблется от 0.8 до 0.4 м/с в верховьях и от 0.5 до 0.2 м/с — в низовьях. Дно песчаное с большим количеством мелких и крупных камней. Глубины в верхнем течении рек не превышали 30–50 см, а в нижних они достигали 2–3 м. Икра откладывалась на мелкие камни, песок и на остатки мертвой растительности — листья деревьев и ветки.

Сроки размножения корюшки на отдельных нерестилищах в Волжском плесе Рыбинского водохранилища не совпадали. Как правило, в средне-малых и малых (по: Рохмистров, Наумов, 1984) реках (Юхоть, Корежечная, Ильдь и Сутка), особенно в их верхнем течении, икра откладывалась в конце апреля, когда вода прогревалась до 5°C. На озерных нерестилищах, как в устьях, так и в прибрежных участках плесов, нерест обычно начинался на 6–9 дней позже.

В Рыбинском водохранилище озерные и речные нерестилища использовались корюшкой в равной степени.

Налим. Нерест налима в Рыбинском водохранилище проходит с середины января до середины февраля. Все обнаруженные нерестилища налима находились на песчаных косах в сублиторали водохранилища (Сергеев, 1959). Грунт — мелкозернистый песок без малейших следов заиления. Водная растительность полностью отсутствует. В период нереста (первая половина января) глубина составляет 130–170 см. Затем, по мере сработки, она уменьшается. Содержание кислорода в воде колеблется в пределах 5–7 мг/л, температура воды у дна — 0.1–0.2°C, рН воды — 7.2–7.3. В таких условиях развитие икры продолжается 3–4 месяца.

Глубина расположения нерестилищ налима определяется наличием или отсутствием наилка на песке. При обследовании нерестилищ (Володин, 1966) икра налима никогда не встречалась на песках даже с тончайшим слоем ила на его поверхности, хотя в тех же местах икра ряпушки встречалась очень часто. Поскольку в Рыбинском водохранилище с глубиной увеличивается количество ила на грунте, на глубоких местах налимом не нерестится. Это значительно повышает уязвимость икры к обсыханию при зимней сработке уровня водохранилища. По утверждению Р.С. Сергеева (1959), зимний уровеньный режим существенного влияния на обеспеченность налима нерестилищами и на численность его отдельных поколений не оказывает. Правда, этот вывод был сделан на основании наблюдений 1945–1956 гг., когда степень заиления минеральных субстратов в водохранилище была значительно меньше.

Жерех размножается на песчаных пляжах проточных участков притоков. Численность молоди очень мала, условия размножения крайне неблагоприятны. Во время нерестовых миграций большое количество производителей отлавливается браконьерами.

Ерш размножается в сублиторали и на слабо заросших участках литорали с плотным грунтом. Его нерестилища находили на глубине 1.5–2 м на участках с песчаным дном с редким травяным покровом. Некоторые из обнаруженных икринок были приклеены к растениям.

Уклейка размножается в литорали и сублиторали. На мелководных участках уклейка откладывает икру на подводную растительность. Поскольку нерест у уклейки поздний, к этому времени успевает появиться свежая растительность. В сублиторали и в притоках уклейка откладывает икру на крупный песок и гальку.

Елец размножается в притоках и на песчаных пляжах поймы.

Пелагофилы. У пелагофилов, как и псаммофилов, эффективность размножения в меньшей степени зависит от высоты уровня. Для

них в период нереста и развития икры основное значение имеют температура и ветровой режим.

Тюлька. Нерест тюльки в Рыбинском водохранилище происходит в первой декаде июня, в вечернее время (от 21 до 23 часов) (Степанов, 2011). Вторая, меньшая, порция икры выметывается, как правило, в июле. К моменту начала нереста наблюдаются наибольшие концентрации тюльки в поверхностном слое воды. Массовый нерест происходит как в открытых, так и в прирусловых участках на глубинах не менее 4 м при прогреве поверхностного слоя воды до 22°C.

Чехонь. Основные нерестилища чехони были обнаружены на значительном удалении от берегов, в зонах со сложными возвратно-поступательными движениями водной массы, обеспечивающими слабую проточность, необходимую для нормального развития батипелагической икры этой формы (Поддубный, 1958). Здесь же в первое время концентрировалась и молодь чехони. Наиболее эффективно ее нерест происходил в восточном секторе озерного плеса и в эстуариях речных плесов.

Предполагается, что разрушение прибрежных сухостоев, которое привело к резкому увеличению размыва ложа водоема, вызвало увеличение концентрации взвешенных частиц в пелагиали водохранилища, где находились основные места нереста чехони. Видимо, это привело к увеличению гибели икры от заиления при повышенном содержании органической и минеральной взвеси (Поддубный, 1958). С этим связывается снижение эффективности воспроизводства популяции, приведшее к падению ее численности.

В настоящее время наблюдается потепление воды Рыбинского водохранилища по сравнению с предыдущими периодами его существования (рис. 3.2).

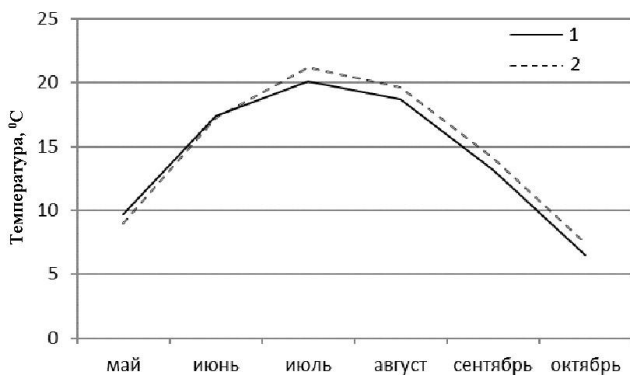


Рис. 3.2. Сравнение средних температур воды в Рыбинском водохранилище в безледный период: 1 — с 1978 по 1995 г.г.; 2 — после 1996 г.

Так, более чем на 1°С увеличилась средняя июльская температура и почти на 1°С — в августе – октябре. Начиная с 2000 г. время ледостава на Рыбинском водохранилище сместилось в среднем на 1 месяц, но при этом весенние температуры остались практически на прежнем уровне. Поэтому изменения в функционировании рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища, связанные с потеплением климата, не коснулись нерестового периода весенне-нерестящихся видов рыб. Сроки и температурные условия нереста наиболее многочисленных фитофильных видов рыб в настоящее время не отличаются от среднеголетних (табл. 3.10).

Таблица 3.10. Среднеголетние сроки и температурные условия нереста наиболее многочисленных фитофильных видов рыб

Показатели нереста	Щука	Судак	Синец	Плотва	Лещ	Густера
Начало	26.IV–6.V	6.V	11.V	15.V	15–18.V	29.V
Окончание	10.V–15.V	23.V	19.V	18–19.V	25–29.V	12. VI
T ₁ , °С	7.5	9.5	10.5	13.4	15.8	16.3
T ₂ , °С	13–14	14.9	14.7	16.4	16.9	18.2

Примечание. T₁ — температура воды в начале нереста, T₂ — температура воды в конце нереста.

3.2. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВИДОВОЙ СОСТАВ МОЛОДИ

ПРИБРЕЖНАЯ МОЛОДЬ

В многолетней динамике условий воспроизводства рыб Рыбинского водохранилища выделяется несколько этапов. Первый — с начала заполнения водохранилища (с 1941 г.) и до начала 1950-х гг. — связан с появлением обширных мелководий с залитой луговой растительностью и затопленными лесами, характеризуется изобилием нерестилищ и кормовой базы, в результате чего сложились благоприятные условия для развития фитофильных видов рыб (Васильев, 1950 *a*; Остроумов, 1955).

В первые годы существования водохранилища в промысловых уловах ведущую роль играла категория «мелочь» (Васильев, 1950 *a*). В ее состав входила молодь 17 видов, в том числе и основных промысловых (табл. 3.11).

Таблица 3.11. Видовой состав промысловой категории «мелочь» (% по количеству особей) (Васильев, 1950)

Виды	1948–1950 гг.	1951–1952 гг.
Плотва	73.4	40.8
Лещ	9.2	3.4
Густера	2.5	7.1
Окунь	7.8	19.3
Ерш	5.3	18.2
Судак	0.04	1.5
Синец	0.5	4.4
Снеток	0.05	2.8
Уклейка	0.1	1.0
Щука	0.08	0.09
Чехонь	0.3	0.18
Язь	0.4	0.3
Елец	0.01	0.1
Ряпушка	0.2	0.27
Жерех	0.03	0.03
Налим	0.01	—
Белоглазка	—	0.03

Каждый год начиная с июля в составе этой категории появлялось значительное количество сеголетков перечисленных видов рыб, в особенности на тонях, расположенных на мелководьях, заросших макрофитами. При выборке невода (при принятых размерах ячеек в мотне 18 мм) молодь успевала уйти из зоны облова или пройти сквозь ячейку; тем не менее в неводе ее оставалось довольно много — сотни, а иногда и тысячи особей. Так, в 1946 г. начиная с конца июля сеголетки щуки

составляли до 50 и более процентов уловов неводами, даже при весовом учете (Васильев, 1950 *a*).

Сопоставление данных по уловам «мелочи» с высотой весеннего уровня воды в водохранилище по отдельным годам (Васильев, 1950 *a*) показало, что в годы с уровнем воды, значительно превышающим уровень предыдущего года, в уловах прибрежных неводов прилов «мелочи» повышался.

В дальнейшем эту закономерность по уловам проследить не удастся, поскольку в промысле начиная с 1948–1949 гг. все шире стали применяться крупнейшие сети, а роль прибрежного неводного лова стала уменьшаться (Васильев, 1950 *a*).

В 1950-е гг. стало заметным сокращение площади, занимаемой прибрежными затопленными лесами. На местах их исчезновения под действием волн начинался процесс интенсивного размыва и перестроения дна мелководий, что, в свою очередь, приводило к сокращению площади, занимаемой водной растительностью. В результате не только сократились площади нерестилищ фитофильных рыб, но и уменьшились площади нагульных участков для молоди, где под защитой макрофитов ее выживаемость была значительно выше, чем на участках без водной растительности.

Тем не менее затопленные леса в 1950-е гг. все еще занимали обширные площади вдоль побережья водохранилища, что способствовало образованию массовых скоплений молоди на прибрежных участках (рис. 3.3). В этот период в списке видового состава прибрежной молоди были зарегистрированы 24 вида (табл. 3.12), т.е. практически все местные виды, которые попали в водохранилище из затопленных им водоемов.

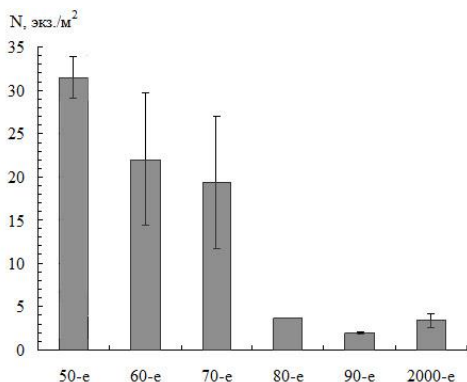


Рис. 3.3. Средняя плотность скоплений молоди рыб (N , экз./м²) в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в разные годы (июль–август). Планками погрешности обозначены ошибки средних значений.

Таблица 3.12. Список видов молоди рыб мелководий Рыбинского водохранилища в разные годы

Виды	Годы					
	50-е	60-е	70-е	80-е	90-е	2000-е
I. сем. Балиторовые (Balitoridae)						
1. Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i> (L.)	-	-	-	-	-	+
II. сем. Сельдевые (Clupeidae)						
2. Черноморско-каспийская тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann)	-	-	-	-	-	+
III. сем. Вьюновые (Cobitidae)						
3. Обыкновенная щиповка <i>Cobitis taenia</i> L.	+	+	+	+	+	+
4. Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i> (L.)	-	-	-	+	+	+
IV. сем. Сиговые (Coregonidae)						
5. Европейская ряпушка <i>Coregonus albula</i> (L.)	+	+	-	-	-	+
V. сем. Керчаковые (Cottidae)						
6. Обыкновенный подкаменщик <i>Cottus gobio</i> L.	-	-	-	-	-	+
VI. сем. Карповые (Cyprinidae)						
7. Синец <i>Abramis ballerus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
8. Лещ <i>Abramis brama</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
9. Белоглазка <i>Abramis sapa</i> (L.)	+	-	-	-	-	-
10. Уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
11. Быстрянка <i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch)	-	-	-	-	+	-
12. Обыкновенный жерех <i>Aspius aspius</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
13. Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
14. Серебряный карась <i>Carassius auratus</i> (L.)	-	-	-	-	-	+
15. Золотой (обыкновенный) карась <i>Carassius carassius</i> (L.)	+	-	-	-	-	+
16. Подуст <i>Chondrostoma nasus</i> (L.)	+	+	-	-	-	-
17. Пескарь <i>Gobio gobio</i> (L.)	+	+	+	-	-	+
18. Голавль <i>Leuciscus cephalus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
19. Язь <i>Leuciscus idus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
20. Обыкновенный елец <i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
21. Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
22. Обыкновенный голянь <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)	-	-	-	-	-	+
23. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
24. Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)	+	-	-	-	-	+
25. Линь <i>Tinca tinca</i> (L.)	+	-	-	-	-	+

Таблица 3.12. (продолжение)

	VII. сем. Щуковые (Esocidae)					
26. Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i> L.	+	+	+	+	+	+
	VIII. сем. Тресковые (Gadidae)					
27. Налим <i>Lota lota</i> (L.)	+	+	-	-	+	+
	IX. сем. Бычковые (Gobiidae)					
28. Бычок-цуцик <i>Proterhinus marmoratus</i> (Pall.)	-	-	-	-	-	+
	X. сем. Корюшковые (Osmeridae)					
29. Корюшка <i>Osmerus eperlanus</i> (L.)	+	+	+	+	+	-
	XI. сем. Окуневые (Percidae)					
30. Обыкновенный ерш <i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
31. Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> L.	+	+	+	+	+	+
32. обыкновенный судак <i>Sanderlucio perca</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
	XII. сем. Сомовые (Siluridae)					
33. Обыкновенный сом <i>Silurus glanis</i> L.	-	-	-	-	-	+
Всего:	24	20	17	17	19	29

Примечание. «+» — наличие вида в уловах, «-» — отсутствие вида. Здесь и в табл. 2 данные за 1950–1980-е гг. приведены по архивным материалам лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН.

Исчезновение остатков древесной растительности, под защитой которой развивались прибрежные зарослевые биотопы, привело к тому, что все больше мелководий под влиянием волн превращалось в песчаные пляжи. Это вызвало снижение продуктивности мелководий. На песчаных пляжах размытой литорали биомасса планктона не превышала 3–5 г/м³, тогда как среди водной растительности она превышала 40 г/м³ (Столбунова, 1976).

Ухудшение условий нагула и мозаичность распределения заросших участков литорали в 1960 и 1970-е гг. привели к снижению численности молоди и неравномерности ее распределения вдоль побережья Рыбинского водохранилища. На это указывает расширение доверительных интервалов по сравнению с 1950-ми гг. (рис. 3.3). Это же привело и к уменьшению разнообразия молоди в прибрежных скоплениях (табл. 3.13). На долгие годы исчезли из уловов виды, существование которых тесно связано с заросшими участками мелководий: карась, линь и красноперка.

В 1960-е гг. произошла и смена вида-доминанта: вместо окуня стала преобладать молодь плотвы (табл. 3.13, рис. 3.4), что, очевидно, обусловлено улучшением условий ее обитания в Рыбинском водохранилище в связи с вселением моллюска *Dreissena polymorpha*, который к 1960-м гг.

заселил всю его акваторию, и в период с 1960 по 1965 гг. плотва повсеместно перешла на его потребление (Поддубный и др., 1963).

Таблица 3.13. Доминирующие виды рыб в литоральной зоне Рыбинского водохранилища

Года	Виды
1950-е	окунь, плотва, густера
1960-е	плотва, густера, окунь
1970-е	плотва, окунь, лещ
1980-е	плотва, окунь, лещ
1990-е	плотва, окунь, густера
2000-е	плотва, окунь, густера

Кривые динамики молоди карповых и окуневых имеют почти абсолютное зеркальное подобие (рис. 3.4) ($r = -0.98$; $p < 0.001$). Это связано с тем, что представители этих семейств, обитающие в Рыбинском водохранилище, по-разному

реагируют на динамику основных лимитирующих их численность факторов. Уровненный режим, во многом определяющий эффективность нереста карповых, в значительно меньшей степени влияет на урожайность окуневых. Повышение температуры воды (выше средней многолетней) в весенне-летний период приводит к увеличению выживаемости молоди карповых за счет улучшения кормовых условий и быстрому их выходу из-под пресса массовых хищников за счет более высокого темпа роста. В то же время молодь окуневых из-за быстрого роста молоди карповых (своих основных кормовых объектов) испытывает трудности с переходом на хищное питание. В связи с этим снижается темп роста окуневых, что, в свою очередь, повышает ее доступность для хищников, а кроме того, падает упитанность, приводя к высокой смертности в осенне-летний период.

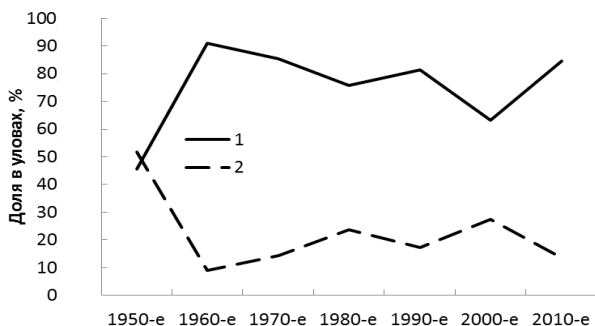


Рис. 3.4. Соотношение (%) молоди карповых (1) и окуневых (2) в прибрежных биотопах Рыбинского водохранилища.

С этого времени и вплоть до современного этапа окунь – второй по численности вид в прибрежных скоплениях (табл. 3.14). Третье место попеременно занимают лещ и густера. С исчезновением остатков

древесной растительности в прибрежных скоплениях молоди практически перестала встречаться молодь судака. Доминирующим семейством по-прежнему оставалось семейство карповых, второе место занимали окуневые. Доля прочих видов, включая доминирующую в пелагиали корюшку, составляла в прибрежных скоплениях молоди менее 1% (табл. 3.15).

Таблица 3.14. Соотношение молоди рыб различных видов в уловах мальковой волокушей на мелководьях Рыбинского водохранилища в разные годы

Вид	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-е	2000-е	2010-е
Окунь	37.51	8.796	14.16	23.49	16.89	27.47	13.22
Щука	0.99	0.125	0.10	0.24	0.86	2.55	0.58
Плотва	19.34	52.580	63.28	43.22	42.30	29.41	38.77
Лещ	7.79	7.390	7.85	18.29	12.85	9.89	14.51
Густера	10.73	16.285	4.95	3.47	5.04	15.06	11.10
Шиповка	0.06	0.021	0.10	0.24	0.28	0.57	0.09
Язь	1.68	3.223	1.35	8.61	6.37	4.13	3.51
Уклейка	3.00	7.490	5.07	0.42	6.62	1.79	13.04
Елец	0.93	3.622	1.17	1.32	2.27	1.48	1.66
Ерш	3.97	0.082	0.03	0.12	0.11	0.042	0.17
Судак	10.30	0.081	0.12	–	0.33	0.02	0.07
Налим	0.01	0.001	–	–	0.03	0.06	–
Ряпушка	0.70	0.011	–	–	–	–	–
Пескарь	0.01	0.004	0.005	–	–	0.38	0.36
Корюшка	0.88	0.004	0.003	–	–	–	–
Синец	1.64	0.276	1.77	0.30	3.05	0.09	0.47
Жерех	0.10	0.001	0.001	0.18	2.35	0.30	0.27
Голавль	0.04	0.007	0.0005	0.06	0.25	0.73	0.89
Краснопер	0.01	–	–	–	–	–	0.02
Белоглазка	0.26	–	–	–	–	–	–
Чехонь	0.03	–	0.001	–	0.22	–	–
Линь	0.01	–	–	–	–	–	–
Подуст	–	0.001	–	–	–	–	–
Вьюн	–	–	–	0.06	0.08	–	–
Быстрянка	–	–	–	–	0.11	–	–
Бычок-цуцик	–	–	–	–	–	0.80	0.01
Бычок-подкам	–	–	–	–	–	0.09	–
Тюлька	–	–	–	–	–	0.02	–
Гольян	–	–	–	–	–	5.47	0.44
Сом	–	–	–	–	–	–	0.02

В связи с процессами разрушения прибрежных затопленных лесов и сокращения площади зарастания мелководий уже к 1970 гг. увеличивается значение притоков Рыбинского водохранилища в воспроизводстве фитофильных рыб (Ильина, Гордеев, 1970). Необходимо

подчеркнуть, что их роль особенно велика в маловодные годы, когда площади озерных нерестилищ могут сокращаться в 5–6 раз вплоть до их полного исчезновения.

Таблица 3.15. Соотношение молоди рыб различных семейств на мелководьях Рыбинского водохранилища в уловах мальковой волокушей в разные годы

Семейство	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-е	2000-е	2010-е
Карповые	45.57	90.880	85.46	75.85	81.42	63.24	84.60
Окуневые	51.78	8.958	14.31	23.61	17.33	27.53	13.46
Прочие	1.76	0.157	0.2	0.54	1.25	9.54	1.13
Корюшка	0.88	0.004	0.003	–	–	–	–
Тюлька	–	–	–	–	–	0.02	–

Соответственно изменилось и распределение молоди в водохранилище (рис. 3.5). Уход молоди с мест нагула на другие участки происходит только при резком ухудшении условий и не связан с наступлением определенного покатного этапа развития (Ильина, 1968). В Рыбинском водохранилище молодь разных видов нагуливается на нерестилищах все лето и отходит от берегов лишь с наступлением осеннего похолодания и падением уровня (Ильина, 1968; Стрельникова, Столбунов, 2001). Поэтому по распределению молоди можно судить об эффективности нереста на различных биотопах.

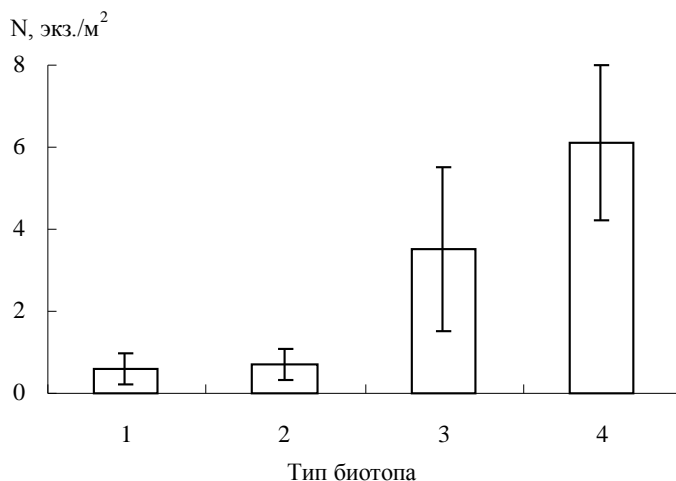


Рис. 3.5. Численность молоди рыб (N , экз./м²) в разных прибрежных биотопах Рыбинского водохранилища. 1 — открытая литораль водохранилища, 2 — мелководья с разреженными зарослями макрофитов, 3 — зарегулированная зона притоков, 4 — устье притоков. Приведены средние значения показателя и их ошибки.

Максимальные плотности молоди отмечались в нижних участках притоков, находящихся в зоне выклинивания подпора водохранилища, минимальные — на открытой литорали Центрального плеса водохранилища, подверженной влиянию ветровых волн. При этом массовыми видами на всех трех биотопах являются плотва и окунь, следующее место могут занимать лещ или густера (табл. 3.16). На устьевых участках значительна доля молоди щуки и таких реофильных видов, как голавль и елец. В верховьях рек-притоков водохранилища видовое разнообразие молоди рыб низкое (2–3 вида) (Столбунов, 2007). По мере приближения к зоне выклинивания водохранилища число видов возрастает до 5–11. На участках с медленным течением доминирует окунь, а на каменистых перекатах — гольян. Встречаются бычки, но редко. В боковых притоках второго и третьего порядка Моложского плеса водохранилища отмечена молодь карповых видов рыб — русской быстрянки *Alburnoides bipunctatus rossicus* и верховки *Leucaspius delineatus* (Столбунов, Столбунова, 2003).

Таблица 3.16. Соотношение молоди рыб различных видов в уловах мальковой волокушей на различных мелководных биотопах Рыбинского водохранилища

Вид	Берег	Устье	Река
Язь	3.8	14.0	1.3
Плотва	27.5	37.6	24.4
Щука	4.4	7.0	1.3
Окунь	2.5	25.3	42.4
Уклейка	0.6	0.8	0.3
Лещ	13.1	5.9	6.3
Густера	36.9	0.8	1.0
Щиповка	0.6	2.5	0.3
Голавль	0.6	2.0	1.3
Елец	6.9	3.1	–
Жерех	2.5	0.3	0.1
Ерш	0.6	–	–
Подкаменщик	–	–	0.3
Гольян	–	–	18.8
Налим	–	–	0.1
Бычок-цуцик	–	0.6	1.9

В 1970–1980-е гг. процесс переформирования донного субстрата на прибрежных участках достиг максимума. В главном плесе водохранилища все открытые участки литорали превратились в песчаные пляжи. Продуктивность этих участков упала до минимальных величин.

Значительно снизилась биомасса зоопланктона в мелководной зоне водохранилища. Так, в начале лета, когда начинает активно питаться выклюнувшаяся молодь рыб, на открытых мелководьях Главно-

го плеса с глубинами 0,5–2 м количество планктона в 8–13 раз меньше, чем на соседних глубоководных участках, а во второй половине лета — в 1,5–2 раза (Лазарева, Соколова, 2013).

Подобное снижение продуктивности большей части литорали и относительно небольшая площадь участков мелководий с более благоприятными условиями для нагула привели к снижению численности молоди. Средняя плотность молоди в прибрежных скоплениях в 1980-е гг. упала до минимальных значений — менее 5 экз./м². В этот период видовой состав скоплений молоди рыб в мелководной зоне сократился до 17 видов (табл. 3.12). В начале 1970-х гг. были годы с аномально жарким летом, в результате чего из прибрежных уловов мальковой волокушей исчезла молодь ряпушки и налима.

В 1990–2000-е гг. плотность прибрежных скоплений молоди осталась на том же минимальном уровне. Мозаичное расположение прибрежных участков с благоприятными условиями для нагула молоди приводит к крайне неравномерному ее распределению на всей акватории, о чем свидетельствуют высокие значения ошибки средней численности рыб во всех плесах Рыбинского водохранилища (рис. 3.6).

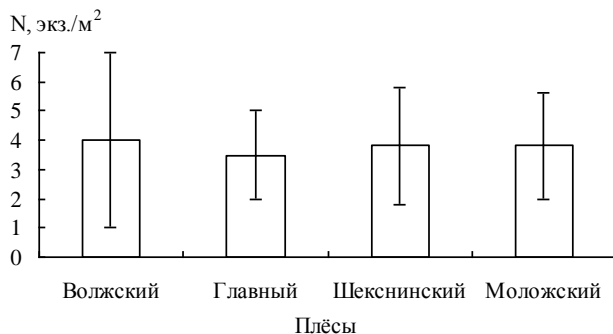


Рис. 3.6. Плотность скоплений молоди рыб (N , экз./м²) в мелководной зоне разных плесов Рыбинского водохранилища. Приведены средние значения показателя и их ошибки.

Состав доминирующих видов молоди рыб в мелководной зоне Рыбинского водохранилища по сравнению с предыдущими годами практически не изменился. Как и прежде, по численности преобладают виды бореально-равнинного (плотва, окунь) и понтического пресноводного (густера, лещ) фаунистических комплексов (табл. 3.12, 3.13). Помимо этих видов, наиболее распространенной в составе прибрежных группировок рыб в прибрежной зоне водохранилища была молодь уклейки, щуки и язя. Более редко в прибрежных биотопах встречалась молодь ерша, жереха, обыкновенного подкаменщика, ряпушки и тюль-

ки. Среди отловленной молодежи были отмечены гибридные особи плотвы и леща, а также плотвы и густеры. Кроме того, в прибрежных скоплениях молодежи стала появляться молодежь новых для водохранилища видов, вселившихся в последние годы.

В 2000-е гг. в прибрежных скоплениях молодежи отмечалось 29 видов из 11 семейств (табл. 3.12), т.е. максимальное число видов за все время существования водохранилища. Тем не менее доминирующим видом в прибрежных группировках молодежи рыб в биотопах разного типа продолжает оставаться плотва. На открытых мелководьях в конце летнего периода в составе прибрежных скоплений молодежи возрастает доля уклейки.

На качественный и количественный состав молодежи в прибрежных скоплениях значительное влияние оказывают водность и уровень режим водохранилища. В маловодные годы в речных биотопах плотность скоплений молодежи выше, чем в прибрежной зоне водохранилища. В многоводные годы более высокая численность молодежи, напротив, отмечается в прибрежной зоне водохранилища. Подобная тенденция связана с тем, что в годы с низким уровнем наполнения водохранилища площади плесовых нерестилищ с залитой растительностью становятся недостаточными. Так, при уровне воды 100.5 м площадь нерестилищ фитофильных рыб сокращается до нуля (Герасимов, Поддубный, 2000). Поэтому производители рыб в большей степени используют речные нерестилища. В многоводные годы площадь плесовых нерестилищ увеличивается и речные нерестилища используются производителями в меньшей мере.

Кроме того, в маловодные годы из фитофильных рыб более успешно нерестятся рыбы с поздним нерестом — густера и уклейка, поскольку ко времени их нереста успевает появиться свежая подводная растительность, используемая ими в качестве нерестового субстрата. Для ранненерестующих видов (щуки, синца и язя) условия нереста в маловодный год крайне неблагоприятны из-за отсутствия достаточного количества залитой прошлогодней растительности, поэтому в такие годы пополнение этих видов бывает малочисленным. Исключения составляют окунь и плотва, поскольку они менее требовательны к качеству субстрата, чем вышеупомянутые виды.

Сравнивая урожайность молодежи рыб в разные по уровню годы, следует отметить, что в многоводный год общая численность молодежи рыб выше в 2–3 раза. При этом увеличивается численность молодежи каждого вида в отдельности и без исключений.

Численность молодежи щуки подвержена определенным межгодовым изменениям — от 1.5 до 2.5 раз, но всегда остается крайне низкой,

а в последние годы наблюдается тенденция к резкому снижению численности вплоть до наступления половой зрелости (рис. 3.7).

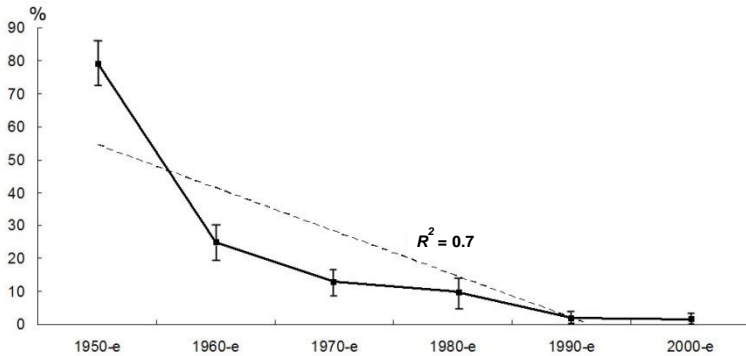


Рис. 3.7. Динамика доли молоди щуки в неводных уловах. R^2 — коэффициент детерминации.

Связано это с интенсивным отловом неполовозрелых особей рыбаками-любителями и с браконьерским ловом мелкочейными сетями и неводами. Поскольку у щуки высокую коммерческую ценность имеют и неполовозрелые особи в возрасте 1+ ... 2+, их массово отлавливают как промысловики, так и любители.

Повышению численности фитофильных рыб способствовало потепление, которое началось в середине 1970-х гг., но наиболее интенсивно проходит в 2000-е гг. (Литвинов и др., 2012). В результате продолжительность вегетационного (безледного) периода в водохранилище возросла на 20 сут (Литвинов и др., 2012). Смягчились температурные условия в нерестовый период и продлился период активного питания молоди.

Относительно стабильные условия нереста и состояние кормовой базы, а также потепление положительно сказались на урожайности поколений большинства массовых фитофильных видов. В контрольных уловах вновь появились карась, линь и красноперка (табл. 3.12 и 3.14).

Увеличение численности молоди карповых в последние годы связано и со снижением количества хищников в результате высокой интенсивности промысла и браконьерства. Кроме того, в отличие от судака и щуки, у карповых (леща, плотвы, синца и густеры) определенную коммерческую ценность имеют только наиболее крупные особи, что позволяет большему количеству молоди достигать половозрелости.

ПЕЛАГИЧЕСКАЯ МОЛОДЬ

В 1950-е гг. основные скопления молоди в водохранилище распределялись на прибрежных биотопах в зарослях макрофитов, развивавшихся под защитой остатков древесной растительности. В пелагиали скопления молоди имели меньшее видовое разнообразие (табл. 3.17), доминировала молодь окуня, плотвы и вселившейся в водохранилище в 1950-е гг. корюшки (табл. 3.18).

Таблица 3.17. Список видов молоди рыб пелагиали Рыбинского водохранилища в разные годы (по данным уловов мальковым тралом)

Виды	Годы					
	50-е	60-е	70-е	80-е	90-е	2000-е
I. сем. Сельдевые						
1. Черноморско-каспийская тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann)	-	-	-	-	+	+
II. сем. Сиговые						
2. Европейская ряпушка <i>Coregonus albula</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
3. пелядь <i>Coregonus peled</i> (Gmelin)	-	-	+	-	+	+
III. сем. Карповые						
4. Синец <i>Abramis ballerus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
5. Лещ <i>Abramis brama</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
6. Белоглазка <i>Abramis sapa</i> (L.)	+	+	-	-	-	-
7. Уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
8. Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
9. Голавль <i>Leucis cuscephalus</i> (L.)	-	-	+	+	-	-
10. Язь <i>Leucis cusidus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
11. Обыкновенный елец <i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)	+	-	+	+	-	+
12. Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
13. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
IV. сем. Щуковые						
14. Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i> L.	+	+	+	-	-	+
V. сем. Тресковые						
15. Налим <i>Lota lota</i> (L.)	+	-	-	-	+	+
VI. сем. Бычковые						
16. Бычок-цуцик <i>Proterhinus marmoratus</i> (Pall.)	-	-	-	-	-	+
VII. сем. Корюшковые						
17. Корюшка <i>Osmerus eperlanus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
VIII. сем. Окуневые						
18. Обыкновенный ерш <i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
19. Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> L.	+	+	+	+	+	+
20. Обыкновенный судак <i>Sander lucioperca</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
21. Берш <i>Sander volgensis</i>	-	-	-	-	-	+
Всего:	16	14	16	14	15	19

Таблица 3.18. Соотношение молоди рыб различных видов в уловах мальковым тралом в пелагиали Рыбинского водохранилища в разные годы

Вид	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-1997	1988-1999	2000-е	2010-е
Синец	2.18	0.52	1.22	2.32	0.32	19.55	2.80	10.97
Плотва	12.74	0.56	4.01	1.65	1.20	9.50	8.40	2.41
Судак	2.57	4.95	3.40	7.01	3.01	18.95	4.20	35.78
Окунь	41.47	29.89	23.95	37.12	8.20	5.10	9.30	1.18
Лещ	5.47	0.16	1.54	0.91	0.09	23.40	3.10	8.77
Корюшка	16.81	61.75	61.84	47.78	85.54	8.60	0.20	0.18
Уклейка	0.30	0.12	0.71	0.27	0.13	5.80	1.70	0.57
Чехонь	0.59	0.14	0.16	0.46	0.07	1.60	1.30	3.80
Ерш	0.51	0.61	0.006	0.10	0.01	–	2.00	0.04
Язь	0.12	–	0.0008	0.004	–	–	–	0.03
Густера	0.49	0.010	0.005	0.003	–	–	0.50	0.14
Ряпушка	1.40	1.26	1.18	2.38	1.44	–	–	0.76
Налим	0.03	–	–	–	–	–	–	0.01
Щука	0.02	0.010	0.002	–	–	–	–	–
Белоглазка	0.09	0.03	–	–	–	–	–	–
Елец	0.01	–	0.001	0.0020	–	–	–	–
Песядь	15.22	–	1.99	–	–	–	–	–
Голавль	–	–	0.0005	0.0015	–	–	–	–
Тюлька	–	–	–	–	–	6.30	66.10	35.34

Разрушение остатков древесной растительности, которое способствовало сокращению площади прибрежных зарослей, игравших роль нагульных биотопов и укрытий для молоди, привело к тому, что большое количество ранней молоди стало выноситься в пелагиаль открытой части водохранилища, т.е. на фоне снижения плотности прибрежных скоплений молоди повышалась плотность молоди в пелагиали (рис. 3.8). На это указывает значительный рост уловов учетным пелагическим тралом в 1960-е гг. (рис. 3.9, 3.10). Их основу составляли натурализовавшаяся в водохранилище корюшка и молодь окуня. Доля остальных видов была незначительна.

В 1970-е и 1980-е гг. в пелагиали продолжали доминировать корюшка и молодь окуня, доля других видов оставалась крайне малой (табл. 3.18, 3.19). При этом такие показатели, как видовая структура и соотношение видов в пелагических скоплениях, были более стабильными, чем в прибрежных (табл. 3.20). Изменялась только плотность пелагических скоплений. По мере сокращения площадей зарастающей литорали продолжала уменьшаться плотность молоди в прибрежных скоплениях и увеличиваться — в пелагических.

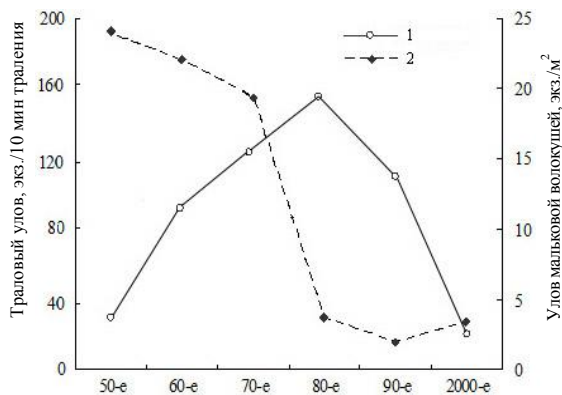


Рис. 3.8. Относительная численность рыб в пелагиали (1) и литорали (2) Рыбинского водохранилища в разные годы.

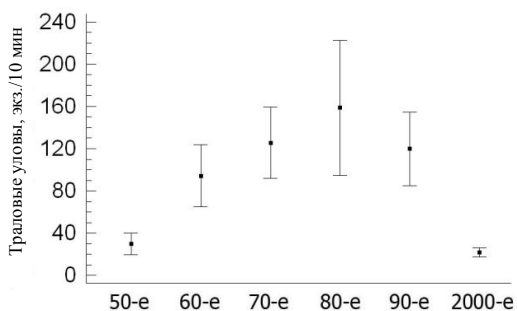


Рис. 3.9. Динамика уловов молоди учетным мальковым тралом с 1950-х по 2000-е гг. (без учета тюльки и корюшки).

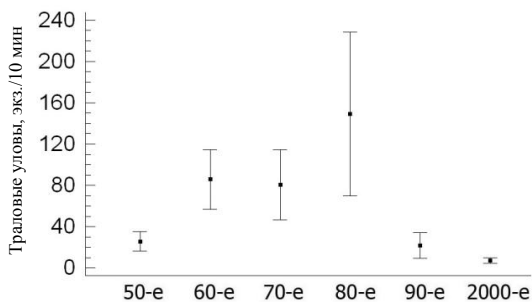


Рис. 3.10. Динамика уловов молоди окуня учетным мальковым тралом с 1950-х по 2000-е гг.

Таблица 3.19. Соотношение молоди рыб различных видов в уловах мальковым тралом в пелагиали Рыбинского водохранилища в разные годы

Семейство	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-1997	1998-1999	2000-е	2010-е
Карповые	21.98	1.53	7.64	5.61	1.81	59.85	17.80	26.69
Окуновые	44.55	35.45	27.35	44.23	11.21	24.05	15.50	37.00
Прочие	16.66	1.27	3.17	2.38	1.44	–	–	0.77
Корюшка	16.81	61.75	61.84	47.78	85.54	8.60	0.20	0.18
Тюлька	–	–	–	–	–	6.30	66.10	35.34

Таблица 3.20. Доминирующие виды рыб в литоральной и пелагической зонах Рыбинского водохранилища

Годы	Виды	
	Литораль	Пелагиаль
1950-е	окунь, плотва, густера	окунь, корюшка, плотва
1960-е	плотва, густера, окунь	корюшка, окунь
1970-е	плотва, окунь, лещ	корюшка, окунь
1980-е	плотва, окунь, лещ	корюшка, окунь
1990-е	плотва, окунь, густера	корюшка, лещ, судак, синец.
2000-е	плотва, окунь, густера	тюлька

Увеличению плотности пелагических скоплений способствовал механизм миграционного поведения ранней молоди рыб, который основан на существовании у ранних личинок двух фенотипических группировок — мигрантов и резидентов (Павлов и др., 2005; Pavlov et al., 2001). Снижение емкости прибрежных биотопов с благоприятными условиями для нагула молоди вызывало ее более интенсивный выход из зарослей и последующий перенос ветровыми течениями в пелагиаль, где наиболее приспособленные особи находили подходящие условия для выживания.

Максимальной плотности пелагические скопления молоди достигли в 1980-е гг., в эти же годы наблюдалась максимальная биомасса и продукция зоопланктона (рис. 3.11). Подобная ситуация сложилась вследствие благоприятных климатических условий. Сформировались наилучшие условия для питания планктофагов, поскольку среднесезонная биомасса зоопланктона в пелагиали водохранилища достигала 2.1 г/м³. В целом потепление климата способствовало увеличению обилия крупных форм зоопланктона, избирательно потребляемых рыбами-планктофагами. Увеличилась продолжительность периода массового развития зоопланктона (на 2 недели) и его биомасса во второй половине лета и в среднем за вегетационный период.

Резкие изменения в пелагических скоплениях стали происходить в середине 1990-х гг. На фоне стабилизации плотности прибрежных скоплений на самом низком за всю историю существования водохрани-

лица уровне, началось и быстрое снижение плотности пелагических скоплений. Наблюдалось снижение численности молоди окуня, которая до 1990-х гг. занимала второе место после корюшки, составляя около 40% общей численности в уловах мальковым тралом (табл. 3.18).

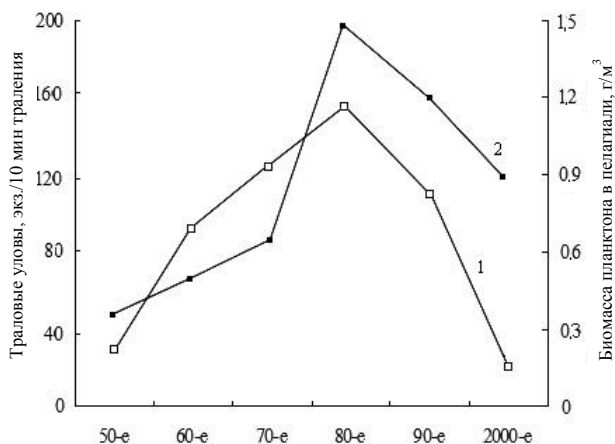


Рис. 3.11. Относительная численность молоди (1) и биомасса зоопланктона (2) в пелагиали Рыбинского водохранилища в разные годы.

Все это происходило одновременно со снижением биомассы пелагического планктона (рис. 3.11). Начало снижения биомассы планктона совпало со сменой многоводного периода на маловодный и ухудшением качества среды: высокие температуры, интенсивное «цветение», дефицит кислорода.

Возможно, что именно ухудшение кормовых условий стало причиной снижения численности молоди окуня в пелагических скоплениях. В пелагиали всегда присутствует определенная доля физиологически ослабленной молоди окуня, у которой высока вероятность естественно-отхода. В июне она может составлять до 33%, а в июле — до 11%, при этом в годы с жарким летом встречаемость таких особей возрастает (Халько и др., 1985). Поэтому, наблюдаемое с середины 1990-х гг. потепление воды Рыбинского водохранилища могло стать основной причиной снижения численности сеголетков окуня.

Потепление, очевидно, послужило и основной причиной уменьшения численности доминировавшего до 1996 г. относительно холодолюбивого вида — корюшки (табл. 3.18). В 1993–1994 гг. ее средние уловы составляли более 2000 экз./10 мин траления учетным пелагическим тралом, а в 1996 г. они резко упали до 20 экз./10 мин траления. В конце 1990-х гг., после снижения численности корюшки, а

также молоди окуня, резко возросла численность карповых (табл. 3.19). Самой многочисленной (до 40% общей численности) была молодь таких видов, как лещ и синец; наряду с ними значительную долю в уловах мальковым тралом составляла молодь судака (табл. 3.18).

Большую роль в формировании структуры пелагических скоплений молоди сыграло то, что с 2000 г. доминирующим в пелагиали водохранилища становится новый для него вид — каспийская тюлька. Ее средняя численность в уловах в начале 2000-х гг. составляла 223 ± 159 экз./10 мин траления или около 90% общей численности (Экологические проблемы ..., 2001). Тюлька оказалась более сильным конкурентом, чем корюшка. Достоверная зависимость численности молоди в уловах пелагическим тралом от численности корюшки за время ее доминирования отсутствовала ($r = 0.06$; $p = 0.72$), тогда как пики численности тюльки всегда сопровождалась достоверным снижением численности молоди других видов ($r = -0.73$; $p < 0.05$), в том числе и молоди судака ($r = -0.76$; $p < 0.05$) (табл. 3.21).

Таблица 3.21. Показатели зависимости динамики численности молоди разных видов в пелагических скоплениях от численности тюльки за период 2000–2013 гг.

Виды	Параметры		
	<i>r</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Синец	-0.47	1.76	0.23
Лещ	-0.43	1.39	0.28
Плотва	-0.36	0.92	0.37
Судак	-0.76	8.31	0.02
Окунь	-0.38	1.05	0.34
Корюшка	-0.63	2.65	0.17
Чехонь	-0.08	0.03	0.86
Уклейка	0.17	0.18	0.64
Общее	-0.73	6.7	0.04

В уловах пелагическим тралом при численности доминирующего вида от 100 до 300 экз./10 мин траления примесь других видов при доминировании корюшки в среднем составляла 77 ± 58 экз. на 100 экз. корюшки, тогда как при доминировании тюльки — 41 ± 28 экз. на 100 экз. тюльки. При уловах от 300 до 700 экз./10 мин траления этот показатель в «корюшковых» скоплениях составил 34 ± 18 экз. на 100 экз. корюшки, а в скоплениях тюльки — 6 ± 3 экз. на 100 экз. тюльки. Лишь в уловах свыше 900 экз. корюшки за 10 мин траления количество рыб других видов снижалось до единичной встречаемости (10 ± 5 экз. на 100 экз.).

Следовательно, появление в 2000-е гг. тюльки с ее высокой конкурентной способностью послужило одной из причин снижения плотности молоди других видов в пелагических скоплениях.

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА УЛОВОВ

В первые 50 лет существования Рыбинского водохранилища динамика вылова рыбы главным образом определялась закономерными изменениями трофического статуса формирующегося водоема (Баранов, 1961; Валоп, 1972), подробно описанными в главе 2. В 1950–1960 гг. — в период первоначального повышения общей продуктивности — в водохранилище наблюдались максимальные зарегистрированные промысловые уловы (4304 т/год) (рис. 4.1), доминировал лещ (32% общего улова) (рис. 4.1, 4.2), за которым следовали судак (от 13 до 20%) и плотва (до 10%).

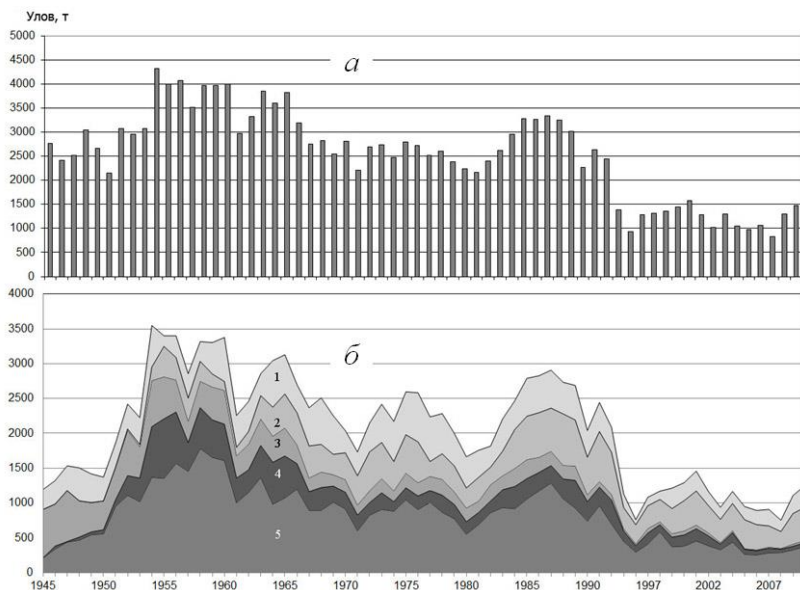


Рис. 4.1. Динамика общих промысловых уловов (*a*) и уловов наиболее массовых промысловых рыб (*б*) на Рыбинском водохранилище за период с 1945 по 2010 гг. 1— плотва, 2— синец, 3— щука, 4— судак, 5— лещ.

Все это способствовало быстрому развитию промысловой базы. Масштабы сетного промысла начиная с 1949 г. неуклонно расширялись. По данным Л.И. Васильева (1955), в 1949 г. выставлялось 495 сетей в месяц, а в 1954 г. — 5560 сетей. Промысел в зимнее время до 1954 г. носил в основном прибрежный характер и производился в зоне до 5–7 км от берега; с 1955 г. эта зона расширилась до 15–18 км, что позволило увеличить добычу рыбы зимой на 120 т, а весной — на

150 т (Рябченков, 1961). В 1953 г. было положено начало применению промыслового тралового лова (Васильев, 1955).

С середины 1960-х гг. общий официальный вылов рыбы в Рыбинском водохранилище проявил тенденцию к снижению (рис. 4.1, 4.2), что совпало с началом фазы трофической депрессии в водохранилище. Наряду со снижением общей продуктивности, второй и не менее важной причиной сокращения запасов рыб было воздействие промысла. Развитая промысловая база, сформировавшаяся на водохранилище в 1950–1960 гг., когда наблюдались максимальные уловы, продолжала воздействовать на уменьшающиеся с общей продуктивностью водохранилища запасы основных промысловых видов рыб (рис. 4.2), значительно ускоряя этот процесс.

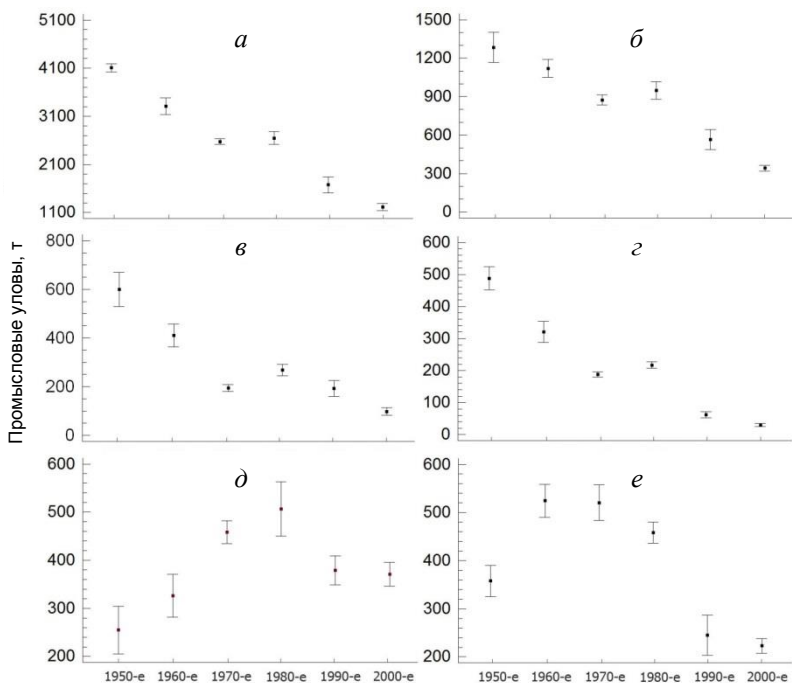


Рис. 4.2. Промысловые уловы: общие (а), лещ (б), судака (в), щуки (г), синца (д) и плотвы (е).

Отсутствие в то время соответствующих методов контроля и прогнозирования допустимых уловов не позволяло адекватно судить об истинном состоянии запасов. Усугублялось это тем, что промысловый лов велся круглый год, причем не менее $\frac{1}{3}$ улова добывалось вес-

ной в период нереста (Ильина, Поддубный, 1961). Помимо промысловиков на нерестилищах добывали рыбу многочисленные браконьеры. Установление запретных участков на нерестилищах, рекомендованное ИБВВ РАН еще в 1955 г., не дало результата, поскольку охрана этих участков так и не была налажена (Ильина, Поддубный, 1961).

Все это привело к тому, что с 1954 г. стало наблюдаться устойчивое уменьшение уловов, что, в свою очередь, снизило рентабельность промысла и обусловило сокращение числа рыбаков (в 5.8 раза; коэффициент регрессии $b = -0.96$) (рис. 4.3), а также количества неводов (в 13.6 раз; $b = -0.87$) и сетей (в 1.3 раза; $b = -0.43$) (рис. 4.4).

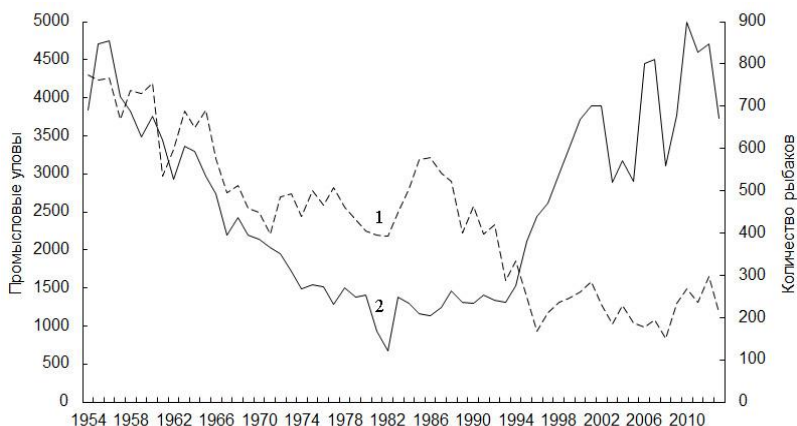


Рис. 4.3. Динамика показателей промысловой нагрузки на Рыбинском водохранилище. 1 — промысловые уловы (т), 2 — количество рыбаков на лову.

При этом количество сетей уменьшалось гораздо медленнее. Анализ связи промысловых уловов с этими показателями показал, что число рыбаков (коэффициент корреляции $r = 0.80$) и количество неводов ($r = 0.81$) сильнее связаны с промысловыми уловами, чем количество сетей ($r = 0.31$). Связь числа рыбаков ($r = 0.91$) и количества неводов ($r = 0.88$) с общими уловами рыб также теснее, чем с количеством сетей ($r = 0.37$). Это объясняется тем, что уменьшение уловов вызывает снижение рентабельности промысла, вследствие чего сокращается число рыбаков. Это, в свою очередь, приводит к уменьшению количества неводов, требующих наличия больших бригад. Значительно медленнее сокращается количество сетей, что объясняется желанием оставшихся рыбаков компенсировать снижение улова на одну сеть большим количеством сетей. Это подтверждается наличием отрица-

тельной связи между числом рыбаков и количеством сетей на одного рыбака ($r = -0.72$) в исследуемый период.

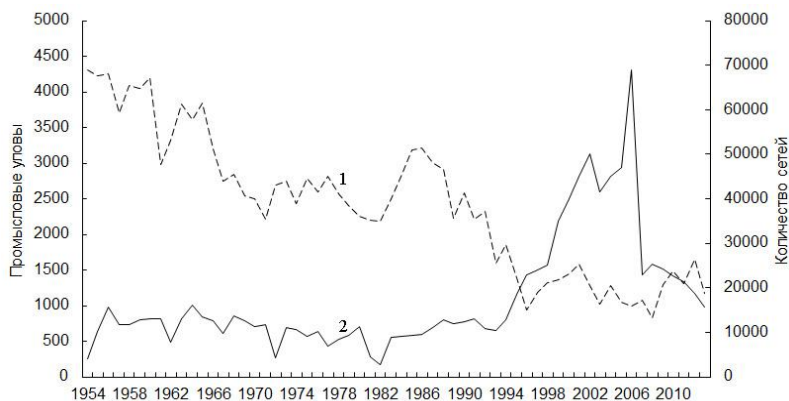


Рис. 4.4. Динамика показателей промысловой нагрузки на Рыбинском водохранилище. 1 — промысловые уловы (т), 2 — количество сетей на лову.

Уже к концу 1950-х гг. ежегодное повышение общего улова достигалось за счет увеличения числа сетей, тогда как улов на одну сеть с каждым годом падал (Ильина, Поддубный, 1961). Если до 1967 г. на одного рыбака в среднем приходилось 19.2 сети, то в 1968–1980 гг. — уже 32.5.

Снижение уловов привело к значительному сокращению промысловой базы (рис. 4.3, 4.4) и, как следствие, промысловой нагрузки на оставшиеся запасы рыб. В итоге в 1970-е гг. промысловые уловы стабилизировались, но на более низком уровне, чем в 1950–1960 гг. (рис. 4.1, 4.2). В этот же период началась фаза постепенного повышения трофического статуса водоема в результате антропогенного эвтрофирования (Ривьер, Баканов, 1984). Увеличилась площадь наиболее продуктивных серых илов, на которых биомасса кормовых организмов возросла в 5 раз по сравнению с начальным периодом существования водоема (Баканов, Митропольский, 1982). Биомасса планктона увеличилась с 0.54 ± 0.07 г/м³ в 1970-е гг. до 1.61 ± 0.28 г/м³ в 1980-е (Лазарева, 2010).

Сочетание этих факторов и сокращение промысловой базы способствовали увеличению численности рыб и последовавшему за этим в 1980-х гг. повышению промысловых уловов (с 2350 ± 170 т/год в 1970-х гг. до 3025 ± 216 т/год в 1980-х гг.).

В 1980-е гг., несмотря на повышение уловов, промысловая база оставалась относительно постоянной. Лов производился рыбаками колхозами, в которых суммарное количество рыбаков в этот пе-

риод не превышало 200–250 человек. Количество промысловых сетей на лову в эти годы сохранялось на уровне 10000–12000 шт.

Такое относительно стабильное состояние промысла продолжалось до середины 1990-х гг. Благоприятные условия для нереста, состояние кормовой базы и повышение температуры воды положительно сказались на урожайности поколений большинства массовых фитофильных видов. Все это в перспективе должно было благоприятствовать устойчивому состоянию популяций основных промысловых видов рыб в 1990-е и 2000-е гг., способному в течение длительного времени обеспечивать стабильные уловы.

Однако в дальнейшем природные факторы, связанные с процессом формирования водохранилища и изменениями климата, во многом определявшие динамику численности промысловых рыб в предшествующие годы, перестали быть столь очевидными. Изменения в политическом и экономическом развитии нашей страны внесли свои коррективы во все области экономики, в том числе и рыбную промышленность. Начавшийся с 1991 г. развал системы государственного лова рыбы привел к образованию аморфной слабоуправляемой структуры из множества частных предприятий, количество которых на Рыбинском водохранилище в 1990 г. доходило до 150, а количество рыбаков в них — до 600–700 человек (рис. 4.3). Количество промысловых сетей возросло до 35000 (рис. 4.4). Тем самым с 1990 по 2002 гг. число рыбаков, официально занимающихся промыслом, возросло до того же уровня, что и в середине 1950-х гг., а количество сетей превысило показатель тех лет в 4 раза (Герасимов и др., 2010). В 2005–2006 гг. количество промысловых сетей достигло максимального уровня за всю историю Рыбинского водохранилища — 70000 шт. (рис. 4.4). При этом на одного рыбака приходилось до 90 сетей, чего не наблюдалось за все предшествующие годы существования водохранилища. Таким образом, складывалась почти такая же ситуация, как и в период с конца 1960-х до начала 1970-х гг., когда на фоне снижения запасов повышение общего улова достигалось увеличением числа сетей на одного рыбака. Анализ связи таких показателей, как улов на одну сеть и количество сетей на одного рыбака, показал наличие между ними значимой обратной зависимости ($r = -0.8$; $p < 0.01$) (рис. 4.5).

В этот период промысел на Рыбинском водохранилище практически перестал использовать запасы менее ценных с коммерческой точки зрения видов рыб (синец, плотва, густера) и перешел главным образом на добычу коммерчески ценных видов рыб (крупный лещ, судак, щука). При этом средний уровень общей икhtiомассы продолжал оставаться относительно постоянным (рис. 4.6).

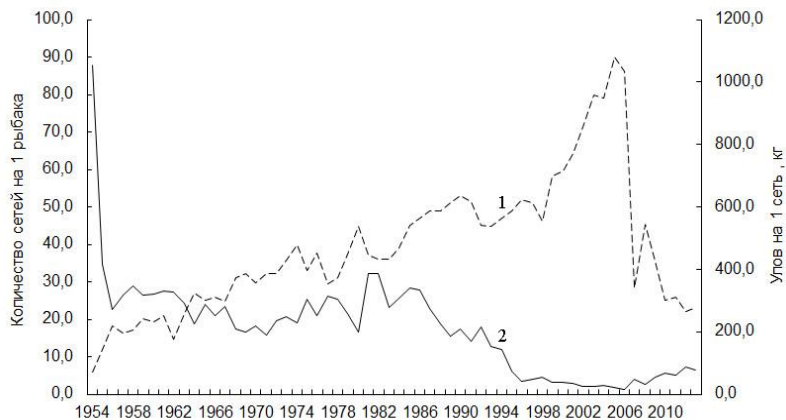


Рис. 4.5. Динамика показателей промышленной нагрузки на Рыбинском водохранилище. 1 — количество сетей на одного рыбака, 2 — улов на одну сеть в год (кг).

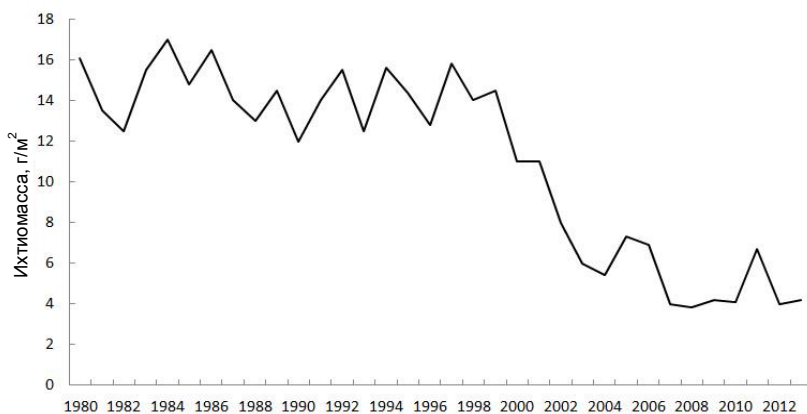


Рис. 4.6. Динамика икhtiомассы (г/м^2) по данным гидроакустических съемок на Рыбинском водохранилище.

Чрезмерный уровень изъятия в этот период проявлялся в изменении качественного состава рыбных запасов, стало меняться соотношение рыб промыслового и непромыслового размера в сторону снижения численности крупных особей ($b = -48.3$; $r = -0.85$), что было связано с их повышенной промысловой смертностью. И только в конце 1990-х – начале 2000-х гг. столь значительное увеличение промыс-

ловой нагрузки вызвало существенное сокращение запасов и, как следствие, сокращение общих промысловых уловов ($b = -0.76$; $p = 0.05$).

Быстрое снижение ихтиомассы в этот период (начало 2000-х гг.) было зарегистрировано и по данным гидроакустических съемок, ($b = -0.85$; $p = 0.01$) (рис. 4.6). Впервые за все время использования гидроакустической техники (с 1980 г.) показатель средней ихтиомассы упал до 4.5 ± 1.9 г/м², тогда как в период 1980–1990-х гг. средняя ихтиомасса оставалась относительно стабильной ($b = -0.03$; $p = 0.52$) и составляла в среднем 14.2 ± 1.1 г/м². В результате снижения рыбных запасов официальные средние промысловые уловы в 2000-е гг. упали до самого низкого уровня за все время существования водохранилища — 1100 ± 140 т (рис. 4.1, 4.2).

В 1950-е и 1960-е гг. из-за сильной закоряженности дна водохранилища не было возможности проводить полноценные траловые ловы, поэтому общие уловы исследовательским тралом в это время не отражали истинных запасов многих видов. Однако начиная с 1960-х гг. когда площадь, занимаемая древесными остатками в открытой части водохранилища, сократилась практически до современного уровня, сложилась схема расположения траловых станций, соответствующая современной (рис. 4.7). С этого периода появилась возможность сопоставлять динамику промысловых уловов с данными о состоянии запасов рыб в водохранилище, полученными на основании более объективных научных уловов. С 1980 г. для определения запасов рыб активно применяется гидроакустическая аппаратура, с этого периода определение запасов рыб в водохранилище стало производиться с использованием тралово-акустических методов.

Самое значительное снижение запасов наблюдалось у тех видов, которые представляют наибольшую коммерческую ценность: леща, судака и щуки. Значительное снижение запасов этих видов подтверждается тем, что в 1990-е и 2000-е гг. произошло сокращение не только промысловых уловов этих видов, но и уловов учетным тралом ($b = -4.14$; $p = 0.05$) (рис. 4.8, 4.9). Некоторая стабилизация была отмечена в 1980-е гг., но затем продолжилось снижение.

У леща в последние годы существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Возрастные группы старше 7–10 лет, составлявшие в прежние годы значительную часть уловов, в настоящее время представлены крайне незначительным количеством особей, а основу промыслового стада составляют особи младших возрастов и, соответственно, меньших размеров. Произошло омоложение нерестового стада леща, средний возраст производителей на нерестилищах снизился с 11.3 до 6.9 лет. Наблюдавшие-

еся ранее соотношение полов, близкое к 1:1, изменилось в сторону существенного преобладания самцов.

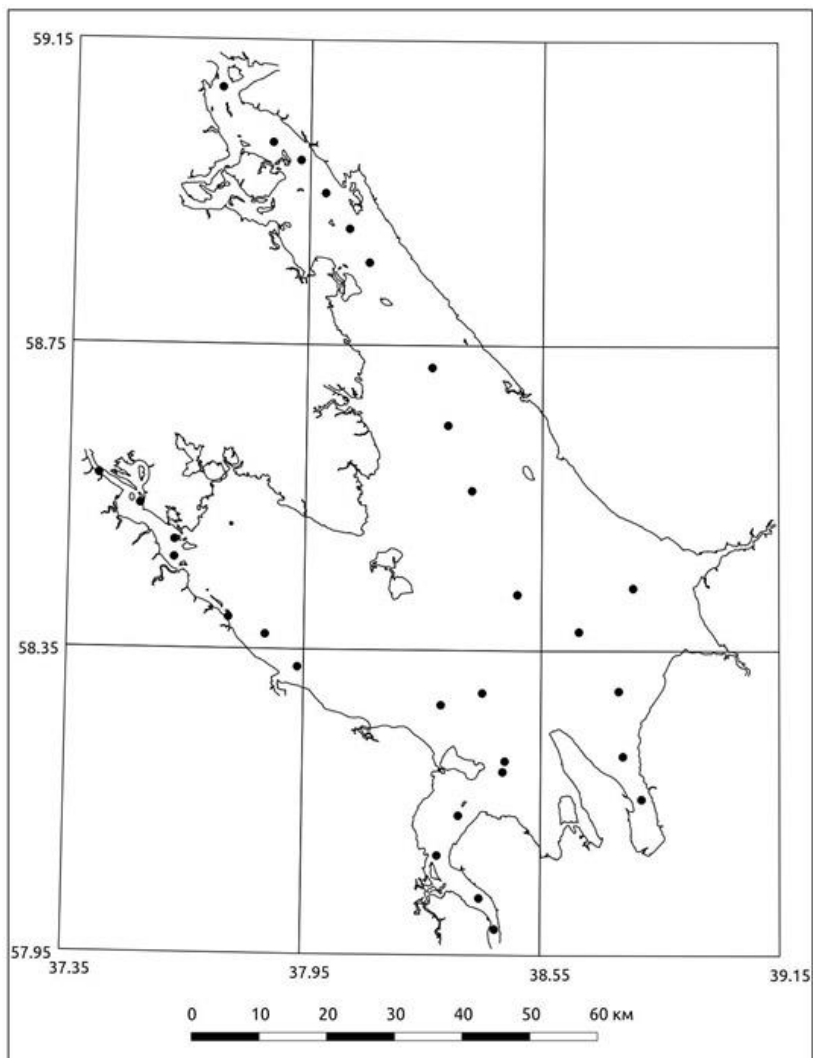


Рис. 4.7. Схема расположений траловых станций на Рыбинском водохранилище.

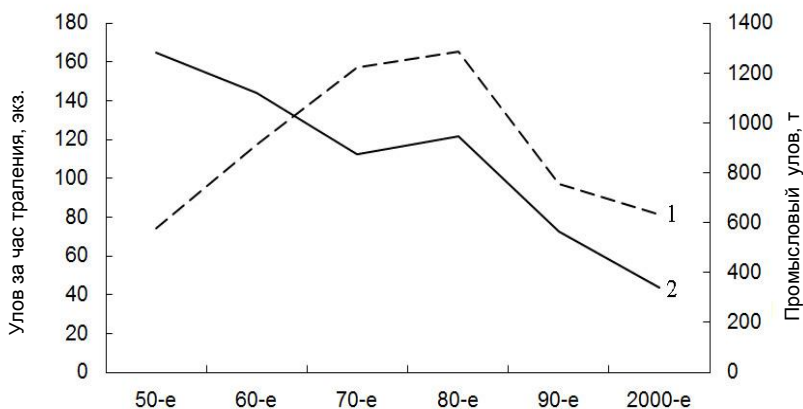


Рис. 4.8. Многолетняя динамика годовых научных и промысловых уловов леща. 1 — исследовательские уловы (экз.), 2 — промысловые уловы (т).

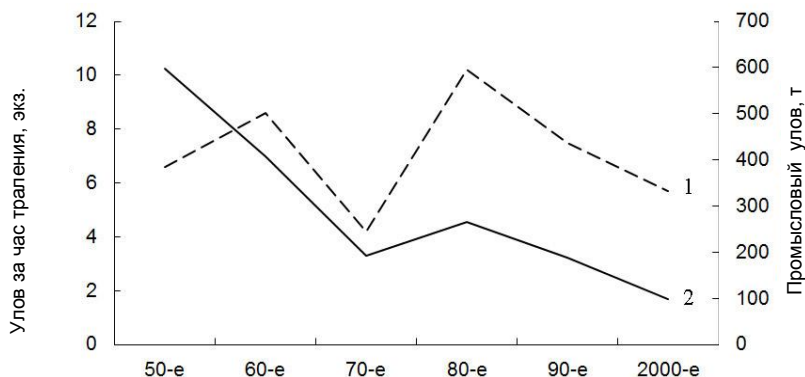


Рис. 4.9. Многолетняя динамика годовых научных и промысловых уловов судака. 1 — исследовательские уловы (экз.), 2 — промысловые уловы (т).

У судака, как и у леща, существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Возрастные группы старше 8 лет и длиной более 50 см, составлявшие в прежние годы значительную часть уловов, сейчас представлены крайне небольшим количеством особей. Наблюдавшееся ранее соотношение полов, близкое к 1:1, также изменилось в сторону некоторого преобладания самцов. В отличие от леща, у которого под действием промысла произошло омоложение нерестовой части популяции, у судака начиная с 1980-х гг. увеличился средний возраст производителей (с

4.7 до 6 лет), возраст достижения половозрелости (с 2.8 до 5.6 лет) и средний возраст неполовозрелой части популяции (с 2 до 3.3 лет). Причина изменений в том, что высокую коммерческую ценность у леща представляют только особи крупного размера, которые изымались в первую очередь. У судака коммерческой ценностью обладают и мало-размерные особи, едва достигшие промысловых размеров. В результате в последние годы преимущество получают наиболее тугорослые поздно созревающие особи. Наличие подобных особей в популяции отмечалось на более ранних этапах существования Рыбинского водохранилища (Барсуков, 1959; Поддубный, 1971).

Кроме того, у судака чрезмерная промысловая нагрузка начала сказываться на эффективности нереста. Исследования, проводимые в районе его основных нерестилищ, показали, что количество молоди, скатывающейся с этих нерестилищ начиная с 1990 г. уменьшилось почти в 30 раз. На удалении от нерестилищ — в пелагических нагульных скоплениях — ее численность уменьшилась в 44 раза. Так, в 1990 г. молодь судака в пелагических скоплениях составляла до 65%, а в 2009 г. — не более 16%.

Сходная ситуация сложилась и в популяции щуки Рыбинского водохранилища. В последние годы существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Размерный ряд заметно сузился за счет крупных размерных классов. При этом увеличился средний возраст производителей (с 3.3 до 4.2 лет) и возраст полового созревания (с 2 до 3 лет). Поскольку у щуки, как и у судака, высокой коммерческой ценностью обладают и малоразмерные особи, в том числе и не достигшие промысловых размеров, в последние годы преимущество получили наиболее тугорослые поздносозревающие особи.

Следовательно, запасы основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища в последние годы имеют устойчивую тенденцию к снижению, обусловленную в первую очередь промысловой нагрузкой. Это доказывается и характерными изменениями популяционных показателей промысловых рыб. Например, популяция леща характеризуется значительным омоложением возрастного состава, что, как правило, связано с интенсивным выловом (Никольский, 1961)

У судака и щуки, в отличие от леща, омоложение не столь выражено, но при этом снижается запас и урожайность пополнения. Дело в том, что у этих двух видов высокую коммерческую ценность представляют и неполовозрелые особи, что приводит к их массовому отлову уже в возрасте 2+ ... 3+.

Тот факт, что основной причиной снижения запасов наиболее ценных видов промысловых рыб выступает чрезмерная промысловая нагрузка, подтверждается вышеописанными изменениями в популяционных показателях леща, судака и щуки Рыбинского водохранилища. Известно (Монастырский, 1952; Никольский, 1961), что в случае интенсивного вылова молодежи происходящее снижение пополнения может приводить даже к некоторому старению нерестовой популяции из-за сдвига модальной величины рядов возрастного состава вправо, т.е. при неселективном вылове омоложения популяции не происходит даже при значительном снижении численности стада в результате вылова.

Иная ситуация наблюдается у наиболее массовых промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища — синца и плотвы. Относительно низкая коммерческая ценность не способствует их массовому изъятию промыслом. У синца, как и у вышеописанных видов, произошло снижение промысловых уловов, однако уловы учетным тралом, наоборот, возросли (рис. 4.10). Причины снижения промысловых уловов связаны, скорее, с переориентацией промысла на более ценные виды, а не со снижением запасов, т.е. обусловлены низким освоением квот.

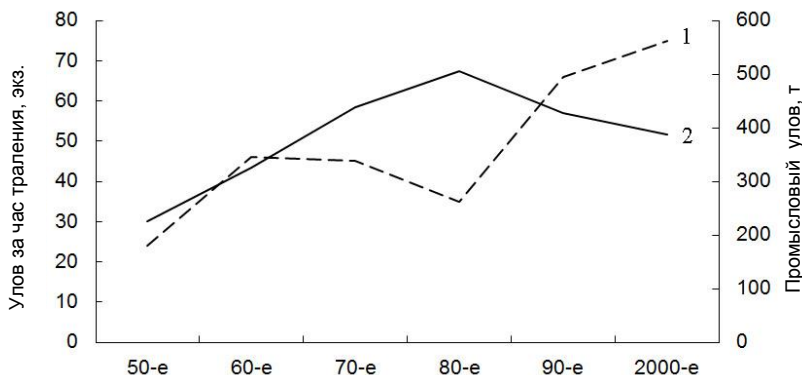


Рис. 4.10. Многолетняя динамика научных и промысловых уловов синца. 1 — исследовательские уловы (экз.), 2 — промысловые уловы (т).

Средний процент освоения квот на вылов синца за последнее десятилетие составил около 65%, а плотвы — 70%. В 2008 г. квота на вылов синца была освоена на 48%, а плотвы — на 39% (рис. 4.11). Только в 2009–2010 гг. наметилась тенденция к увеличению вылова, что связано со значительным снижением запасов и соответственно уловов более ценных видов.

Крупная плотва Рыбинского водохранилища (0.5–1 кг), имеющая наибольшую коммерческую ценность, образует скопления на местах обитания двухстворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (затопленная пойма рек с остатками древесной растительности с глубинами 3–8 м). На русловых местообитаниях она практически отсутствует, поэтому в траловых уловах встречается единично. В то же время при снижении промысловой нагрузки и увеличении численности, встречаемость плотвы на несвойственных ей русловых местообитаниях увеличивается, соответственно повышается ее доля в траловых уловах. Этим обусловлен зеркальность кривых динамики промысловых уловов и уловов учетным тралом (рис. 4.12).

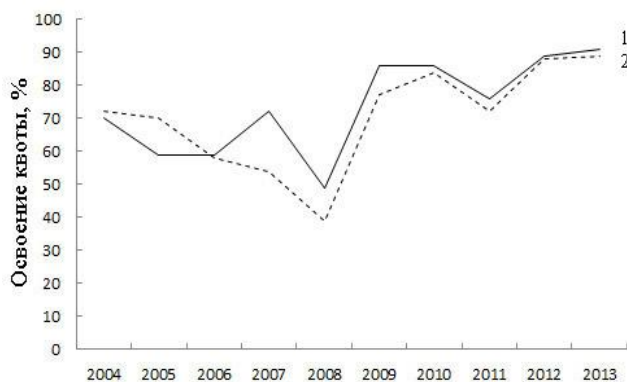


Рис. 4.11. Процент освоения квот на вылов плотвы (1) и синца (2) за период с 2004 по 2013 гг.

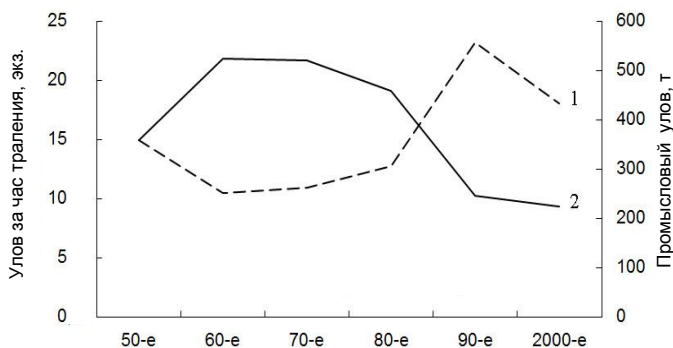


Рис. 4.12. Многолетняя динамика научных и промысловых уловов плотвы. 1 — исследовательские уловы (экз.), 2 — промысловые уловы (т).

Кроме того, на отсутствие чрезмерного промыслового изъятия данных видов указывает иная, чем у леща, судака и щуки, динамика популяционных показателей синца и плотвы. У синца практически не изменилась средняя длина в уловах, достоверно увеличились масса и возраст, не изменилась возрастная и половая структура.

У плотвы в последние годы существенно повысились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. За все годы наблюдений размерный и возрастной состав в уловах остается относительно постоянным. В уловах отмечено значительное преобладание самок.

Единственным видом, быстрое снижение запасов которого было обусловлено факторами не антропогенного характера, является налим. У этого представителя арктического комплекса была отмечена реакция на потепление воды Рыбинского водохранилища, вызванное изменениями климата. В последнее время все чаще отмечается воздействие потепления на популяционные показатели рыб, населяющих водоемы умеренной и северной зон (Wrona et al., 2006; Rijnsdorp et al., 2009).

Уловы налима в Рыбинском водохранилище в начале 60-х гг. прошлого века достигали 500 т. В промысловых уловах встречались особи в возрасте до 11 лет. В период 1990–2002 гг. уловы снизились с 200 до 50 т. В 2009 г. промысловые уловы налима начали вновь увеличиваться, но при этом произошло снижение показателей линейного и весового роста, что характерно и для других холодноводных видов рыб (Rijnsdorp et al., 2009). Нерестовое стадо налима Рыбинского водохранилища состояло из особей шести возрастных групп. Доминировали по численности особи в возрасте 3 и 4 лет, т.е. поколения 2005–2006 гг. После аномально жаркого лета 2010 г. запасы налима опять резко сократились и в настоящее время находятся на очень низком уровне.

На другие промысловые виды потепление климата пока не оказало заметного прямого влияния. Отсутствие явных отклонений в показателях популяционного роста этих видов свидетельствует о том, что естественные факторы среды в водохранилище в настоящее время не оказывают отрицательного воздействия на условия их существования. Чрезмерное промысловое изъятие рыбы привело к практически полной потере лимитирующей роли уровня развития кормовой базы. По всем основным группам кормовых организмов, особенно бентосным, в Рыбинском водохранилище отмечается увеличение количественных показателей. Единственное исключение составляет *Dreissena polymorpha* — основной объект питания крупной плотвы Рыбинского водохранилища,

численность которой снижается в результате связанного с потеплением ухудшения кислородного режима в водохранилище

Анализ динамики популяций отдельных видов показывает, что влияние как промысла, так и естественных факторов на них неодинаково. Промысловое изъятие определяется в первую очередь коммерческой значимостью этих видов. Так, в 1990-е и 2000-е гг. промысел на Рыбинском водохранилище был преимущественно направлен на вылов наиболее ценных с коммерческой точки зрения видов рыб — леща, судака и щуки. Менее ценные виды — плотва и синец — использовались промыслом с меньшей интенсивностью.

Следовательно, все негативные изменения в популяциях основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища в 1990-х и 2000-х гг. вызваны исключительно воздействием высокой промысловой нагрузки, характеризующейся отсутствием эффективного регулирования.

С начала 1990-х гг. резко возросла нелегальная промысловая нагрузка, обусловленная тем, что рыбаки старались не декларировать большую часть уловов ценных видов, реализуя ее через теневую систему изъятия. Сложившуюся ситуацию усугубило принятие в конце 1990-х – начале 2000-х гг. нескольких недальновидных организационных решений. В 1990-е гг. был организован так называемый лицензионный лов, когда любой желающий за символическую плату мог осуществлять на водохранилище лов сетями. Массовый наплыв желающих при отсутствии должного контроля привел к многочисленным злоупотреблениям и резкому росту неучтенного вылова рыбы из водохранилища и его притоков. Принятое через несколько лет решение о запрете лицензионного лова уже не могло исправить ситуацию, поскольку большая часть рыбаков продолжала осуществлять лов нелегально, в том числе и в весенний нерестовый период. Этому способствовало очередное решение о реорганизации рыбоохраны, которое, в частности, на Рыбинском водохранилище привело к 10-кратному сокращению количества инспекторов. Это обусловило появление на водоеме большого количества браконьеров.

В результате в последние годы промысел на водохранилище имеет практически нерегулируемый характер и отличается чрезвычайно интенсивным нелегальным изъятием рыбы. Показатель официального вылова не отражает величины реальных уловов, которые в настоящее время существенно превышают официальные данные. Например, снижение промысловых уловов в начале 1990-х гг. (по данным официальной промысловой статистики) обусловлено не снижением запасов, а сокрытием промысловиками значительной части уловов (Герасимов и

др., 2010). Об этом свидетельствует то, что ихтиомасса, определяемая прямым методом с использованием гидроакустической техники, в этот период не показывала тенденции к снижению (рис. 4.13) и не была достоверно связана с промысловыми уловами ($r = -0.04$), тогда как с уловами исследовательским тралом наблюдалась значимая корреляция ($r = 0.47$). В конце 1980-х гг. на акватории Рыбинского водохранилища в пределах административных границ Ярославской области рыбаками использовалось не более 14 тыс. сетей при официальном вылове рыбы порядка 3 т в год. Вылов на одну сеть составлял порядка 220–350 кг в год (рис. 4.14).

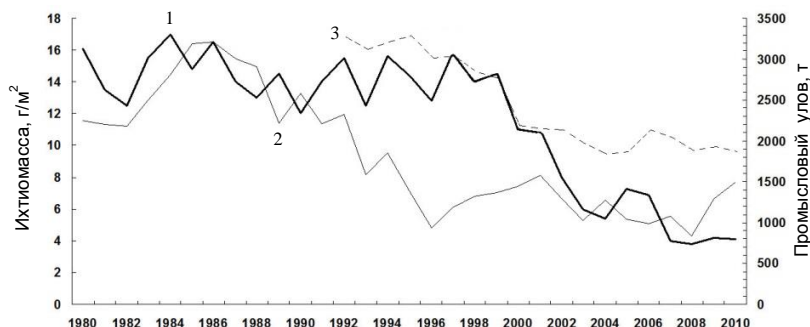


Рис. 4.13. Ихтиомасса ($\text{г}/\text{м}^2$) по данным гидроакустических съемок (1), официальные промысловые уловы (2) и фактические промысловые уловы с учетом нелегального изъятия (3).

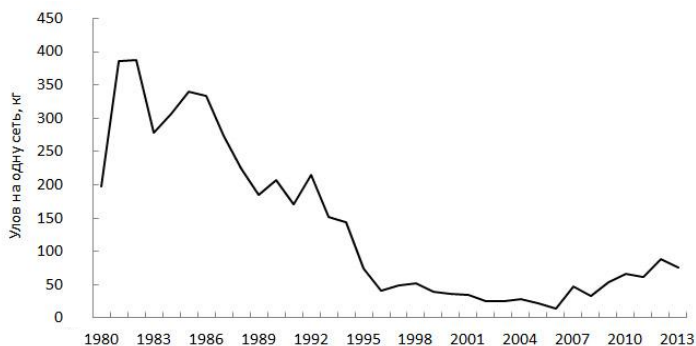


Рис. 4.14. Динамика показателя улова на одну сеть в год (кг).

В 1995 г. на промысле работало 279 рыбаков, применялось 12 тыс. сетей, выловлено около 1 тыс. т рыбы, причем вылов на одну сеть составил всего 75 кг вместо 200–250 кг, добывавшихся в 1980-е гг.,

и это на фоне неизменных запасов основных промысловых видов рыб (рис. 4.13).

В 1997 г. количество рыбаков на промысле увеличилось вдвое и составило 557 человек. Удвоилось и число выставляемых орудий лова — до 24 тыс. штук. При этом общий статистический улов остался на прежнем уровне — 1 тыс. т. Средний вылов на одну сеть понизился до 42 кг. К концу 2008 г. количество рыбаков, участвующих в промысле, и количество выставляемых орудий лова остались на прежнем уровне, зато количество выставляемых сетей увеличилось до 35 тыс. штук. При этом общий статистический улов понизился до 0.5–0.7 тыс. т. Официальный вылов на 1 сеть составил всего лишь 19.5–25.5 кг в год (или 50–70 г в сутки). Однако при контрольных постановках сетей на тех же участках представителями управления «Верхневольжрыбвод» и сотрудниками ИБВВ РАН улов составлял не менее 1.1 кг за сутки (т.е. в 22 раза больше). К примеру, для освоения 1.0 т выделенной квоты в течение промыслового периода рыбодобытчику потребуется 6 ставных сетей, а для освоения всей разрешенной квоты при современном состоянии запасов — около 7500 сетей (т.е. в 3 раза меньше, чем используется сейчас или в 7 раз меньше, чем в 2005–2007 гг.). Следовательно, рыбодобытчики скрывали значительную часть улова, причем, чем выше коммерческая цена промыслового вида рыб, тем больше скрываемая доля улова.

Контрольные постановки сетей, аналогичных промысловым, производимые на местах промысла, а также данные по количеству легальных и нелегальных орудий лова, выставляемых в Рыбинском водохранилище, показали, что реальный вылов во второй половине 1990-х и начале 2000-х гг. мог достигать 3500 т в год при среднем значении 3253 ± 182 т в год (рис. 4.13). Это было даже несколько выше, чем в 1980-х гг., когда по официальной статистике средний промысловый улов составлял 3025 ± 216 т, а нелегальный вылов был незначительным. В 1990-е гг. по официальной статистике средние промысловые уловы составляли всего лишь 1700 ± 280 т в год (рис. 4.13), что почти вдвое меньше реальных уловов. Высокая промысловая нагрузка в течение 1990-х гг. привела к ощутимому сокращению запасов, что начало сказываться на фактических уловах, и с начала 2000-х г. было отмечено их снижение ($b = -77.5$) на фоне убыли средней ихтиомассы (рис. 4.13). Фактический вылов с учетом уловов браконьерскими орудиями лова и сокрытия части улова промысловиками в 2000-е гг. сократился и составил в среднем 2030 ± 101 т в год (рис. 4.10). Между тем официальный вылов в этот период по данным промысловой статистики не превышал 1200 ± 160 т в год (рис. 4.13).

На современном этапе основной регулирующей и ограничительной мерой изъятия рыбы из промыслового водоема является показатель общего допустимого улова (ОДУ). Выше было показано, что промысловое изъятие идет со значительным превышением этих показателей, в первую очередь за счет интенсивного браконьерского лова и сокрытия части уловов легальными промысловиками. Дополнительным доказательством тому служит и анализ динамики освоения выделенных квот.

Основная часть выделенных квот на Рыбинском водохранилище традиционно реализуется в течение 2–3 зимних месяцев, причем наибольшие уловы, как правило, приходятся на декабрь. В советские годы, при более жестком контроле над сдачей улова, треть организаций уже к началу ноября перевыполняла лимит по меньшей мере по одному виду. На современном этапе ситуация с динамикой вылова практически не изменилась.

В настоящее время к концу лета освоение выделенных квот по всем рыбодобывающим организациям по судаку в среднем составляет около 50%, столько же по щуке. До конца декабря, согласно всем имеющимся многолетним данным, промысловики должны вылавливать еще как минимум 70%. Однако сокрытие значительной части улова именно в зимний период, когда хранение выловленной рыбы не требует морозильной техники, приводит к тому, что промысловая статистика не показывает перелова ни по одному виду. Так, средний процент выполнения квот в 2000-е гг. в среднем не превышает 80%, что, как было показано выше, далеко от истинной цифры изъятия рыбы из водохранилища.

Усугубляется ситуация тем, что в прогноз ОДУ и в выделяемые квоты входит и доля запаса, которая планируется к изъятию рыбаками-любителями. Однако любительский лов вообще не регулируется, учет вылова ведется формально, без осуществления какого-либо контроля. Это при том, что в последние годы изъятие рыбы рыбаками-любителями на Рыбинском водохранилище оценивается в 15–20% от выделяемых квот, т.е. по интенсивности оно сравнимо с промыслом. Это также приводит к значительному искажению промысловой статистики.

В настоящее время динамика уловов часто определяется не состоянием запаса и реальными действиями по организации промысла, а является результатом формального администрирования. Например, в 2010 г. наблюдалось резкое увеличение промыслового улова. Показатели общего вылова по сравнению с 2009 г. увеличились на 130.819 т, а по сравнению с 2008 г. — на 593.714 т. Увеличение вылова в пределах разрешенных квот произошло по всем основным промысловым

видам рыб крупного и мелкого частика. Уловы леща увеличились на 53.668 т, синца на 53.477 т, плотвы на 51.43 т, окуня на 28.366 т, судака на 23.955 т, чехони на 12.509 т, язя на 1.112 т, берша на 0.904 т, карася на 0.378 т и сома — на 0.229 т.

Такое ошутимое увеличение промыслового вылова на Рыбинском водохранилище было связано не с улучшением состояния рыбных запасов в водоеме, а с преодолением административного барьера по проведению конкурсов на право заключения договора пользования рыбопромысловым участком. Кроме того, в этом году промысловики были своевременно наделены квотами вылова водных биологических ресурсов, поскольку выдача разрешений на право ведения лова (добычи) была проведена заранее, т.е. в конце предшествующего года, а не как обычно — в начале текущего.

Снижение запасов промысловых рыб произошло в начале 2000-х гг. В это время на акватории Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области добычей рыбы занимались 50 рыбопромысловых организаций. Многие из них, располагая небольшими рыболовными участками (от 1.7 до 40 км²), были не в состоянии освоить квоты вылова из-за низкой плотности промысловых рыб. На этих небольших участках освоение квот в среднем составляло от 52 до 74%. Попытки любым способом выловить предоставленную квоту приводили к увеличению числа выставляемых орудий лова. Все это способствовало значительному превышению квот и вылову особей непромысловых размеров. Промысел становился нерентабельным, началось сокращение числа рыбаков, которое достигло минимума в 2008 г. — 559 чел. (рис. 4.15).

