

79
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

БИОЛОГИЯ
И ПРОДУКТИВНОСТЬ
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

72

СВЕРДЛОВСК, 1970

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

вып. 72

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

1970

БИОЛОГИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

СВЕРДЛОВСК

УДК 597

А. З. АМСТИСЛАВСКИЙ

ОПЫТ РАЗГРАНИЧЕНИЯ ЛОКАЛЬНЫХ ФОРМ
ЛЕДОВИТОМОРСКОГО СИГА-ПЫЖЬЯНА И СИБИРСКОЙ
РЯПУШКИ

Целью настоящей работы является выяснение возможности использования одного из интерьерных показателей — индекса веса мозга для выявления различий между популяциями рыб. Выяснение весьма важного для рыбного хозяйства вопроса о наличии или же, наоборот, отсутствии локальных стад позволит более обоснованно решать проблему рационального использования рыбных ресурсов.

Работа выполнялась в летне-осенний период 1964 г. на двух видах обских рыб — сибирской ряпушке *Coregonus sardinella*, Valenciennes и ледовитоморском сига-пыжьяне *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin. Ряпушка была добыта в Тазовской губе (б. Харвутта), сиг-пыжьян — в р. Танью (бассейн нижней Оби). Анализ проводился на свежем материале. Мозг и сердце взвешивались на торсионных весах с точностью до 1 мг. Относительный вес органа (в %) высчитывался как отношение веса органа (в мг) к весу тела (в г). Ввиду того что у исследуемых видов различия между полами по относительному весу мозга и сердца отсутствуют (Добринская, 1964), исследования проводились на смешанном по полу материале.

И. Ф. Правдин (1954) указывал на полиморфизм и высокую пластичность, свойственную сигам. Сиг, обитающий в Обском бассейне, с его разнообразными природными условиями, представлен, по данным Г. Д. Дулькейта (1939), П. А. Дрягина (1948), Г. П. Кожевникова (1958) и Б. К. Москаленко (1958), рядом биологических форм, одной из которых и является сиг-пыжьян из р. Танью — верхнего притока р. Войкар. Длина тела рыб (530 экз.), по Смитту, в уловах колебалась от 25 до 55 см, а общий вес — от 188 до 3198 г. Средняя длина тела сигов была равна 42 см, а их средний вес 1231 г. По своим размерно-весовым показателям сиг популяции р. Танью значительно превосходит нижеобского полупроходного сига, длина тела особей которого достигала преимущественно 25—40 см, вес 800 г в среднем; наибольшая длина рыб обычно не превышала 44 см, а общий вес тела 1200—1500 г (Москаленко, 1958).

Продолжительность жизни сига из р. Танью больше, чем у полупроходного нижеобского, поскольку он был представлен в уловах особями в возрасте от 3+ до 13+ лет, тогда как нижеобский — от 1+ до 9+ лет. Б. К. Москаленко (1958) указывал, что в стаде нижеобского полупроходного сига преобладают рыбы в возрасте от 4+ до 6+ лет.

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

66192
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

Ответственный редактор В. Н. Павлинин

В р. Танью рыбы возраста от 10+ до 13+ составляли 32,3%. Сиг из р. Танью в линейном и весовом отношениях растет гораздо быстрее представителей других его форм из р. Оби (табл. 1).

Таблица 1

Сравнение показателей роста различных форм сига-пыжьяна Обского бассейна

Экологическая форма	Возраст			
	3+	4+	5+	6+
Эстуарный сиг из Яптик-Сале (Кожвики, 1958)	22,8	28,0	30,4	33,7
Нижнеобский полупроходной (Кожвики, 1958)	153	259	338	482
Сиг из р. Танью	20,3	26,0	27,9	29,4
	80	180	253	309
	28,9	33,1	36,6	37,9
	375	622	906	1025

Примечание. В числителе — длина тела рыб, по Смитту, в см. в знаменателе — общий вес его, в г.

Особь изучавшегося нами сига, в отличие от нижнеобского, не совершают больших сезонных миграций. Как показали наши наблюдения, зимуют они в р. Танью, которая, как и сама р. Войкар с притоками, незаморна, а нагуливаются летом в Войкарском соре и оз. Ворчато. Нерестилища сига, обитающего в р. Танью, расположены в верхнем и среднем течении этой реки. В 1964 г. нерест происходил в начале октября. Индивидуальная абсолютная плодовитость колебалась от 11 150 до 94 211 икринок, а в среднем равнялась 48 865 икринок (по 99 навескам икры). По своей плодовитости сиг из р. Танью значительно превышает нижнеобского, плодовитость которого колеблется от 14 632 до 25 590 икринок (Москаленко, 1958). Вышеприведенные факты позволяют предполагать, что озерноречной сиг из р. Танью является особой экологической формой.

Рядом авторов (Necrasov et al., 1955; Добринская, 1964, 1965) в свое время была выявлена и наглядно показана картина четкой обратной зависимости веса мозга рыб от их размеров и возраста, имевшая место при анализе материалов и наших исследований. В частности, Л. А. Добринская (1964) отмечала, что быстрорастущая популяция рыб характеризуется более крупным относительным весом мозга по сравнению с тугорослой популяцией. По нашим же наблюдениям, сиг из р. Танью, значительно превышающий полупроходного нижнеобского по темпу роста, имеет меньший индекс мозга, чем нижнеобский (табл. 2). Так, например, в воз-

Таблица 2

Возрастные изменения относительного веса внутренних органов сига-пыжьяна

Показатели	р. Обь у г. Салехарда (Добринская, 1965)			р. Танью (наши данные)		
	4+	5+	6+	4+	5+	6+
Возраст, лет	4+	5+	6+	4+	5+	6+
Длина, по Смитту, см	29,4	31,1	33,2	37,5	42,2	46,4
Вес тела, г	276	325	429	699	1038	1412
Вес мозга, г	0,9±0,03	0,8±0,02	0,7±0,04	0,5±0,02	0,4±0,01	0,3±0,02
Вес сердца, г	1,0±0,03	1,0±0,02	0,9±0,05	0,7±0,02	0,7±0,02	0,6±0,03
Колич. экз.	33	65	19	21	44	10

расте 4+ лет у сига р. Танью, общий вес тела особей которого составлял в среднем 699 г, индекс мозга был равен 0,5‰, а у особей нижнеобского того же возраста, но с общим весом тела 276 г в среднем, он составлял 0,9‰ (M diff. = 13,3). Шестилетние экземпляры сига из р. Танью, весившие в среднем 1038 г, имели относительный вес мозга 0,4‰, а нижнеобский сиг того же возраста со средним весом тела 325 г — 0,8‰ (M diff. = 20,0).

О. Некрасова с соавторами (Necrasov et al., 1955) и Л. А. Добринская (1965) отмечали, что экологические условия являются одним из факторов, определяющих величину индекса мозга. Вероятно, более высокий вес у нижнеобского стада сига по сравнению с сигом из р. Танью объясняется тем, что нижнеобское полупроходное стадо состоит из особей, совершающих сезонные миграции большой протяженности (Москаленко, 1958), а стадо сига из р. Танью приурочено главным образом к бассейну р. Войкар. Характерно, что и индекс сердца у крупной быстрорастущей популяции сига из р. Танью гораздо ниже, чем у медленно растущей полупроходной популяции сига. Аналогичное явление отмечает и Л. А. Добринская (1965) на примере двух популяций карася из оз. Тайпогол. Это различие в величине индекса сердца (как и мозга — в предыдущем случае) объясняется особенностями экологии рыб сравниваемых популяций: у особей популяций, образ жизни которых характеризуется значительными затратами энергии, связанной с миграциями большой протяженности, он более высокий, нежели у представителей туводных форм.

В. Г. Иванчиков (1935), Н. И. Кожин (1946), В. К. Есипов (1952) указывали на существование у сибирской ряпушки Обского бассейна нескольких локальных стад. Иной точки зрения придерживался Б. К. Москаленко (1958), считавший, что обская ряпушка, размножающаяся в реках Щучьей (нижняя Обь), Мессо (Тазовская губа) и в бухте Новый Порт (Обская губа), представляет единое стадо. По данным Б. К. Москаленко (1958), каждый из этих районов размножения этого вида отличается от других возрастным составом производителей: младшевозрастные впервые нерестующие рыбы размножаются в бухте Новый Порт, а старшевозрастные особи идут на икрометание в реки Щучью и Мессо. Исследователь отмечал, что динамика уловов обской ряпушки также говорит в пользу существования единого, не раздробленного на популяции стада обской ряпушки: уловы растут или же, наоборот, падают одновременно во всех трех районах размножения.

Таблица 3

Добыча обской ряпушки в 1960—1964 гг. (тыс. ц)

Предприятие	1960 г.	1961 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.
Тазовский рыбокомбинат	9,6	7,1	7,3	7,7	3,8
Ново-Портовский рыбокомбинат	8,7	9,6	9,7	7,9	7,1
Аксарковский и Пуйковский рыбозаводы *	4,2	1,7	1,6	1,4	1,7

* Ряпушка щучьерецкого стада добывается Аксарковским и Пуйковским рыбозаводами.

Однако исследования последних лет не подтверждают этих данных (Москаленко, 1958). Так, по наблюдениям В. В. Огурцова (1963), возрастной состав производителей ряпушки в 1961—1962 гг. в реках Мессо и Щучьей был почти одинаков. На нерестилищах в Мессо встречалось

Возрастные изменения относительного веса мозга сибирской ряпушки

Показатели	Бухта Новый Порт (Добринская, 1965)			Тазовская губа (наши данные)			р. Щучья (Добринская, 1965)		
	3+	4+	5+	3+	4+	5+	4+	5+	5+
Возраст, лет									
Длина, по Смитту, мм	182	196	212	196	209	214	207	230	230
Вес тела, г	58	70	87	66	80	96	106	132	132
Вес мозга, %	1,6 ± 0,01	1,5 ± 0,02	1,2 ± 0,07	2,1 ± 0,04	2,0 ± 0,02	1,3 ± 0,05	1,7 ± 0,06	1,4 ± 0,06	1,4 ± 0,06
Коллич. экз.	127	173	13	83	84	10	58	36	36

много молодых особей в возрасте 3+ лет (в 1963 г. их было 31,6% — Пнев, Огурцов, 1966). Кроме того, В. В. Огурцов (1963) отмечал, что новопортовская ряпушка отличается от ряпушки из рек Мессо и Щучьей рядом биологических свойств — более ранним половым созреванием, меньшей плодовитостью и т. д.

Динамика уловов обской ряпушки в 1960—1964 гг. также говорит о существовании здесь трех стад этой рыбы: начиная с 1961 г. добыча ее в р. Щучьей резко сократилась, в то время как в бухте Новый Порт и в Тазовской губе подобного явления не наблюдалось (табл. 3).

Л. А. Добринская (1964, 1965) выяснила, что по относительному весу мозга щучьереченская ряпушка статистически достоверно отличается от новопортовской. По нашим данным, ряпушка из Тазовской губы статистически достоверно отличается по индексу мозга от ряпушки из Нового Порта и из р. Щучьей. Так 3+-летняя ряпушка из Тазовской губы (вес тела 66 г) имела индекс мозга, равный 2,1‰ (табл. 4). У ряпушки того же возраста из Нового Порта (вес тела 58 г) относительный вес мозга, по данным Л. А. Добринской (1965), составлял 1,6‰ (M diff. = 12,5). Достоверные различия обнаружены и при сравнении друг с другом проб рыб в возрасте 4+ лет из бухты Новый Порт, Тазовской губы и р. Щучьей. Обращает на себя внимание тот факт, что щучьереченская ряпушка этого возраста (наиболее крупная по весу — общий вес тела 106 г) имела индекс мозга, равный 1,7‰, в то время как у ряпушки из Тазовской губы (общий вес тела 80 г) относительный вес мозга составлял 2,0‰.

Как по данным Л. А. Добринской (1965), так и по нашим наблюдениям, у различных популяций одного и того же вида, обитающих в пределах одного географического района, индекс мозга связан с размерами тела обратной корреляцией. Следует, однако, отметить, что закономерности, определяющие величину относительного веса мозга рыб из различных популяций, неодинаковы: у рыб из популяций, представленных крупными особями, индекс мозга может быть меньше, чем у рыб из популяций более мелких особей. Л. А. Добринская (1964, 1965) отмечала, что для каждой отдельной популяции существуют свои характерные именно для нее проявления связи с весом тела рыбы.

Подводя итоги сказанному выше, можно

считать, что величина мозгового показателя может служить одним из критериев при решении такого сложного вопроса, каким является внутривидовая диагностика рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Добринская Л. А. Органометрия некоторых рыб Обского бассейна. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964.
- Добринская Л. А. Возрастные изменения относительного веса внутренних органов рыб.— Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 1.
- Дрягин П. А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 25, вып. 2.
- Дулькейт Г. Д. О сиговых верхней и средней Оби.— Труды Биол. ин-та, 1939, т. 6 (Томск).
- Есипов В. К. Рыбы Карского моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Иванчиков В. Г. Река Щучья. Биология и промысел обской сельди (*Coregonus sardinella* Vall.— Работы Обско-Тазовской научно-рыбохозяйственной станции, ВНИРО, 1935, т. 1-2 (Тобольск).
- Кожеевников Г. П. Эстуарный сиг (*Coregonus lavaretus pidschian* Gm.) из Обской губы.— Вопросы ихтиологии, 1958, вып. 11.
- Кожин Н. И. Промысловые рыбы Сибири и перспективы их использования. М., Пищепромиздат, 1946.
- Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень, Кн. изд-во, 1958.
- Огурцов В. В. Оценка состояния запасов обской ряпушки в водоемах Тюменской области. Рукопись, фонды Обь-Тазовского отд. ГосНИОРХ, Ханты-Мансийск, 1963.
- Пнев А. А., Огурцов В. В. Оценка состояния запасов промысловых рыб водоемов Тюменской области (обзор за 1965 г.). Рукопись, фонды Обь-Тазовского отд. СибНИИРХ, Ханты-Мансийск, 1966.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
- Necrasov O., Caraman Adascalitei E., Haimoviei S., Cristescu M. Contributia la studiul variabilitatii volumului encefalului la pestii teleosteeni.— An. stiinf. Univ. Iasi., 1955, Sect. 2, N 1-2.

УДК 597

И. Н. БРУСЫНИНА

К ИЗУЧЕНИЮ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ РЫБ ОБСКОЙ ГУБЫ

Межвидовые пищевые отношения являются существенным элементом, определяющим динамику и поведение рыб, а также обеспеченность их пищей; они играют большую роль и в ходе эволюционного процесса. Таким образом, изучение питания и пищевых связей рыб имеет одинаково большое научное и практическое значение, тем более, если речь идет о ценных промысловых видах.

Рассматриваемые в этой статье материалы содержат сведения по питанию ерша и молоди сиговых, которые, как известно, принадлежат к разным фаунистическим комплексам: бореально-равнинному, в первом случае, и пресноводному арктическому, во втором. Как показал Г. В. Никольский (1947), межвидовая конкуренция из-за пищи у рыб наблюдается при соприкосновении представителей различных фаунистических комплексов. Среди видов одного комплекса такая конкуренция должна быть ослаблена. Наши исследования подтверждают этот вывод.

Материалом для данной работы послужили результаты обработки содержимого желудочно-кишечных трактов ерша, молоди муксуна, пыжьяна и щокура, выловленных донным тралом в разных частях Обской губы с июня по январь (1961—1963 гг.) и в Тазовской губе в июле-августе в те же годы. Желудочно-кишечные тракты обрабатывались путем взвешивания их содержимого на торсионных весах с последующим просмотром и подсчетом организмов под биноклем согласно «Руководству по изучению питания рыб в естественных условиях» (ВНИРО, 1961). Для определения степени пищевого сходства сопоставляли проценты совпадения состава пищи сравниваемых видов (СП-коэффициенты, Шорыгин, 1952). Упитанность рыб определялась по формуле Фультона.

Чир, или щокур, (*Coregonus nasus* Pallas) — один из наиболее ценных представителей сиговых рыб. В Обском бассейне главное значение имеет полупроходная форма чира, особи которого здесь образуют два обособленных друг от друга стада: одно связано с южной частью Обской губы, низовьями р. Оби и ее уральскими притоками, а другое обитает в Тазовской губе и связано с бассейном р. Таз. Обский чир (Москаленко, 1958) зимует в южной части, весной мигрируя в реки для нагула на сорах. На лето остается лишь его молодь в возрасте до двух лет, которая откармливается в прибрежных мелководьях, в бухтах и заливах южной и средней части Обской губы.

Пища молоди чира разнообразна — в ее состав входят моллюски, хирономиды, гаммариды, ветвистоусые и веслоногие рачки, а также куколки двукрылых. Соотношение этих групп в составе пищи меняется в зависимости от района и наличия потребляемых видов в месте откорма. Так, у мыса Трехбугорного основу пищи составляли гаммариды (65,2% от общего веса пищи), в то время как прочие организмы имели гораздо меньшее значение в питании молодых особей этой рыбы (табл. 1).

Таблица 1
Состав содержимого желудочно-кишечных трактов молоди щокура в Обской губе в августе 1962 г. (% по весу)

Компонент питания	Бухта Лагуна (Тазовская губа)	Мыс Трехбу- горный	Мыс Сетной	Мыс Камен- ный
<i>Oligochaeta</i>	0,32	—	11,16	—
<i>Ostracoda</i>	2,56	—	—	—
<i>Cladocera</i>	0,01	—	—	—
<i>Copepoda</i>	2,21	4,38	0,44	0,65
<i>Gammaridae</i>	—	65,21	8,68	99,23
<i>Chironomidae</i>	7,50	0,05	28,47	—
Куколки <i>Diptera</i>	0,14	0,01	7,70	—
Личинки: <i>Insecta</i>	—	—	0,06	—
<i>Mollusca</i>	81,19	1,66	23,94	—
Кладки <i>tubifex</i>	0,01	—	0,40	—
Детрит	0,06	0,25	19,15	0,12
Прочее (песок и т. п.)	—	28,44	—	—
Итого	100	100	100	100
Средний индекс наполнения желу- дочно-кишечных трактов	135,4	69,1	100	81,6

У мыса Сетного основная масса пищевых организмов была представлена хирономидами (28,47%) и моллюсками (23,94%), которым гаммариды и другие беспозвоночные животные значительно уступали в весовом отношении (см. табл. 1). Питалась молодь чира интенсивно, средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов составлял 103 продецемилле (при колебаниях от 42,1 до 364,6).

В районе мыса Каменного молодь щокура питалась в основном гаммаридами (99,2%). Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов при колебаниях от 29,2 до 148,7 достигал 81,6 продецемилле.

В бухте Лагуна (северная часть Тазовской губы) молодь щокура питается моллюсками (87,19%) и хирономидами; в желудках встречалось также большинство из упоминавшихся ранее организмов (за исключением остракод и ветвистоусых рачков), однако их роль в питании была, по-видимому, незначительной. Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов был самым высоким — 135,4 продецемилле.

Такое различие в питании молоди чира из различных частей Обского бассейна можно объяснить тем, что данная фауна Тазовской губы (Иоффе, 1947) состоит главным образом из хирономид и моллюсков, которые составляют до 90% всей биомассы, а основу донной фауны средней части Обской губы (мысы Сетной, Каменный, Трехбугорный) составляют амфиподы (Лещинская, 1962).

Известно, что в Обском бассейне несколько локальных стад сига-пыжьяна. Основное промысловое значение имеют два стада полупроходного сига — нижеобское и тазовское (Москаленко, 1958). Обское зимует в южной части Обской губы. В июне сиг, за исключением молоди первых возрастных групп, мигрирует в низовья р. Оби на нагул. Тазовское

стадо сига связано с обитанием в бассейнах рек Таз и Пур, где происходят летом — нагул, а осенью — нерест.

Молодь сига в Обской губе питается преимущественно амфиподами (мысы Каменный, Сетной, табл. 2). Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов составлял 75,2—78,7 продецемилле. У мыса Трехбугорного в пищу рыб попадают веслоногие рачки. Иной состав пищи был у молоди сига в бухте Лагуна (северная часть Тазовской губы): в основную массу пищевых организмов здесь входили моллюски (83% веса всей пищи) и значительно меньше прочих пищевых объектов (см. табл. 2).

Таблица 2

Состав содержимого желудочно-кишечных трактов молоди сига-пыжьяна в Обской губе в августе 1961 г. (% по весу)

Компонент питания	Бухта Лагуна (Тазовская губа)	Мыс Трехбугорный	Мыс Каменный	Мыс Сетной
<i>Ostracoda</i>	4,0	—	—	—
<i>Cladocera</i>	1,5	—	—	—
<i>Copepoda</i>	8,1	51,0	0,1	—
<i>Gammaridae</i>	0,5	48,8	99,8	100
<i>Chironomidae</i>	2,7	0,1	—	—
Куколки: <i>Diptera</i>	1,1	0,1	—	—
<i>Mollusca</i>	82,0	—	—	—
Детрит	0,1	—	0,1	—
Итого	100	100	100	100
Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов	105,1	118,0	75,2	78,7

Муксун стоит на третьем месте среди сиговых рыб по объему их вылова. Как рыба полупроходная, он нерестует в верховьях Оби. Неполовозрелые особи остаются для нагула в обширной дельте этой реки; годовики и двухгодовики вместе с молодью пыжьяна и щокура — в средней и южной части Обской губы.

В июне в районе Ямсаляского бара муксун питается интенсивно (средний индекс наполнения 309) и преимущественно моллюсками (97,9%). В желудках рыб в незначительных количествах встречались также хирономиды¹ (0,9%), копеподы (0,7%), детрит (0,5%). У мыса Сетного желудка молоди муксуна наполнены главным образом мелкими гаммаридами (80,5%, табл. 3). Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов рыб достигал 141, а в отдельных случаях — 339 продецемилле, что свидетельствует о весьма интенсивном их питании в это время. У мыса Каменного молодь муксуна тоже питается преимущественно гаммаридами (94,7%). Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов при колебании от 58,2 до 372 достигал 172 продецемилле.

В северной части Тазовской губы, у мыса Трехбугорного и мыса Чугорь, пища молоди муксуна состояла лишь из копепод и амфипод (см. табл. 3).

В период зимовки (январь — февраль) в Яптик-Сале взрослые особи муксуна питаются активно. Пища довольно разнообразная, главное значение имеют гаммариды, меньшую роль играют копеподы, хирономиды,

¹ *Prodiamesa* из групп *Bathyphila* Kieff, *Hellidae culicoides setosinervis* Kieff, *Cryptochironomus* из групп *Vulneratus* Zeff, *Procladius* Skuse, *Gryptochironomus* из групп *camptolabis* Kieff.

моллюски. Единично встречаются мизиды, морские тараканы, водоросли.

Ерш широко распространен в бассейне р. Оби. Нерестует он в июне в реках, а при неблагоприятных гидрологических условиях (когда реки вскрываются позднее Обской губы) и в губе. После нереста образует скопления в южной части Обской губы, постепенно передвигаясь на север — в районы Нового Порта, мысов Сетного, Каменного, Трехбугорного, Котельникова, где держится вместе с корюшкой и молодью сиговых рыб в прибрежной зоне. В северной части губы встречается в небольшом количестве. Осенью ерш скапливается на нерестилищах ряпушки в южной части Обской губы, поедая ее икру. Зимует в Обской губе, его особи держатся, видимо, обособленно по отношению друг к другу, так как при вылове сиговых рыб и корюшки в бухте Находка, в районе Нового Порта, мыса Каменного и возле Яптик-Сале ерш встречается в виде прилова.