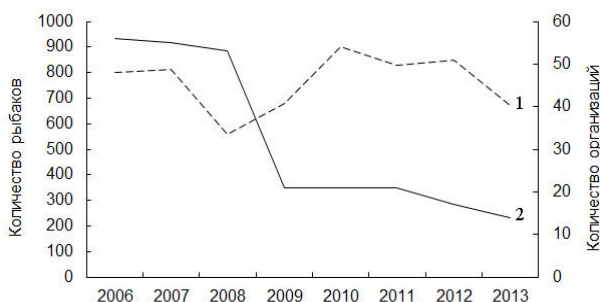


Рис. 4.15. Динамика показателей промысловой нагрузки на Рыбинском водохранилище. 1 — общее количество рыбаков на промысле, 2 — количество промысловых организаций.

Правительством Ярославской области в 2007 г. было принято решение об укрупнении рыболовных участков, минимальный размер которых должен был составлять не менее 50 км². Как следствие, в 2009 г. количество рыбопромысловых участков сократилось, а из 50 рыбопромысловых организаций по результатам конкурсов осталось 17. Однако ожидаемого снижения количества рыбаков не произошло, даже наоборот, их количество увеличилось до 666 человек (рис. 4.15). А в 2010 г. число рыбаков достигло исторического максимума — 900 человек, т.е. сокращение числа рыбопромысловых организаций привело к переходу рыбаков из бригад, не прошедших конкурсы, в бригады, получившие рыбопромысловые участки.

Ситуацию усугубляло еще и то, что одним из критериев оценки заявок на участие в конкурсе на право заключения договора о предоставлении рыбопромыслового участка является средняя численность людей, работающих у участника конкурса в течение последних 4 лет (постановление Правительства Российской Федерации от 14.04.2008 № 264 «О проведении конкурса на право заключения договора о предоставлении рыбопромыслового участка для осуществления промышленного рыболовства и заключении такого договора»). Таким образом, руководители промысловых организаций были заинтересованы в расширении штата.

Способствовало этому и принятие новых «Правил рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна» (приказ Федерального агентства по рыболовству № 1 от 13 января 2009 г.), в котором отсутствовал пункт о недопустимости «посторонних на лову». В результате и организации и рыбаки могли привлекать любое количество еще и нештатных помощников.

В начале 2010-х гг. уменьшение промысловых запасов привело к дальнейшему снижению рентабельности промысла и связанному с этим росту злоупотреблений, которые совершались промысловиками для повышения уловов. В связи с этим была сделана попытка очередного уменьшения количества промысловых участков с целью увеличения их площади и снижения промысловой нагрузки на рыбные запасы Рыбинского водохранилища. Количество рыбопромысловых организаций было уменьшено с 17 до 12. Однако продолжающие действовать в неизменном виде вышеупомянутые документы опять-таки не позволили кардинально изменить ситуацию. Формальное снижение количества рыбаков в 2013 г. до 671 чел. (с 848 человек в 2012 г.) связано с тем, что промысловым организациям выгодно пользоваться услугами нештатных рыбаков, тем более что договоры на право пользования промысловыми участками были заключены с ними на максимально раз-

решенный срок — 25 лет. Поэтому фактическая численность рыболовецких звеньев в организациях зачастую не зависит от выделяемых квот (объемов добычи) водных биоресурсов, по-прежнему высока доля неучтенного вылова рыбы.

Заключение. Анализ динамики популяций отдельных видов показывает, что влияние на них как промысла, так как естественных факторов неодинаково. Промысловое изъятие определяется в первую очередь коммерческой значимостью этих видов. Менее ценные виды используются промыслом с меньшей интенсивностью.

Все негативные изменения в популяциях основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища в 1990-х и 2000-х гг. вызваны исключительно воздействием высокой промысловой нагрузки, характеризующейся отсутствием реального регулирования. Несмотря на сокращение количества рыбопромысловых участков за счет увеличения их площади, продолжает сохраняться устойчивая тенденция к снижению запасов основных промысловых видов рыб, особенно коммерчески ценных.

ГЛАВА 5. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

5.1. ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКАЯ ТЮЛЬКА

Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище впервые зарегистрирована в 1993 г., три половозрелые особи (3+) были выловлены пелагическим тралом на одной из контрольных станций у западного берега водохранилища вблизи п. Брейтово (рис. 5.1.1). В это же время корюшка, другой мелкий пелагический вид, который до середины 1990-х гг. доминировал в пелагиали Рыбинского водохранилища (глава 5, раздел 5.3), встречалась на всех траловых контрольных станциях. Улов корюшки на усилие (за 10 мин траления пелагическим тралом) превышал 1000 экз. (рис. 5.1.2). В 1994 г. недалеко от этого места (в р-не Первомайских островов) была отловлена еще одна особь тюльки. В этом же году численность корюшки достигла максимума, в среднем ловилось более 2000 экз. В 1995 г. средние траловые уловы корюшки уменьшились до 250 экз. Подобные колебания численности нормальны для любого короткоциклового вида (Иванова, 1982; Криксунов, 1995). Однако в 1996 г., когда уровень наполнения водохранилища оказался аномально низким, ее уловы уменьшились уже до 37 экз./10 мин траления и в дальнейшем только продолжали уменьшаться. В 1998 г. средние уловы корюшки достигли 20 экз. за 10 мин траления и при этом впервые за несколько предшествующих десятилетий ее встречаемость в уловах уменьшилась со 100% до 50%. В 1999 г. уловы корюшки снизились до 10 экз./10 мин траления при той же 50%-ной встречаемости.

Следует отметить, что до 1999 г. тюлька фактически не реагировала на подобное снижение численности популяции корюшки. В течение 5 лет (с 1993 и по 1998 гг.) с момента первого обнаружения тюлька продолжала единично встречаться в уловах на одной или двух контрольных траловых станциях вдоль западного побережья Рыбинского водохранилища, и только в 1999 г. с увеличением численности до 33 экз. на усилие она образовала пелагические скопления вдоль затопленных русел рек Молога и Шексна (рис. 5.1.1). При этом ее встречаемость увеличилась до 60%. В 2000 г. она встречалась уже на всех контрольных траловых станциях, а ее уловы достигли 316 экз. В 2002 г. был отмечен максимальный улов — 1380 экз.

Вселившись в водоем в период депрессивного состояния популяции корюшки, тюлька заняла бывшие «корюшковые» биотопы, включившись как значимый элемент в пищевую цепь рыб-планктофагов и практически всех хищных рыб.

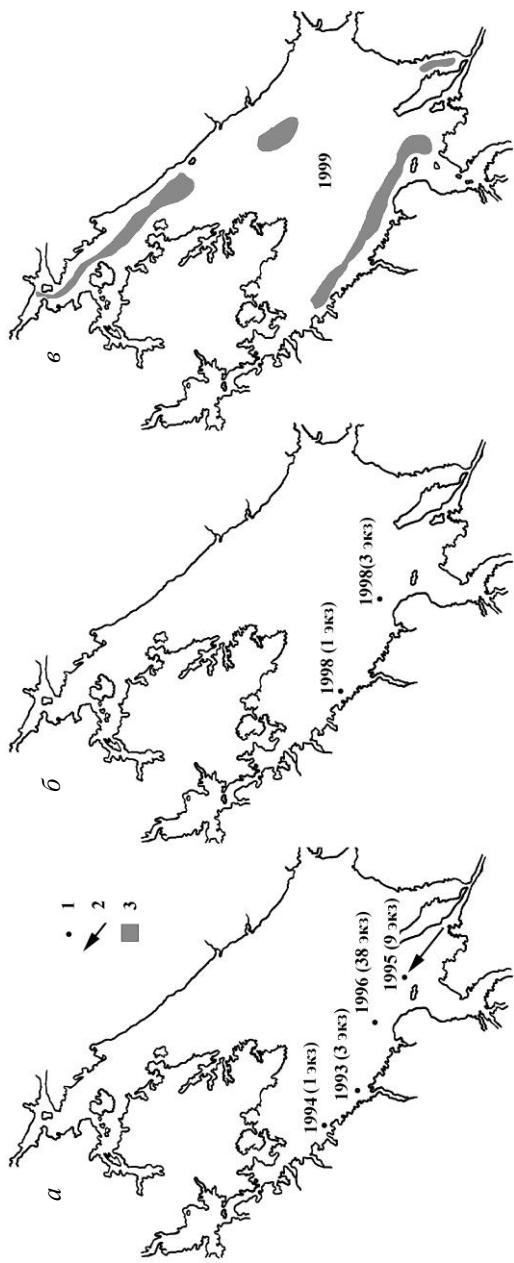


Рис. 5.1.1. Встречаемость тьюльки в уловах пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище. 1 — единичные поймки тьюльки в период с 1993 по 1988 гг.; 2 — направление везения тьюльки в Рыбинское водохранилище; 3 — распределение скоплений тьюльки в 1999 г.

Как и в материнском водоеме (Каспийском море), в новых для нее условиях тюлька осталась короткоцикловым рано созревающим видом, что и определило динамику численности популяции, характеризующуюся значительными межгодовыми флуктуациями численности как в летний, так и в осенний периоды.

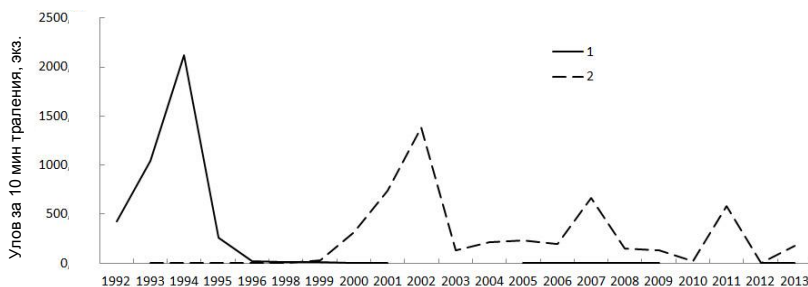


Рис. 5.1.2. Динамика относительной численности (улов на усилие) корюшки (1) и тюльки (2) в Рыбинском водохранилище в период с 1992 по 2013 гг.

Значительные колебания численности начиная с 2003 г. происходили на фоне устойчивой тенденции к ее снижению ($b = -50.9$, $r = -0.51$; $p < 0.05$). В то же время у остальных видов (молоди карповых и окуневых), образующих вместе с тюлькой пелагические скопления, наоборот, наблюдается тенденция к увеличению общей численности ($b = 18.1$, $r = 0.80$; $p < 0.001$) (рис. 5.1.3).

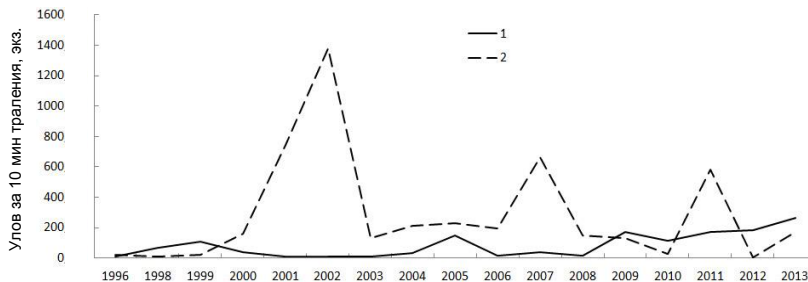


Рис. 5.1.3. Динамика относительной численности (улов на усилие) разновидовой молоди рыб, составляющей пелагические скопления (1), и тюльки (2) в Рыбинском водохранилище за период с 1996 по 2013 гг.

Как и у корюшки в период ее доминирования, вертикальное и горизонтальное распределение тюльки по водоему весьма неравномерно. Она занимает наиболее продуктивные биотопы пелагиали (зоны аккумуляции биомасс), концентрируясь в горизонте 2–7 м. Появление тюльки в водохранилище во второй половине 1990-х гг. совпало с

развитием процесса глобального потепления. Вероятно, по этой причине популяция корюшки так и не смогла восстановиться после неблагоприятного для ее нереста 1996 г.

В связи со значительным сокращением срока жизни тюльки в Верхневолжских водохранилищах, по сравнению с исторической частью ареала, в динамике численности популяции ключевую роль играет доля пополнения, которую составляют особи генерации текущего года, как, впрочем, и у любого другого короткоциклового вида. Поэтому каждое явление, вызывающее гибель части половозрелых особей, приводит к снижению репродуктивного потенциала популяции, что, в свою очередь, влечет за собой значительные колебания численности популяции.

Флуктуации численности отмечены как в летний, так и в осенний периоды, но наибольшие амплитуды колебаний выявлены осенью, когда в популяции доминировали сеголетки. Элиминация тюльки, если сравнивать осенние и летние уловы, происходила как летом, так и зимой. Часть рыб погибала летом после первого нереста (возраст 1+). Оставшиеся особи этой возрастной группы перезимовывали и нерестились повторно, погибая вскоре после нереста в возрасте 2+. Однако сравнение летних и осенних уловов дает основание полагать, что гибель производителей в летний период — явление не ежегодное. К сентябрю – октябрю в половине исследованных лет количество отнерестившихся производителей (возраст 1+ ... 2+) сокращалось на 7–88%. В течение зимы уловы тюльки снижались в 3–6 раз в период 2002–2005 гг. и в 3–11 раз в период 2006–2009 гг. Коэффициенты общей смертности с октября по июнь составили 66–73% в первый период и 81–91% во второй. В результате высокой смертности урожайных генераций в подледный сезон (например, 2007 и 2008 гг.) к лету следующего года их численность оказалась сопоставимой с таковой в мало- и среднеурожайные годы.

На основании многолетних работ сотрудников ИБВВ РАН можно сделать вывод о снижении к настоящему моменту, по сравнению с начальным этапом вселения, показателей массы тела, жирности мышечной ткани и содержания в ней запасных липидов у взрослых рыб всех размерно-возрастных групп. Причиной могла стать недостаточная обеспеченность их предпочитаемым кормом (крупными ветвистоусыми рачками) в связи с наблюдаемым в последние годы снижением общей биомассы и измельчением представителей зоопланктонного сообщества в пелагиали Рыбинского водохранилища (Лазарева, 2010).

Размеры. За многолетний период наблюдений в уловах пелагическим тралом длина тела тюльки составляла от 18 до 127 мм. Размерный состав уловов в августе – сентябре описывается двухвершинной

кривой (рис. 5.1.4). В осенний период в первую размерно-возрастную группу входят сеголетки и медленно растущие годовики, во вторую – годовики и двухлетки.

Размерные характеристики этих групп могут существенно варьировать в разные годы. Так, в 2010 г. первая размерно-возрастная группа была в основном представлена особями длиной 40–50 мм, вторая — 75–85 мм. В следующем 2011 г. средний размер особей сместился на 2 размерных класса: первая группа была представлена рыбами с длиной 55–65 мм, тогда как размеры второй (старшей) группы остались прежними — 75–85 мм. Вероятно, такое отставание в размерах сеголеток в 2010 г. связано с очень жарким летом, когда происходил значительный прогрев воды в водохранилище (свыше 25°C), а в результате развития сине-зеленых водорослей и дефицита растворенного кислорода происходили даже «летние заморы» рыбы.

Таким образом, на протяжении десяти лет с момента вселения в Рыбинское водохранилище наблюдаются незначительные флуктуации средних размеров тюльки – как сеголеток, так и половозрелых особей. Вместе с тем размерные характеристики сеголеток в наибольшей степени зависят от условий нереста и нагула (в данный период — прежде всего от температурного режима в водоеме) (Kiyashko et al., 2010).

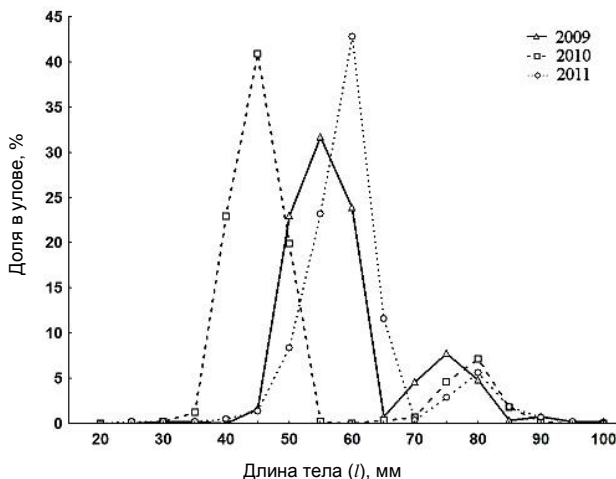


Рис. 5.1.4. Размерный состав уловов тюльки *C. cultriventris* в Рыбинском водохранилище по результатам осенних тралений в 2009–2011 гг.

Воспроизводство. Тюлька Рыбинского водохранилища созревает в возрасте 1+ при длине около 50 мм (Осипов, Кияшко, 2006). На первом году жизни соотношение самцов и самок примерно равное, на втором

году преобладают самки. По-видимому, как и в исторической части ареала (Каспийское и Азовское моря), самцы имеют более короткий жизненный цикл, чем самки. Предельный возраст тюльки Рыбинского водохранилища не превышает 4 года. Тюлька Рыбинского водохранилища нерестится порционно, порций икры как минимум две. Диаметр икринок тюльки в Рыбинском водохранилище в среднем составляет 0.35 мм, возраст производителей в данном случае не оказывает сколько-нибудь значительного влияния на размеры икры. Абсолютная плодовитость тюльки Рыбинского водохранилища в среднем составляет 25.4 тыс. икринок, у годовиков — 8.5 тыс. икринок, у двухгодовиков — 30.7 тыс. икринок (Осипов, Кияшко, 2006).

В Рыбинском водохранилище нерест происходит в первой декаде июня, в вечернее время (от 21 до 23 часов) (Степанов, 2011). Вторая, меньшая, порция икры выметывается, как правило, в июле. К моменту начала нереста тюлька концентрируется в поверхностном слое воды. Массовый нерест тюльки происходит как в открытых, так и в приуловых участках на глубинах не менее 4 м при прогреве поверхностного слоя воды до 22°C.

Конкуренция. В условиях Рыбинского водохранилища, как и в водохранилищах Нижней и Средней Волги, тюлька предпочитает питаться крупными пелагическими рачками (Кияшко, 2004; Кияшко и др., 2012). Наиболее часто тюлька встречается в уловах совместно с молодью карповых, для которых пелагиаль — временное местообитание. Это факультативные планктофаги — молодь леща, плотвы и разновозрастная уклейка (частота совместной встречаемости тюльки с каждым из этих видов соответственно равна 74, 63 и 55%). Совместная встречаемость с другой группой типичных планктофагов — синцом, ряпушкой, а также с молодью окуневых (окуня и судака), — несколько ниже и колеблется в пределах 46–55%.

Относительные величины уловов тюльки и других видов в скоплениях проявляют отрицательную корреляцию, однако достоверна эта связь только с молодью леща, судака, уклейкой и общей численностью молодежи (см. табл. 3.12). Из этого следует, что тюлька при высокой ее численности на нагульных участках вступает в напряженные конкурентные отношения с молодью этих видов. Выше отмечено, что тюлька оказалась более сильным конкурентом для пелагической молодежи других видов, чем корюшка (раздел 3.2, стр. 125). Подтверждается это тем, что у тюльки, в отличие от корюшки, наблюдается достоверная обратная связь с общей численностью молодежи ($r = -0.73$; $p < 0.05$).

В пелагических скоплениях уже при относительной численности тюльки от 300 до 700 экз./10 мин траления примесь молодежи других

видов была единичной (6 ± 3 экз. на 100 экз. тюльки), тогда как в период доминирования корюшки столь низкая примесь молодежи других видов наблюдалась лишь при плотности ее скоплений свыше 900 экз./10 мин траления. Следовательно, появление тюльки в 2000-е гг., учитывая ее высокую конкурентную способность, могло послужить одной из причин снижения численности молодежи других видов в пелагических скоплениях.

Питание. Замещение корюшки тюлькой в рыбном сообществе резко изменило ситуацию в пелагиали Рыбинского водохранилища. Если в рационе корюшки ведущее положение занимала *Bosmina longispina*, за которой следовали *Bythotrephes* и *Leptodora* (Иванова, 1982), то тюлька предпочитает *Daphnia*, *Bythotrephes*, *Leptodora*, *Hetercope* (Кияшко, 2004). В Рыбинском водохранилище сеголетки этого вида-селенца питаются преимущественно мелкими ветвистоусыми рачками *Bosmina*, *Daphnia*, *Chydorus* и молодежь Cyclopoida, которые суммарно составляют свыше 90% массы пищевого комка (рис. 5.1.5).

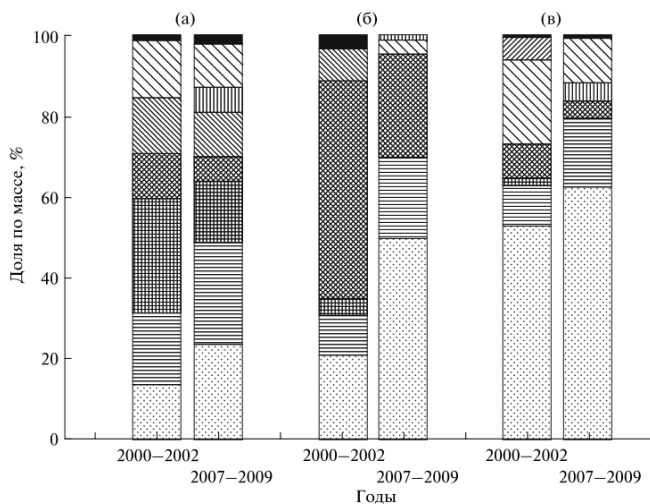


Рис. 5.1.5. Состав пищи тюльки *Clupeonella cultriventris* в июне–июле (а) и сентябре (б, в) в разные годы: а, б — половозрелые особи, возраст 1+...2+; в — неполовозрелые, 0+ (Кияшко и др., 2012). Кормовые организмы: ▨ — Chydoridae, ▩ — Cyclopoida, ▮ — Diaptomidae, ▭ — Hetercope, ▫ — Bythotrephes, ▬ — Leptodora, ▧ — Daphnia, ▦ — Bosmina, ■ — прочие виды.

Взрослые особи избирают в пищу главным образом крупных ветвистоусых рачков — *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*, отдавая предпочтение последнему виду в осенний период. Мелкие

представители планктона (*Bosmina*, *Chydorus*, Cyclopoida) для них служат второстепенным кормом. Возрастные особенности питания тюльки Рыбинского водохранилища сохраняются в различные по гидробиологическим условиям годы (Кияшко и др., 2012).

В результате проведенных исследований по суточной динамике пищевой активности установлены различия в суточной интенсивности питания половозрелых самцов и самок тюльки (рис. 5.1.6).

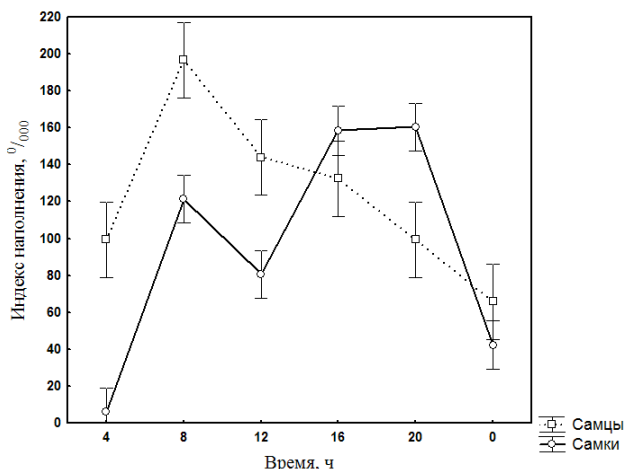


Рис. 5.1.6. Суточная динамика интенсивности питания тюльки Рыбинского водохранилища. Представлены средние значения и их ошибки для самцов и самок.

В основном рыбы питаются в светлое время суток (с 8 до 20 часов). Для самок характерно два пика питания — утренний (около 8 часов) и вечерний (с 16 до 20 часов). Самцы активно питаются лишь в утренние часы, постепенно снижая интенсивность питания к темному времени суток. Такую особенность пищевой активности у самок можно объяснить суточной активностью пищевых организмов и физиологическим состоянием рыб. В период наблюдений самки находились в преднерестовом состоянии, когда пластический и энергетический обмен у рыб очень высокий (Шатуновский, 1980). Для обеспечения достаточного уровня энергетической обеспеченности организма, самки тюльки вынуждены питаться чаще. Вместе с тем половые продукты занимают значительный объем в полости тела самок, что механически затрудняет наполнение кишечника рыбы. На самцов эти факторы, вероятно, оказывают меньшее влияние, поэтому суточная цикличность питания у них менее выражена.

Изучение спектра питания тюльки разных полов позволяет отметить более высокий индекс наполнения кишечника у самцов, что связано с более высокой интенсивностью их питания в светлое время суток (рис. 5.1.6). Однако самки проявляют большую избирательность в питании, предпочитая более крупные пищевые организмы (*Heterocope* и *Leptodora*), а также потребляя большое количество *Cyclozoidea*. Вероятно, самки предпочитают активно выбирать более крупные пищевые объекты, тогда как самцы, имея более широкий спектр питания, используют всю доступную пищу.

Также в настоящее время можно утверждать, что тюлька, расселившись по всему Рыбинскому водохранилищу, стала важным звеном в пищевой цепи планктон — рыбы-планктофаги — хищные рыбы (Кияшко, Степанов, 2003; Степанов, Кияшко, 2008).

Пространственная подразделенность. На протяжении 2002–2011 гг. проводился мониторинг генетического состояния популяции тюльки Рыбинского водохранилища по всем четырем плесам (Центральному, Волжскому, Шекснинскому и Моложскому).

На основании полученных данных определен уровень пространственной подразделенности для популяции тюльки Рыбинского водохранилища (табл. 5.1.1) на различных этапах ее существования.

Таблица 5.1.1. Уровень межпопуляционной дифференциации по ряду полиморфных локусов у тюльки Рыбинского водохранилища (Карабанов, 2013)

Локус	Год наблюдений								
	2002			2006			2011		
	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
<i>LDH-A*</i>	3.9	4.6	0.8	-3.1	-1.3	1.8	-2.1	-1.7	0.4
<i>ME-1*</i>	-1.9	0.5	2.3	11.2	13.2	2.2	8.6	9.3	0.8
<i>bEST-2*</i>	1.2	1.7	0.6	4.4	5.5	1.1	4.1	4.4	0.7
Среднее (на локус)	1.07	2.27	1.23	4.17	5.80	1.70	3.53	4.01	0.63

Примечание. F -коэффициенты представлены в процентных долях.

F_{IS} – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции (S);

F_{IT} – коэффициент инбридинга особи относительно целой (T) популяции;

F_{ST} – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно всей подразделенной популяции.

В период, последовавший непосредственно за вселением (2002 г.), внутривидовая дифференциация отсутствовала ($F_{IT} \approx F_{IS} \gg F_{ST}$). В последующий период (до 2006 г.) также отмечается значительный индивидуальный вклад отдельных особей в генетическое разнообразие всей системы. При этом, вероятно, уже начинается образование внутривидовых группировок, что отражает возросший коэффициент F_{ST} . Однако в дальнейшем произошло снижение

значений F_{ST} , и на современном этапе вновь наблюдается отсутствие внутривидовых различий в водохранилище ($F_{IT} > F_{IS} > F_{ST}$). По-видимому, значительные межгодовые колебания F -коэффициентов в данном случае подтверждают точку зрения Л. Джоста (Jost, 2008), что F_{ST} , G_{ST} и аналогичные популяционно-генетические параметры оценивают вовсе не генетические расстояния между группировками особей, а их генетическую изменчивость.

Даже применение комплексной статистической обработки популяционно-генетических данных не позволяет установить сколько-нибудь четкую внутривидовую подразделенность у тюльки Рыбинского водохранилища. Так, применение метода многомерного шкалирования позволяет разделить наиболее удаленные локальные стада тюльки, но со временем взаимное расположение стад меняется (Карабанов, 2013), что не позволяет с уверенностью говорить о продолжительном существовании локальных группировок тюльки.

Представленные данные объясняются биологическими особенностями вида. Тюлька — стайный пелагический вид, совершающий протяженные пищевые и нерестовые миграции. Размеры акватории Рыбинского водохранилища не являются достаточным препятствием для стабильного межгруппового скрещивания. Популяции тюльки на периферии ареала постоянно испытывают как межгодовые, так и сезонные колебания численности (Карабанов, 2013). Некоторая пространственная дифференцировка между наиболее удаленными группировками рыб, вероятно, связана с наличием локальных нерестилищ и тяготеющих к ним местных стад. Также возможно, что внутривидовая подразделенность обусловлена выбором оптимальной среды существования генетически различными особями. Хотя в отношении тюльки такая закономерность и не установлена, полностью исключить ее нельзя.

Согласно данным А.Н. Касьянова (2009), популяции тюльки Верхней Волги по остеологическим показателям достоверно отличаются от популяций из исторической части ареала. Также установлено, что при продвижении на север в новообразованных популяциях тюльки увеличиваются средние значения числа позвонков в туловищном отделе и общего числа позвонков. Предполагается, что выявленная горизонтально-ступенчатая клина по общему числу позвонков обусловлена различиями в температурном режиме водоемов в период морфогенеза осевого скелета. Таким образом, в процессе адаптаций популяций-вселенцев к новым условиям обитания произошли изменения и меристических признаков, что может свидетельствовать о существенных качественных изменениях в Верхневолжских популяциях.

Ранее (Касьянов, 2003) было установлено, что удлинение позвоночника в натурализовавшихся волжских популяциях тюльки происходило за счет хвостового отдела ($vert.int. + vert.c.$). Многопозвонко-

вые популяции были отмечены в приплотинных участках водохранилищ, откуда шел процесс заселения акваторий вышележащих водохранилищ, а также на периферии ареала. Не исключено, что у рыб, обитающих на участках с более быстрым течением, мог происходить отбор в пользу особей с бóльшим числом хвостовых позвонков, ориентированный на повышение локомоторной способности (Касьянов, 2003). Подобное наблюдалось в популяциях линейного прохилода *Prochilodus lineatus* верхних участков р. Пилькомайо (бассейн р. Парагвай), которые имели больше хвостовых позвонков в сравнении с популяциями из нижних участков реки (Изюмов, Касьянов, 2000).

Закключение. Высокая экологическая пластичность и конкурентоспособность вида, обилие корма, слабый пресс хищников — все это позволило тюлке в сравнительно короткий срок освоить обширную территорию Рыбинского водохранилища и стать доминирующим пелагическим видом. Вселение тюлки кардинально не повлияло на структуру пелагических скоплений рыб, которая практически не изменилась по сравнению с периодом доминирования корюшки. В первую очередь это касается видового состава и соотношения видов в пелагических скоплениях. На современном этапе тюлка встроилась в экосистему Рыбинского водохранилища. Отсутствие существенных перестроек и напряженных отношений в видовой и трофической структуре пелагических скоплений рыб обусловлено тем, что тюлка заняла нишу доминировавшей до нее корюшки. Основное отличие от корюшки состоит в том, что тюлка является более сильным конкурентом. Это приводит к снижению доли других видов в пелагических скоплениях по сравнению с периодом доминирования корюшки.

Положительный рыбохозяйственный эффект от вселения тюлки связан с улучшением обеспеченности кормом промысловых (наиболее ценных с коммерческой точки зрения) видов хищных рыб, что позволяет говорить о благоприятных экономических последствиях данной биологической инвазии.

5.2. ЕВРОПЕЙСКАЯ РЯПУШКА

Европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) стала представителем ихтиофауны водохранилища лишь после его создания, поскольку ранее в числе постоянных обитателей водоемов, расположенных на территории будущего водохранилища, она никогда не отмечалась. Первое обнаружение ряпушки в водохранилище относится к 1940-м гг.: Л.И. Васильев (1952), ссылаясь на сообщения рыбаков, указывает на 1943 г., у А.А. Световидовой (1960) находим указание о первом появлении ряпушки в Шекснинском плесе в 1948 г.

По мнению исследователей, занимавшихся проблемой вселения ряпушки в водохранилище, единственный возможный путь проникновения ее в Рыбинское водохранилище — через р. Шексна из оз. Белое (Вологодская обл.) (Васильев, 1950 а, 1952; Носков, 1956; Световидова, 1960). Рассматривать в качестве источника другой, рядом расположенный ряпушковый водоем — оз. Плещеево (Ярославская обл.) — по их мнению, не имеет смысла, поскольку ряпушка в Рыбинском водохранилище отличается по своим систематическим признакам от ряпушки из оз. Плещеево. Кроме того, плещеевская ряпушка должна была прежде появиться в расположенном выше Рыбинского Угличском водохранилище, с которым оз. Плещеево связано через р. Нерль, но никаких сведений о появлении ряпушки в Угличском водохранилище тогда и до сих пор не имеется. Нет сведений и об искусственном вселении ряпушки в водохранилище, хотя вселение других сиговых началось с первых лет существования водоема. В частности, уже с 1945 г. сюда начали завозить оплодотворенную икру рипуса и сига (Васильев, 1952).

С момента появления ряпушки в водохранилище был введен запрет на ее лов. Однако запасы этого вида в водохранилище так и не достигли уровня, достаточного для организации специализированного лова. Хотя ряпушка и нерестится в водохранилище, но у нее очень медленный темп воспроизводства. Очевидно, это связано с особенностями морфометрии и уровня режима водохранилища. В годы с аномальной летней температурой в мелководном Рыбинском водохранилище прогревается вся толща. В этих условиях отсутствуют места, где такой холодноводный вид, как ряпушка, мог бы пережить неблагоприятное температурное воздействие, что периодически приводит к резкому падению численности популяции.

Особенности уровня режима заключаются в том, что в период с октября по март в Рыбинском водохранилище ежегодно проис-

ходит значительное понижение уровня, в результате которого осушается бóльшая часть пригодных для нереста ряпушки субстратов, что приводит к дефициту нерестовых площадей.

Ряпушка Рыбинского водохранилища — короткоцикловый вид. Возраст вылавливаемой ряпушки от 1+ до 3+ при следующем соотношении возрастных групп: 1+ — 54%, 2+ — 40% и 3+ — 6%. Многолетняя динамика численности характеризуется резкими колебаниями, что обусловлено чередованием урожайных и неурожайных поколений (рис. 5.2.1, 5.2.2).



Рис. 5.2.1. Динамика уловов ряпушки учетным пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище за период с 1955 по 2013 гг.

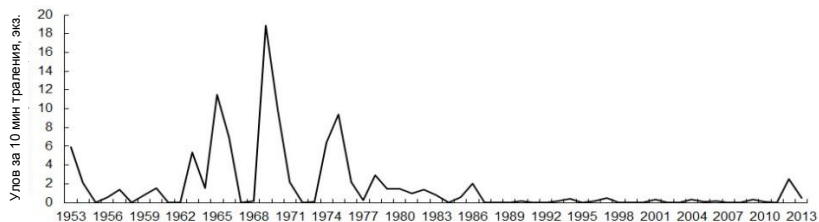


Рис. 5.2.2. Динамика уловов ряпушки учетным донным тралом в Рыбинском водохранилище за период с 1953 по 2013 гг.

По данным уловов учетным пелагическим тралом, численность ряпушки в пелагиали Рыбинского водохранилища практически непрерывно увеличивалась ($b = 0.31$; $r = 0.71$; $p < 0.001$) вплоть до 1996 г., когда произошло резкое снижение этого показателя. В этот же год в Рыбинском водохранилище практически полностью исчезла и корюшка, по типу нереста также относящаяся к псаммофилам. Этот год характеризовался чрезвычайно низким уровнем воды, из-за чего в водохранилище оказались незалитыми 854 км² мелководий. В результате этого были осушены все площади, пригодные для нереста корюшки. Мелководья оставались осушенными и в течение всей зимы, что отрицательно сказалось на эффективности нереста ряпушки. На следующий год в уловах сеголетки ряпушки отсутствовали. Однако, в отличие от

ситуации с корюшкой, с начала 2000-х гг. началось постепенное восстановление популяции ряпушки ($b = 0.37$; $r = 0.51$; $p < 0.05$), и в настоящее время ее численность находится на уровне 1960-х гг., а средняя ихтиомасса за весь период 2000-х гг. составила около 60 т.

С середины 1960-х и до начала 1980-х гг. отмечались максимальные учетные уловы ряпушки донным тралом. Это не совсем обычно для такого пелагического вида, как ряпушка. В начале 1970-х гг. случилось аномально жаркое лето, в результате чего пострадали все представители арктического пресноводного комплекса — ряпушка, корюшка и налим. Возможно, что освоение ряпушкой придонного горизонта с более низкими температурами спасло вид от полного исчезновения. Во всяком случае, в этот период в уловах пелагическим тралом ряпушка практически не встречалась (рис. 5.2.1), хотя в уловах донным тралом отмечено значительное количество крупных особей (рис. 5.2.3). Например, в 1970-е гг. около 30% в траловых уловах ряпушки составляли особи с размерами от 140 до 240 мм.

Крупные особи хуже переносят летний прогрев поверхностных слоев воды. При прогреве воды свыше 20–23°C рост двухлетков и более старших особей приостанавливается, а при более высокой температуре они теряют в весе и поэтому держатся глубже молоди. Кроме того, при определенных условиях крупная ряпушка может питаться бентосными организмами (Королева и др., 2014)

В 1980-е и 1990-е гг. в популяции стали доминировать более мелкие особи и ряпушка практически исчезла из придонных горизонтов. На современном этапе 98.5% ряпушки ловится в поверхностных слоях и только 1.5% — в придонных.

На фоне повышения температуры воды в водохранилище в 2000-е гг. складывается сходная с 1970-ми гг. структура популяции (рис. 5.2.3). Наблюдается накопление крупных особей, их доля в траловых уловах составила все те же 30%. После аномально жаркого лета 2010 г. отмечено увеличение уловов ряпушки в донном трале (рис. 5.2.3). Однако в настоящее время образование устойчивых скоплений ряпушки в придонных слоях маловероятно, поскольку из-за потепления климата резко увеличилась интенсивность цветения воды, что стало причиной хронического дефицита кислорода в придонных слоях, обусловленного отмиранием водорослей.

Рост. Рост ряпушки происходит в течение года очень неравномерно. В отличие от карповых, в условиях Рыбинского водохранилища у ряпушки два периода снижения пищевой активности: летом при прогреве воды свыше 20°C и зимой при понижении температуры ниже 10°C. На молодь ряпушки температура в 20–23°C и даже 26°C заметного отрицательного влияния не оказывает: она продолжает интенсивно питаться и хорошо расти.

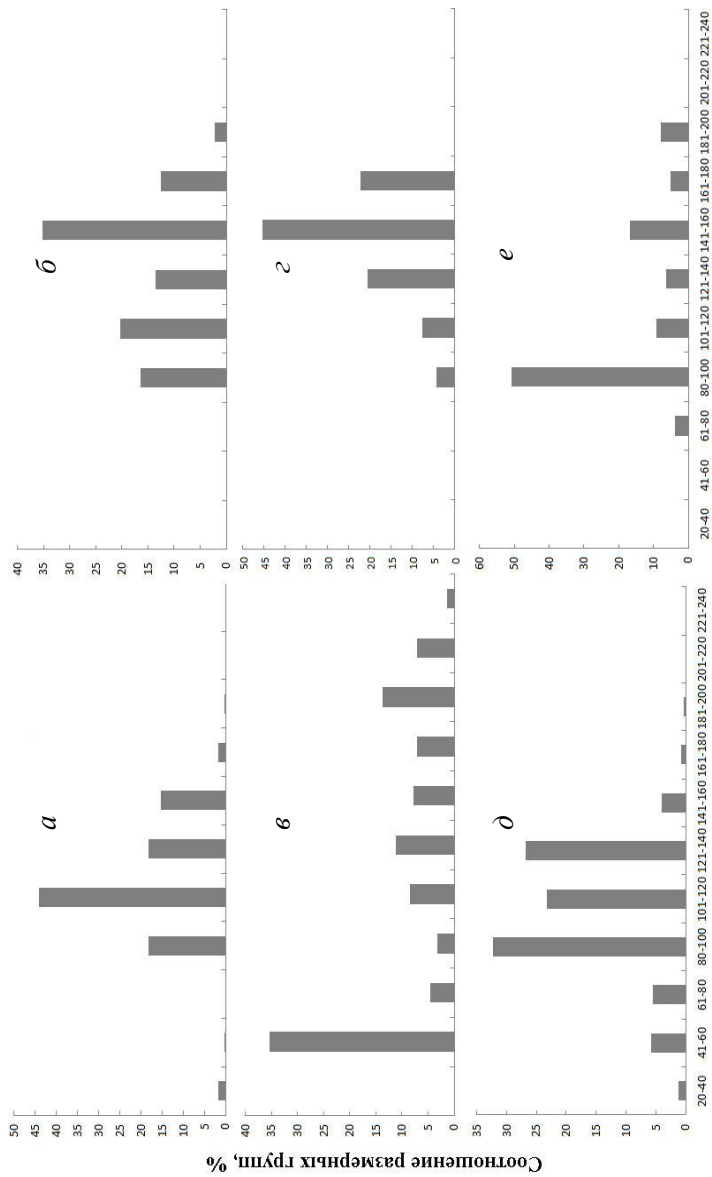


Рис. 5.2.3. Динамика размерной структуры ряпушки Рыбинского водохранилища из травяных уловов. *a* — 1950-е; *б* — 1960-е; *в* — 1970-е; *г* — 1980-е; *д* — 1990-е; *е* — 2000-е гг.

Возрастной и размерный состав ряпушки Рыбинского водохранилища в связи с коротким жизненным циклом и чередованием урожайных и неурожайных поколений постоянно изменяется: в отдельные годы в уловах встречаются то почти одни сеголетки, то главным образом двухлетки со значительной долей трехлеток.

С момента появления ряпушки в Рыбинском водохранилище в ее популяции происходило накопление крупных особей старшего возраста, поскольку она практически не использовалась промыслом (рис. 5.2.4).

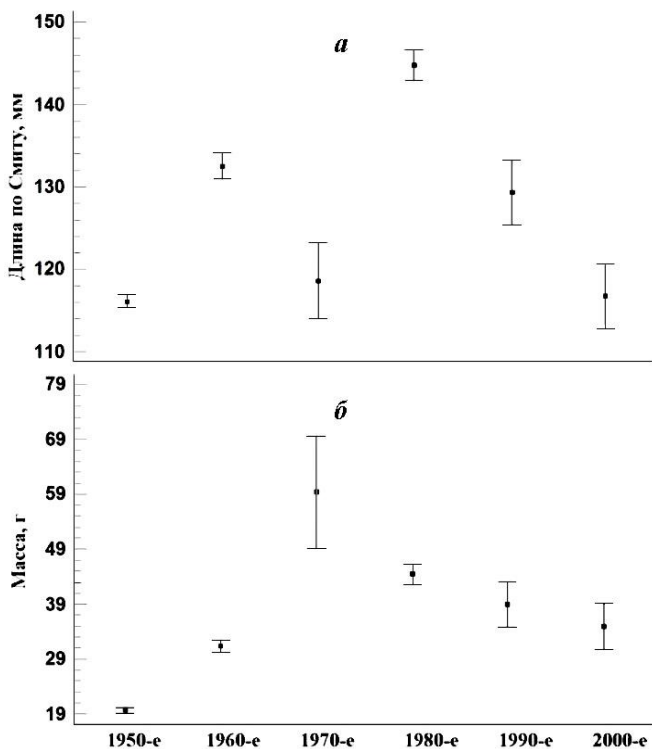


Рис. 5.2.4. Средняя длина (а) и масса (б) ряпушки в траловых уловах на Рыбинском водохранилище.

Наибольшую долю эти особи составляли в 1970-е гг., когда при относительно небольшой средней длине рыб в траловых уловах они имели высокую среднюю массу (рис. 5.2.4). Связано это с тем, что со второго года жизни характер роста ряпушки изменяется: она растет в основном в высоту и ширину, и поэтому увеличение ее массы на вто-

рое лето по отношению к длине тела идет быстрее, чем на первом году жизни (Носков, 1956).

Масса рыбинской ряпушка в возрасте 0+ составляет в среднем 13.7 г, в возрасте 1+ — 51.6 г (самцы и самки вместе), в отдельных случаях сеголетки рыбинской ряпушки могут весить до 20 г, а двухлетки — до 80 г при длине 15–18 см. В 1970-е гг. в уловах были отмечены особи длиной 22.5–23.0 см и массой 110–115 г.

Размножение. Самцы созревают на первом году (через 6.3–7 месяцев после выклева из икры) при длине по Смиуту 12.0–13 см. Самки созревают только на втором году. Длина их в июле 14.0–16 см, в августе — 16.0–17.5, в декабре — 17.5–18.0 см.

Среди вылавливаемой молоди ряпушки 60% составляют самки и 40% самцы. С возрастом численности самцов убывает быстрее, и к осени второго года жизни их доля не превышает 30%, а среди трехлетков встречаются только самки.

Плодовитость ряпушки Рыбинского водохранилища в 1954 г. составляла в среднем 11.4 тыс. икринок с колебаниями от 6.1 до 13.6 тыс.

Ряпушка откладывает икру осенью на чистых, незаиленных песчаных и каменистых грунтах, инкубация икры длится около 5 самых холодных месяцев (Решетников, Богданов, 2011). Из-за особенностей уровня режима Рыбинского водохранилища в этот период происходит падение уровня на 3.0–3.5 м. С учетом толщины льда оказывается, что поверхность дна до глубины более чем 4 м (от НПУ) непригодна для её размножения, а глубже на всех пригодных для нереста ряпушки субстратах уже отмечаются признаки заиления.

Очевидно, проникнув в Рыбинское водохранилище, ряпушка смогла приспособиться к этим условиям. Так, Р.С. Сергеев (1959) во время поиска нерестилищ налима никогда не встречал икру налима на песках даже с тончайшим слоем ила на его поверхности, хотя в тех же местах икра ряпушки встречалась очень часто, что указывает на повышение устойчивости ее икры к заилению нерестового субстрата в условиях Рыбинского водохранилища. Это позволяет ряпушке эффективно нереститься на глубинах, превышающих величину зимнего падения уровня, т.е. глубже 4 м, что, очевидно, и способствовало ее натурализации в водоеме. С другой стороны, именно дефицит нерестового субстрата лимитирует численность ряпушки в водохранилище, в связи с чем максимальные показатели её численности в Рыбинском водохранилище, зарегистрированные за время существования водохранилища, являются предельно возможными при существующем уровне режима.

Питание. Питается ряпушка в Рыбинском водохранилище в период, когда температура воды не опускается ниже 10°C. Перерывы в питании могут наступать при прогреве воды свыше 20°C. Наиболее высокая пищевая активность отмечается в утренние и вечерние часы. Днем интенсивность снижается, а ночью питание прекращается. Основу питания ряпушки составляют планктонные организмы.

Таксономический статус. После появления ряпушки в Рыбинском водохранилище многих исследователей заинтересовал ее таксономический статус. Первым занялся этим вопросом Л.И. Васильев (1952). На основании подсчета и промера с последующей обработкой различных признаков у 25 экз. ряпушки он установил, что по всем признакам, кроме числа чешуй в боковой линии, наблюдается сходство с ряпушкой оз. Белое (*C. sardinella vessicus* Drjagin). Расхождение в числе чешуй автор объяснял малым количеством исследованных особей.

А.С. Носков (1956), сравнивая ряпушку из оз. Белое с беломорской, пришел к выводу, что в морфологическом отношении она почти не отличается от беломорской и предложил рассматривать ее не как подвид, а лишь как племя (*natio*) *C. sardinella marisalbi natio vessicus* Drjagin.

Следует отметить, что в дальнейшем видовая принадлежность ряпушки оз. Белое была пересмотрена: на основании числа позвонков и других морфологических признаков эта популяция отнесена к виду *C. albula* (Болотова и др., 1994; Зуянова и др., 1994). Однако в последние годы в работах, посвященных ряпушке оз. Белое, эта жилая форма рассматривается как гибридная между *C. albula* и *C. sardinella* (Коновалов, Болотова, 2004, 2014).

На основании материала, собранного в 2009–2010 гг. на разных участках Рыбинского водохранилища, был проведен молекулярно-генетический анализ. С наибольшей частотой в исследованной популяции оказался представлен гаплотип BL, который является доминирующим для ряпушки оз. Белое. Кроме того, в выборке из водохранилища, собранной в 2010 г., был обнаружен еще один общий с белозерской ряпушкой гаплотип ALBB2. Гаплотип E, преобладающий в популяциях ряпушки Европейского Севера России, в Рыбинском водохранилище имеет низкую частоту. Кроме перечисленных выше, в популяции рыбинской ряпушки обнаружено 8 уникальных, характерных только для водохранилища, комплексных гаплотипов (RY1-RY8), частоты которых варьируют от 0.014 до 0.134.

Большинство гаплотипов, обнаруженных в популяции ряпушки водохранилища, дифференцированы друг от друга нуклеотидными заменами в 1–2 сайтах рестрикции, что свидетельствует о сравнительно

недавнем их возникновении (рис. 5.2.5). Исключение составляет лишь гаплотип RY1: отличие его от остальных гаплотипов обусловлено заменами в шести–семи сайтах из 157 проанализированных.

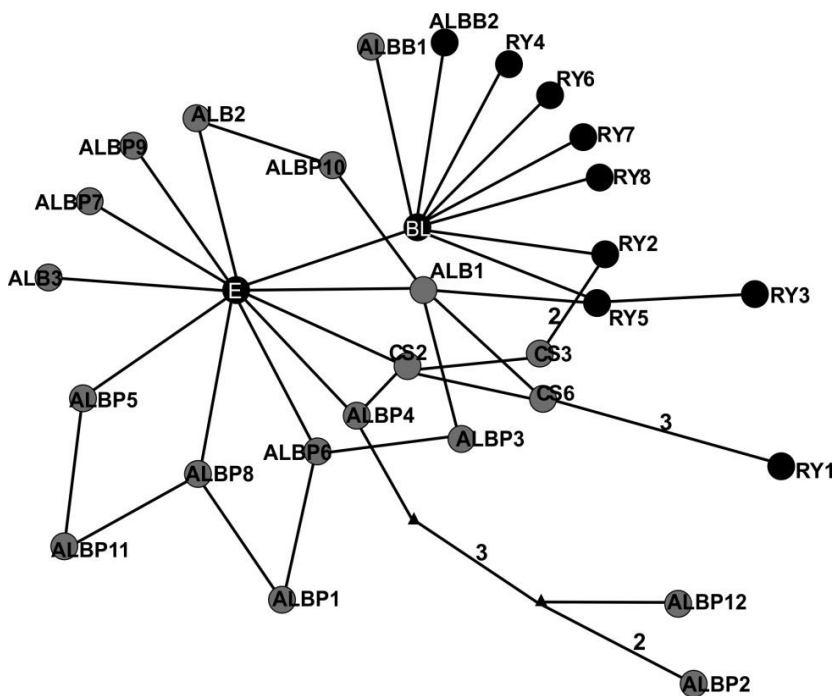


Рис. 5.2.5. Медианная сеть комплексных гаплотипов (Minimum Spanning Network) ряпушки Рыбинского водохранилища, озер Пleshеево и Белое (см. табл. 5.2.2). Черные круги — гаплотипы, обнаруженные в популяции ряпушки водохранилища. Гаплотипы CS2, CS3 и CS6 характерны для ряпушки Сибири; данные гаплотипы включены в схему, поскольку они являются переходными между рядом гаплотипов ряпушки обсуждаемых популяций. Информация о гаплотипах CS2, CS3 и CS6 взята из работ Politov et al., 2000, 2007. Треугольники обозначают гипотетические гаплотипы. В случаях, когда гаплотипы различаются нуклеотидными заменами в более чем одном сайте рестрикции, число сайтов указано рядом с отрезком, соединяющим два гаплотипа.

В целом следует отметить значительную дифференциацию между гаплотипами ряпушки Рыбинского водохранилища по сравнению с другими ее популяциями Европейского Севера России: лишь для популяции оз. Пleshеево средняя оценка этого параметра оказалась выше (табл. 5.2.1). Показатели гаплотипического (H) и нуклеотидного

(π) разнообразия ряпушки Рыбинского водохранилища также являются наивысшими среди всех исследованных ранее популяций (табл. 5.2.2).

Таблица 5.2.1. Средняя доля нуклеотидных различий (p) между комплексными гаплотипами в популяциях ряпушки Европейского Севера России

Водоем	M	lim
Рыбинское водохранилище	1.80 ± 0.011	0.6 ± 0.004 — 4.5 ± 0.027
оз. Плещеево	2.10 ± 0.013	0.6 ± 0.004 — 5.7 ± 0.034
оз. Белое	0.85 ± 0.005	0.6 ± 0.004 — 1.3 ± 0.008
оз. Онежское	1.20 ± 0.008	0.6 ± 0.004 — 1.9 ± 0.012
оз. Водлозеро	0.10 ± 0.007	0.6 ± 0.004 — 1.3 ± 0.008
оз. Сегозеро	0.60 ± 0.004	—
оз. Большое Красное	0.96 ± 0.006	0.6 ± 0.004 — 1.3 ± 0.008

Обозначения: M — средняя величина показателя p , lim — пределы варьирования показателя p в популяции. Для сравнения — минимальная дифференциация между распространенным у ряпушки комплексным гаплотипом E и одним из гаплотипов сига пыжьяна *C. lavaretus pidschian*, выраженная в доле нуклеотидных различий, составляет 7% (многие авторы не считают его самостоятельным видом).

Таблица 5.2.2. Гаплотипическое (H) и нуклеотидное (π) разнообразие ряпушки Рыбинского водохранилища в сравнении с другими популяциями ряпушки Европейского Севера России

Водоем		H		π	
Рыбинское водохранилище	В (2009 г.)	0.5434 ± 0.1111	0.5967 ± 0.0616	0.0064	0.0058
	Б (2010 г.)	0.6438 ± 0.5655		0.9916	
	Г (2010 г.)	0.6667 ± 0.3143		0.0014	
оз. Белое		0.1908 ± 0.0928		0.0006	
оз. Плещеево		0.6989 ± 0.0619		0.0042	
оз. Онежское		0.4654 ± 0.0926		0.0019	
оз. Водлозеро		0.3543 ± 0.0837		0.0012	
оз. Сегозеро		0.1429 ± 0.1188		0.0004	
оз. Большое Красное (Большой Соловецкий о-в)		0.1249 ± 0.0653		0.0004	

Полученные данные позволяют предполагать смешанное происхождение популяции ряпушки Рыбинского водохранилища. Повидимому, заселение водоема большей частью происходило из Белого озера, о чем свидетельствуют высокие частоты гаплотипа BL. Необходимо отметить, что предположение о преимущественном заселении Рыбинского водохранилища белозерской ряпушкой высказывалось еще Васильевым (1952) на основе анализа морфологических признаков. В то же время известно, что в середине прошлого столетия проводились масштабные работы по зарыблению Рыбинского водохрани-

лица хозяйственно ценными видами рыб, в числе которых были и сиговые. В водохранилище вселяли рипуса (крупная форма ряпушки Ладожского озера), пелядь *Coregonus peled*, сига *C. lavaretus*, кубенскую нельму *Stenodus leucichthys nelma*, а также гибридов сига и ряпушки («уральский» рипус) из разных водоемов Европейского Севера России (обзор: Кудерский, 2001). В последние несколько десятилетий ни один из указанных видов не регистрируется в уловах, результаты интродукции признаны отрицательными (Кудерский, 2001). В то же время вероятность того, что интродуцированные сиговые какое-то время сосуществовали с ряпушкой, и это нашло отражение в особенностях генетического полиморфизма современной ее популяции, отрицать полностью нельзя.

Принимая во внимание факт проводимых работ по интродукции сиговых в водохранилище, можно предполагать два пути формирования современного генетического разнообразия популяции ряпушки. С одной стороны, высокий уровень генетического полиморфизма может быть обусловлен смешением стад местной ряпушки и рипуса. В этом случае часть гаплотипов, фиксируемых в настоящее время в популяции, возникли вне водохранилища: вместе со своими носителями они попали в водоем в ходе акклиматизации. С другой стороны, современное генетическое разнообразие популяции ряпушки могло быть обусловлено повышением скорости появления мутаций в мтДНК. О высокой вероятности данной гипотезы свидетельствует близость ряда гаплотипов друг другу и общее происхождение их от распространенного в водохранилище гаплотипа BL.

Привести к резкому увеличению скорости мутационного процесса, во-первых, могла гибридизация. Известно, что представители не только разных видов, но даже родов семейства сиговых, легко скрещиваются друг с другом, давая плодовитое потомство (Нестеренко, 1957; Svårdson, 1979; Волошенко и др., 1981; Волошенко, 1983; Reist et al., 1992; Luczynski et al., 1999; Ильмаст, Хренников, 2002; Winkler et al., 2011; Vonlanthen et al., 2012). В условиях, когда в водохранилище вселялись многочисленные формы и виды сиговых, гибридизация (в том числе и интрогрессивная), очевидно, могла происходить достаточно часто. Один из факторов, повышающих вероятность гибридизации между разными видами сиговых в естественных условиях, — недостаточное число пригодных нерестилищ, в результате чего разные виды, сроки нереста которых пересекаются, вынуждены нереститься в одном месте (Александрова, Кузьмин, 1964; Reist et al., 1992). В случае Рыбинского водохранилища увеличение частоты встречаемости межвидовых гибридов при низком уровне воды, уменьшающем площадь участков, пригод-

ных для нереста, показано для карповых рыб — леща и плотвы (Кодухова, 2013). Можно предположить, что низкий уровень воды мог явиться толчком к повышению частоты гибридизации и в 1950–1970-е гг., когда в водохранилище активно вселялись сиговые рыбы.

Кроме того, вероятность гибридизации повышается, когда численность одного вида значительно превышает численность другого, что, как правило, наблюдается в водоемах, где проводились работы по интродукции: численность аборигенного вида на момент нереста больше численности интродуцированного (Reist et al., 1992).

Поскольку гибридизация как фактор повышения нестабильности геномов и уровня генетического полиморфизма популяций обсуждается в ряде работ (Артамонова, Махров, 2008; Андрияшева, 2011; Боркин, Литвинчук, 2013), мы полагаем, что этот процесс мог способствовать формированию высокого уровня полиморфизма современной популяции ряпушки в Рыбинском водохранилище.

Кроме того, значительным скоростям мутационного процесса мтДНК могли способствовать и особенности условий обитания в водохранилище. Рядом авторов обсуждается роль неблагоприятных факторов среды в ускорении эволюции популяций (Frankham et al., 2002; Алтухов, 2003; Артамонова, Махров, 2008; Артамонова и др., 2008). Популяция ряпушки Рыбинского водохранилища на протяжении своего существования пережила, по крайней мере, два периода, когда условия среды были далеки от необходимого ей оптимума: аномально жаркое лето в начале 1970-х гг. и в середине 1990-х гг., когда наблюдался низкий уровень воды, что привело, в том числе, к осушению участков, пригодных для нереста ряпушки (Современное состояние ..., 1997).

Вместе с тем показано, что ухудшение условий существования (повышение температуры, снижение концентрации кислорода в среде) приводит к значительным изменениям в работе митохондрий, в частности к повышенной продукции ядовитых производных O_2 , являющихся сильными мутагенами (Скулачев, 1999). Кроме того, заморные явления, наблюдающиеся при высоких температурах воды, а также сокращение площадей, доступных для нереста, в годы с жарким летним периодом, очевидно, должны были приводить к снижению численности популяции ряпушки. Подобное снижение численности популяции (эффект «бутылочного горлышка») могло привести к существенным изменениям в ее генетической структуре, в частности к изменению частот гаплотипов (Алтухов, 2003).

Таким образом, условия обитания в водохранилище, а также гибридизация могли способствовать повышению скорости мутационного процесса мтДНК, что, вероятно, и обусловило значительный полимор-

физм современной популяции ряпушки. Отметим, что уровень генетического разнообразия популяции водохранилища сопоставим с уровнем полиморфизма популяции ряпушки древнего оз. Плещеево, несмотря на то, что в Рыбинском водохранилище ряпушка существует гораздо меньший промежуток времени. Несомненно, для лучшего понимания особенностей формирования популяции ряпушки Рыбинского водохранилища, а также природы отмечаемого в настоящее время значительного уровня ее генетического полиморфизма требуется проведение дальнейших исследований.

Заключение. Динамика популяции ряпушки напоминает динамику популяции корюшки Рыбинского водохранилища. Оба вида проникли в Рыбинское водохранилище одновременно, оба являются псаммофилами и холодолюбивыми видами.

Как и у корюшки, интенсивное развитие популяции ряпушки протекало до начала 1970-х гг., когда возрастная структура популяции была представлена 10-ю возрастными группами, а особи крупнее 180 мм составляли около 20% численности. Однако в 1972 г. в результате аномально высоких летних температур в популяции ряпушки наблюдалась массовая гибель. Процесс восстановления проходил уже на фоне прогрессирующего потепления климата. На этом фоне наблюдаемое увеличение площади нерестового субстрата, обусловленное вторичным увеличением площади песчаных наносов, пока не оказало значимого воздействия на численность популяции ряпушки.

Скорее всего, значительную роль в судьбе популяции этого вида должна сыграть температурная динамика водных масс Рыбинского водохранилища в последующие годы. Увеличение площади песчаных наносов на фоне похолодания климата должно будет способствовать увеличению численности популяции ряпушки.

Помимо прямого воздействия, температура может оказать и опосредованное влияние на динамику численности ряпушки Рыбинского водохранилища, поскольку она играет большую роль в исходе конкурентных взаимоотношений холодноводной корюшки и тепловодной тюльки. Именно в период доминирования корюшки популяция ряпушки достигала максимальной для Рыбинского водохранилища численности.

5.3. КОРЮШКА

По утверждению большинства исследователей, сеток *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) проник в Рыбинское водохранилище по р. Шексне из Белого озера Вологодской обл. (Васильев, 1951; Поддубный, 1971; Иванова, 1982). А.А. Световидова (1960) сообщает об искусственном вселении в Рыбинское водохранилище производителей сетка, но эта информация вызывает некоторое сомнение, поскольку не упоминается ни в одном из других источников. Так или иначе, это не противоречит данным о самопроизвольном вселении сетка из Белого озера. Скат белозерского сетка в Волгу проходил, видимо, и до образования Рыбинского водохранилища (Кучин, 1902; Арнольд, 1925), но его натурализации в речных условиях не происходило (Поддубный, 1971).

Первые сведения о сетке в Рыбинском водохранилище появились в 1943 г. (Васильев, 1950). Заметный рост численности сетка, установленный по встречаемости в неводных уловах, начался на третий год существования водоема, т.е. в 1944 г. (Васильев, 1950 а), а в 1949 г. он уже стал объектом промысла (Васильев, 1951). В 1951 г. даже в Моложском плесе его вылов составлял сотни центнеров, а по всему водохранилищу в этот год поймали рекордные 250 т, что больше не повторилось за весь последующий период. Промысел сетка осуществлялся специальным мелководным неводом. Лов обычно проводился во время осенних подходов к берегам, в сентябре–октябре (Благовидова, Световидова, 1960). Отсутствие в первые годы сетного и тралового пелагического лова исключало возможность оценки распределения нового вида в начальный период его натурализации (Поддубный, 1971).

Интересно, что после вселения в Рыбинское водохранилище у сетка через несколько поколений увеличилась продолжительность жизни. Его популяция в 1950-е гг. была представлена четырьмя возрастными группами, а в 1960-е гг. — уже шестью. По ряду признаков сеток приобрел черты, характерные для озерно-речных корюшек (Иванова, 1976; Иванова и др., 1969), к которым он впоследствии и был отнесен (Атлас пресноводных рыб России, 2003 а). Поэтому в дальнейшем мы будем использовать название крупной формы этого вида — корюшки.

Увеличение продолжительности жизни корюшки при сохранении сроков полового созревания (на первом или втором году) позволило предположить наличие повторности икротетания у рыб этой популяции (Иванова и др., 1969). Обнаруженные В.М. Володиным (1974) естественные метки в виде атретических фолликулов и резорбирующейся остаточной икры в разные периоды развития половых желез самок сви-

детельствуют о том, что у части особей имеет место повторное созревание и неоднократный нерест. Следовательно, популяцию корюшки Рыбинского водохранилища, по мнению этих авторов, можно было отнести уже к полициклическому типу.

Динамика численности и уловы. Удлинение жизненного цикла за счет увеличения количества рыб старшего возраста и полициклическость должны были способствовать стабилизации численности всей популяции, и один-два неурожайных года уже не могли привести к такому резкому сокращению количества рыб в водоеме, как это наблюдается у короткоцикловых и моноциклических видов рыб. Например, максимальные уловы белозерского снетка иногда превосходят минимальные в 50 раз, а ладожской корюшки только в 4 раза (Иванова, 1982).

Тем не менее, несмотря на подобные популяционные изменения, динамика численности корюшки сильно варьировала, т.е. оставалась характерной для короткоциклового и моноциклического вида и в последующие годы (рис. 5.3.1). Даже в 1970-е гг., когда продолжительность жизни корюшки Рыбинского водохранилища была наибольшей, ее максимальные уловы на три порядка превосходили минимальные (табл. 5.3.1).

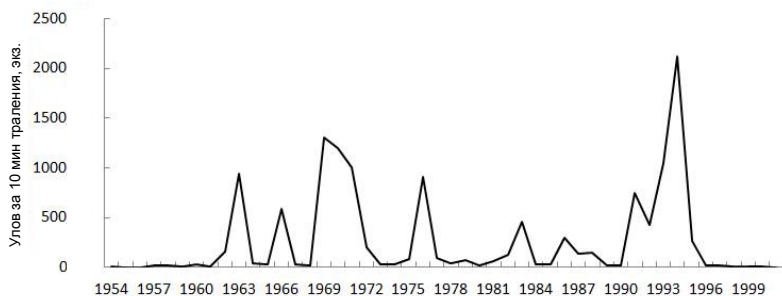


Рис. 5.3.1. Динамика уловов корюшки учетным пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1955 по 1995 гг.

Таблица 5.3.1. Динамика промысловых уловов (т) корюшки в Рыбинском водохранилище в 1950-е и 1970-е гг.

Годы	Годы десятилетий									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1950-е	129	250	149.5	15	16.9	0.1	0.6	153.1	144.6	47
1960-е	15.1	2.9	75.2	67.7	49.5	82	45.8	38.9	0	20.9
1970-е	34	154.7	70.9	0.1	0	4.6	2.5	88.9	45.6	9.2

В течение всего рассматриваемого периода появлялись высокоурожайные поколения, когда за 10 минут траления пелагическим тралом вылавливалось более 1000 экз. снетка (рис. 5.3.1). За 43-летний ряд наблюдений зарегистрировано 7 таких лет и 6 лет с единичной встречаемостью. В остальные годы уловы корюшки колебались от 20 до 480 экз./10 мин при среднем значении 85 ± 42 экз./10 мин. Больше всего корюшки добывали в 1950-е гг. (рис. 5.3.2). Самый большой улов за все время добычи корюшки составил 250 т. в 1951 г., но данные за этот период отсутствуют, поскольку траловые съемки в контрольных целях начали использовать только со второй половины 1950-х гг. В 1953 г. численность корюшки из-за аномально низкого уровня резко снизилась. Контрольные траловые уловы 1954 г. не превышали 2 экз./10 мин траления, а промысловые уловы к 1955 г. упали до 0.1 т в год (табл. 5.3.1).

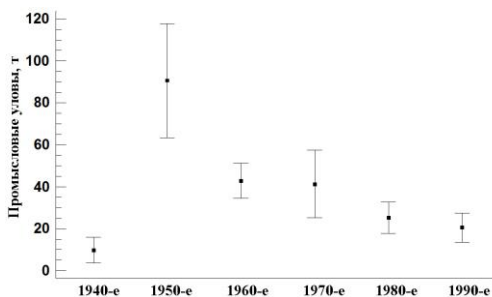


Рис. 5.3.2. Динамика промысловых уловов корюшки в Рыбинском водохранилище.

Только к концу 1950-х гг. запасы начали расти и промысловые уловы снова увеличились до 153 т в год. Однако уже в 1960-е гг. на фоне увеличения запасов корюшки промысловые уловы не превышали 80 т в год, т.е. в 1960-е и последующие годы промысел в значительной степени недоиспользовал запасы этого вида. Даже в первой половине 1990-х гг. (рис. 5.3.3), когда контрольные уловы не опускались ниже 200 экз./10 мин, а максимальные достигали 2100 экз./10 мин, промысловые уловы не превышали 50 т в год. Таким образом, начиная с 1950-х гг. наблюдалась постоянная тенденция к снижению уловов корюшки (рис. 5.3.2).

Подобное отношение промысловиков к данному виду, очевидно, обусловлено значительными колебаниями численности популяции корюшки. Эти колебания численности, амплитуда которых иногда оказывается больше, чем в озерных снетковых популяциях, сводят на нет такие положительные тенденции как удлинение жизненного цикла за

счет увеличения количества рыб старшего возраста и полицикличность.

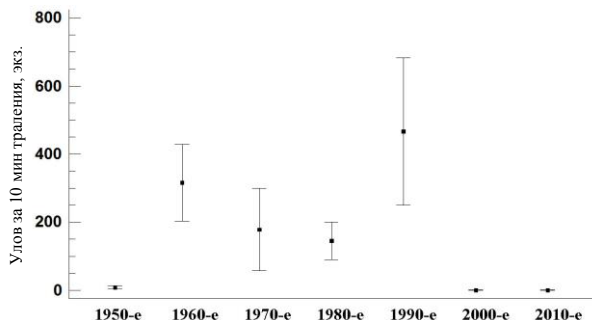


Рис. 5.3.3. Динамика уловов корюшки учетным пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище.

Проблема заключается в том, что в обычные годы корюшка находит в Рыбинском водохранилище вполне благоприятные условия, способствующие развитию популяции по корюшковому типу. Однако в годы с аномальной летней температурой в мелководном водохранилище в условиях гомотермии прогревается вся толща. Вот почему, в отличие от озер, где существуют «корюшковые» популяции, в Рыбинском водохранилище этот вид не находит мест, где он мог бы пережить неблагоприятное температурное воздействие. В результате происходит массовая гибель, приводящая к резкому падению численности популяции. Так, жарким летом 1972 г. наблюдалась массовая гибель в популяциях снеткового типа в Белом озере, Рыбинском водохранилище и других мелководных водоемах (Кудерский, Федорова, 1977). В Ладожском и Онежском озерах массовой гибели отмечено не было.

Кроме того, корюшка — псаммофильный вид, нерестящийся на отмытом песчаном грунте. Колебания уровня, отсутствующие в «корюшковых» озерах, в Рыбинском водохранилище в отдельные годы достигают 4 м от НПУ, что приводит к осушению мелководий с песчаным дном и значительно сокращает площади нерестилищ. Всего лишь один неблагоприятный для нереста рыбинской корюшки год, когда большинство производителей остаются моноцикличными, может повлечь за собой критическое для существования популяции снижение численности.

Значительные колебания численности и, соответственно, промыслового запаса этого вида, вызванные вышеуказанными причинами, обуславливают существенную нестабильность промысловых уловов.

Корюшка — вид, который требует организации специализированного промысла, т.е. наличия специальных орудий лова, плавсредств и людских ресурсов, которые в годы с низкой численностью корюшки простаивают или работают неэффективно. Например, в 1950-е гг. уловы колебались от 250 т до 0.1 т в год; в 1960-е гг., когда продолжительность жизни корюшки увеличилась, уловы варьировали от 0 до 82 т, а в 1970-е гг. — от 0 до 154.7 т (табл. 5.3.1).

Промысловые уловы корюшки не коррелировали с учетными уловами (рис. 5.3.4). Появление высокочисленных поколений не приводило к резкому увеличению промысловых уловов, а годы с относительно высокими уловами соответствовали поколениям средней или малой численности. Это указывает на то, что промысел имел определенную плановую эффективность и (или) какие-то организационные ограничения, что и определяло его неспособность оперативно реагировать на значительные ежегодные колебания численности корюшки. В этом, очевидно, и заключались главные причины снижения интереса промысловиков к корюшке в 1960-е и последующие годы.

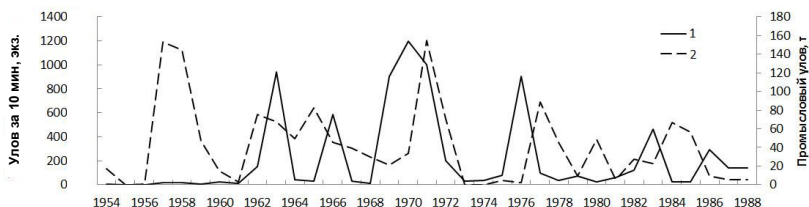


Рис. 5.3.4. Динамика уловов учетным пелагическим тралом (1) и промысловых уловов (2) корюшки в Рыбинском водохранилище.

Следовательно, промысел не оказывал определяющего влияния на динамику численности этого вида, а все колебания обилия определялись естественными причинами. С другой стороны, снижение интенсивности промысла в 1960-е, возможно, послужило одной из причин «старения» популяции, выразившегося в увеличении продолжительности жизни корюшки и переходу к полициклическому типу популяции. Очевидно, этому способствовало и снижение пресса крупных хищников (судак, щука) в результате уменьшения их запасов в 1960-е и 1970-е гг., в то время как массовый мелкий хищник (окунь) селективно отбирал наиболее мелких и тугорослых особей, увеличивая вероятность выживания крупных и быстрорастущих. Сходная динамика возрастной структуры наблюдалась и у другого мелкого пелагического вида — уклейки.

Наиболее критическими для корюшки Рыбинского водохранилища стали 1952 и 1996 гг. с чрезвычайно низкими весенними уровнями, а также 1972 г., когда аномальные летние температуры привели к гибели большей части ее популяции и уловы сократились в 35 раз. В этот год среднедекадная температура в конце июня, июле и начале августа не опускалась ниже 20.5°C, а во второй декаде июля достигла 25.5°C. Среднемесячная температура в июле (24.2°C) превысила норму на 4.6°C (Буторин и др., 1982).

В 1952 г. при исключительно низком уровне, не наблюдавшемся до этого уже в течение шести лет (рис. 5.3.5), на период нереста в апреле уровень оказался на 2.26 м ниже среднего многолетнего, а в мае — на 1.58 м. При этом оказались незалитыми более 700 км² побережья, в результате чего были осушены все площади, пригодные для нереста корюшки. Подобное сокращение площади нерестилищ крайне негативно сказалось на численности популяции: запасы резко сократились (Васильев, 1955) и уловы упали в 10 раз — с 150 т в 1952 г. до 15 т в 1953 г.

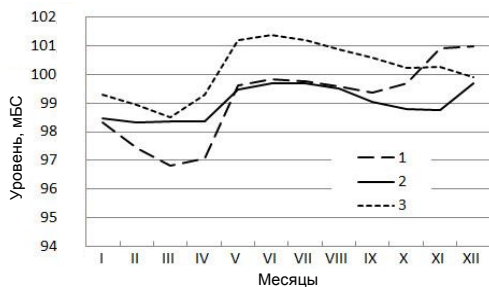


Рис. 5.3.5. Годовая динамика уровня воды в Рыбинском водохранилище. 1 — 1952 г., 2 — 1996 г., 3) — средние многолетние значения.

Подобная картина повторилась в 1996 г. при еще более низком уровне, чем в 1952 г. (рис. 5.3.5). В мае 1996 г. оказались незалитыми 854 км² мелководий, в апреле на период нереста уровень оказался на 0.94 м ниже среднего многолетнего, а в мае на — 1.70 м. Снова были осушены все площади, пригодные для нереста корюшки. В результате осенью этого года было поймано всего 19 корюшек в возрасте 1+ и 2+. Сеголетки в уловах отсутствовали. Это снижение улова совпало с минимумом, обусловленным многолетней периодичностью колебаний численности популяции корюшки. Так, в 1994 г. за 10 мин траления пелагическим учетным тралом вылавливалось в среднем 2120 экз., в 1995 г. — 530 экз., в 1996 г. — уже 37 экз., а 1998 и 1999 гг. — всего 11 экз. (рис. 5.3.6).

В начале 2000-х гг. началось заметное потепление климата (рис. 5.3.7), обусловившее более интенсивный прогрев воды в водохранилище. Это усугубило негативную ситуацию с популяцией корюшки. В 2000 г. за 10 мин траления пелагическим учетным тралом средний улов составил 2 экз., а в 2001 г. — 0.2 экз. (рис. 5.3.8). Если во второй половине 1990-х гг. корюшка встречалась по всей акватории водохранилища, то в уже в 2000 и 2001 гг. — только на четырех станциях в Центральном плесе водохранилища (рис. 5.3.9). В период с 2002 по 2004 гг. она полностью исчезла из уловов (табл. 5.3.2, рис. 5.3.8).

Таблица 5.3.2. Динамика численности корюшки (экз.) в уловах мальковым тралом за 5 мин траления в Рыбинском водохранилище в 1991–2002 гг.

1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
263	19	16	11	7	2	0.2	0

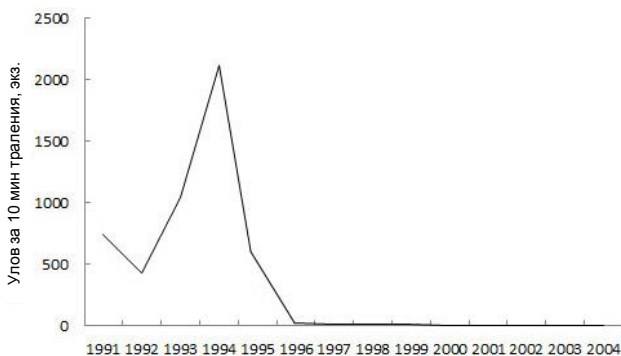


Рис. 5.3.6. Динамика уловов корюшки учетным пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище в 1990-е гг. и в начале 2000-х гг.

Вновь корюшка была отмечена в 2005 г. (0.11 экз./10 мин траления), а к 2009 г. ее уловы пелагическим учетным тралом возросли до 0.4 экз. /10 мин траления (рис. 5.3.7). При этом она преимущественно регистрировалась в верховьях Шекснинского плеса водохранилища, куда впадает р. Шексна, вытекающая из Белого озера (рис. 5.3.8). Все это указывает на то, что «рыбинская» корюшка практически полностью исчезла к 2002 г. Появление корюшки в 2005 г., очевидно, обусловлено ее проникновением из Белого озера. Это подтверждается совпадением колебаний численности корюшки в Рыбинском водохранилище и в Белом озере.

С 2002 по 2006 гг. в Белом озере отмечалась наиболее масштабная и длительная депрессия популяции снетка за весь период ведения

промысловой статистики: уловы этого вида колебались от 0 до 0.5 т, в то время как до начала 2000 г. его вылов превышал 200 т, а средняя доля в общих уловах превышала 25% (Коновалов, Борисов, 2014).

Восстановление промысловых запасов началось в 2007 и 2008 гг., когда вылов данного вида возрос с 4.6 до 15.7 т соответственно. В 2009 г. уловы снетка уже составляли 44.3 т, а в 2010 г. достигли 78.0 т, или почти 12% общего вылова. Именно в этот период в Шекснинском плесе водохранилища в уловах пелагическим тралом снова начали встречаться отдельные экземпляры корюшки (рис. 5.3.9).

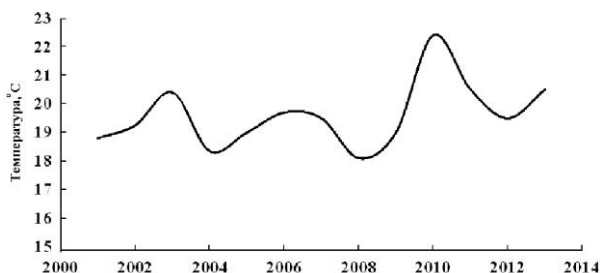


Рис. 5.3.7. Динамика средней за июнь–август температуры воды поверхностного слоя Рыбинского водохранилища по данным стандартных экспедиций.

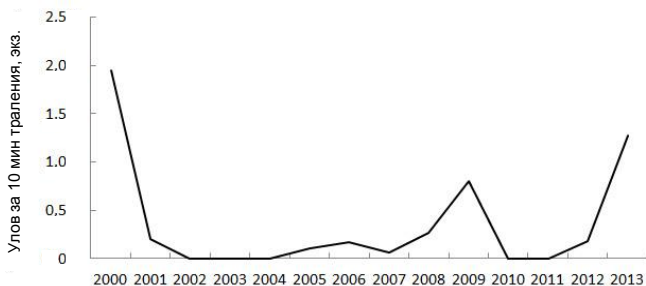


Рис. 5.3.8. Динамика уловов корюшки учетным пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище в 2000-е гг.

Очередное исчезновение корюшки из учетных уловов произошло в 2010–2011 гг. (рис. 5.3.8). Это было связано с аномальной жарой 2010 г. и жарким летом 2011 г. (рис. 5.3.7). Сходная ситуация произошла и в Белом озере, где средняя температура воды в июле в 2010 и 2011 гг. составляла 24.6 и 23.4°C соответственно.

Восстановление запасов в Белом озере началось в 2012–2013 гг. (Коновалов, Борисов, 2014), и именно в эти годы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища снова было отмечено появление отдель-

ных особей корюшки (рис. 5.3.9). В 2013 г. средний улов корюшки за 10 мин траления пелагическим учетным тралом составил 1.2 экз.



Рис. 5.3.9. Места поимки корюшки в Рыбинском водохранилище учетным пелагическим тралом в различные периоды: *а* — 2000–2002; *б* — 2005–2009; *в* — 2012–2013 гг.

Возможно, это начало нового этапа вселения корюшки в Рыбинское водохранилище из Белого озера.

Размерно-возрастная структура и морфологические признаки.

Наблюдения за процессом вселения снетка в водоемы волжского каскада показали, что размерно-возрастная структура популяций под влиянием условий обитания может изменяться (Иванова, 1976). В первые годы существования Рыбинского водохранилища набор возрастных групп в новой популяции был небольшим, и снетки не достигали крупных размеров (рис. 5.3.10 *а*) (Щегина, 1954; Лапин, 1955).

Во втором десятилетии существования водоема в уловах растет доля сравнительно крупных особей (рис. 5.3.10 *б*). Если в 1953 г. особей с длиной тела более 90 мм было около 12%, то в 1965 и 1966 гг. их стало 27% (рис. 5.3.10 *б*) (Иванова и др., 1969). Соответственно изменилась и возрастная структура популяции: число возрастных групп выросло с 4 до 6. Сравнение средних значений длины и массы за разные десятилетия показывает, что у корюшки Рыбинского водохранилища по сравнению с изначальной формой повысился и темп роста (табл. 5.3.3, рис. 5.3.11).

В мае 1959 г. было поймано несколько крупных экземпляров, длина которых достигала 158–165 мм, масса — 37–50 г. Эти рыбы участвовали в нересте: их половые железы находились в VI стадии зрелости (чешуя не сохранилась). В 1970-е гг. особи с такими размерами составляли более 1% в траловых уловах (рис. 5.3.10 *в*). Это были особи в возрасте 6+, достигшие такого размера благодаря высокому темпу роста.

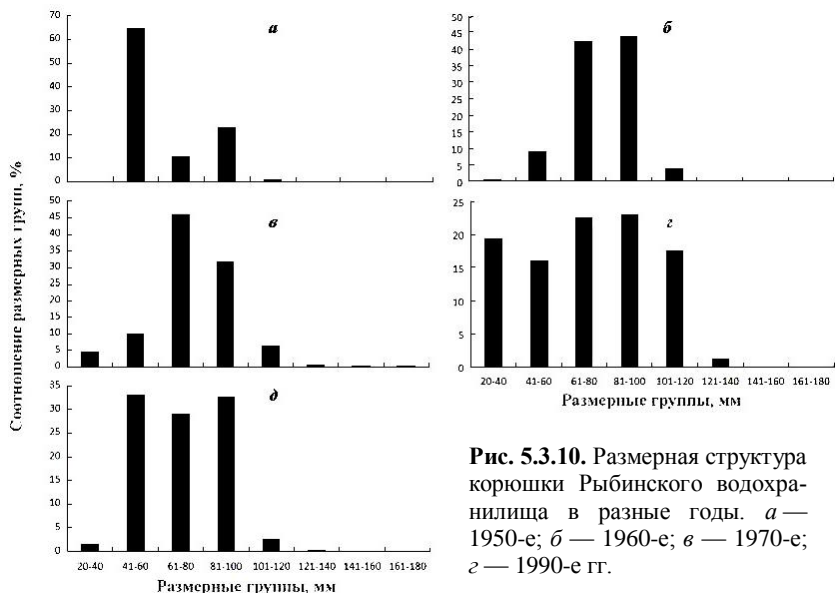


Рис. 5.3.10. Размерная структура корюшки Рыбинского водохранилища в разные годы. *a* — 1950-е; *б* — 1960-е; *в* — 1970-е; *г* — 1990-е гг.

Таблица. 5.3.3. Средняя длина (l , мм) и масса (m , г) корюшки Рыбинского водохранилища

Годы	0+		1+		2+		3+		4+	
	l	m	l	m	l	m	l	m	l	m
1950-е	37.4	0.4	46.3	0.8	79.4	3.3	87.8	5.9	107	9.8
1960-е	37.8	0.4	48.2	0.9	75.7	3.7	87.2	4.9	109	14.8
1970-е	54.8	1.3	88.4	4.3	97.4	6.9	124	19.9	145	21

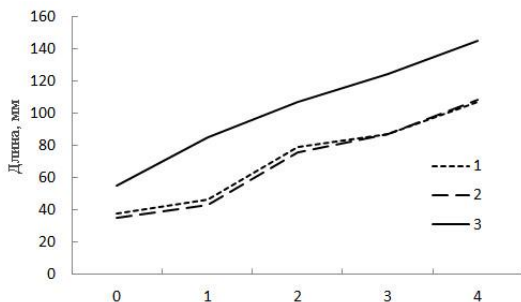


Рис. 5.3.11. Линейный рост корюшки Рыбинского водохранилища. 1 — 1950-е гг., 2 — 1960-е гг., 3 — 1970-е гг.

В результате массовой гибели anomalно жарким летом 1972 г. численность популяции резко сократилась, полностью погибла ее

старшевозрастная часть. У корюшки, как и у других холодноводных рыб, например, налима и ряпушки, особи старшего возраста более стенотермны, чем молодь. Так, верхняя летальная температура для годовиков равна 28–29°C, а для двух- и трехлетних особей — 26–27°C (Иванова, Лапкин, 1982).

Восстановление численности продолжалось до 1976 г. Однако при этом возрастная структура сократилась до 4 возрастных групп, из размерного ряда выпали особи длиной более 140 мм (рис. 5.3.10 з) и доминировали двух-, трех- и четырехлетки, доля которых в уловах была примерно одинаковой.

В 1990-е гг. процесс омоложения популяции корюшки продолжился, из контрольных уловов исчезли особи с длиной свыше 120 мм, доминировали двух- и трехлетки (рис. 5.3.10 д).

Следовательно, уже в 1980-е гг. популяция корюшки Рыбинского водохранилища вернулась к «сетковому» типу. Этому способствовало и то, что с 1976 г. начался период интенсивного потепления климата (Литвинов, Законнова, 2011, 2012). В многолетних изменениях средней температуры воздуха за май–октябрь в период потепления с 1976 по 2010 гг. прослеживается устойчивая тенденция к ее повышению со средней скоростью 0.52°C/10 лет. Сравнение осредненных значений температуры в различные периоды говорит о ее наиболее быстром повышении в течение 2000-х гг. Начиная с 1995 г. в водохранилище отмечались положительные аномалии средней температуры воды за май–октябрь.

Подобное потепление способствовало тому, что новые поколения корюшки росли и развивались по сетковому типу, продолжительность их жизни сократилась до 2–3 лет, популяция характеризовалась короткоцикловостью и моноцикличностью.

Функционирование популяции в 1990-е гг. по сетковому типу и определило дальнейшую судьбу корюшки — она практически полностью исчезла в середине 1990-х гг. из-за отсутствия необходимых условий для нереста в связи с аномально низким уровнем в 1996 г.

Распределение корюшки в период ее массового развития.

В пелагиали Рыбинского водохранилища основные скопления корюшки образовывались 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 обитала корюшка, занимала 4–15% всей площади плесов или 5.4–7.3% ложа водохранилища (Пермитин, Половков, 1978).

Таким образом, не вся глубоководная часть водохранилища (которая составляет около 22.5% площади водоема) была освоена этим

видом, а только наиболее продуктивные по биомассе кормового зоопланктона участки (Половкова, Пермитин, 1981).

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 не встречался. Температура воды в слое, где держался снеток, не превышала 19.8°C. У поверхности она достигла 20.5°C, а ниже 9 м — 18.5°C.

Размножение. По месторасположению в водохранилище нерестилища корюшки разделяли на так называемые «озерные» и «речные» (Иванова, Половкова, 1972). «Озерные» нерестилища характеризуются относительно ровным рельефом дна с глубинами от 3 до 5 м. Грунт каменисто-песчаный, усеян древесными остатками. Икра откладывалась на древесине, раковинах мертвой дрейссены, мелких камнях. «Речные» нерестилища находятся в верховьях притоков. Скорость течения в период нереста колеблется от 0.8 до 0.4 м/с в верхнем участке и от 0.5 до 0.2 м/с в нижнем. Дно песчаное с большим количеством мелких и крупных камней. Икра откладывалась на мелкие камни, песок и на остатки мертвой растительности — листья деревьев, ветки.

На «речных» нерестилищах нерест проходил в конце апреля, когда вода прогревается до 5°C, на «озерных» нерест обычно начинался на 6–9 дней позже.

Питание. По способу добычи пищи и составу кормовых организмов корюшка Рыбинского водохранилища относилась к группе планктофагов-хищников. В ее рационе во всех водоемах, независимо от трофности, всегда встречались планктонные ракообразные. Спектр пищи снетка включал более 20 видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных. В меньшем количестве в желудках попадались личинки и куколки хирономид и других насекомых. Довольно существенное значение в рационе составляла молодь рыб (Половкова, 1976; Иванова, 1978 и др.).

У корюшки Рыбинского водохранилища четко прослеживалась возрастная изменчивость питания: мелкие кормовые организмы по мере роста рыб заменялись более крупными (рис. 5.3.12) (Иванова и др., 1969).

В течение года характер откорма рыб существенно изменялся. Зимой интенсивность питания корюшки была низкой. Активно кормились только самые крупные особи в популяции. Основу их рациона составляла молодь рыб. Весной интенсивность питания корюшки всех возрастных групп повышалась. В состав пищи входила молодь и взрослые веслоногие рачки (*Cyclops vicinus*), личинки хирономид. Наиболее интенсивно откармливались рыбы в водохранилище в конце

мая, июне и июле. Основу их питания в этот период составляли *Bosmina* sp., *Leptodora kindtii*, *Daphnia* sp. и другие Cladocera.

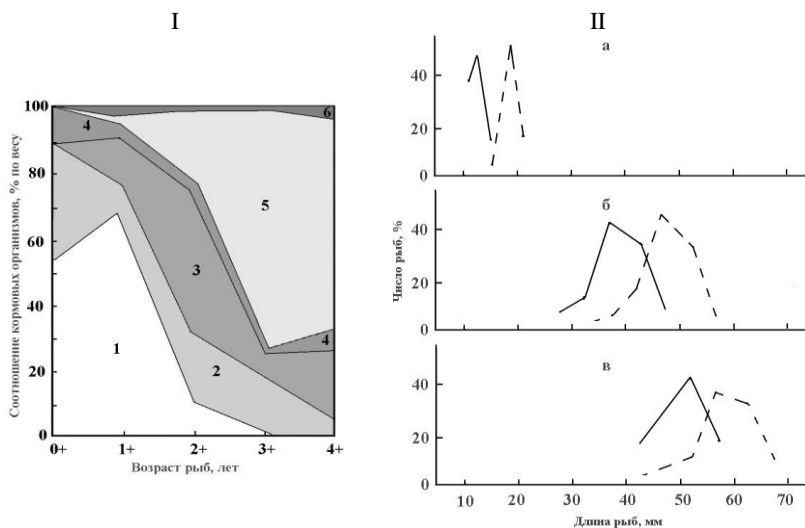


Рис. 5.3.12. I. Состав пищи корюшки разного возраста (Иванова и др., 1969). 1 — *Bosmina* sp., 2 — *Leptodora kindtii*, 3 — *Bythotrephes longimanus*, 4 — *Daphnia* sp., 5 — молодь рыб, 6 — прочие. II. Длина молоди корюшки в пище взрослых особей и в уловах мальковым тралом (по данным 1967–1970 гг.). а — июнь, б — август, в — сентябрь. 1 — в пище рыб, 2 — в уловах.

В питании «рыбинской» корюшки рыба встречалась постоянно (Иванова и др., 1969). Весной и летом (до сентября) численность особей, питающихся рыбой, колебалась от 6 до 15%. В мае–июле они потребляли преимущественно личинок ерша, окуня, судака и собственную молодь. Во второй половине лета быстрорастущая молодь окуня и судака становилась недоступной для корюшки, и она переходила на питание собственными сеголетками (табл. 5.3.4), которыми питалась в течение всей осени и зимой.

Таблица 5.3.4. Соотношение (%) отдельных видов рыб в пище корюшки Рыбинского водохранилища за период 1965–1971 гг.