Таблица 3

Состав содержимого желудочно-кишечных трактов особой муксуна в Обской губе в июне — августе 1962 г. (% по весу)

Компонент питания	Мыс Сетной	Мыс Каменный	Мыс Трехбугорный
<i>Copepoda</i>	15,2	1,1	95,8
<i>Cladocera</i>	—	1,1	—
<i>Gammaridae</i>	80,5	94,7	4,2
<i>Chironomidae</i>	1,1	—	—
<i>Mollusca</i>	0,7	—	—
Водоросли	—	2,5	—
Детрит	2,3	0,6	—
Прочее	0,2	—	—
Итого	100	100	100
Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов	141	172	281

Таблица 4

Состав содержимого желудочно-кишечных трактов особой ерша (% по весу)

Компонент питания	Мыс Сетной	Мыс Каменный	Мыс Трехбугорный
<i>Chironomidae</i>	—	0,16	0,07
<i>Gammaridae</i>	8,54	92,44	99,93
<i>Mollusca</i>	84,78	1,54	—
<i>Cyzicus tetracerus</i>	0,35	1,56	—
Куколки <i>Diptera</i>	0,12	—	—
Икра рыб	—	0,05	—
<i>Cladocera (Daphnia)</i>	—	1,64	—
Детрит	6,21	1,94	—
<i>Mysis oculata</i>	—	0,55	—
<i>Imago Insecta</i>	—	0,01	—
Рыба	—	0,11	—
Итого	100	100	100
Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов	84	104	50,1

Для этого вида характерен широкий спектр объектов питания. Ерш потребляет в пищу амфипод, хирономид, моллюсков, эстеров, икру сиговых рыб, мизид, многощетинковых червей, морских тараканов и ряд других беспозвоночных животных (табл. 4). Основными кормовыми объектами его в течение года являются амфиподы — 57,1% и икра сиговых — 32,4%. Во время нереста ерш не питается. В бухте Находка (южная часть губы) ерш питается моллюсками (*Sphaerium* и *Pisidium*); осенью, в конце сентября, интенсивность питания снижается, большое значение в пище приобретают хирономиды, изредка встречаются гаммариды.

У мыса Сетного основным компонентом питания являются моллюски *Sphaerium casertanum* и *S. scaldianum*, в меньшем количестве — бокоплавы, эстерии, куколки *Diptera*, остатки растений.

В районе мыса Каменного ерш питался интенсивно (средний индекс наполнения был 104) и преимущественно бокоплавами (92,44%). Попадались в желудке также хирономиды, мизиды, эстерии (*Cyzicus tetracerus*), *imago Insecta*, моллюски (*Pisidium calertanum*), остатки растений и рыба. Возле мыса Трехбугорного ерш питался исключительно бокопла-

вами (99,9% веса пищи); в незначительном количестве встречались хирономиды. Около мыса Котельникова в желудках ерша встречались морские тараканы (*Mesidothea entonom* и *Polychaeta*), однако основной процент составляли амфиподы. Единично попадались дафнии, мизиды, рыба, водоросли, икра (видимо, ерша), моллюски. Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов был относительно высок — 96 процедемилле.

В подледный период ерш питался интенсивно, и в основном бокоплавами (90,48%), а также морскими тараканами (1,5%), хирономидами (1,5%), мизидами; во всех желудках были растительные остатки (район Яптик-Сале).

Пищевые отношения рыб

В период открытой воды ерш и молодь сиговых рыб держатся в прибрежной зоне Обской губы. Сопоставление спектров питания этих рыб показало, что в исследуемых районах у них возникают напряженные пищевые отношения. Прежде всего это касается мыса Каменного, где основной пищей ерша и молоди сиговых являются бокоплавы (см. табл. 1—4).

При определении степени пищевого сходства у изученных рыб выяснилось, что у ерша с щокуром коэффициент СП достигал 92,56, с пыжьяном 92,54 и с муксуном 94,1 (табл. 5).

В районе мыса Сетного наиболее напряженные пищевые отношения наблюдаются у муксуна и пыжьяна, в питании которых главное значение имеют гаммариды (СП-коэффициент достигает 80,5, табл. 6). Ерш конкурирует здесь с щокуром, потребляющим моллюсков, хирономид и олигохет.

Таблица 5

Степень сходства состава пищи рыб у мыса Каменного (в СП-коэффициентах)

Вид рыб	Щокур	Пыжьян	Муксун	Ерш
Щокур	—	99,0	95,17	92,56
Пыжьян	99,00	—	94,90	92,54
Муксун	95,17	94,90	—	94,10
Ерш	92,56	92,54	94,10	—

Таблица 6

Степень сходства состава пищи рыб у мыса Сетного (в СП-коэффициентах)

Вид рыб	Щокур	Пыжьян	Муксун	Ерш
Щокур	—	8,70	13,22	32,81
Пыжьян	8,70	—	80,50	8,54
Муксун	13,22	80,50	—	11,50
Ерш	32,81	8,54	11,50	—

А. С. Лещинская (1962) отмечает, что в средней части Обской губы у мыса Сетного ведущее место как по количеству, так и по биомассе принадлежит *Pontoporeia affinis* и группе олигохет. Благодаря высоким биомассам бентоса напряженность пищевых отношений ослабляется, что подтверждается хорошей упитанностью и высокими показателями накормленности рыб.

У мысов Трехбугорного и Котельникова (Лещинская, 1962) главная роль в бентосе принадлежит амфиподам — *Cammaracanthus loricatus* и *Pontoporeia affinis*. В этом районе степень совпадения спектров питания ерша со щокуром и пыжьяном весьма значительна (коэффициент СП достигал соответственно 65,21 и 48,9, табл. 7).

У мыса Трехбугорного в пище муксуна и пыжьяна немаловажную

роль играли веслоногие рачки, что, несомненно, в какой-то мере ослабляет конкуренцию этих видов рыб из-за амфипод в этом районе.

В последний период в районе Яптик-Сале ерш конкурирует в питании с муксуном. Основу пищи обоих видов составляли амфиподы (СП-коэффициент 83,02).

Таблица 7

Степень сходства состава рыб в районе мыса Трехбугорного (в СП коэффициентах)

Вид рыб	Щокур	Пыжьян	Муксун	Ерш
Щокур	—	53,2	8,58	65,21
Пыжьян	53,2	—	55,2	48,9
Муксун	8,58	55,2	—	4,2
Ерш	65,21	48,9	4,2	—

Таблица 8

Упитанность ерша, муксуна и щокура в Обской губе (по формуле Фультона)

Район лова	Ерш	Муксун	Щокур
Бухта Каменная (июль — август)	1,89	1,24	1,44
Мыс Трехбугорный (июль — август)	1,66	1,26	1,33
Мыс Сетной (июль — август)	1,65	1,24	1,40
Яптик-Сале (январь — февраль)	1,85	1,50	—
Ямсальский бар (июнь)	—	1,34	—
Бухта Лагуна (Тазовская губа) (июль — август)	—	1,19	1,44
Мар-Сале (октябрь)	1,64	—	—

Из изложенного нами материала следует, что наиболее напряженные пищевые отношения у рыб, обитающих в Обской губе, возникают в районе мыса Каменного и Трехбугорного. У мыса Сетного этого не наблюдается вследствие расхождения спектров питания. Рассредоточенная популяция ерша в зимний период расширяет спектр питания особей этого и других видов рыб, сокращая тем самым, например, пищевую конкуренцию с муксуном — район Яптик-Сале. Производительность Обской губы по кормовому бентосу достаточно велика (Лещинская, 1962); учетные биомассы обеспечивают нормальный нагул рыб в Обской губе, что подтверждается их хорошей упитанностью (табл. 8). Кроме того, для молоди сиговых и ерша нам не удалось отметить явно выраженной избирательной способности в питании их особей; последние потребляют преимущественно организмы, преобладающие на том или ином участке водоема, в котором они обитают, что не может не свидетельствовать о сравнительно высокой их приспособленности к условиям существования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бруснынина И. Н. К изучению питания муксуна и ерша из Обской губы.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 49.
 Иоффе Ц. И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение.— Изв. ВНИОРХ, 1947, т. 25, вып. 1.
 Лещинская А. С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб.— Труды Салехард. стац. УФАН СССР, 1962, вып. 2.
 Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень, Тюменское кн. изд-во, 1958.
 Никольский Г. В. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамика во времени и пространстве.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1947, вып. 1.
 Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952.

УДК 577. 472

М. Л. ГРАНДИЛЕВСКАЯ-ДЕКСБАХ, Г. А. СОКОЛОВА

К ФАУНЕ ХИРОНОМИД НЕКОТОРЫХ ОЗЕР
ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

(О роли личинок хирономид в питании сиговых рыб)

Материалом для работы послужили личинки хирономид из кишечника сиговых рыб (пыжьяна и чира), выловленных в озерах Ярро-То, Ямбу-То, Ней-То I, а также из близлежащих небольших озер.

Ихтиологические сборы на озерах Ямбу-То, Ней-То I и некоторых других производились с августа по октябрь 1964 г. научными сотрудниками лаборатории экологии позвоночных животных Д. Л. Венглинским и И. М. Хохуткиным, на оз. Ярро-То с августа по декабрь 1963 г. — научными сотрудниками той же лаборатории А. С. Яковлевой и И. Н. Брусониной. В эти сроки, в период преднерестового подхода упомянутых видов сигов к берегам, в их питании большое значение имели личинки хирономид. В задачи авторов входило дать перечень основных личиночных форм хирономид, являющихся компонентами питания сиговых, и выявить их роль в питании этих рыб.

Литературные данные по гидрофауне п-ва Ямал немногочисленны. Известна работа Б. М. Житкова (1913), организовавшего комплексную экспедицию на Ямал в 1908 г. В число биологических сборов включаются пробы по планктону водоемов, впоследствии обработанные Н. В. Воронковым и Г. Ю. Верещагиным. В 1911 г. появилась работа Н. В. Воронкова по зоопланктону (преимущественно по коловраткам), а в 1913 г. — Г. Ю. Верещагина по фауне кладоцер. В сводке Н. К. Дексбах (Decksbach, 1927) имеются данные по распространению рачка *Holopedium gibberum* в водоемах севера европейской части Союза и п-ва Ямал.

Авторами статьи использовались работы Д. Л. Венглинского (1965), а также свои и И. М. Хохуткина данные по природным условиям озер и питанию сиговых рыб. Для сравнений в работе использовались материалы В. Н. Грезе (1947, 1957) и И. И. Грезе (1953, 1953а) по гидробиологии, личинкам хирономид и питанию сиговых рыб оз. Таймыра.

Поскольку данные по фауне хирономид водоемов высоких широт ограничены, авторы считали интересным использовать немногочисленные данные по личинкам хирономид из кишечника сиговых рыб озер Ямала. Тем более что исследований бентоса озер во время ихтиологических сборов не производилось.

В распоряжении авторов имелось 26 проб с личинками хирономид из содержимого кишечника пыжьяна и чира. Пыжьян был взят из уловов в озерах Ямбу-То, Ней-То I и нескольких небольших близлежащих водоемов, чир — из уловов в оз. Ярро-То.

Упомянутые озера лежат в зоне вечной мерзлоты (68—70° с. ш. и 70—72° в. д.), на равнине, сложенной главным образом песчано-глинистыми, преимущественно морскими отложениями. На водосборе преобладают маломощные тундровые почвы. Растительный покров представлен карликовой березкой и другими видами тундровой флоры. Озера проточные, на водосборе — моховые болота, многочисленные тундровые речки. Питание озер осуществляется за счет поверхностных вод и атмосферных осадков. Площади озер различны — от 150 га до 27 тыс. га. Наивысший уровень воды наблюдается в июне, т. е. после таяния снега и льда, во второй половине вегетационного периода уровень сильно понижается. Озера находятся подо льдом 8—9 мес., за это время прибрежные участки промерзают до глубины более 2 м. Максимальная глубина отдельных озер около 33 м, прозрачность воды достигает 7 м.

Обычно в прибрежных участках залегают твердые супесчаные грунты или заиленные пески, переходящие в иловые отложения. Прибрежная и водная растительность выражены крайне слабо; по урезу воды иногда наблюдаются скопления растительного детрита из высшей растительности, произрастающей на водосборе.

Гидрохимический режим всех озер однообразен¹, рН близка к нейтральной. Содержание Са 9,8—9,9 мг/л. Количество кислорода на поверхности (8 августа 1964 г.) в озерах Ней-То I и Ямбу-То составляло 5,8 мг/л, а на глубине 25 м — 2,1 мг/л (Ней-То). Вода слабой минерализации (0,1 г/л) относится к гидрокарбонатному классу.

Озеро Ямбу-То (70° с. ш.): площадь 20 тыс. га, наибольшая ширина 9 км, длина до 21,5 км, наибольшая глубина свыше 30 м. Проточное. Исток — р. Се-Яха, притоки — 5 небольших речек. Профиль дна озера котловинообразный с неравномерным распределением глубин. Преобладают песчаные грунты, сменяемые в более глубоких зонах илами.

Из оз. Ямбу-То попадались личинки хирономид из содержимого кишечника пыжьяна. В питании этой рыбы обнаружены в основном личинки хирономид из рода *Orthocladius* — *O. fontinalis* и *O. gen? l. karelica* (табл. 1) и рода *Tanytarsus* различных групп.

Таблица I

Встречаемость личинок хирономид в озерах п-ова Ямал

Личинки	Ярро-То	Ямбу-То	Ней-То I	Мелкие озера
	чир	пыжьян		
<i>Tanytarsus pedicelliferus</i>	+	—	—	—
<i>T. sp.</i>	—	+	+	—
<i>Tendipes</i> f. l. <i>thummi</i>	+	—	—	+
<i>T. f. l. bathophilus</i>	+	—	—	+
<i>Limnochironomus</i> sp.	+	—	—	—
<i>Sergentia</i> gr. <i>longiventris</i>	—	—	—	+
<i>Protanypus</i> Kieff.	—	—	—	+
<i>Syndiamesa orientalis</i>	—	—	—	+
<i>Cricotopus</i> gr. <i>algarum</i>	—	—	—	+
<i>Orthocladius fontinalis</i>	—	+	—	+
<i>Orthocladinae</i> gen? l. <i>karelica</i>	—	+	—	+
<i>Orthocladius potamophilus</i>	—	—	+	+
<i>Procladius</i> Skuze	+	—	—	—
<i>P. ferrugineus</i>	+	—	—	+
Куколки <i>Tendipes</i>	+	—	—	—

Примечание. Здесь и далее (+) — наличие данного организма, (—) — отсутствие его.

¹ Данные по гидрологии, гидрохимии и некоторым другим природным условиям приводятся по работе Д. Л. Венглинского (1965).

Личиночная форма хирономид *O. gen? l. karelica*, описанная А. А. Черновским (1949) для озер Карелии, указана в большинстве случаев для арктических и северных водоемов, для оз. Таймыр (И. И. Грезе, 1953), для р. Печоры (Зверева, 1953). Другие личинки хирономид имеют более широкое распространение. *O. fontinalis* отмечен А. А. Черновским для дистрофного озера под Ленинградом и для Ириклинского водохранилища на р. Урале (Грандильевская-Дексбах, 1965).

Озеро Ней-То I расположено севернее оз. Ямбу-То. Площадь 4440 га, наибольшая глубина 33 м. Грунты мелководной зоны преимущественно песчаные. В глубоких участках песчаные грунты сменяются песчано-илистыми и илистыми. Дно неровное и распределение глубин в водоеме неравномерное.

В питании пыжьяна преобладали из личинок хирономид *Orthocladius potamophilus* и личинки рода *Tanytarsus* различных групп. Данные о распространении *O. potamophilus* в водоемах высоких широт и Алтая имеются в табл. 2.

Таблица 2
Сравнительные данные по распространению личинок хирономид в различных водоемах

Личинки	Озера п-ова Ямала	Оз. Таймыр (И. И. Грезе, 1953)	Озера Полярного Урала (Мионова, Покровская, 1964)	Бассейн р. Лены (Вершинин, 1964)		Река Енисей (И. И. Грезе, 1957)			Река Печора (Зверева, 1953)	Озера Карелии (Черновский, 1949)	Оз. Вайкал (Литевич, 1963)	Река Ангара (Литевич, 1963)	Алтай, озера бассейна р. Чулыш (Круглова, 1950)	Зап. Сибирь (Круглова, 1961)		Швеция, Лапландия (Thienemann, 1954)
				озера дельты	термокарстовые озера поймы	верхнее	среднее	нижнее						водоемы бассейна рек Чулыш, Нарыма	озера Томской обл.	
<i>Tanytarsus pedicelliferus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>T. sp.</i>	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tendipes f. l. thummi</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>T. f. l. bathophilus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Limnochironomus sp.</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sergentia gr. longiventris</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proctanypus</i>	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Syndiamesa orientalis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cricotopus gr. algarum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orthoclaadiinae gen? l. karelica</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Orthocladius potamophilus</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. fontinalis</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Procladius Skuze</i>	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. ferrugineus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Вблизи Ямбу-То и Ней-То I расположен ряд небольших озер, площадь которых не превышает 150 га. В питании пыжьяна отмечен более разнообразный комплекс личинок хирономид, насчитывающий 10 форм

(см. табл. 1): *Tendipes f. l. thummi*, *T. f. l. bathophilus*, *Sergentia gr. longiventris*, *Proctanypus*, *Syndiamesa orientalis*, *Cricotopus algarum*, *Orthocladius fontinalis*, *O. gen? l. karelica*, *O. potamophilus*, *Procladius ferrugineus*.

Возможно, что большее разнообразие личиночных форм в небольших озерах связано с продукционными особенностями береговых зон указанных водоемов. Достаточно разнообразный комплекс хирономид интересен и тем, что включает в себя формы, характерные как для арктических водоемов, так и для олиготрофных озер более южных широт.

Озеро Ярро-То (68° с. ш.) состоит из двух частей — Ярро-То I и Ярро-То II (восточное и западное), площадь каждого около 27 тыс. га. Средние глубины 6—8 м. Из Ярро-То двумя истоками вытекает р. Юрибей. На водосборе имеются моховые болота. Грунт в прибрежной полосе песчаный, а на глубинах илистый, встречаются галечные россыпи. Среди компонентов питания чира отмечены следующие формы хирономид (см. табл. 1): *Tanytarsus pedicelliferus*, *T. f. l. thummi*, *T. f. l. bathophilus*, *Limnochironomus sp.*, *Procladius ferrugineus* и куколки рода *Tendipes*. Отдельные личинки (*T. pedicelliferus*) отмечены в кишечниках чира в значительных количествах, равно как и личинки *Tendipes* (*T. f. l. bathophilus*, *T. f. l. thummi*).

По наличию куколок можно полагать, что развитие *Tendipes*, как и в озере Таймыр (И. И. Грезе, 1953), длится два года. Продуктивность илов оз. Ярро-То, более мелководного, чем другие водоемы, выше.

В период исследования сига потребляли в пищу, особенно в мелководном оз. Ярро-То, преимущественно личинок хирономид различных прибрежных участков озер, что отмечает И. И. Грезе (1953а) и для оз. Таймыра, где пыжьян и чир также широко потребляли личинок хирономид из рода *Orthocladius*. То же наблюдалось и в водоемах Ямала. Более интенсивное и эффективное использование фауны было у чира, доказательством чему служит лучший рост чира, нежели пыжьяна. Кроме личинок хирономид, пыжьян и чир питались и другими представителями донной фауны озер.

По данным И. М. Хохуткина (см. Венглинский, 1965), у чира по частоте встречаемости как личинки хирономид, так и двусторчатые моллюски из рода *Pisidium* составляли по 35,6%.

Случайный материал по личинкам хирономид лишь из кишечника сиговых рыб не дает возможности судить более широко об особенностях фауны хирономид озер Ямала.

Однако можно отметить, что отдельные черты фауны хирономид Ямала более сходны с аналогичными оз. Таймыр (В. Н. Грезе, 1957), чем озер Полярного Урала (Мионова, Покровская, 1964).

Так же, как и в Таймырском озере, в указанных водоемах Ямала можно отметить пониженное количество органического вещества в илах и невысокие продукционные свойства литорали в связи с отсутствием макрофитов, коротким вегетационным периодом, длительным 8—9-месячным промерзанием до 5—7 м береговых участков и колебанием уровня воды. В связи с этим количественные показатели бентоса упомянутых арктических озер невысоки. Так же, как и в оз. Таймыр, имеет место наиболее высокая биомасса хирономид и их наибольшее количество в литоральной зоне, где преобладают слабозаиленные и песчаные грунты. Эти биотопы обычно заселены личинками хирономид из сем. *Orthoclaadiinae*.

Очевидно, что более продуктивны водоемы Ямала те, у которых меньше площадь промерзающих участков. Судя по данным В. Н. Грезе (1947, 1957), в оз. Таймыр промерзанию подвергаются огромные площади, большинство форм хирономид в зимний период входит в состав пагона.

В. Н. Грезе (1947) утверждает, что 90—95% их выдерживает 8-месячное промерзание и оживает весной, но медленно растет. Это одно из существенных приспособлений личинок хирономид к выживаемости в суровых условиях Арктики, характеризующее их как ценную составную часть кормовой базы арктических водоемов. То же относится и к водоемам Ямала.

Наличие в зоопланктоне ямальских водоемов *Bosminopsis zernowi* (Верещагин, 1913), который не встречается в Таймырском озере (В. Н. Грезе, 1957), очевидно, можно связать с большей проточностью озер Ямала. В Таймырском озере отсутствует также рачок *Holopedium gibberum* (В. Н. Грезе, 1957), широко распространенный в водоемах Ямала (Decksbach, 1927). Это характеризует последние как слабоминерализованные, с невысоким содержанием кальция, с нейтральной или слабокислой активной реакцией. Не указанный среди гидрофауны Таймыра морской таракан обитает, по данным Д. Л. Венглинского, в водоемах Ямала. Здесь же, как уже указывалось, обитает целый ряд потамофилов, характерных для Енисея (И. И. Грезе, 1957), Лены (Вершинин, 1964), Чульчи (Круглова, 1950).

При оценке экологического спектра хирономид, найденных в пище сиговых озер Ямала, можно отметить, что в основном этот комплекс складывается реофильными формами, обитающими в реках и холодноводных озерах (см. табл. 2). К ним можно отнести *Orthocladus potamophilus*, *Orthocladinae gen? l. karelica*, *Syndiamesa orientalis*, *Sergentia gr. longiventris*.

Первый отнесен Н. В. Вершининым (1963) к представителям литореофильного и псаммопелофильного комплексов Норильских озер. Во вторую группу войдут более широко распространенные в реках и озерах формы: *Protanyrus*, *Orthocladus fontinalis*. К третьей группе можно отнести формы, широко распространенные в различных водоемах: *Tanytarsus pedicelliferus*, *Tendipes*, f.l. *thummi*, T.f.l. *bathophilus*, *Cricotopus algarum*, *Procladius*.

Достаточно полный список хирономид оз. Таймыр (И. И. Грезе, 1953), полученный на основании обработки около 233 проб бентоса, содержит 18 личиночных форм хирономид. Мы определили из кишечников сигов 14 личиночных форм хирономид¹:

ПОДСЕМ. TENDIPEDINAE

- Tanytarsus pedicelliferus* Birula
T. sp.
Tendipes f.l. *thummi* Kieff.
T.f.l. *bathophilus* Kieff.
Limnochironomus sp.
Sergentia gr. longiventris Kieff.

ПОДСЕМ. ORTHOCLADIINAE

- Protanyrus* Kieff.
Syndiamesa orientalis Tschernovskij
Cricotopus gr. algarum Kieff.
Orthocladinae gen? l. karelica Tschernovskij
Orthocladus fontinalis Tschernovskij
O. potamophilus Tschernovskij

ПОДСЕМ. PELOPIINAE

- Procladius* Skuze
P. ferrugineus Kieff.

¹ Личинки взяты из желудка пыжьяна и чира.

Поэтому даже этот небольшой материал по хирономидам водоемов Ямала, где в пробах вообще отсутствуют представители рода *Cryptochironomus*, указанные для водоемов Обь-Иртышского бассейна (Иоффе, 1947), Обской губы (Лещинская, 1962), Таймырского озера (И. И. Грезе, 1953), представляет интерес и имеет значение как введение к изучению хирономид озер этого интересного региона.