Вид	Месяц									Средняя
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X–XI	II	III	
Корюшка	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	7.5	19.0	—	4.2	—	—	—	19.3
Судак	—	—	1.6	—	—	—	—	—	—	1.2
Плотва	21.4	—	—	0.8	—	4.2	—	—	—	0.4

При этом даже среди собственной молоди корюшка выбирала отстающих в росте сеголетков (рис. 5.3.12). Относительная численность хищничающих особей достигала максимума зимой: в феврале – начале апреля их доля составляла 98–100%. В мае–июне длина тела корюшек, потребляющих зоопланктон и личинок рыб, была одинаковой. Максимальный размер жертвы в этот период не превышал 20 мм. С августа с увеличением размеров молоди ею продолжали питаться в основном крупные особи корюшки.

Анализ показал, что до начала 1970-х гг. корюшка находила в Рыбинском водохранилище вполне благоприятные условия, способствующие развитию популяции по корюшковому типу. Однако периодически возникающие неблагоприятные воздействия, заключающиеся в аномальном прогреве водной толщи и (или) чрезмерно низком уровне водохранилища в весенний период нарушали развитие вплоть до смены типа популяции. При этом прогрев воды и низкий уровень, очевидно, оказывали разнонаправленное воздействие.

Высокие температуры способствовали выживанию особей с ускоренным половым созреванием и низкой продолжительностью жизни, т.е. моноциклических («сетки»). Особи с поздним созреванием, большей продолжительностью жизни и способностью к повторному нересту («корюшки»), будучи более стенотермными, в первую очередь погибали при чрезмерном прогреве воды (Иванова, 1982).

Выжившие «сетки», созревшие и отнерестившиеся на следующий год, восстанавливают популяцию, но за счет наследственно обусловленных признаков способствуют дальнейшему развитию популяции по сетковому типу.

При отсутствии нереста из-за низкого уровня, в первую очередь выпадают «сетки», а крупные «корюшки», отнерестившиеся в следующем году, способствуют восстановлению популяции, но при этом возрастает вероятность ее развития по корюшковому типу.

Все это можно наблюдать на примере популяции корюшки Рыбинского водохранилища. До начала выраженного потепления климата популяция корюшки Рыбинского водохранилища развивалась в условиях, способствующих развитию по «корюшковому» типу. Ускорил процесс формирования корюшковой популяции аномально низкий уровень 1952 г.: уже в конце 1950-х гг. в популяции обнаруживались очень крупные особи с признаками, указывающими на их способность к повторному нересту. К началу 1970-х гг. возрастная структура популяции уже была представлена шестью возрастными группами и более 1% составляли особи крупнее 140 мм. Однако в 1972 г. вследствие

аномального высокого прогрева воды произошла очередная массовая гибель особей в популяции корюшки. Процесс восстановления проходил уже на фоне прогрессирующего потепления климата, что не способствовало восстановлению в популяции долгоживущих полициклических особей, и в дальнейшем она развивалась по сетковому типу. В результате после крайне маловодного 1996 г. популяция корюшки Рыбинского водохранилища практически исчезла.

Заключение. Столь подробное описание вида, который в настоящее время встречается в Рыбинском водохранилище лишь единично, обусловлено тем, что существует реальная возможность восстановления его популяции. На это указывает постоянное присутствие сетка в учетных траловых уловах из верховьев Шекснинского плеса, что, скорее всего, связано с его проникновением из Белого озера. Однако современная ситуация отличается от ситуации 70-летней давности тем, что местообитания сетка заняты вселенцем 1990-х гг. — черноморско-каспийской тюлькой. Большую роль в исходе конкурентных взаимоотношений холодноводного сетка и тепловодной тюльки, очевидно, должна сыграть температурная динамика водных масс Рыбинского водохранилища в последующие годы.

5.4. ЩУКА

Щука *Esox lucius* L. до образования Рыбинского водохранилища встречалась во всех водоемах зоны затопления и имела существенное значение в промысле — до 10% (Кулемин, 1944). Данные о ее численности в тот период отсутствуют (Васильев, 1955). Высокой численности этот вид достиг в первые годы существования водохранилища. Этому способствовали обширные заросли макрофитов, образовавшиеся на мелководьях под защитой остатков затопленного леса. За счет появления многочисленных поколений доля щуки в уловах по сравнению с речным периодом возросла до 21% (Васнецов, 1950). Скопления щуки отмечались в речных плесах и в прибрежье озерной части водохранилища (Поддубный, 1971). Хорошие условия для нереста и нагула молоди привели к тому, что к началу 1950-х гг. щука обитала в прибрежной полосе практически по всему периметру озерного плеса водохранилища, в низовьях речных плесов и в устьях притоков. В этот период наблюдалось самое широкое распространение щуки по акватории водохранилища. Наиболее крупные скопления разновозрастных особей отмечались на участках мелководий, защищенных остатками затопленного леса. В этот период были зарегистрированы максимальные уловы щуки (рис. 5.4.1).

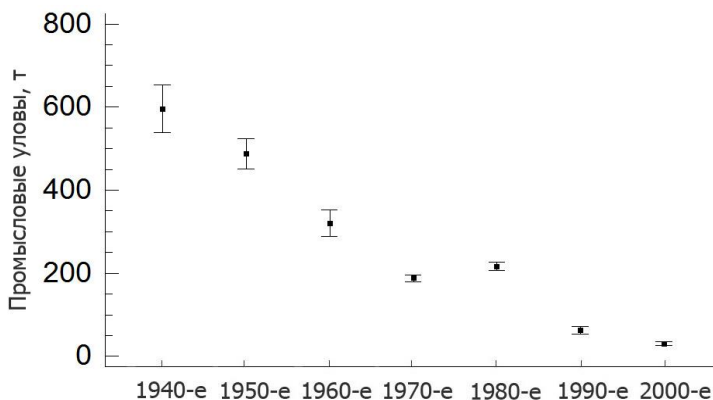


Рис. 5.4.1. Промысловые уловы щуки (т) в Рыбинском водохранилище по десятилетиям.

Разрушение остатков затопленного леса и сокращение площади прибрежных зарослей макрофитов, развившихся под их защитой, привели в начале 1960-х гг. к значительному сокращению площади нерестилищ и мест нагула молоди. Кроме того, щука была и остается одним из основных объектов промысла, а также популярным объектом любитель-

ского и браконьерского лова. Нелегальный промысел и любители со спиннингами в значительном количестве вылавливают неполовозрелых особей с возраста 1+.

Все эти факторы привели к тому, что динамика промысловых уловов щуки начиная с первых лет существования водохранилища имеет устойчивую тенденцию к снижению, и в настоящее время щука занимает только восьмое место в промысле (2.3%) (рис. 5.4.1).

Уменьшение площади зарастающего побережья привело к значительному сокращению местообитаний молоди, которые в настоящее время ограничены защищенными от волнения речными плесами, устьями малых притоков и мелкими заливами озерной части водохранилища. Тем не менее площадь этих участков долгие годы позволяла популяции обеспечивать пополнение, достаточное для поддержания численности промысловой части популяции. На это указывает относительно постоянный до 1980-х гг. уровень уловов исследователем тралом (рис. 5.4.2), которые состояли главным образом из старших особей в возрасте 4–12 лет. Только в 1990-е и 2000-е гг. под воздействием промысла этот показатель начинает достоверно снижаться ($b = -0.02$; $r = -0.64$; $p < 0.01$).

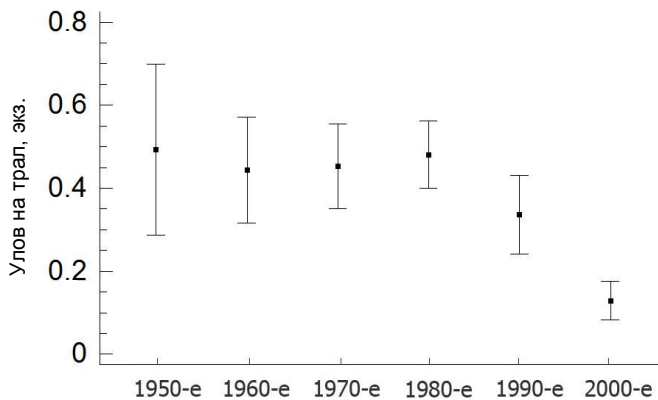


Рис. 5.4.2. Уловы щуки учетным тралом (экз. за 1 час траления) по десятилетиям.

Динамику популяционных показателей щуки за весь период существования водохранилища во многом определяла промысловая нагрузка. Характерная особенность динамики этих показателей у щуки заключалась в том, что для промысловиков, браконьеров и рыболовов-любителей высокую коммерческую ценность представляют и неполовозрелые особи в возрасте 1+ ... 2+, что приводит к их массовому отлову (рис. 5.4.3).

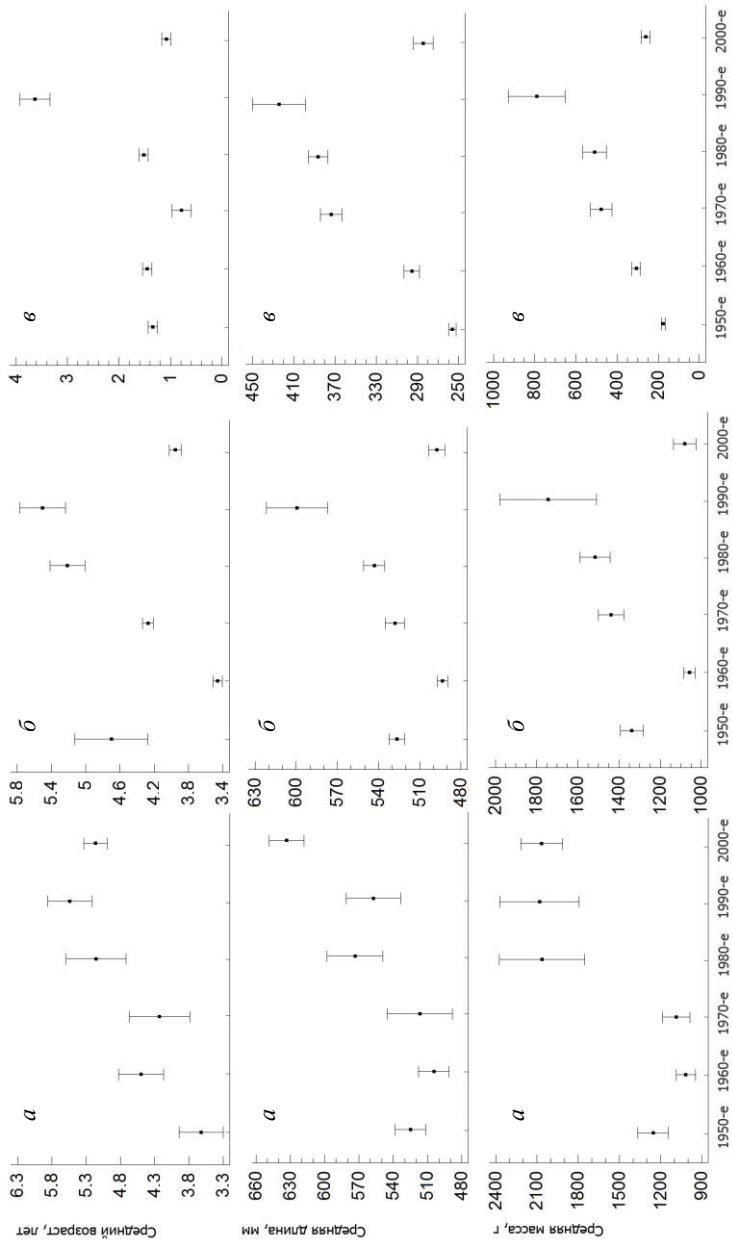


Рис. 5.4.3. Динамика среднего возраста, линейного и весового роста щуки из траловых (а), сетных (б) и неводных (в) уловов.

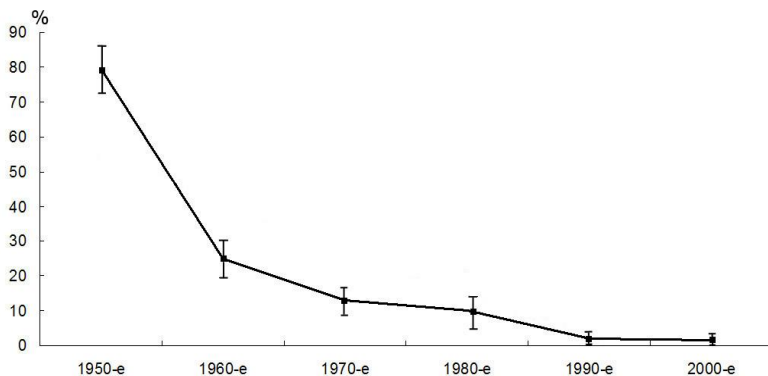


Рис. 5.4.4. Многолетние изменения доли молоди щуки в неводных уловах.

Резкое снижение численности молоди наблюдалось в 1960-е гг. (рис. 5.4.4) в результате сокращения площади зарастающих мелководий. Затем в 1970-е и 1980-е гг. произошла относительная стабилизация численности. Новое снижение численности молоди щуки наблюдалось в 1990-е и 2000-е гг. и было обусловлено высоким уровнем браконьерства и любительского лова.

Поэтому, несмотря на высокую промысловую нагрузку, приводящую к значительному сокращению запасов щуки в связи с неселективным отловом, до 1990-х гг. признаков омоложения ее популяции не наблюдалось (рис. 5.4.3). Только в 2000-е гг. показатели средней длины, массы и возраста рыб в сетных и неводных уловах снизились до уровня 1960-х гг.

Подобной тенденции пока не отмечено в траловых уловах, но, скорее всего, это временное явление, поскольку постоянно увеличивается интенсивность любительского лова «на дорожку» или «троллинг». Подобный метод, эффективно используемый для отлова крупных хищников на русловых и прирусловых участках с глубинами от 8 м и глубже, становится одним из основных факторов снижения численности крупных щук.

Влияние любительского лова щуки на динамику ее численности обсуждалось уже в первые годы существования водохранилища. Так, Л.И. Васильев (1950 *a*) в своей работе, посвященной формированию ихтиофауны Рыбинского водохранилища, писал (с. 248): «Щука в Рыбинском водохранилище в первые годы образования вылавливается в значительных количествах, но в основном является объектом мелкого крючкового промыслового и, главным

образом, любительского лова. Наряду с крючковым ловом (переметы, жерлицы, летняя дорожка и зимняя блесна) щука в эти годы в огромном количестве добывалась во время нереста острогой и ружьем. Все эти способы добывания щуки, так же, как и весь так называемый «любительский» лов, являются серьезными факторами, и о них стоит говорить».

В этой же работе Л.И. Васильев указывает, что именно любительский лов в 1943–1945 гг. служил основным поставщиком огромного количества щук, продававшихся на рынках всех более или менее крупных населенных пунктов по берегам водохранилища и даже за пределами его, включая такие города, как Углич, Рыбинск, Череповец, Ярославль и даже Москва.

Для иллюстрации интенсивности подобного лова автор приводит такие факты, как, например, ежедневное скопление летом 1944 и 1945 гг. 20–30 лодок рыбаков, добывающих щуку «на дорожку», на протяжении 8–10 км в Волжском плесе, в районе с. Коприно. По его данным, каждая лодка к вечеру увозила 15–30 щук общим весом до 50 кг. Л.И. Васильев (1950 *a*) описывает случай, когда два рыбака на одной лодке за день выловили «на дорожку» 122 щуки (05.07.1944) с индивидуальным весом от 1.5 до 18 кг.

Зимний лов на блесну и живца был не менее добычлив, так же, как и весенняя добыча во время нереста. Лов щуки был практически круглогодичным. В конце автор заключает (с. 249): «К сожалению, весь этот лов не поддается никакому учету, и установить, сколько же щуки вылавливалось ежегодно, не представляется возможным».

Это полная аналогия современной ситуации в том же Волжском плесе Рыбинского водохранилища (впрочем, как и на всей акватории водохранилища). Десятки лодок с «троллингистами», ежедневные уловы которых достигают 10–15 экз. хищных рыб, обычное зрелище на водохранилище в течение всего безледного периода. Правда, теперь их уловы состоят не только из щуки, но и судака. Столь значительные ежедневные уловы значительно превышают индивидуальные потребности самих рыбаков, поэтому большая их часть продается. Существенная коммерческая составляющая — неотъемлемая часть подобного лова.

Лов ведется практически круглогодично: зимой на жерлицы и зимнюю блесну, весной — с использованием острог и даже ружей, так как нерест щуки совпадает с весенней охотой на водоплавающую птицу. И все так же, как и 70 лет назад весь так называемый

мый «любительский» лов не поддается никакому учету, и установить, сколько же хищников вылавливается ежегодно, не представляется возможным и сейчас.

Особенности распределения. Многолетние наблюдения за биологическими особенностями популяции щуки Рыбинского водохранилища (Иванова, Свирская, 2005; Свирская, Иванова, 2010) показали ведущую роль температуры в сезонных особенностях распределения щуки в Рыбинском водохранилище.

Весной основная масса хищников всех размеров встречалась в мелководных участках побережья — в зоне временного затопления, где расположены нерестилища щуки и других фитофильных видов рыб. Глубины в таких зонах варьировали от 1–1.5 до 3–4 м. Высокая концентрация кормовых объектов на мелководье создавала благоприятные условия для откорма половозрелых хищников.

Несмотря на высокую концентрацию кормовых объектов, крупные щуки (длиной 40–70 см) там долго не задерживались, поскольку вода в этих районах очень быстро прогревалась: в июне — до 18.4°C, в июле — до 19°C. В конце мая – начале июня они уходили на глубоководные участки водохранилища (более 10 м) с более низкой температурой 14°C.

Молодые щуки (возраст 2–4 года, длина 200–400 мм) в мае встречаются преимущественно в прибрежных участках — на самом мелководье и на глубине 3–4 м. В июне–августе они держатся в основном на глубинах 3–4 и 10 м. В начале осени с понижением температуры воды наибольшие скопления рыб этой размерно-возрастной группы снова наблюдаются на глубине 3–4 м, где они интенсивно откармливаются подросшей за лето молодью разных видов рыб. Сопоставление температурного режима в отдельных зонах водохранилища, показало, что большую часть вегетационного периода молодые (впервые созревающие) особи в популяции проводят в зоне с высокой температурой воды, хотя температурный диапазон их обитания расширяется в сравнении с молодью (за счет отхода в глубинные участки в июне–августе).

Мелкие щуки длиной 10–20 см в летние месяцы дольше других задерживались в прибрежной зоне на глубинах 1–1.5 м и 3–4 м, где находились скопления сеголеток различных видов рыб, которыми они интенсивно откармливались. К осени все щуки, в том числе и мелкие, отходили на участки с большими глубинами.

Для выяснения степени влияния температуры воды на жизнедеятельность щук нами был проведен длительный эксперимент. Группу щук из потомства одной самки с момента их выклева из

икры и до достижения десятилетнего возраста содержали на прудовой базе ИБВВ РАН. В летний период они находились в мелководных прудах (выростных и нагульных) с глубинами 1–1.5 м, которые сильно прогревались. Осенью щук пересаживали в зимовальные пруды (глубина 2.5–3 м), где они находились до весны. Щук содержали при избытке корма.

В результате было установлено, что на первом и втором годах жизни приросты длины тела у щук в мелководных прудах были заметно больше, чем в водохранилище. На третьем и четвертом годах величины линейных приростов рыб сравнялись (рис. 5.4.5). Начиная с пятого года жизни «прудовые» щуки стали отставать в росте от «водохранилищных»: величина ежегодных приростов их тела была в 1.6–4.5 раза меньше, чем у щук из Рыбинского водохранилища. На девятом и десятом году жизни линейный рост «прудовых» щук практически прекратился. У «водохранилищных» щук в возрасте 9 и 10 лет прирост длины тела оставался достаточно высоким (рис. 5.4.5). В результате десятилетние «прудовые» щуки имели длину в среднем 695 мм, а «водохранилищные» — 937 мм.

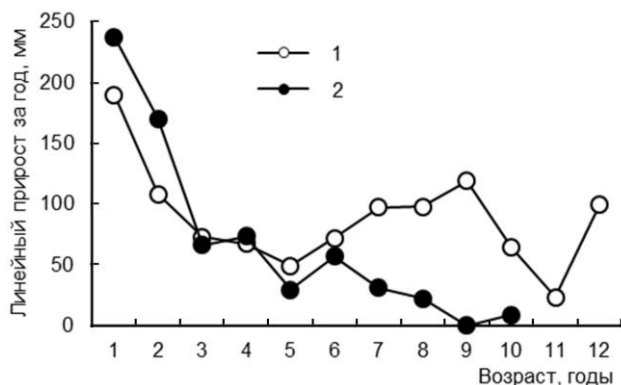


Рис. 5.4.5. Годовые линейные приросты щук. 1 — щуки из Рыбинского водохранилища, 2 — щуки прудового содержания.

Рост массы тела щук, как и линейный, в первые годы жизни был более интенсивным в прудах (рис. 5.4.6). До четырехлетнего возраста величины ежегодных приростов массы тела «прудовых» рыб были в 1.5–2.5 раза больше, чем у «водохранилищных». На пятом году жизни значения этих показателей у исследуемых групп щук почти сравнялись, а с шестого года ежегодные приросты массы тела у щук в прудах стали постепенно уменьшаться (рис. 5.4.6). На девя-

том году щуки похудели, потеряв в среднем около 15% массы тела. В водохранилище кривая величин весовых приростов рыб после шестого года резко устремилась вверх (рис. 5.4.6). Этому способствует то, что обитание в глубоководной зоне сопровождается переходом щук длиной 70–100 см на потребление крупной добычи (от 20 до 55 см). Питание крупной рыбой приводит к резкому увеличению темпа роста щук 6–7-летнего возраста (Иванова, 1959; Пермитин, 1959). В итоге масса тела «прудовых» щук в возрасте 10+ была равна в среднем 3215 г, а «водохранилищных» — 7921 г.

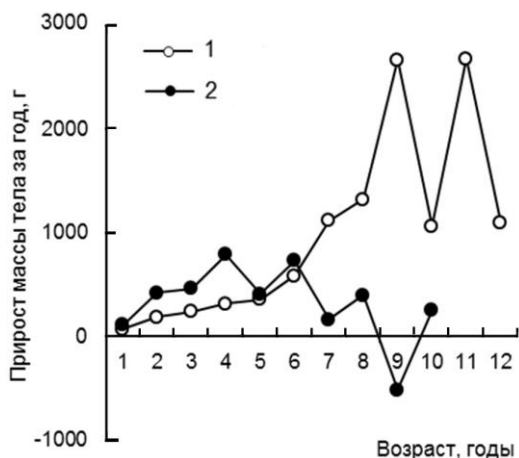


Рис. 5.4.6. Годовые весовые приросты щук. 1 — щуки из Рыбинского водохранилища, 2 — щуки прудового содержания.

Длительное пребывание щук в летний период в прудах, без возможности перехода на участки со столь же низкими температурами, как у щук в водохранилище, привело к тому, что, несмотря на наличие пищи, щуки старшего возраста перестали питаться (у них исчезал весенний пик откорма, характерный для хищников в водохранилище). В результате прекратился линейный рост, наблюдалась потеря массы тела, нарушилась регулярность нереста. Влияние температуры воды на интенсивность питания щук отмечают и другие авторы (Попова, 1971). Кроме того, отсутствие возможности выбора температурных условий нарушает нормальное развития воспроизводительной системы щук (Лапина, 1979).

Описанные особенности пространственного распределения щук подтверждаются различиями средних значений длины, массы и возраста особей в неводных, сетных и траловых уловах (рис. 5.4.3).

Даже в первые десятилетия существования водохранилища, при наличии больших массивов затопленных лесов, где щука могла эффективно охотиться, будучи хищником-засадчиком, она, тем не менее, в довольно больших количествах вылавливалась тралом на затопленных руслах рек на глубинах более 10 м (рис. 5.4.2), где охотилась как пелагический хищник. Впрочем, по данным С.М. Кашина с соавторами (1977), данная ситуация не снижает эффективности ее охоты. При этом она охотится не из укрытия, как типичный хищник-засадчик, а использует тактику «подкрадывания».

Стабильные и относительно частые попадания щук в учетный трал регистрируются в местах сужения речных плесов водохранилища, где коренные берега близко подходят к русловым участкам или есть расположенные вдоль русла острова (рис. 5.4.7).

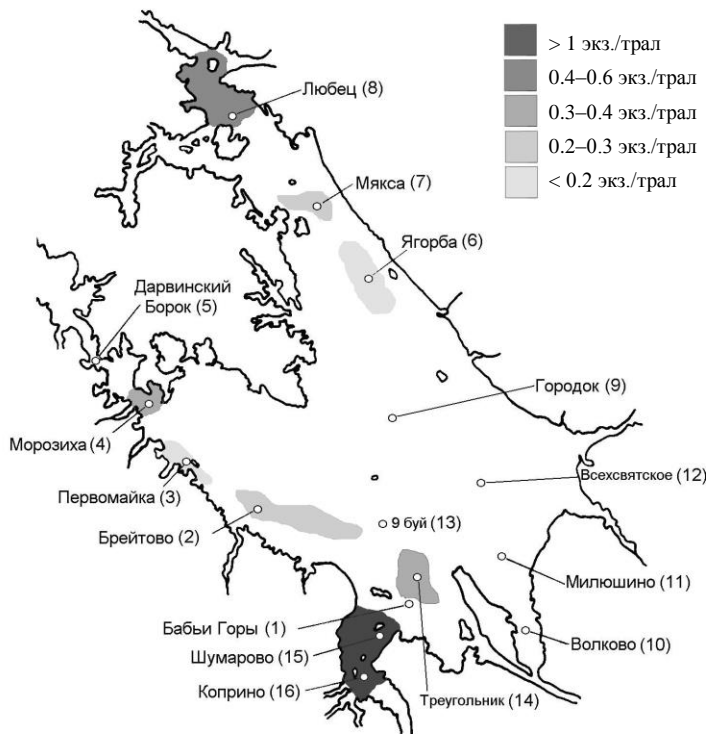


Рис. 5.4.7. Уловы щуки на усилие учетным тралом (экз. за 1 час траления) на русловых участках водохранилища. Подписи на рисунке — названия и номера станций контрольных тралений.

В Главном плесе такие места расположены в районах, где глубоководные участки довольно близко подходят к коренному берегу. В основном это акватория вдоль западного берега, где проходит затопленное русло р. Мологи. На русловых участках вдали от берегов щуки в траловых уловах не встречаются (станции Городок и Всехсвятское), нет их и в приплотинном участке Главного плеса (станции Милюшино и Волково), где в прибрежье практически отсутствуют нерестилища фитофильных видов рыб.

Следовательно, при перемещении на русловые участки, щуки выбирают кратчайшие расстояния между прибрежными участками, где есть нерестилища, и местами нагула. Они не совершают длительных миграций на удаленные от берега участки и не перемещаются на значительные расстояния вдоль русел.

Внутрипопуляционная структура. Исследования показали, что температурная зависимость распределения щук в Рыбинском водохранилище, по всей видимости, обусловлена различной теплоустойчивостью позвонковых фенотипов щук (Иванова, Свирская, 2000, 2002).

Было установлено, что общее число позвонков у щуки Рыбинского водохранилища варьировало от 58 до 62 (в среднем 60.63 ± 0.08). Основную долю составляли особи с 60 или 61 позвонком. Рыбы с крайними вариантами числа позвонков встречались реже.

В прудах до 10-летнего возраста дожили особи только с 59 и 60 позвонками, у которых туловищный отдел состоял из 40–41 и редко 42 позвонков, а хвостовой — из 19 или 18 позвонков. При высокой температуре воды щуки с 61 позвонком погибли в течение первых 5 лет жизни. Среди водохранилищных щук, которые в течение года меняли район обитания, к 10 летнему возрасту в популяции сохранились рыбы с 61 позвонком в осевом скелете при относительно длинном туловищном (41–43) и хвостовом (20–18) отделах.

Сравнение осевого скелета крупных щук из водохранилища и проживших длительное время в мелководных прудах, позволило установить, что при отсутствии возможности выбора термических условий температура может стать фактором отбора для щук с различными позвонковыми фенотипами.

Питание. Щука — хищник-засадчик, подстерегающий добычу среди укрытий, например, в зарослях макрофитов. В пелагиали водохранилища щука подкрадывается к жертве (Кашин и др., 1977). На начальном этапе, если добыча находится достаточно далеко, щука быстро перемещается с помощью ундуляций туловища и хвоста.

Затем, на этапе подкрадывания, она перемещается с помощью «медленной» двигательной системы — грудных, спинного и анального плавников. При этом малек не реагирует на подкрадывающуюся щуку. Отсутствие зрительных реакций можно объяснить чрезвычайно медленным движением хищника. Кроме того, при подкрадывании частота колебаний плавников повышается до 5–10/с, а амплитуда колебаний уменьшается до 1–2 мм. Примерно такими же параметрами характеризуются колебания туловища и плавников у спокойно плавающих мальков. Поэтому можно допустить, что жертвы не успевают вовремя среагировать на колебания, создаваемые в воде двигательной системой подкрадывающейся щуки, ввиду их сходства с колебаниями, создаваемыми самим мальками. Атака завершается стремительным броском, который осуществляется за счет очередного резкого изгиба туловища и хвоста.

Использование щукой различных способов охоты позволяет ей эффективно добывать пищу на различных местообитаниях, существующих в водохранилище.

Спектр питания щуки включает 18 видов рыб. В первые годы после залития водохранилища (Романова, 1956; Задульская, 1960) видовой состав пищи щуки быстро изменялся: с основного кормового объекта — плотвы (в 1949–1950 гг.) — она перешла на вселившуюся в водохранилище корюшку (в 1952–1953 гг.). Помимо корюшки и плотвы в пище щуки постоянно присутствовали окунь и ерш (табл. 5.4.1). Эти четыре вида составляли 82–89% от общего количества заглоченных рыб.

После окончания формирования ихтиофауны водохранилища ведущим кормовым объектом питания хищника снова стала плотва. В течение 10 лет наблюдений (1953–1963 гг.) она составляла в среднем 40% рациона щуки (с вариациями в отдельные годы от 20 до 53%). В 1980-е гг. при низкой численности ежегодного пополнения молоди окуня значение плотвы возросло до максимальных величин — 80%. Доля плотвы в питании щуки оставалась значимой и во время резкого увеличения численности тюльки в водохранилище в 2000–2003 гг. (Степанов, Кияшко, 2008).

Появление тюльки и быстрое увеличение ее численности в 2000-е гг. сказалось на видовом составе пищи щуки. По данным М.В. Степанова и В.И. Кияшко (2008), частота встречаемости тюльки в желудках этого хищника в 2002–2003 гг. варьировала от 3.1 до 77.8%, а количество заглоченных особей от 23.5 до 78.5%, что объяснялось резкими изменениями (в десятки раз) урожайности поколений этого вида в смежные годы. Наши наблюдения в после-

дующий период показали, что в результате сокращения численности, которое произошло после 2003 г., тюлька стала реже встречаться в желудках хищников. Основным объектом питания для щуки опять стала плотва (табл. 5.4.1).

Таблица 5.4.1. Состав пищи щуки Рыбинского водохранилища (% от общего количества заглоченных рыб)

Вид пищи	1949–50*	1952–53**	1953–63	1976–77	2000–03***	2005–12
Тюлька	–	–	–	–	33.8	10.7
Окунь	17.2	26.7	31.6	2.8	10.0	15.3
Ерш	7.7	11.8	12.4	2.1	3.2	4.6
Плотва	46.5	9.2	40.3	79.8	50.0	37.5
Корюшка	10.9	41.5	3.4	1.8	–	–
Судак	1.1	4.1	1.1	–	–	6.1
Лещ	6.0	1.5	2.4	2.6	1.5	16.8
Синец	3.2	0.5	0.4	5.7	1.5	1.5
Густера	–	1.1	3.8	0.8	–	5.3
Язь	0.7	–	0.1	0.3	–	–
Уклейка	–	0.5	2.1	1.3	–	–
Чехонь	–	0.5	0.7	–	–	–
Жерех	0.9	0.5	0.1	–	–	–
Ряпушка	0.1	–	0.2	–	–	–
Щука	3.8	2.1	1.1	2.8	–	0.7
Налим	1.8	–	0.2	–	–	1.5
Щиповка	–	–	0.1	–	–	–
Вьюн	0.1	–	–	–	–	–
<i>n</i>	1625	35	2288	146	75	91

Примечания. * — Задульская, 1960; ** — Романова, 1956; *** — Степанов, Кияшко, 2008.

Преобладание того или иного вида рыб в пище хищника в отдельные сезоны обусловлено разной степенью доступности кормовых организмов. Весной щука питается почти исключительно плотвой. Интенсивность ее питания после нереста значительно выше, чем в другие сезоны года. Пищевая активность и длительность посленерестового жора зависят от сроков икротетания самого хищника и его жертв. Так, после дружного нереста весной 1961 г. (а также 1962, 1967 гг.) щука питалась очень интенсивно. В среднем каждая половозрелая рыба (весом 1185 г) съедала в мае по 1146 г пищи, из которой на долю взрослой плотвы приходилось 75%. Хищники поедали в основном половозрелых самцов плотвы (94%) — уже отнерестившихся (68%) или с текучими половыми продуктами (26%).

При неблагоприятных условиях нагула (низкий уровень воды, незначительные скопления плотвы, растянутый нерест) спектр

питания щуки расширился. Например, в мае 1960 г. (а также 1963 и 1964 гг.) доля плотвы в желудках хищников сократилась до 48%, а корюшки и окуня — возросла. Месячные рационы щук в мае в эти годы были в 2.8 раза ниже по сравнению с 1961 г. (Иванова, 1977). Во второй половине июня щука начинает питаться сеголетками различных видов рыб. Среди них чаще всего доминируют мальки окуня (42–73%). В отдельные годы при уменьшении их доступности ихтиофаг переходил на потребление корюшки и ерша (Иванова, 1977). Осенью и в начале зимы в желудках щуки помимо окуня и ерша встречаются также корюшка (1950–1980 гг.) или тюлька (2000–2003 гг.).

Спектр питания щуки, отловленной различными орудиями лова, имел определенные различия (рис. 5.4.8).

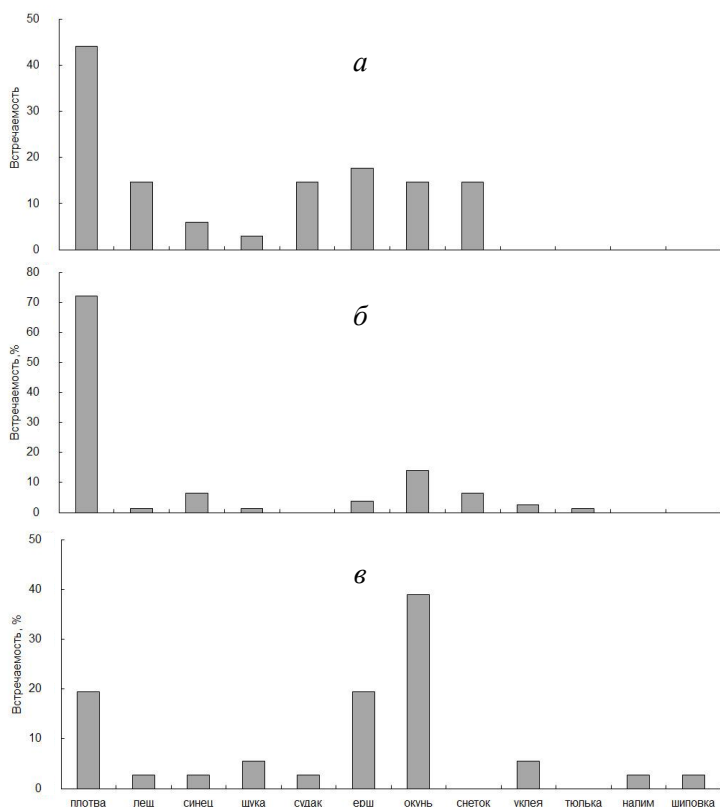


Рис. 5.4.8. Спектр питания щук из траловых (а), сетных (б) и неводных (в) уловов.

В питании щук из неводных уловов, т.е. особей, откармливаемых в прибрежье на небольших глубинах, основу составляет молодь окуня (до 40% по количеству съеденных экземпляров), молодь плотвы (20%) и ерш (20%). На долю молоди леща, синца, щуки, судака, налима, а также уклейки и щиповки приходится от 2 до 5%. У щуки из сетных уловов, которые питались на пойме с глубинами 3–6 м, более 70% составляет молодь плотвы и 15% молодь окуня. Щука из траловых уловов в основном питается молодь плотвы (40%). Молодь леща, судака, окуня и ерш составляют по 15%. Учитывая, что численность молоди указанных видов карповых и окуня сохраняется на достаточно высоком уровне, условия питания щуки на современном этапе остаются удовлетворительными.

Заключение. Таким образом, за весь исследуемый многолетний период численность популяции щуки в Рыбинском водохранилище имела устойчивую тенденцию к снижению. Из естественных факторов наибольшее влияние на популяцию щуки оказало сокращение площади зарастаемых мелководий, развивавшихся под защитой остатков затопленного леса, которые практически полностью разрушились к началу 1960-х гг.

Потепление воды водохранилища в 1990-е гг., оказавшее негативное воздействие на условия питания других хищников, практически не сказалось на популяции щуки, поскольку размерный диапазон жертв, которых она способна проглотить в три раза шире, чем у одноразмерных особей, например, судака (Фортунова, Попова, 1973). Поэтому различия в темпе роста жертв в теплые и холодные годы не оказывают существенного воздействия на интенсивность питания щуки.

В настоящее время основным фактором, лимитирующим численность популяции щуки Рыбинского водохранилища, является легальный и нелегальный неселективный промысел.

5.5. ЛЕЩ

Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) был широко распространен в реках Волге, Мологе и Шексне еще до образования водохранилища. До зарегулирования промысел в основном базировался на запасах леща и плотвы (63.6% общего улова), при этом лещ составлял до 40% в уловах (Кулемин, 1944).

Формирование стад леща в водохранилище началось сразу после зарегулирования стока рек. В первые годы существования водохранилища популяция леща состояла из рыб речного происхождения. Первые урожайные поколения появились уже в 1942 и 1946 гг. (Васильев, 1955; Остроумов, 1957). К 1947 г. в водоеме уже имелась довольно многочисленная популяция леща и вылов его составлял 440 т или 17.6% общего вылова всех видов. Характерной особенностью распределения взрослых особей вида была приуроченность их основных скоплений к средним и нижним участкам речных плесов (Поддубный, 1963 а, 1971).

В начале 1950-х гг. после пополнения взрослой части популяции особями урожайных поколений 1942 и 1946 гг. общая картина распределения леща в водоеме резко изменилась. Образовались значительные по площади скопления леща в озерном плесе водохранилища, приуроченные к старым руслам рек в местах с развитой поймой, или там, где старые русла имели изгибы или принимали притоки. По сравнению с периодом второй половины 1940-х гг., площадь распространения леща увеличилась почти вдвое, при этом он освоил нерестилища в Главном плесе (Поддубный, Малинин, 1988). В это время распределение и соотношение видов рыб в водохранилище уже соответствовали современным, и с 1954 г. началось интенсивное освоение запасов основных промысловых видов рыб. Более чем за 60 лет эксплуатации Рыбинского водохранилища общий официальный вылов рыбы колебался в значительных пределах (рис. 5.5.1), но основу промысловых уловов всегда составлял лещ (Герасимов и др., 2010).

С 1954 по 1960 гг. на Рыбинском водохранилище наблюдались максимальные зарегистрированные промысловые уловы (до 4304 т/год) (рис. 5.5.1). Доля леща в этот период составляла 32% общего улова. Максимальный промысловый вылов леща (1783.7 т) был зарегистрирован в 1958 г., что составило 43% общего улова (рис. 5.5.1).

С середины 1960-х гг. началось ухудшение условий обитания леща, которое в дальнейшем стало причиной постепенного снижения его уловов в 2.5 раза (рис. 5.5.1). В этот период негативное влияние на состояние запасов леща и других фитофильных рыб оказал процесс разрушения прибрежных затопленных лесов, что привело к ухудше-

нию условий нереста фитофильных рыб, в том числе и леща. Кроме того, в результате снижения зарастания мелководий уменьшилась их продуктивность, в то время как продуктивность центральной части водохранилища продолжала оставаться низкой с момента залития водохранилища.

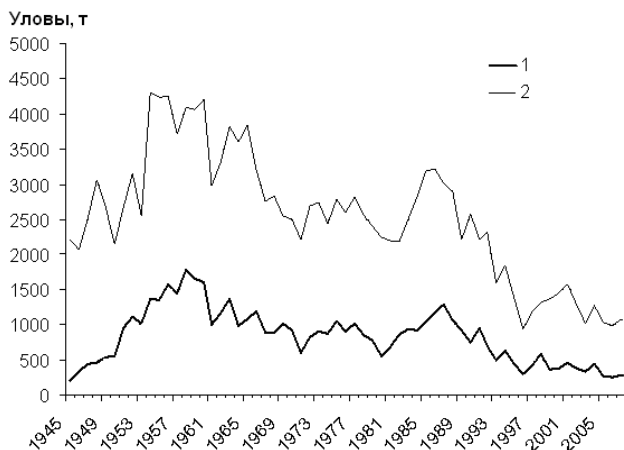


Рис. 5.5.1. Динамика промысловых уловов леща (1) и общих промысловых уловов (2) на Рыбинском водохранилище за период с 1945 по 2007 гг.

Не менее важной причиной сокращения запасов леща стало интенсивное воздействие промысла. Этому способствовала развитая промысловая база, которая сформировалась на водохранилище за период с 1950 по 1960 гг., когда промысловые запасы находились на максимальном за все время существования водоема уровне.

Снижение запасов леща на фоне практически неизменного количества промысловых сетей привело к перелову. За период с 1954 по 1979 гг. средние промысловые уловы достоверно снизились (коэффициент регрессии $b = -0.78$): с 1390 ± 175 т в 1954–1964 гг. до 890 ± 85 т в 1967–1979 гг. (однофакторный дисперсионный анализ, $F = 35$; $p < 0.001$). Снижение запасов и, соответственно, уловов рыбы привело к значительному сокращению промысловой базы, а значит, и промысловой нагрузки на популяцию леща. Вследствие этого в 1970-е гг. и промысловые уловы, и уловы исследовательским тралом стабилизировались, но на более низком уровне, чем в период с 1954 по 1960 гг.

Фаза постепенного повышения трофического уровня в результате антропогенного эвтрофирования началась с 1970-х гг. (Ривьер, Баканов, 1984). Увеличилась площадь наиболее продуктивных серых илов, на

которых биомасса кормовых организмов возросла в 5 раз по сравнению с начальным периодом существования водохранилища (Баканов, Митропольский, 1982), и все имеющиеся данные указывают на практически полное соответствие между пространственным распределением леща в рассматриваемый период и распространением этих илов (Экологические факторы ..., 1993). Кроме того, в конце 1970-х и начале 1980-х гг. зарегистрировано самое низкое за исследуемый период число рыбаков и используемых ими сетей. Сочетание этих факторов способствовало увеличению численности леща и последовавшему за этим повышению его промысловых уловов до 970 ± 129 т ($F = 44$; $p < 0.05$).

Однако в 1990-х гг., несмотря на благоприятные условия для нагула (повышение продуктивности водохранилища) и нереста (увеличение площадей нерестилищ) (Экологические проблемы ..., 2001), началось сокращение запасов леща. При этом промысловые уловы сократились до уровня 620 ± 155 т. Основной причиной этого стало возрастание в эти годы легальной и нелегальной промысловой нагрузки.

Начиная с 1990-х гг. число рыбаков постепенно вернулось к той же величине, которая наблюдалась в середине 1950-х гг. при максимальной численности популяции леща, а количество сетей превысило их число в те годы в 4 раза. Когда в 2003–2005 гг. из-за снижения уловов число рыбаков стало уменьшаться, количество сетей на одного рыбака возросло до уровня, не наблюдавшегося за все время существования Рыбинского водохранилища (до 100 сетей). В эти годы увеличение количества рыбаков и сетей происходило на фоне сокращения уловов леща — как промысловых ($b = -0.76$; $p < 0.05$), так и уловов за час траления исследовательским тралом ($b = -0.52$; $p < 0.05$). Все это привело к подрыву запасов леща, при этом его уловы начали резко снижаться и в 2000-е гг. упали до самого низкого уровня за все время существования водохранилища — 325 ± 56 т.

Если рассматривать динамику численности популяции леща Рыбинского водохранилища за весь исследуемый период с 1954 по 2010-е гг., то наблюдается устойчивая тенденция к ее уменьшению. На это указывает сокращение как промысловых уловов леща ($b = -0.39$; $p < 0.05$), так и его уловов за час траления исследовательским тралом ($b = -0.62$; $p < 0.05$). О том, что эти изменения обусловлены общими причинами, свидетельствует наличие достоверной связи между динамикой промысловых уловов леща с уловами за час траления исследовательским тралом ($r = 0.48$; $p < 0.05$), а также между общими промысловыми уловами и промысловыми уловами леща ($r = 0.87$; $p < 0.01$).

Кривые динамики показателей среднего возраста и средней длины леща Рыбинского водохранилища из уловов исследовательским тра-

лом, как и динамика промысловых уловов, включают два сходных последовательных периода — с 1954 по 1978 гг. и с 1979 по 2010-е гг. (табл. 5.5.1, рис. 5.5.2, 5.5.3). Каждый период, в свою очередь, складывается из трех этапов. Для I и IV этапов характерны большие уловы и высокие значения показателей среднего возраста и длины, для II и V — снижение уловов и низкие значения обоих показателей, для III и VI — низкие уловы и промежуточные значения показателей, а также значительные колебания исследуемых параметров, что отражается в расширении границ доверительного интервала (табл. 5.5.1, рис. 5.5.2, 5.5.3).

Возрастной состав леща в уловах на первом и втором этапах каждого периода достоверно различался (критерий Колмогорова–Смирнова; в первом периоде $K-S = 1.66$; $p < 0.01$; во втором периоде $K-S = 1.2$; $p < 0.05$) (табл. 5.5.1, рис. 5.5.3).

Таблица 5.5.1. Динамика показателей среднего возраста и размера леща из уловов исследовательским тралом за период с 1954 по 2007 гг.

Этапы	Возраст	Длина, мм	Характеристика показателей
Период с 1954 г до 1978 гг.:			
до 1957 гг.	8.0 ± 1.4	295 ± 26	высокие значения
1958–1966	6.6 ± 0.3	269 ± 10	низкие значения
1967–1978	7.2 ± 1.3	276 ± 31	промежуточные значения и существенная вариабельность
Период с 1979 по 2010 гг.:			
1979–1986	8.0 ± 0.5	281 ± 13	высокие значения
1987–1999	7.1 ± 0.3	256 ± 15	низкие значения
2000–2010	7.3 ± 1.7	271 ± 54	промежуточные значения и существенная вариабельность

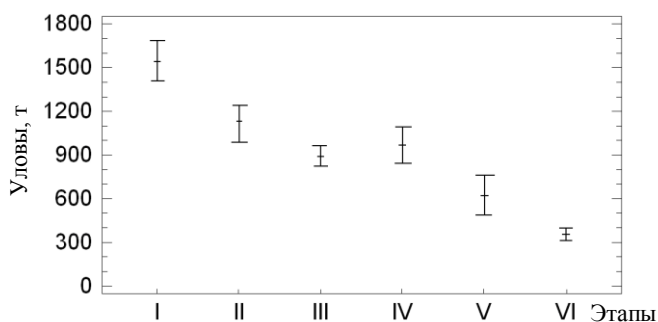


Рис. 5.5.2. Средние уловы леща на Рыбинском водохранилище в различные периоды с 1950-х по 2010-е гг.

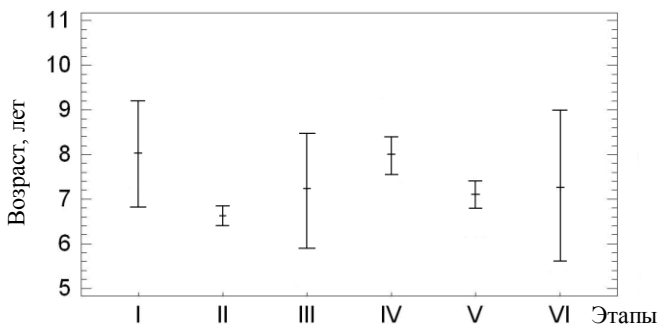


Рис. 5.5.3. Динамика показателей среднего возраста леща Рыбинского водохранилища в различные периоды с 1950-х по 2010-е гг.

Диапазон изменений показателя на третьем этапе каждого периода в значительной степени перекрывает разброс значений на предыдущих этапах, в связи с чем достоверных различий между средними не наблюдается. Аналогичная картина наблюдается и в случае показателя средней длины (табл. 5.5.1): на первом этапе каждого периода значения показателя выше, чем на втором (в первом периоде $K-S = 1.44$; $p < 0.05$; во втором периоде $K-S = 1.4$; $p < 0.05$). На третьем этапе прослеживаются существенные колебания показателя, а его средняя достоверно не отличается от значений на первых двух этапах.

Выделенные этапы каждого из периодов в динамике среднего возраста и размера леща совпадают по времени с этапами в динамике его промысловых уловов. Годы с высокими уловами характеризуются и высокими значениями среднего возраста и размера. При низких уловах средний возраст и размер леща достоверно ниже. Снижение среднего возраста и размера в период с 1954 по 1966 гг. так же достоверно (соответственно, $b = -0.53$ и $b = -0.54$), как и снижение уловов ($b = -0.71$). На третьем этапе (1967–1975 гг.), когда уловы были самыми низкими за период с 1954 г. по 1978 г. (рис. 5.5.2), доля особей средних возрастов и размеров, прежде составлявших основу уловов (рис. 5.5.4 а), в уловах исследовательским тралом уже не превышала 15% (рис. 5.5.4 б), что было обусловлено воздействием чрезмерной промысловой нагрузки.

В облавливаемых скоплениях доминировали рыбы младших возрастных групп, имеющие непромысловые размеры (рис. 5.5.4 б). В это время в уловах леща из исследовательского трала и наблюдались значительные колебания анализируемых показателей (рис. 5.5.2, 5.5.3).

С повышением численности леща и, соответственно, его уловов в 1976–1986 гг., показатели среднего возраста и размера увеличились. Однако в 1987–1999 гг. в результате постепенного расширения промыс-

ловой базы и сокращения численности леща вместе с уловами эти показатели снова упали (соответственно, для возраста $b = -0.76$; $p < 0.05$ и для размера $b = -0.68$; $p < 0.05$) (табл. 5.5.1).

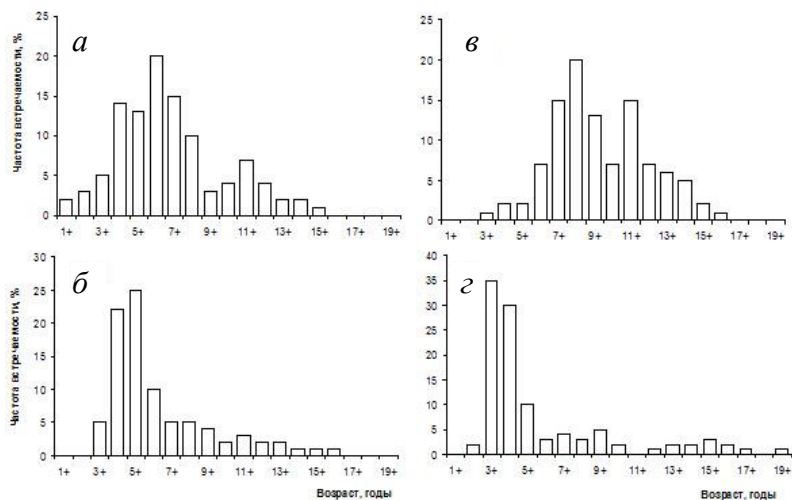


Рис. 5.5.4. Возрастной состав уловов леща: *а* — 1950-е гг.; *б* — конец 1960-х – начало 1970-х гг.; *в* — конец 1970-х – начало 1980-х гг.; *з* — 2000-е гг.

Дальнейшее увеличение промысловой нагрузки в 2000–2007 гг. привело к еще большему снижению численности леща и, как следствие, к падению уловов (рис. 5.5.3). В это время, так же как и в 1967–1975 гг., доля особей средних возрастов и размеров, составлявших основу уловов на первом и втором этапах (рис. 5.5.4 *в*), в уловах из исследовательского трала не превышала 10% (рис. 5.5.4 *з*). При этом показатели среднего возраста леща из исследовательских уловов характеризовались резкими колебаниями с высокой амплитудой (рис. 5.5.3), т.е. в период с 1979 по 2007 гг. повторилась та же ситуация, что и в 1954–1978 гг.

Появление в 2000-е гг. более крупных и старших по возрасту особей, чем в 1967–1975 гг. (рис. 5.5.4 *з*), очевидно, связано с отсутствием промысловых тралщиков, которые прежде облавливали скопления на русловых участках, где в основном и встречались крупные экземпляры. Преобладающий в настоящее время сетной лов главным образом приурочен к пойменным участкам. Русловые же участки облавливаются не столь интенсивно, что позволило части особей дожить до 20-летнего возраста.

Причиной резких колебаний показателей среднего возраста и размера в уловах исследовательским тралом в годы с низкой численностью леща, с одной стороны, может служить чередование урожайных и неурожайных поколений, поскольку значительное снижение численности особей среднего возраста делает возрастную структуру более зависимой от доминирования разновозрастных поколений молоди. С другой стороны, неравномерность пространственного распределения молоди и рыб старших возрастных групп, зависящая от ряда внешних факторов, может приводить к изменению соотношения возрастных и размерных групп леща на облавливаемых исследовательским тралом русловых местообитаниях (Герасимов, Поддубный, 1999), что подтверждается отмеченными на этом же этапе резкими колебаниями уловов исследовательским тралом.

Половая структура. Соотношение полов в популяциях рыб может служить одним из показателей неблагоприятного, прежде всего антропогенного, воздействия на популяцию (Bortone, Davis, 1994). Считается, что соотношение 1:1 для большинства видов является оптимальным в отношении обеспечения максимальных продукционных показателей (Аведиктова, 1972; Пономаренко 1984; Володин, Гречанов, 1985). Подобное или близкое соотношение полов у леща Рыбинского водохранилища наблюдалось с 1950-х гг., когда самцы составляли в среднем $45.8 \pm 1.8\%$ и по 1970-е гг., когда соотношение было практически равно 1:1 (самцов $49.9 \pm 1.7\%$). Начиная со второй половины 1980-х гг. доля самцов в уловах увеличилась до $64.7 \pm 2.7\%$. Возможной причиной могло стать изменение возрастной структуры под воздействием промысла. Основу уловов стали составлять особи младших возрастных групп (рис. 5.5.4 з), а среди них численно преобладают самцы.

Изменилась и возрастная динамика соотношения полов. Так, в 1979–1984 гг. преобладание самцов в возрасте 4–6 лет сменялось равновесным соотношением к 8–11 годам, а в старших возрастных группах уже доминировали самки (табл. 5.5.2), т.е. с возрастом наблюдалось постепенное снижение доли самцов ($b = -0.92$; $p < 0.05$).

Таблица 5.5.2. Изменение доли самцов (%) в зависимости от возраста у леща Рыбинского водохранилища

Периоды	Возраст									
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1979–1984	85	70	62	60	47	52	50	45	42	40
2001–2006	82	63	61	64	57	58	63	68	66	69

Подобная закономерность была отмечена и для других видов рыб (Денисов, 1970). По всей видимости, она является универсальной

по отношению к рыбам вследствие различной продолжительности жизни у самцов и у самок — преобладание самцов в младших возрастных группах из-за их большей естественной смертности постепенно сглаживается, и в дальнейшем наблюдается преобладание самок (Константинов, Невинский, 1969). Однако анализ уловов леща экспериментальным тралом на Рыбинском водохранилище в 2001–2007 гг. показал, что в условиях интенсивного промысла картина меняется — численное преобладание самцов, обычно наблюдаемое в младших возрастных группах, не только сохраняется для старших возрастов, но и растет по мере увеличения возраста (табл. 5.5.2), в результате зависимость становится параболической ($R^2 = 0.65$; $F = 6$; $p = 0.02$). Вероятнее всего, причина подобных изменений заключается в том, что самки обычно крупнее одновозрастных самцов и, следовательно, более уязвимы для промысла, а потому их численность в результате высокой промысловой смертности снижается быстрее.

Рост. Анализ размерно-весовых показателей леща Рыбинского водохранилища из уловов исследовательским тралом за период с 1950-х по 2010-е гг. показал, что в различные периоды формирования водохранилища они оставались сходными. Характер кривых линейного и весового роста леща за 6 десятилетий практически не изменился. Средние значения этих показателей за 1950-е и 2000-е гг., когда прямые и косвенные показатели численности леща имели наибольшую разницу, не показали достоверных различий (табл. 5.5.3).

Таблица 5.5.3. Показатели весового и линейного роста половозрелых особей леща на примере половозрелых особей в возрасте 8+ в 1950-е и 2000-е гг.

Показатели популяционного роста	Годы		Достоверность различий
	1950-е	2000-е	
Средняя длина (L), мм	297 ± 52	309 ± 54	$K-S = 0.56$; $p = 0.90$
Средняя масса, г	608 ± 267	598 ± 269	$K-S = 0.37$; $p = 0.99$
Абсолютные линейные приросты, мм	22.9 ± 7.2	21.8 ± 5.2	$K-S = 0.78$; $p = 0.56$
Абсолютные весовые приросты, г	112 ± 38	110 ± 27	$K-S = 0.78$; $p = 0.56$
Удельная скорость линейного роста	0.073 ± 0.04	0.073 ± 0.03	$K-S = 0.58$; $p = 0.87$
Удельная скорость весового роста	0.28 ± 0.14	0.25 ± 0.09	$K-S = 0.61$; $p = 0.84$

Примечание. $K-S$ — критерий Колмогорова–Смирнова, p — уровень значимости.

Неизменность размерно-весовых показателей леща проявлялась на фоне значительного увеличения кормовой базы леща. Например, в конце 1970-х – начале 1980-х гг. биомасса бентоса в целом по водохранилищу возросла почти в 6 раз по сравнению с началом 1960-х гг. (Баканов, Митропольский, 1982; Ривьер, Баканов, 1984). Тем не менее в этот период темп роста рыбинского леща оставался неизменным, т.е. довольно низким, и практически не менялся с начала 1950-х гг., несмотря на увеличение биомассы бентоса (Остроумов, 1955; Гончаров, 1981; Стрельников и др., 1984).

В первые 20 лет существования Рыбинского водохранилища на основной его площади (за исключением прибрежных участков с остатками затопленных лесов), занятой залитыми почвами, биомасса макрозообентоса не превышала 1–5 г/м². Как показали исследования Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1974) и других авторов, превращение Волги в водоем замедленного стока способствовало обогащению состава зоопланктона и повышению его количества, но привело к обеднению исходной фауны донных беспозвоночных (Митропольский, 1963, 1978; Баканов, Митропольский, 1982). К началу 1970-х гг. биомасса бентоса (без учета крупных моллюсков, в том числе дрейссены) в большинстве волжских водохранилищ оставалась довольно низкой. Бедность бентоса объяснялась недостаточным поступлением органического вещества. Одной из причин этого считалась низкая зарастаемость мелководий водохранилищ (Ляхов, 1974), особенно после разрушения затопленных прибрежных лесов.

Формирование основных биотопов завершилось к концу 1970-х гг. В этот период заметно выросла биомасса бентоса в глубоководной зоне водохранилища — до 6.9 г/м² (Щербина, 1996). Особенно интенсивный рост средневзвешенной биомассы бентоса наблюдался в 1990 г. — до 11.4 г/м² (Перова, Щербина, 1998).

В 1990 г., по сравнению с 1980 г., средняя биомасса макрозообентоса возросла на всех биотопах. Как в 1980-х гг., так и в 1990-х гг., самыми продуктивными биотопами были серые илы, где основу биомассы мягкого макрозообентоса составляли хирономиды и олигохеты (10–17 г/м²). Кроме того, в поселениях *Dreissena polymorpha*, которая в течение 1960-х гг. расселилась по всей акватории водохранилища, к концу 1980-х – началу 1990-х гг. сформировались высокопродуктивные биотопы заиленного ракушечника, где преобладали олигохеты и моллюски с биомассой до 21 г/м² (Перова, Щербина, 1998). Только на песках средняя биомасса бентоса не превышала 5 г/м² и за исследуемый период существенно не изменилась. Основная роль здесь принадлежала олигохетам и моллюскам, хирономиды почти не встречались.

В 2000-е гг. наиболее богатыми по таксономическому составу и количественному обилию макрозообентоса, как и прежде, остаются русловые и устьевые участки водохранилища, где накапливаются серые илы, отличающиеся от других типов грунта высоким содержанием органического вещества и бактерий. Средние за сезон показатели макробентоса на этих участках составили по численности и биомассе 3576 экз./м² и 21.45 г/м², максимальные — достигали соответственно 5860 экз./м² и 41.3 г/м². Основу высокой численности составляли олигохеты, а биомассы — личинки хирономид.

Имеющиеся данные указывают на практически полное соответствие между пространственным распределением леща в рассматриваемый период и распространением серых илов (Экологические факторы ..., 1993), на которых количественные показатели «мягкого» макробентоса в период с 1960-х по 2000-е гг. непрерывно увеличивались.

Отсутствия реакции ростовых показателей рыбинского леща на увеличение кормовой базы разные авторы объясняли различными причинами. В.М. Володин (1993) полагал, что причины этого, на первый взгляд, парадоксального явления кроются в селективном отборе промыслом быстрорастущих особей, а также в постоянно усиливающейся антропогенной нагрузке на водоем.

Однако А.И. Баканов с соавт. (1987), проанализировав средний рост леща в водохранилищах, расположенных на разной широте, выяснили, что линейный рост рыбинского леща типичен для водохранилищ данной зоны.

То, что популяция леща определенным образом реагирует на улучшение условий нагула, доказывают данные по накоплению полостного жира. Этот показатель имеет обратную зависимость от величины промысловых уловов, которая, в свою очередь, зависит от численности (величины запаса) популяции леща Рыбинского водохранилища ($r = -0.98$; $p < 0.01$). Наиболее высокого значения данный показатель достиг в 2000-х гг. (рис. 5.5.5), когда численность популяции снизилась до минимума, что, очевидно, привело к уменьшению внутривидовой пищевой конкуренции.

Об этом же свидетельствуют результаты анализа ростовых показателей разных возрастных групп в популяции леща Рыбинского водохранилища. В динамике линейных и весовых показателей разновозрастных групп леща за тот же период отмечается четкая тенденция к снижению средних размеров младшевозрастных особей (в возрасте от 3+ до 7+ коэффициенты регрессии для разных возрастных классов варьировали от -0.52 до -0.64 при $p < 0.01$). У особей в возрасте от 8+ до 12+ достоверных изменений не отмечено. В то же время в старших

возрастных классах (старше 12+) наблюдалась относительно слабая, но достоверная тенденция к увеличению линейных ($b = 4.2$; $r = 0.33$, $p < 0.05$) и весовых ($b = 8$; $r = 0.33$, $p < 0.05$) показателей роста.

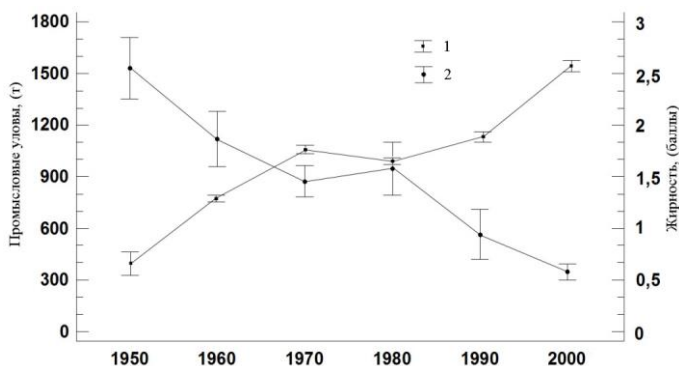


Рис. 5.5.5. Динамика содержания полости жира (1) и промысловых уловов (2) леща Рыбинского водохранилища в период с 1950-х по 2000-е гг.

Причина разнонаправленных трендов указанных показателей одновозрастных групп леща, скорее всего, заключается в различных для них кормовых условиях. При относительно стабильных и благоприятных условиях воспроизводства и слабом использовании промыслом младшевозрастные особи достигают в водохранилище высокой численности, что обуславливает напряженность внутривидовых трофических отношений. Кроме того, они вступают в конкурентные пищевые отношения с такими многочисленными видами, как плотва и густера. В то же время малочисленные старшевозрастные особи в настоящее время не имеют напряженных внутривидовых и межвидовых трофических отношений.

Возможной причиной отсутствия выраженной зависимости ротовых показателей рыбинского леща от состояния кормовой базы являются изменения структуры донного субстрата, заключающиеся в увеличении степени его минерализации.

Эксперименты С.В. Суетова (1939) показали, что способность рыб-бентофагов к проникновению в субстрат снижается с повышением его плотности и минерализации. В подтверждение этого нами было показано (Малинин и др., 1983), что лещ оз. Плещеево избегает питаться на песке, несмотря на то, что качественные и количественные характеристики кормового бентоса в иле и песке были сходными. Кроме того, было установлено, что важным лимитирующим фактором, ограничивающим район нагула крупного леща в Рыбинском водохра-

нилище, является повышенная степень минерализации донного субстрата, обусловленная значительной примесью в иле остатков раковин дрейссены (Герасимов, Поддубный, 1999).

На Рыбинском водохранилище самые высокие значения численности и биомассы дрейссенид наблюдались на прирусловых участках — там же, где отмечалось наибольшее обилие и разнообразие «мягкого бентоса». Присутствие здесь большого количества моллюсков приводит к значительной минерализации субстрата, что может вызвать значительное снижение пищевой активности леща на этих биотопах.

Сходная ситуация наблюдалась в Кубенском озере после вселения в него дрейссены. В питании леща, доминирующего в рыбном населении этого озера, увеличилась доля зоопланктона, при этом снизился темп роста и показатели обмена (Болотова, 2003).

Сроки созревания. По данным Л.К. Захаровой (1955), в начале 1950-х гг. первые половозрелые особи у леща Рыбинского водохранилища появлялись в возрасте 7 лет, составляя не более 3% общего количества 7-летних особей в уловах. В неводных уловах на нерестилищах до 80% приходилось на долю производителей в возрасте от 9 до 13 лет (Володин, 1982), доминировали особи в возрасте 11–13 лет. Средний возраст производителей в 1950-е гг. составлял 11.3 года, а неполовозрелые особи встречались до 14 лет.

В 1970-е гг. появление первых половозрелых особей также отмечалось в возрасте 7 лет, однако их доля увеличилась в 6 раз, а доля восьмилетних производителей — в 4 раза (Володин, 1982). При этом средний возраст производителей снизился до 10.2 лет, а неполовозрелые особи встречались до 13 лет.

В конце 1980-х и в 1990-е гг. половозрелые особи встречались уже в 4-летнем возрасте, а максимальный возраст неполовозрелых особей сократился до 10+. Средний возраст производителей составлял 8 лет.

В 2000-е гг. отдельные самцы становились половозрелыми уже в 3-летнем возрасте, а в 8-летнем возрасте все особи в уловах были половозрелыми. В неводных уловах на нерестилищах доминируют производители в возрасте от 5 до 8 лет. Особи среднего возраста (10–13 лет), преобладавшие в 1970–1980-е гг., в настоящее время составляют не более 10%. Средний возраст производителей упал до минимальных значений за весь период наблюдений — 6.9 лет (рис. 5.5.6).

Снижение показателей средней длины, массы и возраста леща, а также сдвиг сроков наступления половой зрелости в сторону младших возрастных групп в данном случае, вероятно, является следствием высокой промысловой смертности наиболее ценных в коммерческом отношении средне- и старшевозрастных особей при их интенсивном се-

лективном вылове. Это было показано Г.В. Никольским (1961) на примере Аральского леща, интенсивный вылов которого привел к значительному омоложению популяции.

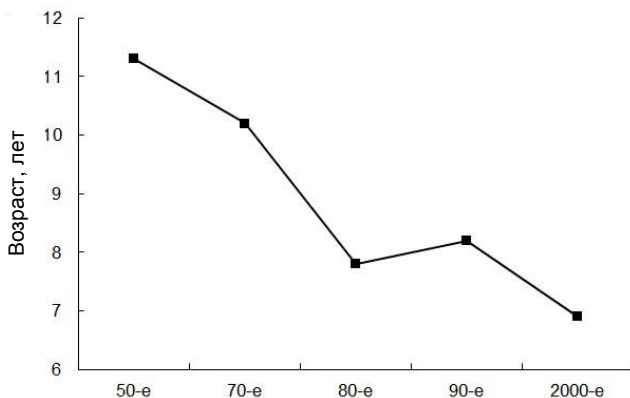


Рис. 5.5.6. Средний возраст производителей леща Рыбинского водохранилища в разные годы.

Возможно, что снижение возраста производителей послужило причиной изменений и в соотношении полов. Так, по данным Б.И. Гомельского и А.Н. Фетисова (1977), группы особей, различающиеся темпом полового созревания, различаются и по соотношению полов в потомстве — в группах рано созревающих особей доля самцов выше.

Плодовитость. По данным В.М. Володина (1982), плодовитость самок леща Рыбинского водохранилища в разные годы сильно колеблется, средняя многолетняя плодовитость составляет от 91.3 тыс. икринок у рыб с длиной тела 340–350 мм до 131.9 у рыб длиной 401–410 мм. Сравнение данных 2011 и 2012 гг. (Герман, 2013) с более ранними данными (Нгуен Вьет, 1975; Володин, 1982) показывает, что у леща Рыбинского водохранилища показатели плодовитости превысили среднемноголетние (рис. 5.5.7). При этом у 10% рыб плодовитость была выше максимальных значений, определенных В.М. Володиным (1982).

По мнению А.В. Германа (2013), этому могло способствовать увеличение летних температур в водохранилище, обусловленное потеплением климата и улучшение условий питания. Выше было показано, что кормовые условия для половозрелых особей улучшились в связи с сокращением их общей численности под действием промысла. Взаимосвязь между увеличением плодовитости, с одной стороны, и суммой тепла и величиной кормовой базы в сезон, предшествующий нересту, с другой — была показана на примере разновозрастных про-

изводителей леща Кременчугского водохранилища (Танасийчук, Танасийчук, 1979).

Внутрипопуляционная структура. Подробные исследования внутрипопуляционной изменчивости леща и его фенотипического разнообразия (Изюмов, 1984, 1998; Изюмов, Кожара, 1990) показали, что Главный плес водохранилища населяют локальные стада с единым гибридным генофондом, отличным от генофондов источников. В верхних участках Волжского, Моложского и Шекснинского плесов обитают особи, генофонд которых соответствует источникам генов (волжских, моложских и шекснинских генных потоков). Наименее сходными с остальными оказались выборки из Шекснинского плеса (что Ю.Г. Изюмов связывает со специфической экологической обстановкой этого района, обусловленной высокой степенью загрязнения, источником которого является Череповецкий промузел), а также из Волжского плеса (который находится под влиянием потока генов с Верхней Волги).

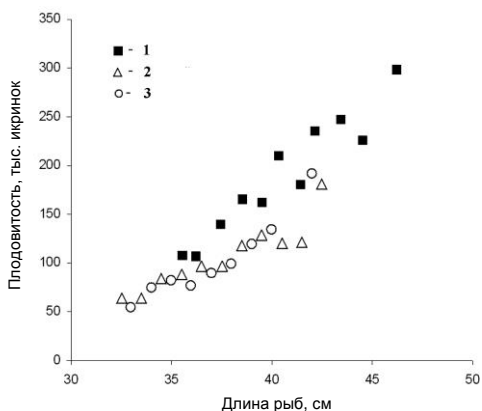


Рис. 5.5.7. Плодовитость леща Рыбинского водохранилища по данным разных авторов. 1 — Герман (2013); 2 — Володин (1982); 3 — Нгуен Вьет (1975).

Многолетние исследования миграционного поведения леща (Поддубный, 1960, 1971; Поддубный и др., 1968; Рыбинское водохранилище ..., 1972; Поддубный, Малинин, 1988) показали, что лещ в водохранилище представляет собой единую популяцию, состоящую из локальных стад (по терминологии А.Г. Поддубного). По результатам массового мечения (Поддубный, 1971; Рыбинское водохранилище, 1972; Поддубный, Малинин, 1988), все производители леща возвращались для нереста в те реки и участки побережья, где были помечены весной предыдущего года. Авторы считают, что это предопределяет дифференциацию популяции на ряд территориальных группировок,

обособленных в период нереста и состоящих из оседлых рыб, а также уходящих далеко от нерестилищ мигрантов. По мнению авторов, каждое локальное стадо сохраняет свой «репродуктивный биотоп» на протяжении жизни многих поколений, хотя во время нагула и зимовки особи из разных группировок смешиваются.

Более подробные комплексные исследования популяции леща (Малинин и др., 1990), позволили сделать заключение о том, что существуют две трофические группировки леща, различающиеся по ширине спектра питания, и две этологические группировки, различающиеся масштабом перемещений в нагульный период: оседлые и мобильные (номадные). При этом авторы предположили, что оседлые особи идентичны особям с узким спектром питания, так как осваивают небольшие нагульные акватории в пределах одного руслового биотопа, а номадные особи, перемещающиеся в поисках пищи на большей площади, включающей несколько биотопов (русловой, пойменный и т.д.), тождественны особям с широким спектром питания.

Исследования популяции леща Рыбинского водохранилища (Слынько, 1992) показали наличие полиморфизма по локусу пероксидазы, представленному аллелями По79 и По100. Экспериментальное тестирование лещей этих генотипических групп показало наличие достоверных различий в их поведенческих реакциях. В частности, были отмечены различия в пищевом, исследовательском и оборонительном поведении (Герасимов, 2007; Gerasimov, 2006)

Была высказана гипотеза, что различия в особенностях питания и поведения указанных групп леща, отмеченные Л.К. Малининым с соавторами (1990), могут иметь достаточно значимую долю наследственной обусловленности и маркироваться генотипами локуса пероксидазы. Для проверки данной гипотезы мы провели анализ сопряженности аллелей и генотипов локуса пероксидазы с указанными выше трофо-этологическими показателями (Герасимов, 2012). Материал собирали посредством тралений на двух стандартных станциях в Главном плесе Рыбинского водохранилища на участке затопленного русла р. Молога у п. Брейтово (район проведения работ Л.К. Малинина с соавт. (1990)) и в Шекснинском плесе на участке затопленного русла р. Шексна у п. Мякса.

Из траловых уловов было выбрано 260 лещей сходного размера (со средними значениями длины и массы соответственно 37.5 ± 3 см и 795 ± 37 г). Среди них, по результатам электрофоретического анализа, было выявлено 68 гомозиготных особей: 33 с аллелем По79 (лещ группы А) (в том числе 14 особей из района п. Брейтово и 18 из района п. Мякса) и 35 с аллелем По100 (лещ группы В) (19 и 17 особей соот-

ветственно), у которых и было исследовано содержимое кишечника. Размеры тела и индексы наполнения у лещей этих групп достоверно не различались (табл. 5.5.4) и соответствовали значениям, приведенным Л.К. Малининым с соавторами (1990).

Таблица 5.5.4. Средние размеры, масса тела и наполнение кишечника у выловленных в естественных условиях двух аллельных групп леща (А и В) (собственные данные) и у лещей с «узким» и «широким» спектром питания (по данным Л.К. Малинина с соавторами (1990))

Выделенные группы леща	<i>n</i>	Индекс наполнения кишечника, ‰	Длина тела, мм	Масса тела, г
Собственные данные				
А	33	70.3 ± 11.2	370 ± 8	770 ± 48
В	35	72.4 ± 15.6	379 ± 12	822 ± 71
Данные Л.К. Малинина с соавторами (1990)				
Оседлые	44	106.8 ± 9.0	341 ± 5	767 ± 30
Номадные	13	182.5 ± 19.0	341 ± 14	760 ± 69

При исследовании у каждой особи просматривали все содержимое пищеварительного тракта. Основное внимание уделяли определению систематической принадлежности организмов, содержащихся в пищевых комках, подсчету их количества в пищеварительном тракте каждой рыбы. Особое внимание обращали на второстепенные и редко встречающиеся организмы, так как именно они играли ключевую роль в определении места питания изучаемых рыб. Анализ содержимого кишечника показал, что все лещи группы А имели более узкий спектр питания, чем рыбы группы В. Это было отмечено для выборок леща как из Моложского, так и из Шекснинского плесов. Основу питания леща обеих групп составляли личинки хирономид и олигохеты. По массе они составляли до 99% у лещей группы А и до 90% у В. При этом у лещей группы А всегда доминировали олигохеты, а у лещей группы В — личинки хирономид (табл. 5.5.5).

Наибольшие различия наблюдались в содержании моллюсков, в первую очередь брюхоногих: у лещей группы А они составляли около 1%, а в группе В — 7–11%. Прочие организмы бентоса (личинки насекомых, высшие ракообразные и т.д.) у лещей группы А практически отсутствовали, а в группе В составляли от 2 до 2.8% от веса содержимого кишечника. Содержание низших ракообразных в кишечниках лещей группы А почти в 4 раза меньше, чем у особой группы В. В первую очередь это касалось планктонных ракообразных *Cyclops* sp., *Bosmina* sp., *Leptodora kindtii* (разница в 6–10 раз) и, в гораздо меньшей степени, бентосных ракообразных Harpacticoida и Ostracoda (разница до в 2 раз) (табл. 5.5.6).

Таблица 5.5.5. Число компонентов в питании лещей двух гомозиготных групп в разных районах Рыбинского водохранилища

Организмы	Группы леща			
	р. Молога		р. Шексна	
	А	В	А	В
<i>Oligochaeta</i>	+	+	+	+
Mollusca				
<i>Viviparus</i> sp.	-	+	+	+
<i>Valvata</i> sp.	-	-	+	+
<i>Bithynia</i> sp.	-	-	-	+
<i>Sphaerium</i> sp.	-	+	-	-
<i>Musculium</i> sp.	-	+	-	-
<i>Pisidium</i> sp.	-	+	-	+
<i>Euglesa</i> sp.	-	-	-	+
<i>Dreissena polymorpha</i>	-	+	-	+
Chironomidae				
<i>Procladius</i> sp.	+	+	+	+
<i>Chironomus</i> sp.	+	+	+	+
<i>Cryptochironomus</i> sp.	+	+	+	+
<i>Tanytarsus</i> sp.	+	+	+	+
Crustacea				
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	-	-	-	+
<i>Asellus aquaticus</i>	-	+	-	-
Trichoptera				
<i>Athripsodes cinereus</i>	-	+	-	+
Число компонентов	5	12	7	13

Таблица 5.5.6. Соотношение пищевых компонентов в питании леща (% от массы содержимого кишечника)

Организмы	Группы леща					
	р. Молога		р. Шексна		Средние	
	А	В	А	В	А	В
Олигохеты	51	39	57	42	56	41
Личинки хирономид	49	51	42	46	44	48
Моллюски	-	7	1	11	1	9
Прочие	-	3	-	2	-	2
Число рыб	14	19	18	17	32	36

Сходные различия отмечены и по показателям встречаемости указанных групп организмов в пищеварительных трактах исследованных рыб. Моллюски встречались у 60% особей лещей группы В и только у 22% лещей группы А. Высшие ракообразные и личинки ручейников отмечены только у лещей группы В.

При сравнении полученных результатов с данными Л.К. Малинина с соавторами (1990) наблюдается значительное сходство по ряду пунктов: 1. Выделенные гомозиготные группы леща различаются, как и выделенные указанными авторами трофические группировки, по ширине спектра питания (7 компонентов у леща группы А и 16 у леща группы В; соответственно 10 у «оседлых» и 17 у «мобильных»). 2. В обоих случаях лещи с узким спектром питания потребляли больше олигохет и меньше хирономид, чем особи с широким спектром. 3. Сходные количественные различия наблюдались в интенсивности потребления планктонных ракообразных.

Ширина спектра питания и качественный состав пищи у сравниваемых групп леща указывают на использование ими различных нагульных местообитаний, что хорошо согласуется с данными биотелеметрических наблюдений, проведенных Л.К. Малининым с соавт. (1990). Использование ультразвуковых меток показало различие в мобильности выделенных ими групп леща. Так, оседлые особи в течение всего периода наблюдений держались на расстоянии 0,5–1 км от места выпуска на русловом участке с глубиной 13–17 м. В ряде случаев они выходили на глубины 8–10 м, но не удалялись от русла более чем на 0,2–0,5 км и проводили на пойменных участках всего лишь 10–15% времени. Мобильные особи за это время удалились от места выпуска на расстояние до 10 км, при этом часть из них постоянно держалась на пойме на расстоянии до 4 км от русла. Именно на пойменных местообитаниях они потребляли наряду с инфауной и организмы эпибентоса: брюхоногих моллюсков, личинок ручейников и высших ракообразных. Соотношение этих организмов в пищеварительных трактах лещей группы В совпадает с соотношением их биомасс на затопленной пойме Рыбинского водохранилища. Моллюски составляют 15–20% общей биомассы, личинки насекомых (кроме личинок хирономид) и высшие ракообразные — от 1 до 5%, т.е. в сумме не более 1/4 общей биомассы (Щербина, 1993).

Такое совпадение результатов независимых исследований позволяет считать, что трофо-этологические группы, описанные Л.К. Малининым с соавторами, тождественны гомозиготным по локусу пероксидазы группам леща. Широкий спектр питания и более обширные нагульные площади свойственны лещам с генотипом По100/100 (группа В) или «мобильным» лещам по Л.К. Малинину с соавторами, а узкий спектр и нагул только в пределах русловых местообитаний — лещам с генотипом По79/79 (группа А) или «оседлым» по Л.К. Малинину с соавторами.

Помимо наличия альтернативных ресурсов, одним из условий возникновения трофического полиморфизма является наличие морфофункциональных адаптаций, повышающих эффективность эксплуатации того или иного типа ресурса, в том числе адаптаций, определяющих плавательные способности рыб.

Для проверки гипотезы о внутривидовых различиях в плавательной способности леща были проведены лабораторные эксперименты с использованием гомозиготных групп лещей (100% По79/79 — группа А и 100% По100/100 — группа В). Исследования в замкнутом гидродинамическом лотке, показали следующее.

1. Лещи группы В с первых минут эксперимента объединились в плотную стаю и не сносились потоком в течение часа (по истечении часа тестирование прекратили). Максимальная скорость потока, развиваемая в установке (50 см/с), не была для них критической. В течение всего времени они держались компактной стаей со средним расстоянием между особями 27 мм (0.4 длины тела).

2. Лещи группы А на потоке образовывали более разреженную стаю, чем лещи группы В. Среднее расстояние между особями составляло 68 мм (0.9 длины тела). При достижении скорости течения 16 см/с стая распалась на отдельные группы особей, которые по мере нарастания скорости потока поочередно скатывались и прижимались течением к ограничительной решетке. При скорости 16 см/с скатилось около 10% особей, а потоку со скоростью 50 см/с смогли противостоять только 15% особей, которые на 35-й минуте эксперимента также скатились и были прижаты к ограничительной решетке.

Следовательно, наблюдаемые различия в распределении и протяженности перемещений рыб в водоеме соответствуют результатам лабораторных экспериментов, в которых плавательная способность у лещей с аллелем По100 оказалась достоверно выше, чем у лещей с аллелем По79, что установлено как для сеголеток (Герасимов, Поддубный, 1999), так и для особей в возрасте 5+ (Герасимов, Лапшин, 2005) (табл. 5.5.7).

Таблица 5.5.7. Плавательная способность лещей групп А и В

Аллели	<i>n</i>	Критическая скорость течения, см/сек	Время ската 100% особей, мин	Средняя длина тела, мм
А	120	16*–50**	35	74 ± 19
В	120	>50	>60	63 ± 9

* — скорость, при которой скатилась первая особь; ** — скорость, при которой скатились все оставшиеся особи.

Помимо разницы в плавательной способности у лещей этих групп были обнаружены некоторые различия в уровне функционального развития сенсорных систем. По нашей просьбе, П.А. Гдовский и Н.Н. Ружинская протестировали лещей группы А и В по предложенной ими методике (Гдовский, Ружинская, 1990), основанной на определении удельной активности ацетилхолинэстеразы в периферических и центральных отделах обонятельной и зрительной систем. Было обнаружено (Gerasimov, 2006), что лещи с аллелем По100 отличаются более высокой степенью функционального развития зрения по сравнению с носителями аллеля По79 (при сходном уровне развития обоняния) (табл. 5.5.8).

Таблица 5.5.8. Уровни функционального развития сенсорных систем лещей с генотипами По79/79 и По100/100 — оценка по методу П.А. Гдовского и Н.Н. Ружинской (1990).

Аллели	Зрительный коэффициент	Обонятельный коэффициент	Экологический коэффициент
По79	0.189 ± 0.03	1.103 ± 0.17	5.84 ± 0.18
По100	0.235 ± 0.05	1.095 ± 0.10	4.66 ± 0.37

Считается, что ограничения, накладываемые наследуемыми признаками, позволяют виду существовать только в определенном диапазоне изменчивости внешних условий, т.е. рыбы разных видов избирают различные условия среды обитания в соответствии с их врожденными особенностями, что и является основой трофической дифференциации рыб. Необходима некая движущая сила, которая способствует преодолению межвидовых барьеров (различий в приспособленности) и выходу особей, обладающих функциональными внутривидовыми различиями, за пределы видовых местообитаний, увеличивая вероятность более широкого расселения вида.

Известно, что некоторым генотипам грызунов свойственна тенденция к расселению (Lidicker, 1962). Существует модель популяционного регулирования (Chitti, 1967, цит. по: Эрман, Парсонс, 1984), основанная на «полиморфизме поведения», при котором имеются животные, толерантные и нетолерантные к перенаселению, причем изменяющаяся плотность популяции действует на эти типы поведения как фактор отбора. Согласно этой гипотезе, по мере роста популяции усиливается взаимодействие особей, а вместе с тем и отбор на агрессивное поведение.

Вейл с соавторами (Vale et al., 1971) исследовали самцов пяти инбредных линий домово́й мыши. По пяти показателям поведения и по трем весовым показателям были обнаружены межлинейные различия.

С численностью популяции были достоверно связаны два поведенческих показателя — число преследований и число атак, а также вес надпочечников. Отмечалась положительная корреляция между агонистическим поведением и весом надпочечников (Vale et al., 1971). Для двух переменных — числа атак и веса надпочечников — было показано взаимодействие между генотипом и численностью популяции; это означает, что при росте популяции изменения агрессивности не у всех линий одинаковы.

Лещи не являются стайными рыбами. Скопления леща, образующиеся в водоемах, обусловлены привлекающим действием местообитаний с наиболее благоприятными условиями нагула (Герасимов, Линник, 1993). Конкретно для леща установлено, что в условиях высокой плотности в структуре скопления леща четко выделяется ядро наибольшей плотности, состоящее из рыб с большей длиной, лучшей упитанностью и темпом роста, которое постоянно располагается на одном, относительно небольшом участке. Такой участок отличается от других более благоприятными кормовыми и комфортно-оборонительными условиями среды (Пьянов, 1992). Остальные особи, составляющие скопление, располагаются вокруг ядра в таком порядке, что плотность их распределения, а также длина тела и, вероятно, другие биологические показатели убывают по мере удаления от центра. Предполагается, что причиной подобной структуры скопления леща является иерархический тип взаимоотношения особей в условиях разнокачественности микробиотопов. При этом одни особи занимают наиболее благоприятное место на территории, занимаемой скоплением, вытесняя других на периферию (Пьянов, 1992).

По аналогии с грызунами, толерантными к перенаселению являются лещи группы А. При усилении взаимодействия особей у них резко возрастает время, затрачиваемое на агрессивное поведение (рис. 5.5.8), увеличивается число преследований и атак. Кроме того, лещи группы А, более устойчивы к стрессорным факторам (недостаток корма, агрессия и т.д.) и проявляют сравнительно низкий уровень мобильности.

Справедливость проведения подобных аналогий подтверждается работой В.В. Пономаренко с соавторами (1975), которые на основании анализа большого экспериментального материала, полученного при исследовании особенностей обучения, врожденных поведенческих и нейрофизиологических признаков у разных по филогенетическому уровню животных (плодовых мух, медоносных пчел, осетровых рыб и кур), в связи с наследственной обусловленностью уровня функциональной активности нервной системы пришли к предположению о существовании ряда гомологичных, т.е. общих для разных животных,

генов, обуславливающих энзимо-химию нервной деятельности, и предположили существование общих механизмов, лежащих в основе регуляции уровня функциональной активности нервной системы.

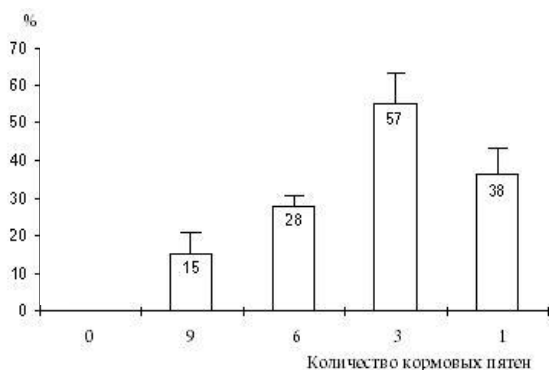


Рис. 5.5.8. Время (в процентах от длительности эксперимента), затрачиваемое лещом с аллелем По79 на агрессивное поведение при различном уровне агрессивности корма.

Обладая более высоким уровнем реактивности, лещи группы В интенсивнее реагируют на возрастание плотности скоплений, приводящее к увеличению частоты контактов между особями, особенно если часть из этих особей (лещи группы А) обладает выраженной агрессивностью и активно вытесняет других с наиболее предпочитаемых участков местообитаний. В данной ситуации лещи группы В могут покидать местообитания с повышенной плотностью особей и, реализуя свое преимущество в уровне мобильности, совершают значительные кормовые миграции из затопленного русла на местообитания затопленной поймы.

Следовательно, менее толерантные к перенаселению особи покидают видоспецифические местообитания и перемещаются на новые участки, где имеются условия для образования устойчивых скоплений, в первую очередь альтернативные кормовые ресурсы.

Более высокая степень функционального развития зрения у лещей с аллелем По100, очевидно, способствует более эффективному поиску ими беспозвоночных эпибентоса в условиях высокой освещенности мелководных местообитаний, которые лещ активно осваивал на первых этапах формирования Рыбинского водохранилища. В то время обширные мелководные участки были заняты затопленным лесом, под защитой которого образовались местообитания, не подверженные негативному воздействию волн (Гордеев, 1971). На них, а затем и рус-

ловых участках водохранилища, наблюдались значительные нагульные скопления леща (Ключарева, 1960).

Однако к началу 1970-х гг. под воздействием волнения и льда эти местообитания разрушились, а вместе с ними исчезли и устойчивые нагульные скопления рыб на мелководных участках. Тем не менее внутривидовая трофическая дифференциация леща сохранилась, но его кормовые миграции на мелководья стали периодическими (Малинин и др., 1990; Линник, Герасимов, 1993 *а, б*; Герасимов, Поддубный, 1999), зависящими от гидродинамической активности. При усилении ветрового воздействия лещи покидают мелководные пойменные местообитания и уходят на русловые участки с глубинами более 10 м, а в периоды длительного ветрового затишья нагуливаются на затопленной пойме, на глубине 2–6 м. Сравнение содержимого кишечника у лещей этих групп показало, что их спектры питания различаются только в штилевую погоду (рис. 5.5.9). После длительных штормов кишечника содержат преимущественно те формы беспозвоночных, которые характерны для русловых участков.

Следовательно, наличие у леща генетического полиморфизма по локусу пероксидазы и связанных с ним различий особей в толерантности к повышенной плотности скоплений привело к формированию фенотипов, один из которых более склонен к кормовым миграциям и питанию на мелководных биотопах. На начальных этапах существования водохранилища формированию этого фенотипа способствовало наличие прибрежных местообитаний, образованных под защитой затопленного леса. Относительная кратковременность существования этих биотопов не привела к развитию специфических морфологических признаков кормодобывающего аппарата.

В настоящее время пространственная дифференциация указанных групп леща обусловлена действием механизма популяционного регулирования, но при этом имеет периодический характер, поскольку доступность альтернативного биотопа определяется гидродинамической активностью на мелководьях.

Отсутствие специфических морфологических приспособлений кормодобывающего аппарата позволяет лещу переключаться с питания инфауной на эпибентос (и обратно) без снижения эффективности кормодобывания. Благодаря этому популяция леща эффективно осваивает кормовой ресурс с непостоянной доступностью — макробентос литорали и сублиторали.

Заключение. За весь исследуемый многолетний период запас леща в Рыбинском водохранилище изменялся в широких пределах в зависимости от стадии формирования экосистемы водохранилища.