ЛИТЕРАТУРА

- Венглинский Д. Л. Результаты рыбохозяйственного обследования озер систем Ней-То и Ямбу-То Ямальского района Тюменской области. Отчет, рукопись. Ин-т биологии УФАИ СССР, Свердловск, 1965.
Верещагин Г. Ю. Планктон водоемов полуострова Ямала (*Cladocera*). Ежегод. зоол. музея АН, 1913, т. 18, № 2.
Вершинин Н. В. Норильские озера и их донная фауна.— Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1963, т. 13.
Вершинин Н. В. Особенности формирования донной фауны Нижней Лены и ее придаточной системы.— Труды Сиб. отд. ГосНИОРХ, 1964, т. 8.
Воронков Н. В. Планктон водоемов полуострова Ямала (колодратки).— Ежегод. зоол. музея АН, 1911, т. 14, № 2.
Грандильевская-Дексбах М. Л. Особенности формирования донной фауны Ириклинского водохранилища (на р. Урал).— Вопросы гидробиологии. Тезисы докладов I съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. М., «Наука», 1965.
Грезе В. Н. Анабиоз зообентоса Таймырского озера.— Зоол. ж., 1947, т. 24, вып. 1.
Грезе В. Н. Основные черты гидробиологии озера Таймыр.— Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8.
Грезе И. И. Личинки тендипедид Таймырского озера.— Труды Иркутск. гос. ун-та, 1953, т. 7, вып. 1-2.
Грезе И. И. Питание рыб Таймырского озера.— Труды Иркутск. гос. ун-та, 1953а, т. 7, вып. 1-2.
Грезе И. И. Личинки тендипедид р. Енисея.— Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8.
Житков Б. М. Полуостров Ямал. СПб, 1913.
Зверева О. С. Личинки тендипедид (хирономид) равнинных рек Европейского севера СССР.— Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1953, т. 5.
Иоффе Ц. И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение.— Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз., 1947, т. 25, вып. 1.
Круглова В. М. Личинки тендипедид бассейна реки Чульчи.— Труды Томск. гос. ун-та им. В. В. Куйбышева. Томск, 1950.
Круглова В. М. Личинки тендипедид водоемов Томской области.— Труды Томск. гос. ун-та им. В. В. Куйбышева. Томск, 1951.
Лещинская А. С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб.— Труды Салехард. стац., 1962, вып. 2.
Линевич А. А. К биологии комаров семейства Tendipedidae оз. Байкал.— Труды Лимнолог. ин-та СО АН СССР, т. 1 (XXI), ч. II. М.— Л., 1963.
Мионова Н. Я. Лимнологическая характеристика некоторых озер Полярного Урала.— Накопление вещества в озерах. М., 1964 (Ин-т географии АН СССР).
Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1949.
Decksbach N. K. *Holopedium gibberum* im eupopäischen Teile der USSR und auf der Halbinsel Jalma.— Archiv für Hydrobiologie, 1927, Bd 28, S. 596—619.
Thienemann A. Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. Stuttgart, 1954.

УДК 597

И. Н. БРУСЫНИНА

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ РЫБ

Работа по изучению возрастной изменчивости абсолютного и относительного веса внутренних органов рыб проводилась в июле — августе 1964 г. в бассейне оз. Ярро-То (п-ов Ямал). Всего исследовано было 305 особей различных видов рыб: пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) — 118 экз.; сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) — 100 экз.; муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) — 39 экз.; щуки *Esox lucius* (Linne) — 48 экз. Рыбу для анализа брали из неводных и сетных уловов, вскрытие исследуемых особей производилось тотчас после вылова. Абсолютный вес органов рыб выражен в граммах, относительный — в промиллях (отношение веса того или иного органа в миллиграммах к общему весу тела в граммах).

Обработка результатов наших исследований показала, что у особей пеляди, пыжьяна, муксуна и щуки с возрастом и увеличением веса тела увеличивается абсолютный и снижается относительный вес мозга (табл. 1—4). Это указывает на то, что нарастание веса мозга происходит медленнее по сравнению с увеличением веса тела рыб.

Результаты наших наблюдений в основном совпадают с данными Л. А. Добринской (1965). Между тем при сравнении показателей относительного веса мозга одновозрастных особей пыжьяна из оз. Ярро-То и из р. Оби обнаружены резкие различия. В возрасте 4+ лет относительный вес у ярротинского пыжьяна составлял 1,5, у обского 0,9‰ (M diff. = 6,3); у рыб в возрасте 5+ лет эти показатели достигали соответственно 1,2 и 0,8‰, а в возрасте 6+ лет 1,1 и 0,7‰ (M diff. = 5,0). Как видим, мозг у ярротинского пыжьяна крупнее, чем у обского, хотя вес сравниваемых одновозрастных рыб обеих популяций был примерно одинаков.

Отдельные особи ярротинского пыжьяна в пределах одной возрастной группы резко отличались от остальных рыб большими показателями общего веса тела, в то время как индекс мозга у них неизменно оказывался намного ниже средней его величины, характерной для данной возрастной группы в целом. Это дает основание предполагать, что при более благоприятных условиях существования у пыжьяна из оз. Ярро-То возможно увеличение веса тела.

Сопоставление данных по весу сердца у разновозрастных особей всех четырех видов рыб показало, что с возрастом наблюдается увеличение абсолютного веса. Закономерного же снижения относительного веса серд-

Таблица 1

Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов пеляди (сырок) оз. Ярро-То

Показатели	Возраст								
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Длина, см (по Смитту)	16,8	23,6	26,8	29,3	31,5	34,4	35,4	40,6	
Вес тела, г	61	213	302	371	441	609	648	968	
Вес мозга	абс., г относит.	0,24 1,3±0,12	0,27 0,9±0,01	0,34 1,0±0,09	0,40 1,0±0,06	0,44 0,8±0,04	0,48 0,8±0,08	0,5 0,5±0,03	
Вес глаза	абс., г относит.	0,54 3,1±0,24	0,73 2,5±0,16	0,97 2,8±0,23	1,13 2,9±0,24	1,30 2,3±0,1	1,37 2,2±0,18	1,67 1,6±0,05	
Вес сердца	абс., г относит.	0,19 1,1±0,11	0,23 0,8±0,01	0,34 1,0±0,07	0,39 0,9±0,05	0,52 0,9±0,03	0,56 0,8±0,06	0,95 0,9±0,08	
Вес печени	абс., г относит.	1,66 8,1±0,5	1,86 6,1±0,7	4,00 10,4±1,0	4,64 10,6±0,8	6,43 10,9±0,6	6,35 9,2±1,0	12,3 11,5±1,9	
Вес почек	абс., г относит.	1,44 7,2±0,6	2,09 7,0±0,5	2,73 7,4±0,4	3,48 8,2±0,4	4,02 6,9±0,2	4,53 6,9±0,65	7,6 6,8±0,8	
Колич. экз.	21	24	12	15	17	19	7	3	

Таблица 2

Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов пыжьяна в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст							
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Длина, см (по Смитту) . . .	25,9	25,7	29,2	31,3	33,9	34,8	37,1	
Вес тела, г . . .	236	266	388	425	534	605	758	
Вес мозга	абс., г относит.	0,315 1,6±0,27	0,322 1,5±0,09	0,39 1,2±0,27	0,44 1,1±0,07	0,46 1,0±0,1	0,45 0,8±0,11	0,5 0,7±0,08
Вес глаза	абс., г относит.	0,58 2,8±0,27	0,63 2,8±0,17	0,77 2,3±0,17	0,96 2,5±0,1	1,01 2,0±0,14	1,16 2,0±0,2	1,16 1,6±0,13
Вес сердца	абс., г относит.	0,13 0,6±0,03	0,13 0,6±0,05	0,22 0,6±0,03	0,25 0,6±0,04	0,27 0,5±0,03	0,29 0,5±0,04	0,35 0,0±0,05
Вес печени	абс., г относит.	2,1 8,4±0,84	1,67 7,2±0,29	3,45 8,4±0,46	3,51 9,2±0,5	5,53 10,4±0,69	5,75 9,5±0,9	6,99 9,6±1,99
Вес почек	абс., г относит.	1,60 6,4±0,53	1,30 5,8±0,33	2,67 6,1±0,4	2,43 5,9±0,3	3,26 6,2±0,39	3,49 5,9±0,5	3,89 5,1±0,53
Колич. экз.		9	28	14	22	17	6	4

ца с возрастом у этих рыб не происходит. Причем у пыжьяна в возрасте от 3+ до 7+ лет он оставался без изменений при небольшом его снижении у особей двух последующих возрастных групп, т. е. рост сердца соответствовал росту всего организма в целом. Подобные сведения были получены и Л. А. Добринской (1965) при анализе материалов по интерьерным показателям ряпушки и ерша Обской губы. О других результатах сообщала А. М. Божко (1957, 1962): у исследованных ею особей окуня, щуки и плотвы по мере роста относительный вес сердца уменьшался.

Сравнение величины индексов сердца пыжьяна из обследованного нами оз. Ярро-То и р. Оби (см. Добринская, 1965) позволило выявить наличие достоверных различий у особей рыб, имевших одинаковый возраст и общий вес тела (табл. 5). Эти различия, видимо, объясняются какими-то определенными экологическими условиями, в которых находятся данные популяции рыб.

Абсолютный вес глаза у исследованных нами видов увеличивается с возрастом и с увеличением веса тела. Относительный вес глаза пыжьяна, муксуна и щуки с возрастом закономерно снижается кроме сырца, у которого строгой закономерности в этом не обнаруживается (см. табл. 1—4).

Сравнение индексов глаза ярротинского пыжьяна с обским (Добринская, 1965) показало, что достоверные различия ($M \text{ diff.} = 3,9$) есть у шестилеток (5+ лет). У особей остальных сравниваемых возрастных групп индексы мало чем отличаются друг от друга (см. табл. 5).

У муксуна, щуки, пеляди и пыжьяна увеличивается с возрастом и абсолютный вес печени. Относительный вес ее с возрастом и увеличением размеров тела изменяется мало, закономерно снижения или повышения индекса печени не наблюдается. У муксуна индекс печени остается без изменения почти во всех исследуемых возрастных группах (см. таб. 1—4).

При сравнении индекса печени пыжьяна из оз. Ярро-То и из р. Оби также обнаружены существенные различия (см. табл. 5). По исследова-

Таблица 3

Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов муксуна в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст				
	8+	9+	10+	12+	
Длина, см (по Смитту)	38	43	44	49	
Вес тела, г	680	955	1106	1662	
Вес мозга	абс., г относит.	0,51 0,8±0,04	0,67 0,7±0,04	0,64 0,6±0,03	0,61 0,4±0,04
Вес глаза	абс., г относит.	1,47 2,3±0,11	1,70 1,8±0,1	1,76 1,6±0,11	1,99 1,2±0,08
Вес сердца	абс., г относит.	0,41 0,6±0,02	0,59 0,6±0,02	0,63 0,5±0,03	1,06 0,6±0,06
Вес печени	абс., г относит.	5,94 8,8±0,43	8,41 8,9±0,58	9,96 8,9±0,39	15,36 9,1±0,53
Вес почек	абс., г относит.	5,04 7,0±0,41	7,71 8,2±0,4	8,69 7,5±0,61	12,53 7,3±0,61
Колич. экз.	15	10	9	5	

Таблица 4

Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов щуки в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст				
	2+	3+	4+	5+	
Длина тела, см (по Смитту)	26	31	38	42	
Вес тела, г	156	275	498	816	
Вес мозга	абс., г относит.	0,19 1,3±0,09	0,26 1,1±0,10	0,32 0,7±0,04	0,45 0,6±0,04
Вес глаза	абс., г относит.	0,50 3,6±0,21	0,65 2,5±0,13	1,01 2,1±0,09	1,48 1,9±0,14
Вес сердца	абс., г относит.	0,17 1,2±0,07	0,34 1,2±0,19	0,40 0,8±0,04	0,70 0,9±0,08
Вес печени	абс., г относит.	2,00 12,5±0,60	3,53 12,3±0,54	7,00 13,7±0,97	9,79 11,9±0,76
Вес почек	абс., г относит.	1,59 11,3±0,67	2,55 9,2±0,32	5,06 10,1±0,44	7,0 9,0±0,59
Колич. экз.	16	14	10	8	

ниям Л. А. Добринской (1965), относительный вес печени обского пыжьяна с возрастом увеличивается. То же отмечает А. М. Божко (1962) у окуня, щуки и мальков лосося. Печень является одним из важнейших внутренних органов, своеобразным «энергетическим депо» организма. Очевид-

Таблица 2
Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов пыжьяна в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст						
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Длина, см (по Смитту) . . .	25,9	25,7	29,2	31,3	33,9	34,8	37,1
Вес тела, г . . .	236	266	388	425	534	605	758
Вес мозга	абс., г 0,315	0,322	0,39	0,44	0,46	0,45	0,5
	относит.	1,6±0,27	1,5±0,09	1,2±0,27	1,1±0,07	1,0±0,1	0,8±0,11
Вес глаза	абс., г 0,58	0,63	0,77	0,96	1,01	1,16	1,16
	относит.	2,8±0,27	2,8±0,17	2,3±0,17	2,5±0,1	2,0±0,14	2,0±0,2
Вес сердца	абс., г 0,13	0,13	0,22	0,25	0,27	0,29	0,35
	относит.	0,6±0,03	0,6±0,05	0,6±0,03	0,6±0,04	0,5±0,03	0,5±0,04
Вес печени	абс., г 2,1	1,67	3,45	3,51	5,53	5,75	6,99
	относит.	8,4±0,84	7,2±0,29	8,4±0,46	9,2±0,5	10,4±0,69	9,5±0,9
Вес почек	абс., г 1,60	1,30	2,67	2,43	3,26	3,49	3,89
	относит.	6,4±0,53	5,8±0,33	6,1±0,4	5,9±0,3	6,2±0,39	5,9±0,5
Колич. экз.	9	28	14	22	17	6	4

ца с возрастом у этих рыб не происходит. Причем у пыжьяна в возрасте от 3+ до 7+ лет он оставался без изменений при небольшом его снижении у особей двух последующих возрастных групп, т. е. рост сердца соответствовал росту всего организма в целом. Подобные сведения были получены и Л. А. Добринской (1965) при анализе материалов по интерьерным показателям ряпушки и ерша Обской губы. О других результатах сообщала А. М. Божко (1957, 1962): у исследованных ею особей окуня, щуки и плотвы по мере роста относительный вес сердца уменьшался.