Соответственно, изменялась и величина промысловой нагрузки. Однако начиная с 1990-х гг. промысловая нагрузка стала расти непропорционально существующим запасам, что к началу 2000-х гг. привело к их подрыву и резкому снижению уловов. Усугубила ситуацию большая доля неучтенного вылова в промысле, затрудняющая оценку состояния популяции и возможность регулирования промысловой нагрузки.

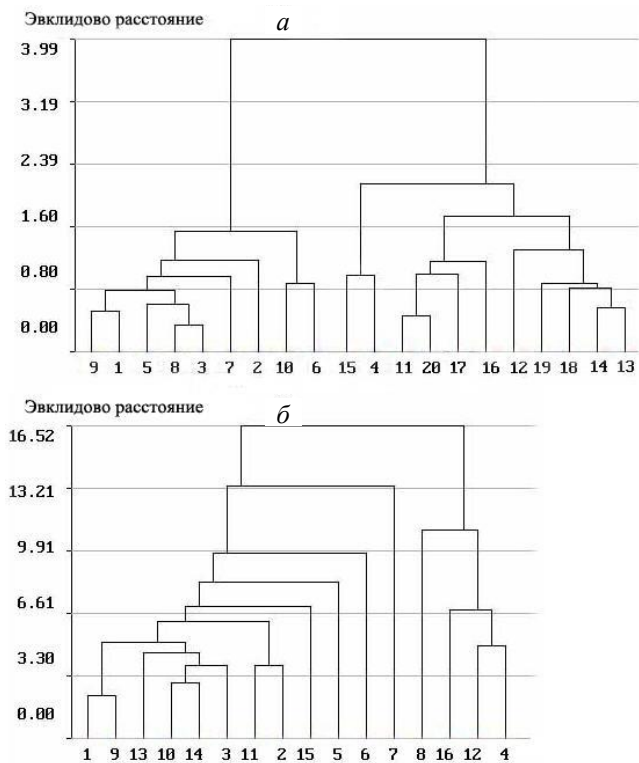


Рис. 5.5.9. Дендрограммы различия (сходства) спектров питания лещей с аллелями По100 и По79 при штилевой погоде (*а*) и после шторма (*б*). С 1 по 10 (*а*) и с 1 по 8 (*б*) — лещи с аллелем По100, с 11 по 20 (*а*) и с 9 по 16 (*б*) — лещи с аллелем По79.

Высокий уровень промысловой нагрузки, помимо подрыва запасов, привел и к существенным изменениям всех структурных показателей популяции леща. Заметно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Возрастные груп-

пы старше 7–10 лет, составлявшие в прежние годы существенную часть уловов, сейчас представлены крайне незначительным количеством особей, а основу популяции леща в настоящее время составляют особи младших возрастов. Средний возраст производителей на нерестилищах снизился с 11.3 до 6.9 лет. Наблюдавшееся ранее соотношение полов, близкое к нормальному (1:1), изменилось в сторону существенного преобладания самцов.

Считается, что особи средних и старших возрастных групп характеризуются более высокой индивидуальной плодовитостью и обладают половыми продуктами наиболее высокого качества, обеспечивающими большее генетическое разнообразие и повышенную выживаемость молоди.

Отсутствие или значительное снижение в популяции количества особей старших возрастов, особенно в сочетании с существенным уменьшением доли самок, ставит под угрозу сохранение устойчивости популяции и ее воспроизводственного потенциала.

Все перечисленные негативные изменения популяционных показателей леща в 1990-е и 2000-е гг. вызваны в основном влиянием антропогенных факторов, и в первую очередь воздействием высокой промысловой нагрузки, характеризующейся отсутствием реального регулирования и большой долей неучтенного вылова.

5.6. СИНЕЦ

Синец *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758) — массовый пелагический вид, широко распространенный на акватории Рыбинского водохранилища, ведет стайный образ жизни. Наряду с лещом и плотвой он является одним из самых массовых видов рыб Рыбинского водохранилища и имеет большое промысловое значение (Герасимов и др., 2013).

Динамика численности и уловов. До образования водохранилища этот вид постоянно встречался в уловах, но был немногочисленным (Кулемин, 1944). Промысловой численности синец в Рыбинском водохранилище достиг на 8–9-м году существования водоема. Уловы его начали резко возрастать с середины 1950-х гг. (промысловые — $b = 10.1$; $r = 0.65$; $p < 0.01$; уловы учетным тралом — $b = 8.1$; $r = 0.67$; $p < 0.01$) (рис. 5.6.1 *a, б*). В 1960-е гг. синец полностью освоил водохранилище, его численность резко увеличилась и он стал наиболее часто встречаемой в пелагиали рыбой (Поддубный, 1971). Максимальные промысловые уловы синца были отмечены в 1970-е и 1980-е гг. (соответственно 458 ± 53 т и 506 ± 127 т). Сходным образом нарастали и уловы учетным тралом, которые стабилизировались начиная с 1960-х гг. (рис. 5.6.1, 5.6.2). Со снижением промысловой нагрузки в 1990–2000-е гг. снова наблюдается тенденция к их увеличению.

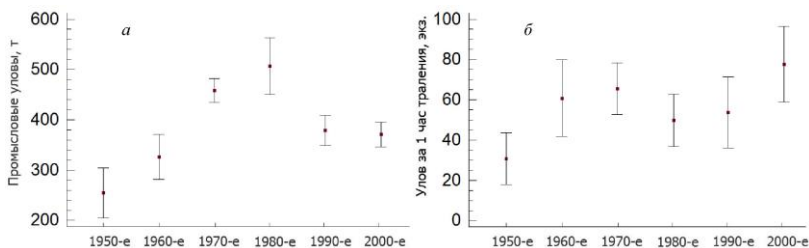


Рис. 5.6.1. Динамика промысловых (*a*) и учетных (*б*) уловов синца в Рыбинском водохранилище за период 1950–2000-х гг.

Считается (Стрельников и др., 1983), что при развитом промысле уловы, как правило, положительно коррелируют с запасом рыб. Однако в случае с синцом Рыбинского водохранилища промысловые уловы не отражают состояния популяции, поскольку данный вид не является коммерчески ценным. Поэтому интерес к нему со стороны промысловиков гораздо ниже, чем к лещу или судаку (Герасимов и др., 2013). Колебания промысловых уловов этого вида скорее отражают экономическую ситуацию на промысле, чем состояние запаса. До середины 1960-х гг. синец занимал только шестое место в промысловых

уловах после леща, судака, плотвы, щуки и налима (рис. 5.6.2) и составлял лишь 10% общего промыслового улова. К началу 1970-х гг. синец вышел на третье место (после леща и плотвы), при этом его доля в улове увеличилась до 17%. В середине 1980-х и в 1990-х гг. доля синца составляла 19.2–24.9%, и он занимал второе место после леща (Современное состояние ..., 1997).

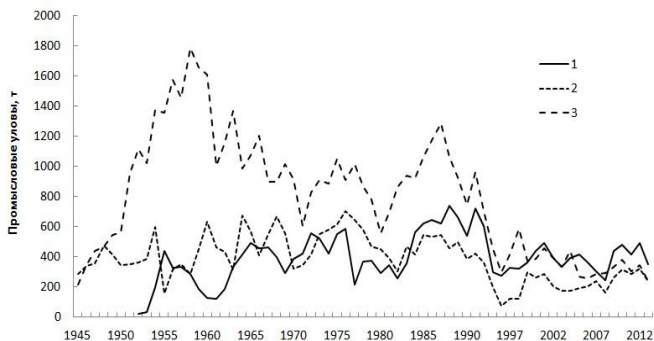


Рис. 5.6.2. Динамика промысловых уловов синца (1), плотвы (2) и леща (3) в Рыбинском водохранилище.

В 2000-х гг. его доля достигла 30%, а уловы в отдельные годы уже превышали уловы леща. Впрочем, причиной тому стало не столько увеличение промысловой нагрузки на популяцию синца, сколько снижение промысловых запасов леща и, соответственно, его уловов (рис. 5.6.3).

Промысловые уловы росли до начала 1990-х гг. (рис. 5.6.1 *a*), но уже в 1970-е гг. рост численности популяции прекратился (рис. 5.6.1 *б*), а в 1980-е гг. наметилась тенденция к снижению средних значений возраста (рис. 5.6.3 *a*) и показателей весового (рис. 5.6.3 *б*) и линейного (рис. 5.6.3 *в*) роста синца в уловах учетным тралом.

Данный процесс, скорее всего, был обусловлен появлением в 1980-е гг. ряда высокоурожайных поколений, а не воздействием промысла. Иными словами, причиной снижения указанных показателей стало увеличение доли молодежи в популяции (рис. 5.6.3 *з*).

В 1990-е и начале 2000-х гг. произошло уменьшение промысловой нагрузки на популяцию синца (рис. 5.6.1 *a*). Промысловые уловы снизились до уровня 300 т/год при численности популяции не меньшей, чем в 1980-х гг. (рис. 5.6.1 *б*), когда уловы достигали 700 т/год (рис. 5.6.1 *a*). Следовательно, уменьшение уловов произошло из-за переориентации промысла на более ценные виды, а не по причине снижения запасов. Средний процент освоения квот на вылов синца за 2000-е гг. составил около 65%. В 2008 г. квота на вылов синца была

освоена только на 48%. В 2000-х гг. уловы синца возросли до 400 т/год, а освоение выделяемой квоты превысило 90% (в 2012 г. — 97%). Наблюдаемое увеличение промыслового вылова синца связано со значительным снижением запасов и, соответственно, уловов более ценных в коммерческом отношении видов.

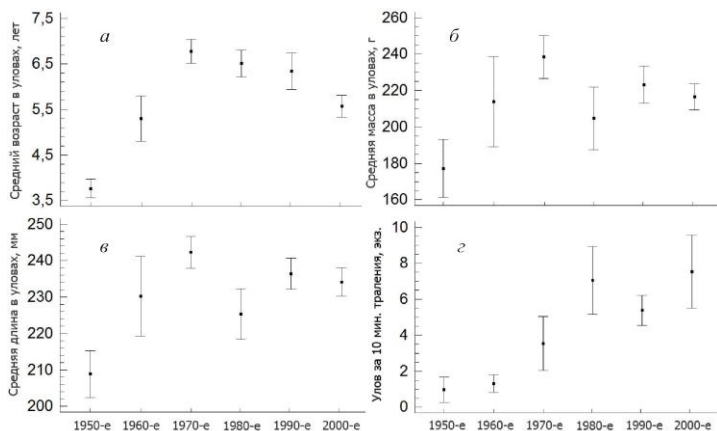


Рис. 5.6.3. Динамика среднего возраста (*а*), весового (*б*) и линейного (*в*) роста синца и относительной численности его молоди (*з*) в Рыбинском водохранилище.

Рост. По сравнению с речным периодом (Васильев, 1955) в первое десятилетие существования водохранилища линейный рост синца значительно увеличился (табл. 5.6.1).

Таблица 5.6.1. Линейный рост синца в р. Волге и Рыбинском водохранилище по данным обратных расчислений

Возраст, лет	р. Волга, 1940 г.	Рыбинское водохранилище, 1949 г.
1	5.4	7.0
2	9.2	13.2
3	14.2	18.4
4	19.3	22.4
5	23.0	25.7
6	25.8	28.7
7	27.5	31.5
<i>n</i>	23	134

Высокий темп линейного роста синца всех возрастных групп наблюдался до 1970-х гг., затем произошло его замедление с минимумом в 1980-е и 1990-е гг., а в 2000-е гг. — новое увеличение (рис. 5.6.4).

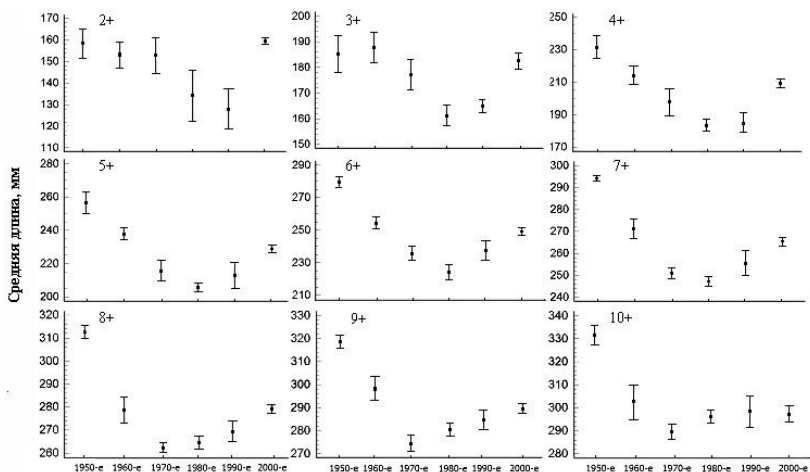


Рис. 5.6.4. Многолетняя динамика линейного роста синца возрастных групп 2+ ... 10+ в Рыбинском водохранилище.

У особей старше 7 лет минимальный темп роста был отмечен в 1970-е гг., и вплоть до настоящего времени наблюдается устойчивая тенденция к его повышению. Увеличение темпа роста молоди синца в 2000-е гг., очевидно, связано с благоприятными условиями для нагула на фоне высоких летних температур. Сходными причинами объясняется и повышения темпа роста у половозрелых особей. Кроме того, ускорению их роста способствует возросшая в 2000-е гг. промысловая нагрузка, способствующая разрежению половозрелой части популяции. Это подтверждается наличием определенной связи ряда популяционных показателей синца с динамикой его численности. В периоды низкой численности синца показатель жирности синца был выше, чем в годы с его высокой численностью ($r = -0.52$; $p < 0.01$) (рис. 5.6.5).

Высокая численность популяции в период 1970–1980-х гг. привела и к снижению темпа роста во всех возрастных группах синца (рис. 5.6.4), причем это происходило на фоне увеличения продукции планктона — основного объекта питания синца.

Синец по характеру размножения — фитофил, он очень требователен к качеству нерестового субстрата и поэтому в годы с низким уровнем воды, когда не заливается зона заросшего побережья, у самок происходит массовая резорбция икры и, соответственно, появляются неурожайные поколения. По мнению А.Г. Поддубного и Н.А. Гордеева (1968, с. 133), «... непостоянство условий воспроизводства популяции синца является основным фактором, сдерживающим темп нарастания

его численности». Ю.Г. Юровицкий (1959) полагал, что урожайность молоди синца зависит от сочетания нескольких факторов: не только от обеспеченности нерестилищами, но также от температуры воды в период эмбрионального развития и пресса хищников на личинок и сеголеток. Тем не менее численность синца в Рыбинском водохранилище не испытывает значительных колебаний, поскольку многочисленные поколения появляются в среднем один раз в 2–3 года.

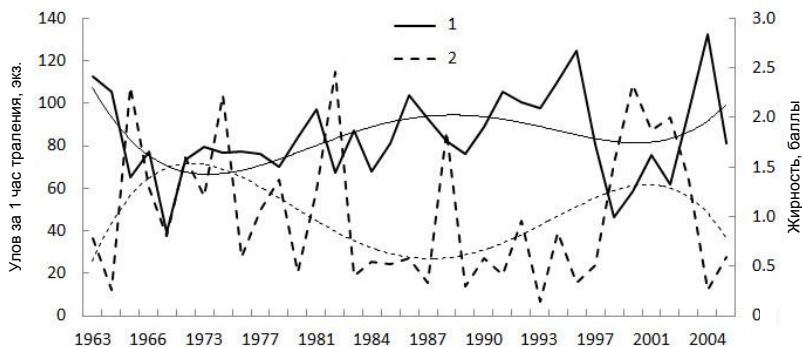


Рис. 5.6.5. Связь между показателем жирности (1) синца и его уловами учетным тралом (2).

В последние годы высокая промысловая нагрузка привела к снижению численности массовых хищников (окунь, судак, щука) в Рыбинском водохранилище. Наряду с повышением температуры воды и обильной кормовой базой это создало условия для появления в 1990-е и 2000-е гг. высокоурожайных поколений (рис. 5.6.1 б и 5.6.3 з) и обусловило тенденцию к увеличению темпа роста (рис. 5.6.4). Однако подобное увеличение численности популяции, как и в предыдущие годы, в скором времени может опять привести к снижению роста.

Размножение. Основные нерестилища синца находятся в прибрежье Моложского, Шекснинского и Волжского плесов. Синец, в отличие от леща и плотвы, не поднимается вверх по течению рек, он нерестится в их низовьях (Поддубный, 1971; Современное состояние ..., 1997).

В первые годы существования в водохранилище синец достигал половой зрелости в 6 лет (Юровицкий, 1959). А.Г. Поддубный и Н.А. Гордеев (1968) отмечают, что в начале 1960-х гг. у этого вида не только увеличилась продолжительность жизни до 13 лет, но и ускорилось созревание: в массе самцы созревали в 5 лет, а самки в 7 лет. По данным Володина (1982), продолжительность жизни самцов составляет 12, а самок — 14 лет и дольше, массовое созревание самцов наступает в

5 лет, а самок — в 6, но часть их созревает еще раньше — встречаются и 5-летние половозрелые самки.

Основу нерестового стада составляют производители 7–12 лет (Современное состояние ..., 1997). На нерестилищах количество самцов обычно преобладает над количеством самок (рис. 5.6.6), что также указывает на хорошее состояние популяции синца.

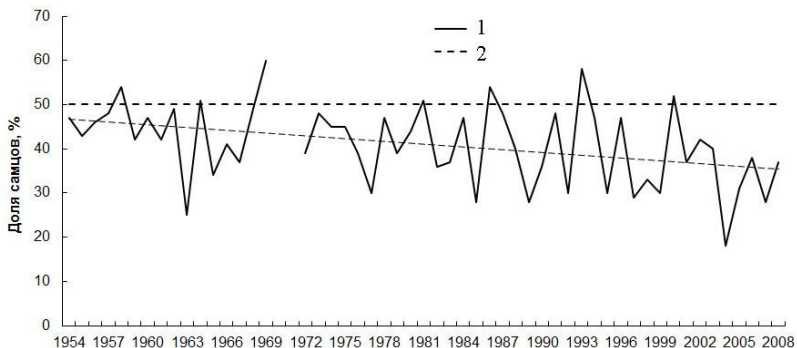


Рис. 5.6.6. Доля самцов в популяции синца Рыбинского водохранилища по уловам учетным тралом. 1 — доля самцов, 2 — 50% уровень.

Нерест синца зависит от температурных условий, оптимальной считается температура 10.5–14.7°C. Нерестовая миграция синца начинается раньше, чем у леща, еще подо льдом. Период нереста в разные годы с 15 апреля по 20 мая, проходит он обычно на неделю раньше, чем у леща (Юровицкий, 1959; Андреева, 1982 а, б).

Абсолютная плодовитость колеблется от 7 тыс. у самых мелких до 62 тыс. икринок у самых крупных самок. Средняя многолетняя абсолютная плодовитость синца Рыбинского водохранилища составляет от 15.9 тыс. икринок у рыб с длиной тела 231–240 мм до 49.5 тыс. икринок у рыб длиной 301–310 мм (Володин, 1982, 1990).

Питание. На протяжении всей своей жизни синец Рыбинского водохранилища является типичным планктофагом. В питании разноразмерных особей (70–350 мм) обнаружено 11 форм планктонных ракообразных, 2 вида хирономид, 4 вида водорослей и остатки высших растений (Юровицкий, 1962; Половкова, 1968; Половкова, Пермитин, 1981). Л.А. Анохина (1960) при исследовании содержимого кишечника синцов обнаружила 62 пищевых компонента. Наибольшее количество форм принадлежит Cladocera, Soropoda представлены формами всех трех подотрядов — Cyclozoidea, Calanoida и Naupacticoidea. Семейство Chironomidae представлено пятью формами, но подавляющее большинство экземпляров относится

к *Tanytarsus* sp. (табл.5.6.2). Из водорослей чаще всего встречались *Nitzschia*, остальные формы были редки и единичны. В некоторых кишечниках наблюдался песок или ил, иногда в значительном количестве.

Состав пищи совместно обитающих самок и самцов, а также рыб разного размера не различался. Наиболее активно синец питается в июне–июле, затем интенсивность потребления пищи снижается (рис. 5.6.7). В ноябре синец прекращает питаться. В июле основным кормовым объектом является *Bosmina*, осенью это преимущественно рачки *Alona* с примесью фитопланктона.

Таблица 5.6.2. Соотношение основных кормовых компонентов в пище синца (Анохина, 1960)

Компоненты	Частота встречаемости	% по массе
<i>Bosmina</i> sp.	82.1	23.55
<i>Chydorus</i> sp.	61.2	1.93
<i>Alona</i> sp.	35.4	7.51
<i>Pleuroxus</i> sp.	10.5	1.71
<i>Daphnia</i>	39.8	2.96
<i>Cyclops strenuus</i>	74.7	15.93
<i>Diaptomus</i> sp.	15.9	28.27
Nematodes	5.5	0.005
Chironomidae	15.4	3.14
<i>Chaoborus</i> sp.	4.0	2.60
Bryophita	29.8	—
Algae	74.7	—
песок, ил	9.0	—

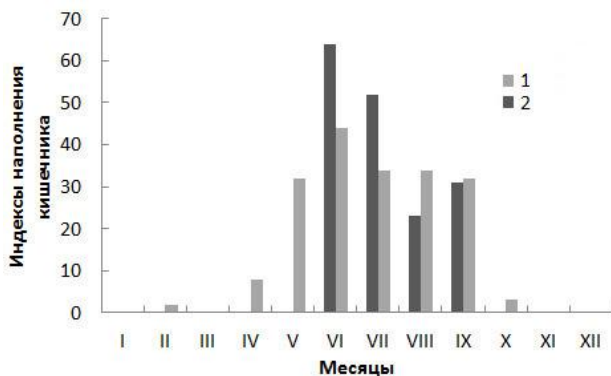


Рис. 5.6.7. Динамика индексов наполнения кишечников синца по месяцам. 1 — по данным Л.А. Анохиной (1960), 2 — по данным С.Н. Половковой (1968).

Синец в течение всего нагульного периода питается два раза в сутки (Половкова, 1968). Утром максимум интенсивности питания достигается к 8–10 часам, к 12 часам у части рыб кишечники пустые, а у некоторых имеются остатки сильно переваренной пищи. Днем интенсивнее всего синец питается в интервале от 14 до 20 часов, и к 2–5 часам кишечники опорожняются.

В конце августа – начале сентября суточная кривая питания сохраняет двухвершинный характер (Половкова, 1968). Рыба начинает питаться с рассветом, и первый пик интенсивного питания наблюдается в 8–11 часов. К полудню синец уже перестает питаться, и индексы наполнения в 12–13 часов резко уменьшаются. Максимальная интенсивность питания достигается в 15–20 часов, затем она снижается и достигает минимума к 5–7 часам. Существенных изменений суточных ритмов в течение нагульного сезона не наблюдалось.

Распределение нагульных скоплений синца определяется распределением кормовых объектов (Поддубный и др., 1968; Половкова, 1968). Его устойчивые скопления наблюдаются главным образом в районах затопленных русел, стариц и озер, т.е. там, где образуются скопления пелагического зоопланктона.

Популяционная структура. Структура популяции синца в водохранилище довольно однородна, однако и у него четко проявляется локализация разновозрастных особей в определенных зонах водоема. Взрослый синец из разных плесов водохранилища по морфологическим признакам не различается, что можно объяснить сходством условий обитания, обилием и однородностью кормовых объектов, использованием одних и тех же мест нагула. Кроме того, он совершает дальние миграции для нагула в центральную часть водохранилища, где, видимо, происходит смешение разных экологических группировок.

Неполовозрелые рыбы в возрасте 2–4 года представляют собой более обособленные группировки. По данным полевых наблюдений (Гордеев, Пермитин, 1968; Поддубный, Гордеев 1968), синец до наступления половой зрелости в основном держится в прибрежье, вблизи от нерестилищ. В связи с этим наблюдается некоторая обособленность по морфометрическим и морфофизиологическим признакам неполовозрелого синца из Шекснинского плеса, который длительное время обитает здесь в условиях значительного антропогенного загрязнения, связанного с функционированием крупного Череповецкого промышленного узла.

Заключение. В настоящее время популяция синца в Рыбинском водохранилище находится в относительно стабильном состоянии. Некоторое снижение доли старшевозрастных групп в уловах, наблюдае-

мое в последние годы, а также перемещение промысловой нагрузки на более молодых особей обусловлено не интенсивностью промысла, а значительным увеличением численности пополнения. В этом же причина колебаний некоторых показателей, таких как средний возраст, средняя длина особей в улове и соотношение полов. В целом состояние стада синца можно оценить как хорошее.

Заметных изменений в размерном составе синца смежных лет не наблюдалось. Доля доминирующей группы особей (длина тела 22–28 см) очень высока и составляет более 70% улова. Популяция синца Рыбинского водохранилища характеризуется значительным уровнем пополнения, а также высокой численностью особей, составляющих промысловый запас. Колебания промысловых уловов обусловлены в основном интенсивностью самого лова, а не динамикой промыслового запаса синца.

5.7. УКЛЕЙКА

До создания Рыбинского водохранилища уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) обитала в водоемах, расположенных на территории будущего водохранилища (Васильев, 1950 а). После заполнения водохранилища она получила широкое распространение, образуя скопления в прибрежной зоне, особенно на участках с затопленным лесом и на защищенной литорали в устьях притоков, заливах и заостровных участках.

В первые годы существования водохранилища, когда в качестве основных орудий промыслового лова использовались закидные невода размером 250–300 м, с ячеей в мотне 16–18 мм, уловы на 50% и более состояли из промысловой группы «мелочь неразбор». Эта группа состояла из мелких видов (ерш, плотва, уклейка и др.) и молоди многих видов рыб (плотва, язь, окунь, судак, лещ и др.). В 1944 г. в колхозе «Красный рыбак» из общего улова за год в 32 т «мелочь» составила 74.1% или около 2370 ц (Васильев, 1955). При этом доля уклейки составляла до 1% в улове промысловой категории «мелочь неразбор». В целом по водохранилищу промысловые уловы уклейки в эти годы могли достигать 5–6 т в год.

Значительное количество уклейки обитало в затопленных прибрежных лесах. Этим местообитаний придерживались в основном более мелкие особи, доминировала же размерная группа 121–140 мм. Вне затопленных лесов доминировали более крупные особи 140–150 мм, особи с размерами до 180 мм встречались только за их пределами.

Начиная с середины 1950-х гг., когда практически исчезли прибрежные массивы затопленного леса, а с ними и обширные прибрежные заросли макрофитов, прекратилось образование прибрежных нагульных скоплений уклейки. Тем не менее огромные стаи этого вида, подходившие на нерест в весенний период, указывали на то, что он продолжает сохранять высокую численность в водохранилище (Васильев, 1955). После перехода промысла на ставные сети с крупной ячейей, уклейка практически исчезла из промысловой статистики. Специальные орудия для лова уклейки на водохранилище промыслом никогда не использовались.

Уловы учетным пелагическим тралом показывают, что к началу 1970-х гг. уклейка стала постоянным элементом пелагических скоплений (рис. 5.7.1). При этом она постоянно ловилась в учетные закидные невода и установленные на пойме мелкочейные сети. Следовательно, в нагульный период уклейка имела самое широкое распространение в водохранилище.

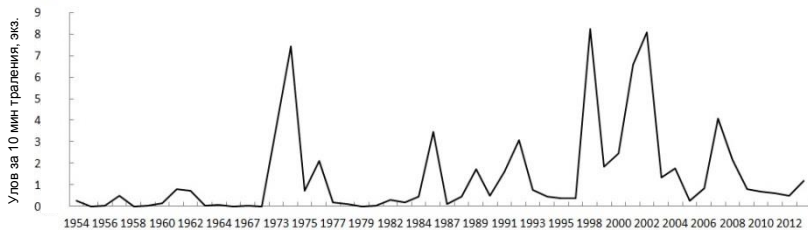


Рис. 5.7.1. Динамика учетных уловов уклейки (на усилие) в Рыбинском водохранилище пелагическим тралом.

Темп роста и возраст. За время эксплуатации Рыбинского водохранилища возрастная структура популяции уклейки существенно менялась (рис. 5.7.2).

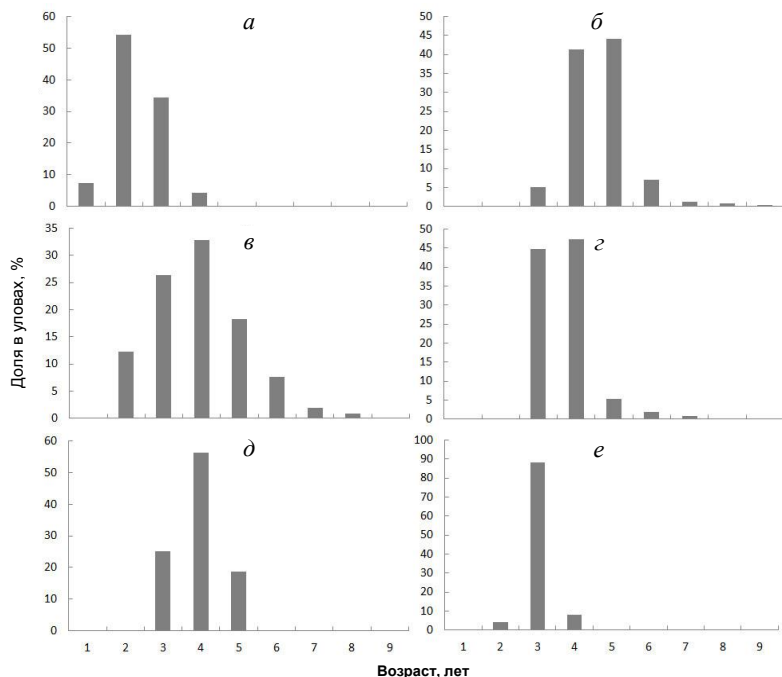


Рис. 5.7.2. Возрастная структура уловов уклейки Рыбинского водохранилища. *а* — 1950-е; *б* — 1960-е; *в* — 1970-е; *з* — 1980-е; *д* — 1990-е; *е* — 2000-е гг.

В 1950-е гг. в уловах возрастная структура уклейки была представлена 4 возрастными группами, доминировали особи в возрасте 2+ ... 3+ (рис. 5.7.2 *а*). Сходные данные в этот период были получены и

А.А. Световидовой (1960) в северной части водохранилища, где в уловах преобладали рыбы в возрасте 3+, составлявшие 70.0%, особи в возрасте 2+ — 9.3%, 4+ — 20.7%.

В 1960 г. наблюдалось усложнение возрастной структуры уклеи Рыбинского водохранилища до 9 возрастных групп. Доминирующую возрастную группу составляли особи в возрасте 5+. Сходная динамика возрастной структуры наблюдалась и у другого мелкого пелагического вида — корюшки. Возможно, что у этих двух пелагических видов причины «старения» популяций были сходными.

Во-первых, в 1960-е гг. значительно снизилась роль промысловых неводов с ячейей 16–18 мм, которые селективно отбирали самых крупных особей уклеи. Основными промысловыми орудиями лова стали ставные сети с минимальным размером ячеей 40 мм, в селективный диапазон которых не попадают даже самые крупные уклеи. Обусловленное этим отсутствие промысловой нагрузки, возможно, и послужило одной из причин повышения продолжительности жизни уклеи. Этому способствовало и снижение прессы крупных хищников (судак, щука) в результате уменьшения их запасов в 1960-е гг. Массовый мелкий хищник (окунь) селективно отбирал наиболее мелких и тугорослых особей, увеличивая вероятность выживания крупных и быстрорастущих. В 1968 г. контрольными орудиями лова была поймана самая крупная самка уклеи за всю историю исследования данного вида на Рыбинском водохранилище: ее длина по Смиуте составила 212 мм, масса — 130 г, а возраст — 9 лет.

В 1970-е гг. наметилась тенденция к омоложению популяции. Самая крупная особь, которая была выловлена контрольными орудиями лова в этот период (1972 г.), имела длину по Смиуте 176 мм, массу 60 г и возраст 7 лет.

Снижение продолжительности жизни уклеи Рыбинского водохранилища отмечено Г.Ф. Ляшенко (2001). В 1990-е гг. продолжительность жизни уклеи сократилась на три года. Доминировать в уловах стали рыбы в возрасте 3–4 лет, снизились показатели максимальной длины и массы особей в популяции. Так, наибольшую длину тела из числа выловленных рыб (168 мм) имела самка 6+, а наибольшую массу тела (59.6 г) — самка в возрасте 5+. При этом на момент исследований автора предельный возраст самцов не превышал 5+, а самок — 6+ (Ляшенко, 2001). В 2000-е гг. возрастная структура популяции (как в 1950-е) насчитывала 4 возрастные группы.

Это подтверждается и данными по темпу роста уклеи в разные годы (рис. 5.7.3). Самый низкий темп линейного роста зарегистри-

стрирован в 1950-е и 2000-е гг., т.е. в периоды с минимальной продолжительностью жизни уклейки.

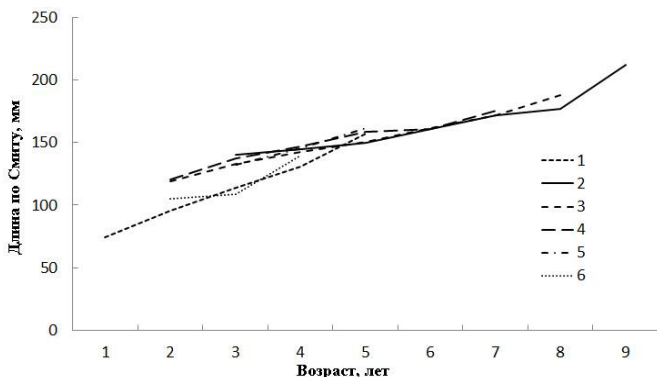


Рис. 5.7.3. Линейный (наблюдаемый) рост уклейки Рыбинского водохранилища в разные годы. 1 — 1950-е; 2 — 1960-е; 3 — 1970-е; 4 — 1980-е; 5 — 1990-е; 6 — 2000-е гг.

Возможно, что одной из причин подобных изменений в популяции уклейки Рыбинского водохранилища в 1950-е и 2000-е гг. был высокий уровень пищевой конкуренции. В 1950-е гг. уклейка обитала на участках литорали, где формировались чрезвычайно плотные скопления молоди других видов (Васильев, 1950 *a*, 1955). В 2000-е гг. основным конкурентом уклейки стала тюлька, вспышка численности которой была отмечена в начале 2000 г., после чего она стала доминирующим видом в пелагиали водохранилища.

Размножение. Уклейка созревает в возрасте трех лет. В годы с высокой продолжительностью жизни в ее нерестовом стаде преобладали 4–5-летки, в 2000-е гг. — 3-летки. Нерест уклейки Рыбинского водохранилища начинается при прогреве воды на нерестилищах до 14°C. Обычно это происходит во второй половине мая. Нерест может продолжаться до июля. Столь продолжительный нерест уклейки обусловлен его порционным характером (Володин, 1982), число порций в разные годы варьирует от 2 до 3. Абсолютная плодовитость уклейки Рыбинского водохранилища в среднем составляет 11 тыс. икринок.

За счет позднего и порционного нереста уклейка получает определенное преимущество перед другими фитофильными рыбами, поскольку к моменту ее нереста в водоемах появляется новая растительность, которую она использует в качестве нерестового субстрата. Вероятность полной гибели икры в результате колебаний уровня снижается за счет повторных кладок икры.

В результате, в отличие от большинства фитофильных видов, абсолютная численность молоди уклейки возрастает именно в маловодные годы (5.7.5). Разница очень велика: средняя многолетняя плотность молоди уклейки на прибрежных местообитаниях составляет около 0.2 экз./м², в маловодные 1996 и 2014 гг. — 2 экз./м² (рис. 5.7.4). При этом в маловодные годы ее доля в прибрежных скоплениях молоди может достигать 80% (Современное состояние ..., 1997).

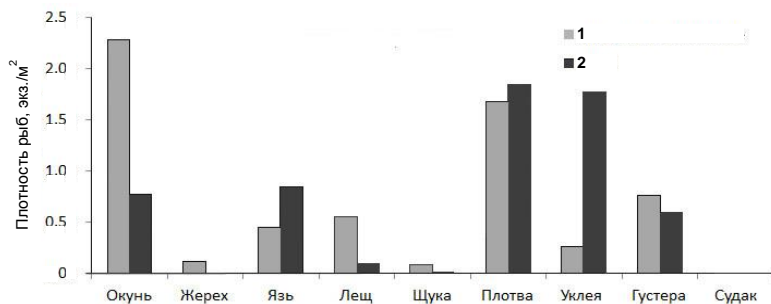


Рис. 5.7.4. Соотношение молоди фитофильных видов на прибрежных местообитаниях Рыбинского водохранилища. 1 — средние многолетние значения, 2 — в маловодные 2014 и 2015 гг.

Низкая численность этого вида в благоприятные для нереста фитофильных видов годы, очевидно, обусловлена тем, что мелкая поздно появляющаяся молодь уклейки служит кормом многочисленной подрастающей молоди хищных видов, и в первую очередь окуня. Подтверждается это тем, что кривые отражающие динамику численности молоди окуня и уклейки в контрольных уловах мальковой волокушей на мелководьях Рыбинского водохранилища за все время его существования имеют зеркальное подобие ($r = -0.65$; $p < 0.05$) (рис. 5.7.5).

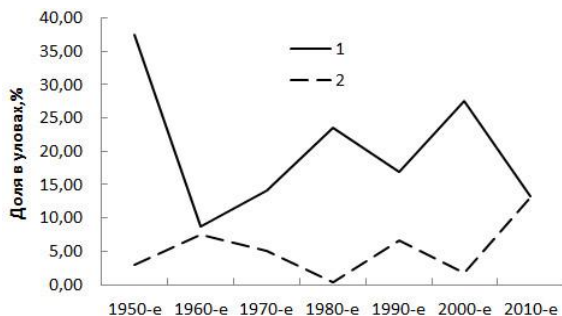


Рис. 5.7.5. Соотношение (%) молоди окуня (1) и уклейки (2) в уловах мальковой волокушей на Рыбинском водохранилище в разные годы.

Кроме того, в условиях низкого уровня молодь окуня рано покидает мелководья, мигрируя в сублитораль, где кормовые условия в такие годы намного лучше (Ильина, 1968). Негативно влияет на урожайность пополнения уклеи и то, что в благоприятные для нереста фитофильных видов годы ее молодь вступает в конкурентные отношения с многочисленной ранней молодью других видов, после выклева остающейся на местах нереста.

Заключение. Промыслового значения в настоящее время уклея не имеет, поскольку на Рыбинском водохранилище отсутствует промысловый лов активными орудиями лова (невода, тралы), а в ставных сетях с ячеей от 40 мм и более, которые используются промысловиками, уклея не объячеивается. Существует относительно небольшой браконьерский лов мелкочейными сетями в период подхода уклеи на нерест.

Выедание ранней молоди уклеи подрастающей молодью хищных видов, скорее всего, является основным фактором, сдерживающим рост ее численности в водохранилище.

Уклея имеет важное значение для экосистемы Рыбинского водохранилища, поскольку отмечена в питании практически всех видов хищных рыб.

5.8. ЖЕРЕХ

Жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) встречается в Рыбинском водохранилище относительно редко. Его доля в промысловых уловах за все время существования водохранилища составляла доли процента. Только в середине 1950-х и конце 1980-х гг. она достигла 1% (рис. 5.8.1). Тем не менее, в промысловой статистике данный вид отмечается постоянно.

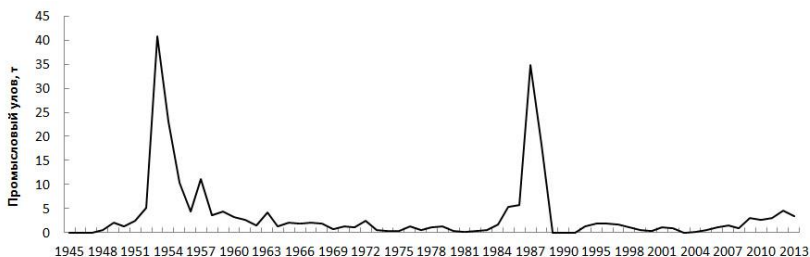


Рис. 5.8.1. Динамика промысловых уловов жереха Рыбинского водохранилища.

При контрольных обловах жерех встречается только в сетных уловах, за все время наблюдений в траловых уловах он был отмечен только 3 раза (рис. 5.8.2). Скорее всего, жерех предпочитает охотиться на прибрежных и пойменных местообитаниях и редко посещает русловые участки. В то же время весьма вероятно, что, обладая высокой скоростью плавания, жерех успешно избегает активных орудий лова, в том числе и трала.

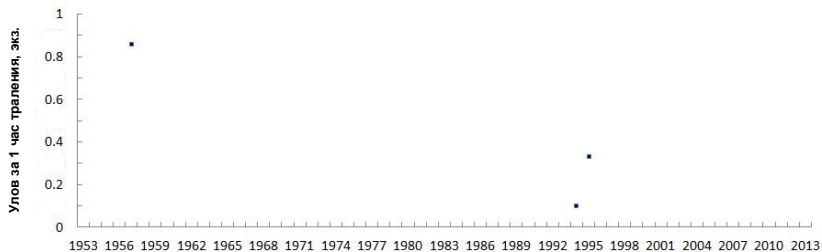


Рис. 5.8.2. Динамика уловов жереха (на усилии) в Рыбинском водохранилище донным тралом.

Возрастная структура. Результаты наших исследований в 1950-е и 1960-е гг. совпадают с данными других авторов (Световидова, 1960, 1975). Так, размеры жереха в Рыбинском водохранилище в 1950-е гг. колебались от 15 до 53 см с преобладанием размеров от 18 до 30 см.

Возрастная структура была представлена 10 возрастными группами. В уловах присутствовали особи возрасте от 2+ до 9+, с преобладанием рыб в возрасте от 2+ до 4+ (рис. 5.8.3). В 1960-е гг. их размеры колебались от 19 до 52 см, масса — от 118 до 2650 г, возраст — от 2+ до 8+.

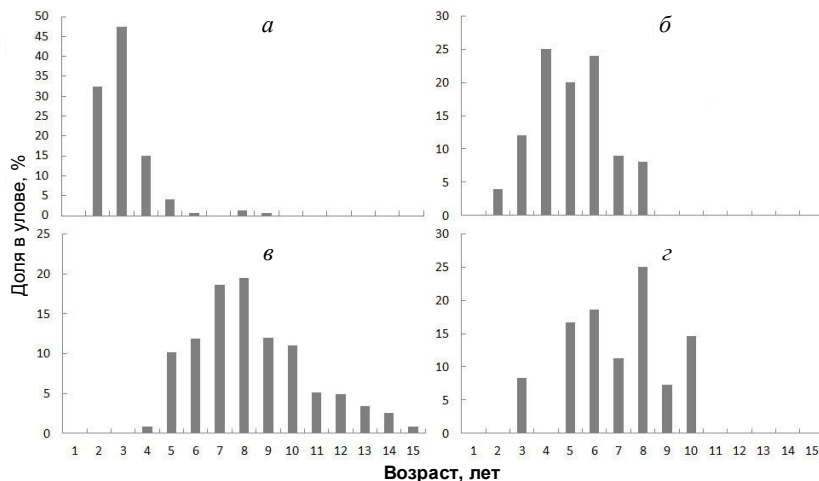


Рис. 5.8.3. Возрастной состав уловов жереха Рыбинского водохранилища в разные годы. *а* — 1950-е; *б* — 1960-е; *в* — 1980-е; *г* — 2000-е гг.

Наиболее сложная возрастная структура жереха была отмечена в 1980-е гг., когда она была представлена 15 возрастными группами. В эти же годы в контрольном сетном улове была зарегистрирована самая крупная за все годы исследования особь — самка длиной по Смиуту 670 мм, массой 5 кг в возрасте 15 лет.

В 2000-е гг. было отловлено весьма незначительное количество особей. Возрастная структура была представлена 10 размерными группами, у самой крупной 10-летней особи длина по Смиуту составила 575 мм, а масса — 2265 г.

Темп роста. Самый высокий темп роста жереха был отмечен в 1980-е гг., он был выше, чем в 1950-е-1960-е гг. (рис. 5.8.4). Это, очевидно, связано с тем, что жерех является типичным хищником-угонщиком, который охотится, активно преследуя своих жертв. В 1950-е и 1960-е гг. скопления молоди были приурочены к заросшим мелководьям, где для хищника-угонщика они были малодоступны. В 1970-е и 1980-е гг. в результате сокращения площади мелководий с зарослями макрофитов, сформировались плотные пелагические скопления молоди. Это значительно улучшило условия питания

жереха. В 2000-е гг. судя по единичным экземплярам в возрасте от 3 до 10 лет, темп роста рыб был не ниже, чем в 1980-е гг.

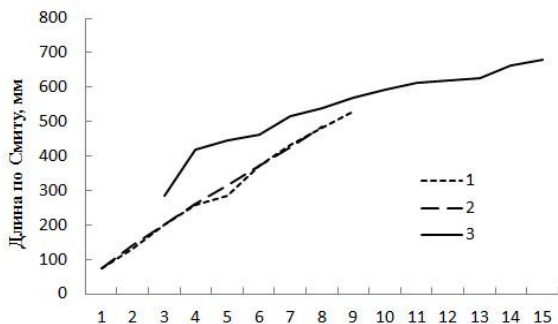


Рис. 5.8.4. Линейный (наблюдаемый) рост жереха Рыбинского водохранилища в разные годы. 1 — 1950-е; 2 — 1960-е; 3 — 1980-е гг.

Размножение. Для размножения жерех совершает протяженные преднерестовые миграции в верховья плесов водохранилища и в его боковые притоки. Нерестовыми субстратами для него являются не заиленные песчаные или каменистые участки с течением. Во время миграций большое количество производителей отлавливается браконьерами.

После выклева молодь пассивно скатывается, имея высокую доступность для хищных рыб, и в первую очередь, для мелкого окуня. В связи с этим, численность молоди очень мала.

Сеголетки жереха предпочитают для нагула прибрежные местообитания водохранилища, где они составляют до 2% от улова мальковой волокушей (по численности) (табл. 5.8.1). В устьевых участках притоков и верхнем их течении молодь жереха встречается единично.

Таблица. 5.8.1. Доля (%) молоди жереха в уловах мальковой волокушей на мелководьях Рыбинского водохранилища в разные годы

Годы	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-е	2000-е	2010-е
Доля в улове	0.100	0.001	0.001	0.180	2.350	0.300	0.270

Заключение. Низкая численность этого вида в Рыбинском водохранилище, особенно в последнее время, очевидно, обусловлена его высокой доступностью для нелегального вылова в нерестовый период. Доступность определяется тем, что в самом водохранилище практически отсутствуют места для нереста жереха, это вынуждает его заходить в боковые притоки, которые во время нереста практически полностью перегораживаются браконьерским орудиями лова.

5.9. ГУСТЕРА

Густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) Рыбинского водохранилища — относительно малочисленный вид, встречающийся повсеместно и постоянно присутствующий в качестве прилова в сетных, траловых и неводных уловах. Специализированный промысел густеры отсутствует. Мелкая и средняя густера встречается в прилове массовых видов из категории мелкого частика — плотвы и синца. Крупная густера, которая достигает размера 30 см и веса около 700 г, обычна в прилове при сетном промысле леща. Самый большой улов густеры был отмечен в 1946 г. и составлял 252 т (рис. 5.9.1).

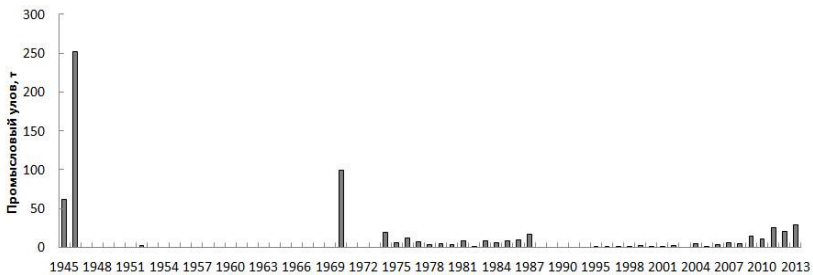


Рис. 5.9.1. Динамика промысловых уловов густеры на Рыбинском водохранилище в период с 1945 по 2013 гг.

Затем густера исчезла из промысловой статистики. Тем не менее в учетных сетных, траловых и неводных уловах она присутствовала постоянно (рис. 5.9.2, 5.9.3). Скорее всего, в промысловой статистике мелкая густера относилась к мелочи определенной группы, а крупная, из-за незначительной доли в улове, учитывалась как лещ. Следующее упоминание густеры относится к 1970 г., когда промысловиками было выловлено 99 т, и с начала 1970-х гг. она вновь появляется в промысловых отчетах. В период 1970–1980-х гг. ее уловы составляли 8.2 ± 2.9 т. В конце 1980-х гг. густера снова исчезает из промысловой статистики и появляется лишь с середины 1990-х гг.

В этот период промысел был ориентирован исключительно на добычу коммерчески ценных видов, поэтому уловы мелкого частика, в том числе и густеры, были очень низкими. Уловы густеры колебались в пределах 1.9 ± 0.9 т. Нередко рыбаки использовали густеру для легализации вылова леща непромысловых размеров, пользуясь внешним сходством этих видов. В уловах густеры, сдаваемых промысловиками на приемные пункты, в большом количестве (до 20%) отмечался лещ непромысловых размеров.

Доля густеры в уловах учетным донным тралом (средние многолетние значения) составляет 2.8%, она занимает 5 место после леща, синца, чехони и судака. Ее доля выше доли таких массовых видов рыб, как плотва и окунь. В 2000-е гг. по этому показателю густера находится уже на 4 месте после синца, леща и чехони, составляя 3.3%. При этом доля судака сократилась до 1.6%, а плотвы и окуня — до 0.4 и 0.1% соответственно.

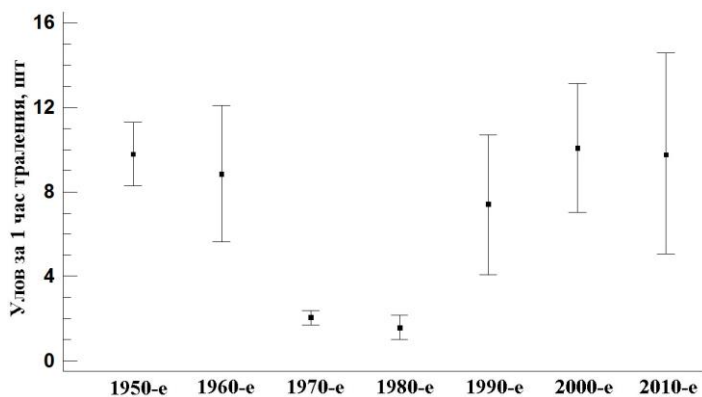


Рис. 5.9.2. Динамика уловов густеры (на усилие) учетным донным тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1950-х по 2010-е гг.

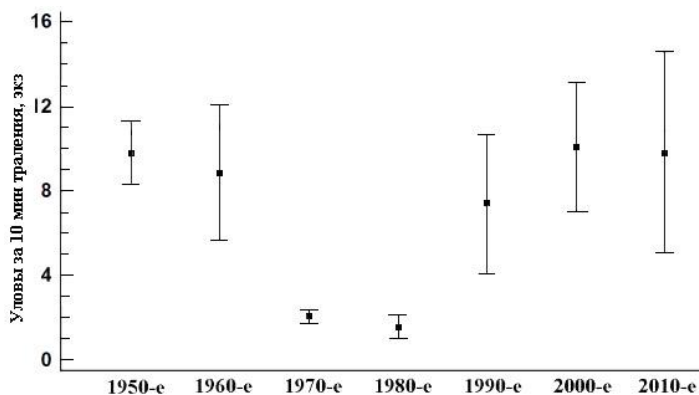


Рис. 5.9.3. Динамика длины, массы и возраста густеры в уловах различными орудиями лова. *a* — трал, *b* — сети, *в* — невод.

Начиная с 1960-х гг. наблюдается увеличение таких показателей, как средняя длина и масса густеры в неводных, сетных и траловых

уловах (рис. 5.9.3). Этому способствовал переход густеры на питание дрейссеной. Снижение этих показателей в траловых уловах в 1970-е гг. было вызвано активизацией промыслового тралового промысла на фоне общего снижения запасов рыб в эти годы. Низкая промысловая нагрузка на популяцию до 1990-х гг. способствовала накоплению в ней крупных старшевозрастных особей.

В 1990-е и, особенно, в 2000-е гг. у густеры из уловов всеми орудиями лова было отмечено снижение показателей среднего возраста, средней длины и массы практически до уровня 1950–1960-х гг. (рис. 5.9.3).

В 2000–2010-е гг., когда в результате значительного снижения запасов более ценных видов промысел стал активнее добывать виды из мелкого частика, уловы густеры увеличились до 14.3 ± 8.1 т. Однако эти уловы не в полной мере отражают запасы данного вида в Рыбинском водохранилище. Тот факт, что промысел в последние годы не лимитирует запасы густеры, подтверждается учетными уловами, которые практически не меняются с 1990-х гг. (рис. 5.9.2).

Сравнение темпа роста густеры в разные годы показало, что 1990-е и 2000-е гг. темп роста особей всех возрастных групп из уловов разными орудиями лова был выше, чем в 1950–1960-е гг. (рис. 5.9.4, 5.9.5).

Улучшение условий нереста (увеличение зарастаемости, благоприятный уровенный режим и потепление) и значительное снижение пресса хищников, численность которых существенно сократилась из-за чрезмерной промысловой нагрузки, способствовали появлению ряда высокоурожайных поколений густеры. В результате в 2000-е гг. по сравнению с 1980-ми гг. значительно увеличилась доля младших возрастных групп в уловах учетными орудиями лова (рис. 5.9.6).

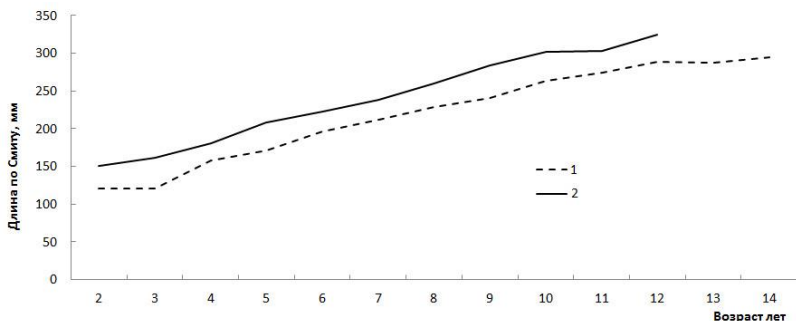


Рис. 5.9.4. Линейный (наблюденный) рост густеры в траловых уловах в 1950–1960-е гг. (1) и в 1990–2000-е гг. (2).

В траловых уловах вместо особей 6–8 лет доминирующей стала возрастная группа 4+. Значительно увеличилась доля рыб в возрасте 2+ и 3+. В 2000-е и 2010-е гг. доля молоди густеры в прибрежных скоплениях возросла до 10–15% (табл. 5.9.1) и сейчас она занимает третье место по численности среди карповых после молоди таких массовых видов, как плотва и лещ. В пелагических скоплениях доля молоди густеры превысила 1% (табл. 5.9.1, рис. 5.9.7), что значительно превосходит показатели предыдущих лет.

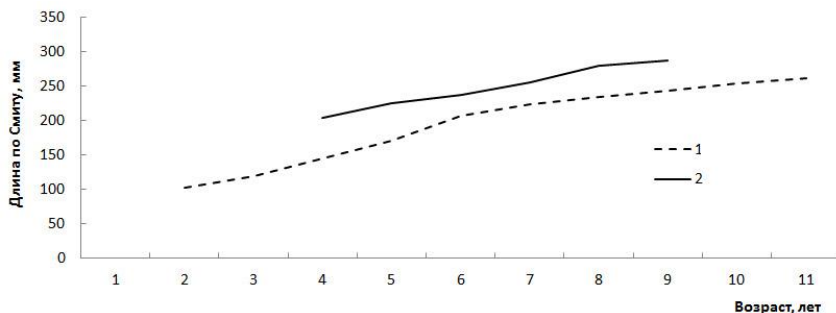


Рис. 5.9.5. Линейный (наблюденный) рост густеры в сетных уловах в 1950–1960-е гг. (1) и в 1990–2000-е гг. (2)

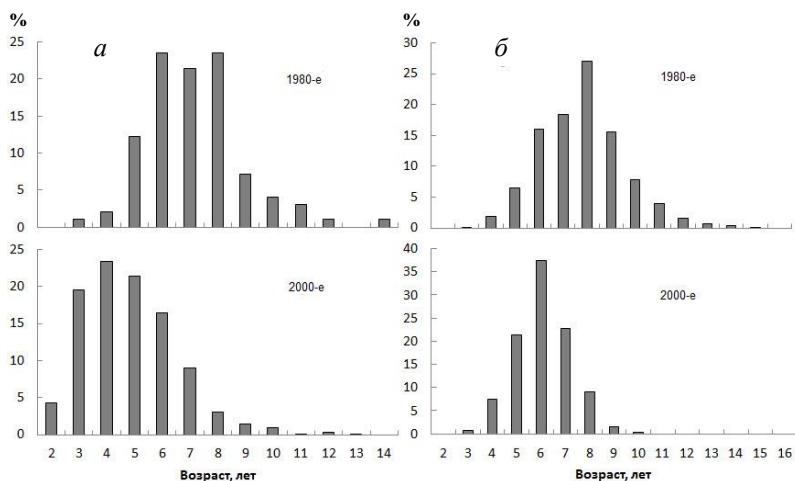


Рис. 5.9.6. Возрастной состав густеры в уловах учетным тралом (а) и сетями (б) в 1980-е и 2000-е гг.

Таблица 5.9.1. Доля молоди густеры в уловах мальковым неводом (прибрежье) и мальковым тралом (пелагиаль) в период с 1950-х по 2010-е гг.

Зона	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-е	2000-е	2010-е
Прибрежье	10.73	16.29	4.95	3.47	5.04	15.06	11.10
Пелагиаль	0.43	0.02	0.05	0.03	0.28	0.58	1.30

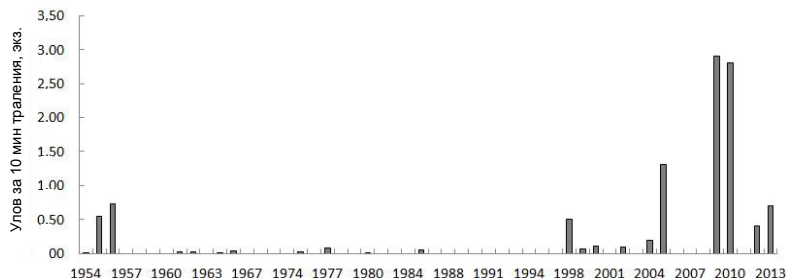


Рис. 5.9.7. Динамика уловов молоди густеры учетным мальковым тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1950-х по 2010-е гг.

Несомненное влияние на возрастную и размерную структуру учетных уловов оказал и промысел. Снижение доли старшевозрастных особей в сетных уловах в 2000-е гг. объясняется интенсификацией в этот период сетного лова леща, и, соответственно, крупной густеры, которая попадает в крупноячейные сети в качестве прилова. В результате из учетных сетных уловов исчезли возрастные группы 11+ ... 15+. При этом основу уловов вместо 8-летних особей составили 6-летние, увеличилась и доля особей в возрасте 3+ ... 4+.

Размножение. Густера размножается на заросшей литорали на тех же местах, что и лещ. Нерестится вдоль всего побережья водохранилища, где есть заросли макрофитов (прошлогодние остатки или свежие), в устьях и среднем течении малых рек. На нерест обычно подходит позже других фитофильных видов — в конце мая, иногда даже в начале июня, когда вероятность достижения высокого уровня воды заметно возрастает и, кроме того, уже появляется свежая водная растительность. Все это создает более благоприятные условия для нереста густеры по сравнению с такими видами, как лещ или синец, нерест которых проходит в конце апреля – начале мая.

Основу нерестового стада составляют особи в возрасте от 6 до 10 лет. Доля старших возрастных групп (12–14 лет) обычно не превышает 5%. В 1950–1960-е гг. плодовитость густеры колебалась от 23.9 до 158.0 тыс. икринок (Световидова, 1975). В 1990-е гг. ее плодовитость увеличилась и составила 34.9–174.5 тыс. икринок, в среднем 98 тыс. икринок (Современное состояние ..., 1997).

Питание. Пищей молодой густеры (1+ ... 3+) в Верхней Волге служили личинки хирономид, ракообразные, личинки ручейников, водяные клещи, личинки поденок, высшие растения, водоросли, олигохеты, водяные клопы, жуки и воздушные насекомые (Кулемин, 1944).

В настоящее время в Рыбинском водохранилище, в речных плесах и устьях притоков густера в основном питается моллюсками, которые составляют до 90% веса пищевого комка. По численности дрейссены составляет до 30%, личинки хирономид — до 57%. Другие животные: личинки ручейников, остракоды, мшанки, личинки рыб, а также растения имеют крайне небольшое значение (Болдина, 1960; Поддубный, 1963 а; Шамардина, 1975).

С возрастом спектр питания густеры меняется. При этом значение личинок хирономид снижается, а моллюсков, и в первую очередь дрейссены, повышается. Если у густеры размером 20–24 см личинки хирономид по количеству могут составлять до 70%, то у более крупных особей их доля не превышает 5%, а доля дрейссены, напротив, возрастает с 10 до 80%. Таким образом, густера, как и плотва, после вселения и натурализации в Рыбинском водохранилище дрейссены, в значительной степени перешла на питание этим моллюском.

Возрастные изменения в питании густеры на участках с остатками затопленного леса менее выражены. Здесь крупные особи продолжают потреблять зоопланктон и личинок хирономид, которые доминируют в пищевом комке по весу. Доля моллюсков невелика. Причина в том, что в отсутствие крупных древесных остатков друзды дрейссены располагаются на дне, а в погруженных лесах — в основном на вертикальных субстратах (вертикально стоящих остатках стволов). Густере, имеющей полунижний рот, легче потреблять дрейссену со дна, чем с вертикальных поверхностей.

Темп роста. Сравнение темпа роста густеры из уловов различными орудиями лова, показало, что между рыбами из сетных и неводных уловов имеются достоверные отличия (однофакторный дисперсионный анализ, $p < 0.05$) (рис. 5.9.12). При этом в младших возрастных группах особи из траловых и сетных уловов имели сходный темп роста, но достоверно отличались от особей из неводных уловов ($p < 0.05$). В старших же группах экземпляры из траловых и сетных уловов достоверно отличались друг от друга по темпу роста.

Внутрипопуляционная структура. Отмеченные выше различия в темпе роста становятся понятными, если предположить наличие у густеры пространственной дифференциации экологических форм, сходной с таковой у плотвы или окуня. При наличии подобной дифференциации отдельные экологические формы будут иметь различную доступность

для разных орудий лова. Прибрежная форма наиболее доступна для обловов закидными неводами. В сети, которые устанавливаются на затопленной пойме, в основном будет ловиться густера, обитающая на пойме с глубинами от 5 до 8 м. Траловые уловы представлены особями, которые питаются на дне и склонах русловых участков.

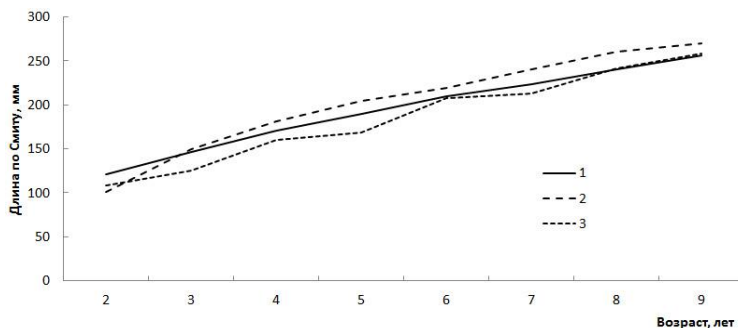


Рис. 5.9.12. Линейный (наблюденный) рост густеры из уловов разных учетных орудий лова. 1 — трал, 2 — сети, 3 — невод.

В отличие от плотвы, в популяционной структуре густеры, кроме прибрежной и пойменно-придонной, присутствует и русловая форма. Пойменно-придонная форма, как и у плотвы, является в основном моллюскоядной и имеет более высокий темп роста (рис. 5.9.12). Русловая густера облавливается в нагульный период только тралами и имеет более низкий темп роста. Самый низкий темп роста наблюдается у прибрежной густеры, имеющей самый широкий спектр питания.

В отличие от плотвы, у густеры есть русловая форма. Это обусловлено тем, что гидродинамические свойства тела и полунижний рот позволяют ей эффективно питаться бентосными организмами на русловых местообитаниях. По функциональным признакам, определяющим эффективность питания теми или другими кормовыми организмами, густера занимает промежуточное положение между лещом и плотвой. Это позволяет ей, с одной стороны, потреблять дрейссену более активно, чем лещ (Жохов, 2001; Shcherbina, Buckler, 2006), а с другой стороны — достаточно эффективно питаться инфауной на общих с ним кормовых биотопах, которые недоступны для плотвы, имеющей конечный рот и иную гидродинамику тела.

В неводных уловах густера встречается в возрасте до 11+. Ее спектр питания включает практически все виды кормовых беспозвоночных, встречающихся в заросшей литорали. Широкий спектр кормовых организмов, употребляемых густерой, позволяет ей удовлетворять свои пищевые потребности в литорали и на затопленной пойме до возраста 10+ ... 11+.

Различия в темпе роста густеры из уловов ставными сетями и тралом отметил В.Э. Беккер (1958), анализировавший материалы, собранные в 1954 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Судя по данным о расселении в водохранилище дрейссены, плес был полностью заселен этим моллюском к 1952 г. Следовательно, указанные различия в темпе роста можно было бы объяснить переходом облавливаемой сетями пойменно-придонной формы густеры на питание дрейссеной. Однако густера из сетных уловов переходит на активное питание этим моллюском при достижении длины 20 см в возрасте 7–8 лет. В то же время достоверные различия в темпе роста наблюдаются уже с возраста 4–5 лет при длине 15–17 см (рис. 5.9.12), т.е. переход густеры на активное питание этим моллюском, в отличие от плотвы, несколько не отражается на темпе ее роста (рис. 5.9.12). Очевидно, это связано с тем, что густера до перехода на питание дрейссеной хорошо обеспечена кормом за счет мягкого бентоса, который в изобилии встречается в колониях дрейссены (Перова, Щербина, 1998). Имея полунижний рот, пойменно-придонная густера выигрывает у плотвы конкуренцию за этот пищевой ресурс, а основной конкурент за мягкий бентос — лещ — избегает питаться на сильно минерализованных субстратах в колониях дрейссены (Малинин и др., 1983; Герасимов, Поддубный, 1999; Болотова, 2003).

Крупная густера из траловых уловов имеет более низкий темп роста, чем особи из сетных уловов. Очевидно, это связано с напряженными пищевыми отношениями между крупной густерой и лещом, совместно с которым она нагуливается на русловых участках.

Вывод о существовании трех экологических форм у густеры основан на косвенных признаках (возраст, темп роста). Морфологические, фенетические и прочие данные, подтверждающие наличие подобной внутривидовой дифференциации в популяции густеры Рыбинского водохранилища, пока отсутствуют.

Заключение. Популяция густеры Рыбинского водохранилища, как и популяции плотвы и синца, характеризуется высоким уровнем пополнения и относительно высокой численностью особей, составляющих промысловый запас. О стабильном состоянии популяции свидетельствуют такие структурные показатели, как динамика среднего возраста и средней длины особей в уловах. Заключение о том, что промысел в последние годы не лимитирует запасы густеры, подтверждается учетными уловами, которые растут начиная с 1990-х гг. Снижение доли старшевозрастных особей в сетных уловах 2000-х гг. объясняется интенсификацией в этот период сетного лова леща, и, соответственно, крупной густеры, которая попадает в крупнейшие сети в качестве прилова. В траловых уловах снижение доли старшевозрастных особей менее выражено.

5.10. КАРАСЬ

Серебряный карась *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) до заполнения Рыбинского водохранилища был широко распространен в надпойменных и пойменных озерах, расположенных на территории планируемого затопления, составляя в промысловых уловах 0.6%. После заполнения водохранилища карась нашел в водохранилище благоприятные условия. В 1948 г. его доля в неводных уловах в северной части Рыбинского водохранилища составила всего 0.1%, а в 1950 г. — 0.25%, в сетных — 5.66%. По всему Рыбинскому водохранилищу в период с 1945 по 1948 гг. его доля в уловах колебалась от 0.1 до 0.4% (Васильев, 1955).

Многие авторы в этот период указывали на тенденцию к увеличению запасов карася в Рыбинском водохранилище (Васильев, 1950 *a, б*; Васильев, 1955; Ключарева, 1960; Световидова, 1960). При этом его слабое использование промыслом объяснялось тем, что основные места обитания карася были приурочены к участкам затопленного леса и кустарника, где применение неводных ловушек невозможно, а ставных сетей ограничено. Так, анализируя ситуацию с промыслом карася, Л.И. Васильев (1950 *a*) писал, что его вылавливают в незначительном количестве исключительно из-за непригодности тех орудий лова, которые до последнего времени применялись на водохранилище. При этом он ссылаясь на небольшой опыт применения ловушек вентерного типа в 1947 г. в колхозе «Новая жизнь», который показал наличие значительных скоплений этих рыб в залитом мелколесье и других подобных местах. На этом основании было сделано заключение о том, что карась в тот период имел в водохранилище достаточный промысловый запас и были все основания говорить о дальнейшем его увеличении (Васильев, 1950 *a, б*).

В научно-исследовательских уловах в первые годы существования водохранилища карась был представлен немногочисленными экземплярами в возрасте от 4-х до 8-годовалых (Васильев, 1950 *б*). Размеры вылавливаемого карася в сборах 1949–1952 гг. колебались от 13 до 37 см, в среднем в 1950 г. — 27.3 см (891 экз.), в 1951 г. — 27.3 см (561 экз.) (Световидова, 1960).

В 1960-е гг. у исследователей уже не встречается упоминаний о наличии значительных запасов карася и тенденции их увеличения. В работе А.А. Световидовой (1975) отмечено, что карась в северной части Рыбинского водохранилища встречается в очень небольших количествах, большей частью в заливах и районах бывших затопленных лесов. В эти годы было исследовано всего 47 особей. Размеры карася варьировали от 12 до 33 см, масса — от 85 до 1450 г, возраст — от 2+ до 9+. При этом указывалось, что темп роста карася по отношению к сборам 1949–1952 гг. понизился.

Причина снижения темпа роста карася очевидна. Именно в этот период произошло разрушение остатков затопленного прибрежного леса — основного местообитания карася. Как отмечено выше, условия питания карася, обитающего в затопленных лесах, значительно лучше, чем в их отсутствии (Ключарева, 1960). Соответственно, разрушение этих местообитаний негативно сказалось на условиях нагула карася и, как следствие, на темпе его роста.

На популяции карася негативно сказалось и то, что вместе с остатками затопленного леса практически исчезла зарастаемая макрофитами литораль. Отсутствие убежищ в виде зарослей водной растительности значительно увеличило доступность его молоди для многочисленных хищников Рыбинского водохранилища.

Усугубило ситуацию резкая сработка водохранилища зимой 1957/58 г. до уровня ниже проектной отметки. Это привело к массовой гибели карася на местах зимовки (Ильина, Гордеев, 1972). После этого численность карася в водохранилище резко упала, хотя в небольшом количестве он продолжал встречаться. Так, в 1960-е гг. в период нереста в сетных уловах отмечались единичные половозрелые особи с размерами от 21 до 28,5 см, массой от 225 до 670 г и в возрасте от 2+ до 5+ при соотношении самок и самцов 1:2. В 1980-е гг. отлавливались единичные особи с размерами от 25 до 44 см, массой от 440 до 815 г и в возрасте от 4+ до 6+ при соотношении самок и самцов 1:4.

В промысловой статистике карась появился с 1995 г., а возрастание численности карася в Рыбинском водохранилище было отмечено с 2005 г. Одновременно стали быстро расти промысловые уловы этого вида (рис. 5.10.1). В 2000-е гг. карась стал круглогодично встречаться и в сетных исследовательских уловах. В 2005 г. карась впервые за все время проведения исследований был отмечен в улове донного трала. В сентябре на русловом участке были одновременно пойманы самец длиной 150 мм, массой 73 г, возрастом 1+ (на III стадии зрелости) и самка длиной 245 мм, массой 295 г, в возрасте 3+ (также на III стадии зрелости).

Во второй половине 2000-х гг. в сетных исследовательских уловах отмечались особи 9 возрастных групп (рис. 5.10.2). Соотношение самцов и самок в этом период составляло 1:4. В уловах доминировали самцы в возрасте 4+ ... 5+ и самки в возрасте 7+ ... 8+. Предельный возраст самцов в уловах составлял 8+, а самок — 9+. Только до возраста 5+ соотношение полов было близко к 1:2, в возрастных группах старше 5+ количество самцов резко снижалось. В возрасте 9 лет самки достигали длины (по Смиуту) 355 мм и массы — 1370 г (табл. 5.10.1).

Самая крупная особь, зарегистрированная в исследовательских уловах ИБВВ РАН, имела размеры 383 мм и массу 1635 г.

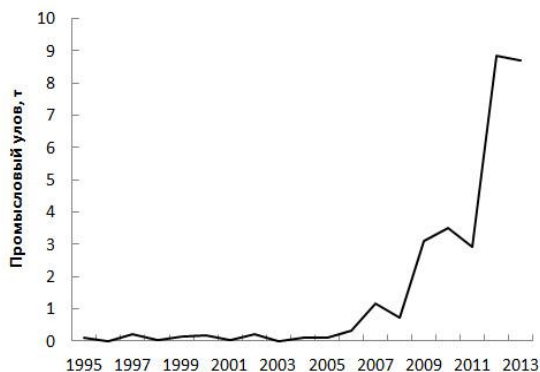


Рис. 5.10.1. Динамика промысловых уловов карася в Рыбинском водохранилище в период с 1955 по 2013 гг.

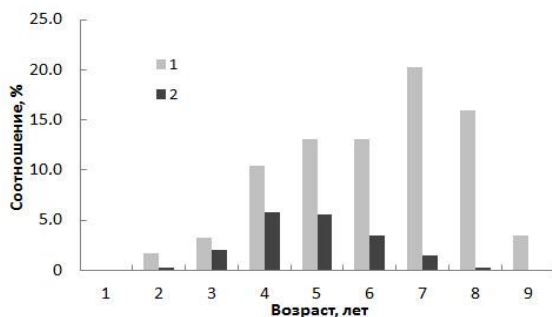


Рис. 5.10.2. Возрастной состав самок и самцов карася из сетных уловов в 2000-х гг. 1 — самки, 2 — самцы.

Таблица 5.10.1. Наблюдаемый рост карася Рыбинского водохранилища

Возраст, лет	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина, мм	221	231	259	282	302	318	334	355
Масса, г	273	356	498	635	783	939	1103	1320

В 2000-е гг. сеголетки карася ни разу не были отмечены при исследовательских обловах на мелководьях, поскольку места их обитания ограничены участками литорали с высокой плотностью зарослей на устьевых участках притоков и заросших заостровных участках. За пределами зарослей макрофитов регулярно ловятся особи начиная с

возраста 2+, достигшие средней длины 221 мм и массы 272 г. При таких размерах они становятся недоступными для массовых хищников Рыбинского водохранилища.

Темп роста карася в 2000-е гг. оказался самым высоким за все периоды относительно высокой численности его популяции (рис. 5.10.3). Очевидно, сказывается потепление климата. Самый низкий темп роста был отмечен в 1960-е гг. в связи с разрушением мелководных местообитаний с остатками затопленного леса.

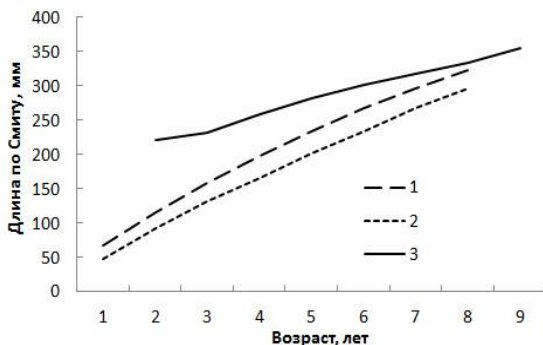


Рис. 5.10.3. Наблюдаемый линейный рост карася в траловых уловах в 1950-е (1), в 1960-е (2) и в 2000-е (3) гг.

Нерест. Как и в 1950-е гг. (Васильев, 1950 *a*), в 2000-е гг. карась использует для нереста глубоко вдающиеся заливы, заостренные пространства и заросшие участки в устьях притоков. У карася порционный нерест. Данные о числе порций отсутствуют. Сведения о его плодовитости приводятся только в работе А.А. Световидовой (1975). Результат анализа единственной особи длиной 192 мм, массой 282 г в возрасте 4+ показал, что ее абсолютная плодовитость была равна 33 тыс. икринок. Все особи в уловах в возрасте 2+ были половозрелыми.

Питание. Достаточно подробно питание карася Рыбинского водохранилища в 1950-е гг., т.е. до его практически полного исчезновения, было исследовано О.А. Ключаревой (1960). Пищевой комок карася Рыбинского водохранилища складывается из зоопланктона прибрежных зарослей (с преобладанием в нем представителей сем. Chydoridae, *Simocephalus vetulus* и *Sida crystallina*) и личинок Chironomidae. Значение растительности и детрита в питании намного меньше (Ключарева, 1960). Пища мелкого карася (10—14 см) состоит из мелких личинок Chironomidae и мелких зарослевых рачков (*Alona* и *Chydorus*). С возрастом увеличивается значение в пище Mollusca, *Asellus aquaticus*, *Corixa dentipes* и из зарослевых рачков — *Eurycerus lamellatus*. Роль

личинок Chironomidae, ручейников, макрофитов и прочих зарослевых рачков, за исключением *Eurycercus lamellatus*, уменьшается (Ключарева, 1960).

Максимум потребления пищи приходится на июль, что и обусловливает одновышинный характер кривой индексов наполнения в течение нагульного сезона (рис. 5.10.4). Во вторую половину нагульного сезона (начиная с августа) интенсивность питания карася идет на убыль, что сопровождается падением значений индексов наполнения, ростом процента пустых кишечников и сужением пищевого спектра, в котором основную роль начинает играть растительный детрит.

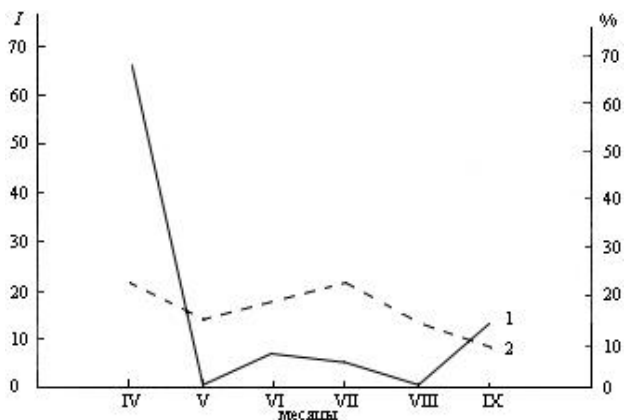


Рис. 5.10.4. Сезонная динамика питания карася Рыбинского водохранилища (Ключарева, 1960). 1 — доля пустых кишечников, 2 — индекс наполнения кишечника (I).

Сравнение питания карасей, пойманных среди обширных в то время затопленных лесов и карасей, отловленных на открытых участках, показало, что индексы наполнения у одновозрастных особей одного и того же пола были выше в районах затопленных лесов. Из этого делается вывод (Ключарева, 1960), что в весенне-летний сезон в затопленных лесах караси питаются активнее, чем за их пределами. О.А. Ключаревой (1960) приводятся значения так называемых «коэффициентов упитанности» карасей. Эти показатели у карасей, обитающих в затопленных лесах, также оказались выше.

Следовательно, в период нагула караси Рыбинского водохранилища находили более благоприятные кормовые условия на территории затопленных лесов.

Закключение. Карась относится к числу видов (линь, белоглазка, красноперка и т.д.), биология которых в Рыбинском водохранилище

изучена относительно слабо, поскольку период их существования в водохранилище был коротким и составлял около 10–15 лет после его заполнения. Затем следовал длительный период практически полного отсутствия.

Повышению численности карася Рыбинского водохранилища в 2000-е гг. способствовало относительное увеличение степени зарастания литорали, потепление климата и, очевидно, снижение численности хищников, подвергающихся интенсивному давлению промысла. Кроме того, численность карася лимитируют ограниченные площади зарастаемых макрофитами мелководий, обеспечивающих его ранней молодежи защиту от хищников. То, что основу исследовательских уловов в 2000-е гг., как и 1950-е гг. (Васильев, 1950 *a*), составляют половозрелые особи (от 5+ до 8+), указывает на слабое использование запасов карася промыслом и благоприятные перспективы существования и развития популяции карася.

5.11. ЧЕХОНЬ

Чехонь *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758), имевшая широкое распространение в Верхней Волге и большой удельный вес в речном промысле — до 10–15% общего вылова рыбы (Кулемин, 1944), в первые годы после заполнения Рыбинского водохранилища обладала достаточной для массового размножения численностью производителей. Поэтому численность популяции вида в водохранилище сразу же начала повышаться (Васильев, 1955). Основными местообитаниями чехони в первое время оставались участки речных плесов, сохранившие более высокую проточность (Поддубный, 1958 а, 1971). Однако уже к концу 1940-х гг. она стала образовывать промысловые скопления в речных плесах, а в 1950-е гг. широко распространилась в озерной части водохранилища, в юго-западном и юго-восточном секторе водоема, на выходе из Моложского плеса и в ряде мест на границах затопленных лесов в прирусловых районах Центрального плеса.

К этому времени относится начало активного промыслового освоения чехони (Поддубный, 1971) (рис. 5.11.1). Максимальные уловы были отмечены во второй половине 1950-х гг. (230–260 т, или 5.6–6.0% от общего вылова). Основу уловов составляли особи в возрасте от 5+ до 8+, всего в уловах встречались особи 13 возрастных групп (рис. 5.11.2). В 1950-е гг. наблюдались и самые высокие биологические показатели особей: увеличилось темп их роста и жирность (рис. 5.11.3).

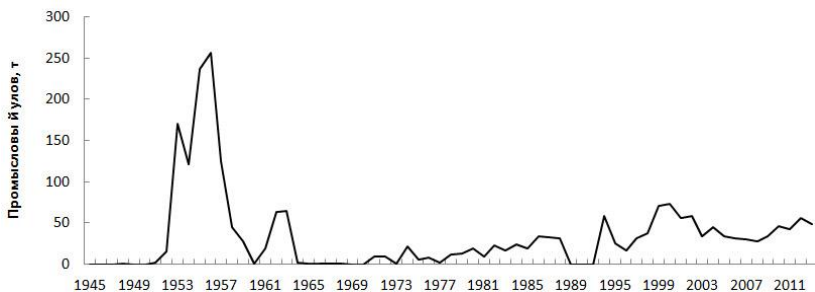


Рис. 5.11.1. Динамика промысловых уловов чехони в Рыбинском водохранилище в период с 1945 по 2013 гг.

В 1960-е гг. воздействие промысла привело к снижению запасов до чрезвычайно низкого уровня, при котором годовой вылов колебался от 0 до 1.5 т (рис. 5.11.1). Наблюдалось значительное омоложение популяции (рис. 5.11.2). Помимо снижения запасов, на объемы добычи значительное влияние оказало перераспределение чехони. Основная

доля промыслового вылова приходилась на сетные уловы на пойме с глубинами 4–8 м.

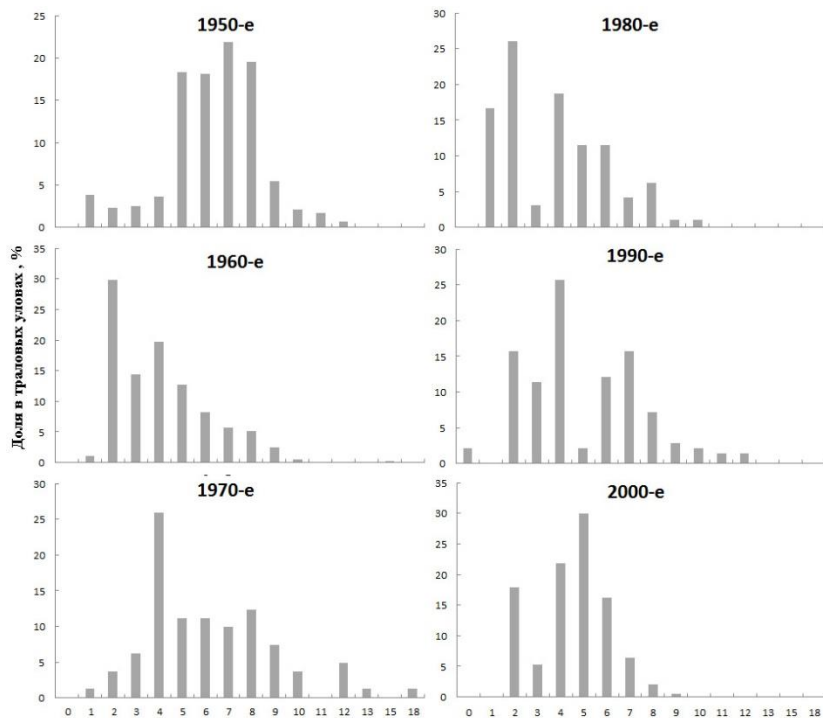


Рис. 5.11.2. Возрастной состав чехони в траловых уловах на Рыбинском водохранилище в разные годы.

В результате разрушения затопленных лесов на мелководьях водохранилища чехонь, являясь активным хищником, переместилась на русловые участки водохранилища, где сформировались пелагические скопления молоди. Об этом свидетельствуют уловы учетным трапом в 1960-е и 1970-е гг. (рис. 5.11.4).

В 1970-е гг. отмечено значительное «старение» популяции чехони. Причиной тому стало отсутствие в 1960-е и 1970-е гг. урожайных поколений у этого вида. Разрушение затопленных лесов привело к резкому увеличению размыва ложа водоема и трансформации взвешенных частиц с последующим их осаждением в зонах возвратно-поступательных и циркуляционных перемещений водных масс (Зиминова, Курдин, 1968), где проходил нерест чехони. Видимо, увеличение гибели икры от заиления, имевшей место даже в наиболее благоприят-

ный период (Поддубный, 1958 б), привело к снижению эффективности воспроизводства популяции в эти годы, что позднее определило и падение ее численности.

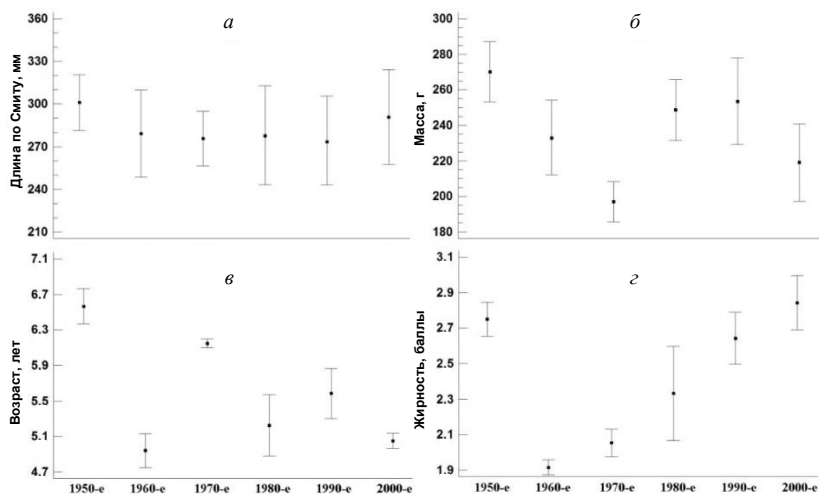


Рис. 5.11.3. Динамика длины (а), массы (б), возраста (в) и жирности (г) чехони в траловых уловах на Рыбинском водохранилище в разные годы.

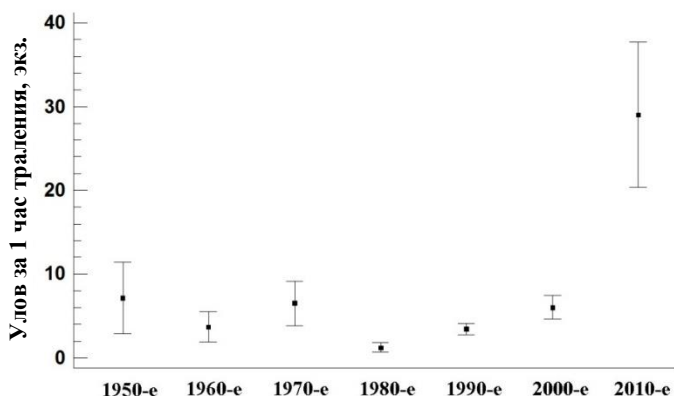


Рис. 5.11.4. Динамика уловов чехони (на усилие) учетным донным тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1950-х по 2010-е гг.

А.Г. Поддубный (1971), однако, считал, что это снижение — явление временное, поскольку активный процесс трансформации мелководий к началу 1970-х гг. в основном заканчивался, что должно было привести к улучшению условий воспроизводства чехони.

Заметное увеличение промысловых уловов чехони началось с 1980-х гг. ($b = 0.60 \pm 0.07$; $r = 0.79$; $p < 0.01$) (рис. 5.11.1, 5.11.5).

С 1980-х гг. начинается увеличение уловов чехони учетным донным тралом ($b = 0.70 \pm 0.09$; $r = 0.61$; $p < 0.001$) (рис. 5.11.4) и учетным мальковым тралом ($b = 1.1 \pm 0.4$; $r = 0.45$; $p < 0.01$) (рис. 5.11.6). Это указывает на увеличение численности популяции, обусловленное улучшением условий воспроизводства.

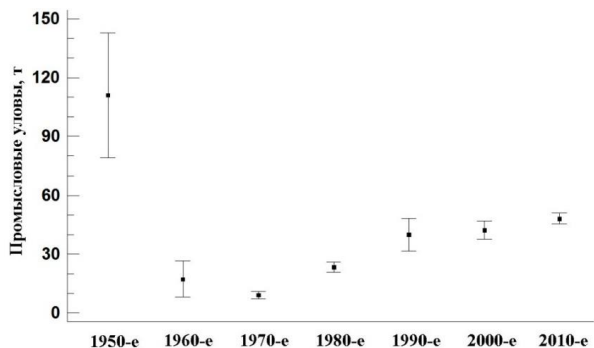


Рис. 5.11.5. Динамика промысловых уловов чехони в Рыбинском водохранилище в период с 1950-х по 2010-е гг.

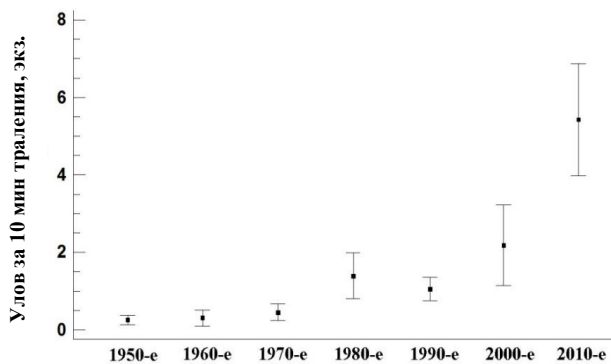


Рис. 5.11.6. Динамика уловов молоди чехони (на усилии) учетным мальковым тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1950-х по 2010-е гг.

Это сказалось и на возрастной структуре популяции: если в 1950-е и 1970-е гг. в уловах доминировали особи в возрасте от 5+ до 8+, то начиная с 1980-х гг. на фоне стабильного увеличения промысловых уловов в учетных траловых уловах доминировали особи в возрасте от 2+ до 5+, а возрастной ряд состоял из 11–13 возрастных групп.

Размножение. По особенностям размножения и развития чехонь следует отнести к речным пелагофилам. Стадо рыбинской чехони сформировалось на базе тех рыб, которые существовали в реках Волге, Шексне и Мологе до зарегулирования их стока. С образованием водохранилища озерного типа стадо чехони не только не исчезло, но даже значительно увеличилось, несмотря на изменившиеся условия размножения и развития ее икры.

Основные нерестилища чехони находятся на значительном удалении от берегов, в зонах со сложной гидродинамикой, обусловленной взаимодействием стоковых и ветровых течений, что обеспечивает точность, необходимую для нормального развития пелагической икры. Наиболее эффективно нерест происходит в юго-западном и юго-восточном секторе главного плеса и в речных плесах, в районах, которые совпадают с основными местообитаниями чехони на русловых участках водохранилища (рис. 5.11.7).