Сравнение величины индексов сердца пыжьяна из обследованного нами оз. Ярро-То и р. Оби (см. Добринская, 1965) позволило выявить наличие достоверных различий у особей рыб, имевших одинаковый возраст и общий вес тела (табл. 5). Эти различия, видимо, объясняются какими-то определенными экологическими условиями, в которых находятся данные популяции рыб.

Абсолютный вес глаза у исследованных нами видов увеличивается с возрастом и с увеличением веса тела. Относительный вес глаза пыжьяна, муксуна и щуки с возрастом закономерно снижается кроме сырка, у которого строгой закономерности в этом не обнаруживается (см. табл. 1—4).

Сравнение индексов глаза ярротинского пыжьяна с обским (Добринская, 1965) показало, что достоверные различия ($M \text{ diff.} = 3,9$) есть у шестилеток (5+ лет). У особей остальных сравниваемых возрастных групп индексы мало чем отличаются друг от друга (см. табл. 5).

У муксуна, щуки, пеляди и пыжьяна увеличивается с возрастом и абсолютный вес печени. Относительный вес ее с возрастом и увеличением размеров тела изменяется мало, закономерного снижения или повышения индекса печени не наблюдается. У муксуна индекс печени остается без изменения почти во всех исследуемых возрастных группах (см. таб. 1—4).

При сравнении индекса печени пыжьяна из оз. Ярро-То и из р. Оби также обнаружены существенные различия (см. табл. 5). По исследова-

Таблица 3
Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов муксуна в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст				
	8+	9+	10+	12+	
Длина, см (по Смитту)	38	43	44	49	
Вес тела, г	680	955	1106	1662	
Вес мозга	абс., г	0,51	0,67	0,64	0,61
	относит.	0,8±0,04	0,7±0,04	0,6±0,03	0,4±0,04
Вес глаза	абс., г	1,47	1,70	1,76	1,99
	относит.	2,3±0,11	1,8±0,1	1,6±0,11	1,2±0,08
Вес сердца	абс., г	0,41	0,59	0,63	1,06
	относит.	0,6±0,02	0,6±0,02	0,5±0,03	0,6±0,06
Вес печени	абс., г	5,94	8,41	9,96	15,36
	относит.	8,8±0,43	8,9±0,58	8,9±0,39	9,1±0,53
Вес почек	абс., г	5,04	7,71	8,69	12,53
	относит.	7,0±0,41	8,2±0,4	7,5±0,61	7,3±0,61
Колич. экз.	15	10	9	5	

Таблица 4

Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов щуки в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст				
	2+	3+	4+	5+	
Длина тела, см (по Смитту)	26	31	38	42	
Вес тела, г	156	275	498	816	
Вес мозга	абс., г	0,19	0,26	0,32	0,45
	относит.	1,3±0,09	1,1±0,10	0,7±0,04	0,6±0,04
Вес глаза	абс., г	0,50	0,65	1,01	1,48
	относит.	3,6±0,21	2,5±0,13	2,1±0,09	1,9±0,14
Вес сердца	абс., г	0,17	0,34	0,40	0,70
	относит.	1,2±0,07	1,2±0,19	0,8±0,04	0,9±0,08
Вес печени	абс., г	2,00	3,53	7,00	9,79
	относит.	12,5±0,60	12,3±0,54	13,7±0,97	11,9±0,76
Вес почек	абс., г	1,59	2,55	5,06	7,0
	относит.	11,3±0,67	9,2±0,32	10,1±0,44	9,0±0,59
Колич. экз.	16	14	10	8	

ниям Л. А. Добринской (1965), относительный вес печени обского пыжьяна с возрастом увеличивается. То же отмечает А. М. Божко (1962) у окуня, щуки и мальков лосося. Печень является одним из важнейших внутренних органов, своеобразным «энергетическим депо» организма. Очевид-

Таблица 2
Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов пыжьяна в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст							
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Длина, см (по Смитту) . . .	25,9	25,7	29,2	31,3	33,9	34,8	37,1	
Вес тела, г . . .	236	266	388	425	534	605	758	
Вес мозга	абс., г относит.	0,315 1,6±0,27	0,322 1,5±0,09	0,39 1,2±0,27	0,44 1,1±0,07	0,46 1,0±0,1	0,45 0,8±0,11	0,5 0,7±0,08
Вес глаза	абс., г относит.	0,58 2,8±0,27	0,63 2,8±0,17	0,77 2,3±0,17	0,96 2,5±0,1	1,01 2,0±0,14	1,16 2,0±0,2	1,16 1,6±0,13
Вес сердца	абс., г относит.	0,13 0,6±0,03	0,13 0,6±0,05	0,22 0,6±0,03	0,25 0,6±0,04	0,27 0,5±0,03	0,29 0,5±0,04	0,35 0,0±0,05
Вес печени	абс., г относит.	2,1 8,4±0,84	1,67 7,2±0,29	3,45 8,4±0,46	3,51 9,2±0,5	5,53 10,4±0,69	5,75 9,5±0,9	6,99 9,6±1,99
Вес почек	абс., г относит.	1,60 6,4±0,53	1,30 5,8±0,33	2,67 6,1±0,4	2,43 5,9±0,3	3,26 6,2±0,39	3,49 5,9±0,5	3,89 5,1±0,53
Колич. экз.		9	28	14	22	17	6	4

ца с возрастом у этих рыб не происходит. При этом у пыжьяна в возрасте от 3+ до 7+ лет он оставался без изменений при небольшом его снижении у особей двух последующих возрастных групп, т. е. рост сердца соответствовал росту всего организма в целом. Подобные сведения были получены и Л. А. Добринской (1965) при анализе материалов по интерьерным показателям ряпушки и ерша Обской губы. О других результатах сообщала А. М. Божко (1957, 1962): у исследованных ею особей окуня, щуки и плотвы по мере роста относительный вес сердца уменьшался.

Сравнение величины индексов сердца пыжьяна из обследованного нами оз. Ярро-То и р. Оби (см. Добринская, 1965) позволило выявить наличие достоверных различий у особей рыб, имевших одинаковый возраст и общий вес тела (табл. 5). Эти различия, видимо, объясняются какими-то определенными экологическими условиями, в которых находятся данные популяции рыб.

Абсолютный вес глаза у исследованных нами видов увеличивается с возрастом и с увеличением веса тела. Относительный вес глаза пыжьяна, муксуна и щуки с возрастом закономерно снижается кроме сырца, у которого строгой закономерности в этом не обнаруживается (см. табл. 1—4).

Сравнение индексов глаза ярротинского пыжьяна с обским (Добринская, 1965) показало, что достоверные различия ($M \text{ diff.} = 3,9$) есть у шестилеток (5+ лет). У особей остальных сравниваемых возрастных групп индексы мало чем отличаются друг от друга (см. табл. 5).

У муксуна, щуки, пеляди и пыжьяна увеличивается с возрастом и абсолютный вес печени. Относительный вес ее с возрастом и увеличением размеров тела изменяется мало, закономерно снижения или повышения индекса печени не наблюдается. У муксуна индекс печени остается без изменения почти во всех исследуемых возрастных группах (см. табл. 1—4).

При сравнении индекса печени пыжьяна из оз. Ярро-То и из р. Оби также обнаружены существенные различия (см. табл. 5). По исследова-

Таблица 3
Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов муксуна в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст				
	8+	9+	10+	12+	
Длина, см (по Смитту)	38	43	44	49	
Вес тела, г	680	955	1106	1662	
Вес мозга	абс., г относит.	0,51 0,8±0,04	0,67 0,7±0,04	0,64 0,6±0,03	0,61 0,4±0,04
Вес глаза	абс., г относит.	1,47 2,3±0,11	1,70 1,8±0,1	1,76 1,6±0,11	1,99 1,2±0,08
Вес сердца	абс., г относит.	0,41 0,6±0,02	0,59 0,6±0,02	0,63 0,5±0,03	1,06 0,6±0,06
Вес печени	абс., г относит.	5,94 8,8±0,43	8,41 8,9±0,58	9,96 8,9±0,39	15,36 9,1±0,53
Вес почек	абс., г относит.	5,04 7,0±0,41	7,71 8,2±0,4	8,69 7,5±0,61	12,53 7,3±0,61
Колич. экз.	15	10	9	5	

Таблица 4
Возрастные изменения абсолютного и относительного веса внутренних органов щуки в оз. Ярро-То

Показатели	Возраст				
	2+	3+	4+	5+	
Длина тела, см (по Смитту)	26	31	38	42	
Вес тела, г	156	275	498	816	
Вес мозга	абс., г относит.	0,19 1,3±0,09	0,26 1,1±0,10	0,32 0,7±0,04	0,45 0,6±0,04
Вес глаза	абс., г относит.	0,50 3,6±0,21	0,65 2,5±0,13	1,01 2,1±0,09	1,48 1,9±0,14
Вес сердца	абс., г относит.	0,17 1,2±0,07	0,34 1,2±0,19	0,40 0,8±0,04	0,70 0,9±0,08
Вес печени	абс., г относит.	2,00 12,5±0,60	3,53 12,3±0,54	7,00 13,7±0,97	9,79 11,9±0,76
Вес почек	абс., г относит.	1,59 11,3±0,67	2,55 9,2±0,32	5,06 10,1±0,44	7,0 9,0±0,59
Колич. экз.	16	14	10	8	

ниям Л. А. Добринской (1965), относительный вес печени обского пыжьяна с возрастом увеличивается. То же отмечает А. М. Божко (1962) у окуня, щуки и мальков лосося. Печень является одним из важнейших внутренних органов, своеобразным «энергетическим депо» организма. Очевид-

но, различия в относительном весе печени у рыб разных популяций обусловлены особенностями экологических условий их существования, физиологическим состоянием организма тех или иных особей в целом в

Таблица 5
Относительный вес внутренних органов сига-пыжьяна из различных водоемов по возрастным группам

Водоем	Показатели	Возраст		
		4+	5+	6+
Оз. Ярро-То р. Обь	Вес сердца M diff.	0,6	0,6	0,6
		1,0	1,0	0,9
		6,7	11,4	4,7
Оз. Ярро-То р. Обь	Вес глаза M diff.	2,8	2,3	2,5
		3,1	3,0	2,4
		1,43	3,9	0,7
Оз. Ярро-То р. Обь	Вес печени M diff.	7,2	8,4	9,2
		10,1	11,1	12,3
		4,3	4,3	3,3

относительный вес, но по мере роста животного он закономерно снижается, так что у взрослых животных относительный вес почек обычно пропорционален общему весу животного (Шварц, 1956).

В заключение еще раз отметим следующее. С возрастом у исследованных особей наблюдается закономерное увеличение абсолютного веса мозга, сердца, глаза, печени и почек. Относительный же вес большинства этих органов почти не меняется. Исключение составляют вес мозга и глаза, индексы которых с возрастом явно (достоверно) уменьшаются у всех изучавшихся нами видов рыб, кроме пеляди.