Таким образом, с образованием водохранилища озерного типа в междуречье Волги, Шексны и Мологи стадо речной чехони нашло благоприятные условия для своего существования. Изменение экологических условий привело к изменению и некоторых особенностей биологии этого вида. Произошли изменения в характере эмбрионально-личиночного развития. Появились черты, несвойственные рыбам, развитие икры и личинок которых происходит в реке на течении. Со времен развития в толще речного потока (полупелагофильный тип развития) у чехони Рыбинского водохранилища сохранилось большое перивителлиновое пространство, но в связи с изменившейся экологией развития у личинок появилась стадия покоя, характерная для развития многих рыб, причем более глубокая, чем у родственных чехони других карповых рыб. Так, по наблюдениям В.М. Володина (1966) за эмбриональным развитием чехони, после выклева личинки через короткие промежутки времени поднимаются к поверхности воды и снова опускаются на дно. Затем периоды движения становятся все короче и короче, постепенно все личинки опускаются на дно и лежат там неподвижно. В отличие от других карповых, например от леща, в этом состоянии они почти не реагируют на внешние механические раздражители. Этот период покоя длится у личинок чехони до тех пор, пока у них не возникнет потребность в питании внешним кормом. Тогда личинки начинают всплывать к поверхности воды и наполнять плавательный пузырь. После его наполнения личинки начинают вести активный образ жизни.

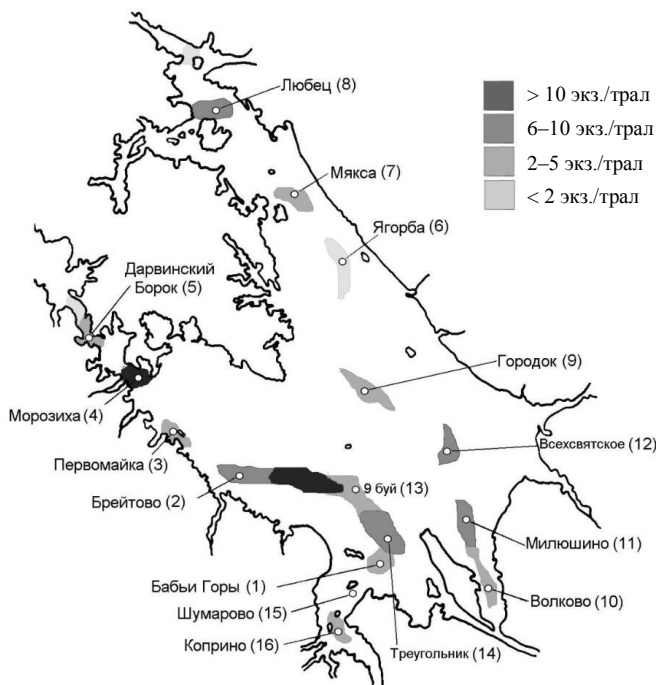


Рис. 5.11.7. Средние многолетние уловы (экз. за 1 час траления) чехони учетным донным тралом на различных участках Рыбинского водохранилища. Подписи на рисунке — названия и номера станций контрольных тралений.

Такое поведение личинок после выклева в корне отличается от поведения, описанного С.Г. Крыжановским (1940) для икры чехони, развивающейся в русле Волги. По его наблюдениям, личинки чехони после выклева то спокойно лежат на дне, то через короткие промежутки времени начинают быстро плавать и снова ложатся на дно, и такая смена периодов покоя и активности продолжается до наполнения плавательного пузыря. По его мнению, причина такого поведения в том, что в Волге икра чехони развивается главным образом на глубине, где аэрация хуже, чем в толще воды и велика вероятность гибели личинок от недостатка кислорода.

В Рыбинском водохранилище преобладают широкие сравнительно мелководные плесы. Насыщение воды кислородом у дна и поверхности фактически одинаковое, особенно при волнении, которое во время нереста чехони бывает очень часто. По мнению В.М. Володина (1966), в подобных условиях пребывание личинок на дне в стадии по-

коя снижает вероятность негативного воздействия неблагоприятных физических факторов.

Питание. В питании молоди чехони размером от 40 до 150 мм были обнаружены доминирующие виды планктонных ракообразных, имаго, куколки и личинки хирономид. Рыба в составе содержимого вскрытых экземпляров не отмечена (Иванова, 1961).

Спектр питания половозрелой чехони Рыбинского водохранилища очень широк (Иванова, 1961). В ее кишечниках встречаются организмы, относящиеся к самым различным группам и обитающие в разных экологических условиях, например, планктонные ракообразные из открытой и прибрежной частей водохранилища, бентосные личинки хирономид, типично наземные, случайно попавшие на поверхность воды (жуки, двукрылые и др.) и водные насекомые, живущие в зарослях (водолюбы, плавунцы). Из рыб наряду с пелагическими формами (корюшка, синец, в 2000-е гг. — черноморско-каспийская тюлька) в пище чехони встречается и придонная форма — ерш. Это свидетельствует о большой пищевой пластичности чехони. Наиболее предпочитаемыми являются планктонные ракообразные *Daphnia longispina*, *Bythotrephes longimanus* и *Leptodora kindtii*; имаго и куколки хирономид; молодь плотвы, судака и ерша.

Наиболее значительна в питании чехони доля рыбной пищи (Иванова, 1961). В содержимом кишечника чехони были обнаружены корюшка (с начала 2000-х гг. — тюлька), синец, чехонь, плотва, судак, окунь и ерш. Значение отдельных видов рыб в пище чехони изменяется по месяцам. В мае она питается преимущественно плотвой (максимум во 2-ю декаду — 18% по встречаемости и 77% по количеству). В июне роль плотвы снижается (9% встречаемости в 1-ю декаду). Со 2-й декады июня чехонь начинает поедать сеголетков судака и окуня. В 3-ю декаду июня наблюдается максимум питания чехони судаком (80%) и окунем (21%). В июле значение молоди судака и окуня снижается и чехонь переходит на потребление ерша. Максимум падает на 2-ю декаду июля (54%) и 3-ю декаду августа (45%). В течение осенних месяцев (август и сентябрь) ерш становится основой рыбного питания чехони.

Таким образом, разнообразие пищевого спектра чехони с преобладанием в нем по удельному весу рыбных объектов в течение всего нагульного периода, вероятно, является одной из причин быстрого роста и высокой жирности чехони Рыбинского водохранилища.

Заключение. После разрушения прибрежных затопленных лесов существенно изменились условия нереста и питания чехони, что привело к негативным последствиям в состоянии её популяции в 1960–1970-е гг. Окончание периода активной трансформации мелководий

привело к улучшению условий нереста, а формирование плотных пелагических скоплений из молоди и мелких видов рыб способствовало улучшению кормовых условий чехони.

Омоложение популяции, наблюдаемое в последнее десятилетие, обусловлено не столько воздействием промысла, сколько улучшением условий нереста, что способствовало появлению ряда урожайных поколений чехони.

В последние годы существенно повысились промысловая нагрузка на популяцию чехони Рыбинского водохранилища, но это пока не привело к последствиям, наблюдаемым в популяциях коммерчески ценных видов рыб.

5.12. ПЛОТВА

Плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) до образования Рыбинского водохранилища встречалась во всех водоемах затопления и имела промысловое значение (Кулемин, 1944). Данные о ее численности в тот период отсутствуют (Васильев, 1955). После образования водохранилища популяция плотвы сформировалась и достигла высокой численности на 4–5 году существования водоема, т.е. в 1945–1946 гг. (Поддубный, 1971). Промысловое освоение запасов плотвы началось в первые годы посредством интенсивного прибрежного неводного лова. В период с 1945 по 1951 гг. ее доля в промысловых уловах составляла 13–16%. Позднее, после перехода на лов крупноячейными сетями и ориентации промысла на преимущественное использование стад леща и судака, достигших в 1950-х гг. высокой численности, значение плотвы как промыслового объекта снизилось и уловы упали до 357 ± 72 т (3.7%) (рис. 5.12.1). Основные ее местообитания располагались в прибрежной мелководной зоне. Устойчивые скопления плотвы обнаруживались только в устьях мелких рек, в зоне торфяных массивов и в прибрежных затопленных лесах. На открытых участках водохранилища скопления плотвы отсутствовали, в траловых уловах попадались разноразмерные особи в количестве 15–20 экз. за 1 час траления (рис. 5.12.2).

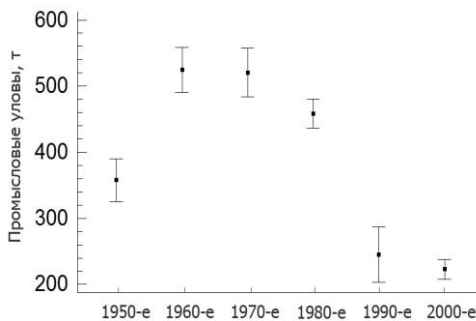


Рис. 5.12.1. Промысловые уловы плотвы (т).

К началу 1960-х гг., когда участки мелководий, занятые затопленным лесом, исчезли, местообитания плотвы сильно сократились. Однако в этот период произошло вселение в водохранилище моллюска *Dreissena polymorpha*, что способствовало появлению крупной быстрорастущей моллюскоядной плотвы, освоившей удаленные от берега местообитания, где сформировались обширные колонии *D. polymorpha*. Численность этой плотвы быстро увеличивалась, что сразу же сказалось на промысловых уловах, величина которых в 1960-е

и 1970-е гг. доходила до 520 ± 80 т. Этому в значительной степени способствовало и снижение запасов, а соответственно, и уловов более ценных видов рыб – леща, судака и щуки. Однако в 1980-е гг., когда запасы этих видов восстановились, снова последовало уменьшение уловов плотвы ($b = -14.1$; $r = -0.83$; $p < 0.01$), а в 2000-х гг. они упали до минимальной за все время существования водохранилища величины — 214 ± 27 т. При этом средний процент освоения промысловых квот на вылов плотвы составил около 70%. Например, в 2008 г. квота была освоена всего лишь на 39%. Только в 2009–2010 гг. наметилась тенденция к увеличению вылова в связи со значительным снижением запасов и, соответственно, уловов более ценных видов.

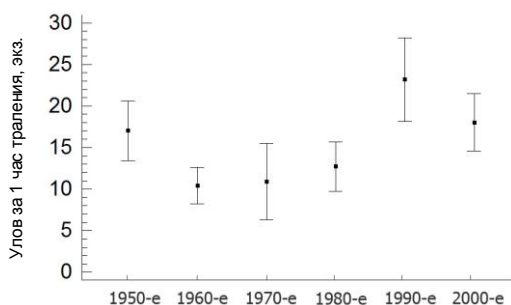


Рис. 5.12.2. Уловы плотвы учетным тралом (экз.).

Наблюдаемое снижение уловов плотвы не связано со снижением ее запасов. На это указывает увеличение значений популяционных показателей в траловых, неводных и сетных уловах, свидетельствующее о накоплении в популяции крупных старшевозрастных особей. Снижение этих показателей в 1990-е гг. связано с появлением ряда высокоурожайных поколений, когда средняя численность молоди плотвы даже на несвойственных ей русловых местообитаниях достигала в уловах мальковым тралом 20–50 экз. за 10 мин траления, при средней многолетней 7 ± 4 экз. (рис. 5.12.3). В настоящее время в прибрежных местообитаниях плотность молоди плотвы колеблется от 0.2 до 1.8 экз./м³, а ее доля в уловах мальковой волокушей в течение всего сезона составляет 24–32%.

Увеличение запасов плотвы подтверждается наблюдаемым с 1980-х гг. повышением уловов учетным тралом ($b = 0.1$; $r = 0.47$; $p < 0.05$) (рис. 5.12.2). При относительно высокой промысловой нагрузке плотва практически не встречается на несвойственных ей русловых местообитаниях, и в траловых уловах, как правило, попадает единично. Однако при снижении промысловой нагрузки и увеличении численности плотва начинает встречаться повсеместно, в том

числе и на глубоководных участках акватории. Соответственно, увеличивается и ее доля в траловых уловах. Этим обусловлен зеркальный характер кривых динамики промысловых уловов и уловов учетным тралом (рис. 5.12.1 и 5.12.2).

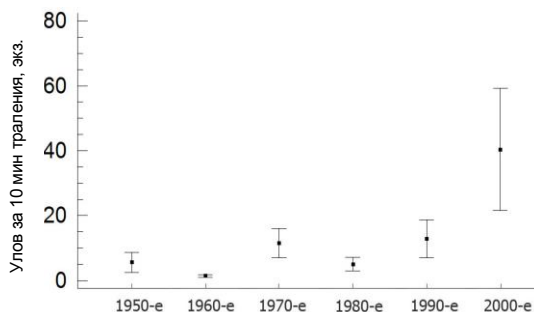


Рис. 5.12.3. Динамика уловов молоди плотвы учетным мальковым тралом.

Размножение. Плотва — вид, гораздо менее требовательный к качеству нерестового субстрата, чем, например, лещ (Современное состояние ..., 1997). Этим объясняются отмеченные у плотвы самые низкие коэффициенты вариации ежегодной численности пополнения (от 10 до 20%). Кроме того, так же, как и у леща, одним из основных по степени влияния на урожайность пополнения факторов для плотвы является температура (Герасимов, Поддубный, 2000). Поэтому на фоне общего потепления воды в бассейне Рыбинского водохранилища, наблюдаемого в 2000-е гг. (Литвинов и др., 2012), урожайность пополнения плотвы значительно увеличилась (рис. 5.12.3).

Нерест у рыбинской плотвы начинается в конце апреля, когда половозрелые особи подходят на нерестилища, расположенные в прибрежье, а также в нижнем и среднем течении притоков. Основу нерестового стада составляют рыбы от 6 до 11 лет. Нерест обычно начинается при температуре воды 12–17°C (Современное состояние ..., 1997). Плотва относится к типичным фитофилам, откладывает икру на затопленную мягкую растительность. Средняя многолетняя абсолютная плодовитость плотвы Волжского плеса, в зависимости от длины тела, составляет от 6.7 до 56.8 тыс. икринок. Быстрорастущие самки из открытых участков более плодовиты, чем тугорослые прибрежные (Володин, 1963, 1990).

Видовой статусе и филогенетическом положении плотв рода *Rutilus* Рыбинского водохранилища. Рыбы рода *Rutilus* — одни из самых распространенных и многочисленных видов ихтиофауны России. В водоемах Европейской России род *Rutilus* представлен следую-

щими таксонами: обыкновенной плотвой *R. rutilus* (L), воблой *R. caspicus* (Yakovlev 1870), таранью *R. heckelii* (Nordmann 1840), а также вырезубом *R. frisii frisii* (Nordmann 1840) и кутумом *R. f. kutum* (Kamensky, 1901) (Берг, 1949; Решетников и др., 1997; Богущая, Насека, 2004). Заметим, что систематическое положение перечисленных таксонов дискуссионно (Атлас рыб ..., 2003 а; Богущая, Насека, 2004; Kotlik et al., 2008). Все перечисленные виды, за исключением вырезуба, обитают в бассейне Каспийского моря, в том числе и в бассейне Волги. Если, согласно Бергу (1912), вобла, обитающая преимущественно в Каспийском море, поднималась по Волге до Саратова, то распространение обыкновенной плотвы *R. rutilus* охватывает весь бассейн Волги от дельты до верховий (Берг, 1912; Атлас рыб ..., 2003). Таким образом, в Верхней Волге предполагалось наличие лишь обыкновенной плотвы.

Проведенные в конце XX в. исследования фенетического разнообразия популяций плотвы *R. rutilus* sensu lato говорили о более сложной подразделенности популяционной системы обыкновенной плотвы даже в пределах Волжского бассейна (Касьянов и др., 1982; Мироновский, Касьянов, 1987). Выполненные недавно работы по молекулярной филогении рыб рода *Rutilus* охватывали в основном европейские популяции (Ketmaier et al., 2008; Larmuseau et al., 2009). Отдельные пробы с территории России давали неоднозначные результаты, которые требовали проверки и уточнения. Начатые нами молекулярно-генетические исследования филогенетической структуры комплекса *R. rutilus* водоемов Европейской России показали, что картина взаимоотношений разных филогенетических линий и их распространение отличаются от широко принятой точки зрения. Здесь мы анализируем видовую принадлежность плотвы Рыбинского водохранилища и ее филогенетическое положение с применением методов молекулярно-генетического анализа.

В качестве молекулярно-генетического маркера выбран фрагмент цитохрома *b* митохондриальной ДНК. Цитохром *b* является кодирующей последовательностью мтДНК и традиционно используется как для анализа межвидовых отношений, так и для идентификации видов (Zardoya, Doadrio, 1999; Банникова, 2004). Он уже применялся при анализе взаимоотношений рыб рода *Rutilus* (Ketmaier et al., 2008; Kotlik et al., 2008; Larmuseau et al., 2009). Всего нами изучено 34 экземпляра трех таксонов рода *Rutilus* из девяти локальностей бассейнов Каспийского, Азовского, Белого и Балтийского морей; к нашим последовательностям цитохрома *b* исследуемых таксонов добавлены три последовательности из генбанка (<http://ncbi.nlm.nih.gov/>) из бассейнов Черного, Северного и Средиземного морей (табл. 5.12.1).

Таблица 5.12.1. Станции сбора материала и объем выборок

Станции	Бассейн	Выборка (экз.)	Географические координаты (или номер генбанка)
<i>Rutilus rutilus</i>			
1. Рыбинское вдхр., Ярославская обл.	Волга, Каспийское море	15	58°04' с.ш. 38°16' в.д.
2. р. Ветлуга, республика Марий Эл	Волга, Каспийское море	2	56°19' с.ш. 46°22' в.д.
3. р. Воря, приток Угры, Смоленская обл.	Ока-Волга, Каспийское море	3	55°15' с.ш. 35°04' в.д.
4. р. Чепца, приток Вятки, Пермский край	Кама-Волга, Каспийское море	2	57°44' с.ш. 53°37' в.д.
5. Пензенское вдхр. у г. Пензы	Сура-Волга, Каспийское море	2	53°01' с.ш. 45°22' в.д.
6. оз. Сол, Архангельская обл.	Северная Двина, Белое море	3	62°34' с.ш. 41°28' в.д.
7. оз. Тихое, Калининградская обл.	р. Светлогорка, Балтийское море	1	54°56' с.ш. 20°09' в.д.
8. р. Сазава, Чехия	Эльба, Северное море	1	NM560157*
9. Бассейн р. Дунай, Словения	Черное море	1	FJ025068*
10. р. Рона, Франция	Средиземное море	1	FJ 025072*
<i>Rutilus caspicus</i>			
11. Каспийское море, Азербайджан	Каспийское море	3	41°40' с.ш. 48°47' в.д.
<i>Rutilus heckelii</i>			
12. Ейский лиман, Краснодарский край	Азовское море	3	46°45' с.ш. 38°24' в.д.

* — данные взяты из генбанка <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

ДНК выделяли из тканей плавника, фиксированного в 96% этаноле, стандартным солевым методом (Aljanabi, Martinez, 1997). Для амплификации фрагмента цитохрома *b* использовали праймеры GluDg 5'-TGACTTGAARAACCAACGTTG-3' (Palumbi, 1996) и H16460 5'-CGAYCTTCGGATTAACAAGACCG-3' (Perdices, Doadrio, 2001). Параметры приготовления ПЦР-смеси и условия ПЦР амплификации заимствованы из работы Левина с соавт. (Levin et al., 2012). Полученные ПЦР-продукты были визуализированы в 1.5% агарозном геле, а затем очищены смесью для переосаждения ПЦР-продукта. Последова-

тельности нуклеотидов были секвенированы на автоматическом секвенаторе ABI3500 в соответствии с инструкцией производителя. Гомологичные участки последовательностей были выровнены с использованием пакета программ MEGA6 в соответствии с опубликованными в генбанке последовательностями цитохрома *b* (HM560157, HM560161, HM560157, FJ025068) (Ketmaier et al., 2008; Perea et al., 2010). Гаплотипы и позиции варибельных участков определены при помощи программы DNA Sequence Polymorphism v. 5.10.01. Длина выровненной первичной последовательности фрагмента цитохрома *b* в целом для выборки составила 1050 пар нуклеотидов (пн). Содержание нуклеотидов составило в среднем: А — 29.0 %, Т — 29.4 %, С — 25.7 %, G — 15.9%. 136 позиций были варибельными (12.95 %), 87 — парсимониинформативными (8.29%). Наиболее подходящей моделью эволюции согласно критерию Акаике (AIC), встроенному в пакет MEGA6, является модель TN93+G. Филогенетический анализ проводили методом максимального правдоподобия (Maximal likelihood), бутстрэп-поддержка рассчитана при 500 репликах. В качестве аутгруппы выбраны кутум *R. f. kutum* из бассейна Каспийского моря (номер последовательности в генбанке HM560161 — Perea et al., 2010) и итальянская плотва *R. aula* (HM560157 — Perea et al., 2010) из бассейна Средиземного моря.

Всего обнаружено 24 гаплотипа. Два гаплотипа широко распространены среди исследованной выборки (отмечены у восьми и шести особей), один гаплотип отмечен у трех особей, еще два гаплотипа отмечены каждый у двух особей, остальные гаплотипы были уникальными. Плотвы из Рыбинского водохранилища относятся к 13 гаплотипам, девять из которых свойственны только данному водоему. Гаплотипы плотвы Рыбинского водохранилища разделены на две группы (рис. 5.12.1): 12 гаплотипов входят в группу обыкновенной плотвы *R. rutilus* и 1 гаплотип (представленный одной особью) объединяется с понто-каспийскими плотвами и плотвой из Средней Волги (рис. 5.12.4). Кутум и итальянская плотва находятся в позиции аутгруппы.

Дивергенция между двумя филетическими линиями плотвы Волжского бассейна достаточно велика (почти 3% дивергенции, 100% поддержки бутстрэпа), что говорит о значительном уровне изоляции и принадлежности этих линий к разным видам. К группе *R. rutilus* относятся 14 из 15 изученных особей плотвы Рыбинского водохранилища, а также особи из бассейнов Белого, Балтийского, Северного морей, из верхнего Дуная (формально бассейн Черного моря), а также из р. Роны (Средиземноморский бассейн). Обыкновенная плотва *R. rutilus* была описана К. Линнеем в 1758 г. под родовым названием *Cyprinus* (Lin-

naeus, 1758) из озер Европы, более точно о типовой локальности не известно.

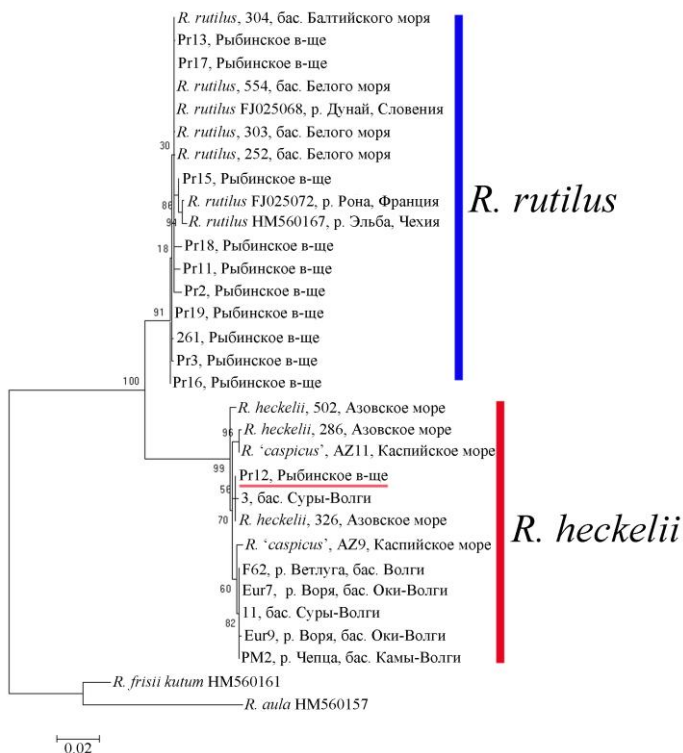


Рис. 5.12.4. ML-дерево филогенетических отношений выборок плотв рода *Rutilus* из Рыбинского водохранилища и сопредельных водоемов, оцененное по последовательностям цитохрома *b* (1050 п.н.). Бутстрэп-поддержка над ветвлением указана в % от 500 реплик, масштабная линейка отображает 2% дивергенции. Особь из Рыбинского водохранилища с гаплотипом тарани *R. heckelii* подчеркнута.

Филогенетическая линия понто-каспийских плотв (*R. heckelii*) включает большую группу гаплотипов, в которую входят вобла из Каспийского моря, тарань из Азовского моря и волжская плотва из Средней Волги (Ока, Ветлуга, Сура, Кама), а также один экземпляр из Рыбинского водохранилища. Подразделения между воблой и таранью или плотвой из Средней Волги внутри данной линии не обнаруживается. Поскольку тарань *R. heckelii* (Nordmann, 1840) была описана раньше воблы *R. caspicus* (Yakovlev, 1870), а генетические различия между

воблой и таранью по последовательностям цитохрома *b* находятся на уровне внутри- или межпопуляционного полиморфизма, то вобла должна быть синонимизирована с таранью *R. heckelii*.

Вторая находка нашего исследования связана с необыкновенно широким распространением понто-каспийских плотв (линия *R. heckelii*) вверх по Волге. Все изученные особи из бассейнов Камы, Суры, Ветлуги и Оки относятся к линии понто-каспийских плотв, а не к обыкновенной плотве *R. rutilus*. Распространение гаплотипов понто-каспийских плотв вверх по Волге достигает Рыбинского водохранилища, в котором, однако, преобладает обыкновенная плотва. Если принять во внимание, что в зоне Средней Волги пока не обнаружены гаплотипы обыкновенной плотвы, а в Верхней Волге (Рыбинское водохранилище) они являются доминирующими, то можно предположить, что совместная зона обитания двух видов находится в районе перехода от Верхней Волги к Средней. Насколько широка эта зона, существует ли интенсивная гибридизация между понто-каспийскими плотвами и обыкновенной плотвой, а также существуют ли фенотипические маркеры для этих групп, еще предстоит изучить.

Заметим, что наши данные о распространении гаплотипов тарани в бассейне Волги не являются первыми. О том же свидетельствует работа Лармусе с соавт. (Larmuseau et al., 2009), где гаплотип плотвы из р. Москвы у Звенигорода также был отнесен к группе *R. heckelii*. К сожалению, добавить этот гаплотип в наш набор выборок невозможно из-за его отсутствия в базе данных (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

Таким образом, в бассейне Волги обитают две филетические линии плотвы, дивергировавшие по цитохрому *b* на уровне самостоятельных видов: обыкновенная плотва *R. rutilus* и понто-каспийская плотва *R. heckelii*. Последний вид известен в отечественной литературе под названием тарань. Распространение тарани охватывало Азовско-Черноморский бассейн. Однако по данным молекулярно-генетического анализа *R. heckelii* включает в себя и воблу *R. caspicus*, а также плотв из Волги вплоть до верхнего ее течения. Распространение, популяционно-генетическую структуру этих двух широко распространенных видов в водоемах Европейской России и проблему их сосуществования в совместной зоне обитания, еще предстоит изучить.

Питание. Исследования, проведенные в 1949–1950 гг. О.А. Ключаревой (1960), показали, что до вселения *D. polymorpha* плотва размером до 12 см питалась в основном растительностью, личинками Chironomidae (50–59% по частоте встречаемости), ветвистоусыми рачками (64%), клещами (26–31%) и, в меньшей степени, веслоногими рачками (17.4–27.4%). Плотва длиной 12–14 см в большей степени исполь-

зовала в питании личинок ручейников (4 до 16%). У плотвы длиной 15–18 см основу питания составляли растения; роль личинок и куколок Chironomidae снижалась, но появлялись моллюски (6%), в основном *Sphaerium*, *Bithynia* и *Valvata*. Таким образом, в питании крупной плотвы основу составляла растительность. Кроме того, О.А. Ключарева (1960) отметила, что ранней весной и в конце лета плотва питалась главным образом растениями и детритом, при этом отмечалось большое количество пустых кишечника. На основании низких темпов роста ряд исследователей (Васильев, 1955; Мордухай-Болтовской, 1955; Ключарева, 1960 и др.) приходит к заключению о неблагоприятных для плотвы кормовых условиях в водоеме.

Процесс заселения Рыбинского водохранилища *Dreissena polymorpha* начался в 1950-е гг. В 1961 г. она уже появилась в Моложском плесе (Митропольский, 1963). В период 1960–1965 гг. плотва повсеместно перешла на потребление этого моллюска (Поддубный, 1966). И.П. Самардина (1975), изучавшая питание плотвы в первые годы после вселения *D. polymorpha*, показала, что у плотвы длиной 10–15 см спектр питания практически не изменился. Плотва данной размерной группы продолжала потреблять главным образом растительность, личинок Chironomidae, ручейников и планктон. Изменения наблюдались у плотвы длиной свыше 15 см. Так, у рыб размерной группы 15–20 см основу в питании составляют растения, личинки и куколки ручейников, но значительную роль начинают играть моллюски (главным образом *D. polymorpha*). При этом значение планктонных организмов и личинок Chironomidae уменьшается. В пище плотвы длиной 20–25 см еще больше возрастает роль моллюсков; содержание личинок Chironomidae не меняется, а растения, личинки ручейников и планктонные организмы встречаются реже, чем у предыдущей размерной группы. При длине 25–30 см пища плотвы в основном состоит из моллюсков.

Следовательно, если до вселения *D. polymorpha*, т.е. до 1950 г., у плотвы с увеличением размеров до 15–20 см возрастала роль растений, а моллюски встречались очень редко (5%), то после ее вселения доля растений с возрастом стала уменьшаться, а роль *D. polymorpha* — возрастать. В первые годы после вселения ее доля у данной размерной группы плотвы возросла до 32%, т.е. произошел переход плотвы с размерами более 15 см на питание *D. polymorpha*.

После вселения *D. polymorpha* в литературных источниках уже не упоминается о неблагоприятных кормовых условиях для плотвы в Рыбинском водохранилище. В работе А.Г. Поддубного и Л.К. Ильиной (1965) впервые было отмечено, что переход плотвы на питание

D. polymorpha привел к увеличению ее темпа роста и плодовитости. Высокий темп роста и большие размеры, достигаемые плотвой в результате перехода ее на такой обильный кормовой ресурс, привели к переоценке и ее промыслового значения. В этот же период А.Г. Поддубный (1966) впервые указывает на начало процесса дивергенции ранее единой популяции плотвы на две экологические группы, одна из которых характерна для прибрежной части водохранилища, а другая, исключительно моллюскоядная, — для его открытой части.

В настоящее время наблюдается устойчивая возрастная динамика в питании плотвы Рыбинского водохранилища. Сеголетки и молодые особи питаются фито- и зоопланктоном, личинками насекомых, растительностью. Взрослая прибрежная, или растительная, морфа помимо растений потребляет планктонные и бентосные организмы (Поддубный, 1966). На питание моллюсками плотва способна перейти, достигнув длины тела 160–180 мм (Ланге, 1967), когда моллюскоядная форма становится физически способной дробить их раковины. С этого момента происходит пространственное разделение прибрежной и моллюскоядной форм плотвы. Последняя переходит на местообитания с глубинами более 4 м, которые не осушаются в результате сезонных колебаний уровня водохранилища и где в течение всего года существуют благоприятные условия для существования обширных колоний *D. polymorpha*.

Внутрипопуляционная структура. Итак, появление *D. polymorpha* в пищевом рационе плотвы способствовало ее дивергенции на две экологические расы: прибрежную (со смешанным спектром питания) и пойменно-придонную (преимущественно моллюскоядную), различающиеся по комплексу морфологических признаков (Поддубный, 1966; Изюмов и др., 1982).

Плотва прибрежной группы, сильнее привязанная к местам нереста и нагула, распадается на ряд стад, приуроченных к мелководьям устьевых участков рек, больших заливов и заостровных пространств (Касьянов и др., 1982), где питается растительностью и зарослевой фауной. Пойменно-придонная плотва встречается практически по всей акватории на участках с глубинами 4–8 м, где располагаются колонии *D. polymorpha*. В отличие от прибрежной, пойменно-придонная плотва образует большие группировки, приуроченные к плесам водоема. Н.Л. Бабкина (1990) провела многомерное сравнение выборок пойменно-придонной плотвы из четырех плесов Рыбинского водохранилища. Выборки были взяты из нерестовых скоплений плотвы в 1979–1987 гг. Сравнение проводилось по 10 признакам строения осевого скелета и каналов сейсмочувствительной системы. В результате

установлено, что популяция пойменно-придонной плотвы Моложского плеса имеет наибольшие отличия от популяций Волжского, Шекснинского и Главного плесов. Пойменно-придонная плотва Шекснинского и Главного плесов наиболее сходны, а пойменно-придонная плотва Волжского плеса по величине морфологической дистанции занимает промежуточное положение. Вероятно, эти отношения сходства отражают уровни межпопуляционного обмена.

Предполагается, что предком пойменно-придонной плотвы была плотва, которая до заполнения водохранилища населяла русловые участки рек и питалась в основном моллюсками, а прибрежная морфа образовалась от рыб, обитавших в затонах, старицах, мелких озерах и питавшихся в основном растительностью (Кулемин, 1944; Шмидтов, 1952). В своей работе А.А. Кулемин писал, что наиболее часто в кишечниках плотвы из русел рек встречались раковины из родов *Sphaerium*, *Bithynia* и *Valvata*, а у 10% особей были найдены раковины *Unio*.

Первые опубликованные сведения о росте волжской плотвы, пойманной в водоемах, расположенных в пределах будущей акватории Рыбинского водохранилища в 1932–1935 гг., можно найти в работе А.А. Кулемина (1944). Автор оценил промысловые перспективы этого вида в новом водоеме как чрезвычайно высокие и привел данные по росту плотвы из р. Волги, р. Мологи в пределах Мологского уезда и из озер Моложской поймы. В дальнейшем группа ихтиологов под руководством В.В. Васнецова (1950) исследовала рост плотвы летом и осенью 1941 г., в первый год заполнения водохранилища. Приведенные в статье показатели вместе с более ранними данными (Кулемин, 1944) могут быть взяты в качестве исходных для сравнительного анализа (рис. 5.12.5).

Перейдя на питание *D. polymorpha*, плотва заняла новую пищевую нишу, поскольку прочная раковина значительно уменьшает доступность этого моллюска для рыб, делая его относительно не востребовавшимся пищевым объектом. Плотва смогла перейти на питание данным объектом благодаря наиболее мощным глоточным зубам среди прочих потенциальных потребителей дрейссены. Крупная плотва способна употреблять в пищу моллюсков размером до 20 мм, выигрывая в конкуренции за данный ресурс у таких массовых видов рыб-бентофагов, как густера — до 14 мм и лещ, потребляющий моллюсков размером до 10 мм (Shcherbina, Buckler, 2006). Это подтверждается данными по зараженности паразитом *Aspidogaster limacoides* у рыб 4-х видов (плотвы, густеры, язя и леща) (Жохов, 2001), заражение которых происходит при переходе на питание *D. polymorpha*. Было обнаружено,

что степень зараженности этим паразитом в популяциях данных видов моллюсковидных рыб коррелирует с интенсивностью потребления ими дрейссены и располагается в следующем порядке по степени убывания: плотва — густера — язь — лещ.

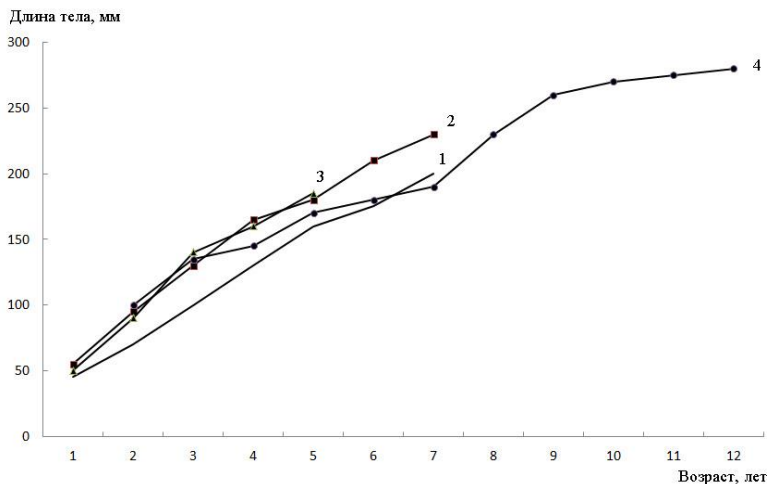


Рис. 5.12.5. Линейный рост плотвы (наблюденный) до образования Рыбинского водохранилища (1932–1935 гг.) в р. Волга (1), в р. Молога (2), на Мологской пойме (3) и в первый год залития Рыбинского водохранилища (4) (1941 г.).

Изучение роста плотвы Рыбинского водохранилища показало (Поддубный, 1966) что переход на питание *D. polymorpha* в 1961 г., привел к расхождению этих экологических морф по темпу роста (рис. 5.12.6, кривые 1 и 2). Рыбы, оставшиеся в прибрежье и не перешедшие на питание этим моллюском, значительно уступали в темпе роста моллюсковидным особям. Данные исследований 1976–1978 гг. подтвердили существование такой дивергенции (рис. 5.12.6, кривые 3 и 4). Были обнаружены морфологические различия между образовавшимися экоморфами по числу чешуй в боковой линии, частотам формулы глоточных зубов, длине головы и наибольшей высоте тела (Изюмов, 1981; Касьянов и др., 1981). С момента перехода части популяции плотвы на питание этим моллюском дивергенция морф по указанным признакам усиливалась.

Исследования, проведенные в конце 1970-х гг. (Изюмов, 1981; Касьянов и др., 1981; Жохов, Касьянов, 1994) показали, что моллюсковидная морфа отличается от растительной по формуле и массивности глоточных зубов.

Анализ материала, собранного в 1986 г. (Жохов, Касьянов, 1994), показал, что морфы отличаются по уровню зараженности кишечными гельминтами и их видовому составу. Было установлено, что при переходе на питание дрейссеной у моллюскоядной плотвы с увеличением размера особей возрастает зараженность аспидогастерами. Позднее (Жарикова, 1999) было установлено, что прибрежную плотву маркируют 3 вида паразитов рода *Dactylogyrus* (*D. micracanthus*, *D. nanus* и *D. suecicus*), отсутствующие у глубоководной плотвы.

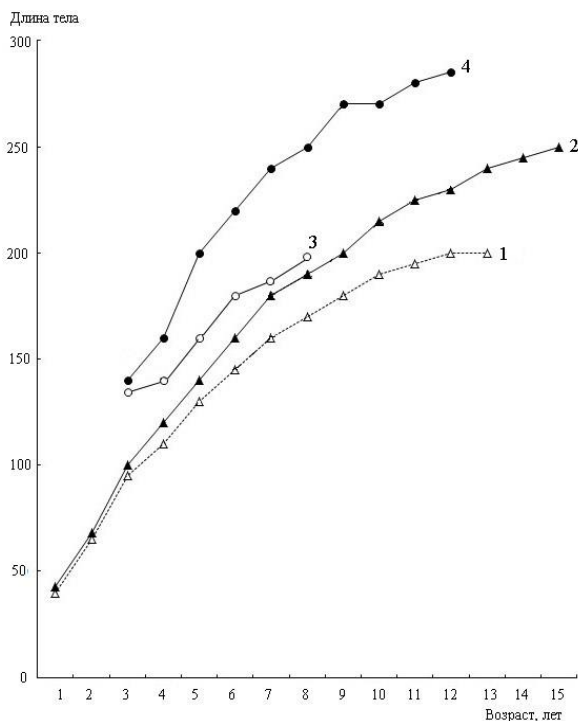


Рис. 5.12.6. Темп роста плотвы (наблюденный) Волжского плеса Рыбинского водохранилища после вселения *Dreissena polymorpha*. 1 — прибрежная плотва, 1961 г.; 2 — придонно-пойменная плотва, 1961 г.; 3 — прибрежная плотва, 1976–1978 гг.; 4 — придонно-пойменная плотва, 1976–1978 гг.

В 1950-е гг. в сетных уловах средняя длина плотвы составляла около 220 мм, а масса — чуть более 190 г при среднем возрасте около 7.5 лет (рис. 5.12.7 б). В 1960 гг. средняя длина увеличилась до 240 мм, а масса — до 270 г при среднем возрасте 6.7 лет. В 1970-е гг. эта разница стала еще больше. Напротив, в неводных уловах, в которых до-

минировала прибрежная плотва, а также в траловых уловах, таких изменений не происходило (рис. 5.12.7 *а, в*). Наряду с увеличением размерных и весовых показателей в популяции происходило накопление рыб старших возрастов.

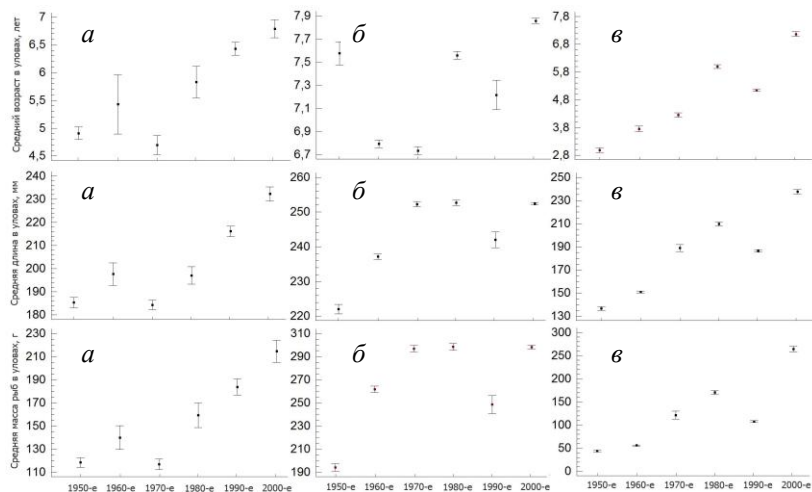


Рис. 5.12.7. Динамика возраста, наблюдаемого линейного и весового роста плотвы из траловых (*а*), сетных (*б*) и неводных (*в*) уловов.

По мнению ряда авторов (Поддубный, 1971; Изюмов и др., 1982), молодь пойменно-придонной и прибрежной плотвы нагуливается в прибрежье, питаясь одной и той же пищей. Лишь достигнув возраста 5–6 лет (или 4–6 лет, по: Касьянов и др., 1982), пойменно-придонная плотва уходит на глубины 4–8 м и переходит на питание моллюсками, и с этого возраста у нее значительно повышается темп роста. Прибрежная же плотва остается на мелководьях, продолжая питаться растительностью и зарослевой фауной.

Морфологические исследования молоди плотвы на ранних этапах развития (Столбунов, 2005 *а, б*; Столбунов, Герасимов, 2008) показали, что уже в это время отмечается разделение на два морфотипа. Их пространственное распределение совпадает с двумя основными прибрежными биотопами водохранилища. Первый из морфотипов встречается преимущественно в незащищенной от ветрового воздействия открытой литоральной зоне водохранилища с песчаными или песчано-каменистыми грунтами и редкими зарослями макрофитов, а второй — в защищенном прибрежье с песчано-илистым грунтом и хорошо развитыми зарослями высшей водной растительности, расположенными в

заливах, устьях рек и под прикрытием островов. Основные морфологические признаки, позволяющие разделить группы молоди плотвы на ранних этапах развития — размер ротового отверстия и форма тела (у молоди в открытой литоральной зоне ротовое отверстие достоверно больше, а форма тела более прогонистая) (Столбунов, 2005 *а, б*).

В связи с этим была выдвинута гипотеза, согласно которой формирование морфотипов и их дивергенция начинаются на более ранних этапах развития (до того, как плотва перейдет на питание моллюсками) (Столбунов, Герасимов, 2008). Высказано также предположение, что в открытой литоральной зоне действует отбор, основными факторами которого являются размер пищевых организмов, сильный пресс хищников-угонщиков и высокие гидродинамические нагрузки.

Исследования, проведенные в разные годы, показали, что плотва в открытой литорали водохранилища всегда отличалась от молоди в защищенных биотопах большими значениями длины основания спинного плавника, анте- и постдорсального расстояний, а также относительно меньшими размерами диаметра глаза, длины грудных и брюшных плавников. На диаграмме рассеяния молоди плотвы в пространстве двух главных компонент по пластическим признакам наблюдаются две плеяды, соответствующие особям из открытых и защищенных прибрежных биотопов (рис. 5.12.8). Первые две главные компоненты учитывают 45.7% общей дисперсии.

В ходе исследований было обнаружено, что основным маркерным признаком молоди плотвы является величина ротового отверстия. У молоди в открытой литорали величина ротового отверстия всегда была достоверно выше, чем у молоди плотвы, обитающей в защищенной литорали (рис. 5.12.9, табл. 5.12.2). Также были отмечены различия по показателю формы тела рыб: у молоди плотвы из открытой литорали значения данного показателя были выше, чем у молоди из защищенного побережья, что свидетельствует о более прогонистой форме тела у плотвы, обитающей в открытых биотопах (рис. 5.12.8, табл. 5.12.2).

Уровень варьирования морфологических признаков у молоди в разных местообитаниях на этапе F достоверно различался (U — критерий Манна–Уитни, $p < 0.01$). Изменчивость большинства сравниваемых пластических признаков у молоди в открытых местообитаниях была ниже, чем у молоди в защищенных местообитаниях водохранилища. По мере роста молоди плотвы размах вариации признаков изменялся. На этапе G уровень морфологической изменчивости плотвы в защищенных местообитаниях снизился до уровня изменчивости молоди в открытой литорали водохранилища, варьирование же морфологи-

ческих признаков молоди плотвы в открытой литорали оставалось фактически на одном уровне.

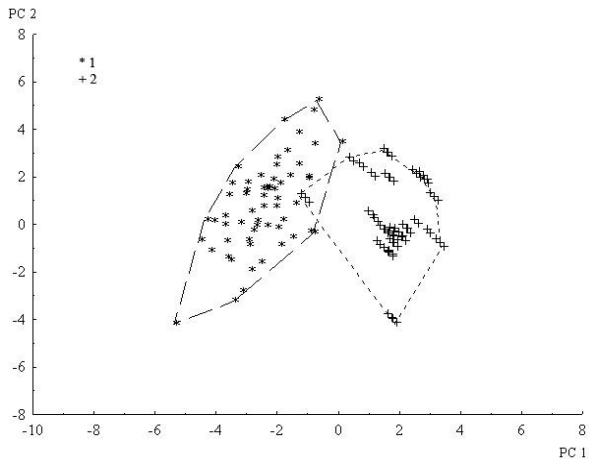


Рис. 5.12.8. Диаграмма рассеяния в пространстве двух главных компонент (PC) по 18 пластическим признакам молоди плотвы разных группировок: 1 — защищенные биотопы, 2 — открытые биотопы.

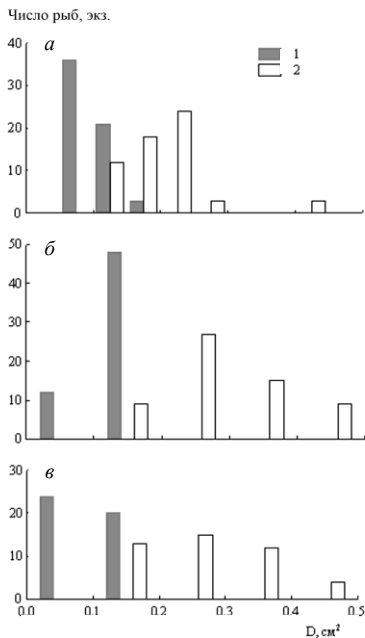


Рис. 5.12.9. Величина ротового отверстия (D , см²) молоди плотвы на этапе развития F в защищенных (1) и открытых (2) биотопах; *а* — 1997 г., *б* — 1998 г., *в* — 2005 г.

Таблица 5.12.2. Значения маркерных показателей молоди плотвы в различных местообитаниях в разные годы: I — 1997, II — 1998, III — 2005 гг. Над чертой — величина ротового отверстия, см², под чертой — показатель формы корпуса, отн. ед.

Характеристики	Защищенный биотоп			Открытый биотоп		
	I	II	III	I	II	III
Среднее	<u>0.09</u>	<u>0.12</u>	<u>0.09</u>	<u>0.20</u>	<u>0.30</u>	<u>0.26</u>
	0.45	0.44	0.38	0.49	0.49	0.45
Стандартное отклонение	<u>0.02</u>	<u>0.03</u>	<u>0.02</u>	<u>0.06</u>	<u>0.09</u>	<u>0.09</u>
	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01
Минимум	<u>0.06</u>	<u>0.05</u>	<u>0.04</u>	<u>0.10</u>	<u>0.17</u>	<u>0.10</u>
	0.32	0.33	0.30	0.45	0.44	0.42
Максимум	<u>0.15</u>	<u>0.17</u>	<u>0.15</u>	<u>0.44</u>	<u>0.49</u>	<u>0.50</u>
	0.50	0.48	0.44	0.53	0.52	0.47
Объем выборки, экз.	<u>60</u>	<u>60</u>	<u>44</u>	<u>60</u>	<u>60</u>	<u>44</u>
	75	75	75	75	75	75

Основную долю по биомассе в питании молоди в различных биотопах составляли ветвистоусые ракообразные (в открытых биотопах до 75% общего веса пищи, в защищенных биотопах – около 90%). Наибольшее значение по весу в пищевом комке (W , %), частоте встречаемости (f , %) и среднему показателю частного индекса потребления (q , $^{0}/_{000}$) в рационе молоди плотвы в открытых биотопах имели два вида: *Daphnia galeata* ($W = 31$; $f = 70$; $q = 16$) и *Bosmina longispina* ($W = 20$; $f = 75$; $q = 3$). Средний размер этих ракообразных составлял 0.9 мм. В защищенных биотопах основными объектами питания плотвы были *Ceriodaphnia pulchella* ($W = 33$; $f = 75$; $q = 18$) и *Scapholeberis mucronata* ($W = 17$; $f = 65$; $q = 3$) со средним размером 0.6 мм, т.е. средний размер кормовых организмов в питании молоди плотвы на этапе развития G в открытых биотопах был больше, чем в защищенных ($p < 0.001$) (табл. 5.12.3).

Таблица 5.12.3. Средний размер кормовых организмов (мм) молоди плотвы на разных этапах малькового развития в различных биотопах

Тип биотопа	n	Этап F	Этап G
Защищенный	80	0.50±0.03*	0.55±0.05***
Открытый	80	0.60±0.05	0.90±0.06

Примечание. В таблице приведены среднее арифметическое и ошибка средней. Достоверность различий по критерию Стьюдента: *** — $p < 0.001$; * — $p < 0.05$.

По мере роста молоди и с переходом во второй мальковый период развития средний размер ее кормовых объектов возрастал. В большей мере эти изменения проявлялись у молоди плотвы, обита-

ющей в открытых биотопах, средний размер кормовых объектов у которой увеличился в 1.5 раза, в то время как у молоди в защищенных биотопах — только в 1.1 раза.

Места, пригодные для нереста плотвы, в открытой литорали Рыбинского водохранилища отсутствуют в связи с высокой гидродинамической активностью и, как следствие, дефицитом нерестового субстрата. Поэтому, несмотря на пространственное разделение в период нагула, нерест прибрежной и пойменно-придонной морф происходит на одних и тех же нерестилищах (Касьянов и др., 1982). Каким же образом молодь плотвы в массовом количестве попадает на участки незащищенной литорали?

Исследование миграционного поведения личинок плотвы (этапы C1 – D1) показало, что у ранних личинок существуют две фенотипических группировки — мигранты и резиденты (Pavlov et al., 2001; Павлов и др., 2005). Резиденты при освещенности от единиц до десятых долей люкса избегают течения и в природе перемещаются к берегу — в тихие участки, благодаря чему не попадают в русловой поток и скат. Мигранты, наоборот, при низких освещенностях предпочитают течение. В реке они перемещаются на участки прибрежья с течением у границы с русловым потоком, а оттуда и в сам русловой поток, переходя в состояние покатной миграции. Таким образом, реакция личинок на течение определяет ночное пространственное разделение мигрантов и резидентов и их разное участие в покатной миграции, и в этом, по мнению авторов (Павлов и др., 2005), заключается основополагающий механизм реализации стратегий миграционного поведения личинок плотвы. У авторов (Pavlov et al., 2001; Павлов и др., 2005) говорится о русловом потоке, но на мелководьях Рыбинского водохранилища на границе заросшей литорали течения различной природы также могут достигать значительных скоростей: стоковые течения – 0.04–0.2 м/с, вдольбереговые — 0.2–1.0 м/с, ветровые — 0.1–0.2 м/с (Герасимов, Поддубный, 1999). Эти скорости соизмеримы со скоростями течения в равнинных реках и могут способствовать реализации указанных стратегий миграционного поведения личинок плотвы.

Личинки-мигранты могли выработать навыки выживания в достаточно агрессивной среде открытой воды (как в реке, так и в водохранилище), характеризующейся активной гидродинамикой, отсутствием убежищ, доминированием хищников-угонщиков и крупных пелагических форм планктона, служащих кормом. Большая величина ротового отверстия и прогонистая форма тела должна способствовать выживанию в этих условиях.

Подтверждением существования подобного механизма разделения популяции плотвы может служить временная и пространственная устойчивость скоплений ее молоди в открытой литорали. На протяжении всего периода исследований на одних и тех же участках открытой литорали молодь плотвы отличалась большими размерами ротового отверстия (табл. 5.12.2, рис. 5.12.9) и прогонистой формой тела (табл. 5.12.2). В тоже время в защищенной литорали молодь плотвы была представлена малоротой формой с менее прогонистым телом. Данные группировки молоди рыб устойчиво различались и по ряду других пластических признаков.

Адаптивность такого признака, как больший размер ротового отверстия, подтверждается тем, что в открытой литорали водохранилища молодь плотвы вынуждена питаться более крупными организмами зоопланктона (табл. 5.12.3), которые доминируют здесь по численности и биомассе (Столбунов, Герасимов, 2008).

Известно, что особенности формы тела и внешнего строения рыб зависят от условий среды обитания (Амосов, 1962; Лягина, 1976). На наш взгляд, одним из наиболее мощных факторов отбора могут быть неблагоприятные гидрологические условия открытой литорали (ветровые течения разной направленности и скорости) (Герасимов, Поддубный, 1999).

Молодь плотвы разных биотопических группировок различалась по морфо-гидродинамическими параметрам: показателям формы корпуса и обтекаемости тела. По данным Алеева (1963), при высоте тела, не превышающей 30% его длины, наблюдается четкая зависимость между степенью подвижности рыбы и величиной показателя формы корпуса (Y). Величина отношения наибольшей высоты тела к его длине у молоди в открытых и в защищенных биотопах составляла 30% (Столбунов, 2005 б), поэтому различия в показателе формы корпуса у молоди из разных местообитаний указывают на большую подвижность молоди плотвы из открытой литорали водохранилища. Для этой молоди на поздних мальковых этапах развития характерно большее смещение максимальной высоты тела по направлению к хвостовому отделу, что положительным образом сказывается на ее гидродинамических свойствах (Столбунов, 2005 б). Это было подтверждено в экспериментальных условиях: молодь плотвы, выловленная в открытой литоральной зоне, обладала лучшей плавательной способностью по сравнению с молодь из защищенного мелководья (табл. 5.12.4).

Особи плотвы из открытой литорали не сносились потоком при скорости 50 см/с, в среднем на протяжении 50 минут. Молодь держалась

компактной стаей, среднее расстояние между особями составляло 20 мм (0.5 длины тела).

Таблица 5.12.4. Плавательная способность молоди плотвы из биотопов разного типа при скорости течения 50 см/с

Тип биотопа	<i>n</i>	Время ската 100% особей, мин.	Средняя длина тела, мм
Открытый	40	50 ± 6*	40 ± 3
Защищенный	32	30 ± 8	38 ± 4

Примечание. Приведены среднее и стандартное отклонение. Достоверность различий по критерию Стьюдента: * — $p < 0.05$.

Молодь плотвы из защищенной литорали образовывала более разреженную стаю, среднее расстояние между особями составляло 50 мм (0.8 длины тела). В отличие от молоди из открытых биотопов, скорость течения 50 см/с выдерживали только 60% особей из защищенных биотопов и в среднем через 30 мин скатились последние из них.

Еще одним фактором, определяющим выживаемость молоди, является ее устойчивость к воздействию хищников: в открытых мелководьях — окуня, в защищенных и речных — щуки и окуня (табл. 5.12.5).

Таблица 5.12.5. Встречаемость молоди плотвы в желудочно-кишечных трактах хищников, отловленных в биотопах разного типа (июль–август)

Тип биотопа	Вид хищника	<i>n</i>	Встречаемость молоди плотвы в пищевом комке хищников (%)
Защищенный	Щука	79	16.5
	Окунь	99	5.1
Открытый	Щука	25	0
	Окунь	82	0

Однако анализ содержимого желудочно-кишечного тракта хищников показал, что молодь плотвы открытых мелководий, находящаяся на этапах развития F и G, в этот период фактически не выедается. В пищевом комке хищных рыб, отловленных в открытой литорали, сеголетки плотвы не обнаружены.

В защищенном побережье водохранилища молодь плотвы выедается преимущественно щукой, частота встречаемости молоди плотвы в пищевом комке у щуки составляла около 16%, у окуня — 5%.

По-видимому, у молоди открытой литорали хорошо сформировано оборонительное поведение, и сложившийся морфотип позволяет более эффективно его реализовывать. Это подтверждают результаты проведенного эксперимента. Особи плотвы из открытого побережья дольше избегали 100%-ной элиминации хищником (в среднем на 15 мин). После выедания половины смешанной стаи она во всех случаях на две трети

состояла из особей, отловленных в открытой литорали. Обнаруженные различия в оборонительной реакции у молоди рыб из разных мест обитаний были достоверны (табл. 5.12.6).

Таблица 5.12.6. Экспериментальное сравнение оборонительного поведения молоди плотвы из разных местообитаний

Тип биотопа	<i>n</i>	Время выедания 100% особей плотвы хищником, мин	Доля особей, съеденных в смешанной стае, %	Средняя длина тела плотвы, мм
Открытый	56	45 ± 5*	33 ± 5*	49 ± 2
Защищенный	56	30 ± 4	62 ± 11	48 ± 3

Примечание. В таблице указаны среднее и стандартное отклонение. Достоверность различий по непараметрическому U-критерию Манна-Уитни: * — $p < 0.05$.

В погах чаек, собранных на песчаных отмелях открытой литоральной зоны водохранилища, остатков молоди плотвы также не было обнаружено. Птицы преимущественно выедают рыб старших возрастных групп (2+, 3+).

Характерные особенности внешнего строения молоди плотвы в открытой литорали водохранилища, а также пространственно-временная устойчивость их скоплений позволяют полагать, что из большеротой молоди плотвы открытых биотопов формируется придонно-пойменная моллюскоядная форма (ходовая — по: Изюмов и др., 1982). С возрастом она переходит на практически облигатное питание моллюском *D. polymorpha*, покидает открытую литораль и перемещается на участки обитания данного моллюска, который образует многочисленные колонии на участках дна между изобатами 3–8 м. Малоротая плотва остается в прежних местах обитания, приуроченных к устьям рек, большим заливам и заостровным пространствам, образуя прибрежную форму.

У придонно-пойменной и прибрежной плотвы сохраняются различия по размеру ротового отверстия — у первой оно достоверно больше (рис. 5.12.10 а). Несколько иная картина с показателем формы тела: в возрасте 3+ ... 4+ придонно-пойменная плотва становится менее прогонистой, чем прибрежная (рис. 5.12.10 б). Это связано с ее переходом на питание моллюском *D. polymorpha*, в результате чего у плотвы наблюдается изменение ряда биологических показателей, например, увеличение темпа роста, упитанности и плодовитости (Поддубный, 1966), а с увеличением упитанности изменяются и пропорции тела.

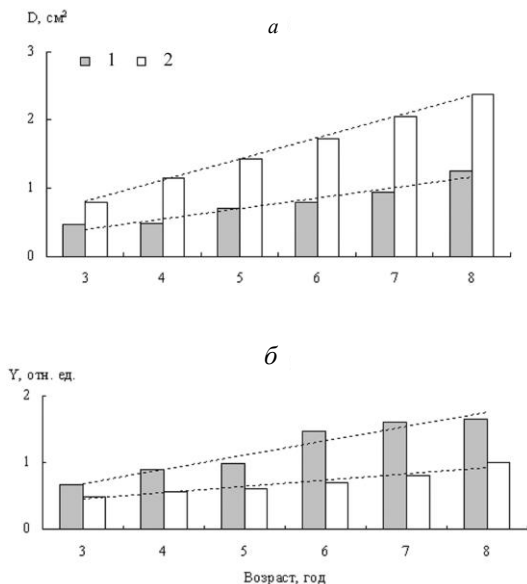


Рис. 5.12.10. Изменения величины ротового отверстия D , см^2 (а) и показателя формы корпуса Y , отн. ед. (б) плотвы по мере ее роста (3+ ... 8+) в различных биотопах: 1 — защищенная литораль (из неводных уловов), 2 — открытое водохранилище (из траловых уловов).

Что касается размера рта, то данный признак и в этом возрасте остается адаптивным, поскольку моллюск *D. polymorpha* достигает значительных размеров, а плотва употребляет в пищу особей размером до 20 мм (Shcherbina, Buckler, 2006). В то же время прогонистая форма тела уже не дает очевидных преимуществ, так как в этом возрасте плотва выходит из-под пресса наиболее массовых видов хищников, а её местообитания на затопленной пойме с глубинами более 6 м в меньшей степени подвержены воздействию волнения и ветровых течений (Герасимов, Поддубный, 1999).

Формирование морфологического облика плотвы происходит либо за счет избирательной элиминации, в результате которой в открытой литорали выживают большеротые особи, либо у мигрантов положительная реореакция наследуется ассоциировано с большеротостью и прогонистой формой тела. Возможность ассоциированного наследования признаков у мигрантов подтверждается тем, что коэффициент вариации морфологических признаков у них практически не меняется после появления в открытой литорали (Столбунов, Герасимов, 2008). Диапазон изменчивости размеров ротового аппарата у молоди плотвы, полученной путем направленного индивидуального скрещивания «малоротых» производителей, совпадает с таковым у молоди малоротой плотвы из естественной среды и достоверно отличается от соответствующих показателей большеротой морфы, что сви-

детельствует о наследовании характерных особенностей строения ротового аппарата.

Следовательно, пространственная дифференциация популяции плотвы происходит еще до перехода на питание моллюсками. В основе подобной внутривидовой трофической дифференциации у плотвы лежат механизмы регулирования плотности, которые приводят к пространственной сегрегации внутривидовых групп и, как следствие, переходу одной из них к питанию альтернативными кормовыми объектами. Часть молоди, мигрируя, попадает из защищенной литорали в пелагиаль и открытую литораль, где формируется фенотип с выработанными морфологическими признаками, способствующими выживанию в этих условиях. К этим признакам относится и специфическая морфология кормодобывающего аппарата, за счет которой такие особи на ранних стадиях развития способны использовать крупный планктон пелагиали и открытой литорали, а с возрастом переходят на потребление моллюсков. Следовательно, полиморфизм позволяет популяции плотвы снижать внутривидовую конкуренцию за счет более полного освоения существующих в пределах ареала местообитаний с альтернативными ресурсами.

Устойчивость пространственной и трофической дифференциации этих двух морф плотвы Рыбинского водохранилища обуславливает стабильность количественных популяционных показателей *D. polymorpha*. Это, в свою очередь, определяется состоянием лимитирующих факторов среды. Одним из основных факторов, определявших обилие *D. polymorpha*, до начала 2000-х гг. было наличие достаточного количества твердых субстратов, на которых образовывались друзы и колонии этого моллюска. В первой половине 1960-х гг. в результате разрушения прибрежных затопленных лесов всё дно водохранилища до глубин 8–10 м было усеяно древесными обломками, которые активно использовались для заселения *D. polymorpha*. В 1990-е гг. за счет заиления и переноса древесных остатков штормами (выброс на берег и захоронение в илах на русловых участках водохранилища), площадь таких участков существенно сократилась, что негативно сказывалось на запасах моллюска. В 2000-е гг. фактором, оказавшим существенное негативное влияние на обилие *D. polymorpha*, стало потепление, ставшее причиной ухудшения кислородного режима. Это, в свою очередь, способствовало изменению внутривидовой структуры плотвы.

Динамика внутривидовой структуры. Исследования плотвы, проведенные в 1976–1981 гг., позволили установить наличие четкой дифференциации морф плотвы по глоточным зубам. Моллюскоядная морфа в этот период отличалась от растительноядной более

массивными глоточными зубами. Еще более выраженные различия в зубных индексах и темпе роста наблюдались в 1986 г. Это указывает на то, что окончательное обособление части популяции плотвы в специализированную моллюскоядную морфу, очевидно, произошло в середине 1980-х гг., т.е. через 7 поколений после освоения плотвой нового кормового объекта.

У плотвы Рыбинского водохранилища, собранной в 1986 г., средние индексы глоточных зубов достоверно отличались от соответствующих показателей за предшествующие и последующие годы (табл. 5.12.7). То же было характерно и для зубных индексов, взятых отдельно для разных размерных классов. В 1986 г. они были минимальными, а в 1979 и 1993–1994 гг. характеризовались более высокими значениями (табл. 5.12.8).

Таблица 5.12.7. Индексы глоточных зубов (h/b) плотвы Рыбинского водохранилища в разные годы

Годы	h/b	Число рыб
1978	3.39 ± 0.049	55
1986	2.91 ± 0.043	124
1993–1994	3.15 ± 0.048	109

Таблица 5.12.8. Изменчивость зубных индексов плотвы (h/b) в зависимости от размера в разные годы наблюдения

Длина тела, мм	1979		1986		1994	
	(h/b)	n	(h/b)	n	(h/b)	n
180–220	2.96 ± 0.072	32	2.96 ± 0.062	38	3.30 ± 0.059	61
221–260	3.18 ± 0.061	39	2.86 ± 0.045	49	3.11 ± 0.049	49
261–300	3.03 ± 0.058	38	2.77 ± 0.039	52	2.97 ± 0.052	33

Анализ изменчивости индексов глоточных зубов в трех размерных классах плотвы, пойманной в нерестовой период в разные годы, показывает, что максимальная доля типичных моллюскоядных особей во всех размерных группах наблюдалась в 1986 г. В начале 1990-х гг. возросла доля всеядных особей в наиболее многочисленной размерной группе (180–220 мм). По сравнению с серединой 1980-х гг., увеличилась доля всеядных особей среди рыб среднего и крупного размера, а процент типичных моллюскоядных особей уменьшилась (рис. 5.12.11).

Наряду с модификацией строения глоточных зубов изменился и темп линейного роста плотвы. Так, в 1986 г. темп роста (Касьянов и др., 1995) можно характеризовать как высокий, а в 1979 и 1993–1994 гг. — как средний (рис. 5.12.12). Замедление роста в 1990-е гг. наблюдалось не только в старших возрастных группах, но и у рыб среднего возраста (6–

7 лет). Следовательно, в 1990-е гг. плотва приобрела черты, свойственные одновременно и моллюскоядной, и растительноядной морфам.

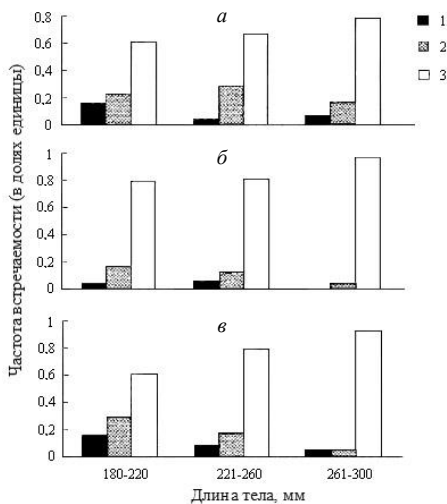


Рис. 5.12.11. Частота встречаемости (в долях единицы) особей плотвы с разным типом питания (1 — растительноядные, 2 — всеядные, 3 — моллюскоядные) в зависимости от длины тела в 1979 (а), 1986 (б) и 1993–1995 (в) гг.

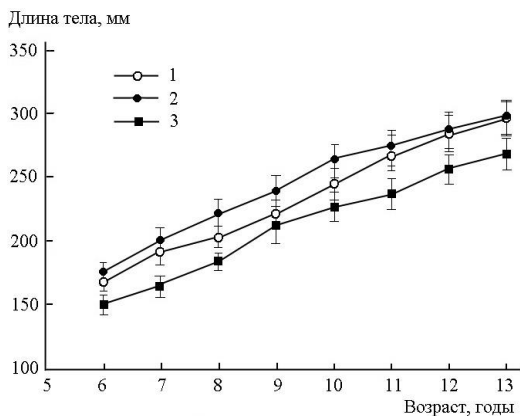


Рис. 5.12.12. Наблюдаемый линейный рост плотвы в разные годы: 1 — 1979; 2 — 1986; 3 — 1994.

Подобные изменения в структуре популяции плотвы Рыбинского водохранилища, очевидно, связаны с ухудшением кормовых условий. В первой половине 1960-х гг. в результате разрушения прибрежных затопленных лесов всё дно водохранилища до глубин 8–10 м было усеяно древесными обломками, которые активно использовались *D. polymorpha*

для заселения. В дальнейшем произошло заиление и перенос этих остатков штормами (выброс на берег и захоронение в илах на русловых участках водохранилища). Это негативно сказалось на запасах моллюска, что, в свою очередь, способствовало изменению внутривидовой структуры плотвы и пространственного распределения морф.

Большой интерес для понимания процесса освоения плотвой двух различных экологических ниш представляет изучение изменчивости глоточных зубов у особей с длиной тела от 160 до 180 мм, поскольку именно при таких размерах плотва приобретает способность активно потреблять моллюсков (Ланге, 1967).

Сравнение зубных индексов у плотвы данной размерной группы на одних и тех же станциях (двух прибрежных и двух глубинных) в 1979 и 1995 гг. в период нагула (в июле и августе) позволяет констатировать произошедшие изменения в пространственной структуре популяций плотвы данной размерной группы.

В середине 1990-х гг. в нагульный период доля моллюскоедов в прибрежной зоне возросла до 0.44 (устье р. Сутка) и даже 0.63 (р. Шумаровка). Это сравнимо с долей моллюскоядных особей на глубоководных участках Мишкина болота и Шумаровского полигона, где их доля составляла 0.85 и 0.65 соответственно (табл. 5.12.9). Между тем в конце 1970-х гг. на этих же биотопах в устьях рек Сутка и Шумаровка преобладали особи, преимущественно питающиеся растительностью — 0.50 и 0.78 соответственно (табл. 5.12.9).

Таблица 5.12.9. Частота встречаемости рыб с разным типом питания среди плотвы длиной 160–180 мм

Место и время лова	Доля рыб с разным типом питания		
	Растительная	Смешанный	Моллюскоядный
р. Шумаровка			
июль 1979 г.	0.778	0.220	0.000
август 1995 г.	0.167	0.200	0.633
Устье р. Сутка			
июль 1977 г.	0.500	0.220	0.278
август 1994 г.	0.317	0.240	0.440
Пойма Волжского плеса Рыбинского водохранилища с глубинами более 4 м			
август 1994 г.	0.150	0.200	0.650
июнь 1995 г.	0.050	0.100	0.850

Размерная структура прибрежных скоплений плотвы в разные годы имеет неодинаковые профили: в 1970-е гг. двух-, а в настоящее время — одновершинный (рис. 5.12.13). В 1970-е гг. в прибрежье наряду с растительной формой плотвы в нагульный период присутствовала в небольшом количестве и моллюскоядная. В 1990-е гг.

количество моллюскоядных особей на прибрежных участках увеличилось, а кроме того, появилось значительное количество всеядных особей с промежуточным темпом роста.

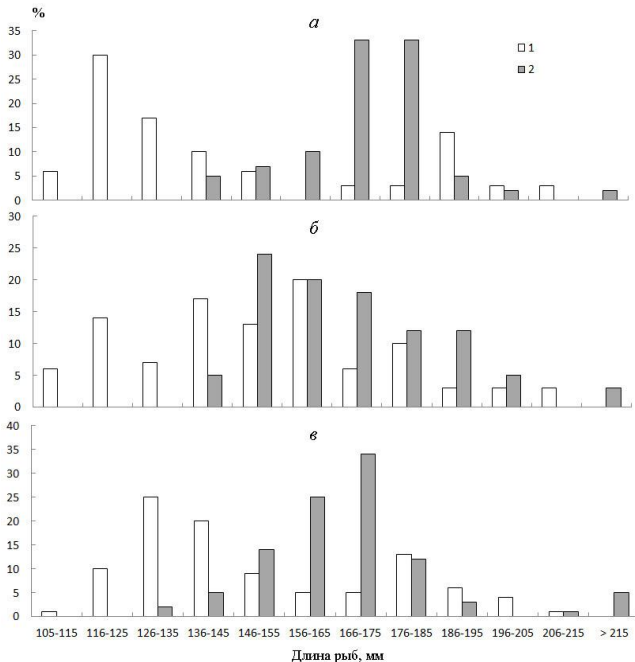


Рис. 5.12.13. Размерный состав рыб в трех прибрежных популяциях плотвы в 1979 (1) и 1995 (2) гг. *а* — ручей Норский, *б* — р. Шумаровка, *в* — мелководья вблизи о. Шумаровского.

Средняя длина особей из глубоководной зоны в 1990-е гг., напротив, уменьшилась (рис. 5.12.14). Поскольку, несмотря на то, что в настоящее время на биотопах, населенных дрейссеной, доля моллюскоядных особей, судя по величине индекса глоточных зубов, достаточно велика, только у половины изученных особей в кишечниках присутствовала дрейссена, а у остальных — растительность. Между тем с 1960-х (Поддубный, 1966) и до второй половины 1980-х гг. в кишечниках плотвы, выловленной на глубоководных биотопах, находили в основном дрейссену. Это подтверждает гипотезу о том, что причиной внутривидовых изменений у плотвы является снижение запасов *D. polymorpha*, поскольку моллюскоядная морфа в отсутствие этого моллюска может переходить на питание организмами, характерными для прибрежной формы плотвы. Полученные данные свидетельствуют о том, что в ре-

в результате перераспределения моллюскоядной формы средние размеры плотвы, обитающей в прибрежье, в 1990-е гг. увеличились, а по строению глоточных зубов она приобрела признаки моллюскоядной морфы. В глубоководной части плотва, напротив, стала мельче, а в двух наиболее многочисленных размерных группах (160–180 и 180–220 мм) встречались как моллюскоядные, так и растительноядные особи, а также рыбы со смешанным типом питания. Подобная перестройка в популяционной структуре плотвы привела и к более раннему созреванию при меньших размерах (рис. 5.12.15), что прежде было характерно только для прибрежной плотвы.

Анализ полученных данных показывает, что в 1990-е гг. специфичность моллюскоядной плотвы как специализированной морфы была практически утрачена, поскольку ее приуроченность к определенной экологической нише носила менее выраженный характер, чем прежде. В начале 1990-х гг., по сравнению с серединой 1980-х гг., несколько сгладились и морфологические различия между морфами (Современное состояние ..., 1997), плотва приобрела черты, свойственные обоим морфам и с этого времени, по-видимому, составляет единую популяцию.

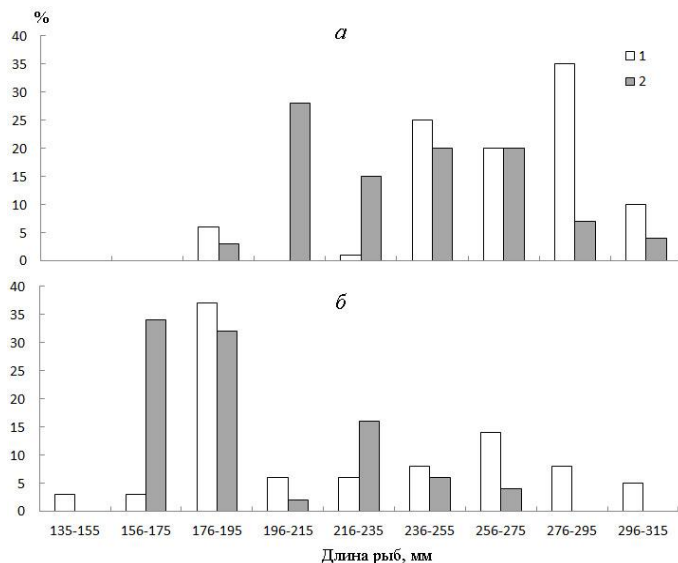


Рис. 5.12.14. Размерный состав плотвы из глубоководных участков Шумаровского полигона весной (а) и летом (б) в разные годы (1 — 1977–1979, 2 — 1994 гг.).

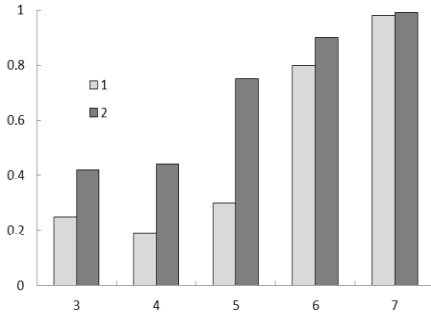


Рис. 5.12.15. Встречаемость (в долях единицы) половозрелых самок плотвы в зависимости от возраста в разные годы наблюдений (1 — 1980-е, 2 — 1990-е гг.).

Плотва широко мигрирует в период нагула и приблизительно в равной степени заселяет как прибрежную, так и глубоководную части водохранилища, питаясь одновременно животным и растительным кормом. В результате в начале 1990-х гг. доля всеядных особей в наиболее многочисленной размерной группе (180–220 мм) возросла, несколько увеличился процент всеядных особей среди рыб крупного размера, а доля типичных моллюскоедов уменьшилась. Наряду с модификацией строения глоточных зубов у плотвы изменился и темп линейного роста, который в 1980 г. был значительно выше, чем 1990 г.

Это подтверждают и данные паразитологических исследований (Zharikova, Kasyanov, 1997). Ранее было показано, что прибрежная и моллюскоядная морфы плотвы маркировались специфическими паразитами рода *Dactylogyrus*. На фоне описанных изменений, происходивших в пространственной структуре популяции плотвы в 1990-е гг., у обеих групп особей появились общие виды паразитов (*D. crucifer* и *D. sueticus*).

Перечисленные изменения в популяции плотвы Рыбинского водохранилища стали следствием ухудшения условий питания, связанных с уменьшением запасов *Dreissena polymorpha* по мере разрушения и заиления твердых субстратов, служивших местами прикрепления моллюсков. Образовавшийся дефицит основного корма моллюскоядной формы явился причиной ее повышенной миграционной активности и перехода значительной части популяции на смешанное питание, что отразилось не только на строении глоточных зубов, но и на ряде других признаков. У плотвы уменьшился темп линейного роста, стала раньше наступать половая зрелость.

Кроме того, у плотвы обнаружена редукция фенетического разнообразия, оцениваемого по спектрам позвонковых фенотипов. Так, у половозрелых особей плотвы увеличилось общее количество позвонков, их число в туловищном и хвостовом отделах, а также повысилась

частота встречаемости трех специфических позвонковых фенотипов (17-2-16, 16-3-16 и 17-3-15). Следует подчеркнуть, что увеличение селективной ценности вышеперечисленных и элиминация прочих позвонковых фенотипов в процессе онтогенеза данного вида зафиксированы только в 1990-х гг.

Возможной причиной обеднения генофонда явилось распадение локальных группировок прибрежной и снижение численности моллюсковидной морф, которые, несомненно, вносили большой вклад в суммарное популяционное разнообразие плотвы Рыбинского водохранилища.

Перечисленные факты свидетельствуют о нарушении в 1990-х гг. популяционного гомеостаза, сложившегося в 1970–1980-х гг., который характеризовался наличием двух экологических морф плотвы, ранее дополнявших друг друга в освоении двух различных ниш.

Исследования, проведенные в 2000-х, показали, что темп роста плотвы в последние годы оказался значительно выше, чем в 1990-х гг. (рис. 5.12.7), при этом значения зубных индексов у исследованных особей оказались низкими, что свидетельствует об активном питании этих рыб дрейссеной (табл. 5.12.10). К концу 2000-х гг. намечается и тенденция к восстановлению уровня фенетического разнообразия, редукция которого наблюдалась в 1990-е гг.

Таблица 5.12.10. Линейный рост и значения зубных индексов (h/b) плотвы из разных участков Рыбинского водохранилища в разные годы наблюдений

Место лова, год сбора	4	5	6	7	8	9	10	11	12	h/b
Центральный плес, 1994			163	175	186	222	233	259		3.21 2.4-4.2
Волжский плес, 1995	132	146	155	165	175	184	227			3.47 2.8-4.7
Волжский плес, 1995			166	174	183	192	212			3.28 2.7-4.1
Шекснинский плес, 2000			165	178	199	207	223	235	245	3.52 2.6-4.9
Моложский плес, 2010					227	-	257	288	312	2.55 2-3
Волжский плес, 2010					229	240	256	273		2.76 2.3-3.3

Повышение темпа роста и снижение значений зубных индексов у плотвы в 2000-х гг., очевидно, объясняется улучшением кормовых условий для моллюсковидной морфы, что стало следствием вселения в 1997 г. другого вида дрейссены — *Dreissena bugensis* (Andrusov) (Orlova et al., 2000). В 2000-е гг. в Рыбинском водохранилище на фоне снижения численности популяции *D. polymorpha* наблюдался рост численности попу-

ляции *D. bugensis* (Shcherbina, Buckler, 2006). К 2003 г. *D. bugensis* уже доминировала в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, где на ее долю приходилось более 95% от общей численности и биомассы дрейссенид (Щербина, 2008). Основными причинами данного явления авторы считают толерантность *D. bugensis* к заилению дна водоема и дефициту растворенного в воде кислорода (Shcherbina, Buckler, 2006).

Кроме того, слабое прикрепление к субстрату, а также тонкостенная и хрупкая раковина упрощают поедание взрослых особей *D. bugensis* моллюскоядными рыбами (Пряничникова и др., 2011). Все это позволяло надеяться на то, что вселение *D. bugensis* в Рыбинское водохранилище в дальнейшем будет способствовать восстановлению кормовой базы моллюскоядных видов рыб.

Однако в конце 2000-е гг. наряду с сокращением площади твердых субстратов существенное влияние на обилие *D. polymorpha* оказало потепление, ставшее причиной ухудшения кислородного режима. Это, в свою очередь, привело к дальнейшему снижению численности *D. polymorpha* и, возможно, замедлило процесс натурализации *D. bugensis*. Если раньше *D. polymorpha* обнаруживалась повсеместно, то в 2012 г. живые моллюски были обнаружены только на 40% бентосных станций, а в 2013 г. — на 20%. Так же быстро снижается и воспроизводительная способность популяции моллюска. Если в 2012 г. численность велигеров в планктоне составляла 30–56 тыс. экз./м³, то в 2013 г. она уже не превышала 3–4 тыс. экз./м³. Очевидно, это может привести к изменениям внутривидовой структуры плотвы и тогда снова наметится тенденция к ассимиляции моллюскоядной формы плотвы Рыбинского водохранилища.

Закключение. Таким образом, плотва, являясь коммерчески менее ценным видом, чем лещ, судак и щука, значительно меньше подвержена легальному и нелегальному промысловому изъятию. На это указывает иная, чем у упомянутых видов, динамика популяционных показателей. Снижение же промысловых уловов обусловлено не состоянием запасов, а переориентацией промысла на более ценные виды.

Изменения в популяции плотвы, произошедшие за время существования водохранилища, в основном обусловлены динамикой естественных факторов. Трансформация внутривидовой структуры плотвы Рыбинского водохранилища сопровождалась изменениями признаков, функционально связанных с типом питания (зубные индексы), т.е. определяется главным образом обеспеченностью моллюскоядной морфы основным кормовым объектом — двухстворчатыми моллюсками из рода *Dreissena*.

5.13. КРАСНОПЕРКА

Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) — наиболее поздний из известных на сегодняшний день вселенцев в ихтиофауне Рыбинского водохранилища. Ареал обитания красноперки достаточно широк, но характеризуется значительными разрывами. Ближайшие к акватории Рыбинского водохранилища популяции красноперки отмечены в Ивановском водохранилище (Никаноров, 1975, 1977), в Костромском расширении Горьковского водохранилища и связанном с ним оз. Галичском (бассейн Горьковского водохранилища) (Яковлев и др., 2001), а также в Шекснинском водохранилище (Болотова, Коновалов, 2002).

В работе Л.И. Васильева (1950) приводятся сведения о присутствии красноперки в озерах и прудах, находившихся в зоне затопления Рыбинского водохранилища. После заполнения водохранилища молодь красноперки отмечалась в неводных уловах в 1950-е гг., но начиная с 1960-х гг. и до настоящего времени упоминаний о ее наличии в Рыбинском водохранилище не встречается.

В Волжском плесе Рыбинского водохранилища, по сведениям рыбаков-любителей, впервые стали ловить на удочку единичные экземпляры красноперки в бассейне р. Сутка (левый приток, Волжский плес Рыбинского водохранилища) в 2011–2013 гг. В портовом канале ИБВВ РАН, имеющем выход в р. Сутка, 19 августа 2013 г. у поверхности воды наблюдались сотни экземпляров молоди красноперки, а также отдельные крупные особи. В Моложском, Шекснинском и Центральном плесах Рыбинского водохранилища красноперка в настоящее время не обнаружена.

Сравнение красноперки Рыбинского водохранилища по 13-ти морфологическим признакам с особями из ближайших популяций достоверных различий не показало.

Поскольку красноперка встречается только в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, наиболее вероятным источником ее проникновения является популяция расположенного выше по р. Волге Ивановского водохранилища.

Данные по возрасту исследованных особей показали, что самая старшая из них относится к поколению 2006 г. Можно предположить, что расширение ареала этого вида способствует потепление, наблюдаемое в последние годы. Массовое появление молоди красноперки в Волжском плесе Рыбинского водохранилища совпало с двумя очень жаркими летними периодами 2010 и 2011 гг., когда вода в поверхностных слоях водохранилища прогревалась до 29–30°C. В последние годы

(2011–2013 гг.) участились случаи поимки красноперки рыболовами-любителями на крючковую снасть.

Дальнейшая судьба красноперки в Рыбинском водохранилище труднопредсказуема. Данный вид относится к понто-каспийскому пресноводному фаунистическому комплексу (Никольский, 1980) и является типичным лимнофилом. По всему ареалу красноперка обитает в сильно заросших малопроточных и стоячих водоемах (Клевакин и др., 2003; Тряпицина, 1975; Яковлев и др., 2001). В реках предпочитает выбирать старицы, хорошо прогреваемые места со слабым течением и образует многочисленные популяции в водоемах-охладителях ТЭЦ (Никаноров, 1977). Препятствием для дальнейшего расселения красноперки по акватории Рыбинского водохранилища, очевидно, служит слабозарастаемая открытая литораль Центрального плеса. Скорее всего, отсутствие подходящих местообитаний в нижнем течении р. Шексны до впадения в Рыбинское водохранилище препятствует проникновению в него красноперки из популяции Шекснинского водохранилища.

Заключение. Отсутствие в центральной части Рыбинского водохранилища пригодных для красноперки местообитаний, очевидно, будут препятствовать её дальнейшему распространению. Возможно, она сохранится в виде небольшой локальной популяции на защищенных заросших макрофитами мелководьях и в устьевых частях притоков Волжского плеса водохранилища.

5.14. Линь

Линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) на территории, позднее залитой Рыбинским водохранилищем, встречался в пойменных озерах и составлял в промысле 0.2% (Световидова, 1960). В первые годы существования водохранилища он, как и карась, освоил местообитания в прибрежных затопленных лесах и кустарниках, что обусловило его низкую доступность для традиционных промысловых орудий. В результате линь практически не использовался промыслом (Васильев, 1950 б). Об этом свидетельствует наличие в популяции большой доли особей старших возрастных групп, (Васильев, 1955). Линь в исследовательских сборах 1940-х гг. был представлен преимущественно особями в возрасте от четырех- до восьмилетних.

На слабое использование линя промыслом указывают и результаты анализов промысловых уловов тех лет (Васильев, 1950 б). По данным В.В. Васнецова (1950), в конце лета 1941 г., спустя 3–4 месяца после начала заполнения Рыбинского водохранилища, линь составлял в уловах около 0.3% (Васильев, 1950 б). В период незаконченного наполнения водохранилища, т.е. до 1946 г. включительно, его доля в уловах осталась прежней — 0.3%, а в период с 1947 по 1952 г., после первого подъема уровня до проектной отметки, несмотря на значительное увеличение общих промысловых уловов, линь продолжал составлять в них незначительную долю — 0.2% (табл. 5.14.1).

Таблица 5.14.1. Доля линя в промысловых уловах на Рыбинском водохранилище в период его максимальной численности по годам (в %)

1945	1946	1947	1948	1949	1950	1951	1952
0.4	0.1	0.06	0.1	0.1	0.1	0.7	0.6

Опыт применения ловушек вентерного типа в 1947 г. в колхозе «Новая жизнь» показал перспективность их использования для промысла линя в затопленных лесах, где использование других орудий лова невозможно. Л.А. Благовидова и А.А. Световидова (1960) в 1948–1952 гг. показали, что максимальные по численности уловы линя отмечались в затопленных лесах вдоль северного побережья водохранилища в границах Дарвинского государственного заповедника. По данным этих авторов, в русловой и открытой части Вельегонского расширения уловы линя составляли до 0.1% от общего улова, в нижней части затопленного русла р. Мологи — до 0.2%, со стороны Шекснинского плеса — до 1.4%, а в затопленных лесах вдоль северного побережья водохранилища они доходили до 19–21%.

Размеры лия в сетных уловах варьировали от 23 до 41 см (Световидова, 1960). Уловы лия из ставных сетей с ячеей от 45 до 70 мм состояли из особей в возрасте от 6+ до 10+ (рис. 5.14.1). Самая крупная особь, пойманная в сети (май 1953 г.), была самкой длиной (по Смиуту) 454 мм, массой 1815 г, в возрасте 10+.

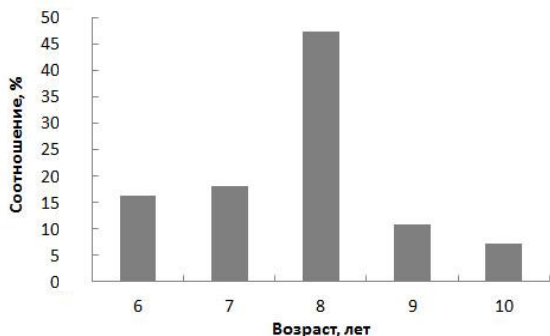


Рис. 5.14.1. Возрастной состав лия в учетных сетных уловах в 1950-е гг.

В неводных уловах лия был представлен 5-ю возрастными группами от 2+ до 9+, доминировала группа 7+.

Однако уже в 1960-е гг. численность лия резко сократилась (Световидова, 1975). В северной части Рыбинского водохранилища он отмечался только в Весьегонском расширении в количестве не более 0.1% общей численности исследовательских уловов. В небольшом количестве он сохранился также в некоторых глубоко вдающихся в сушу заливах заповедника. В них в этот период Л.А. Световидовой (1975) удалось отловить для анализа 27 особей, размеры которых колебались от 246 до 395 мм, масса — от 400 до 1550 г, возраст — от пяти- до десятигодовиков. Темп роста лия по сравнению с 1950-ми гг. заметно снизился, особенно в старших возрастных группах (табл. 5.14.2, рис. 5.14.2).

Таблица 5.14.2. Наблюдаемый линейный рост лия из исследовательских уловов 1949–1952 гг. (Световидова 1960), 1966–1967 гг. (Световидова, 1975) и 2012–2014 гг. (собственные данные)

Период	Возраст						
	1	2	3	4	5	6	7
1949–1952	4.9	10.8	16.2	21.4	25.5	29.9	35.0
1966–1967	4.1	9.0	13.3	17.5	21.5	25.4	28.4
2012–2014	5.6	13.1	22.7	27.7	30.2	33.1	36.7

Причина снижения темпа роста лия, как и караса, заключалась в том, что именно в этот период произошло разрушение остатков затопленного прибрежного леса — их основного местообитания. Ранее отме-

чалось, что условия питания линя и карася, обитающих в затопленных лесах, были значительно лучше, чем в их отсутствие (Ключарева, 1960). Соответственно, разрушение этих местообитаний негативно сказалось на условиях нагула линя и, как следствие, на темпе его роста.

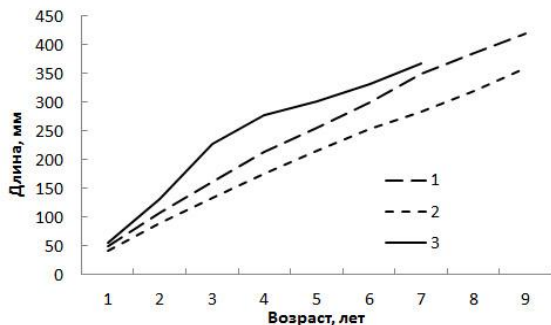


Рис. 5.14.2.
Наблюдаемый рост линя из сетных уловов.
1 — 1950-е гг.,
2 — 1960-е гг.
(Световидова, 1960, 1975),
3 — 2010-е гг.

Уменьшение площади зарастаемой литорали в конце 1950-х гг. стало одной из причин снижения численности популяции линя. В отсутствие зарослей водной растительности значительно увеличилась доступность его молоди для многочисленных хищников Рыбинского водохранилища.