ЛИТЕРАТУРА

- Божко А. М. Морфолого-физиологические особенности развития рыба и шемаи.— Сборник научных работ студентов Карело-Финского ин-та, 1957, вып. 2.
Божко А. М. Возрастная, половая и эколого-физиологическая изменчивость внутренних органов рыб.— Гидробиологические исследования, 1962, т. 3 (Тарту).
Добринская Л. А. Возрастные изменения относительного веса внутренних органов рыб.— Зоол. ж., 1965, вып. 1.
Шварц С. С. К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., т. 35, вып. 6.

период важнейших жизненных этапов (рост, размножение и т. п.).

Абсолютный вес почек муксуна, пыжьяна, пеляди и щуки с возрастом увеличивается. Наибольший относительный вес почек имеют молодые особи. В дальнейшем, с увеличением размеров тела и с возрастом, индекс почек исследуемых видов изменяется мало, т. е. нарастающие массы почек идет почти пропорционально нарастанию массы тела (см. табл. 1—4).

Развитие почек рыб, видимо, отличается от развития почек млекопитающих, у которых новорожденные имеют наибольший

УДК 597

А. С. ЯКОВЛЕВА

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧИРА (ЩОКУРА) ВОДОЕМОВ ЯМАЛА И ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Проведение сравнительного анализа животных, в частности рыб, различных популяций по морфологическим признакам возможно лишь в том случае, если индивидуальная изменчивость этих признаков не будет затушевывать их межпопуляционные отличия. Необходимость рассмотрения диапазона индивидуальной изменчивости изучаемых признаков исходит из факта существования морфологического разнообразия особей, составляющих популяцию. Рассмотрение ее должно предшествовать анализу отличий популяций. Кроме того, в настоящее время установлено, что в основе индивидуальной изменчивости лежит генетическая разнородность популяции, которая выражается определенной степенью видимой морфологической изменчивости (Майр, 1947). Эта разнородность определяет способность противостоять неблагоприятному сочетанию внешних факторов, приспособительно реагировать на изменение внешней среды, что и выражается в варьировании признаков. Все это говорит о том, что изучение размаха и закономерностей индивидуальной изменчивости имеет самостоятельное значение для понимания природы приспособляемости популяций к условиям среды.

Накопление данных по степени вариабельности морфологических признаков у рыб вообще представляет немалый интерес, поэтому поставлена задача выяснения диапазона индивидуальной изменчивости ряда признаков, применяемых в систематике рыб, и некоторых интерьерных признаков чира озер Ямала и Полярного Урала. Всего исследовано 376 особей по интерьерным признакам и 402 по признакам, применяемых в систематике.

В качестве основного критерия степени изменчивости морфологических признаков рыб нами был использован коэффициент вариации ($C = \frac{\sigma \cdot 100}{M}$) — процентное отношение среднего квадратического отклонения к средней величине того или иного признака. Коэффициент вариации (C) дает возможность сравнивать изменчивость различных признаков у различных животных.

Индивидуальная изменчивость экстерьерных признаков

Литературные данные, характеризующие индивидуальную изменчивость некоторых морфологических признаков разных видов рыб (табл. 1),

показывают, что значения коэффициентов вариации относительно невелики. Так, меристические признаки (количество жаберных тычинок, количество чешуй в боковой линии, количество ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках) обнаруживают изменчивость в пределах 1,6—10,4% у ельца — *Leuciscus leuciscus balcalensis* (Кафанова, 1952), леща — *Abramis brama* (Попова, 1952), плотвы — *Rutilus rutilus* (L.) и окуня — *Perca fluviatilis* (Беляева, 1946). Значение коэффициентов вариации пластических признаков (длина головы, наибольшая и наименьшая высота тела, наибольшая и наименьшая высота головы, продольный диаметр глаза и длина верхней челюсти, %) у этих видов рыб и у щуки — *Esox lucius* L. (Максунев, 1961) колеблется от 1,6 до 10,5%. Анализ наших данных (табл. 2) показывает, что соответствующие признаки у чира имеют индивидуальную изменчивость, сходную с изменчивостью, наблюдающейся у других рыб.

Рыбы в отличие от других позвоночных обладают высокой пластичностью и приспособляемостью к различным условиям обитания. Поэтому интересно провести сравнение индивидуальной изменчивости рыб и высших позвоночных животных.

Таблица 1
Величина коэффициента вариации некоторых морфологических признаков рыб

Признаки	Щука (Максунев, 1961)	Елец (Кафанова, 1952)	Лещ (Попова, 1952)	Плотва, окунь (Беляева, 1946)	
Длина тела	18,6	6,2	6,5	18,7	24,8
Колич. жаберных тычинок	—	10,4	3,3	—	6,3
Колич. чешуй в II	—	4,2	1,6	2,7	—
Колич. лучей в Д	—	—	3,7	3,3	—
Колич. лучей в А	—	5,4	4,6	4,7	—
В % длины тела					
длина головы	4,0	6,8	—	6,0	4,3
наибольшая высота тела	10,5	8,9	2,9	6,4	5,7
наименьшая высота тела	9,2	8,5	9,1	—	4,8
В % длины головы					
наибольшая высота головы	—	4,6	2,1	5,7	6,1
наименьшая высота головы	—	4,3	1,6	—	6,7
продольный диаметр глаза	10,0	8,8	4,7	8,1	10,7
длина верхней челюсти	—	—	—	—	7,9
Колич. экз.	103	53	100	30	30

Для сравнения изменчивости исследованных признаков, которые обычно используются в систематике рыб, с изменчивостью морфологических признаков наземных позвоночных приведем несколько примеров¹, показывающих степень индивидуальной изменчивости для некоторых из них. У представителей рода *Leptodeira* (рептилии) *S* для отношения длины хвоста к длине тела колеблется в пределах 1,9—13,54% (Duellman, 1958). У хищных птиц Каттингер (Kattlinger, 1929) нашел, что соотношения отдельных элементов в скелете крыла и ног в очень малой степени подвержены индивидуальным колебаниям. По Лэку (1949), у птиц *S* длины крыла 1,1—2,4%; длины клюва 4,0—7,7%. Изменчивость экстерьерных

¹ В примерах приводятся и абсолютные и относительные показатели. Следует иметь в виду, что изменчивость абсолютных показателей должна быть несколько больше, чем относительных.

Таблица 2

Коэффициент вариации морфологических признаков чира ($S \pm m_s$) в водоемах

Признаки	Ягро-То					Пяско-То					Пожур-То				
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	16+
Длина тела, по Смитту	4,9±0,8	5,1±0,4	9,3±1,1	6,1±0,8	6,6±0,7	7,3±1,2	10,4±2,4	4,2±1,1	3,7±0,6	6,7±1,6	3,5±0,8	4,0±0,9	4,6±0,8	4,0±0,9	4,0±0,9
Колич. жаберных тычинок	3,6±0,5	3,1±0,3	5,1±0,6	4,9±0,6	4,3±0,5	3,8±0,6	3,1±0,7	5,1±1,3	5,5±1,0	4,8±1,1	4,8±1,1	5,6±1,3	5,6±1,3	5,6±1,3	5,6±1,3
Колич. чешуй в II	3,0±0,4	3,5±0,3	2,5±0,3	4,0±0,5	3,6±0,4	3,4±0,5	4,7±1,1	4,4±1,1	2,9±0,6	6,0±1,4	6,0±1,4	6,0±1,4	6,0±1,4	6,0±1,4	6,0±1,4
Колич. ветвистых лучей в Д	6,0±0,9	6,2±0,5	5,3±0,6	7,1±0,9	5,7±0,6	6,3±0,7	7,2±1,7	4,7±1,2	6,5±1,1	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8
Колич. ветвистых лучей в А	5,7±0,9	5,4±0,4	6,0±0,7	4,3±0,5	5,7±0,6	5,4±0,7	4,5±1,0	7,7±2,0	6,2±1,1	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8
В % длины тела															
длина головы	2,7±0,4	3,1±0,3	2,1±0,2	2,6±0,3	3,2±0,3	2,7±0,4	5,7±1,3	2,9±0,7	4,1±0,4	3,5±0,8	3,5±0,8	3,5±0,8	3,5±0,8	3,5±0,8	3,5±0,8
наибольшая высота тела	4,6±0,7	5,6±0,6	4,6±0,6	4,6±0,6	5,9±0,7	6,4±1,1	5,5±1,3	3,2±0,8	4,8±0,5	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6
наименьшая высота тела	4,9±0,8	4,1±0,4	3,9±0,5	3,3±0,4	5,1±0,5	3,5±0,5	5,0±1,1	3,5±0,9	6,0±1,1	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8
В % длины головы															
наибольшая высота головы	4,4±0,7	5,2±0,4	4,1±0,5	4,8±0,6	5,9±0,7	6,8±1,1	4,0±0,9	2,9±0,7	4,8±0,5	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6
наименьшая высота головы	5,9±0,9	10,4±0,8	6,2±0,8	7,2±0,9	5,9±0,7	4,8±0,8	9,5±2,2	3,6±0,9	4,8±0,5	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6	6,7±1,6
продольный диаметр глаза	4,7±0,7	5,9±0,4	6,3±0,8	6,0±0,7	7,2±0,8	6,8±1,1	4,8±0,9	2,7±0,7	6,0±1,1	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8
длина верхней челюсти	5,2±0,8	1,2±0,1	5,4±0,6	7,0±0,9	6,4±0,7	5,9±1,0	4,8±1,1	3,7±1,0	6,0±1,1	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8	7,9±1,8
В % длины тела															
длина кишечника	7,3±1,1	5,6±0,4	4,3±0,5	6,5±0,8	6,3±0,7	7,3±1,2	12,35±2,9	4,4±0,8	3,6±0,9	4,4±0,8	4,4±0,8	4,4±0,8	4,4±0,8	4,4±0,8	4,4±0,8
Колич. экз.	20	75	31	27	36	17	9	7	42	14	12	18	18	18	18

признаков, используемых в систематике у некоторых видов трясогузок, выражается коэффициентом вариации от 1 до 21% (Береговой, 1962). Коэффициенты вариации крыла, хвоста и клюва, полученные при изучении зимородка (*Halcyon chloris pealei* Finsch et Hartlaub) о. Ту-туила (архипелаг Самоа), достигают 4,54% (Майр, 1956).

Представление о степени варьирования признаков у млекопитающих можно получить из следующих данных. В. И. Цалкин (1947) приводит ряд коэффициентов вариации абсолютных размеров черепов взрослых особей кабарги. Из приведенных им данных видно, что *S* для различных краниологических признаков различны: от 1,4% (кондилобазальная длина черепа алтайской кабарги) до 32,7% (длина свободного отростка носовых костей верхоянской кабарги). В. Н. Павлиным (1950) получены данные для уральского крота, показывающие колебания коэффициента вариации от 1,8 до 3,4% — для таких признаков, как основная длина черепа, длина верхнего зубного ряда, длина задней ступни и т. д. Коэффициенты варьирования краниологических признаков песца меняются от 2,5 до 6,1% (Смирнов, 1962). У северного оленя (Сегаль, 1964) изменчивость морфологических признаков (высота локтя, высота груди, длина головы, ширина головы и т. д.) представлена коэффициентами вариации в пределах 3,0—8,1%.

Приведенных данных достаточно, чтобы составить себе представление о размахе изменчивости важнейших систематических признаков у позвоночных животных и говорить о том, что индивидуальная изменчивость морфологических признаков, используемых в систематике, у наземных позвоночных и у рыб существенно не отличается. Подтверждением могут служить данные, характеризующие индивидуальную изменчивость морфологических показателей чира, а также весовых и линейных размеров тела, представленные нами ранее (см. табл. 2). Изменчивость линейных размеров тела чира из обследованных озер в различных возрастных группах наблюдается в пределах от 2,7 до 11,4%, а веса тела — от 12,3 до 45,2%, т. е. изменчивость в последнем случае значительно выше. Еще И. И. Шмальгаузен (1935) подчеркивал, что, несмотря на формальную сравнимость всех коэффициентов вариации, изменчивость весовых и объемных величин всегда выше изменчивости линейных величин.

Степень варьирования размеров и веса тела чира из разных озер различна. Наибольшая она у чира из оз. Ворча-То (для размеров тела 3,7—11,4%, для веса тела 12,3—45,2%), наименьшая у чира из оз. Ярро-То (4,9—7,3% для размеров тела), а также у чира из оз. Полкур-То (19,1—22,5% для веса тела).