Усугубила ситуацию глубокая сработка уровня водохранилища зимой 1957–1958 гг. Линь не образует скоплений на протяжении большей части года и, за исключением периодов нереста и зимовки, держатся поодиночке. Зимой они скапливаются большими стаями в понижениях дна. При чрезмерном снижении уровня эти ямы отшнуровываются от основной акватории водохранилища и затем обсыхают, а вся рыба, оставшаяся в них, погибает. Именно это и произошло зимой 1957–1958 гг., что и привело к практически полной гибели линя на зимовальных ямах (Ильина, Гордеев, 1972). После этого численность линя в водохранилище резко упала, хотя в небольшом количестве он продолжал встречаться.

По архивным материалам ИБВВ РАН, в 1960-е гг. были пойманы только три особи длиной от 215 до 348 мм. В последующие годы линь в исследовательских уловах не встречался.

Восстановление численности линя в Рыбинском водохранилище началось в 2000-е гг. благодаря увеличению степени зарастания макрофитами прибрежных участков водохранилища, что способствовало увеличению продуктивности избираемых линем местообитаний. Повышение степени зарастания литорали благоприятствовало также увеличению эффективности нереста линя — типичного фитофила, очень требовательного к качеству нерестового субстрата.

Исследовательские уловы 2000-х гг. представлены особями длиной (l) от 215 мм (195 г в возрасте 2+) до 415 мм (1840 г в возрасте 10+). Основу уловов составили особи длиной 325–355 мм и массой от 740 до 1200 г (в возрасте 5+ ... 7+). Максимальные приросты — 5–9 см в год — отмечаются на первых 3–4 годах жизни (рис. 5.14.2), затем рост замедляется до 2–3 см/год. В 2000-е гг. По сравнению с 1950–1960-ми гг. прошлого столетия, темп роста линя увеличился (табл. 5.14.2, рис. 5.14.2). Вероятно, это связано с потеплением климата и благоприятными условиями нагула.

Заключение. Линь относится к видам (карась, белоглазка, красноперка и т.д.), биология которых в Рыбинском водохранилище изучена относительно слабо, поскольку период их существования в водохранилище был коротким и составлял около 10–15 лет после заполнения водохранилища. Затем следовал длительный период практически полного отсутствия.

Увеличению численности линя Рыбинского водохранилища (как и карася) в 2000-е гг. способствовали относительное увеличение степени зарастания литорали Рыбинского водохранилища, потепление климата и, очевидно, снижение численности хищников, обусловленное их интенсивным выловом. Численность линя лимитируют также ограниченные площади зарастаемых макрофитами мелководий, обеспечивающих защиту от хищников ранней молоди линя.

Линь прекрасно приспособлен к выживанию в условиях водохранилища, поскольку может успешно противостоять многим негативным факторам, лимитирующим численность других видов. Порционный нерест позволяет ему эффективно нереститься в условиях колебаний уровня водохранилища, устойчивость к дефициту кислорода — переносить периодически возникающие заморные явления в зимний период. Все это, наряду с изменениями, происходящими в литоральной зоне Рыбинского водохранилища в современный период, а также потепление климата создают благоприятную перспективу для дальнейшего существования и развития популяции линя.

5.15. Язь

Язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) до образования Рыбинского водохранилища повсеместно встречался в реках, попавших в зону затопления, но из-за низкой численности промыслового значения не имел (Кулемин, 1944). Информация о его численности в тот период отсутствует (Васильев, 1955).

После образования водохранилища популяция язя увеличила свою численность, но большого промыслового значения не достигла. В промысловых уловах он постоянно присутствовал в качестве прилова (Васильев, 1955), но даже при сравнительно высоких уловах в промысловой статистике учитывался в одной рубрике с плотвой или в группе «мелочь неразбор», что значительно искажало промысловую статистику этого вида. До начала 1950-х гг. уловы язя варьировали в пределах от 5 до 25 т в год (рис. 5.15.1). Сведения о причинах отсутствия язя в промысловых уловах в период с 1953 по 1969 гг. отсутствуют.

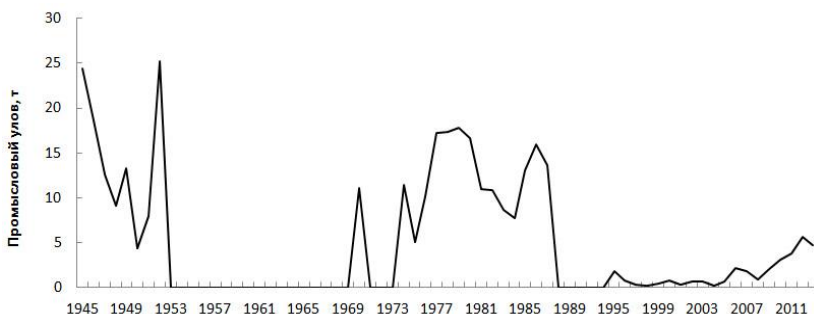


Рис. 5.15.1. Динамика промысловых уловов язя Рыбинского водохранилища в период с 1945 по 2013 гг.

Возможно, снижением численности язя было связано с разрушением затопленных остатков леса в прибрежье. Язь весьма требователен к качеству нерестового субстрата и нерестится первым из карповых видов Рыбинского водохранилища — во второй декаде апреля, когда уровень водохранилища еще недостаточен для залития растительного субстрата. Поэтому после разрушения прибрежных сухостоев язь практически ежегодно испытывает дефицит нерестилищ.

В затопленных лесах спектр питания язя состоял в основном из брюхоногих моллюсков (даже после вселения *D. polymorpha*), ручейников, растительности и ранней молоди рыб. Следовательно, приуроченность язя к биотопам, образовавшимся под защитой сухостоев, в

нагульный и нерестовый периоды была высокой, и их разрушение могло в значительной мере повлиять на его численность.

В тот период в учетных траловых уловах язь встречался эпизодически (рис. 5.15.2). Язь, как и плотва, практически не выходит на русловые участки и, следовательно, редко встречается в траловых уловах. Выход язя на русловые участки вызван увеличением его численности.

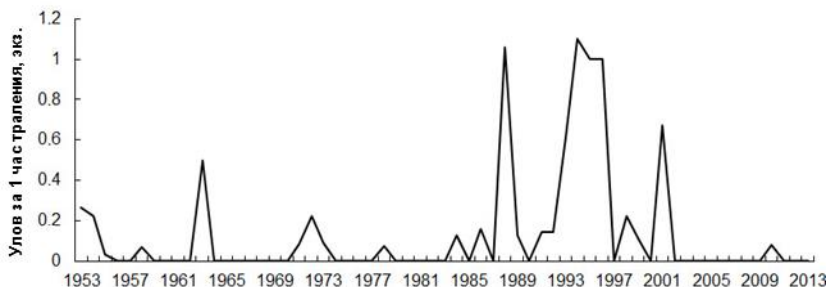


Рис. 5.15.2. Динамика уловов язя учетным донным тралом на Рыбинском водохранилище в период с 1953 по 2013 гг.

В начале 1970-х гг. язь вновь появился в промысловой статистике, уловы в этот период достигали 18 т в год. В учетных траловых уловах он практически отсутствовал.

Следующее падение уловов, вплоть до полного исчезновения из промысловой статистики, произошло в конце 1980-х – начале 1990-х гг. Причиной тому стала переориентация промысла на более ценные с коммерческой точки зрения виды крупного частика. В этот же период резко снизились уловы практически всех промысловых видов, относящихся к мелкому частику. В этот период резко возросли учетные траловые уловы язя (рис. 5.15.2), что указывает на значительное увеличение численности. Слабое использование запасов язя промыслом способствовало накоплению в популяции особей старшего возраста как в прибрежье, так и на затопленной пойме, но на пойме, вплоть до 1990-х гг., язь был крупнее и старше (рис. 5.15.3).

В 2000-е гг. в результате интенсификации сетного лова леща, под прессом промысла оказались старшие возрастные группы язя (рис. 5.15.1), которые попадают в крупноячейные сети в качестве прилова. Это привело к снижению общей численности (язь исчез из траловых уловов) и снижению доли старшевозрастных особей в сетных уловах (рис. 5.15.3).

В 1950-е гг. в популяции язя наблюдалась четкая возрастная сегрегация. На прибрежных участках (в неводных уловах) доминировали особи с размерами от 100 до 200 мм в возрасте 1+ ... 2+ (рис. 5.15.4).

В то же время на участках затопленной поймы с глубинами 4–8 м (в учетных сетных уловах) преобладали рыбы размерами свыше 300 мм в возрасте старше 6+.

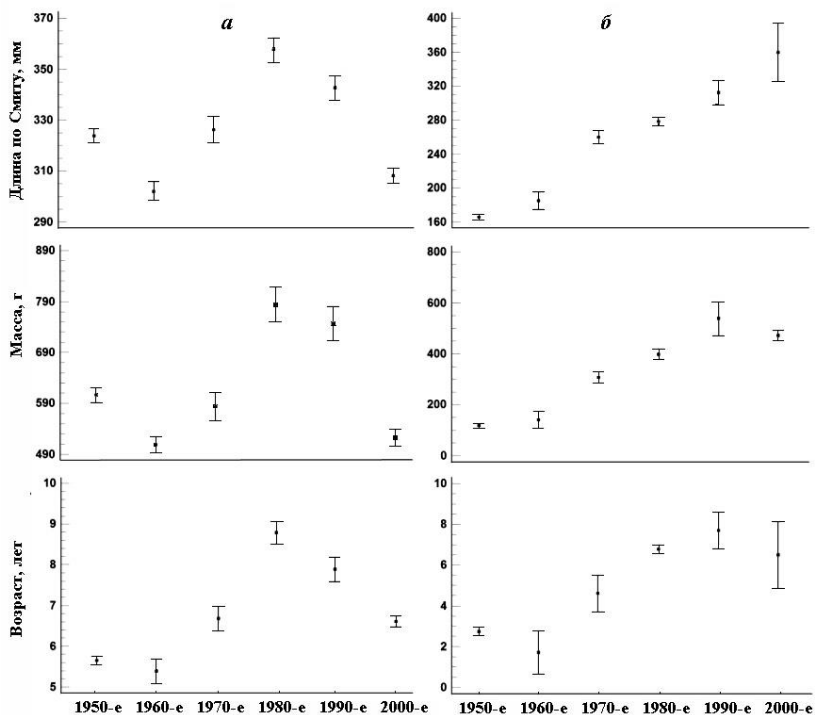


Рис. 5.15.3. Динамика средних показателей язя из сетных (а) и неводных (б) уловов в Рыбинском водохранилище.

После полного разрушения прибрежных древесных остатков распределение разновозрастных групп язя стало меняться. В неводных и сетных уловах доминировали особи размерами свыше 250 мм в возрасте 4+ и старше.

Окончательное перераспределение произошло в 1990-е и 2000-е гг., когда достоверные отличия в размере и возрасте особей язя из неводных и учетных сетных уловов практически исчезли.

Молодь в возрасте 0+ и 1+ в 2000-е гг. предпочитала прибрежные участки с зарослями макрофитов, которые сохранились на защищенных участках литорали (заостровные участки и устья притоков), где она составляла от 2 до 4% в уловах мальковой волокуши, занимая 5–6 место по численности среди других 17–19 видов. Максимальной

численности молодь язя достигает в зарослях макрофитов на устьевых участках притоков Рыбинского водохранилища (рис. 5.15.5), где она занимает 3-е место по численности среди 12 встречающихся здесь видов и уступает только плотве и окуню.

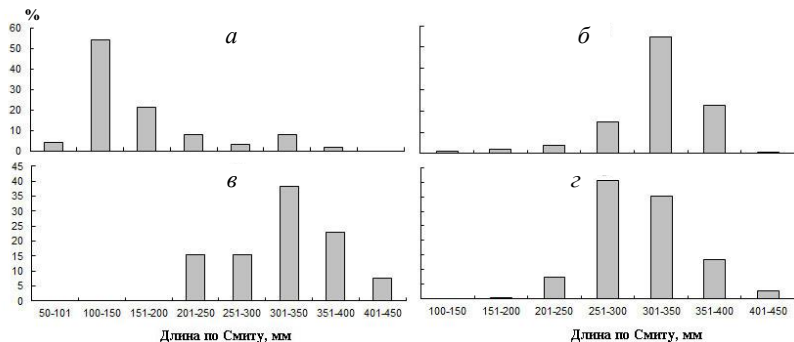


Рис. 5.15.4. Размерная структура неводных уловов язя в Рыбинском водохранилище в 1950-е (а) и 2000-е (б) гг. и сетных уловов в 1950-е (в) и 2000-е (г) гг.

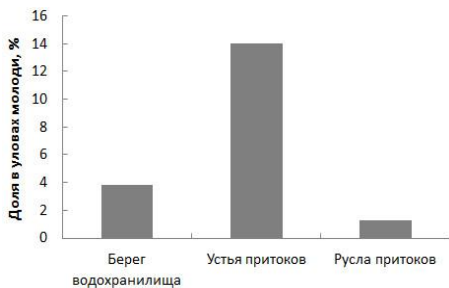


Рис. 5.15.5. Распределение молоди язя на прибрежных участках Рыбинского водохранилища в 2000-е гг.

Рост. Самый высокий темп роста язя наблюдался в 1950-е гг. (рис. 5.15.6). Снижение темпа роста произошло в 1960-е гг. и он оставался не высоким в течение 1980-е и 1990-е гг. Только в 2000-е гг. было отмечено некоторое увеличение данного показателя.

Снижение темпа роста в 1960-е гг. могло быть обусловлено двумя факторами: разрушением прибрежных биотопов, образовавшихся под защитой затопленных лесов, и вселением *D. polymorpha*. Влияние обоих факторов связано с ухудшением кормовых условий для язя. В первом случае произошло снижение продуктивности обширных литоральных биотопов, в том числе и за счет снижения обилия предпочитаемых язем моллюсков *Valvata piscinalis* и *Bithynia*. Вселение *D. polymorpha* привело к снижению биомассы других видов моллюсков, которых язь предпочитает *D. polymorpha* (Шамардина, 1975), например, *Sphaerium*. Увеличение темпа роста в 2000-е гг., очевидно,

связано с потеплением воды в водохранилище, вызванным изменениями климата.

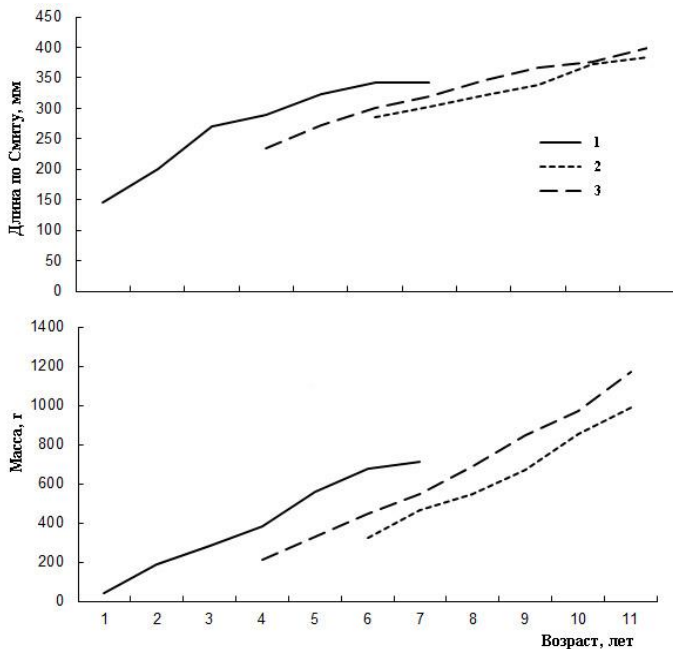


Рис. 5.15.6. Наблюдаемый рост язя Рыбинского водохранилища в 1950-е (1), 1980-е (2) и 2000-е (3) гг.

Размножение. Язь размножается на участках с сухой негниющей растительностью в литорали водохранилища и его притоках. Подходит на нерест 18–20 апреля. Дружный кратковременный нерест длится в течение двух дней. При ранней весне нерест заканчивается уже к 26 апреля. В случае поздней и холодной весны ход язя к местам нереста отмечен в период с 27 апреля по 3 мая, а нерест продолжается с 1 по 13 мая. Температура воды на нерестилищах составляет 4.8–5°C, ее следует считать пороговой для нереста язя. Плодовитость язя — от 28.1 до 96.5 тыс. икринок. При температуре воды 10–14°C развитие икры происходит за 9–10 дней.

Питание. Нагуливается язь в прибрежье и на пойме, там же, где и плотва. Спектр питания язя включает личинок ручейников, растения, моллюсков и молодь рыб, а основу питания составляют брюхоногие моллюски. До вселения *D. polymorpha* наиболее часто в питании встречались *V. piscinalis*, *Sphaerium* и *Bithynia*, после вселения — в ос-

новном крупные брюхоногие *Viviparus*, *Limnaea* и *Ancylus*. Двухстворчатый моллюск *D. polymorpha* встречается в питании язя крайне редко, несмотря на обилие и доступность (Шамардина, 1975).

С возрастом доля моллюсков в питании язя значительно возрастает за счет снижения доли мелких кормовых организмов: ракообразных и личинок хирономид. Доля таких крупных объектов питания, как личинки ручейников, растительность и молодь рыб, существенно не меняется.

Заключение. Учитывая, что молодь язя является постоянным и относительно многочисленным элементом прибрежных скоплений молоди, Л.И. Васильев (1950 *a*) полагал, что язь в перспективе может значительно увеличить свою численность в Рыбинском водохранилище. Однако за прошедшие 70 лет существования Рыбинского водохранилища этого не произошло. Основная причина в том, что язь нерестится первым из карповых рыб водохранилища — во второй половине апреля. В это время уровень воды еще не достигает отметки, достаточной для залития прошлогодней растительности. Поэтому язь практически ежегодно испытывает дефицит нерестилищ, что и лимитирует численность его популяции в Рыбинском водохранилище.

5.16. Сом

Сом обыкновенный *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) был очень редок в верхней Волге до 1920 г. С двадцатых годов и до времени образования водохранилища он стал встречаться значительно чаще (Васильев, 1950 а).

В Рыбинском водохранилище, расположенном близко к северной границе его ареала, численность этого вида продолжает оставаться небольшой, хотя в последние годы наметилась тенденция к некоторому ее увеличению. На это указывает промысловая статистика (рис. 5.16.1), а также данные учетного лова ИБВВ РАН (рис. 5.16.2) и Дарвинского государственного заповедника (рис. 5.16.3).

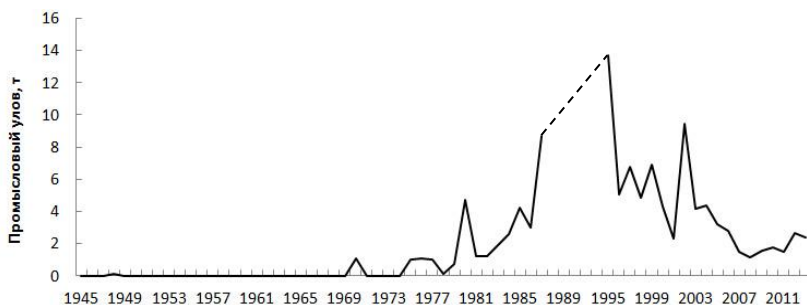


Рис. 5.16.1. Динамика промысловых уловов сома Рыбинского водохранилища.

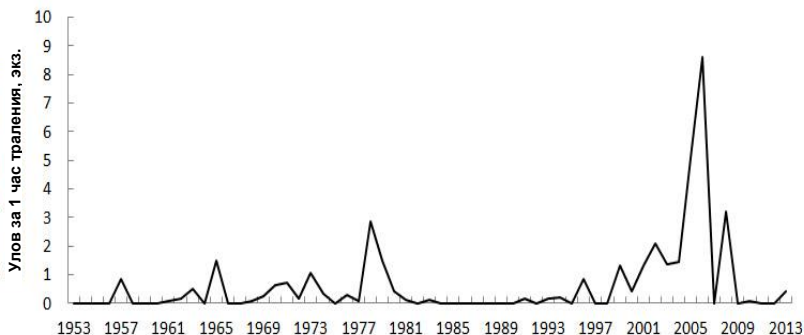


Рис. 5.16.2. Динамика учетных уловов сома Рыбинского водохранилища донным тралом.

В промысловой статистике по Рыбинскому водохранилищу сом впервые упоминается в 1948 г., затем, после длительного перерыва, в 1971 г., а с 1975 г. промысловые уловы сома регистрируются постоянно.

но. Данные по промысловым уловам сома за период с 1988 по 1992 гг. отсутствуют, но это не означает его отсутствия в уловах. В учетных траловых уловах ИБВВ РАН сом относительно регулярно встречается с 1957 г. (рис. 5.16.2), а в научных уловах Дарвинского государственного заповедника — с 1981 г. (рис. 5.16.3).

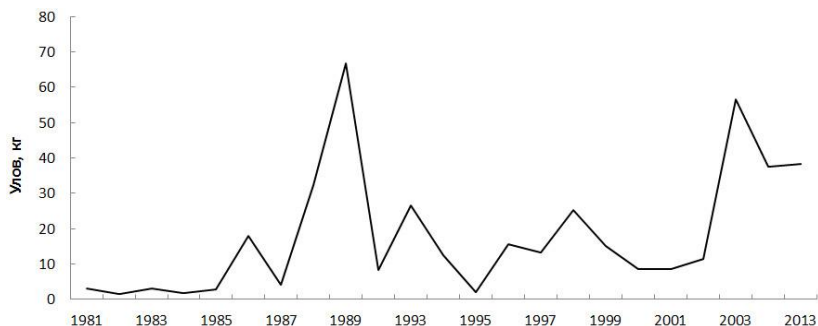


Рис. 5.16.3. Динамика учетных сетных уловов сома Рыбинского водохранилища в Дарвинском государственном заповеднике в 1981–2013 гг.

В Дарвинском государственном заповеднике первые относительно большие уловы сома (по 22 экз. в год) были получены в 1988–1989 гг. (Зеленецкий, 2008). Основу уловов этих лет составили сомы в возрасте 5–7 лет со средней массой 1.641 и 3.029 кг соответственно. Очевидно, именно это поколение дало новое высокоурожайное пополнение 1999–2001 гг., которое было зарегистрировано в середине 2000-х гг. и в Дарвинском государственном заповеднике (34 экз. сома за год) и ИБВВ РАН (9 сомов за 10 мин траления). Выловленные тралом сомы имели массу около 1.5 кг, промысловую длину около 50 см и возраст 5+.

Размерно-возрастная структура и рост сома. В научно-исследовательских траловых уловах ИБВВ РАН за все время существования водохранилища сомы старше 12 лет не встречались. Наиболее сложная возрастная структура в траловых уловах отмечалась в 1950-е и 1980-е гг. (рис. 5.16.4), когда в них были представлены возрастных группы от 2+ до 12+. В 1960–1970-е гг. в уловах отсутствовали особи младше 5+. В 1990-е и 2000-е гг. в уловах были представлены особи не старше 6+.

Отсутствие особей моложе 2+ ... 3+ связано с тем, что они держатся на местообитаниях с небольшими глубинами, но и не у самого берега, поскольку попаданий молоди сомов в закидные невода отмечено не было. Скорее всего, их местообитания находятся на затопленной пойме среди остатков древесной растительности.

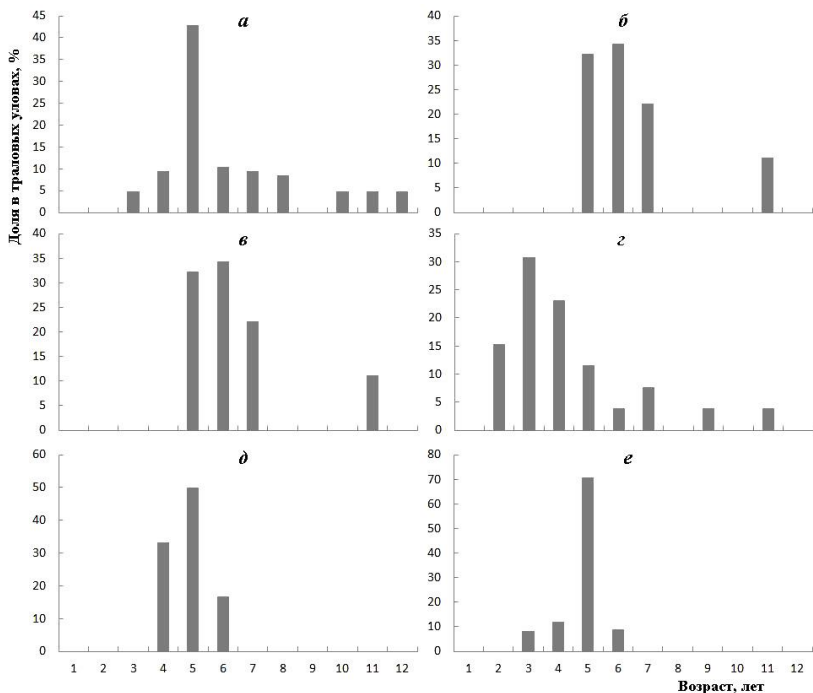


Рис. 5.16.4. Возрастная структура сома в уловах на Рыбинском водохранилище в разные года. *а* — 1950-е; *б* — 1960-е; *в* — 1970-е; *г* — 1980-е; *д* — 1980-е; *е* — 2000-е гг.

Преобладание сомов в возрасте 5+ ... 7+ в уловах связано с тем, что в этот период они начинают активно хищничать вне укрытий, в том числе и на русловых участках, что значительно повышает их доступность для различных орудий лова. Резкое снижение доли старших особей связано с тем, что в возрасте с 5 до 7 лет они достигают половой зрелости и начинают участвовать в нересте, и именно в нерестовый период на заросших мелководьях сом становится наиболее уязвимым для вылова. Усугубляется это тем, что нерест сома протекает в конце июня и июле, когда нерестовый запрет на лов рыбы в Рыбинском водохранилище уже заканчивается. Попытки введения специального запрета на время нереста сом видимых результатов не дали. Следовательно, вероятность выживания половозрелых особей этого малочисленного в Рыбинском водохранилище вида резко снижается. Этим объясняется и полное отсутствие в уловах в 1990-е и 2000-е гг. особей старше 6+, поскольку в этот период значительно выросла интенсивность нелегального промысла.

В водохранилище встречаются сомы и более старших возрастных групп, но вероятность их поимки крайне мала. Периодически в устных сообщениях браконьеров упоминается о вылове сомов весом до 70 кг, а промысловиками на р. Мологе, рядом с границей Дарвинского государственного заповедника, были отловлены сомы весом до 90 кг. Редкая встречаемость в учетных уловах сомов, особенно старших возрастов, не позволяет определить темп роста для всего возрастного ряда (табл. 5.16.1).

Таблица. 5.16.1. Наблюденный рост сома Рыбинского водохранилища

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Длина, мм	128	256	375	418	502	605	714	842	1003	1078	1134	1170

Редкой встречаемостью сомов старших возрастных групп объясняется и большой разброс данных по длине и массе одновозрастных особей. Так, в Дарвинском государственном заповеднике в 2007 г. был получен материал по двум сомам массой 38.5 и 39 кг и промысловой длиной около 170 см (Зеленецкий, 2008). Возраст обеих особей — 24 года. В ИБВВ РАН в 2012 г. был пойман сом в возрасте 25 лет, но его длина составила всего лишь 130 см, а масса 29 кг.

Данные, полученные в Дарвинском государственном заповеднике, показывают, что в последние годы темп роста сома увеличился, что объясняется потеплением климата. Однако небольшое количество проанализированных особей из каждой возрастной группы не позволяет утверждать это с полной уверенностью.

Размножение сома. Зимовка сома проходит в руслах затопленных рек и озер. Первые уловы сома в русле Мологи отмечаются во время февральских и мартовских оттепелей. В заливы заповедника крупный сом заходит для нереста и нагула в основном в середине мая, в это время основную долю в уловах составляют половозрелые особи в возрасте 8–11 лет длиной около 1 м и массой 7–10 кг. В августе–сентябре, наблюдается их скат из заливов на русловые участки водохранилища.

Нерест сома протекает в конце июня и июле на хорошо прогреваемых мелководьях заливов и побережий вдоль береговой линии заповедника. Важнейшие из них — расположенный в центре Дарвинского государственного заповедника Бор-Тимонинский залив, представляющий несколько тысяч гектаров хорошо прогреваемых, защищенных мелководий с хорошо развитой прибрежно-водной растительностью, а также расположенные за пределами заповедника мелководья в районе островов Центрального Мыса (Зеленецкий, 2011).

Данные по плодовитости сома Рыбинского водохранилища отсутствуют. В 2010 г. в Дарвинском государственном заповеднике определили плодовитость двух половозрелых самок из любительских уловов. Самка массой 8.5 кг и длиной 113 см содержала 18.5 тыс. икринок, а самка массой 11.5 кг (126 см) — 30 тыс. икринок.

Судя по возросшим в последние годы уловам, потепление климата благоприятно сказывается на условиях естественного воспроизводства сома водохранилища. Однако интенсивное развитие маломерного судоходства в последнее время и отсутствие в правилах судоходства и рыболовства ограничений на судоходство в местах нереста сома резко снижают эффективность размножения данного вида. Сом не рассеивает икру по нерестовому субстрату, а компактно откладывает ее в гнездо, которое затем охраняет. Любой фактор беспокойства, а тем более отлов производителя браконьерами, приводит к тому, что брошенное гнездо с икрой сразу же подвергается нападению мелких рыб и насекомых и икра уничтожается полностью.

Питание. В связи с редкой встречаемостью сома в исследовательских уловах, практически отсутствуют сведения о его питании в Рыбинском водохранилище. В Дарвинском государственном заповеднике проанализировали питание неполовозрелых сомов из уловов в июле и августе 2013 г. В этот период в границах заповедника сомы подходят к проливам, ведущим в глубокие заливы и затопленные русла притоков р. Мологи, где и питаются скатывающейся с мелководий молодью рыб (табл. 5.16.2).

Таблица 5.16.2. Содержание желудков сомов, пойманных в Дарвинском государственном заповеднике летом 2013 г.

№ рыбы	Дата поимки	Длина (l, см)	Масса (кг)	Состав пищевого комка
1*	18.07	53.5	1.300	28 экз. молоди рыб (окунь, ерш, плотва)
2*	23.07	65.0	2.630	Окунь (10 см) — 1 экз., ерш (10 см) — 1 экз., молодь окуня и ерша (3.5–4.5 см) — 19 экз.
3**	23.07	56.5	1.700	Ерш (8–10 см) — 4 экз., окунь (10 см) — 1 экз.
4**	24.07	65.0	2.240	Ерш (11 см), (3.5–4.5 см) — 10 экз., окунь (3.5–5 см) — 6 экз., судак (5.5 см) — 1 экз., карповые (3.0–5.5 см) — 8 экз.
5**	30.07	60.0	2.100	Щука (10–12 см) — 7 экз., окунь (3.5–5 см) — 30 экз., карповые (3.5–5.5 см) — 22 экз.
6**	30.07	70.0	3.270	Карповые (3.0–5.5 см) — 172 экз.
7**	22.08	60.0	1.700	Окунь (10 см) — 1 экз., ерш (12 см) — 1 экз.

* — станция «Мшичинский залив», ** — станция «река Лоша».

По данным ИБВВ РАН за 2005–2012 гг., в содержимом желудков сомов встречаются 7 видов рыб. Из них наиболее часто — ерш, лещ, плотва и густера — от 21.5 до 25.5%. Другие виды (окунь, синец, тюлька) составляют всего по 2% (табл. 5.16.8).

Таблица 5.16.8. Состав пищи сома Рыбинского водохранилища за период наблюдений 2005–2012 гг. (% общего количества заглоченных рыб)

Вид пищи	Доля, %
Тюлька	2.0
Окунь	2.0
Ерш	25.5
Плотва	21.5
Лещ	25.5
Синец	2.0
Густера	21.5

Закключение. Л.И. Васильев (1950 *a*) относил сома Рыбинского водохранилища наряду с бершом и сазаном к видам, которые были крайне немногочисленными до и после образования водохранилища. Сом и теперь, через 70 лет после начала заполнения водохранилища, остаётся малочисленным. Возможно, что основным лимитирующим фактором для этой группы видов является температура, определяющая эффективность воспроизводства и продолжительность вегетационного периода, поскольку именно в период потепления климата и у сома, и у берша наблюдается тенденция к увеличению численности, на что указывает возрастание и промысловых и научно-исследовательских уловов. Вторым значимым фактором, ограничивающим численность популяции сома Рыбинского водохранилища, является высокий уровень браконьерства в нерестовый период.

5.17. НАЛИМ

Налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758). До образования Рыбинского водохранилища численность и промысловое значение налима в Волге и ее притоках были невелики (Кулемин, 1944; Сергеев, 1959). Он обитал на каменисто-галечных участках русел и поймы рек. В первые пять лет существования водохранилища не составлял существенной доли в промысловых уловах (Васильев, 1950 а). Численность популяции начала заметно увеличиваться с середины 1940-х гг., а в 1950-х гг. его уловы уже превышали 200 т в год. Уловы налима достигли максимума в начале 1960-х гг. (до 500 т, более 17% общего вылова рыбы), а затем начали снижаться и в 1970-е гг. были примерно вдвое ниже максимальных (153 ± 41 т) (рис. 5.17.1 а).

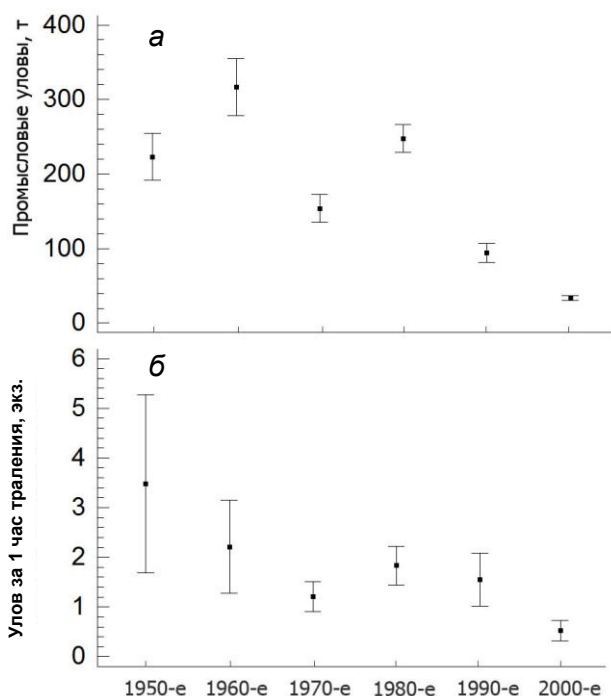


Рис. 5.17.1. Промысловые уловы налима (а) и уловы учетным тралом (б).

Определяющую роль промысла в уменьшении уловов налима подтверждает тот факт, что снижение его интенсивности в 1970-е гг. привело к увеличению уловов до 247 ± 42 т к началу 1980-х гг. Кроме того, возросли и уловы учетным тралом (в 1970-е гг. — 0.9 ± 0.3 ; в 1980-е гг. — 2.1 ± 0.8 экз./за 1 час траления) (рис. 5.17.1).

В 1990-е гг. снова произошло снижение промысловых уловов и уловов исследовательским тралом (соответственно до 94 ± 30 т и 1.5 ± 1.1 экз./за 1 час траления). В 2000-е гг. и те и другие уловы достигли минимальных величин за все время существования водохранилища (соответственно 33 ± 7 т и 0.6 ± 0.4 экз./за 1 час траления). При этом, если в 1980-е гг. в уловах встречались особи в возрасте до 11 лет, то в настоящее время популяция налима состоит из 7 возрастных групп.

Для рыбинского налима характерна меньшая, чем в северных водоемах, продолжительность жизни (Остроумова, 1966). Доля рыб старше 8–9 лет в промысловых уловах крайне мала, и в течение всего времени существования водохранилища по численности всегда преобладали младшие возрастные группы (от 1+ до 5+). Созревание налима Рыбинского водохранилища начинается уже в возрасте 1+. У двухлеток (1+) доля половозрелых особей составляет 36.3% среди самцов и 10.8% среди самок. У трехлеток (2+) количество зрелых самцов достигает 80.3%, зрелых самок — до 56.8%, а в возрасте 3+ созревшие особи составляют до 98% независимо от пола.

Ввиду более короткого жизненного цикла налима Рыбинского водохранилища в его стаде хорошо заметны колебания численности, связанные с урожайностью отдельных поколений. В уловах обычно прослеживаются только одно или два поколения высокой или средней численности, а остальные оказываются малочисленными. Урожайные поколения и определяют величину промыслового запаса на ближайшие годы (Остроумова, 1966).

Еще одним фактором, влияние которого в значительной мере сказывается на численности популяции налима в 2000-е гг., стало существенное потепление воды Рыбинского водохранилища.

Налим — холодноводный вид и летом ведет малоактивный образ жизни, отставаясь под корягами и камнями на склонах затопленных русел (Сергеев, 1959), где имеется выход более холодных грунтовых вод (Бакастов, 1960). Поэтому он практически не встречается в уловах. Осенью с понижением температуры активность налима возрастает, и он начинает встречаться и в промысловых и в учетных уловах.

Начиная с 1995 г. время ледостава на Рыбинском водохранилище сместилось в среднем более чем на месяц (с начала ноября на конец декабря). Потепление в районе водохранилища стало отмечаться с середины 1970-х гг. (Литвинов, Рошупко, 2010), но в 2000-е гг. оно стало особенно интенсивным (Литвинов и др., 2012).

Именно с началом быстрого повышения температуры в 2000-е гг. совпало резкое снижение численности популяции налима, что сказа-

лось на величине его учетных траловых (рис. 5.17.2) и промысловых (рис. 5.17.3) уловов.

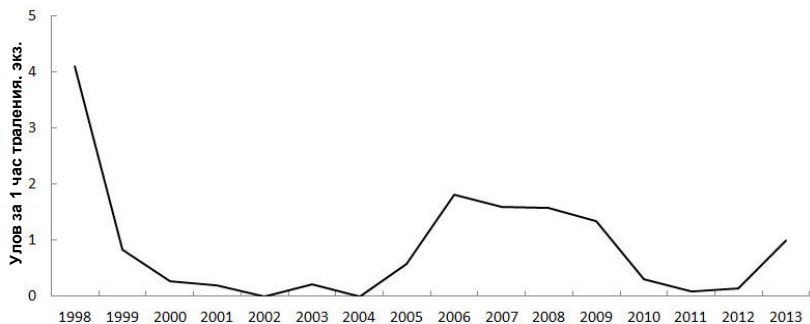


Рис. 5.17.2. Динамика уловов налима учетным тралом в Рыбинском водохранилище за период с 1998 по 2013 гг.

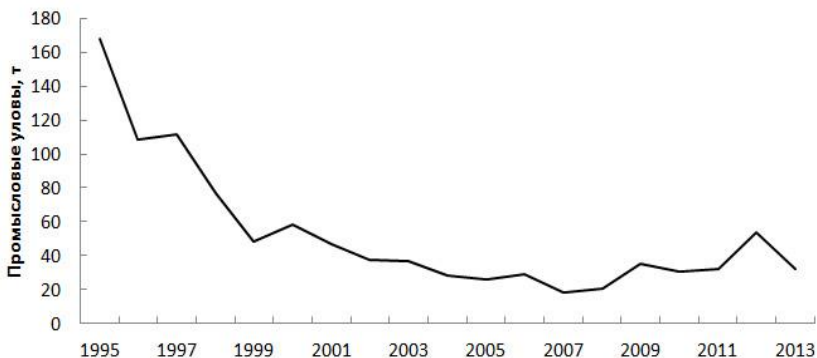


Рис. 5.17.3. Динамика промысловых уловов налима в Рыбинском водохранилище за период с 1995 по 2013 гг.

Численность популяции налима держалась на низком уровне до 2005 г. В 2006 г. было зарегистрировано увеличение численности популяции налима (рис. 5.17.2). Официальные промысловые уловы не показали этого увеличения, поскольку были ограничены величиной допустимого улова, установленной в период понижения его численности (рис. 5.17.3).

Результаты исследований 2007 г., свидетельствовавшие о повышении численности, послужили основанием для увеличения промысловых квот на 2009 г. Зимние промысловые уловы налима в этот период состояли из особей 7 возрастных групп. Доминировали по чис-

ленности особи в возрасте 3 и 4 года, т.е. поколения 2005–2006 гг. (рис. 5.17.4).

Однако в 2010 г. лето оказалось аномально жарким, температура придонных слоев воды в Рыбинском водохранилище в самый жаркий период достигала 28°C (рис. 5.17.5). Проведенные исследования показали, что в популяции налима произошло очередное снижение численности (рис. 5.17.2). В настоящее время численность налима остается низкой, и пока нет определенных данных по поводу последующего развития его популяции.

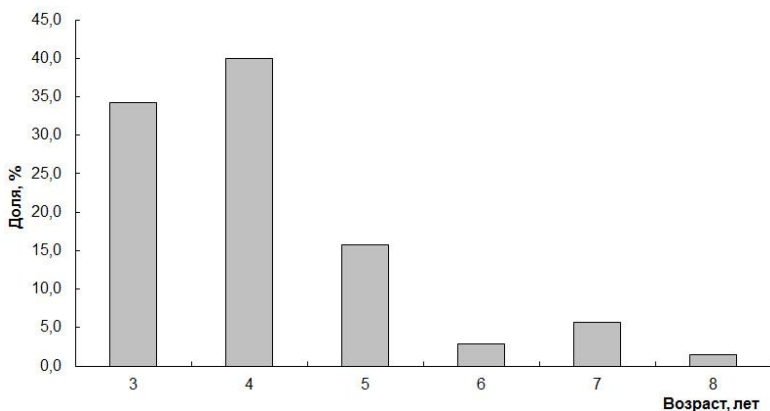


Рис. 5.17.4. Возрастной состав налима в уловах промысловыми ловушками в зимний период 2010 г.

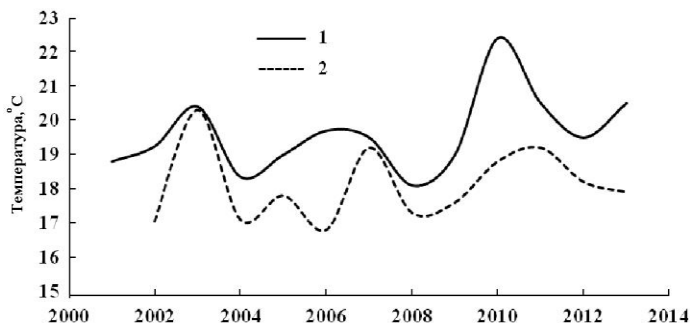


Рис. 5.17.5. Динамика средней за июнь–август температуры воды поверхностного (1) и придонного (2) слоев водохранилища по данным стандартных экспедиций.

Помимо значительного сокращения численности, у налима в 2000-е гг. отмечено снижение темпа роста по сравнению с предыдущи-

ми годами. Это подтверждается результатами анализа уловов учетным тралом (рис. 5.17.6) и промысловыми ловушками (рис. 5.17.7).

В траловых уловах достоверные изменения в темпе роста не прослеживаются только у двухлеток налима. Связано это с тем, что его молодь отличается большей теплоустойчивостью (Сергеев, 1959), чем взрослые рыбы и, как следствие, проявляет высокую пищевую активность в летний нагульный период. Теплоустойчивость снижается только в возрасте 3+ ... 4+ лет, т.е. в возрасте массового полового созревания (Сергеев, 1959). Во всех остальных возрастных группах темп роста особей, отловленных в 1980-е гг., был выше, чем у особей из уловов 2000-х гг.

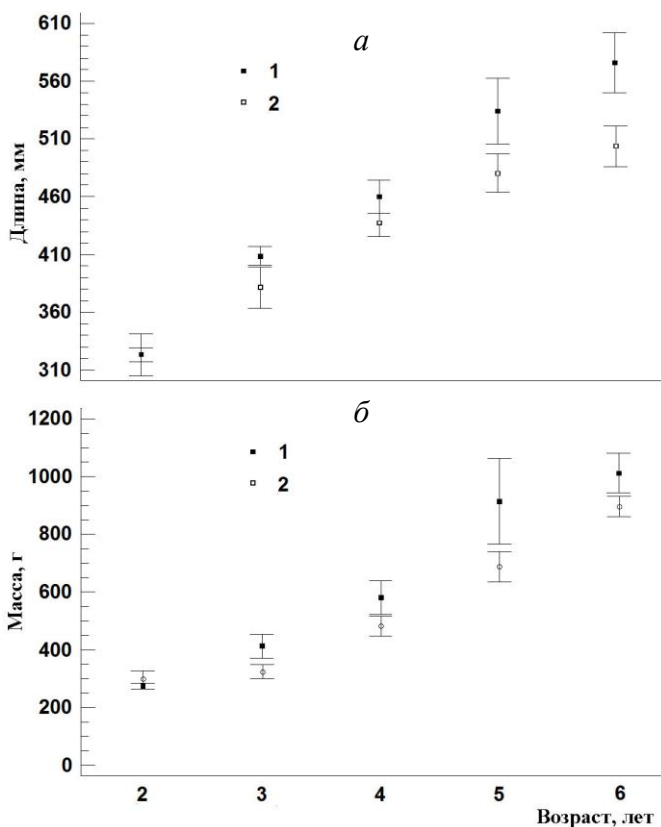


Рис. 5.17.6. Длина (а) и масса (б) особей налима разных возрастных групп из траловых уловов в 1980-х (1) и 2000-х (2) гг.

В зимних уловах из промысловых ловушек для сравнения с 1980-ми гг. были взяты особи из уловов 2009 и 2010 гг. Поскольку отлов ловушками производился в нерестовый период, в уловах представлены только половозрелые особи. Анализ зимних уловов показал, что темп роста особей в 1980-е и 2009–2010-е гг. заметно различался, как и в случае осенних траловых уловов.

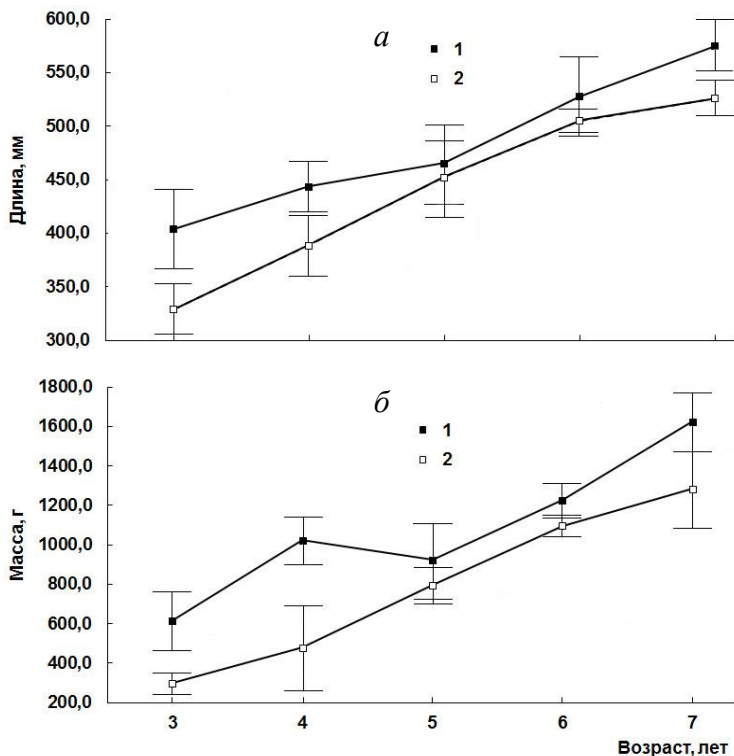


Рис. 5.17.7. Длина (а) и масса (б) особей налима различных возрастных групп в уловах промысловыми ловушками в 1980-х (1) и 2000-х (2) гг.

В уловах из ловушек наибольшая разница отмечена между особями в возрасте 3+ ... 4+, а наименьшая — между особями старших возрастных групп. Объясняется это тем, что особи в возрасте 5+ и старше — это остатки поколений, которые появились до 2005–2006 гг., когда наблюдалась самая низкая численность популяции (рис. 5.17.2). Особи младше 5+ принадлежат к первым относительно урожайным поколениям, появившимся от производителей, которые пережили потепление

начала 2000-х гг. и обеспечили увеличение численности популяции в период с 2006 по 2009 гг. (рис. 5.17.2).

Подобные изменения в популяции налима отмечались в Рыбинском водохранилище и ранее. Так, В.И. Остроумова (1966) отмечала, что налим, как холодолюбивая форма, испытывает угнетение при повышении температуры воды. В частности, запоздалое созревание самок налима в 1959 и 1960 гг., по ее мнению, связано с длительными периодами повышенных температур в осенний период.

Снижение темпа роста холодноводных рыб при повышении температуры воды в последнее время отмечается и у других представителей арктического фаунистического комплекса (Wrona et al., 2006; Rijnsdorp et al., 2009).

Размножение. Помимо воздействия промысла, основными факторами, лимитирующими численность налима в Рыбинском водохранилище, являются неблагоприятные условия для размножения.

Все урожайные поколения налима в 1950-е гг. появлялись в годы с высоким весенне-летним уровнем (Сергеев, 1959). Их высокая численность была определена лучшими условиями выживания молоди при хорошей обеспеченности пищей и наличии убежищ среди растений. Л.К. Захарова (1955) ранней весной обнаруживала личинок налима на заросших мелководьях.

Практически полное разрушение затопленных лесов к началу 1960-х гг. активизировало процесс размыва дна в литорали водохранилища, что привело к обнажению песчано-галечных субстратов на обширной площади мелководий. С одной стороны, это увеличило площадь нерестилищ налима, но с другой — исчезли убежища для его ранней молоди, что впоследствии могло в значительной степени лимитировать численность пополнения (Поддубный, 1971). Это подтверждается тем, что относительно высокая численность налима сохраняется вдоль восточного берега водохранилища, где, в отличие от песчаных пляжей западного берега, значительные площади занимают каменистые моренные обнажения, где среди камней находят убежища молодь налима (рис. 5.17.8).

Еще более вероятной причиной снижения численности налима стало то, что за разрушением прибрежных затопленных лесов последовал интенсивный размыв затопленных почв на литоральных и сублиторальных участках (Зиминова, Курдин, 1972). В результате переноса органики с мелководий усилилась аккумуляция серых илов на участках сублиторали ниже границы зимней сработки уровня водохранилища. К середине 1960-х гг. площадь илистых отложений составля-

ла уже 46% площади дна водохранилища (Законнов, 1981), что привело к заилению существовавших нерестилищ.

По имеющимся данным (Сергеев, 1959; Володин, 1966), икра налима никогда не встречалась на песках даже с тончайшим слоем ила на его поверхности. Поскольку в Рыбинском водохранилище с глубиной увеличивается количество ила на грунте, на глубоких местах налим не нерестится. Это значительно повышает уязвимость икры к обсыханию при ежегодной зимней сработке уровня водохранилища. В Рыбинском водохранилище нерест налима проходит с середины января до начала – середины февраля. Развитие икры продолжается 3–4 месяца. На момент нереста уровень водохранилища ниже НПУ в среднем на 2 м. В апреле уровень водохранилища падает до минимальной отметки, т.е. на 3–4 м ниже НПУ.

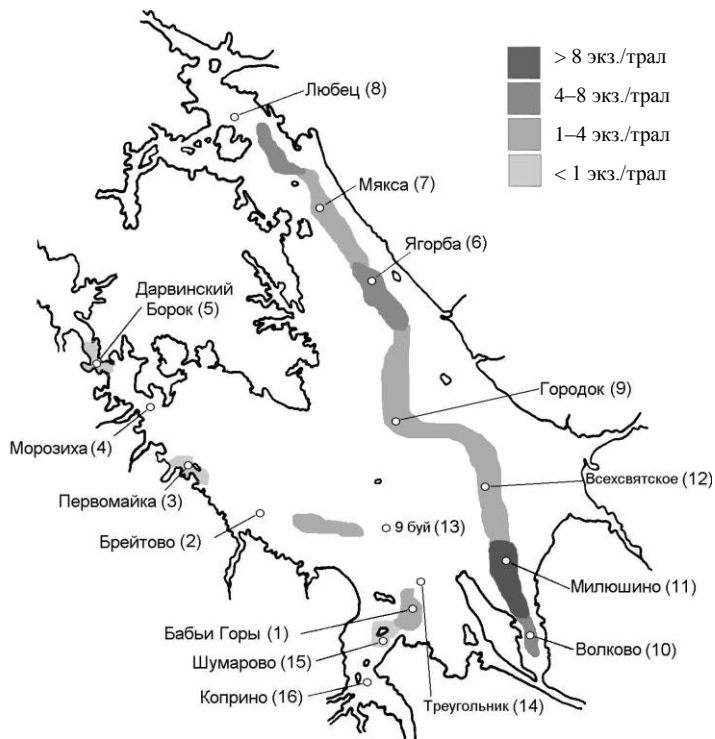


Рис. 5.17.8. Средние многолетние уловы налима учетным донным тралом на различных участках Рыбинского водохранилища. Подписи на рисунке — названия и номера станций контрольных тралений.

По данным В.М. Володина (1966), нерест налима (вторая половина января) проходил на глубине 130–170 см, в момент обнаружения нерестилища (апрель) глубина на этом месте была от 80 до 120 см. Правда, через месяц на этом участке удалось поймать всего одну личинку (Володин, 1967). По мнению автора, гибель или выедание икры и выклюнувшихся здесь эмбрионов допустить трудно. Вероятней всего, личинки были вынесены течением в другие районы. По мнению ряда авторов (Сергеев, 1959; Володин, 1967; Поддубный, 1971), весенние штормовые ветры и вызванные ими сгонно-нагонные течения играют решающую роль в распределении личинок.

Сгонно-нагонные течения, безусловно, могут быть одними из главных отрицательных факторов, влияющих на численность поколений налима, вызывая гибель икры и личинок из-за механических повреждений и переноса на участки с неблагоприятными условиями.

С другой стороны, подобное явление происходит и в притоках Оби, где налим нерестится в речках на течении с глубиной 1–2 м (Богданов, Копориков, 2011). Не прикрепленная к субстрату икра сносится вниз по течению в более спокойные места реки, и ее развитие проходит ниже мест нереста, в условиях, отличающихся от тех, которые наблюдаются на нерестилищах. Возможно, что это происходит и в Рыбинском водохранилище, позволяя популяции налима поддерживать определенную численность в условиях переменного уровня и заилиenia нерестового субстрата.

В свое время Р.С. Сергеев (1959) утверждал, что зимний уровень режим не оказывает существенного влияния на обеспеченность налима нерестилищами и численность его отдельных поколений. Скорее всего, он имел в виду численность, которую популяция налима достигла к тому времени. Увеличения численности популяции налима выше нынешней при существующем режиме уровня, очевидно, ожидать не приходится.

Питание. Налим — хищник, ведущий донный образ жизни, подстерегающий добычу (Иванова, 1966 б). В желудках налима встречаются организмы, относящиеся к различным группам животных: рыбы, личинки насекомых, моллюски и др. В Рыбинском водохранилище половозрелый налим питается почти исключительно рыбой (табл. 5.17.1).

В спектре его питания отмечено 18 видов рыб. В первые годы после образования водохранилища (1949–1950 гг.) налим питался преимущественно окунем (44.9%), ершом (25.1%) и плотвой (23.0%). Другие виды рыб встречались в его пище единично (табл. 5.17.1). С 1952 по 1963 гг. основу рациона налима составляли окунь и ерш (по 45% каждый). В 1976–1977 гг., когда численность сеголеток окуня и ерша была очень низкой, хищник в большем количестве, чем обычно, по-

треблял плотву — 63.2%. Корюшка встречалась в желудках налима лишь изредка (табл. 5.17.1).

В 2000-е гг. основу питания налима составляли ерш (61.5%) и тюлька (33.9%), которая появилась в водоеме в массовом количестве (Степанов, Кияшко, 2008). Как отмечают эти авторы, «... зимой тюлька образует плотные малоподвижные скопления в придонных горизонтах, что делает ее доступной не только для хищников, питающихся в толще воды, но и для налима в придонных участках водоема» (с. 89). В 2005–2012 гг. с уменьшением численности тюльки в водоеме ее доля в питании налима тоже сократилась (до 13.1%). Доминирующими видами снова стали окунь и ерш (табл. 5.17.1). В декабре 2007 г. в желудке одного из налимов, выловленных в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, были обнаружены несколько экземпляров другого вида-вселенца — бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*, который только начинает проникать в водоем (Иванова, Касьянов, 2011).

Таблица 5.17.1. Состав пищи налима Рыбинского водохранилища (% общего количества)

Вид пищи	1949–1950*	1952–1953**	1953–1963	1976–1977	2000–2003***	2005–2012
Тюлька	–	–	–	–	33.9	13.1
Окунь	44.9	45.1	44.1	4.4	–	34.3
Ерш	25.1	45.1	45.6	12.1	61.5	42.1
Плотва	23.0	1.9	4.2	63.2	–	5.5
Корюшка	3.4	4.2	2.4	11.0	–	–
Судак	0.9	2.9	1.0	–	–	–
Лещ	2.4	0.4	2.0	1.6	–	1.6
Синец	–	–	–	1.6	4.6	0.7
Густера	–	0.4	–	–	–	–
Язь	0.2	–	–	1.1	–	–
Уклейка	–	–	0.1	2.2	–	0.3
Ряпушка	–	–	0.1	2.8	–	0.7
Щука	–	–	0.2	–	–	1.0
Налим	0.1	–	0.1	–	–	–
Щиповка	–	–	–	–	–	0.3
Подкаменщик	–	–	0.2	–	–	–
Бычок-кругляк	–	–	–	–	–	0.1
Берш	–	–	–	–	–	0.3
<i>n</i>	424		564	34	93	119

Примечания. * — Задульская, 1960; ** — Романова, 1956; *** — Степанов, Кияшко, 2008.

Сезонные изменения питания у налима выражены очень четко (табл. 5.17.2). Летом он практически не питается (Сергеев, 1959). Начинает активизироваться налим в сентябре, когда температура воды

снижается в среднем до 12°C (Литвинов, Рошупко, 2010). Покидая летние убежища, он поднимается в водную толщу, которая осенью охлаждается быстрее придонных горизонтов, где откармливается на скоплениях молоди окуня. Доля сеголеток окуня в желудках налима в этот период достигает 40–67% (табл. 5.17.2).

Таблица 5.17.2. Количество окуня и ерша в пище налима (% общего количества)

Вид пищи	Месяц							
	IX	X	XI	XII	I	II	III	V
Окунь	10.0	40.0	66.7	49.5	40.0	31.4	6.1	–
Ерш	–	–	25.5	45.6	55.2	56.9	71.5	77.5
Другие виды	90.0	60.0	7.8	4.9	4.8	11.7	22.4	22.5

В преднерестовый период (в декабре) в пище хищника в одинаковой пропорции встречалась молодь окуня и ерш (табл. 5.17.2). Во время нереста (конец декабря – январь), который происходит в литоральной зоне водоема, интенсивность питания налима ослабевала. Доля окуня в его рационе начинала уменьшаться, а доля ерша, наиболее многочисленного обитателя зоны литорали (Кияшко, 1982), увеличивалась. В конце зимы, когда интенсивность питания налима вновь усиливалась, ерш становился основным пищевым объектом налима (табл. 5.17.2). После нереста наблюдалось небольшое расширение спектра питания хищников за счет тюльки или плотвы.

Заключение. Налим Рыбинского водохранилища, относящийся к среднечисленным видам, тем не менее, представляет собой коммерчески ценный объект лова. Усилившееся в последние годы давление промысла определяет сходство многолетней динамики промысловых уловов налима и таких видов, как лещ, судак и щука. Однако, в отличие от других промысловых видов, на численность популяции налима более существенное влияние оказывают абиотические факторы, в первую очередь динамика температуры воды и уровеньный режим.

Оценивая состояние популяции налима за все время существования Рыбинского водохранилища, следует отметить, что ее численность всегда была близка к своему естественному пределу. В настоящее время численность налима остается низкой, и пока нет определенных данных по поводу последующего развития его популяции.

5.18. Ерш

Ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) — наиболее многочисленный вид из мелких представителей ихтиофауны, который встречался как в р. Волга до ее зарегулирования, так и во вновь созданном Рыбинском водохранилище (Васнецов, 1950). Поколения речного периода после зарегулирования были малочисленными. Л.И. Васильев (1950 *a*) упоминает лишь об одном экземпляре ерша поколения 1940 г., который был выловлен в 1946 г. Урожайные поколения стали одно за другим появляться после заполнения водохранилища. Л.И. Васильев (1950 *a*) указывает на высокоурожайные поколения 1941–1943 гг. Численность популяции ерша быстро увеличивалась, одновременно шло увеличение доли старших возрастных групп, что являлось следствием недостаточно интенсивного его вылова (Васильев, 1950 *a*). По данным В.В. Васнецова (1950), в конце лета 1941 г., спустя 3–4 месяца после начала заполнения Рыбинского водохранилища, ерш составлял в уловах около 0.1%. При частичном заполнении водохранилища, т.е. до 1946 г. включительно, ерш составлял уже 15%, а в период с 1947 по 1952 гг. (после первого подъема уровня до проектной отметки, при значительном увеличении общих промысловых уловов) — 7%.

Промысловая статистика не дает истинного представления о численности ерша, однако опыт лова снетковыми неводами в феврале–марте 1952 г. показал его значительное обилие. В улове он постоянно превосходил по численности снетка, и нередко достигал 50% общей численности всего улова (Васильев, 1950 *a*).

В 1960–1980 гг. двадцатого века ерш занимал третье место по численности в уловах донного трала — до 20% (Экологические факторы ..., 1993) (рис. 5.18.1, 5.18.2). При этом в литорали было сосредоточено до 63% его популяций, в сублиторали — 12%, в батии — до 25% (Кияшко, 1982). Тем не менее он практически не встречался в уловах закидного невода, поскольку отсутствовал на прибрежных участках с песчаным дном. Основные места его концентрации находились на заиленных участках литорали на значительном удалении от берега.

В промысловой статистике ерш упоминается эпизодически. Максимальный промысловый улов ерша был зарегистрирован в 1945 г., когда за год было выловлено 526 т и в 1946 г. — 64.2 т. В этот период промысловый лов в основном производился закидными неводами на литорали среди остатков затопленного леса. С 1947 г. ерш выпадает из промысловой статистики и снова появляется только в 1977 г. (рис. 5.18.3).

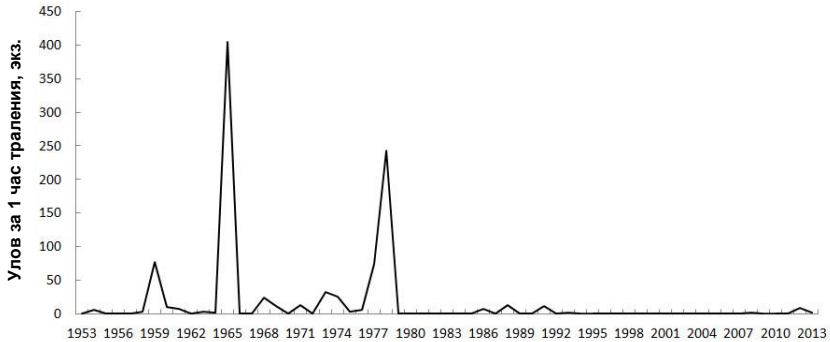


Рис. 5.18.1. Динамика уловов ерша учетным донным тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1953 по 2013 гг.

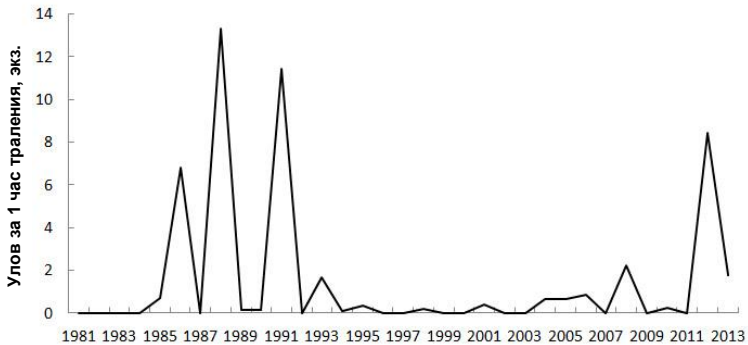


Рис. 5.18.2. Динамика уловов ерша учетным донным тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1981 по 2013 гг.

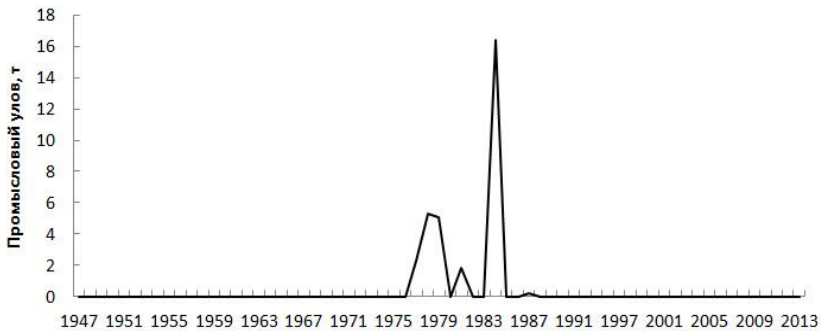


Рис. 5.18.3. Динамика промысловых уловов ерша в Рыбинском водохранилище в период с 1947 по 2013 гг.

Максимальный улов (16 т) был зарегистрирован в 1984 г. В этот период на Рыбинском водохранилище активно осуществлялся траловый лов, на акватории водоема ежедневно работали три тральщика с донными тралами. Основные уловы ерша приходились на их долю. Однако в 1990-х гг. численность ерша резко снизилась, а с начала 2000-х гг. он вообще перестал встречаться в уловах донного трала (Герасимов, Новиков, 2001). Соответственно, в этот период он опять исчез из промышленной статистики (рис. 5.18.3).

Причины сокращения численности и массовой гибели рыб до конца не определены. По одной из версий, причиной массовой гибели ерша в отдельных регионах являются паразитарные инвазии, которые повторяются с периодичностью в 32–33 года (Жохов и др., 2006). На Верхней Волге впервые инвазия была отмечена в 1931–1933 гг. После заполнения Рыбинского водохранилища инвазии наблюдались в 1963–1965 и в 1996–1998 гг. После последней эпизоотии (1996–1998 гг.) с 2003 г. численность ерша в водохранилище начала очень медленно восстанавливаться из небольших групп рыб, сохранившихся в верховьях рек и плесов (Жохов и др., 2006; Герасимов и др., 2009).

По другой версии (Экологические проблемы ..., 2001), основной причиной гибели ерша ежегодно становится дефицит кислорода в придонных слоях водохранилища, особенно на его русловых участках. Это подтверждается хроническим отсутствием ерша в уловах донным тралом в 1990-е и 2000-е гг. (Герасимов, Новиков, 2001) и практически ежегодно наблюдаемыми на поверхности воды погибшими особями. Дефицит кислорода обусловлен гниением отмирающих и оседающих на дно водорослей, масса которых резко возросла в годы потепления климата. Гибель ерша совпадает по срокам с ежегодными периодами массового отмирания водорослей, вызывающих интенсивное «цветение» воды в водохранилище. Ежегодная гибель ерша сильно замедляет восстановление его популяции после массовой гибели в конце 1990-х гг.

Наличие неблагоприятных для ерша условий в придонных слоях водохранилища подтверждается и увеличением количества ерша в дневных уловах пелагического трала с конца 1980-х гг. ($b = 0.02$; $r = 0.43$, $p < 0.01$) (рис. 5.18.4), где даже в период отмирания водорослей кислородный режим остается более благоприятным.

Возраст. В 1940-е гг. уловы ерша состояли из особей в возрасте от 1 до 6 лет (Васильев, 1950 б; Васнецов, 1950). Доминировали особи в возрасте 3 года (41.4%), а с четырех годовалого возраста доля старших возрастных групп в уловах резко снижалась (4 — 8.4%; 5 — 1.5%). Предельный возраст ерша составляет шесть лет (рис. 5.18.5 а, 5.18.6 а) (Ва-

ильев, 1950 *a*; Васнецов, 1950). Сходные данные приводит и А.А. Световидова (1960): размеры вылавливаемых в северной части водохранилища ершей колебались от 4 до 16 см, возрастная структура уловов была представлена 4 возрастными группами от 2+ до 5+.

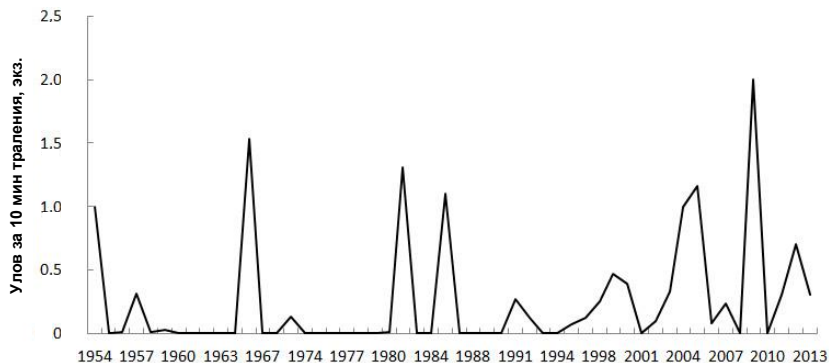


Рис. 5.18.4. Динамика уловов ерша учетным пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1954 по 2013 гг.

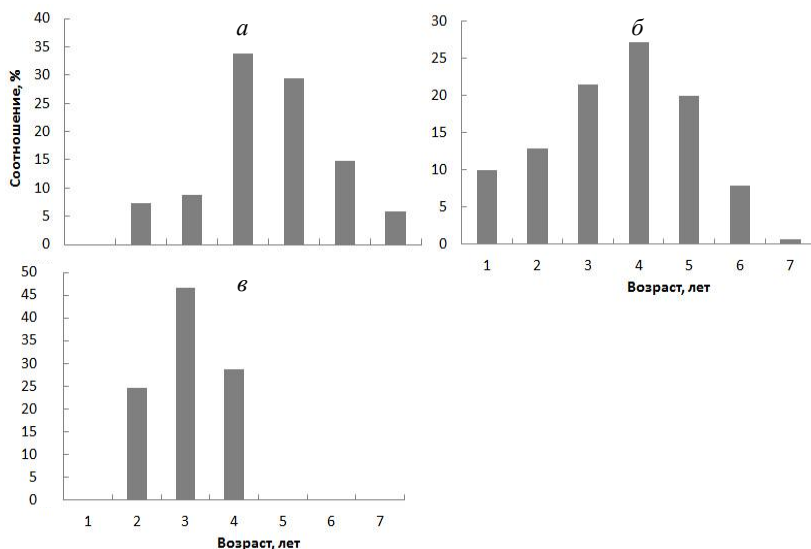


Рис. 5.18.5. Возрастной состав ерша в уловах учетного трала в 1950-е (*a*), 1980-е (*б*) и 2000-е (*в*) гг.

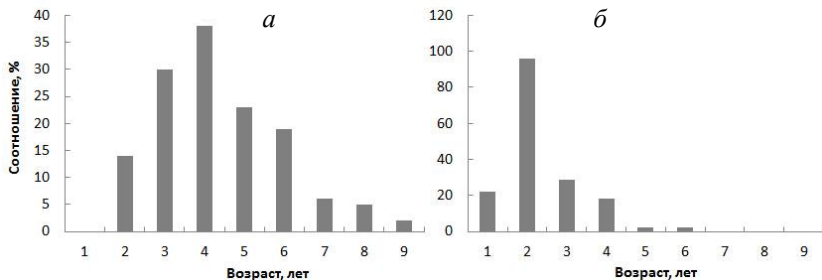


Рис. 5.18.6. Возрастной состав ерша в сетных учетных уловах в 1950-е (*а*) и 1980-е (*б*) гг.

Это несколько расходится с данными архивов ИБВВ РАН, из которых следует, что возрастная структура ершей из траловых исследовательских уловов в 1950-е гг. была представлена 6-ю возрастными группами (до возраста 7+), а из сетных — 8-ю (до 9+) (рис. 5.18.5 *а*, 5.18.6 *а*). При этом самая крупная особь в траловых уловах имела длину (по Смиуту) 178 мм и массу 75 г. В сетных уловах самая крупная особь была выловлена в Волжском плесе в феврале 1958 г. сетью с ячеей 30 мм. Это была самка длиной 196 мм, массой 142 г и возрастом 9+. Следует отметить, что у ерша Рыбинского водохранилища наблюдается значительный разброс одновозрастных групп по длине и массе. Длина рыб одного возрастного класса варьирует от 5 до 10%, масса — от 13 до 38% (Кияшко, 1980).

В 1970-е гг. популяция ерша была представлена особями в возрасте от 0+ до 8+. Преобладали в уловах особи в возрасте 2+ ... 4+. К 1980-м гг. в популяции стала заметна тенденция к омоложению (рис. 5.18.5 *б*, 5.18.6 *б*), что, очевидно, было обусловлено воздействием промысла. Самая крупная особь (самка) из траловых уловов в возрасте 7+ имела длину 155 мм и массу 48.8 г, а из сетных (6+) — 150 мм и 41.3 г соответственно. В 2000-е гг., когда численность популяции ерша стала самой низкой за все время существования водохранилища, возрастная структура траловых уловов была представлена только тремя возрастными группами (рис. 5.18.5 *в*) с доминированием особей в возрасте 3+.

Темп роста. В первые годы заполнения водоема годовые приросты ерша были на 2–4 см выше, чем в Волге до зарегулирования ее стока (Васнецов, 1950; Световидова, 1960). В последующие периоды наблюдалось постепенное снижение темпа роста (Кияшко, 1980). Уже через 10 лет (1958–1959 гг.) годовые приросты рыб старших возрастов снизились на 1.7–3.2 см, а к 1970-м гг. рыбы в возрасте 3 лет и старше

стали расти еще медленнее. Разница в размерах одновозрастных рыб, выловленных в 1940-е и 1970-е гг., достигла 1.7–5.0 см. В то же время темп роста молодых рыб заметно увеличился. Можно предположить, что произошло ухудшение питания только для взрослых рыб (Кияшко, 1980). На биотопах с водной растительностью, которые существовали в водохранилище в 1940-е и 1950-е гг. под защитой остатков затопленных лесов, значительная доля пищевого комка ерша (до 60%) была представлена эпифауной (Поддубный, 1963 *a*). Следовательно, можно предположить, что снижение темпа роста ерша в 1970-е и 1980-е гг. связано с разрушением остатков затопленных лесов и превращением заросшей литорали в песчаные пляжи. Более низкий темп роста в 1980-е гг. по сравнению с 1950-ми наблюдался у особей не только из сетных, но и из траловых исследовательских уловов (рис. 5.18.7).

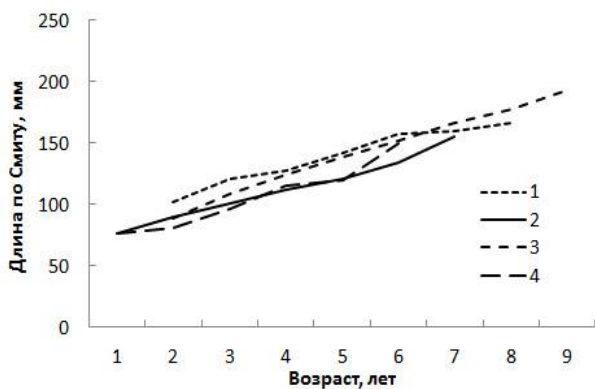


Рис. 5.18.7. Наблюдаемый темп роста ерша из траловых уловов 1950-х (1) и 1980-х (2) гг. и из сетных уловов 1950-х (3) и 1980-х (4) гг.

В 2000-е гг. темп роста молоди остался практически неизменным по сравнению с ростом в 1980-е гг., а рост старших возрастных групп заметно ускорился и достиг уровня 1950-х гг. (рис. 5.18.8). Основной причиной тому, скорее всего, стало снижение межвидовой и внутривидовой конкуренции. Интенсивный легальный и нелегальный промысел в 1990-е и 2000-е гг. послужил причиной значительного снижения численности популяции леща — основного пищевого конкурента половозрелого ерша. В результате указанных причин произошло и снижение численности популяции самого ерша, что, очевидно, значительно улучшило кормовые условия для особей в возрасте 2+ и старше. Более молодые особи, напротив, испытывали значительную конкуренцию со стороны многочисленной молоди карповых. Это происходило не только в литоральной и сублиторальной зонах водохранилища, но и

в пелагиали на русловых участках, где значительную конкуренцию ей составляет тюлька и пелагическая молодь других видов.

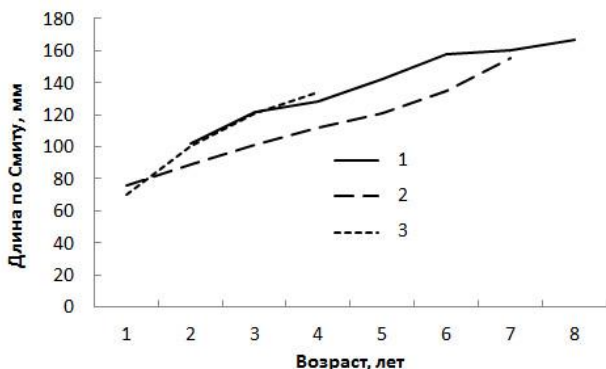


Рис. 5.18.8. Наблюдаемый темп роста ерша из траловых уловов в 1950-е (1), 1980-е (2) и 2000-е (3) гг.

Нерест. Ерш Рыбинского водохранилища созревает в возрасте 1+ ... 3+, основная часть особей впервые участвует в нересте в возрасте 2+. Ерш размножается в сублиторали и на слабозаросших участках литорали с плотным грунтом. Его нерестилища обнаружены на глубине 1.5–2 м на участках с песчаным дном и редким травяным покровом. Некоторые из найденных икринок бывают приклеены к растениям.

Питание. Ерши всех возрастных групп питаются преимущественно личинками хирономид (Кияшко, 1978, 1981). В желудках рыб их обнаруживается от 18 до 24 видов. При этом ведущую роль в питании крупных ершей играет *Chironomus plumosus*. В желудках более мелких особей преобладали личинки хирономид родов *Glyptotendipes*, *Cryptochironomus* и *Endochironomus*. Кроме них, в желудках ерша встречались личинки ручейников, поденок, единично личинки стрекоз и моллюски. При сравнении спектра питания ерша с составом бентосных проб обращает на себя внимание тот факт, что при высокой плотности *Chironomus plumosus* (1500 экз./м²) пищевой комок ерша полностью состоял из них, а при снижении численности *Ch. plumosus* до 400 экз./м² ерш переключался на другие виды хирономид, в частности представителей рода *Glyptotendipes* (Кияшко, 1978).

Необходимо отметить, что во всех опубликованных данных по пищевым спектрам ерша Рыбинского водохранилища отсутствуют сведения о хищном питании. Тем не менее в архивах ИБВВ РАН имеются сведения о том, что в середине мая 1958 г. в улове донного трала среди 92 экз. ерша были обнаружены 6 особей от 4 до 7 годовалого

возраста длиной от 138 до 173 мм (по Смит), в желудках которых замечены признаки рыбной пищи. У двух особей (165 мм и 173 мм) содержимое желудков было идентифицировано как остатки снетка.

Суточные рационы ерша на разных нагульных биотопах могут различаться в 2–3 раза (Кияшко, 1981). Например, в прибрежье ерш за сутки съедает корма 2.8–3.7% от массы тела. На русле же его суточный рацион составляет 7.7%, т.е. на продуктивных серых илах ерш, питаясь круглые сутки, съедает корма в 3 раза больше, чем в прибрежье. Поскольку серые илы являются основным местом нагула леща, то можно предположить, что в годы с высокой численностью ерш может оказывать заметное влияние на состояние кормовой базы леща и наоборот.

Заключение. Следует заметить, что ерш является одним из основных кормовых организмов для таких ценных с коммерческой (в том числе и спортивной) точки зрения видов рыб, как судак, щука, берш и налим. В первую очередь это касается крупных судаков, для которых ерши больших и средних размеров, с точки зрения энергетических затрат, являются наиболее выгодной пищей.

Современная численность популяции ерша гораздо ниже средней многолетней, что негативно сказывается на состоянии кормовой базы большинства хищников Рыбинского водохранилища.

5.19. Окунь

Окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) до образования водохранилища имел исключительно широкое распространение в водоемах будущей зоны затопления и, будучи весьма эврибионтным, заселял даже сильно дистрофные торфяные озера Молого-Шекснинского междуречья, где другие виды рыб отсутствовали (Кулемин, 1944). В первые годы существования водохранилища этот вид встречался на всех биотопах за исключением русловых участков (Васильев, 1950 а; Васнецов, 1950). Позднее он освоил и открытые участки водохранилища, обитая у поверхности и по всей толще воды (Чиркова, 1955).

Динамика численности и уловы. Промысловой численности окунь в Рыбинском водохранилище достиг уже в первые годы его существования. Промысловые уловы окуня уже в середине 1940-х гг. составляли 65.6 ± 13 т (рис. 5.19.1), но доля в общем годовом улове не превышала 4% (рис. 5.19.2).

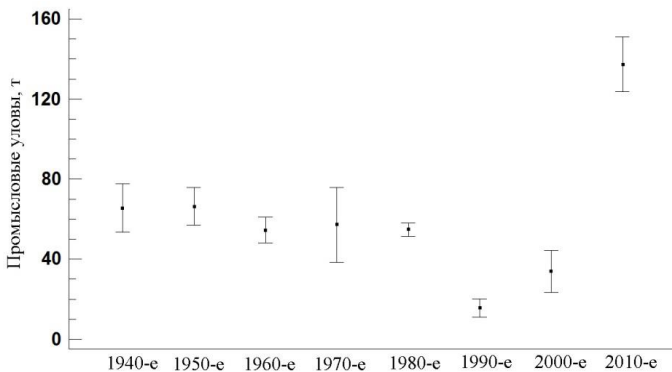


Рис. 5.19.1. Динамика промысловых уловов окуня в Рыбинском водохранилище за период 1940–2000-х гг.

В последующие годы промысловые уловы оставались практически неизменными, но доля в общем улове сокращалась и достигла минимума в 1990-е гг. — 0.4%. Начиная с конца 1990-х гг. уловы окуня стали непрерывно возрастать и максимума достигли в 2010-е гг. (137 ± 18 т). Самый большой промысловый улов окуня за все время существования водохранилища был отмечен в 2012 г. — 177 т (рис. 5.19.3). Окунь — единственный из массовых видов рыб Рыбинского водохранилища, чьи промысловые уловы достигли максимума в 2010-е гг. Дело в том, что этот вид в течение всего предшествующего периода не был коммерчески ценной рыбой и вылавливался в качестве прилова

при промысле других массовых видов из категории мелкого частика — плотвы и синца.

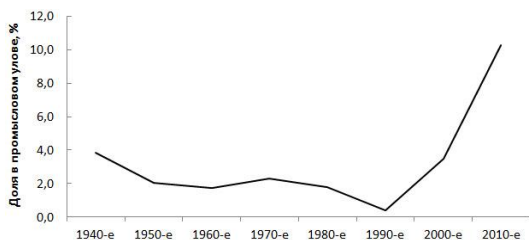


Рис. 5.19.2. Доля окуня в промысловых уловах в Рыбинском водохранилище за период 1940–2000-х гг.

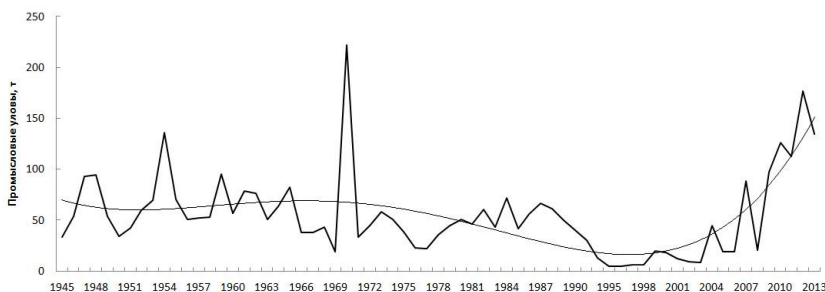


Рис. 5.19.3. Динамика промысловых уловов окуня в Рыбинском водохранилище за период 1940–2000-х гг.

В последние годы, когда запасы более ценных видов в водохранилище значительно сократились, промысел стал более интенсивно использовать виды мелкого частика, запасы которых пока находятся в удовлетворительном состоянии, в том числе и окуня.

Оценить состояние популяции окуня в Рыбинском водохранилище и влияние на него промысла прямыми методами практически невозможно. Использование учетных орудий лова (неводов и тралов) и гидроакустики затруднено из-за того, что основная часть популяции обитает на глубоководной пойме на участках с остатками древесной растительности и на мелководьях — в устьях рек и за островами. На русловых участках окунь, как и плотва, не образует скоплений и в траловых уловах представлен единичными особями, что не связано с состоянием его запасов в водохранилище (рис. 5.19.4).

Промысловые уловы окуня во все годы, за исключением последних, были сравнительно небольшими и не отражали динамики его фактической численности (рис. 5.19.1, 5.19.3).

Окунь в водохранилище всегда был и остается объектом преимущественно любительского рыболовства. Его доля в общем годовом улове рыбаков-любителей составляет более 50%, а годовые уловы до-

стигают 300 т (рис. 5.19.5). Учитывая, что реальный контроль над любительским ловом не налажен, приведенные данные дают лишь приблизительную оценку фактического вылова окуня рыбаками-любителями и не могут быть использованы для оценки состояния его запасов.

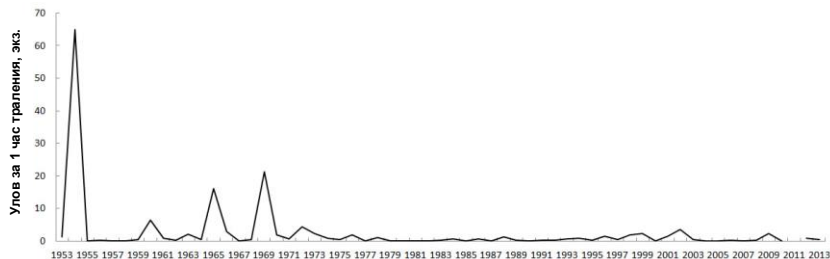


Рис. 5.19.4. Учетные уловы окуня донным тралом в Рыбинском водохранилище за период 1953–2013 гг.

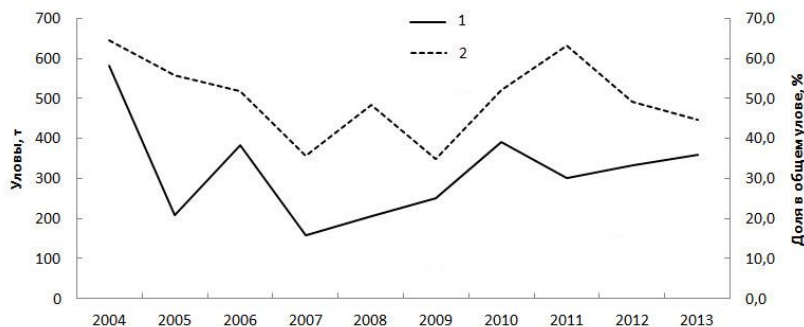


Рис. 5.19.5. Динамика годовых любительских уловов в Рыбинском водохранилище за период 2004–2013 гг. 1 — общие уловы рыбаков любителей, 2 — доля (%) окуня в уловах рыбаков-любителей.

Внутрипопуляционная структура. Популяция окуня Рыбинского водохранилища характеризуется не менее сложной структурой и распределением, чем у плотвы. При оценке состояния популяции необходимо учитывать эту особенность.

Авторы, изучавшие внутрипопуляционную структуру местного окуня, отмечают наличие двух форм (Световидова, 1960; Ильина, 1970). А.А. Световидова (1960) выделяла крупную, быстро растущую форму, и мелкую — медленно растущую (табл. 5.19.1). Особи этих групп различаются также и по характеру питания. Основу пищи окуня мелкой формы составляют Chironomidae, Oligochaeta, *Leptodora*,

Bosmina, *Chydorus*, *Daphnia*, на питание рыбой он начинает переходить при размерах 11–13 см в возрасте 3+ и 4+. Пищей окуня крупной формы служит рыба, которой он начинает питаться при размере в 10 см, в возрасте 2+.

Таблица 5.19.1. Темп линейного роста окуня (см) (Световидова, 1960)

Форма	1	2	3	4	5	6	7	8
Крупная форма	6.2	11.5	16.2	20.4	23.3	25.8	27.8	29.5
Мелкая форма	4.7	8.0	10.8	13.0	15.2	17.0	19.0	–

Л.К. Ильина (1970), учитывая большую исходную разнокачественность потомства по характеру питания и поведению, выделяла прибрежную и глубинную формы. По ее данным, с момента выклева и до сентября происходила дифференциация молоди по размерам и типу питания. Особи с низким начальным темпом роста и в сентябре оставались планктофагами или бентофагами. Эти особи образовывали прибрежную форму. На второй год они начинали питаться рыбой, но при этом оставались факультативными хищниками. Особи с более высоким начальным темпом роста по мере роста последовательно переходили с питания планктоном на питание бентосом и затем на факультативное питание рыбой. Особи с наиболее высоким начальным темпом роста сразу переходили с питания планктоном на облигатное хищничество. Эти особи в дальнейшем образовывали «глубинную» форму. А.А. Световидова (1960) не выделяла эту форму, поскольку имела в своем распоряжении окуня из неводных и сетных уловов. Глубинная форма встречается в открытой части водохранилища, где питается в пелагических скоплениях молоди.

Прибрежная форма постоянно обитает в литорали и пограничной с ней зоной sublиторали (рис. 5.19.6, биотопы 4 и 6).



Рис. 5.19.6. Современная структура биотопов Рыбинского водохранилища (репродукция с экрана эхолота). 1 — пойменные участки с глубиной более 6 м, 2 — пойменные участки с остатками затопленного леса, 3 — затопленные русла рек, 4 — мелководная пойма с глубиной менее 6 м, 5 — острова, 6 — заросшая литораль между островами и коренным берегом с глубинами менее 3 м.

и позже прибрежных окуней, но также вынуждены частично переходить с питания подростшей молодью на питание беспозвоночными.

Крупные глубоководные окуни тех же возрастных групп дольше питаются молодью, их размеры позволяют им потреблять более мелкую пелагическую молодь и тюльку (до 1996 г. — корюшку) практически круглый год. Поэтому у них сохраняется более высокий темп роста и в возрасте 7+ ... 8+ окуни из траловых уловов обгоняют в росте окуней из сетных уловов (рис. 5.19.7).

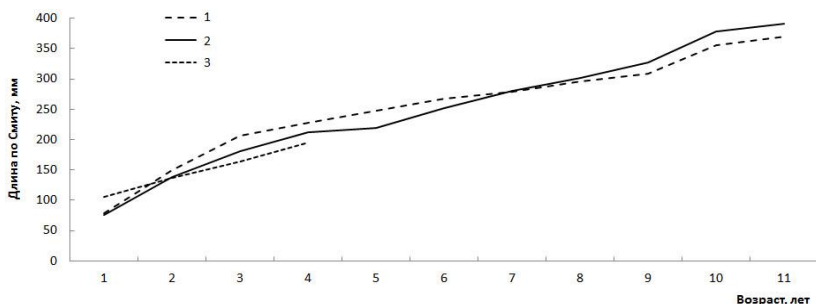


Рис. 5.19.7. Наблюдаемый линейный рост окуня из разных орудий лова. 1 — сеть, 2 — трал, 3 — невод.

Сравнение темпа роста окуня различных возрастных групп в разные периоды существования Рыбинского водохранилища показало, что в 1950-е гг. окунь до возраста 7+ ... 8+ рос медленнее, чем в 2000-е гг. (рис. 5.19.8). Причина в том, что в 1950-е гг. обитавшая на обширной заросшей литорали молодь была менее доступной для хищников. Кроме того, обильная зарослевая фауна обеспечивала ей высокий темп роста, и только самые крупные особи могли потреблять её в течение всего вегетативного сезона.

Разница в темпе роста окуня в 1960-е и 2000-е гг. существенно меньше, чем в 1950-е и 2000-е гг. (рис. 5.19.9). Это обусловлено тем, что уже в 1960-е гг. практически завершился процесс исчезновения остатков древесной растительности, под защитой которой развивались прибрежные зарослевые биотопы, служившие убежищем для ранней молоди различных видов рыб. При этом образовались плотные пелагические скопления молоди, в которых она росла медленнее, чем в прибрежье. Все это делало ее более доступной для крупного окуня глубинной формы.

Многолетняя стабильность внутривидовой дифференциации окуня Рыбинского водохранилища указывает на объективность существования выделенных группировок. Эти пространственные группи-

ровки имеют различную физическую доступность и коммерческую ценность для промысла.

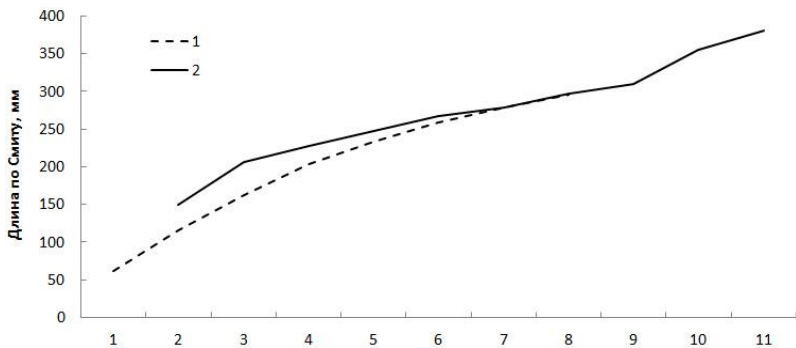


Рис. 5.19.8. Наблюденный линейный рост у окуня разных возрастных групп из сетных уловов в 1950-е гг. (1) и в 2000-е (2) гг.

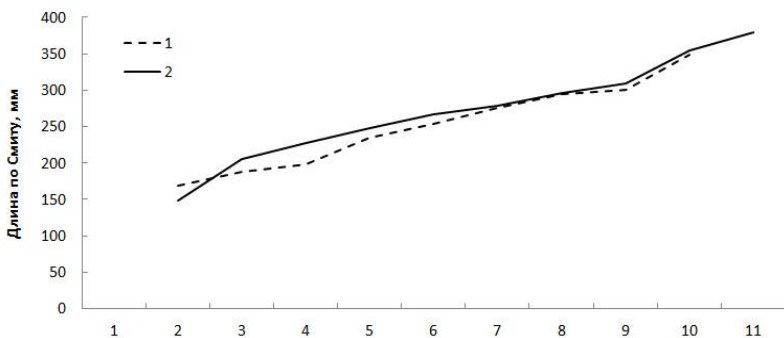


Рис. 5.19.9. Наблюденный линейный рост у окуня разных возрастных групп из сетных уловов в 1960-е гг. (1) и в 2000-е (2) гг.

Относительно мелкий прибрежный окунь не имеет коммерческой ценности. Основное промысловое орудие, которым прежде облавливались прибрежные скопления рыб, невод, в последние годы практически не используется на Рыбинском водохранилище. Это связано как с низкой коммерческой ценностью мелкой рыбы, составляющей основу неводных уловов, так и со значительной трудоемкостью данного метода лова. Любительский лов на удочку с берега ведется главным образом весной, когда к берегам на нерест подходит крупная рыба. В остальное время данный вид любительской рыбалки на Рыбинском водохранилище крайне редок и приурочен к устьевым участкам его притоков.

Глубинная форма окуня с русловых участков водохранилища практически недоступна для промысла, поскольку этот окунь встречается на склонах русла и предпочитает участки с остатками древесной растительности, которые могут повредить любые промысловые орудия лова. В основном это объект ловли для рыбаков-любителей, которые ловят его на спиннинг с закоренных плавсредств или используют троллинг — метод рыбной ловли с движущегося моторизованного плавсредства (лодка, катер).

Основную промысловую нагрузку испытывает та форма окуня, которая населяет пойменные участки со средней глубиной 6 м. На этих участках ведется сетной промысловый лов, интенсивность которого по отношению к окуню в последние годы сильно возросла (рис. 5.19.3). Эти же участки активно используют рыбаки-любители для ловли на спиннинг.

Очевидно, что именно высокая промысловая нагрузка обусловила снижение среднего веса и массы окуней из сетных уловов в 2000-е гг. по сравнению с 1980-ми и 1990-ми гг. (рис. 5.19.10 б, г). Отмечено и некоторое омоложение окуня в сетных уловах: если в 1990-е гг. средний возраст составлял 7+, то в 2000-е гг. этот показатель снизился до 5+.

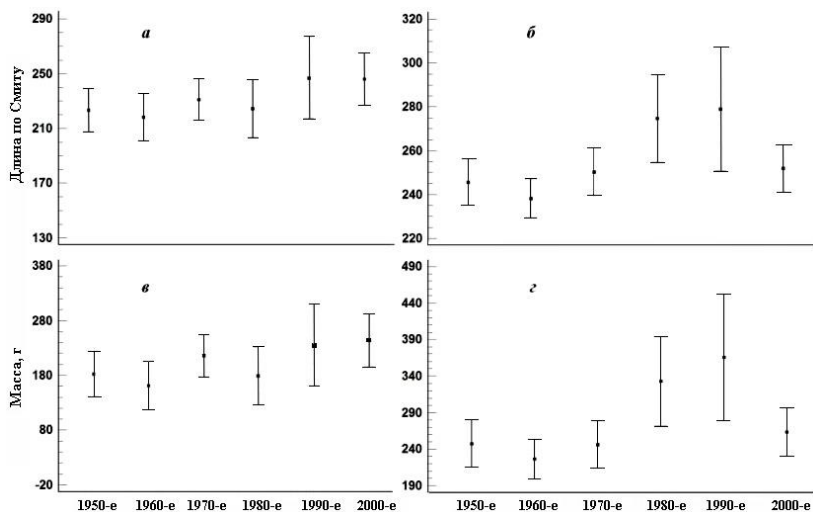


Рис. 5.19.10. Динамика длины (по Смиуту) и массы окуня из сетных и траловых уловов. *а* — длина, *в* — масса рыб из траловых уловов, *б* — длина, *г* — масса рыб из сетных уловов.

У окуня из траловых уловов, в гораздо меньшей степени подверженного промысловой нагрузке, снижения средней длины и массы не отмечено (рис. 5.19.10 *a, в*), а средний возраст в уловах увеличился с 5.7 до 6.5 лет.

Пополнение. Окунь весьма нетребователен в отношении нерестового субстрата (Захарова, 1955) и в водохранилище обеспечен нерестилищами. В прибрежной полосе молодь всегда присутствует в неводных уловах (как среди зарослей, так и на песчаных пляжах), а на открытых участках — в уловах пелагическими тралами у поверхности и по всей толще воды (Чиркова, 1955).

Молодь окуня выносятся в центральную зону водохранилища из всех притоков и заливов прибрежных районов. Здесь под влиянием ветровых течений она образует плотные пелагические скопления. В 1980-е гг., когда численность молоди окуня в водохранилище достигала максимальных значений, ее скопления занимали площади от 5 до 20 км². Плотность рыб в них варьировала в пределах от 0.02 до 10 экз./м³ (Конобеева, 1983). Существовали такие скопления, как правило, до весны следующего года. За 10 минут траления учетным мальковым тралом в этих скоплениях вылавливалось до 4 тыс. сеголеток окуня (Поддубный, 1971; Конобеева и др., 1980).

Значительная часть молоди остается в прибрежье, где также образует значительные скопления. В уловах мальковой волокушей доля окуня составляет в среднем $20.2 \pm 9.2\%$ (табл. 5.19.3), занимая по численности второе место после молоди плотвы.

Таблица 5.19.3. Доля молоди окуня (%) в уловах учетного пелагического малькового трала (пелагическая) и учетного малькового невода (прибрежная) в разные периоды существования Рыбинского водохранилища.

Молодь	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-е	2000-е	2010-е
Прибрежная	37.51	8.796	14.16	23.49	16.89	27.47	13.22
Пелагическая	41.47	29.89	23.95	37.12	8.20	9.30	1.18

До 1990-х гг. доля молодь окуня в уловах пелагическим мальковым тралом в среднем составляла $33 \pm 12\%$, но с 1990-х гг. началось резкое снижение ее численности (табл. 5.19.3, рис. 5.19.11). Подобного снижения не наблюдалось у прибрежной молоди, поскольку оно было обусловлено не ухудшением условий нереста или снижением численности нерестового стада, а совсем иными причинами.

В 1990-х гг. было отмечено значительное потепление воды Рыбинского водохранилища по сравнению с предыдущими периодами его существования. Так, более чем на градус увеличилась средняя июльская температура и почти на градус температура в августе—

октябре (Литвинов, Рошупко, 2010). Очевидно, это послужило основной причиной резкого снижения численности доминировавшей до 1996 г. относительно холодолюбивой корюшки. В 1993–1994 гг. средние уловы корюшки составляли более 2000 экз./10 мин траления учетным пелагическим тралом, а в 1996 они резко упали до 20 экз./10 мин траления. Одновременно с уменьшением численности корюшки снизилась и плотность пелагических скоплений молоди окуня (рис. 5.19.12).

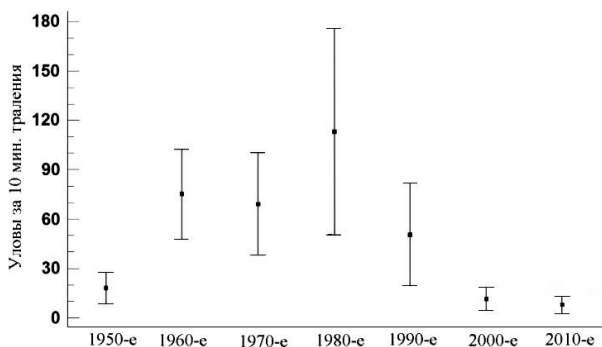


Рис. 5.19.11. Динамика численности молоди окуня в Рыбинском водохранилище по данным траловых учетных съемок за период 1953–2013 гг.

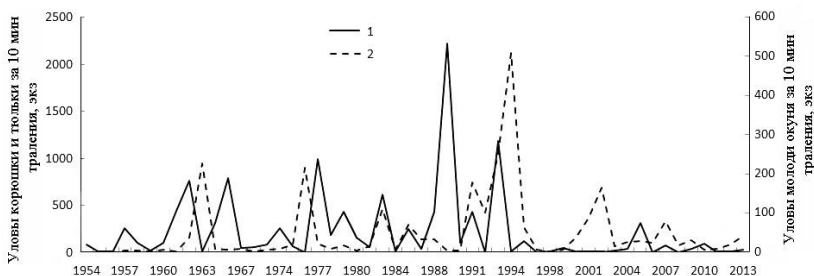


Рис. 5.19.12. Динамика численности (улов на усилие) молоди окуня и молоди других видов рыб. 1 — окунь, 2 — корюшка (с 1954 по 1998 гг.) и тюлька (с 1998 по 2013 гг.).

Выше указывалось, что причиной ухудшения условий питания пелагической молоди окуня могло стать потепление климата. Доля физиологической ослабленной молоди окуня в пелагических скоплениях в годы с температурной нормой в самые теплые летние месяцы может достигать 33%, а в годы с жарким летом их встречаемость еще выше (Халько и др., 1985). Потепление приводит к увеличению темпа

роста молоди карповых – потенциальных кормовых объектов ранней молоди окуня и, соответственно, осложняет ее переход на питание рыбой. Питание зоопланктоном не покрывает энергетических трат в пелагических местообитаниях. При этом наиболее доступный в этих условиях мелкий пелагический вид, корюшка, во второй половине 1990-х гг. практически перестал встречаться в водохранилище.

Поэтому, наблюдаемое в 1990-е гг. общее потепление воды Рыбинского водохранилища могло стать основной причиной резкого снижения численности пелагической молоди окуня. Появившаяся в пелагиали водохранилища после 2000 г. черноморско-каспийская тюлька была более высокотелой, чем корюшка, что делало ее менее доступной для окуня. То, что тюлька оказалась более сильным конкурентом, чем корюшка, обусловило снижение в пелагиали водохранилища численности молоди других видов, в том числе и окуня.

Очевидно, что продолжающееся потепление, которое обусловило ухудшение условий нагула пелагической молоди окуня и появление более сильного конкурента — черноморско-каспийской тюльки, являются основными причинами наблюдаемой в течение 20 лет низкой численности молоди окуня в пелагических скоплениях.

Питание. Окунь — хищник-засадчик, с дном не связанный, подстерегающий и преследующий добычу (Арнольди, Фортунатова, 1937; Фортунатова, Попова, 1973; Иванова, 1977).

В Рыбинском водохранилище окунь относится к факультативным хищникам (Иванова, 1966). В спектре его питания встречается рыба (82.4%), беспозвоночные (17.1%), лягушки (0.5%). В желудках окуня было обнаружено до 16 видов рыб (табл. 5.19.4).

В 1950–1960-х гг. прошлого столетия основное значение в пище половозрелого окуня имела собственная молодь (47.8%). Ею крупные хищничающие особи питались в течение всего года на различных биотопах водоема. К излюбленным кормовым объектам окуня можно также отнести ерша (27.3%). В меньшем количестве в желудках этого хищника встречались плотва и корюшка (табл. 5.19.4). В годы с низкой численностью поколений окуневых рыб он питался преимущественно корюшкой (81.8%). В 2000–2003 гг. доминирующее положение в спектре питания окуня заняла тюлька — 51.5% (Степанов, Кияшко, 2008). При этом доля собственной молоди в пище окуня уменьшилась до 13.1%, а доля плотвы, наоборот, возросла до 25.4% (табл. 5.19.4).

Характер питания окуня в водохранилище в значительной степени зависит от сезона года. Весной, когда доступность молоди рыб из-за увеличения ее размеров снижается, в его рационе наряду с рыбой (плотва, корюшка) постоянно присутствуют беспозвоночные (ручейники с

домиками, личинки жуков, куколки хирономид, пиявки). Даже половозрелые рыбы (отнерестившиеся самки окуня), уходя с мест размножения, питаются ручейниками. Встречаемость нерыбных объектов в этот период повышается до 50%. В отдельные годы весной в желудках окуня обнаруживалась икра синца и плотвы (до 110 икринок в одном желудке).

Таблица 5.19.4. Состав пищи окуня Рыбинского водохранилища (% общего количества)

Вид пищи	1950-е гг.	1970-е гг.	2000-е гг.*
Тюлька	–	–	51.5
Окунь	47.8	–	13.1
Ерш	27.3	2.9	–
Плотва	11.7	6.5	25.4
Корюшка	6.5	81.8	–
Судак	1.3	2.9	–
Лещ	2.2	–	–
Синец	1.0	0.6	4.6
Густера	1.0	–	–
Язь	0.5	–	–
Уклейка	0.3	0.6	5.4
Ряпушка	–	4.1	–
Щука	0.3	–	–
Налим	–	–	–
Щиповка	–	0.6	–
Подкаменщик	0.1	–	–
Ручейники	–	+	–
Хирономиды	+	–	–
Личинки Стрекоз	+	–	–
Дрейссена	+	–	–
Планктон	+	–	–
<i>n</i>	2844	159	116

Примечание: * — Степанов, Кияшко, 2008.

В летне-осеннее время, когда появляется новая молодь, в питании крупного окуня на всех биотопах доминирует собственная молодь, составляя в августе до 78.7% (по числу экземпляров). Охотясь за молодью, взрослые особи образуют небольшие группы до десятка рыб. Подобный групповой способ охоты наблюдается у особей этого вида, когда они питаются в плотных скоплениях собственной молоди, корюшки (Иванова, 1969) или тюльки.

Морфологический и поведенческий полиморфизм окуня. Объективность выделения пространственных группировок окуня, различающихся по местообитанию, подтверждается обнаружением зависимости характера поперечно-полосатой окраски окуня от местообитания.

Пространственные экологические группы окуня идентифицировались на основании анализа криптической окраски рыб, т.е. путем формализации характера поперечно-полосатой пигментации с использованием модифицированной методики Н.М. Зеленецкого (1992), основанной на подсчете коэффициента пигментированности (КП) окуней (рис. 5.19.13).

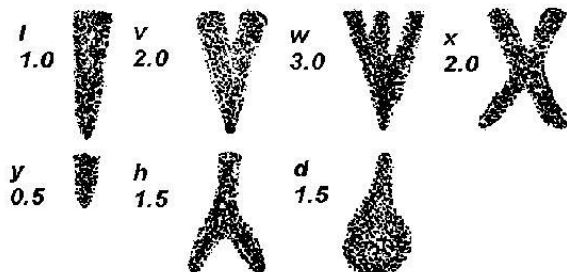


Рис. 5.19.13. Шкала оценки отдельных элементов поперечно-полосатой пигментированности речного окуня. Коэффициент пигментированности — сумма всех этих значений: элементарная единица окраски — единичная полоса — оценивалась одним баллом, двойная полоса в форме латинской буквы V — двумя, W — тремя.

Исследования показали, что в открытой пелагиали водохранилища, т.е. среди крупной формы окуня — «быстро растущей» по Световидовой (1960) или «глубинной» по Ильиной (1970), — преобладали «слабоокрашенные» особи (частоты распределения КП смещены в сторону меньших значений) (рис. 5.19.14).

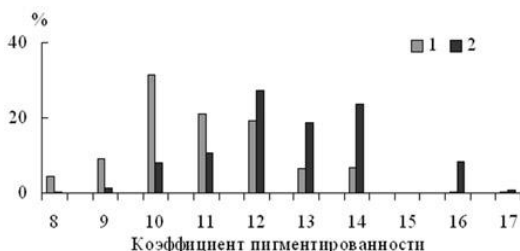


Рис. 5.19.14. Сравнение частот встречаемости окуней с различным коэффициентом пигментированности из различных биотопов (1 — пелагиаль, 2 — литераль).

В прибрежных биотопах среди мелкой формы — «медленно растущей» по Световидовой (1960) или «прибрежной» по Ильиной (1970) — преобладали особи с более выраженной пигментной окраской (частоты распределения КП смещены вправо, в сторону больших значений) (рис. 5.19.14).

Выяснено, что значения КП распределяются от 8 до 18. Оба этих крайних значения редки: частота их встречаемости во всех исследованных биотопах составила соответственно 0.83 и 0.16%. Наиболее часто встречались окуни с КП равными 12 (23.3%) и 14 (19.1%). Немаловажно и то, что окраска окуня, а точнее, сочетание фенов, слагающих поперечно-полосатую пигментированность, не изменяется в течение жизни и наследуется (Шайкин, 1990; Зеленецкий, Изюмов, 1994).

В процессе филогенеза у отдельных особей в пределах вида под воздействием абиотических и биотических факторов вырабатывается способность существовать в определенных местообитаниях. В результате образуются внутривидовые группы организмов — экологические группы или экологические формы.

Исследования механизмов ответственных за данное разделение, показали наличие внутривидовой дифференциации и по поведенческим показателям, связанным с уровнем адаптации организмов к обитанию в различных условиях.

Одно из основных отличий в условиях обитания выделенных экологических форм заключается в уровнях гидродинамической активности, которые высоки в пелагиали водохранилища и низки в прибрежье. Устойчивость к воздействию течения у особей окуня с разным характером поперечно-полосатой пигментации проверялась в эксперименте, в котором экспериментальная группа ранней молодежи окуня находилась в емкости с течением, а вторая — в емкости без течения (Stolbunov, Pavlov, 2006). К концу опыта в экспериментальной выборке преобладали «слабоокрашенные» особи с коэффициентом пигментированности равным 8, которые составили 78% общей численности всей выжившей молодежи окуня (рис. 5.19.15 *а*), в то время как в контроле преобладали особи со значениями КП равными 12, 13 и 14.

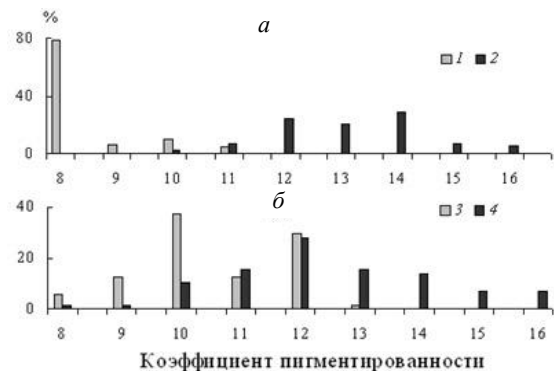


Рис. 5.19.15. Частоты встречаемости окуней с различными значениями КП в экспериментах по воздействию течения (*а*) и хищника (*б*): 1, 3 — опыт; 2, 4 — контроль.

Вторым важным фактором отбора в пелагиали является доминирование хищников-угонщиков. Экспериментально были выявлены различия в оборонительной реакции у молоди окуня, различающейся по характеру пигментированности. После воздействия хищника (взрослого окуня) среди выжившей к концу опыта молоди преобладали особи с КП 10 (рис. 5.19.14 б). Второй модальный класс образован особями с КП 12 — наиболее распространенным в прибрежье фенотипом окуня. В то же время после опыта в выборке полностью исчезли окуни со значениями КП выше 13. Частота встречаемости окуней с КП 13 сократилась с 15% до 1.5%.

Из вышеизложенного следует, что внутри популяций окуня выделяются группы особей, различающиеся как по морфологическим, так и по поведенческим признакам, которые оказались определяющими при выживании особей из этих групп под воздействием основных факторов отбора в пелагиали водохранилища.

Данные группы, по всей видимости, соответствуют двум ранее описанным для Рыбинского водохранилища формам окуня — «мелкой или прибрежной» и «крупной или глубинной» (Световидова, 1960; Ильина, 1970).

В то же время использование КП способствует более объективному выделению этих групп, особенно если учесть тот факт, что сочетание фенотипов, слагающих поперечно-полосатую пигментированность, наследуется и не изменяется в течение жизни (Шайкин, 1990; Зеленецкий, Изюмов, 1994).

Экологические группы (формы) в нашем представлении — это более дробные единицы, чем субпопуляции, описанные, например, для оз. Констанц (Gerlach et al., 2001). В этом озере методами молекулярной генетики удалось выявить наличие двух субпопуляций окуня, обитающих в различных по своей морфологии частях озера. Возможно, что в каждой из данных субпопуляций присутствуют две (или более) экологические группы окуня. Численное соотношение пелагической и литоральной группировок рыб находится в зависимости от конкретных условий водоема (Svanback, Eklov, 2002, 2006).

Особенности внешнего строения окуня, принадлежащего к пелагической или литоральной группировке, оказывают влияние на эффективность его питания в различающихся по степени зарастаемости биотопах. Так, окуни с более высоким телом, большей кривизной верхнего профиля и более длинными грудными плавниками обладают преимуществом при питании в зарослях. Напротив, окуни с прогонистым телом и большей кривизной нижнего профиля лучше приспособлены к условиям открытой воды (Svanback, Eklov, 2004). Известно, что видовой состав

ихтиофагов и способы их питания в пелагиали и литорали разнятся (Wootton, 1990). Если в открытой части хищники в основном представлены угонщиками (судак, жерех, крупный окунь), то в закрытой литорали они по большей части являются засадчиками (щука, сом, некоторые беспозвоночные). При этом для судака и крупных окуней сеголетки окуня представляют основной компонент пищевого комка во многих водоемах (Гуляева, 1951; Фортунатова, Попова, 1973; Hoopila et al., 2000 и др.). Сложный характер взаимодействия абиотических и биотических факторов среды может приводить к формированию разных стратегий оборонительного поведения у рыб (Wootton, 1990; Colgan, 1993). Полученные данные свидетельствуют о том, что оборонительное поведение у окуней с более низкими значениями КП в первую очередь направлено на защиту хищников, активно преследующих свою добычу, что отражает их приспособленность к жизни в открытой пелагиали. Молодь окуня с более высокими значениями КП, для эффективной защиты, по всей видимости, нуждается в наличии укрытий, чтобы реализовать те преимущества, которое дает им обилие полос на теле.

Окуни с более низкими значениями КП оказались более устойчивыми к воздействию течения, что указывает на их большую выносливость и лучшую плавательную способность. После проведения эксперимента по воздействию течения была проведена оценка того, в какой степени различия в условиях содержания окуней (наличие или отсутствие течения) обуславливали смертность рыб. Имела ли место дифференцированная смертность рыб разных фенотипов в ответ на действие фактора течения? В результате анализа наблюдалось явное отклонение эмпирического распределения фенотипов от теоретического (табл. 5.19.5).

Таблица 5.19.5. Распределение фенотипов окуня (%) в эксперименте

Распределение	Фенотип (коэффициент пигментированности)										
	8	9	10	11	12	12.5	13	14	15	16	16.5
Теоретическое	0	0.9	2.8	7.4	24.3	0.9	20.5	28.9	7.4	5.6	0.9
Эмпирическое	78.3	6.6	10.0	5.0	0	0	0	0	0	0	0

Такое перераспределение встречаемости особей разной окраски в ходе эксперимента связано с дифференцированной выживаемостью окуня разных фенотипов, т.е. с отбором. Из расчета коэффициента отбора (Кирпичников, 1979) следует, что 92% особей были элиминированы при воздействии экспериментального фактора — течения. Более устойчивыми к течению оказались «слабоокрашенные» окуни. Возможно, что перечисленные особенности поведения полезны в первую

очередь окуням, живущим в условиях активной гидродинамики, т.е. в открытой пелагиали. Это свидетельствует о том, что именно лучшая плавательная способность (выносливость) обусловила низкую выедаемость хищником «слабоокрашенных» особей окуня. Из анализа данных полевых и экспериментальных исследований следует, что сеголетки окуня с низкими значениями КП более адаптированы к условиям обитания в открытых биотопах (прибрежной и пелагической зоны), а особи с высокими значениями КП лучше приспособлены к обитанию в защищенных биотопах литорали водоема.

Под воздействием абиотических и биотических факторов внутри популяций окуня образуются группы особей, отличающиеся по местообитанию, внешнему строению и особенностям поведенческих реакций. В популяции окуня выделяются две группы особей — обитатели открытой части водохранилища (с КП 11 и ниже) и обитатели прибрежья (с КП 12 и выше).

Объективность выделения пространственных группировок окуня, различающиеся по местообитанию, спектру питания и комплексу морфологических признаков подтверждается обнаружением зависимости характера поперечно-полосатой окраски окуня, которая не изменяется в течение жизни и наследуется, от местообитания.

Заключение. Дифференциация популяции окуня Рыбинского водохранилища на две экологические формы, различающиеся пространственным распределением, численностью, коммерческой ценностью и доступностью для промысла, требует дифференцированного подхода к определению промыслового запаса, что послужит залогом устойчивого многолетнего функционирования популяции.

Окунь, так же как плотва или синец, является коммерчески менее ценным видом, чем лещ, судак и щука. Поэтому он значительно меньше подвержен чрезмерному промысловому изъятию. Об этом свидетельствует иная, чем у упомянутых видов динамика популяционных показателей. Существенное увеличение промысловой нагрузки на окуня отмечено только в последние годы, но это пока не привело к таким же последствиям, которые наблюдаются в популяциях коммерчески ценных видов рыб.

Гораздо более значительное воздействие на популяцию окуня оказало повышение температуры воды, связанное с потеплением климата, что увеличило темп роста молоди карповых — потенциальных кормовых объектов ранней пелагической молоди окуня и, соответственно, осложнило ее переход на питание рыбой. Кроме того, вселение в водохранилище черноморско-каспийской тюльки, обострило конкурентные отношения молоди окуня в пелагических скоплениях.

5.20. СУДАК

Активный промысел судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в Рыбинском водохранилище начался в 1947 г. (до этого его добыча была запрещена), через 6 лет после начала наполнения водохранилища. Уже в 1950-е гг. судак занимал второе место в промысле после леща и его уловы достигали 800 т в год (20% общего улова). В дальнейшем наблюдались значительные годовые колебания уловов с постоянной тенденцией к снижению, что было обусловлено совместным действием естественных и антропогенных факторов (Герасимов и др., 2013).

Динамика уловов. До образования водохранилища судак наиболее часто встречался в уловах в районе впадения в Волгу рек Шексна и Молога, где обитала довольно многочисленная популяция уклейки, служившей ему основной пищей (Кулемин, 1944). О возрастном составе и численности стада судака в верхней Волге в те годы ничего не известно. Исследований в этом направлении практически не проводилось. По данным Л.И. Васильева (1955), полученным в 1944 г., стадо судака было немногочисленно. Поэтому до 1946 г. в водохранилище наблюдался недостаток производителей. Тем не менее поколения 1941–1945 гг., надо полагать, значительно превышали по численности поколения предыдущих лет, когда водохранилища еще не было. После созревания этих поколений численность судака стала быстро возрастать.

В 1950–1960 гг. в Рыбинском водохранилище были зарегистрированы максимальные промысловые уловы (до 4304 т/год). Промысловый вылов судака в этот период колебался от 520 до 850 т, что составляло от 13 до 20% общего вылова рыбы в водохранилище (рис. 5.20.1 а).

Разрушение остатков древесной растительности в 1960-х гг. повлияло на популяцию судака в меньшей степени, чем на другие фитофильные виды. Он менее требователен к качеству нерестового субстрата (Стрельников, 1997) и способен откладывать икру на размытые кромки торфяных славин, корневища мертвых деревьев и кустарников (Поддубный, 1971). Эти изменения имели для популяции судака, скорее, положительное значение, поскольку привели к сокращению площади прибрежных зарослей, игравших роль нагульных биотопов и укрытий для молоди, что увеличило ее вынос из прибрежья в открытую часть водохранилища. Следствием этого стало формирование в 1960-е годы плотных пелагических скоплений молоди рыб, о чем свидетельствует увеличение уловов учетным пелагическим тралом (рис. 5.20.2 а). Их основу составляли кормовые объекты судака — молодь окуня (рис. 5.20.2 б) и корюшка (рис. 5.20.2 в), которые в условиях пелагиали стали более доступными для этого хищника-угонщика, чем в прибрежных зарослях.

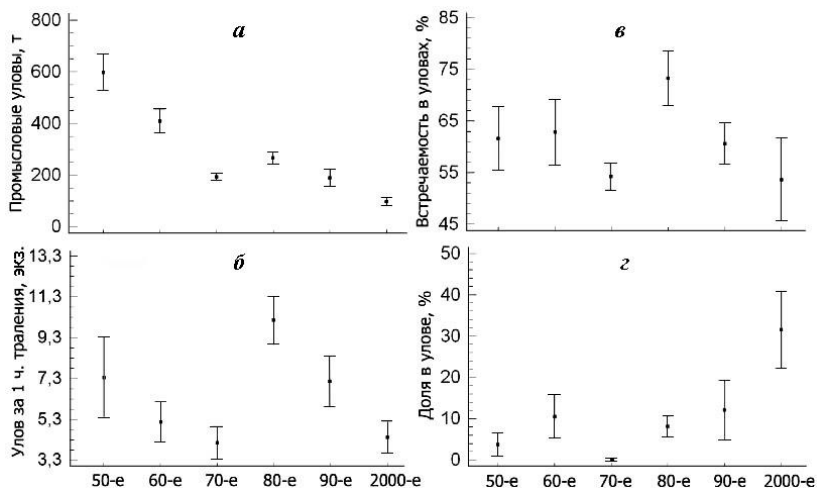


Рис. 5.20.1. Динамика уловов судака с 1950-х по 2000-е гг. *а* — промысловые уловы; *б* — уловы учетным тралом; *в* — встречаемость в уловах учетным тралом; *г* — доля неполовозрелых особей судака в уловах учетным тралом.

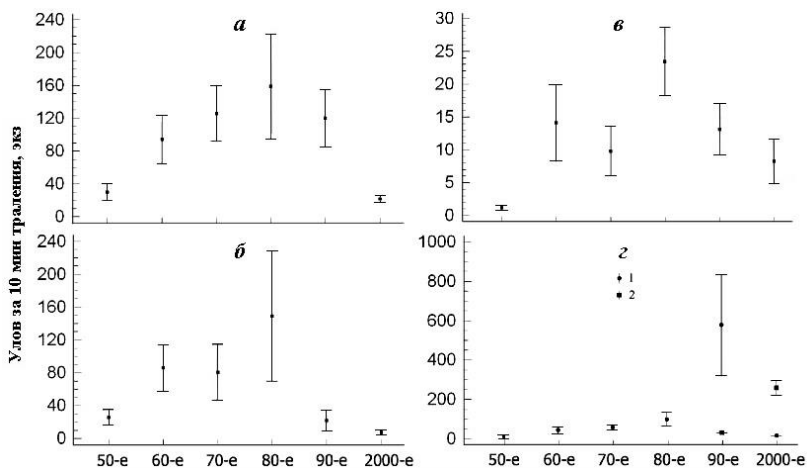


Рис. 5.20.2. Динамика уловов учетным мальковым тралом с 1950-х по 2000-е гг. *а* — общие уловы молоди (без учета тюльки и корюшки); *б* — уловы молоди окуня; *в* — уловы молоди судака; *г* — уловы корюшки (1) и тюльки (2).

Основной причиной снижения численности и, соответственно, уловов в 2.5 раза в конце 1960-х и в 1970-х гг. стала высокая интенсивность промысла. Сетной промысел начиная с 1949 г. неуклонно

возрастал (Васильев, 1955). В 1953 г. было положено начало применению промыслового тралового лова (Васильев, 1955).

Применяемые для лова судака сети в большинстве случаев имели ячейку размером от 50 до 70 мм. При этом до 1953 г. наибольшей уловистостью при лове судака отличались сети с ячейей 50 мм, в 1953–1954 гг. заметно повысилась уловистость сетей с ячейей 55–60 мм, а в 1954–1955 гг. — с ячейей в 70 мм. Таким образом, быстрое повышение уловов судака с 1947 г. происходило не только вследствие увеличения числа сетей, выставляемых на водохранилище, но и за счет вступления в промысел весьма многочисленного поколения 1946 г. (Барсуков, 1959).

Чрезвычайно большая численность поколения 1946 г., слабо снижавшаяся относительно последующих поколений, создавала иллюзию недостаточного использования промыслом рыбных запасов водохранилища. Подобное заключение в те годы делали многие исследователи (Васильев, 1955; Барсуков, 1959; Остроумов, 1959, 1961).

Отсутствие в то время соответствующих методов контроля и прогнозирования допустимых уловов не позволяло адекватно судить об истинном состоянии запасов. В результате развитая промысловая база, сформировавшаяся на водохранилище в 1954–1960 гг. при максимальных уловах, продолжала воздействовать на уже сокращающиеся рыбные запасы, что значительно ускорило этот процесс. Усугублялось это тем, что промысловый лов велся круглый год, причем не менее 1/3 улова добывалось весной, в период нереста (Ильина, Поддубный, 1961). В отсутствие охраны велся интенсивный нелегальный промысел.

В результате за период с 1955 по 1979 гг. средние промысловые уловы судака снизились — с 623 ± 141 т в 1954–1960 гг. до 186 ± 21 т в 1972–1979 гг. (коэффициент регрессии $b = -0.25$, $r = -0.87$; $p < 0.001$) (рис. 5.20.1 а). Одновременно упали и средние уловы за час траления учетным тралом (с 9–11 экз. до 3–5 экз./1 ч траления; $b = -0.13$; $r = -0.48$; $p < 0.05$) (рис. 5.20.1 б).

В этот период снизились не только уловы судака, но и общие промысловые уловы (Герасимов и др., 2010). Уменьшение промысловых запасов и, соответственно, уловов привело к значительному сокращению промысловой базы и, как следствие, промысловой нагрузки, в том числе и на популяцию судака. В результате этого в 1970-е гг. и промысловые уловы, и уловы исследовательским тралом стабилизировались, но на гораздо более низком уровне, чем в 1954–1960 гг. (соответственно 182 ± 26 т и 3.6 ± 1.4 экз./1 ч траления) (рис. 5.20.1 а, б).

Сочетание этих факторов с повышением общей продуктивности водохранилища способствовало увеличению рыбных запасов, в том числе и судака. Это обусловило повышение в 1980-е гг. его промысло-

вых уловов до 293 ± 32 т (рис. 5.20.1 а). Сходное увеличение наблюдалось и в уловах учетным тралом — до 10.2 ± 3.2 экз./1 ч траления (рис. 5.20.1 б).

Однако во второй половине 1990-х гг., несмотря на складывающиеся благоприятные условия для нагула (повышение продуктивности водохранилища) и нереста (увеличение площади нерестилищ) (Экологические проблемы ..., 2001), уловы судака снова снизились до уровня 127 ± 35 т, что было обусловлено исключительно антропогенным фактором — интенсивным промыслом.

В результате, в 2000-е гг. официальные промысловые уловы судака упали до самого низкого уровня за все время существования водохранилища — 94 ± 32 т (рис. 5.20.1 а). Уловы учетным тралом составили 4.6 ± 1.3 экз./1 ч траления (рис. 5.20.1 б).

Сходным образом изменялся и показатель встречаемости судака в уловах учетного трала (рис. 5.20.1 в). В 1950-е гг. сильная закоряженность водохранилища не давала возможности проводить полноценные обловы водохранилища. Однако в 1960-е и 1970-е гг., когда древесные остатки в открытой части водохранилища практически исчезли, динамика встречаемости судака стала сходной с той, которая наблюдалась в 1990-х и 2000-х гг., т.е. также снижалась по мере сокращения уловов (рис. 5.20.1 в). В 1960-е гг. А.Г. Поддубный (1971) объяснял это сокращением области распространения судака в водохранилище, что, по его мнению, свидетельствовало о снижении численности промысловой части популяции.

Рассматривая динамику уловов судака Рыбинского водохранилища в целом за весь период 1954–2010 гг., можно констатировать, что тенденция к их уменьшению наблюдается с 1954 г. Сокращаются как промысловые уловы судака ($b = -0.9$; $r = -0.79$; $p < 0.001$), так и его уловы за час траления исследовательским тралом ($b = -0.42$; $r = -0.43$; $p < 0.05$). О том, что эти изменения обусловлены общими причинами, свидетельствует наличие достоверной связи между динамикой промысловых уловов судака с уловами за час траления исследовательским тралом ($r = 0.40$; $p < 0.05$), а также между общими промысловыми уловами и промысловыми уловами судака ($r = 0.87$; $p < 0.001$).

Динамика численности молоди. В 1950 г. в пелагиали водохранилища уловы молоди были минимальными (рис. 5.20.2 а), в том числе и молоди судака (рис. 5.20.2 в), но это не означало ее дефицита в водохранилище. При неводном промысловом лове, осуществляемом на мелководьях, защищенных остатками древесной растительности, доминировала промысловая категория «мелочь», составлявшая в некоторые годы более 70% от общего улова. Численность молоди судака,

представленной особями со средней навеской 40 г, в этих уловах достигала 1.5% (Васильев, 1955). В 1960-е и 1970-е гг., когда произошло разрушение прибрежных остатков древесной растительности, сформировались плотные пелагические скопления молоди рыб (рис. 5.20.2 а). Улов на усилии учетным пелагическим тралом составлял соответственно 14 ± 6 и 9 ± 4 экз. молоди судака за 10 мин траления (рис. 5.20.2 в).

В 1980-е гг. повышение численности популяции судака привело и к увеличению численности пополнения. Доля молоди в уловах возросла до 25% (23 ± 5 экз./10 мин траления) (рис. 5.20.2 в). В урожайные годы (1984, 1987 и 1989) ее доля колебалась от 32 до 40% (Стрельников, 1997). С середины 1990-х гг. и до начала 2000-х гг., численность молоди судака в пелагических скоплениях снижалась и затем стабилизировалась на уровне 13% (8 ± 3 экз./10 мин траления).

Причиной уменьшения численности пополнения судака могло стать сокращение нерестовых площадей. В 1970–1980 гг. основные нерестилища судака располагались в притоках водохранилища, где он, поднимаясь вверх по течению и заходя в малые реки, откладывал икру на типичные для него растительные субстраты.

В настоящее время при отсутствии надлежащего контроля все притоки в нерестовый период перегораживаются нелегальными орудиями лова, что практически полностью вывело из оборота речные нерестилища. Так, в начале 1990-х гг. у восточного берега водохранилища на траверзе устьев крупных нерестовых притоков — Ухры и Согожи — плотность молоди судака в августе составляла 0.4 экз./м³, а в 2000-е гг. она сократилась до 0.0002 экз./м³. В настоящее время пополнение популяции судака в основном обеспечивается небольшим количеством прибрежных нерестилищ в открытой части водохранилища.

Рост. Характер кривых линейного и весового роста за весь период наблюдений у разных возрастных групп заметно различался (табл. 5.20.1 и 5.20.2). У особей младшего возраста (1+ ... 2+) за все время наблюдений отмечается четкая тенденция к снижению средних размеров (коэффициент регрессии для разных возрастных классов варьирует от -0.45 до -1.24 , $p < 0.05$).

Начиная с возраста 3+ динамика линейного и весового роста наилучшим образом описывается кривой полиномиальной зависимости второй степени (R^2 варьирует от 0.58 до 0.78, $p < 0.05$), с максимумом показателей роста в 1970-е и 1980-е гг. У особей в возрасте 3+ ... 4+ в 1990-е и 2000-е гг. отмечен самый низкий темп роста за все время существования водохранилища. У особей в возрасте 5+ ... 6+ после увеличения в 1970 и 1980-е гг. темп роста опять снизился до уровня 1950-х и

1960-х гг. Только у возрастных групп от 7+ и старше темп роста в 1990–е и 2000-е гг. увеличивается относительно первых десятилетий существования водохранилища. У особей от 7+ и старше также наблюдается слабая, но достоверная тенденция к увеличению линейных и весовых показателей роста (коэффициент регрессии для разных возрастных классов варьирует от 1.15 до 2.42, $p < 0.05$).

Таблица 5.20.1. Средняя длина судака (мм) разных возрастных групп в разные периоды существования Рыбинского водохранилища с 1950-х по 2000-е гг.

Периоды	Возрастные группы									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
1950-е	229	298	351	395	428	461	468	489	506	557
1960-е	236	299	356	397	432	454	475	563	585	628
1970-е	215	285	374	417	462	512	537	589	607	745
1980-е	203	311	370	435	496	537	606	660	718	738
1990-е	144	280	344	376	444	470	511	560	585	623
2000-е	158	274	333	388	432	468	517	555	628	680

Таблица 5.20.2. Средняя масса судака (г) разных возрастных групп в разные периоды существования Рыбинского водохранилища с 1950-х по 2000-е гг.

Периоды	Возрастные группы									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
1950-е	117	267	430	631	811	963	1017	1145	1333	1819
1960-е	130	259	451	657	808	976	1296	1798	1835	1867
1970-е	99	231	536	712	1017	1473	1639	2420	3080	3740
1980-е	99	307	523	855	1262	1659	2532	3245	4170	4477
1990-е	31	235	415	539	890	1159	1555	1956	2376	2454
2000-е	69	204	356	554	789	991	1274	1835	2606	3455

Причина указанных разнонаправленных трендов в динамике показателей линейного и весового роста разновозрастных групп судака, скорее всего, заключается в различных кормовых условиях.

Питание. В южных естественных водоемах мальки судака при длине тела 25–30 мм переходят на питание придонными ракообразными — гаммаридами, мизидами, а затем уже становятся типичными хищниками (Романова, 1958). В Рыбинском водохранилище, где крупные ракообразные малочисленны и труднодоступны для молоди судака, эта переходная фаза питания выпадает, и на хищное питание переходит только часть наиболее крупной молоди. До середины 1990-х гг. в ее питании доминировали сеголетки окуня, плотвы и корюшки. Остальные сеголетки судака очень долго, вплоть до октября, питались исключительно зоопланктоном. Соотношение планктофагов и хищников во многом зависело от климатических условий. В отдельные годы

количество хищников к осени возрастало до 60% (Романова, 1958). В годы с жарким летом количество особей, перешедших на хищное питание, всегда снижалось. Причина заключается в ускоренном росте молоди видов-жертв при повышении температуры воды, в результате чего она быстро становится недоступной для молоди судака, темп роста которой значительно снижается (Поддубный, 1971).

Быстрорастущие хищники к осени обгоняют планктофагов в росте почти в два раза, при этом дальнейшая судьба планктофагов неизвестна, хотя, по некоторым данным (Барсуков, 1959), они вполне жизнестойки и обнаруживались при расчислении роста среди судаков, достигших промысловых размеров.

Потепление воды Рыбинского водохранилища, очевидно, послужило основной причиной резкого снижения численности доминировавшей до середины 1996 г. относительно холодолюбивой европейской корюшки (рис. 5.20.2 *з*) (Иванова, Лапкин, 1982). В результате в период с 1996 по 2000 гг. в пелагиали водохранилища доминировала молодь карповых. Самой многочисленной (до 40% от общей численности) была молодь таких высокотелых видов, как лещ и синец. В то же время известно, что соотношение размеров сеголетков судака и его кормовых объектов тесно связано с формой тела последних. Так, у судака размером 25 мм длина жертв — окуня, плотвы и корюшки — составляла соответственно 50, 73 и 96% длины хищника. Это указывает на то, что наибольшую относительную длину имели рыбы прогонистые, с наименьшей высотой тела (Романова, 1958), а именно корюшка, которая оставалась доступной для большей части молоди судака в течение всего лета.

Одновременно с исчезновением корюшки в пелагических скоплениях произошло резкое снижение численности молоди окуня, основного объекта питания сеголетков судака (рис. 5.20.2 *б*). Причиной этого могло послужить наблюдаемое в 1990-е гг. общее потепление воды Рыбинского водохранилища.

Все эти факторы (исчезновение корюшки, снижение численности окуня, а также повышение температуры воды, способствующее быстрому росту потенциальных жертв) и послужили причиной снижения роста молоди судака во второй половине 1990-х гг. (табл. 5.20.1, 5.20.2).

С 2000 г. доминирующим в пелагиали водохранилища становится новый для водохранилища вид — каспийская тюлька (рис. 5.20.2 *д*). Ее средняя численность в уловах в начале 2000-х гг. составляла 223 ± 159 экз. за 10 мин траления или около 90% от общей численности (Экологические проблемы ..., 2001). Однако появление тюльки не смогло облегчить переход ранней молоди судака к питанию рыбной

пищей, поскольку тюлька — рыба значительно более высокотелая, чем корюшка (отношение длины к высоте тела у тюльки 3.3, у корюшки 6.4). Соответственно, в период доминирования в пелагических скоплениях корюшки сеголетки судака, перешедшие на хищное питание, составляли от 30 до 87%, а в их желудках помимо корюшки встречалась молодь еще 4 видов рыб — уклейки, плотвы, окуня и синца (Романова, 1958; Иванова, 1966; Половкова, Халько, 1981). В 2000-е гг. доля сеголетков судака, перешедших на хищное питание, не превышала 10% (например, в 2008 г. — 7%, в 2009 г. — 9%), а жертвы были представлены всего двумя видами (80% составляла тюлька и 20% сеголетки окуня). В аномально жаркое лето и осень 2010 г. молодь судака, перешедшая на хищное питание, вообще не была отмечена.

Кроме того, тюлька оказалась более сильным конкурентом, чем корюшка. Об этом свидетельствует достоверная зависимость численности молоди судака в уловах пелагического трала от численности тюльки ($r = -0.76$; $p < 0.05$).

Исчезновение корюшки во второй половине 1990-х гг., более низкая доступность появившейся в 2000-х гг. тюльки и уменьшение плотности рыб других видов в пелагических скоплениях, вероятно, послужили одними из основных причин не только снижения темпа роста молоди судака в 2000-е гг. (табл. 5.20.1, 5.20.2), но и уменьшения ее численности (рис. 5.20.2 в).

Очевидно, что рост судака старших возрастных групп также определялся в первую очередь условиями питания в разные периоды формирования водохранилища. По некоторым данным (Барсуков, 1959), поколения судака 1941–1947 гг. имели одинаково высокий темп роста. В этот период пища судака была представлена ершом, плотвой и окунем (в совокупности 91% по числу съеденных экземпляров). Ерш в период становления видового состава рыб водохранилища был доминирующим кормовым объектом хищника (до 73.5% по количеству съеденных особей) (Задульская, 1960).

Поколения судака 1950-х гг. росли значительно хуже, чем предыдущие и последующие. Это происходило на фоне натурализации в водохранилище корюшки, проникшей из Белого озера. В середине 1950-х гг. корюшка занимала третье место по численности в пелагических скоплениях рыб, уступая только молоди плотвы и окуня. К концу десятилетия она стала массовым видом, доминируя в пелагиали водохранилища. В этот период основу пищи судака составляла молодь окуня (51%), ерша (15%) и корюшки (13%) (Романова, 1958). Снижение темпа роста у поколений судака 1950-х гг. при столь обильных кормовых ресурсах объяснялось временным ухудшением условий питания, вызванным увели-

чением численности популяции после появления высокоурожайного поколения 1946 г. (Барсуков, 1959; Поддубный, 1971).

В дальнейшем, в 1960-е и 1970-е гг., интенсивное давление промысла привело к значительному разрежению популяции судака. Одновременно продолжала расти численность основных кормовых видов рыб: окуня (рис. 5.20.2 б), корюшки (рис. 5.20.2 з) и ерша, который в 1970-е гг. занимал третье по численности место в уловах донным тралом (до 20% общей численности) (Экологические факторы ... 1993). На долю окуня в питании судака приходилось 27–36% (по числу съеденных экземпляров), ерша — 20–27%, корюшки — 12–20% и плотвы — 6–11%. Вместе эти 4 вида кормовых объектов составляли до 77–88% всего количества съедаемых судаками рыб (Иванова, 1966).

Темп роста судака в эти годы был высоким, а в 1980-е гг. достиг максимума. В этот период наблюдалась самая высокая плотность пелагических скоплений рыб, образованных корюшкой и молодь основных кормовых видов (рис. 5.20.2 а, б). На долю окуня в питании судака приходилось до 43% (по количеству съеденных экземпляров); корюшки — 23%, ерша — 14% и плотвы — 13% (рис. 5.20.3 а). Характерно, что в рассматриваемый период (1950-е – 1980-е гг.) в питании судака практически отсутствовала его собственная молодь, хотя численность сеголетков судака постоянно увеличивалась и в 1980-е гг. достигла максимума (рис. 5.20.2 в). Это, по мнению ряда авторов (Барсуков, 1959; Остроумов, 1959; Ильина, Поддубный, 1961), указывает на хорошие условия его нагула.

В 1990-е гг. рост всех возрастных групп судака начал замедляться. В первой половине 1990-х гг. изменения в спектре питания судака были еще не слишком заметными. В это время резко сократилась только популяция ерша, который практически исчез из уловов (Экологические проблемы ..., 2001). Соответственно, его доля в содержимом желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) судака уменьшилась с 14 до 7%, и возросла доля карповых — плотвы до 20% и синца до 7% (рис. 5.20.3 б). Основными объектами питания оставались окунь (40%) и корюшка (20%).

Наиболее глубокие изменения происходят во второй половине 1990-х гг. Наблюдается снижение общей плотности пелагических скоплений рыб (рис. 5.20.2 а), а также значительные перестройки в их видовой структуре, обусловленные исчезновением корюшки и снижением численности окуня, что приводит к существенным изменениям в спектре питания судака.

Сокращаются доли большинства кормовых объектов: окуня — до 28%, ерша — до 2%, полностью исчезает корюшка, но появляется

тюлька (9%) и собственная молодь судака в количестве, которое не наблюдалось за все время существования водохранилища (38%) (рис. 5.20.3 в).

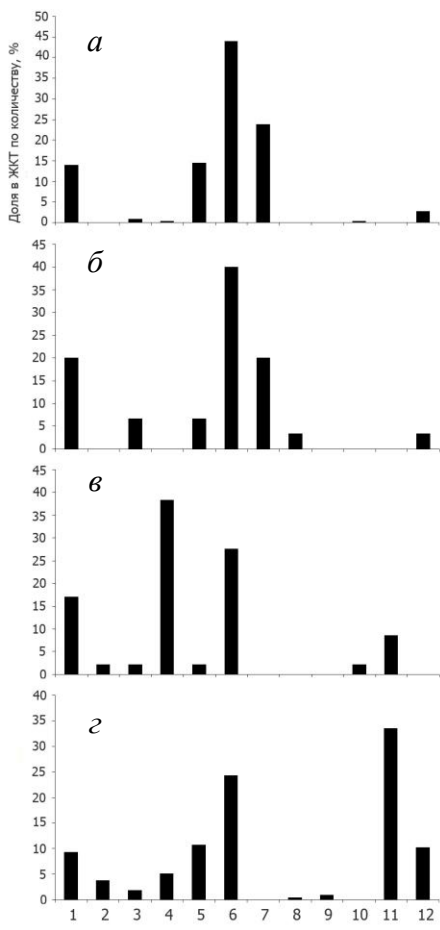


Рис. 5.20.3. Спектр питания судака в 1980-е гг. (а), в 1990–1995 гг. (б), в 1996–1999 гг. (в) и в 2000-е гг. (г). 1 — плотва, 2 — лещ, 3 — синец, 4 — судак, 5 — ерш, 6 — окунь, 7 — корюшка, 8 — берш, 9 — чехонь, 10 — уклейка, 11 — тюлька, 12 — ряпушка.

Уровень потребления собственной молоди судаком, по мнению ряда авторов (Барсуков, 1959; Остроумов, 1959), может служить показателем условий нагула. Подобное увеличение потребления собственной молоди указывает на значительное ухудшение условий питания в 1990–2000-е гг., которое было обусловлено снижением численности основных кормовых объектов. В 2000-е гг. исчезновение корюшки и ерша из спектра питания судака компенсируется появлением тюльки,

поскольку судак в первый же год перешел на ее интенсивное потребление. Так, с 2000 по 2003 гг. тюлька доминировала в питания взрослого судака, составляя до 61% по числу съеденных особей (Степанов, Кияшко, 2008). В 2004 г., после окончания процесса натурализации, численность тюльки в Рыбинском водохранилище стабилизировалась на более низком уровне и ее значение в пищевом спектре судака уменьшилось до 47.7% (по числу экз.).

В.В. Барсуков (1959) обратил внимание на то, что судак обычно придерживается довольно ограниченного района нагула. Поэтому спектры питания судака, отловленного сетями на пойме на глубине 4–6 м и тралом на русловых участках с глубинами до 18 м, имеют определенные различия. В 1950–1990 гг. в летний период на пойме судак питался в основном плотвой, ершом и корюшкой (рис. 5.20.4). В меньшей степени потреблялась уклейка, редко — окунь и густера. В 2000-е гг., после натурализации в водохранилище тюльки и значительного снижения численности ерша, основу питания судака на пойме составляла тюлька и в меньшей степени окунь (рис. 5.20.5).

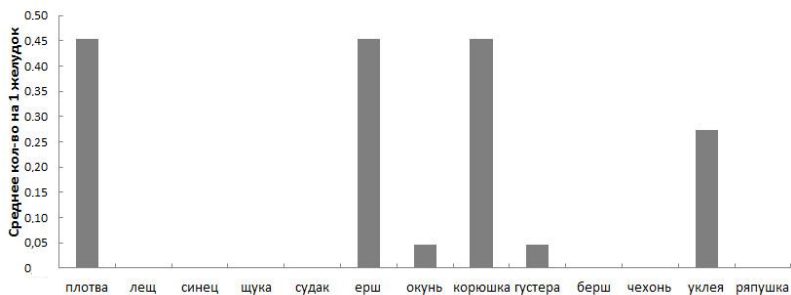


Рис. 5.20.4. Спектр питания судака, отловленного сетями на пойме в 1950–1990 гг.



Рис. 5.20.5. Спектр питания судака, отловленного сетями на пойме в 2000-е гг.

Спектр питания судака на русловых участках во все периоды был более широким, чем на пойме. В 1950–1990 гг. в желудочно-кишечных трактах встречалось до 12 видов рыб. Основными объектами питания были корюшка, окунь, ерш и плотва. Помимо этих видов в пищевом комке встречалась молодь леща, синца, судака, густеры, берша, чехони, уклейки и ряпушки (рис. 5.20.6). В 2000-е гг., после натурализации в водохранилище тюлька и значительного снижения численности ерша спектр питания сузил (рис. 5.20.7). Основу питания составили тюлька и окунь. Уменьшилась доля ерша и плотвы, но при этом резко возросла доля собственной молоди, что указывает на значительное ухудшение условий питания судака на русловых участках в 2000-е гг., причины которого рассмотрены выше.

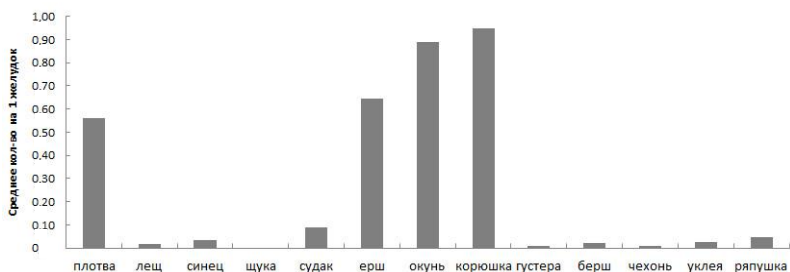


Рис. 5.20.6. Спектр питания судака, отловленного тралом на русловых участках в 1950–1990 гг.

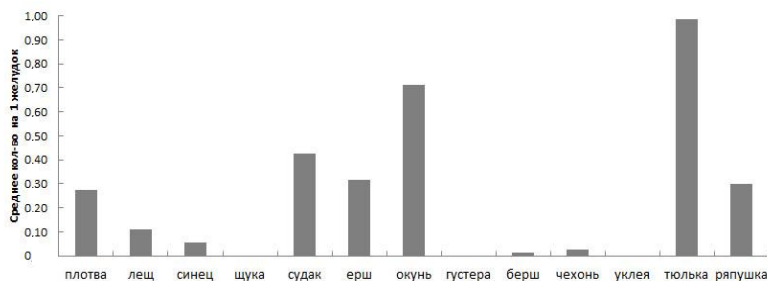


Рис. 5.20.7. Спектр питания судака, отловленного тралом на русловых участках в 2000-е гг.

На пойме во все рассматриваемые периоды судак собственной молодь не питался, поскольку основные скопления молоди этого вида рыб образуются на русловых участках и лишь некоторое ее количество встречается у самого берега, где держится ранняя молодь карпо-

вых. На участках поймы, где нагуливается взрослый судак, его молодь не встречается.

Возраст. В первые годы существования водохранилища особи, родившиеся в водохранилище, составляли всего лишь 4%, а в уловах 1950-х гг. доля возрастных групп от 5-годовиков и старше достигала уже 97.0%, т.е. происходило накопление старших возрастов (Васильев, 1955). В 1950-е гг. средний возраст судака в уловах составлял 7.2 года (рис. 5.20.8 а).

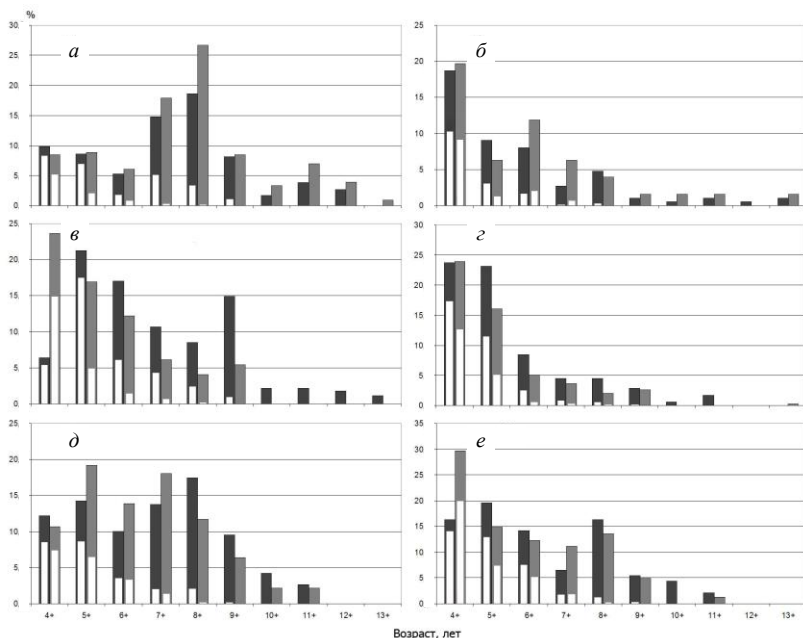


Рис. 5.20.8. Динамика возрастного состава половозрелой части популяции судака за период с 1950-х по 2000-е гг. *а* — 1950-е гг.; *б* — 1960-е гг.; *в* — 1970-е гг.; *г* — 1980-е гг.; *д* — 1990-е гг.; *е* — 2000-е гг. (черные столбцы — самки; серые — самцы; белые вставки — впервые созревающие особи).

По данным В.В. Барсукова (1959), примерно половина самок судака в этот период созрела при длине тела менее 38 см в случае медленного роста и менее 42 см при быстром росте. Впервые нерестующие самки судака в небольшом количестве встречались уже в возрасте 3+. В возрасте 6 лет половозрелые самки составляли больше половины всех самок, а в 10-летнем возрасте неполовозрелые особи уже не встречались (рис. 5.20.8). Впервые созревшие самцы встречались в

возрасте 2+, более половины самцов созревало в возрасте 5 лет, а среди 9-летних неполовозрелые самцы уже не встречались.

В 1960-х гг., одновременно с нарастанием интенсивности промысла и усилением его ориентации на крупных особей, произошло значительное омоложение популяции судака. Основу промысла стали составлять впервые нерестующие особи (рис. 5.20.8 б, в) (Ильина, Поддубный, 1961), а средний возраст судака в уловах снизился до 5 лет. Основу контрольных уловов составляли особи 3–7 лет (Стрельников и др., 1984). При этом впервые нерестующие особи отмечались уже в возрасте 2+, около половины самок достигли половой зрелости в возрасте 5 лет, а в 9-летнем возрасте неполовозрелые самки уже не встречались (рис. 5.20.8 б). Половозрелые самцы встречались в возрасте 1+, больше половины самцов становилось половозрелыми в возрасте 4 лет, а среди 8-летних неполовозрелых самцов уже не наблюдалось.

В 1970-е гг. в результате снижения промысловой нагрузки признаки омоложения популяции перестали прослеживаться. Возросла доля рыб старших возрастных групп (рис. 5.20.8 в). Средний возраст впервые нерестующих особей повысился до уровня 1950-х гг.

В 1980-е гг. значительно увеличился объем пополнения, и доля молоди в уловах учетного пелагического трала составляла уже от 32 до 40% (рис. 5.20.8 г). При столь высоком уровне пополнения средний возраст половозрелой части не увеличился относительно уровня 1960-х и 1970-х гг. и не превышал 5 лет. Средний возраст впервые нерестующих особей судака не изменился, т.е. сохранился на уровне 1970-х гг. (рис. 5.20.8 г).

Существенные изменения произошли в 1990-е гг., когда в промысел вступили высокоурожайные поколения 1980-х гг. Исчезли признаки омоложения популяции, наблюдавшиеся в 1960–1970 гг. (рис. 5.20.8). За счет накопления рыб старших возрастных групп средний возраст половозрелой части популяции увеличился до 6.5 лет (рис. 5.20.8 д). В конце 1990-х и в 2000-е гг. с увеличением промысловой нагрузки снова появляются признаки омоложения популяции (рис. 5.20.8 е), однако, несмотря на более высокую интенсивность промысла, этот процесс идет медленнее, чем в 1960-е гг. Кроме того, в отличие от 1960-х гг., когда наблюдалось уменьшение среднего возраста впервые нерестующих особей, в 2000-е гг. отмечено увеличение этого показателя. Половозрелые самцы и самки встречались только с возраста 3+, а во всех остальных возрастных группах доля впервые нерестующих была выше, чем в предыдущие годы.

Причина в том, что 1960-е гг. промысел был более селективным, направленным на изъятие старших и самых крупных особей. Их ин-

тенсивный вылов привел к быстрому снижению среднего возраста популяции. На современном этапе промысел также направлен на изъятие наиболее крупных особей, но одновременно наблюдается и минимальный уровень пополнения за весь описываемый период (рис. 5.20.2 в). Ежегодное пополнение лимитируется площадью доступных для судака нерестилищ в связи с тем, что проходу производителей на речные нерестилища препятствует высокий уровень браконьерства на притоках. Молодь в возрасте 1+ ... 2+ в большом количестве вылавливают рыбаки-любители. Кроме того, снижение численности старшевозрастной части популяции привело к возрастанию промысловой нагрузки на ее неполовозрелую часть. Выловленную молодь судака, не достигшую промысловой меры, промысловики сдают под видом берша. Отлов наиболее крупных быстрорастущих особей всех возрастных групп привел к тому, что преимущество получили медленно растущие особи. Об этом свидетельствует значительное снижение темпа роста судака в 1990-е гг. и, особенно, в 2000-е гг. (табл. 5.20.1, 5.20.2). Очевидно, это и послужило одной из причин увеличения среднего возраста первого созревания.

Известно, что, несмотря на резко возрастающую интенсивность рыболовства и последующее снижение общего вылова, при низком уровне пополнения может и не наблюдаться омоложения возрастного состава в популяции объекта промысла, а в некоторых случаях даже происходит ее «старение» (Монастырский, 1952; Никольский, 1961)

В нашем случае снижение численности пополнения и интенсивный вылов молодежи в 2000-е гг., несмотря на резко возрастающую интенсивность промысла и снижение численности популяции, замедлило процесс омоложения популяции судака по сравнению с 1960-ми гг.

Внутрипопуляционная структура судака. Впервые предположение о неоднородности стада судака Рыбинского водохранилища было высказано В.В. Барсуковым (1959). Поводом к этому стало отмеченное им сходство в темпе роста рыбинского судака поколений 1941–1945 гг. с речным средневолжским судаком, а поколений 1946 г. и следующих за ним лет — с онежским. Автор предположил, что незадолго перед весной 1946 г. в водохранилище вселился онежский судак. Предположение о вселении «онежского» судака вполне реально, поскольку Онежское озеро через р. Вытегру связано с Белым озером, которое, в свою очередь, через р. Шексну имеет связь с Рыбинским водохранилищем. По такому же пути и приблизительно в это же время в Рыбинское водохранилище проникли корюшка и ряпушка, которые до образования водохранилища в Верхней Волге не встречались. Ситуацию с судаком В.В. Барсуков подтверждал своими данными о

наличие в водохранилище после 1946 г. относительно малочисленной группы быстрорастущих особей, как бы представляющей речного средневожского судака и значительно более многочисленной группы тугорослых.

Наряду с проникновением по существующим водным путям, не исключена вероятность искусственного вселения. До 1946 г. в водохранилище ощущалась острая нехватка производителей судака, в связи, с чем популяция судака крайне медленно наращивала численность (Васильев, 1955). Для решения этой проблемы могла быть осуществлена попытка вселения судака из других водоемов, ближайшим из которых, где судак был массовым видом, является Белое озеро. Странность заключается в том, что упоминание о выпуске в Рыбинское водохранилище судака мы находим только у Л.И. Васильева (1950 *a*) и А.А. Световидовой (1960), в работе которой есть данные о вселении в Рыбинское водохранилище в 1945 г. 500 производителей судака. У других авторов (Поддубный, Сахарова, 1961; Ильина, Поддубный 1961; Стрельников и др., 1984 и др.) среди видов, попытки вселения которых предпринимались, судак не отмечен.

Иной механизм формирования внутривидовой неоднородности судака предполагает А.А. Остроумов (1959). Он соглашается с мнением Л.И. Васильева (1955) о том, что основная причина исключительно высокой численности поколения 1946 г. заключается в пополнении нерестового стада за счет созревшей части поколения 1941 г. Однако, по его мнению, роль этого поколения связана не столько с его численностью, все еще очень низкой, сколько с его происхождением. Рыбы, впервые созревшие в 1946 г., относятся к числу первых местных производителей, родившихся в условиях водохранилища и значительно отличающихся от речных. В чем именно заключаются эти отличия, он А.А. Остроумов своей работе не указывает.

О неоднородности рыбинского стада судака говорится и в работе А.Г. Поддубного (1971). По его мнению, уже в 1970-е гг. у судака наблюдаются две формы, различавшихся по местоположению нерестилищ, — речная и озерная. Речной судак поднимается в верховья притоков, где использует для откладки икры корневища тростника и прибрежной древесной и кустарниковой растительности. Озерный судак размножается в сублиторали и батии в районах с остатками затопленных деревьев и размытых торфяных сплавин.

При этом А.Г. Поддубный отмечал, что основное поступление молоди обеспечивает речная форма, которая на нерест поднимается вверх по течению в притоки водохранилища. В 1990-е и 2000-е гг. одной из причин убыли пополнения судака стало перегораживание при-

токов браконьерскими орудиями лова, препятствующими проходу производителей.

Наиболее обширные нерестилища речной формы судака находились в реках Ухра и Согожа — притоках восточного берега Рыбинского водохранилища. В начале 1990-х гг. в период ската на акватории водохранилища, прилегающей к устьевым участкам этих рек, образовывались плотные пелагические скопления молоди с плотностью около 0.6 экз./м³, в которых молодь судака составляла до 66%. В 2000-е гг. плотность молоди в этих скоплениях снизилась на три порядка, а молодь судака составляла в них около 17% (табл. 5.20.3, 5.20.4).

Таблица 5.20.3. Плотность молоди рыб в пелагиали у восточного берега Главного плеса Рыбинского водохранилища в 1990-е и 2000-е гг. (экз./м³) по данным гидроакустической съемки

Годы	Судак	Карповые	Корюшка/тюлька	Общая
1990-е	0.385	0.003	0	0.586
2000-е	0.0002	–	0.0032	0.0043

Таблица 5.20.4. Видовой состав покатников (%) в пелагиали у восточного берега Главного плеса Рыбинского водохранилища 1990-е и 2000-е гг.

Виды рыб	1990-е гг.	2000-е гг.
Судак	65.7	16.6
Окунь	10.2	35.8
Ерш	15.5	5.2
Снеток	3.6	–
Ряпушка	2.5	–
Карповые	2.5	1.5
Тюлька	–	40.9

Закключение. В динамике уловов судака Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. в целом наблюдалась устойчивая тенденция к снижению. Объективный характер уменьшения промысловых уловов судака подтверждается снижением уловов исследовательским тралом. Достоверная связь между промысловыми и исследовательскими уловами судака указывает на существование общей причины, которая заключается в высокой промысловой нагрузке.

Негативные изменения популяционных показателей судака вызваны в основном влиянием антропогенных факторов, а именно воздействием чрезмерной интенсивности промысла, характеризующегося отсутствием реального регулирования и большой долей неучтенного вылова. Однако при этом существенное влияние на популяцию судака оказали и естественные факторы, и в первую очередь потепление кли-

мата, приведшее к существенным негативным изменениям условий питания — смене доминирующего вида в пелагических скоплениях и снижению доступности рыб-жертв в результате их ускоренного роста. Это привело к снижению темпа роста и, очевидно, выживаемости неполовозрелой части популяции судака.

5.21. БЕРШ

Берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1789) в бассейне р. Волга до заполнения водохранилища встречался от ее низовьев до оз. Белое. Отмечался он и на участке р. Волги, позднее затопленном водохранилищем (Кулемин, 1944; Васильев, 1950 а). Впервые после заполнения водохранилища в научных уловах берш был обнаружен 12.09.1946 г. ($L = 326$ мм, $l = 272$ мм, $m = 275$ г, самец II, возраст 3+). Он был пойман ставными сетями в Волжском плесе в бывшем русле Волги. Вторая особь обнаружена в устье р. Сутки (левый приток Волжского плеса) 17.07.1947 г. ($l = 310$ мм, $m = 405$ г, самка II, возраст 4+) (Васильев, 1950 а). Найденные экземпляры были половозрелыми и, судя по состоянию половых желез, отнерестившимися в год поимки.

Л.И. Васильев (1950 а) отнес берша к группе рыб, куда помимо него вошли сом и сазан, т.е. виды, которые были малочисленными в Волге до заполнения водохранилища и не увеличили свою численность в первые годы после заполнения.

Берш в течение первых 50 лет существования водохранилища встречался в учетных уловах единично (рис. 5.21.1). Например, за 12 лет исследований (с 1965 по 1977 гг.) учетными орудиями лаборатории ихтиологии ИБВВ АН СССР было поймано всего 24 экз. берша. В 1999–2000 гг. относительная численность берша в учетных уловах возросла и составила 0.4%, биомасса — 0.5%, а встречаемость — от 10 до 23% (Герасимов, Новиков, 2001).

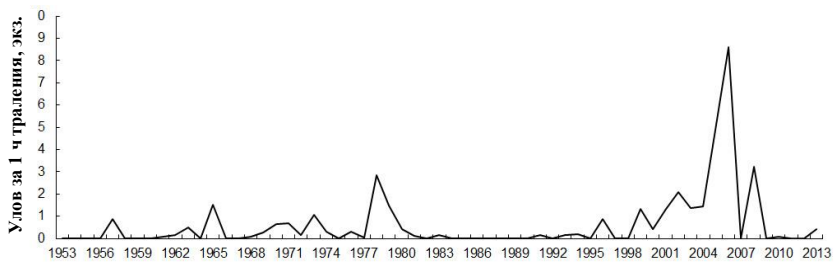


Рис. 5.21.1. Динамика уловов берша учетным донным тралом в Рыбинском водохранилище в период с 1953 по 2013 гг.

Вероятно, увеличению численности берша способствовали существенные изменения в экосистеме Рыбинского водохранилища, обусловленные увеличением промысловой нагрузки и изменением температурного режима. Высокая промысловая нагрузка в 1990-е и 2000-е гг. и повышение температуры прямо или опосредовано способствовали снижению численности хищников — основных пищевых конкурентов

берша и, очевидно, потребителей его молоди. При этом численность судака и щуки, как самых ценных с коммерческой точки зрения видов Рыбинского водохранилища, снизилась в результате высокой промышленной нагрузки, а такие виды, как окунь и налим в большей степени пострадали от повышения температуры воды в водохранилище.

В промышленной статистике до 2005 г. берш не отмечался (рис. 5.21.2). Скорее всего, его ловили, но сдавали как мелкого судака. Берш имеет очень большое внешнее сходство с судаком, однако у него есть признаки, по которым эти виды легко различить визуально — это отсутствие у берша клыков на челюстях и соприкасающиеся спинные плавники. Кроме того, у берша щеки покрыты чешуей, а у судака они абсолютно гладкие, что хорошо тестируется на ощупь. Тем не менее рыбаки, при незначительной доле берша в уловах, сдают его под видом судака, что искажает промышленную статистику по этому виду.

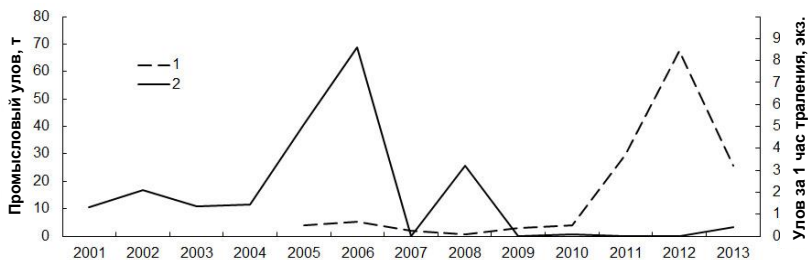


Рис. 5.21.2. Динамика промысловых уловов (1) и уловов учетным донным трапом (2) берша в Рыбинском водохранилище.

Впервые берш был отмечен в промышленной статистике в середине 2000-х гг., когда наметилась тенденция к увеличению его численности в водоеме (Герасимов, Новиков, 2001) и промысловые уловы возросли до 4–5 т. В 2010-е гг. его уловы резко повысились, максимальный улов, зарегистрированный в 2012 г., составил почти 68 т (рис. 5.21.2). Однако уже в 2013 г. последовало снижение уловов. Велика вероятность того, что большая часть улова 2012 г. состояла из мелкого судака, который сдавался под видом берша. Дело в том, что в этот год в популяции судака доминировали особи в возрасте 3+ высокоурожайного поколения 2010 г. со средней длиной 34 см (по Смити) и массой 360 г, которые соответствовали размерам 4–5-леток берша. Анализ промысловых уловов на приемных пунктах на западном берегу водохранилища (в поселках Брейтово и Горелово) показал, что уловы берша на 60–70% состояли из мелкого судака.

Отсутствие связи между промысловыми и учетными уловами обусловлено тем, что берш, как и плотва, при относительно низкой

численности популяции практически не встречается на несвойственных ему русловых местообитаниях и в траловых уловах, как правило, попадает единично. Однако при увеличении численности берш начинает встречаться повсеместно, в том числе и на русловых участках акватории. Соответственно увеличивается и его доля в траловых уловах. Увеличение промысловой нагрузки приводит к снижению численности, снижается и его встречаемость в траловых уловах (рис. 5.21.2).

Питание. При изучении питания взрослого берша в его желудках не было обнаружено беспозвоночных организмов, он питался исключительно рыбой. В то же время в других водоемах бассейна Волги в состав пищи берша наряду с рыбой входили нектобентические ракообразные (мизиды, гаммариды) и речные раки (Цыплаков, 1974). Сходная ситуация характерна и для судака — в южных водохранилищах мальки судака при длине тела 25–30 мм переходят на питание придонными ракообразными (гаммаридами и мизидами), а затем становятся типичными хищниками (Романова, 1958). В Рыбинском водохранилище и молодь берша и молодь судака вынуждены переходить на рыбную пищу сразу после питания планктоном. В связи с этим в теплые годы, в условиях быстрого роста потенциальных жертв, у обоих видов возникает проблема с переходом ранней молоди на рыбную пищу и, как следствие, наблюдается отставание в темпе роста от среднелетнего показателя.

В спектре питания берша всего 5 видов рыб. В 1960–1990-е гг. основным кормовым объектом этого ихтиофага был окунь, на долю которого приходилось от 35 до 90% рациона (табл. 5.21.1).

Таблица 5.21.1. Состав пищи берша Рыбинского водохранилища (% общего количества заглоченных рыб)

Вид пищи	1965–1967	1972	1976–1977	2000–2003*	2005	2006	2008	2009
Тюлька	–	–	–	20.5	9.6	–	1.8	–
Окунь	90.0	35.8	82.5	54.7	82.2	73.0	81.0	33
Ерш	5.0	53.4	11.8	19.3	4.1	18.0	17.2	67
Корюшка	5.0	2.8	5.7	–	–	–	–	–
Судак	–	8.0	–	5.5	4.1	–	–	–
Уклейка	–	–	–	–	–	9.0	–	–

* Степанов, Кияшко, 2008.

Ерш в желудке берша составлял от 5 до 53% (максимальное значение было зарегистрировано в 1972 г.). В пище хищника изредка присутствовали также корюшка и судак. В 2000-х гг. в составе пищи берша вместо исчезнувшей корюшки появилась тюлька: в 2000–2003 гг., когда наблюдалась вспышка численности этого вселенца, она составляла до

20% общего количества съеденных рыб (Степанов, Кияшко, 2008). В дальнейшем, при снижении роли тюльки в пелагических скоплениях, ее значение в питании берша значительно снизилось. Ведущее место в питании ихтиофага в эти годы, по-прежнему, занимала молодь окуня (54%), и в меньшей степени — ерш (19%). В последующие годы наблюдений (2005–2009 гг.) тюлька стала постепенно исчезать из спектра его питания (табл. 5.21.1), доминирующим кормовым объектом оставался окунь — от 73 до 82%.

Темп роста. Берш гораздо мельче судака. В Рыбинском водохранилище максимальные размеры берша в учетных сетных уловах зарегистрированы в 1970-е гг., когда были пойманы самки длиной (по Смиту) 49 и 50 см и массой 1.225 и 1.275 кг в возрасте 5 и 6 лет соответственно. В траловых уловах в 2000-е гг. была выловлена самка длиной 47 см и массой 1.229 кг в возрасте 8 лет. Подобное расхождение в возрасте практически одноразмерных особей указывает на снижение темпа роста берша в последние годы. Это же подтверждается и на более массовом материале (рис. 5.21.3).

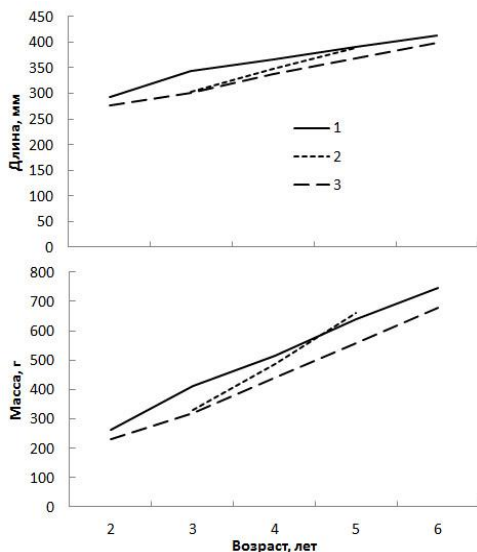


Рис. 5.21.3. Наблюдаемый темп роста берша Рыбинского водохранилища в 1970-е (1), 1990-е (2) и 2000-е (3) гг.

Снижение темпа роста берша обусловлено теми же причинами, что и у судака. Основной из них является потепление климата, наиболее ярко проявившееся в 2000-е гг. Следствием этого стало повышение темпа роста молоди кормовых видов, в результате чего она быстро становится недоступной не только для молоди берша, но и для рыб

старшего возраста. Соответственно, для берша, как более мелкого по сравнению с судаком хищника, эта проблема оказывается гораздо острее. Кроме того, повышение температуры способствовало снижению численности основных объектов питания берша — молоди окуня и ерша. Корюшка, третий по встречаемости в питании берша вид, практически исчезла и ее заменила тюлька, более высокотелый и подвижный вид, требующий больших энергетических затрат при поимке. Все эти факторы (исчезновение корюшки, снижение численности окуня и ерша, а также повышение температуры воды, способствующее быстрому росту потенциальных жертв) и обусловили снижения темпа роста берша в 2000-е гг.

Значительные отличия между бершом и судаком наблюдаются в поведении и распределении в водоеме. Берш ведет в основном придонный образ жизни, охотится как хищник-засадчик. В Рыбинском водохранилище он предпочитает те же местообитания, что и окунь. В основном это склоны затопленных русел и участки с большим количеством остатков затопленного леса на пойме с глубинами от 4 до 8–10 м. Судак значительно больше времени проводит в пелагиали водохранилища, где он активно охотится как хищник-угонщик в пелагических скоплениях рыб. С указанными чертами поведения связаны и особенности морфологии этих двух видов. В связи с придонным образом жизни берш имеет больший относительный размер глаза. У судака число позвонков в разных отделах осевого скелета достоверно больше, чем у берша, особенно в хвостовом отделе, что позволяет судаку развивать большую скорость в погоне за рыбой.

Кроме того, на челюстях берша отсутствуют клыки, способствующие удержанию добычи, и пасть открывается не так широко, как у судака, поскольку верхняя челюсть доходит только до вертикали середины глаза. В связи с этим берш выбирает более мелких сеголеток окуня, чем одноразмерный судак (рис. 5.21.4). Охота судака в пелагиали, где видовое разнообразие рыб-жертв выше, чем в придонных местообитаниях, обуславливает широкий спектр его жертв. В его питании отмечено до 11 видов мелких пелагических рыб и молоди (рис. 5.21.5). У берша, предпочитающего придонный образ жизни и выбирающего местообитания, характерные для окуня, основу питания составляет ерш, также ведущий придонный образ жизни, и молодь окуня, использующая в качестве убежищ древесные остатки на дне (рис. 5.21.5).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что бершу свойственна большая стабильность в составе кормовых организмов, что определяется особенностями его морфологии и выбором местообитаний. С морфологическими особенностями связано и то, что берш выбирает рыб более мелкого размера, чем одноразмерный судак.

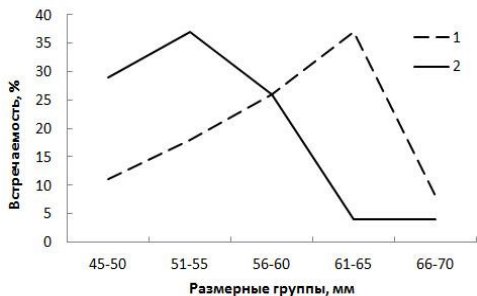


Рис. 5.21.4. Размерная селективность в питании судака (1) и берша (2) сходного размера сеголетками окуня в Рыбинском водохранилище.

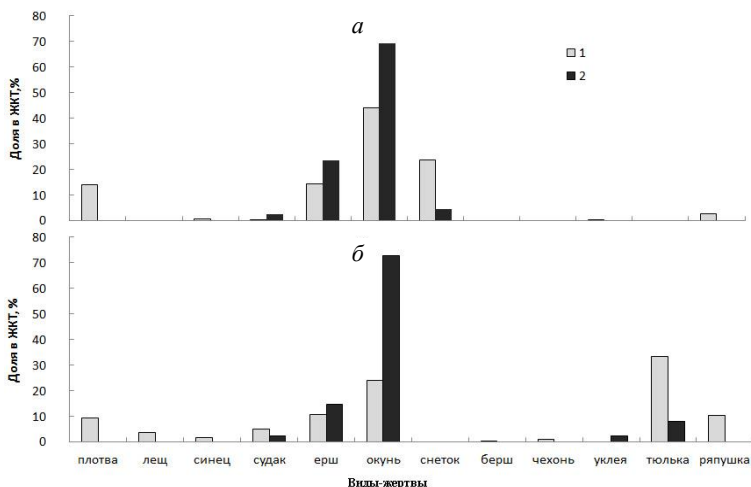


Рис. 5.21.5. Спектр питания судака (1) и берша (2) в 1970–1980-е (а) и в 2000-е (б) гг. в Рыбинском водохранилище (% по числу экземпляров).

Закключение. Два мощных фактора, обуславливающих на протяжении двух последних десятилетий динамику популяций практически всех рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище, оказали неоднозначное воздействие на популяцию берша. С одной стороны, высокая промысловая нагрузка в 1990-е и 2000-е гг. способствовала снижению численности других хищников — основных пищевых конкурентов и, очевидно, потребителей его молоди. Это привело к улучшению кормовых условий для берша и повысило выживание его молоди и, как следствие, привело к повышению численности популяции.

С другой стороны, повышение температуры в 2000-е гг., способствующее быстрому росту потенциальных жертв, затруднило переход молоди к хищному образу жизни и, соответственно, привело к снижению темпа роста берша по сравнению с 1970–1980-ми гг.

5.22. БЫЧОК-КРУГЛЯК

Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) имеет тело вальковатой формы, сжатое с боков, с высоким хвостовым стеблем и круглым лбом. Подглазничных поперечных рядов невромастов 6 (7). Нижняя челюсть не выдается вперед, верхняя губа к углам рта не расширяется. Язык спереди не закруглен, а усеченный, со слабой вырезкой. В задней части первого спинного плавника характерное черное пятно со светлой оторочкой. Высота второго спинного плавника на всем протяжении равномерна. Брюшные плавники достигают или почти достигают анального отверстия, на них имеются черные пятна. Лопастинки на воротнике присоски едва заметны. Цвет тела буровато-серый с 5 большими темно-бурыми пятнами по бокам. Голова темнее туловища, плавники темно-серые. Циклоидная чешуя покрывает тело, иногда частично межглазничное пространство, затылок, горло, жаберные крышки и стебли грудных плавников. Брюшная присоска и анальный плавник темно-серые. Во время нереста тело самцов становится черным, непарные плавники также становятся черными, с белой каймой по краям. D1 VI–VII, D2 I (12) 13–17, A I 9–13 (14). Поперечных рядов чешуй (42) 47–54 чешуй. Жаберных тычинок 9–13. Позвонков 31–33. Плавательный пузырь отсутствует (Атлас пресноводных рыб..., 2003 б).

Естественный ареал этого вида охватывает всю акваторию Азовского моря, прибрежные районы Черного и Каспийского морей, низовья впадающих в них рек, а также Мраморное море (Атлас пресноводных рыб..., 2003 б). С 1970-х гг. параллельно с сокращением численности бычка-кругляка в местах его традиционного обитания шло постепенное расширение ареала данного вида. В бассейне Волги этот вид заселил Саратовское, Куйбышевское и Чебоксарское водохранилища (Гавлена, 1970; Евланов и др., 1998; Шемонаев, Кириленко, 2009). С середины 1980-х гг. бычок-кругляк появился в Москва-реке, где создал стабильную самоподдерживающуюся популяцию (Соколов и др., 1994). На Верхней Волге этот вид отмечен в Ивановском водохранилище с 1993 г., а для Рыбинского водохранилища указывается с 1990-х гг. (Экологические..., 2001). В 2007 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в пище налима были обнаружены 3 рыбы, находившихся на различных стадиях переваренности и по краниометрическим признакам идентифицированные как бычок-кругляк (Иванова, Касьянов, 2011).

Взрослая половозрелая самка бычка-кругляка (полная длина рыбы 80 мм) в Рыбинском водохранилище поймана в 2009 г. на обычном для нее биотопе (грунт в месте лова — каменистый, с песчаными пляжами) (Столбунов и др., 2013). Наличие зрелых половых продуктов

может свидетельствовать о возможности успешного воспроизводства бычка-кругляка в условиях Рыбинского водохранилища.

Занос рыб на данный участок водохранилища с балластными водами (Иванова, Касьянов, 2011) маловероятен, так как судоходство на участке в районе Рыбинской ГЭС практически отсутствует. Вместе с тем нельзя исключить вероятной роли судоходства в распространении данного вида. Кроме переноса рыб с балластными водами и транспортировки со строительными материалами (песок, гравий), возможен и пассивный перенос икры, приклеенной к обрастаниям на днище судов, чему способствуют морфофизиологические особенности эмбриогенеза бычка-кругляка (Соколов и др., 1994; Москалькова, 1996).

Широкому расселению бычка-кругляка способствует и его необычайная эврибионтность. Этот вид способен жить, размножаться и развиваться в широком диапазоне температуры воды, концентрации кислорода и гидрохимических факторов, имеет широкий спектр питания, а также способен поддерживать численность популяции за счет раннего созревания, особенностей оогенеза и высокой эффективности нереста (Соколов и др., 1994; Москалькова, Рубан, 2011). Все эти особенности позволяют предположить возможность широкого расселения бычка-кругляка по Рыбинскому водохранилищу, а лимитирующим фактором, вероятно, будет являться наличие подходящих каменисто-песчаных грунтов.

5.23. ТУПОНОСЫЙ БЫЧОК

Тупоносый бычок *Proterorhinus* sp. Smitt, 1899 имеет передние носовые отверстия, вытянутые в усиковидные трубочки, свешивающиеся вниз над верхней губой. Жаберные крышки голые или покрыты чешуей только вдоль верхнего края или на четверть. Циклоидной чешуей покрыты темя, затылок, жаберные крышки и брюхо. D VI–VII, I 12–18, A I 11–16, поперечных рядов чешуей 34–48. Плавательного пузыря нет. Тело удлинненное, сзади сжатое. Брюшная присоска без лопастинок. Два позвонка перед первым птеригоффором первого спинного плавника. Пятна на анальном плавнике образуют более или менее правильные косые полосы (Берг, 1949; Определитель рыб и беспозвоночных ..., 2013).

Понто-каспийский род. Впервые в Рыбинском водохранилище популяция бычка рода *Proterorhinus* была обнаружена в 2002 г. в районе о-ва Юршинский, расположенного в пределах Волжского плеса. По ряду морфологических признаков бычок Рыбинского водохранилища был отнесен к виду тупоносый мраморный бычок, или бычок-цуцик *P. marmoratus* (Pallas, 1814) (Слынько, 2008). Однако в работе (Kottelat, Freyhof, 2007) для Рыбинского водохранилища указан вид *P. nasalis* (De Filippi, 1863). В качестве диагностических для этого вида приводятся следующие признаки: A 14–16; число чешуй в боковой линии 43–49; длина головы 29–31% длины по Смитту; диаметр глаза 16–21% длины головы. В то же время Л.С. Берг (1949), ссылаясь на работу Б.С. Ильина (1938), отмечал, что даже выделение подвида *P. marmoratus nasalis* Filippi не обоснованно, поскольку «... в меристических признаках у этих двух групп различий нет ...» (с. 1101–1102).

Полученные в последние годы данные о молекулярно-генетическом полиморфизме и филогеографии тупоносых бычков *Proterorhinus* sp. позволяют несколько прояснить происхождение и филогению популяций Рыбинского водохранилища. Показано, что популяции бычка Дона и Волги, а также водоемов в пределах бассейнов этих рек принадлежат к единой филогенетической линии, ведущей свое происхождение от бычков Каспийского моря и отличной от линии бычков, обитающих в западной части Черного моря (Sorokin et al., 2011; Медведев, 2013; Слынько и др., 2013). Согласно оценкам уровня генетической дифференциации, две названные линии могут быть рассмотрены как разные виды, при этом тупоносым бычкам бассейна Азовского и Каспийского морей рядом авторов вновь возвращается видовое название *P. nasalis* (Sorokin et al., 2011; Eschmeyer, 2015). В то же время в работе (Слынько и др., 2013) для бычков Рыбинского водохранилища обосновывается название *P. semilunaris*. Вид *P. semipellu-*

cidus, типичный (согласно Neilson, Stepien, 2009) для бассейна Северного Каспия, вероятно, невалиден или является более поздним синонимом *P. nasalis* (Sorokin et al., 2011; Eschmeyer, 2015). Очевидно, для решения вопроса о видовой принадлежности бычка верховьев Волги (в том числе и Рыбинского водохранилища) требуются дополнительные исследования.

Несомненно, что центром расселения, откуда берет свое происхождение популяция тупоносого бычка Рыбинского водохранилища, является Каспийское море, о чем свидетельствуют данные работ, посвященных исследованию полиморфизма различных участков митохондриальной ДНК (Sorokin et al., 2011; Медведев, 2013; Слынько и др., 2013). Расселение бычка вверх по Волге, с одной стороны, может быть связано с ее зарегулированием. Так, впервые выше устья реки бычок был отмечен в начале 1980-х гг. прошлого столетия — сначала в Волгоградском, а затем в Саратовском водохранилищах (Евланов и др., 1998; Шашуловский, Ермолин, 2005). В течение следующих 20 лет вид распространился на север и достиг верхней Волги (Клевакин и др., 2003; Слынько, 2008; Семенов, 2011). Однако существует и другая точка зрения, согласно которой бычок мог проникнуть в верхневолжский бассейн из верховьев Дона (Слынько и др., 2013).

5.24. ЕСТЕСТВЕННЫЕ ГИБРИДЫ ЛЕЩА И ПЛОТВЫ

Гибрид леща *Abramis brama* L. и плотвы *Rutilus rutilus* L. распространен везде, где встречаются оба родительских вида и считается самым распространенным гибридом среди карповых видов рыб (Николюкин, 1952; Fahy, 1988; Pitts, 1997).

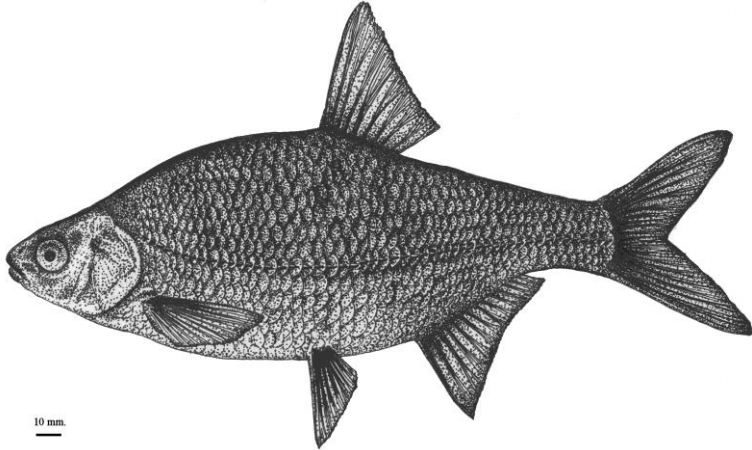


Рис. 5.24.1. Гибридная особь леща и плотвы из Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

Внешне по общим пропорциям тела и значениям морфологических признаков гибриды леща и плотвы занимают промежуточное положение по отношению к родительским видам (рис. 5.24.1) (Кодухова, Слынько, 2007; Kodukhova, 2011). Окраска тела серебристо-серая или серо-коричневая, иногда с золотистым отливом (в основном у особей старше пяти лет). Рот конечный или полунижний. Киль позади брюшных плавников неярко выраженный или отсутствует. А III 14–24, D III 8–10, P I 15, V I 8. Начало основания анального плавника располагается за основанием спинного плавника или на одной оси с последним ветвистым лучом спинного плавника. У молоди плавник бледно-оранжевый или почти бесцветный, прозрачный. Анальный плавник у взрослых гибридов имеет несколько вариантов окраски: а) плавник от светлого до темного серого цвета, иногда с небольшим красноватым пятном в передней его части; б) у некоторых особей наблюдается черная окантовка наружного края по всей длине бледно-оранжевого плавника; в) бледно-оранжевый. При этом, независимо от окраски анального плавника, в окраске хвостового, спинного, брюшных и грудных плавников постоянно присутствует красный пигмент различной степе-

ни насыщенности. Радужная оболочка глаз у гибридов в верхней части с оранжевым пигментом различной степени насыщенности, нижняя половина радужины беловатая (у плотвы радужная оболочка глаз в основном красная, у леща — полностью беловатая с небольшим скоплением серебристо-серого пигмента в верхней части). Чешуя крупная, *l.l.* 44–54, *S_D* 8–12, *S_A* 4–7. Число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (*sp.br.*) 13–24. Число позвонков по отделам: грудной (*Va*) 13–16, переходный (*Vi*) 2–5, хвостовой (*Vc*) 14–19. Общее число позвонков (*Vert*) 39–44. Глоточные зубы однорядные (6–5 или 5–5, реже 5–6), редко двурядные (1.5–5.0, 1.5–5.1) (Кодухова, 2008).

Гибриды имеет высокую жизнеспособность и плодовитость. Половозрелыми самцы становятся в 3–4 года, самки — с 4–5 лет. Возрастной состав гибридов в Рыбинском водохранилище, по нашим данным, колеблется от мальков 0+ до взрослых половозрелых особей 9+. В первые годы жизни (возраст 0+, 1+) размеры тела гибридных особей, а также леща и плотвы совпадают (рис. 5.24.2 *a*).

В дальнейшем (до четырех лет) одновозрастные гибриды по своим размерам близки к плотве и значительно уступают лещу, при этом для них характерен промежуточный темп роста. После четырех лет (начало полового созревания) при промежуточных параметрах линейного роста для гибридных особей характерен темп роста сходный с темпом роста плотвы (рис. 5.24.2 *b*).

В Рыбинском водохранилище при оптимальных условиях размножения пик нереста плотвы приходится на 25–28 апреля, а леща — на 10–15 мая. Изменение температурного и уровневого режимов в период нереста приводит к возрастанию доли гибридов среди молоди этих видов (табл. 5.24.1).

При низком уровне и задержке прогрева воды на нерестилищах в момент нереста основная масса производителей леща и плотвы размножается на общих участках водохранилища. Одновременный нерест лещ и плотвы на этих участках наблюдается также при высоком уровне и быстром прогреве воды, протекающем без резких колебаний. При несовпадении сроков нереста из-за температуры, даже при повышенном уровне воды, данные участки используются как нерестилища преимущественно плотвой, и появление гибридной молоди с лещом единично и носит случайный характер.

Встречаемость особей гибридов старших возрастных групп (3+ и более) определяли по результатам сетных уловов. Гибридные особи отмечены среди обоих родительских видов — как плотвы, так и леща, независимо от места лова. В целом до 2004 г. по Волжскому плесу Ры-

бинского водохранилища численность гибридов возрастом от 3+ до 9 лет не превышала 1% от выловленных всех карповых видов рыб.

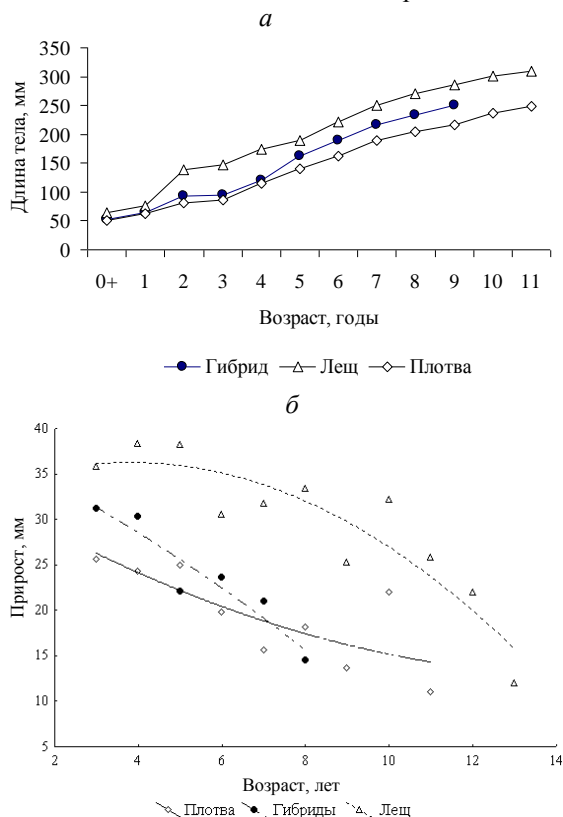


Рис. 5.24.2. Линейный рост (*a*) и темп роста (*б*) плотвы, леща и их гибридов в Рыбинском водохранилище.

Таблица 5.24.1. Результаты лова молоди леща, плотвы и их гибридов (% от всего улова) на нерестилищах Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Место лова	Красный Ручей					Устье р. Шумаровка				
	Год	2003	2004	2008	2009	2010	2003	2004	2008	2009
Весь улов, экз.	948	184	458	299	352	291	115	873	528	412
Плотва	37.48	98.83	90.83	80.94	94.3	84.71	99.88	96.51	94.51	98.29
Лещ	56.06	0.12	6.33	7.69	1.02	13.12	—	0.11	2.94	0.14
Гибриды	1.80	—	0.22	—	—	0.87	—	—	0.59	—

С 2005 г. гибридные особи в уловах встречаются единично. Практически перестали встречаться гибриды в возрасте 2–3 лет, в основном присутствуют особи старше 5 лет. По-видимому, это связано с нормализацией условий размножения начиная с 2004 г. (высокий уровень воды, незначительные колебания температур).

Заключение. Вероятно, при дальнейшем сохранении сочетания благоприятных условий размножения, гибридизация будет носить исключительно случайный характер, а гибридные особи будут встречаться единично.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одна из важнейших фундаментальных научных проблем современности — рациональное использование водных ресурсов (Авакян, Асарин, 1998). Учитывая, что суммарная площадь водохранилищ в стране превышает 120000 км² (Поддубный, 1987), существенной составной частью этой проблемы является поиск путей рациональной эксплуатации искусственных водных систем (Авакян, Асарин, 1998).

По мнению А.Б. Авакяна и А.Е. Асарина (1998), водохранилища способны продуцировать ихтиомассу в объемах, соизмеримых с продукцией естественных водоемов, и даже превышать ее. Однако уже в первые годы эксплуатации крупных водохранилищ России выяснилось, что уловы рыбы на них существенно меньше проектных. Десятилетия существования большинства водохранилищ не изменили этого представления. Например, уловы рыбы из волжско-камских водохранилищ в начале 1990-х гг. не превышали 20–30% проектных значений (Авакян, Асарин, 1998). Не стало исключением и Рыбинское водохранилище (табл. 1).

Таблица 1. Проектные и фактические промысловые уловы с единицы площади некоторых водохранилищ (Поддубный и др., 1984).

Водохранилище	Рыбопродуктивность, кг/га	
	проектная	фактическая
Иваньковское	45.9	15–20
Рыбинское	22.0	6–7
Горьковское	35.0	8
Куйбышевское	40.7	7–9
Киевское	40.2	9–23
Бухтарминское	50.0	28
Цимлянское	40.7	30
Волгоградское	49.0	12

По мнению ряда авторов (Авакян, Асарин, 1998; Поддубный, Галат, 1998, 1999), это объясняется тем, что экосистемы многих водохранилищ формировались под влиянием инженерных решений, направленных на использование создаваемых водоемов прежде всего в интересах энергетики, водного транспорта и борьбы с наводнениями. Вот почему абиотические и биотические составляющие на многих водохранилищах в неполной мере соответствуют нормальному функционированию экосистем (Герасимов, Поддубный, 1998).

До создания Рыбинского водохранилища основу уловов местных видов рыб составляли лещ и плотва (63.6% от общего улова). Доля реофильных рыб (стерлядь, елец, голавль и подуст) в различные

годы колебалась от 3.4 до 5.0% улова. При этом средний годовой промысловый вылов до зарегулирования на этом участке составлял от 150 до 280 т (Исаков, 1960).

После заполнения Рыбинского водохранилища среда обитания рыб претерпела значительные изменения. Появилась обширная пелагиаль, где, в отличие от речных участков, гидродинамика обусловлена в основном сгонно-нагонными и компенсационными течениями. На литорали и сублиторали доминирующим фактором, во многом определяющим геоморфологические и биологические процессы, стало воздействие волн. Типичные речные местообитания рыб с преобладанием стоковых течений и минимальным волновым воздействием на мелководья остались только в верховьях крупных притоков и составляют не более 1% от общей площади водохранилища.

Подобные изменения повлекли за собой глубокую перестройку видовой структуры рыбного населения, существовавшего в местных водоемах до заполнения водохранилища. Изменились и популяционные характеристики: морфология, скорость роста и созревания, продолжительность жизни, численность, предпочитаемые местообитания и т.д.

На залитой территории значительно выросли запасы рыб. Так, в 1950-е гг. уловы увеличились более чем в 10 раз. Максимальные уловы наблюдались между 1954 и 1965 гг. В этот период они были на уровне 4000 т/год, что обусловлено высоким уровнем эвтрофирования водохранилища за счет биогенных веществ, поступающих из затопленных и разлагающихся почв (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966).

Тем не менее для достижения проектного значения ежегодные уловы рыбы должны были увеличиться еще более чем в 2 раза (22 кг/га) относительно уровня второй половины 1950-х гг. (табл. 2).

Таблица 2. Промысловые уловы на разных этапах сукцессии экосистемы Рыбинского водохранилища

Промысловые уловы	1945–1953	1954–1965	1971–1982	1984–1989	1995–2013
	Промысловая статистика (без учета браконьерства)				
т	2738 ± 254	3856 ± 189	2555 ± 111	3179 ± 238	1249 ± 107
кг/га	6.0	9.5	5.7	6.8	2.7
Фактические уловы (с учетом браконьерства)					
т	–	–	–	3253 ± 185	2303 ± 267
кг/га	–	–	–	7.1	5.1

Примечание. Прочерк — данные отсутствуют.

Однако этого не произошло, а причина во многом определялась особенностями геоморфологической трансформации прибрежных участков и связанной с этим сукцессией экосистемы Рыбинского водохранилища. Все это, в общем, укладывается в классические схемы

сукцессии экосистем равнинных водохранилищ (Баранов, 1961; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Balon, 1972).

В Рыбинском водохранилище стадия первичного эвтрофирования (или фаза «вспышки трофии») прослежена только по развитию макрозообентоса («мотылевая» стадия), наблюдения за которым начаты с первого года существования водоема (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Баканов, Митропольский, 1982; Экологические проблемы ..., 2001). Эта стадия продолжалась сравнительно долго, по разным оценкам от 4–6 до 5–10 лет (Ривьер, 1998; Экологические проблемы ..., 2001). По некоторым гидробиологическим показателям она прослеживалась до начала 1960-х гг. (Мордухай-Болтовская, 1965; Лазарева и др., 2001).

Результаты ихтиологических исследований в тот период не дают полного представления о состоянии рыбных запасов, поскольку сильное засорение дна водохранилища древесными остатками не позволяло в полной мере использовать активные орудия лова. Однако если судить по промысловым уловам, то начиная с 1954 г., когда был зафиксирован максимальный годовой улов (4314 т), в течение 10 последующих лет (до 1965 г.) уловы оставались на высоком и относительно стабильном уровне 3856 ± 189 т (табл. 2). Показатели промысловой рыбопродуктивности Рыбинского водохранилища составляли около 9.0 кг/га. В этот период наблюдался и высокий уровень браконьерства (Ильина, Поддубный, 1961). Учитывая, что в те годы практически полностью отсутствовала рыбоохрана (Ильина, Поддубный, 1961), а плотность населения по берегам водохранилища была значительно выше, чем теперь, браконьерство должно было достигать высокого уровня. Очевидно, он был не ниже, чем в 1990-е гг., т.е. в среднем не менее 40–50% от общего изъятия рыбы. При этом промысловый лов велся круглый год, и не менее 1/3 улова добывалось весной в период нереста (Ильина, Поддубный, 1961).

Следовательно, в период с 1955 по 1965 гг. фактическая рыбопродуктивность почти достигла проектной и, очевидно, составляла около 16–18 кг/га.

Затем наступила фаза «трофической депрессии», перешедшая в период низкой продуктивности или в так называемую фазу стабилизации, когда уловы после резкого снижения стабилизировались на более низком уровне — 2555 ± 111 т. Этот период продолжался с 1971 по 1982 г. Фаза «трофической депрессии», по всей видимости, была связана с практически полным разрушением прибрежных затопленных лесов к концу 1950-х гг. и последовавшим за этим интенсивным размывом затопленных почв на литоральных и sublиторальных участках (Зиминова, Курдин, 1972). В результате переноса органики с мелководий к середине 1960-х гг.

площадь илистых отложений составляла 46% от площади дна водохранилища (табл. 3) (Законнов, 1981).

Таблица 3. Изменения площадей грунтового комплекса (%) с 1941 по 1994 (по годам гидрологических съемок) и прогноз до 2020 г. (Законнов, 1995)

Тип грунта, донных отложений	1941	1955	1965	1978	1992- 1994	Прогноз на 2020
Трансформированные грунты (почвы)	(99)	55	15	15	17	15
Песчаные наносы	0.8	20	37	42	56	55
Илистые отложения	0.2	23	46	40	24	27
Торф и отложения из макро- фитов	–	2	2	3	3	3

После практически полного размыва затопленных почв ветровой эрозии на мелководьях подвергся обнажившийся песок, который оседал в сублиторали, засыпая продуктивные илистые биотопы. В результате к 1990 г. их площадь сократилась с 46 до 24%, тогда как территории под песками различной степени заиленности выросли с 37 до 56% (табл. 3) (Законнов, 1995, 2001).

Период «вспышки трофии» имеет преходящий характер и больше не повторяется при нормальной эксплуатации водоема (Баранов, 1961; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Valon, 1972). Тем не менее в конце 1970-х гг. в водохранилище началась фаза «постепенного повышения трофии», которая была связана с вторичным эвтрофированием, вызванным накоплением на дне водохранилища серых илов, богатых легкоусвояемым органическим веществом (Баканов, Митропольский, 1982; Ривьер, 1998; Экология фитопланктона ..., 1999). Антропогенные возмущения только усилили этот естественный процесс (Экология фитопланктона ..., 1999; Экологические проблемы ..., 2001; Копылов, Косолапов, 2008; Лазарева, 2010). Об этом свидетельствует динамика обилия фитопланктона, зоопланктона и зообентоса (Баканов, Митропольский, 1982; Ривьер, 1998; Экология фитопланктона ..., 1999; Лазарева и др., 2001; Экологические проблемы ..., 2001; Лазарева, 2005).

Промысловые уловы вновь выросли и в 1980-е гг. превысили 3000 т (табл. 2). В то время промысловая рыбопродуктивность несколько увеличилась и достигла 6.8 кг/га, и эта цифра была близка к реальному изъятию, поскольку в рассматриваемый период наблюдался самый низкий уровень браконьерства. Водохранилище и его притоки охраняли более 100 сотрудников рыбоохраны. Поэтому общий объем изъятия рыбы из водоема незначительно превышал официальные данные (табл. 2).

Очередное и очень резкое снижение официальных уловов последовало в середине 1990-х гг. Вылов в размере 6.8 кг/га, который был достигнут в 1980-е гг., соответствовал предельному уровню допустимого изъятия рыбы из водохранилища на данном этапе развития его экосистемы. Анализ сложившейся ситуации показал, что при официальных уловах, в начале 1990-х гг. составлявших 1913 ± 83 т, объем общего изъятия рыбы (фактические уловы) в этот же период достигал 3428 ± 143 т (7.5 кг/га) (рис. 1).

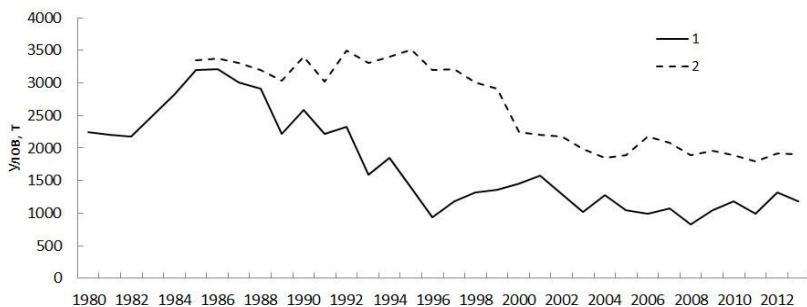


Рис. 1. Вылов рыбы в Рыбинском водохранилище. 1 — по данным промышленной статистики; 2 — фактический (с учетом браконьерства и сокрытия части уловов легальными промысловиками).

Столь значительное увеличение вылова за счет интенсивного браконьерства привело к подрыву запасов в течение 4–5 последующих лет. В результате промысловая рыбопродуктивность к концу 1990-х гг. резко снизилась и стабилизировалась на самом низком за все время существования водохранилища уровне — 5 кг/га (официальная цифра 2.7 кг/га). Тот факт, что причиной снижения промысловой рыбопродуктивности стало браконьерство, подтверждается данными и по другим (не рыбным) элементам экосистемы Рыбинского водохранилища, которые не показали столь значительного снижения продуктивности. Напротив, по гидробиологическим данным, вторичное эвтрофирование, которое началось в конце 1970-х гг., продолжается и до настоящего времени.

Снижение промысловой рыбопродуктивности обусловлено тем, что с начала 1990-х гг. в результате социально-экономических перестроек нарушились сложившиеся в течение многих лет формы ведения рыбного хозяйства и охраны рыб. Резко увеличилась интенсивность браконьерства, а легальные промысловики начали скрывать от официальной статистики значительную долю уловов. В середине 1990-х гг. до

70% рыбы в водохранилище добывалось нелегально (рис. 2), т.е. официально не учитывалось.

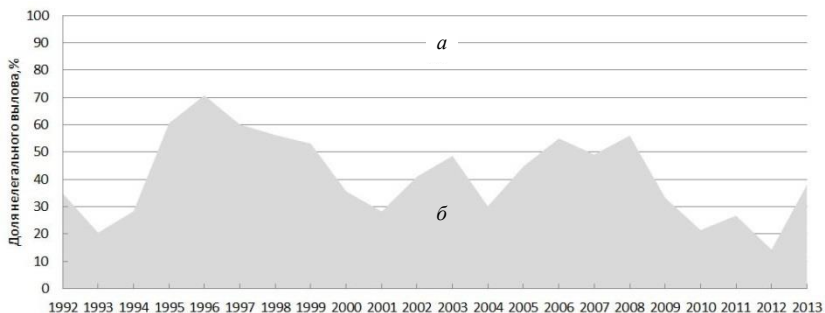


Рис. 2. Соотношение объемов легального и нелегального вылова рыбы в Рыбинском водохранилище: *a* — легальный; *б* — нелегальный.

Следовательно, в 1990-е гг. на многолетние процессы формирования и функционирования рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища значительное влияние оказали кардинальные изменения социально-экономических условий, произошедшие после распада СССР.

Реальные объемы изъятия рыбы, достигнутые к концу 1990-х гг. в результате интенсивного нелегального промысла, превысили производственные возможности популяций основных промысловых видов рыб, и к началу 2000-х гг. их запасы и уловы резко сократились. Даже с учетом нелегального вылова в настоящее время они не превышают 2500 т (официальные — 1500 т) (табл. 2). При этом произошло и значительное изменение качественного состава уловов, в которых резко сократилась доля наиболее ценных в коммерческом отношении хищных видов рыб (судака и щуки). Основной промысловый вид — лещ, который до 2000-х гг. составлял основную долю в промысловых уловах, отошел на второе место, а основу уловов теперь составляет синец.

Изменения, произошедшие в рыбном хозяйстве в 1990-е гг., только усугубили действие естественных негативных факторов, которые лимитировали рыбопродуктивность Рыбинского водохранилища в предшествующие десятилетия и продолжают ограничивать ее в настоящее время. Основными из них являются:

1) недостаточная обеспеченность фитофильных рыб нерестовыми и выростными местообитаниями из-за слабой степени зарастания литорали водохранилища высшей водной растительностью;

2) низкий трофический уровень открытой литорали, представляющей собой обширные песчаные пляжи, за исключением небольших заостровных участков и устьевых зон притоков.

Эта ситуация определяется геоморфологическими и гидродинамическими условиями, складывающимися на мелководьях водохранилища. Периодические волновые воздействия на дно литоральных и sublиторальных участков приводят к взмучиванию и эрозии субстрата, что препятствует зарастанию мелководий макрофитами и лимитирует продукцию кормовых беспозвоночных на этих местообитаниях.

Сезонные аномалии уровня не способствуют эффективному нересту, приводя к несвоевременному залитию и осушению нерестовых и выростных местообитаний. Осушение и промерзание мелководий водохранилища в результате годовых колебаний уровня ограничивает распространение водной растительности и способствует выживанию на таких участках только специфической фауны, что значительно снижает потенциальную продуктивность этих участков.

Как следует из разделов главы 5, процесс разрушения высокопродуктивных местообитаний литорали в конце 1950-х гг. в большей или меньшей степени оказал негативное влияние на развитие популяций практически всех описанных видов рыб. Недоучет воздействия на литораль и sublитораль Рыбинского водохранилища представленных выше геоморфологических и гидродинамических процессов, превративших мелководья водохранилища в песчаные пляжи, стал одной из причин несоответствия его проектной и фактической рыбопродуктивности.

С другой стороны, все эти процессы в настоящее время стабилизировались, т.е. резкие изменения в соотношении площадей продуктивных и малопродуктивных донных субстратов маловероятны (табл. 3) (Законнов, 1995). Они, безусловно, лимитируют рыбопродуктивность водохранилища, но не могут вызвать существенных колебаний этого показателя на современном этапе.

Основной причиной изменений, наблюдаемых в экосистеме Рыбинского водохранилища в 1990-е и 2000-е гг., стало потепление климата. Эти изменения выражаются в трансформации циклов биогенных элементов (С, N, P), увеличении концентрации растворенного в воде органического вещества, снижении прозрачности и содержания кислорода в гипolimнионе. Это в 2000-е гг. привело к существенному изменению в структуре и динамике планктона: сместились ключевые даты развития доминантных популяций в сезонном цикле, возросла «пиковая» численность главных доминантов (Лазарева и др., 2012). От пере-

грева воды в сочетании с дефицитом растворенного кислорода сильнее всего страдают донные моллюски, в том числе дрейссениды, а также большинство ракообразных-фильтраторов.

На долю дрейссенид приходится почти 40% объема всей профильтрованной гидробионтами воды, что указывает на огромную роль этих моллюсков в самоочищении водохранилища. Их колонии в 1980–1990-х гг. сформировали новый высокопродуктивный биотоп заиленного ракушечника, биомасса животных в котором, без учета самих моллюсков, близка к наблюдаемой на серых илах (Перова, Щербина, 1998; Перова, 1999). Кроме того, дрейссениды являются кормовыми организмами для таких массовых видов рыб, как плотва, язь, густера и лещ. Резкое снижение (в 5–7 раз) численности этих моллюсков уже вызывает значительные перестройки в донных биоценозах, пищевых цепях и структуре популяций питающихся ими рыб.

Высокие летние температуры способствуют массовому развитию токсичных и несъедобных колониальных форм синезеленых, что отрицательно сказывается на обилии ракообразных-фильтраторов. На участках с массовым развитием синезеленых водорослей количество ракообразных снижается сильнее (до 10 раз), чем в случае, если их немного (до 3 раз). В современный период (1990–2000-е гг.) биомасса и продукция зоопланктона в водохранилище все еще в ~1.5 раза выше, чем в 1960–1970-х гг., но примерно на 30% стала ниже величин 1980-х гг. Доступная для рыб продукция снизилась в 1.7 раза — до 30 ккал/м² за сезон (менее 60% общей продукции зоопланктона), во второй половине лета рыбам остается чуть более 40% общей продукции (Лазарева, 2010).

Следовательно, потепление в значительной мере повлияло на качество среды обитания рыб и состояние их кормовой базы, а на некоторые виды, относящиеся к холодноводным (корюшка, ряпушка и налим), оказало прямое негативное воздействие, лимитируя их численность.

Поэтому дальнейшее развитие экосистемы Рыбинского водохранилища в значительной степени будет зависеть от определяющей тенденции в динамике температурного фактора. Похолодание, скорее всего, будет способствовать возвращению качественных и количественных показателей экосистемы водохранилища на уровень близкий к 1980-м гг. При этом должны численно восстановиться популяции налима и ряпушки. Велика вероятность возрождения популяция корюшки Рыбинского водохранилища. Основанием для подобного прогноза является то, что тюлька, проникшая в расположенное севернее Рыбинского водохранилища «сетковое» оз. Белое, не смогла натурализоваться в нем, тогда как сеток, пережив аномально теплые годы, в

настоящее время наращивает численность популяции (Коновалов, Борисов, 2014). Тем не менее к кардинальным положительным изменениям в состоянии рыбного населения водохранилища похолодание не приведет, поскольку в настоящее время основным лимитирующим фактором рыбопродуктивности остается чрезмерный нелегальный промысел.

Дальнейшее потепление с чередованием теплых и аномально теплых лет, напротив, приведет к усилению дестабилизации экосистемы водохранилища. Усложнит ситуацию и наступивший маловодный период. В условиях маловодья высокие температуры и связанное с этим интенсивное «цветение» воды будут способствовать возникновению летних и зимних заморов. Это приведет к дальнейшему снижению численности популяций холодноводных и оксифильных видов, вплоть до их полного исчезновения. Существующий чрезмерный нелегальный промысел только усугубит ситуацию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Асарин А.Е.* Опыт экологизации уровня режима водохранилищ (на примере Ивановского) // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль, 1998. С. 71–84.
- Аведиктова Т.М.* О темпе полового созревания и соотношении полов у азовской тарани // Труды ВНИРО. 1972. Т. LXXXIX. С. 227–244.
- Алеев Ю.Г.* Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.
- Александрова Е.Н., Кузнецов В.В.* Естественная гибридизация сиговых рыб // Природа. 1964. № 8. С. 103–105.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях / 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 431 с.
- Амосов В.А.* Форма тела как показатель условий жизни: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Л., 1962. 12 с.
- Андреева А.М.* Влияние температуры на оогенез синца Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1982 а. № 56. С. 34–37.
- Андреева А.М.* Оогенез синца Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1982 б. № 53. С. 26–31.
- Андряшева М.А.* Генетические аспекты разведения сиговых рыб. СПб.: ООО «Типография «Феникс», 2011. 640 с.
- Анохина Л.А.* Материалы по питанию синца в северной части Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. зап. 1960. Вып. VI. С. 29–59.
- Аристовская Г.В.* К вопросу о питании некоторых Волжско-Камских рыб // Тр. Тат. отд. ВНИОРХ. 1935. Вып. 2. С. 152–167.
- Арнольди И.Н.* Наблюдения над питанием рыб в некоторых водоемах Валдайской возвышенности // Изв. Никольского рыбзавода. 1902. Вып. 6. С. 59–70.
- Арнольди Л.В., Фортунатова К.Р.* О группировках литоральных рыб Черного моря по биологии питания // Зоол. журнал. 1937. Т. XI, вып. 4. С. 773–776.
- 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.
- Артамонова В.С., Махров А.А.* Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007 г., г. Москва. М., 2008. С. 381–403.
- Артамонова В.С., Хаймина О.В., Махров А.А., Широков В.А., Шульман Б.С., Щуров И.Л.* Эволюционные последствия вселения паразита (на примере атлантического лосося, *Salmo salar* L.) // ДАН. 2008. Т. 423, № 2. С. 275–278.
- Атлас пресноводных рыб России (под ред. Ю.С. Решетникова). М.: Наука, 2003 а. Т. 1. 379 с.
- Атлас пресноводных рыб России (под ред. Ю.С. Решетникова). М.: Наука, 2003 б. Т. 2. 253 с.
- Бабкина Н.Л.* Фенетический анализ выборок плотвы из удаленных плесов Рыбинского водохранилища в связи с проблемой выделения локальных попу-

- ляций // Микроэволюция пресноводных организмов. Рыбинск, 1990. С. 123–134.
- Баканов А.И., Кияшко В.И., Сметанин М.М., Стрельников А.Г.* Уровень развития кормовой базы и рост рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1987. Т. 27, вып. 1. С. 609–617.
- Баканов А.И., Митропольский В.И.* Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // *Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем*. М.: Наука, 1982. С. 211–228.
- Бакастов С.С.* Некоторые данные по донным температурам Рыбинского водохранилища в подледный период // *Биология водохр.* Бюлл. № 8–9. Л.: Наука, 1960. С. 62–66.
- Баникова А.А.* Молекулярная филогенетика и современная систематика млекопитающих // *Журнал общей биологии*. 2004. Т. 65, вып. 4. С. 278–305.
- Баранов И.В.* Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР // *Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*. 1961. Т. 50. С. 279–322.
- Барсуков В.В.* Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища // *Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР (Под ред. Б.С. Кузина)*. М.-Л.: Наука, 1959. Вып. 1 (4). С. 188–210.
- Беккер В.Э.* О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища // *Тр. биол. ст. «Борок»*. М.-Л.: Наука, 1958. Вып. 3. С. 341–348.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н.* Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // *Растительность волжских водохранилищ*. М.-Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
- Бенинг А.Л.* Материалы по гидробиологии р. Урал // *Тр. Казах фил. АН СССР*. 1938. Т. 2, № 11. С. 152–257.
- Берг Л.С.* Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т. 3. Ostariophysii. Вып. 1. СПб.: Изд. Имп. акад. Наук, 1912. С. 1–336.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР. Т. I. Л.: Изд-во ВНИОРХ, 1932. Т. II. Л.: Изд-во ВНИОРХ, 1933. 903 с.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М. Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 466 с.
- Берг Л.С.* Рыбы предельных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 929–1381.
- Благовидова Л.А., Световидова А.А.* Распределение промысловых рыб в северной части Рыбинского водохранилища // *Тр. Дарвинского гос. зап.* 1960. Вып. VI. С. 61–102.
- Богданов В.Д., Копориков А.Р.* Воспроизводство полупроходного налима р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М.* Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2004. 389 с.
- Болдина И.К.* Питание густеры волжских водохранилищ // *Тр. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР*. 1960. Вып. 3 (6). С. 158–170

- Болотова Н.Л.* Последствия инвазии дрейссены для трофических связей экосистемы Кубенского озера // Мат. Межд. конф. «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах». Борок, 2003. С. 10–11.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Реиетников Ю.С.* Сиговые рыбы Вологодской области // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: мат. V Всерос. совещания. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 24–28.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф.* Рыбное население Шекснинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 211–293.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н.* Гибридизация, видообразование и систематика животных // Тр. ЗИН РАН. 2013. Приложение № 2. С. 83–139.
- Буторин Н.В.* Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948–1960 гг.) // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР. Т. 5(8). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 303–321.
- Буторин Н.В.* Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 321 с.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С.* Температура воды и грунтов Рыбинского в-ща. Л.: Наука, 1982. 221 с.
- Васильевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Васильев Л.И.* Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». 1950 а. Вып. 1. С. 236–255.
- Васильев Л.И.* Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». 1950 б. Вып. 1. С. 256–275.
- Васильев Л.И.* О ряпушке Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюзного гидробиологического общества. 1952. Т. IV. С. 106–114.
- Васильев Л.И.* Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. станции «Борок». 1955. Вып. 2. С. 142–168.
- Васнецов В.В.* Особенности движения и деятельности плавников леща, воблы и сазана в связи с питанием // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 7–54.
- Васнецов В.В.* Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». 1950. Вып. 1. С. 203–205.
- Вершинин Н.В.* Эпифауна затопленной древесины и ее роль в формировании кормовых ресурсов рыб Братского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1966. 343 с.
- Викторов Л.В.* Краткая история изучения фауны, распространения и перспективы фаунистических исследований водных позвоночных Тверского края. Тверь: Твер. гос. ун-т, 1992. С. 28–56.
- Владимиров В.И.* Условия размножения рыб в нижнем Днепре и Каховское гидростроительство. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 147 с.

- Володин В.М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 2 (27). С. 26–30.
- Володин В.М. Развитие чехони *Pelecus cultratus* (L) Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1966. Вып. 10 (13). С. 3–9.
- Володин В.М. Размножение налима в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. канд. биол. наук. Ярославль, 1967. 24 с
- Володин В.М. О повторности нереста у пресноводных корюшек // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. М.-Рыбинск, 1974. С. 258–263.
- Володин В.М. Влияние условий нагула и зимовки на продолжительность реторбции икры и развитие очередной генерации овоцитов у леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 2(115). С. 359–362.
- Володин В.М. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 2. С. 246–252.
- Володин В.М. Плодовитость массовых видов рыб Рыбинского водохранилища. 5. Плодовитость уклей, щуки и чехони // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1982. № 56. С. 38–43.
- Володин В.М. Состояние воспроизводительной системы и плодовитость рыб в Северо-Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 101–122.
- Володин В.М. Динамика структуры популяции леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 67 (70). СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 233–251.
- Володин В.М., Гречанов И.Г. Влияние температуры на развитие половых желез и соотношение полов в потомстве одной пары производителей густеры *Blicca bjoerkna* (L.) (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 4. С. 639–647.
- Волошенко Б.Б. Естественные и искусственные гибриды сиговых рыб и результаты их использования в товарном рыбоводстве // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 195. С. 4–18.
- Волошенко Б.Б., Тесля А.Я., Головкина Г.А., Яковлев А.С. Некоторые данные о результатах искусственного скрещивания сиговых с кубенской нельмой // Тезисы докл. Второго Всесоюзн. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. (Октябрь 1981, Петрозаводск). Петрозаводск, 1981. С. 165–168.
- Гавлена Ф.К. Каспийский бычок-кругляк *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) – новый элемент ихтиофауны Средней Волги // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1970. № 6. С. 44–45.
- Гдовский П.А., Ружинская Н.Н. Оценка функционального развития обонятельной и зрительной систем рыб по активности ацетилхолинэстеразы // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 2. С. 305–314.
- Герасимов Ю.В. Динамика распределения рыб Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 46–58.
- Герасимов Ю.В. Трофические отношения рыб в зарослях макрофитов пресноводных водоемов // Актуальные вопросы изучения микро, мейо- зообентоса

- и фауны зарослей пресноводных водоемов: Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции. Россия. Борок. 2–7 октября, 2007. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 72–101.
- Герасимов Ю.В. Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов // *Вопр. ихтиологии*. 2012. № 1. С. 96–115.
- Герасимов Ю.В., Бражник С.Ю., Стрельников А.С. Динамика структурных показателей популяции леща *Abramis brama* (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2007 гг. // *Вопр. ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 4. С. 515–525.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Стрельников А.С. Динамика пелагических скоплений рыб и изменения в составе пищи окуневых на разных этапах формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // *Мат. XXVIII Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера*. Петрозаводск, 2009. С. 142–145.
- Герасимов Ю.В., Лапшин О.М. Особенности поведения лещей *Abramis brama* с различными генотипами по локусу пероксидазы в зоне действия активных орудий лова // *Поведение рыб: Мат. докл. Междунар. конф.* 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. М: Акваросс, 2005. С. 97–103.
- Герасимов Ю.В., Линник В.Д. Условия освоения рыбами индивидуальных нагульных участков // *Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов*. Л.: Наука, 1993. С. 211–258.
- Герасимов Ю.В., Новиков Д.А. Ихтиомасса и распределение рыб в Рыбинском водохранилище // *Экологические проблемы Верхней Волги*. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 194–202.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Направления реконструкции мелководных местообитаний рыб в равнинных водохранилищах для повышения их рыбопродуктивности // *Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах*. Ярославль, 1998. С. 84–100.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1999. 171 с.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Влияние урванного режима на урожайность фитофильных рыб Рыбинского водохранилища // *Водные ресурсы*. 2000. Т. 27, № 5. С. 554–559.
- Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Пищевое и оборонительное поведение рыб на экспериментальных субстратах различной сложности (этологический и генетический аспекты) // *Искусственные рифы для рыбного хозяйства: Сб. научн. тр.* М.: ВНИРО, 1990. С. 177–193.
- Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Различия в элементах оборонительного и социального поведения генотипированных по локусу пероксидазы групп сеголетков леща // *Тр. Всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб*. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1991. С. 160–168.
- Герасимов Ю.В., А.С. Стрельников, С.Ю. Бражник. Динамика и состояние запасов рыб Рыбинского водохранилища за период 1950–2010 гг. // *Вопр. ихтиологии*. 2013. Т. 53, № 4. С. 465–478.

- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. Динамика структурных показателей популяции судака Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 1. С. 57–68.
- Герман А. В. Плодовитость леща *Abramis brama* Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2011–2012 гг. // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2013. № 4. С. 25–29.
- Гинзбург Я.И. О воспроизводстве фитофильных рыб в Цимлянском водохранилище // Научно-техн. бюлл. Всесоюз. НИИ озern. и речн. рыбн. хоз. 1956. № 3–4.
- Гомельский Б.И., Фетисов А.Н. Соотношение полов на разных стадиях онтогенеза меченосца *Xiphophorus helleri* (Heckel) (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) в связи с передифференцировкой пола // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 4(105). С. 639–647.
- Гончаров А.И. Особенности роста разных поколений в двух локальных стадах рыбинского леща // Внутривидовая изменчивость питания и роста рыб: Труды ИБВВ АН СССР. Выпуск 47 (50). Ярославль, 1981. С. 96–115.
- Гордеев Н.А. Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Волга – 1. Тез. докл. Куйбышев: Куйбышев. кн. изд-во, 1971. С. 244–254.
- Гордеев Н.А., Пермитин И.Е. О динамике видового состава и численности рыб на типичных биотопах Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1968. Вып. 16(19). С. 108–124.
- Грандильевская-Дексбах Н.М. Основные черты донной фауны и питания рыб Камского водохранилища (1955–59 гг.) // Тр. Урал. отделения ГосНИОРХ. 1961. Т. 5. С. 131–175.
- Громов В.В. Гидрофауна затопленной древесины Сылвинского залива Камского водохранилища // Зоол. журнал. 1961. Т. 40, вып. 3. С. 309–317.
- Громов В.В., Пономарева Н. М. Эпифауна затопленной древесины Иньвенского залива Камского водохранилища и ее значение в кормовой базе рыб // Известия Естествен. научн. ин-та при Пермском госуниверситете. 1963. Т. XIV, вып. 6. С. 133–149.
- Гуляева А.М. Материалы по биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) Онежского озера // Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ. Изд-во министерства рыбной пром-ти. 1951. Т. 3. С. 150–168.
- Гусев А.Г. Загрязнение рыбопромысловых водоемов лесосплавом // Вестн. Ленинград. универ. 1950. № 8. С. 216–221.
- Гусев А.Г. Влияние лесосплава на условия обитания рыб и их кормовых объектов. Петрозаводск: Карело-Финский ун-т, 1953. 280 с.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Жадин В.И., Данильченко Г.П. Донная фауна и рыбы Углицкого водохранилища // Тр. Зоолог. инст. АН СССР. 1941. Т. VII, вып. 1. С. 129–147.
- Жарикова Т.И. К использованию паразитов рода *Dactylogyrus* (Monogenea) для выявления экорморф плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) в Рыбинском водохранилище // Зоол. журнал. 1999. Т. 78, № 11. С. 1356–1359.
- Житенева Т.С. О питании рыбы в затопленных лесах // Рыбоводство и рыболовство. 1963. № 4. С. 17–18.

- Жохов А.Е. Изучение перехода карповых рыб на питание моллюском *Dreissena polymorpha* в Рыбинском водохранилище и с использованием паразита *Aspidogaster limacoides* // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41, № 5. С. 651–655.
- Жохов А.Е., Касьянов А.Н. О возможности использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* (L) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 5. С. 657–661.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н., Молодожникова Н.М., Мироновский А.Н. Гельминтофауна ерша *Gymnocephalus cernuus* L. (Perciformes, Percidae) Рыбинского водохранилища: восстановление после депрессии численности хозяина // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 5. С. 702–707.
- Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1965. С. 137–147.
- Задульская Е.С. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. Вып. 6. Вологда: Вологодское книжное изд-во, 1960. С. 345–405.
- Законнов В.В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1981. № 51. С. 68–72.
- Законнов В.В. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневолжских водохранилищ // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 3. С. 362–371.
- Законов В.В. Гидрологический и гидрохимический режим водохранилищ Верхней Волги. Грунты // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 21–25.
- Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок» им. Н.А. Морозова. Вып. 2. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1955. С. 200–265.
- Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Биол. ст. «Борок». Вып. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 200–265.
- Захарова Л.К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. Биол. ст. «Борок». Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 304–320.
- Зверева О.С. Фауна сплавных бревен и бентос лесосплавного участка реки // Доклады АН СССР. 1947. Т. 6, № 6. С. 14–26.
- Зиминова Н.А., Курдин В.П. Баланс взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище // Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972. С. 199–210.
- Зеленецкий Н.М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале: Автореф. канд. дисс... Борок: ИБВВ РАН, 1992. 24 с.
- Зеленецкий Н.М. Краткие данные по сому (*Silurus glanis*, L.) Рыбинского водохранилища // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания разнообразия. Мат. Всероссийской конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 290–293.

- Зеленецкий Н.М. О необходимости изменения режима нерестилищ сома в районе центрального мыса Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития. Ярославль: ИПК «Индиго», 2011. С. 46–50.
- Зеленецкий Н.М., Изюмов Ю.Г. Предварительные данные по наследованию поперечно-полосатой пигментации тела у обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутр. вод. 1994. Вып. 96. С. 54–58.
- Зиминова В.А., Курдин В.П. Формирование рельефа и грунтов мелководий Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 16(19). 1968. С. 57–71.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2008. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Зуянова О.В., Решетников Ю.С., Болотова Н.Л., Зуянов Е.А. Ряпушка озер Белое и Воже (Вологодская область) // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Мат. Пятого Всерос. совещания. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 62–64.
- Иванова М.Н. О поведении хищных рыб во время нагула // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 4 (57). С. 711–715.
- Иванова М.Н. Экологическая изменчивость пресноводных корюшек при расширении ареала // Мат. к II Всес. совещанию «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1976. С. 58–60.
- Иванова М.Н. О питании рыбой пресноводных корюшек // Зоол. журнал. 1978. Т. 42, вып. 7. С. 1033–1039.
- Иванова М.Н. О питании щуки Рыбинского водохранилища // Тр. VI совещ. по проблемам биолог. внутр. вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 311–316.
- Иванова М.Н. О питании чехони Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. Л.: Наука, 1961. № 10. С. 38–41.
- Иванова М.Н. О возрастных и локальных изменениях состава пищи щук в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 10 (13). М.-Л.: Наука, 1966. С. 111–118.
- Иванова М.Н. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты хищных рыб в Рыбинском водохранилище // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука, 1968. С. 180–198.
- Иванова М.Н. О поведении хищных рыб во время нагула // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 4 (57). С. 711–715.
- Иванова М.Н. Соотношение кормовых объектов в пище щуки и судака, и интенсивность их нагула // Биология внутр. вод. Л.: Наука, 1977. № 34. С. 47–51.
- Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек // (отв. ред. А.В. Монаков). Рыбинск. 1982. 145 с.
- Иванова М.Н., Касьянов А.Н. О находке бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) (сем. Gobiidae) в пище налима *Lota lota* (L.) Рыбинского водохранилища // Биол. внутренних вод. 2011. № 3. С. 88 – 91.
- Иванова М.Н., Лапкин В.В. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биология внутренних вод. Информ. биол. Л.: Наука, 1982. № 55. С. 37–41.

- Иванова М.Н., Пермитин И.Е., Половкова С.Н. Структурные особенности и численность популяций сетка Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 3(56). С. 415–422.
- Иванова М.Н., Половкова С.Н. Типы нерестилищ и экология нереста сетка в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 4(75). С. 684–692.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. Число позвонков и некоторые биологические показатели молоди щуки *Esox lucius* // Вопр. ихтиологии. 2000. Вып. 40, № 5. С. 606–613.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. Изменчивость числа позвонков, длины и массы тела сеголеток щуки *Esox lucius* в зависимости от условий обитания родителей // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 4. С. 503–511.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. Влияние температурного режима на особенности распределения и роста щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище // Мат. Междунар. конф. «Поведение рыб». Борок. М.: Изд-во Акварос, 2005. С. 185–189.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н., Литвинов А.С. О питании берша (*Sander volgensis*) в Рыбинском водохранилище // Вопр. рыболовства. 2013. Т. 14, № 1 (53). С. 53–59.
- Илев В.С. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. 1950. Т. 2. С. 79–102.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Изымов Ю.Г. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Информ. бюлл. Биол. внутр. вод. 1981. № 50. С. 65–68.
- Изымов Ю.Г. Популяционная структура леща *Abramis brama* (L.) волжских водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 227–242.
- Изымов Ю.Г. Теория локальных стад и популяционная структура леща Рыбинского водохранилища // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль, 1998. С. 100–108.
- Изымов Ю.Г., Касьянов А.Н. Внутривидовая структура и морфологическая изменчивость савало *Prochilodus lineatus* (Characoidei, Curimatidae) бассейна р. Пилькомайо (Южная Америка) // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 4. С. 457–466.
- Изымов Ю.Г., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 222–233.
- Изымов Ю.Г., Кожара А.В. Внутривидовая изменчивость и эволюция леща *Abramis brama* (L.) // Микроэволюция пресноводных организмов: Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 58 (61). Рыбинск, 1990. С. 10–63
- Ильин Б.С. Бычки (Gobiidae) по материалам экспедиции Академии наук СССР в Мертвый Култук и Кайдак // Тр. Комисс. по компл. изуч. Касп. моря (Касп.) и Совета по изучению произв. сил (СОПС). 1938. Вып. 2. С. 111–131.
- Ильина Л.К. Влияние высоты уровня на нерест рыб в Рыбинском водохранилище в 1960 г. // Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР. 1962. № 13. С. 26–30.

- Ильина Л.К.* Выедание икры фитофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища // Биология рыб Волжских водохранилищ. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. М.-Л., 1966. Вып. 10(13). С. 46–50.
- Ильина Л.К.* Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968 а. 202 с.
- Ильина Л.К.* Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. 1968 б. Вып. 16(19). С. 182–201.
- Ильина Л. К.* О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 1(60). С. 170–174.
- Ильина Л.К.* Список видов рыб Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 36–48.
- Ильина Л.К.* Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. 136 с.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А.* Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 3. С. 403–410.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А.* Уровненный режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3(74). С. 411–421.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А.* Значение уровня режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Водные ресурсы. 1980. № 2. С. 123–136.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А., Стрижникова Л.Н.* Роль притоков Рыбинского водохранилища в размножении фитофильных рыб и особенности нерестилищ в маловодные годы // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Тр. ИБВВ АН СССР. 1978. Вып 39(42). С. 124–135.
- Ильина Л.К., Поддубный А.Г.* О некоторых закономерностях динамики стад промысловых рыб в рыбинском водохранилище // Совещ. по динамике численности рыб: Труды совещ. ихтиологической комиссии АН СССР (под ред. Е.Н. Павловского). М.: Изд. АН СССР. 1961. Вып. 13. С. 374–380.
- Ильина Л.К., Поддубный А.Г.* Режим уровней Верхне-Волжского водохранилища и его регулирование в интересах рыбного хозяйства // Рыбное хозяйство. М.: Изд. АН СССР, 1963. С. 47–56.
- Ильмаст Н.В., Хренников В.В.* Сиговые рыбы озера Пюхьяярви и изменения рыбного населения под воздействием интродукции новых видов // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 6. С. 763–767.
- Иоффе Ц.И.* Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования // Известия ВНИОРХ. Вып. 34. 1954. С. 78–114.
- Исаев А.И., Карпова Е.И.* Рыбное хозяйство водохранилищ: Справочник. М., 1989. 304 с.
- Исаков Ю.А.* Изучение рыбного населения северной части Рыбинского водохранилища и его кормовой базы // Тр. Дарвинского гос. зап. Вып. VI. 1960. С. 7–11.

- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянова Н.В. Линейный рост плотвы *Rutilus rutilus* (L) в водоемах России и сопредельных стран // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, вып. 6. С. 772–781.
- Касьянов А.Н. Морфологические изменения черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840 после заселения Верхне- и Средне-волжских водохранилищ // Мат. Росс.-Амер. симп. по инвазионным видам. 2003. С. 247–258.
- Касьянов А.Н. Изучение некоторых меристических признаков у черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae), вселившейся в волжские водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49, № 5. С. 661–668.
- Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 4. С. 595–599.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов Волжского бассейна // Зоол. журнал. 1982. Т. 61, вып. 12. С. 1826–1836.
- Карабанов Д.П. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Изд-во «Научная книга», 2013. 179 с.
- Кашин С.М., Малинин Л.К., Орловский Г.Н., Поддубный А.Г. Поведение некоторых рыб во время охоты // Зоол. журнал. 1977. Т. 54, вып.9. С. 1328–1339.
- Киртичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1979. 520 с.
- Кияшко В.И. Суточный ритм питания и рацион ерша Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1978. № 38. С. 75–78.
- Кияшко В.И. Особенности роста ерша в рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1980. № 46. С. 31–33.
- Кияшко В.И. Суточные ритмы питания ерша (*Acerina cernua* L.) Рыбинского водохранилища // Внутривидовая изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981. С. 64–71.
- Кияшко В.И. Экологические и трофические связи ерша *Acerina cernua* L. Рыбинского водохранилища: Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1982. 24 с.
- Кияшко В.И. Трофэкологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, № 6. С. 811–820.
- Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52, № 5. С. 571–580.
- Кияшко В.И., Степанов М.В. Изменения в трофических цепях Рыбинского водохранилища, вызванные вселением черноморско-каспийской тюльки // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Матер. Междунар. конф. Борок, 2003. С. 54–55.

- Клевакин А.А., Минин А.Е., Блинов Ю.В. Аннотированный каталог рыб водоемов Нижегородской области. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского гос. ун-та, 2003. 36 с.
- Ключарева О.А. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвиновского гос. зап. (Под ред. Е.В. Борущкого и Ю.А. Исакова). 1960. Вып. VI. С. 159–251.
- Ковалев П.М. Об условиях естественного воспроизводства судака *Lucioperca lucioperca* (L.), окуня *Perca fluviatilis* (L.) и ерша *Acerina cernua* (L.) оз. Ильмень // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6(83). С. 1122–1124.
- Кодухова Ю.В. Морфологические и экологические особенности гибридов первого поколения леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae: Leuciscinae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2008. 24 с.
- Кодухова Ю.В. Влияние температуры и уровня воды в период нереста на видовой состав молоди карповых рыб на нерестилищах Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. 2013. № 4. С. 52–56.
- Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В. Закономерности наследования морфологических признаков у гибридов первого поколения леща *Abramis brama* L. и плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cyprinidae) // Биол. внутр. вод. 2007. № 4. С. 70–75.
- Комова Н.И. Некоторые данные о росте, абсолютной плодовитости и морфологии плотвы Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних вод: Мат. докл. II Всерос. конф. с междунар. участием. 6–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. М.: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. Т. 1. С. 290–294
- Конобеева В.К. О группировках молоди рыб в Рыбинском водохранилище // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. С. 193–206.
- Конобеева В.К., Конобеев А.Г., Поддубный А.Г. О механизме образования скоплений молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в открытой части водохранилищ озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища) // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 2 (121). С. 258–271.
- Коновалов А.Ф., Болотова Н.Л. Жилые формы ряпушки на Европейском Севере России // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Ч. 2. Мат. Междунар. конф. Апатиты, 2004. С. 59–61.
- Коновалов А.Ф., Болотова Н.Л. Морфологические особенности гибридных популяций ряпушки в водоемах на водоразделе Белого, Каспийского и Балтийского морей // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2014. № 1. С. 7–17.
- Коновалов А.Ф., Борисов М.Я. Проблема сокращения запасов основных промысловых видов рыб Белого озера // Современное состояние биоресурсов внутренних вод: Мат. докл. II Всерос. конф. с междунар. участием. 6–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. М.: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. Т. 1. С. 295–298.
- Константинов А.С. Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1969. С. 5–13.
- Константинов К.Г., Невинский М.М. Соотношение полов у атлантической трески // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 4(57). С. 758–759.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.

- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Масленникова Т.С., Стройнов Я.В.* Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // ДАН. 2012. Т. 442, № 1. С. 133–135.
- Коралева И.М., Терентьев П.М., Кацулин Н.А.* Популяционные характеристики европейской ряпушки в водоемах Мурманской области // Современное состояние биоресурсов внутренних вод: Мат. докл. II Всерос. конф. с междунар. участием. 6–9 ноября 2014 г. М.: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. С. 305–314.
- Костарева Н.П.* Заселение древесной растительности гидробионтами в Пермском водохранилище // Изв. Естественно-научн. инст. при Пермск. унив. 1959. Т. 14, вып. 3. С. 97–108.
- Крикунцов Е.А.* Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 3. С. 301–329.
- Крыжановский С.Г.* О значении размеров поверхности желточного мешка яиц костистых рыб для органогенеза // Зоол. журнал. 1940. Т. 19, вып. 3. С. 456–470.
- Кудерский Л.А.* Аклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2, № 1(5). С. 6–85.
- Кудерский Л.А., Федорова Г.В.* Снижение запасов снетка в больших водоемах Северо-Запада Европейской части СССР в 1973–1975 гг. // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1977. № 20. С. 3–8.
- Кулемин А.А.* Промысловая ихтиофауна бассейна р. Волга в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Ярослав. пед. ин-та. 1944. Вып. 2. С. 64–100.
- Куражковский Л.Н.* О затопленных лесах Рыбинского водохранилища. Изд. Моск. общ. испыт. прир. 1953. Ч. 1.
- Курдин В.П.* Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидрологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Изд-во Ярославск. политехн. ин-та, 1976. С. 23–41.
- Курдина Т.Н., Буторин Н.В.* Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 92–107.
- Кучин И.В.* Рыболовство на Белоозере, Чарондском и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов: Отчет Новгород. губ. земству. СПб., 1902. 176 с.
- Лазарева В.И.* Сукцессия экосистемы рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 162–177.
- Лазарева В.И.* Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изд-й КМК, 2010. 181 с.
- Лазарева В.И., Копылов А.И.* Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи совр. биологии. 2011. Т. 131, № 3. С. 300–310.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.* Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. 2001. № 4. С. 62–73.

- Лазарева В.И., Минеева Н.М. Жданова С.М.* Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экол. журнал. 2012. № 4. С. 399–412.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А.* Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи совр. биологии. 2013. № 6. С. 564–574.
- Ланге О.Н.* Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии // Морфоэкологический анализ развития рыб. М.: Наука, 1967. С. 163–177.
- Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н.* О некоторых особенностях влияния одних и тех же факторов среды (высоты паводка и весеннего температурного режима) на молодь рыб различных экологических групп // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6 (83). С. 1074–1083.
- Латин Ю.Е.* Снеток Рыбинского водохранилища: Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук, М., 1955. 185 с.
- Латина Н.Н.* Закономерности сезонной динамики физиолого-биохимических показателей некоторых карповых рыб: Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1979. 22 с.
- Линник В.Д., Герасимов Ю.В.* Перемещение леща в прибрежье водохранилища // Биотелеметрия рыб. (Методическое руководство). М., 1993 а. С. 56–57.
- Линник В.Д., Герасимов Ю.В.* Перемещение леща в открытой части водохранилища // Биотелеметрия рыб. (Методическое руководство). М., 1993 б. С. 58–60.
- Литвинов А.С., Десяткин В.Г., Роцушко В.Ф., Шихова Н.М.* Многолетние изменения характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 190–199.
- Литвинов А.С., Законнова А.В.* Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. Т. 1. 101 с.
- Литвинов А.С., Законнова А.В.* Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 91–96.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В., Кучай Л.А., Соколова Е.Н.* Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Мат. докл. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 2012. С. 167–169.
- Литвинов А.С., Роцушко В.Ф.* Многолетние и сезонные колебания уровня Рыбинского водохранилища и их роль в функционировании его экосистемы // Водные ресурсы. 2007. Т. 34, № 1. С. 1–8.
- Литвинов А.С., Роцушко В.Ф.* Многолетние изменения гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Метеорология и гидрология. 2010. № 7. С. 65–75.
- Лукаш Б.С.* Рыбы нижнего течения реки Вятки // Тр. Вятского НИИ краеведения. 1933. Т. 6. С. 5–110.

- Луферов В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биол. аспекты изуч. водохр. (под ред. Б.С. Кузина). Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. М.-Л.: Наука, 1963. Вып. 6 (9). С. 123–130.
- Лягина Т.Н. Морфо-экологические особенности плотвы при разной обеспеченности пищей: Автореф. дисс... канд. биол. наук. М.: Изд. МГУ, 1976. 24 с.
- Ляхов С.М. Многолетние изменения биомассы бентоса в Куйбышевском водохранилище // Гидробиол. журнал 1974. Т. 10, № 4. С. 21–23.
- Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища: Автореф. дисс... канд. биол. наук. СПб., 1995. 24 с.
- Ляшенко Г.Ф. Уклея (*Alburnus alburnus* L.) Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 75–79.
- Малинин Л.К., Герасимов Ю.В., Линник В.Д., Саранчев С.И. Особенности нагульных перемещений леща в водоемах различного типа // Механизмы поведения. Мат. Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 1. С. 208–210.
- Малинин Л.К., Кияшко В.И., Линник В.Д. Экологическая дифференциация нагульных скоплений леща // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С. 23–37.
- Медведев Д.А. Молекулярная филогения и анализ таксономических отношений бычковых рыб (Gobiidae) Черноморско-Каспийского бассейна: Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. М., 2013. 26 с.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы – *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из водоемов СССР // Зоол. журнал. 1987. Т. 66, вып. 3. С. 393–401.
- Митропольский В.И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Мат. по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 68–75.
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971–1973 гг. // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1978. № 38. С. 38–43.
- Монастырский Г.Н. Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО. 1952. Т. 21. С. 3–162.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.-Л.: Наука, 1965. С. 3–11.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища) // Зоол. журнал. 1955. Т. 34, вып. 5. С. 120–125.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок» им. Н.А. Морозова (АН СССР). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 7–19.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 98–102.
- Москалькова К.И. Экологические и морфо-физиологические предпосылки к расширению ареала у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в условиях

- антропогенного загрязнения водоемов // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 5. С. 615–621.
- Москалькова К.И., Рубан Г.И. Особенности воспроизводства бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) в естественном ареале и за его пределами // Успехи совр. биологии. 2011. Т. 131, № 2. С. 214–219.
- Нуен Вьет. Биологические показатели леща *Abramis brama* L. северной части Рыбинского водохранилища, связанные с динамикой численности // Тр. Дарвиновского гос. зап. 1975. Вып. XIV. С. 225–267.
- Нестеренко Н.В. Опыт гибридизации уральского рипуса с чудским сигом в прудовых условиях // Известия ВНИОРХ. 1957. Т. XXXIX. С. 41–59.
- Никаноров Ю.И. Ивановское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 102. С. 5–25.
- Никаноров Ю.И. Влияние сбросных вод тепловых электростанций на ихтиофауну и рыбное хозяйство водоемов-охладителей // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 135–156.
- Никаноров Ю.И., Баранова В.В. Рыбное хозяйство водохранилищ бассейна Верхней Волги // Науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 294. С. 124–143.
- Никольский Г.В. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяции и свойства особей облавливаемого стада промысловой рыбы // Совещ. по динамике численности рыб. Труды совещ. ихтиологической комиссии АН СССР (под. ред. Е.Н. Павловского). М.: Изд. АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 21–33.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1980. 182 с.
- Николюкин Н.И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов: Саратовское областное государственное издательство, 1952. 312 с.
- Носков А.С. Ряпушка Рыбинского водохранилища: Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 1956. 11 с.
- Овчинников И. Ф. Краткий очерк Рыбинского водохранилища // Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 105–138.
- Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски / Богущая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. СПб.-М.: Тов-во научн. изд-й КМК, 2013. 543 с.
- Осинов В.В., Кияшко В.И. Особенности воспроизводства тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes, Clupeoidei) при вселении в пресноводные водоемы // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 4. С. 574–576.
- Остроумов А.А. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». 1955. Вып. 2. С. 166–183.
- Остроумов А.А. Ихтиологические исследования верхневолжских водохранилищ // Тез. докл. совещ. по биол. пробл. новых водоемов АН СССР, 2–5 февраля. Горький, 1957. С. 113.
- Остроумов А.А. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР. (Под. ред. Б.С. Кузина). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 1 (4). С. 211–234.

- Остроумов А.А.* О динамике численности основных рыб верхневолжских водохранилищ // Тр. совещаний ихтиологической комиссии АН СССР. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1961. Вып. 11. С. 206–213.
- Остроумов Н.А.* Значение лесосплава в рыбном хозяйстве северных рек // Докл. АН СССР. 1947. Т. 56, № 1. С. 87–89.
- Остроумов Н.А.* Об особенностях питания бентосоядных рыб в некоторых водоемах Севера // Тр. проблемн. и темат. совещ. при Зоол. инст. АН СССР. 1951. Вып. 1.
- Остроумова В.И.* Динамика популяции и современное состояние запасов налима в Горьковском водохранилище // Биология рыб волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966. С. 192–195.
- Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В.* Внутривидовые особенности поведения и распределения окуня *Perca fluviatilis* Рыбинского водохранилища // Поведение рыб: Мат. докл. Междунар. конф. Борок, Россия. М: АКВАРОС, 2005. С. 415–420.
- Папченков В.Г.* Динамика зарастания Рыбинского водохранилища. Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития // Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития. Мат. науч.-практич. конф. Ярославль: ИПК «Индиго», 2011. С. 90–100.
- Папченков В.Г.* Динамика зарастания водохранилищ Волги // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. мат. докл. участников Всерос. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 214–217.
- Пермитин И.Е.* Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1959. № 2 (5). С. 148–158.
- Пермитин И.Е.* Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1968. Вып. 16(19). С. 202–249.
- Пермитин И.Е., Половков В.В.* Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. С. 78–106.
- Перова С.Н.* Современное состояние кормовой базы бентосоядных рыб глубоководной зоны Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль: ЯрГУ, 1999. С. 140–146.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х.* Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 52–61.
- Персональная Н.С.* Наблюдения над биологией размножения некоторых рыб в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. (под ред. Е.В. Боруцкого). Вологда: Вологодское книжное изд-во, 1960. Вып. IV. С. 407–423.
- Поддубная Т.Л.* Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953–1955 гг. // Тр. биол. ст. «Борок». 1958. № 3. С. 195–213.

- Поддубная Т.Л.* Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–140.
- Поддубный А.Г.* Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». М.-Л.: Наука, 1958 а. Вып. 3. С. 349–363.
- Поддубный А.Г.* Условия размножения чехони в Рыбинском водохранилище // Зоол. журнал. 1958 б. Т. 37, вып. 11. С. 1701–1709.
- Поддубный А.Г.* Некоторые особенности распределения рыбинского леща в нагульный период // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1959. № 5. С. 32–36.
- Поддубный А.Г.* О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища // Бюлл. Института биологии водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1960. № 6. С. 40–42.
- Поддубный А.Г.* О значении затопленных лесов для рыбного населения водохранилищ // Биол. аспекты изуч. водохр. (под ред. Б.С. Кузина). Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. М.-Л.: Наука, 1963 а. Вып. 6 (9). С. 184–194.
- Поддубный А.Г.* О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1963 б. С. 184–194.
- Поддубный А.Г.* Об адаптивном ответе популяций плотвы на изменение условий обитания // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1966. Вып. 10 (13). С. 131–138.
- Поддубный А.Г.* Экологическая топография популяции рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 312 с.
- Поддубный А.Г.* Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования водохранилищ // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. № 5. С. 729–743.
- Поддубный А.Г., Галат Д.Л.* Местообитания рыб Верхней Волги: эффект регулирования // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль, 1998. С. 34–55.
- Поддубный А.Г., Гордеев Н.А.* Оценка общей численности промыслового запаса синца в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1968. Вып. 16(19). С. 125–134.
- Поддубный А.Г., Гордеев Н.А., Пермитин И.Е.* Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды // Тр. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. 1968. Вып. 16(19). С. 202–249.
- Поддубный А.Г., Ильина Л.К.* Основные результаты ихтиологических исследований на водохранилищах Верхней и Средней Волги // Биологические процессы во внутренних водоемах. М.-Л., 1965. С. 19–38
- Поддубный А.Г., Лапцкий И.И., Володин А.М., Конобеева В.К.* Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 204–227.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К.* Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Стрельников А.С.* Роль гидроакустических методов в объективизации оценки численности рыб во внутренних водое-

- мах // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера. Петрозаводск, 1981. С. 61–63.
- Поддубный А.Г., Сахарова В.А.* О результатах акклиматизации и условиях размножения сига в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1961. № 10. С. 42–45.
- Поддубный А.Г., Фортунатов М.А.* Проблема рыбохозяйственного использования водохранилищ разных географических зон // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1. Вып. 4. С. 599–611.
- Половкова С.Н.* Питание снетка и синца на различных биотопах Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1968. Вып. 16(19). С. 147–165.
- 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., Пермитин И.Е.* Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов // Тр. ИБВВ АН СССР. Внутр. рипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981. Вып. 47(50). С. 3–36.
- Половкова С.Н., Халько В.В.* О питании сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1981. № 49. С. 39–43.
- Пономаренко И.Я.* Доля половозрелых особей и соотношение полов в разных возрастных и размерных группах лодотено-баренцевоморской трески в 60–70-е годы // Экол. биол. рыб Сев. бассейна и их промысл. использ. Мурманск, 1984. С. 70–84.
- Пономаренко В.В., Лопатина Н.Г., Маршин В.Г., Никитина И.А., Смирнова Г.Л., Чеснокова Е.Г.* О реализации генетической информации, детерминирующей деятельность нервной системы и поведение животных различных филогенетических уровней // Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, 1975. С. 195–218.
- Попова О.А.* Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С. 102–152.
- Пряничникова Е.Г., Тютин А.В., Щербина Г.Х.* Сравнительный анализ структуры сообществ двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в условиях верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 57–64.
- Пузанов П.И.* Звери, птицы, гады и рыбы Горьковской области. Горьковск. обл. изд-во, 1942. 454 с.
- Пырина И.Л.* Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 36–44.
- Пьянов А.И.* Распределение леща *Abramis brama* L. в водохранилище руслового типа (на примере Воткинского водохранилища): Автореф. дисс. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН, 1992. 22 с.
- Распопов И.М., Воронцов Ф.Ф., Слепухина Т.Д.* и др. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Под ред. И.М. Распопова. АН СССР, Ин-т озераведения. Л.: Наука, 1990. 111 с.

- Ревнивых А.И.* К вопросу о питании осетровых и лососевых рыб в бассейне р. Иртыша // Тр. Биол. НИИ при Пермском гос. университете. Пермь, 1937. С. 261–281.
- Решетников Ю.С.* Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 77–85.
- Решетников Ю.С., Богданов В.Д.* Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51, № 4. С. 502–525.
- Решетников Ю.С., Богуцкая Н.Г., Васильева Е.Д., Дорофеева Е.А., Насека А.М., Попова О.А., Савваитова К.А., Сиделева В.Г., Соколов Л.И.* Список рыбообразных и рыб пресных вод России // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. Вып. 6. С. 723–771.
- Решетников Ю.С., Шатуновский М.И.* Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: Наука, 1997. 158 с.
- Ривьер И.К.* Изменение биопродуктивности различных акваторий озеровидного водохранилища в периоды становления, естественного эволюционирования и усиления антропогенного воздействия // Водные ресурсы. 1998. Т. 25, № 5. С. 589–597.
- Ривьер И.К., Баканов А.И.* Кормовая база водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 100–132.
- Романова Г.П.* Питание судака Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 307–326.
- Романова Г.П.* Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 273–303.
- Рохмистров В.Л., Наумов С.С.* Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья // Географические аспекты рационального природопользования в Верхневожском Нечерноземье. Ярославль: ЯГПИ, 1984. С. 53–64.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Рыбопромысловый атлас Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1963. 72 с.
- Рябченков И.П.* Рыболовство на Рыбинском водохранилище // Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 11. С. 214–215.
- Семенов Д.Ю.* Данные по морфометрии и биологии бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) Куйбышевского водохранилища // Поволжский экол. журнал. 2011. № 2. С. 237–242.
- Световидова А.А.* Некоторые биологические данные о рыбах северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. 1960. Вып. VI. С. 29–59.
- Световидова А.А.* Некоторые биологические данные о рыбах северной части Рыбинского водохранилища по материалам 1966–1967 гг. // Тр. Дарвинского гос. зап. 1975. Вып. XIV. С. 161–195.
- Свирская А.Н., Иванова М.Н.* Использование особенностей структуры осевого скелета щуки *Esox lucius* при изучении ее распределения в Рыбинском водохранилище // Мат. Междунар. конф. «Поведение рыб». Борок. М.: Изд-во Акварос, 2010. С. 366–370.

- Себенцов Б.М., Биск Д.И., Мейснер К.В. Режим и рыбы Иваньковского водохранилища и первые два года его существования // Тр. Воронежск. отд. Всер. Н.-и. и ист. пруд, рыбц, хоз. 1940. Т. III, вып. 2. С. 9–95.
- Сергеев Р.С. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1959. Вып. 1 (4). С. 235–258.
- Скулачев В.П. Эволюция, митохондрии и кислород // Соросовский образовательный журнал. 1999. № 9. С. 4–10.
- Слынько Ю.В. Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб СССР. II. Пероксидаза (ПО, К.Ф. 1.11.1.7) // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1992. № 92. С. 69–77.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2007. № 1. С. 36–40 (www.sevin.).
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. № 1. 2008. С. 45–49.
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А., Гуровский А.Н. Филогеография и происхождение пресноводных популяций трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) Понто-Каспийского бассейна // Генетика. 2013. Т. 49. № 11. С. 1311–1321.
- Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. ИБВВ РАН. Ярославль, 1997. 232 с.
- Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А. и др. Ихтиофауна реки Москвы в черте г. Москвы и некоторые данные о ее состоянии // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 5. С. 634–641.
- Соколова Н.Ю. К фауне обрастаний водохранилищ и водотоков // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 589–596.
- Степанов М.В. Морфо-биологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2011. 23 с.
- Степанов М.В., Кияшко В.И. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordman)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2008. № 4. С. 86–89.
- Столбунов И.А. Морфологическая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2005 а. № 4. С. 67–71.
- Столбунов И.А. Внутрипопуляционный полиморфизм плотвы *Rutilus rutilus* // Вестник Днепропетровского университета. Биология. Экология. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. 2005 б. Вып. 14. Т. 2. С. 183–188.
- Столбунов И.А. Пространственная сегрегация плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища // Поведение рыб: Мат. докл. Междунар. конф. Борок, Россия. М.: АКВАРОС, 2005 в. С. 483–489.
- Столбунов И.А. Особенности распределения молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2007. № 4. С. 38–44.

- Столбунов И.А., Герасимов Ю.В. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniiformes) в различных условиях развития // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 2. С. 255–265.
- Столбунов И.А., Малин М.И., Карабанов Д.П. Находка бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2013. № 4. С. 94–96.
- Столбунов И.А., Столбунова В.Н. Видовой состав молоди рыб и характеристика зоопланктона некоторых озер и рек Чагодощенского района Вологодской области // Современные проблемы биологии, экологии и химии. Ярославль, 2003. С. 81–84.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1976. С. 170–212.
- Стрельников А.С. Состояние популяции судака *Stizostedion lucioperca* (L.) Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1997. С. 117–131.
- Стрельников А.С., Володин В.М., Сметанин М.М. Формирование ихтиофауны и структуры популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ (Под ред. Н.В. Буторина). М.: Наука, 1984. С. 161–204.
- Стрельников А.С., Касьянова Н.В., Комова Н.И. Рост и динамика численности синца *Abramis ballerus* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 1. С. 39–44.
- Стрельникова А.П., Столбунов И.А. Распределение и плотность молоди рыб на мелководьях Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд. ЯГТУ, 2001. С. 171–179.
- Суетов С.В. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение VII // Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами. Тр. лимнол. станции в Косине. М., 1939. № 22. С. 241–249.
- Сухойван П.Г. Эффективность летней сработки уровня равнинных водохранилищ для рыбного хозяйства // Рыбное хозяйство. 1975. № 11. С. 27–29.
- Танасийчук В.С., Танасийчук Л.Н. Адаптивные возможности леща // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1979. Вып. 141. С. 100–118.
- Тачалов С.Н. Динамика изменения площадей затопленной древесной растительности и торфяных славин на Рыбинском водохранилище // Сб. работ Рыбинской гидромет. обсерв. Вып. 2 (под ред. Ф.И. Белых). Л.: Гидрометиздат, 1965. С. 115–122.
- Тряпичина Л.Н. Экология красноперки и густеры дельты Волги в условиях зарегулированного стока. М.: Наука, 1975. 178 с.
- Тюрин П.В. Рыбохозяйственная классификация водохранилищ и методика определения их рыбопродуктивности // Изв. ГосНИИ озерного и речного рыб. хоз-ва. 1961. Т. 50. С. 429–444.
- Фортунатова К.Р., Попова О.А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 1973. 299 с.
- Халько В.В., Базаров М.И., Дергачева Н.Г. О жизнестойкости молоди окуня различных экологических группировок. 2. Встречаемость ослабленных

- особей среди сеголетков окуня литоральных и пелагических нагульных скоплений // Биология внутр. вод: Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1985. № 68. С. 37–43.
- Цыплаков Э.П.* Рыбохозяйственное значение мелководной зоны Куйбышевского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Вып. 89. С. 137–150.
- Чиркова З.Н.* О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции «Борок». 1955. Вып. 2. С. 191–199.
- Шайкин А.В.* Закономерности в проявлении дискретных признаков окраски у окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Фенетика природных популяций: Мат. IV Всесоюзного совещ. М., 1990. С. 327.
- Шамардина И.П.* Питание густеры и язя Рыбинского водохранилища в 1967 г. // Тр. Дарвинского гос. зап. Вып. XIV. 1975. С. 310–317.
- Шатуновский М.И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.
- Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкий Е.А.* Рыбы Подмосковья. М.: Наука, 1988. 142 с.
- Шацуловский В.А., Ермолин В.А.* Инвазийные виды в ихтиофауне Волгоградского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. 2-го Междунар. симп. по изучению инвазийных видов. Борок, 2005. С. 184–185.
- Шемонаев Е.В., Кириленко Е.В.* Некоторые черты биологии бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Perciformes, Gobiidae) в водах Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49, вып. 4. С. 483–487.
- Шмитов А.И.* Роль плотвы в рыбном хозяйстве СССР и ее биологические особенности в нижней Каме и Средней Волге // Уч. зап. Казанск. гос. унив. 1952. Т. 112, вып. 7. С. 131–156.
- Щербина Г.Х.* Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х.* Многолетние изменения структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // Тез. VII съезда Гидробиол. о-ва РАН. Казань, 1996. Т. 1. С. 224–226.
- Щербина Г.Х.* Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 23–40.
- Щетинина Д.А.* Снеток Рыбинского водохранилища // Зоол. журнал. 1954. Т. 33, вып. 6. С. 1336–1342.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В.* Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Волга – 2. Тез. докладов. Борок, 1974. С. 24–28.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 333 с.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 1999. 263 с.

- Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. М.: Мир, 1984. 566 с.
- Юровицкий Ю.Г. Некоторые особенности синца Рыбинского водохранилища в связи с факторами, определяющими его численность // Тр. УИ Совещ. по проблемам биол. внутр. вод. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 317–322.
- Юровицкий Ю.Г. О питании синца *Abramis ballerus* (L.). Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 2 (23). С. 350–360.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кишико В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 52–69.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. N 6 (part 2). P. 2283–2297.
- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // Global Change Biology. 2006. V.12. P. 652–1661.
- Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. V. 25. P. 4692–4693.
- Balon E. K. Fish production of a tropical ecosystems. In: Lake Kariba. A man-made tropical ecosystem in Central Africa / Ed. E. K. Balon, A. G. Coche. The Hague: Dr. W. Junk b. v. Publ. 1972. P. 250–676.
- Bortone S.A., Davis W.P. Fish intersexuality as indicator of environmental stress // BioScience. 1994. V. 44. N 3. P. 165–171.
- Colgan P. The motivational basis of fish behavior // Behaviour of Teleost fishes (ed. T.J. Pitcher). London: Chapman and Hall, 1993. P. 31–50.
- Dussart B.H., Lagler K.F., Larkin P. A., Scudder T., Szesztay K., White G.F. Man-made lakes as modified ecosystems// SCOPE Rep. 2, Int. Council Sci. Unions, Paris, France. 1972. 76 pp.
- Eschmeyer W.N. (ed.). Catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed dd mmm 2015.
- Emerson C.W. Wind stress limitation of benthic secondary production in shallow, soft-sediment communities // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1989. Vol. 53, № 1. P. 65–77.
- Fahy E., Martin S., Mulrooney M. Interaction of roach and bream in an Irish reservoir // Archives of Hydrobiology. 1988. V. 144. P. 291–309.
- Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A. Introduction to conservation genetics // Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2002. 617 pp.
- Gerasimov Yu.V. The Role of Behavioral Polymorphism in the Process of Intrapopulation Segregation of Ecological Niches in Bream, *Abramis brama* (Cyprinidae) // Journal of Ichthyology. 2006. Vol. 46, Suppl. 2. P. 204–212.
- Gerlach G., Schardt U., Eckmann R., Meyer A. Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) // Heredity. 2001. V. 86. P. 213–221.
- Hoogenboezem, W., van den Boogaart J.C.M. Importance of mucus in filter-feeding of bream (*Abramis brama*) // Can. J. Fish. Aquat. 1993. Sci. 50. P. 472–479.
- Hoogenboezem, W., van den Boogaart J.G.M., Sibbing F.A., Lammens E.H.R.R., Terlouw A., Osse J.W.M. A new model of particle retention and branchial sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*, Cyprinidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. 48. P. 7–18.

- Horppila J., Ruuhijärvi J., Rask M., Karppinen C., Nyberg K., Olin M.* Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake // *Journal of Fish Biology*. 2000. V. 56. № 1. P. 51–72.
- Keith W.E.* Management by water level manipulation // *Black bass biology and management*. Washington, DC: Sport Fishing Inst. 1975. P. 489–497.
- Ketmaier V., Bianco P.G., Durand J.D.* Molecular systematics, phylogeny and biogeography of roaches (*Rutilus*, Teleostei, Cyprinidae) // *Molecular phylogenetics and evolution*. 2008. V. 49. P. 362–367.
- Kiyashko V.I., Karabanov D.P., Slynko Yu.V.* The number and species diversity dynamics of fish's pelagic assemblages in Rybinsk reservoir after invasion of *Clupeonella cultriventris* Nordm. (Clupeiformes, Clupeidae) // *Invasion of alien species in Holartic*. Borok-3. Book of Abstr. III Int. Symp. Russia, Borok-Myshkin, 2010. P. 54–55.
- Kodukhova Yu.V.* Yearly variations of impact of natural hybrids of bream and roach (*Abramis brama* (L.) x *Rutilus rutilus* (L.)) in Rybinsk Reservoir // *Rus. J. Biol. Invas.* 2011. V. 2. № 2–3. P. 204–208.
- Kottelat M., Freyhof J.* Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland, Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 2007. 646 p.
- Kotlik P., Markova S., Choleva L., Bogutskaya N.G., Ekmekci F.G., Ivanova P.P.* Divergence with gene flow between Ponto-Caspian refugia in an anadromous cyprinid *Rutilus frisii* revealed by multiple gene phylogeography // *Molecular ecology*. 2008. V. 17. P. 1076–1088.
- Larmuseau M.H.D., Freyhof J., Volckaert F.A.M., Van Houdt J.K.J.* Matrilinear phylogeography and demographical patterns of *Rutilus rutilus*: implications for taxonomy and conservation // *Journal of fish biology*. 2009. V. 75. P. 332–353.
- Levin B.A., Freyhof J., Lajbner Z., Perea S., Abdoli A., Gaffaroglu M., Özuluğ M., Rubenyan H.R., Salmikov, V.B., Doadrio I.* Phylogenetic relationships of the algae scraping genus *Capoeta* (Teleostei: Cyprinidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. V. 62. P. 542–549.
- Lidicker W.Z.Jr.* Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity // *Am. Nat.* 1962. V. 96. P. 29–33.
- Luczynski M., Mamcarz A., Brzuzan P., Demska-Zakes K.* Introgressive hybridization of the introduced peled (*Coregonus peled*) with the native whitefish (*Coregonus lavaretus*) threatens indigenous coregonid populations: a case study / Genetic in sustainable management of fish research. Chapter 8. Oxford, UK: Fishing News Books, Blackwell Sci. 1999. P. 188–205.
- Nelson R.W., Horak G.C., Olson J.E.* Western reservoir and stream habitat improvement handbook // Washington, DC.: Fish Wildl. Serv. 1978. 250 pp.
- Neilson M.E., Stepien C.A.* Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009. V. 96 (3). P. 664–684.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I.* *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region. ASLO'2000 Meeting, Book of Abstracts, 2000. SS21-09. P. 194.

- Palumbi S.R.* Nucleic acids II: the polymerase chain reaction // In: Hillis D.M., Moritz C., Mable B.K. (Eds.), *Molecular Systematics*. Second Ed-n. Sinauer, Sunderland, MA. 1996.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V., Nechaev I.V., Kirillov P.I., Sadkovskii R.V.* Downstream Migration and Behavior of Juvenile Roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from Two Phenotypic Groups // *Journal of Ichthyology*. 2001. Vol. 41. Suppl. 2. P. 133–179.
- Perdices A., Doadrio I.* The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2001. V. 19. P. 468–478.
- Perea S., Böhme M., Zupančič P., Freyho, J., Šanda R. et al.* Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data // *BMC Evolutionary Biology*, 2010. V. 10(1). P. 265.
- Pitts C.S., Jordan D.R., Cowx I.G., Jones N.V.* Controlled breeding studies to verify the identity of roach and common bream hybrids from a natural population // *J. Fish Biol.* 1997. V. 51. № 4. P. 686–696.
- Reist J.D., Vuorinen J., Bodaly R.A.* Genetic and morphological identification of coregonid hybrid fishes from Arctic Canada // *Pol. Arch. Hydrobiol. Biology and Management of Coregonid Fishes*. (Eds.: Todd N., Luczynski M.). 1992. Vol. 39. 3–4. P. 551–561.
- Rijnsdorp A.D., Peck M.A., Engelhard G.H., Möllmann C., Pinnegar J.K.* Resolving the effect of climate change on fish populations // *ICES Journal of Marine Science*. 2009. Vol. 66. P. 1570–1583.
- Ruttner-Kolisko A.* Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 1977. Bd.8. P. 71–78.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R.* Distribution and ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga basin // *Journal of ASTM international*. 2006. Vol. 3, N.4. P. 426–436.
- Sorokin P.A., Medvedev D.A., Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D.* Further studies of mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. 2011. V. 41 (2). P. 95–104.
- Stolbunov I.A., Pavlov D.D.* Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* (L.) and perch *Perca fluviatilis* L. // *Journal of Ichthyology*. 2006. Vol. 46, Suppl. 2. P. 213–219.
- Straile D.* North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2002. V. 269. P. 391–395.
- Svanback R., Eklov P.* Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch // *Oecologia*. 2002. V. 131. P. 61–70.
- Svanback R., Eklov P.* Morphology in perch affects habitat specific feeding efficiency // *Functional Ecology*. 2004. V. 18. P. 503–510.
- Svanback R., Eklov P.* Genetic variation and phenotypic plasticity: causes of morphological and dietary variation in Eurasian perch // *Evolutionary Ecology Research*. 2006. V. 8. P. 37–49.

- Svärdson G.* Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Institute of Freshwater Research. Drottningholm. 1979. Report № 57. 95 p.
- Vale J.R., Vale C.A., Harley J.P.* Interaction of genotype and population number with regard to aggressive behavior, social grooming, and adrenal and gonadal weight in male mice. *Commun. Behav. Biol.*, 1971. Vol. 6. P. 209–221.
- Van den Berg, C., van den Boogaart J.G.M., Sibbing F.A., Lammens E.H.R.R., Osse J.W.M.* Shape of zooplankton and retention in filter-feeding: a quantitative comparison between industrial sieves and the branchial sieves of common bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca bjoerkna*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1993. 50. P. 716–724.
- Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A.G., Young K.A., Müller R., Lundsgaard-Hansen B., Roy D., Di Piazza S., Largiader C.R., Seehausen O.* Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations // *Nature*. 2012. V. 482. P. 357–363.
- Wagner C., Adrian R.* Exploring lake ecosystems: hierarchy responses to long-term change? // *Global Change Biology*. 2009. V. 15. P. 1104–1115.
- Winkler K.A., Pamminer-Lahnsteiner B., Wanzenböck J., Weiss S.* Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments // *Mol. Ecol.* 2011. V. 20. P. 456–472.
- Wootton R. J.* Ecology of Teleost Fishes // Chapman and Hall. London. 2011. 404 p.
- Wrona F.J., Prowse T.D., Reist J.D., Hobbie J.E., Levesque L.M.J., Vincent, W.F.* Climate impacts on Arctic freshwater ecosystems and fisheries: background, rationale and approach of the Arctic Climate Impact Assessment (ACIA) // *Journal of the Human Environment*. 2006. Vol. 35. P. 326–329.
- Zardoya R., Doadrio I.* Molecular evidence on the evolutionary and biogeographical patterns of European cyprinids // *Journal of Molecular Evolution*. 1999. V. 49. P. 227–237. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>
- Zharikova T.I., Kasyanov A.N.* On possibility of using the monogenean parasites as biological indicators of ecological morphs of roach *Rutilus rutilus* (L.) // The 3th Internat. Symp. on Monogenea. Brno. Czech Republic. 1997. P. 57.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (Ю.В. Герасимов)	4
Глава 1. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (Ю.В. Герасимов, Д.П. Карабанов).....	8
Глава 2. ФОРМИРОВАНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ РЫБ	22
2.1. ДИНАМИКА АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ (В.И. Лазарева, С.Н. Перова, Е.Г. Пряничникова, А.С. Литвинов, В.В. Законнов)	22
2.2. РЫБЫ СРЕДИ ОСТАТКОВ ЗАТОПЛЕННОЙ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (Ю.В. Герасимов)	44
Глава 3. ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО	73
3.1. УСЛОВИЯ НЕРЕСТА (Ю.В. Герасимов)	73
3.2. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВИДОВОЙ СОСТАВ МОЛОДИ (Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов).....	109
Глава 4. ДИНАМИКА УЛОВОВ (Ю.В. Герасимов, С.Ю. Бражник, Л.Е. Васюра)	126
Глава 5. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	146
5.1. ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКАЯ ТЮЛЬКА (Ю.В. Герасимов, Д.П. Карабанов)	146
5.2. РЯПУШКА (Ю.В. Герасимов, Е.А. Боровикова, И.А. Столбунов)	157
5.3. КОРЮШКА (Ю.В. Герасимов, М.Н. Иванова)	169
5.4. ЩУКА (Ю.В. Герасимов, М.Н. Иванова, А.Н. Свирская)....	184
5.5. ЛЕЩ (Ю.В. Герасимов, С.Ю. Бражник, А.С. Стрельников, Н.И. Комова).....	198
5.6. СИНЕЦ (Ю.В. Герасимов, Н.И. Комова, С.Ю. Бражник)	223
5.7. УКЛЕЙКА (Ю.В. Герасимов)	232
5.8. ЖЕРЕХ (Ю.В. Герасимов)	238
5.9. ГУСТЕРА (Ю.В. Герасимов, Н.И. Комова)	241
5.10. КАРАСЬ (Ю.В. Герасимов)	249
5.11. ЧЕХОНЬ (Ю.В. Герасимов)	255
5.12. ПЛОТВА (Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов, Б.А. Лёвин, М.А. Лёвина, Н.И. Комова, Н.А. Касьянов, Ю.Г. Изюмов)	263

5.13. КРАСНОПЕРКА (Ю.В. Герасимов, А.С. Маврин, Н.А. Касьянов)	294
5.14. Линь (Ю.В. Герасимов, Н.М. Зеленецкий).....	296
5.15. Язь (Ю.В. Герасимов)	300
5.16. СОМ (Ю.В. Герасимов, Н.М. Зеленецкий, М.Н. Иванова, А.С. Маврин).....	306
5.17. НАЛИМ (Ю.В. Герасимов, М.Н. Иванова)	312
5.18. Ерш (Ю.В. Герасимов)	323
5.19. ОКУНЬ (Ю.В. Герасимов, М.Н. Иванова, И.А. Столбунов, Д.Д. Павлов).....	331
5.20. СУДАК (Ю.В. Герасимов, А.С. Стрельников, М.Н. Иванова)	348
5.21. БЕРШ (Ю.В. Герасимов, М.Н. Иванова, А.Н. Касьянов)	366
5.22. БЫЧОК-КРУГЛЯК (Д.П. Карабанов, И.А. Столбунов, М.И. Малин, М.Н. Иванова, А.Н. Касьянов)	372
5.23. ТРУБКОНОСЫЙ БЫЧОК (Е.А. Боровикова, Д.П. Карабанов)	374
5.24. ЕСТЕСТВЕННЫЕ ГИБРИДЫ ЛЕЩА И ПЛОТВЫ (Ю.В. Кодухова, Д.П. Карабанов)	376
ЗАКЛЮЧЕНИЕ (Ю.В. Герасимов)	380
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	389

*Ю. В. Герасимов, М. Н. Иванова, А. С. Стрельников, И. А. Столбунов,
Е. А. Боровикова, С. Ю. Бражник, А. Н. Свирская, Н. И. Комова,
Н. А. Касьянов, Ю. Г. Изюмов, А. С. Маврин, Ю. В. Кодухова, Д. П. Карабанов,
Б. А. Лёвин, М. А. Лёвина, Д. Д. Павлов, М. И. Малин, Н. М. Зеленецкий,
В. И. Лазарева, С. Н. Перова, Е. Г. Пряничникова, А. С. Литвинов, В. В. Законнов,
Л. Е. Васюра*

РЫБЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА И ЭКОЛОГИЯ

Подписано в печать 14.07.15. Формат 60х90 1/16.
Усл. печ. л. 26,12. Заказ № 15107. Тираж 300 экз.

Отпечатано в типографии ООО "Филигрань"
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, д. 91.
pechataet@bk.ru