Для рыб всех обследованных озер характерно различное изменение вариационности размеров тела и общего веса тела с возрастом. У чира из трех популяций (озера Ярро-То, Ворча-То и Полкур-То) по рассматриваемым показателям закономерных изменений не обнаруживается, а у чира из оз. Пайхо-То индивидуальная изменчивость этих показателей с возрастом уменьшается (см. табл. 2).

У одновозрастных рыб, обитающих в разных водоемах, изменчивость линейных размеров и веса тела также различна (см. табл. 2 и 3). Коэффициенты вариации линейных размеров тела и признаков, применяемых в систематике рыб, сходны по величине. Пластические признаки обнаруживают изменчивость в пределах 2,0—13,3% для всех озер, меристические имеют коэффициенты вариации 2—8,9%. Очевидно, признаки пластические и меристические до некоторой степени равноценны при изучении популяционной изменчивости.

На величину изменчивости признаков организма значительное влия-

ние оказывает характер его размерности. Судя по коэффициентам вариации пластических признаков у рыб старшевозрастных групп (5+—8+ лет), материал по которым имеется из всех четырех озер, наибольшие значения *S* свойственны особям из озер Пайхо-То и Полкур-То. Чир из этих озер по линейным размерам значительно крупнее по сравнению с такими же возрастными группами из двух других озер. Например, группа 7+-летних особей в каждом из водоемов имеет следующие линейные размеры: Ворча-То — 45,3, Ярро-То — 46,1, Пайхо-То — 50,9, Полкур-То — 53,0 см. Кроме того, значения коэффициентов вариации для чира из озер Ворча-То и Ярро-То по таким морфологическим признакам, как длина головы, ее наименьшая и наибольшая высота, диаметр глаза и наибольшая высота тела, фактически двукратно по отношению к значениям *S* этих же признаков у рыб предыдущих двух популяций (см. табл. 2).

Хорошо известно, что величина изменчивости одних и тех же признаков сильно колеблется у разных поколений, что подтверждается и на нашем материале из оз. Ворча-То: довольно значительные колебания ее величин имеются по таким признакам, как наименьшая высота головы, продольный диаметр глаза и количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Столь же изменчивы длина тела рыб этой популяции у особей в возрасте от 3+ до 5+ лет, а также ряд морфологических признаков рыб старшевозрастных групп из оз. Пайхо-То (см. табл. 2).

Индивидуальная изменчивость меристических признаков, а также продольного диаметра глаза у разновозрастных групп в популяциях из озер Ярро-То и Ворча-То приведена в диаграммах (рис. 1), наглядно показывающих, что коэффициенты вариации у поколений разных лет различны.

При рассмотрении коэффициен-

Таблица 3

Коэффициент вариации интерьерных признаков чира (*S+π_c*) в водоемах

Признаки	Ярро-То					Ворча-То						
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Вес тела	26,4±4,4	21,7±1,7	32,9±4,2	20,3±2,7	18,7±2,2	25,7±4,5	45,2±6,2	15,5±1,7	28,2±4,4	18,4±2,5	12,3±1,3	13,2±2,2
Индекс мозга	34,1±5,6	26,3±2,9	22,7±2,0	17,0±2,3	20,8±2,4	25,6±4,5	20,3±2,8	17,8±1,9	29,1±4,6	16,1±2,1	19,9±2,1	14,8±2,4
Индекс сердца	22,9±3,8	27,0±2,2	16,3±2,1	19,4±2,6	22,4±1,6	31,8±5,6	27,7±3,8	24,7±2,7	20,2±3,2	22,6±3,0	15,6±1,7	15,0±2,5
Индекс печени	16,7±2,7	26,7±2,1	23,3±3,0	23,9±3,2	38,5±4,5	38,8±6,8	29,2±4,0	27,0±2,9	30,7±4,8	40,1±5,4	30,5±3,2	22,6±3,7
Индекс почек	14,1±2,3	20,7±1,6	20,2±2,6	32,2±4,3	23,9±2,8	24,9±4,4	19,6±2,7	8,8±0,9	13,2±2,8	11,2±1,5	13,8±1,5	8,3±1,3
Индекс глаза	22,3±3,7	17,1±1,4	16,9±2,1	28,2±3,8	19,8±2,3	22,4±3,9	20,8±2,8	14,4±1,5	14,6±2,3	14,7±2,0	15,1±1,6	12,0±2,0
Коллич. экз.	18	75	30	27	35	16	26	41	20	27	43	18

тов вариации некоторых признаков у особей разных возрастных групп внутри популяций рыб из озер Ярро-То и Пайхо-То обнаружен интересный факт: при переходе от одной группы к другой, более старшей по возрасту (в первом случае от 2+ до 3+, во втором — от 6+ до 7+ лет), заметно значительное уменьшение величины коэффициента вариации длины верхней челюсти и резкое увеличение степени изменчивости наименьшей высоты головы при относительной стабильности величины C во всех других возрастных группах (см. табл. 2). Ясно, что в популяциях изменчивость всех признаков у рыб в

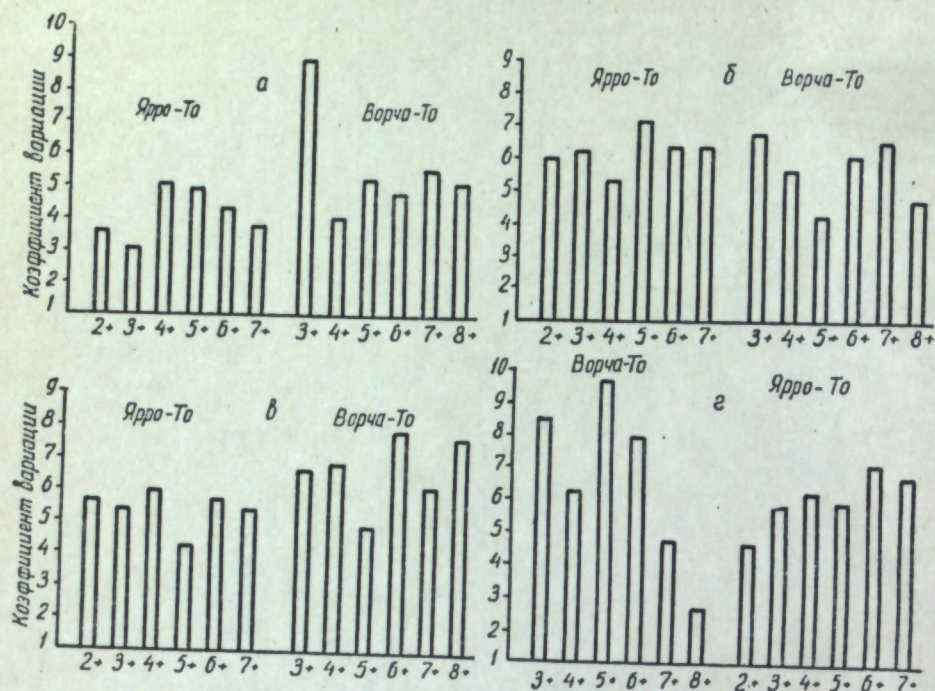


Рис. 1. Индивидуальная изменчивость у разновозрастных групп: а — количества жаберных тычинок; б — количества ветвистых лучей в спинном плавнике; в — то же, в анальном плавнике; г — продольного диаметра глаза.

каждый момент находится во взаимосогласованном состоянии (в основе такого положения лежат, вероятно, явления типа корреляционных плед — см. П. В. Терентьев, 1959). Величина изменчивости каждого признака связана с изменением величины изменчивости других, функционально далеких, признаков (Яблоков, 1965). В данном случае ряды изменчивости рассматриваемых признаков, сходные во всех других возрастных группах, только в одной обнаруживают резкое отклонение, свидетельствующее, по-видимому, о нарушении корреляционных связей. Причины, вызывающие совпадение изменчивости этих признаков в одном возрасте и ярко выраженное различие их изменчивости в другом, для нас пока неясны, хотя, очевидно, они играют важную роль в формировании морфологического облика популяции в целом.

Насколько велики колебания индивидуальной изменчивости разных признаков в одной и той же возрастной группе, показано на диаграмме (рис. 2). В группе 3+-летних особей ярротинской популяции длина верхней челюсти — чрезвычайно малоизменчивый признак (C равно 1,2%), а наименьшая высота головы является самым изменчивым признаком (10,4%) по сравнению с такими, как длина головы или наименьшая вы-

сота тела. То же самое наблюдается у чира 7+ лет из оз. Пайхо-То. У чира 5+ лет ворчатинской популяции наиболее изменчивый признак — продольный диаметр глаза, наименее изменчивый — длина головы.

Таким образом, несмотря на большую пластичность рыб, индивидуальная изменчивость морфологических признаков, применяемых в систематике, у них не отличается от индивидуальной изменчивости, наблюдающейся у наземных позвоночных животных.

Судя по коэффициентам вариации меристических и пластических признаков, их значение для внутривидовой диагностики должно быть почти равноценно с некоторым предпочтением меристическим признакам, так как их индивидуальная изменчивость с возрастом более или менее стабильна. В общем, степень изменчивости изученных признаков чира такова, что ее вполне можно использовать для характеристики популяций при межпопуляционном сравнении.

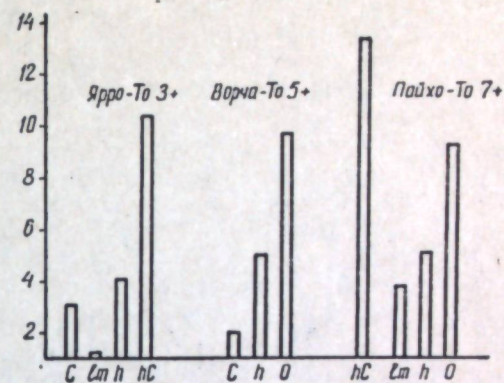


Рис. 2. Сравнение индивидуальной изменчивости некоторых признаков внутри возрастных групп:

C — длина головы; lm — длина верхней челюсти; h — наименьшая высота тела; hC — наименьшая высота головы; O — продольный диаметр глаза.

Индивидуальная изменчивость интерьерных признаков

Вопрос о величине индивидуальной изменчивости интерьерных признаков и о пригодности их для диагностических целей уже обсуждался ранее (Шварц, 1958, 1960; Добринский, 1959, 1962; Добринская, 1965; и др.). Было показано, что диапазон индивидуальной изменчивости интерьерных признаков животных вполне допускает их использование для характеристики популяций.

У наземных позвоночных животных вариабильность относительных размеров большинства внутренних органов невелика при условии, если взят однородный материал (особи одной популяции, одного пола и возраста, добытые на ограниченной территории в течение одного сезона). У некоторых видов земноводных изменчивость интерьерных признаков выражается коэффициентом вариации от 3,2 до 30%; у пресмыкающихся — от 17,3 до 35,49%; у птиц — от 1,6 до 36,6%; у млекопитающих — от 6,7 до 46,8% (Шварц, 1959). В отношении данных по степени вариабильности интерьерных признаков рыб отмечаются противоречия. Так, в литературе есть сведения об очень высокой изменчивости этих признаков у рыб (Negrasov et al., 1955). Однако Л. А. Добринской (1965) установлена сравнительно небольшая изменчивость ($C=5,1—50,7\%$) морфофизиологических показателей для нескольких видов рыб водоемов Западной Сибири (ряпушка, сиг-пыжьян, ерш, серебряный и золотой карась).

Нами изучена индивидуальная изменчивость важнейших интерьерных показателей у чира: относительного веса мозга, сердца, печени, почек и глаза. Степень индивидуальной изменчивости относительного веса изученных органов чира в отличие от наземных животных почти одинакова для всех органов (см. табл. 3): печень 18—40, мозг 15—34, сердце 15—32, почки 9—32 и глаз 12—27%. У птиц и млекопитающих различие в коэффициенте вариации отдельных показателей выражено значительно более отчетливо. У большинства видов птиц коэффициент вариации сер-

дечного индекса в полтора-два раза меньше, чем коэффициент вариации относительного веса печени. У наземных пойкилотермных так же, как и у рыб, различия в диапазоне изменчивости отдельных показателей менее значительны.

Рассматривая возрастные изменения индивидуальной изменчивости индексов органов в каждой популяции, обнаруживаем, что в ярротинской популяции индекс мозга в первых четырех возрастных группах имеет коэффициент вариации, постепенно снижающийся, а в двух последующих группах отмечается повышение величины C (рис. 3). В возрасте

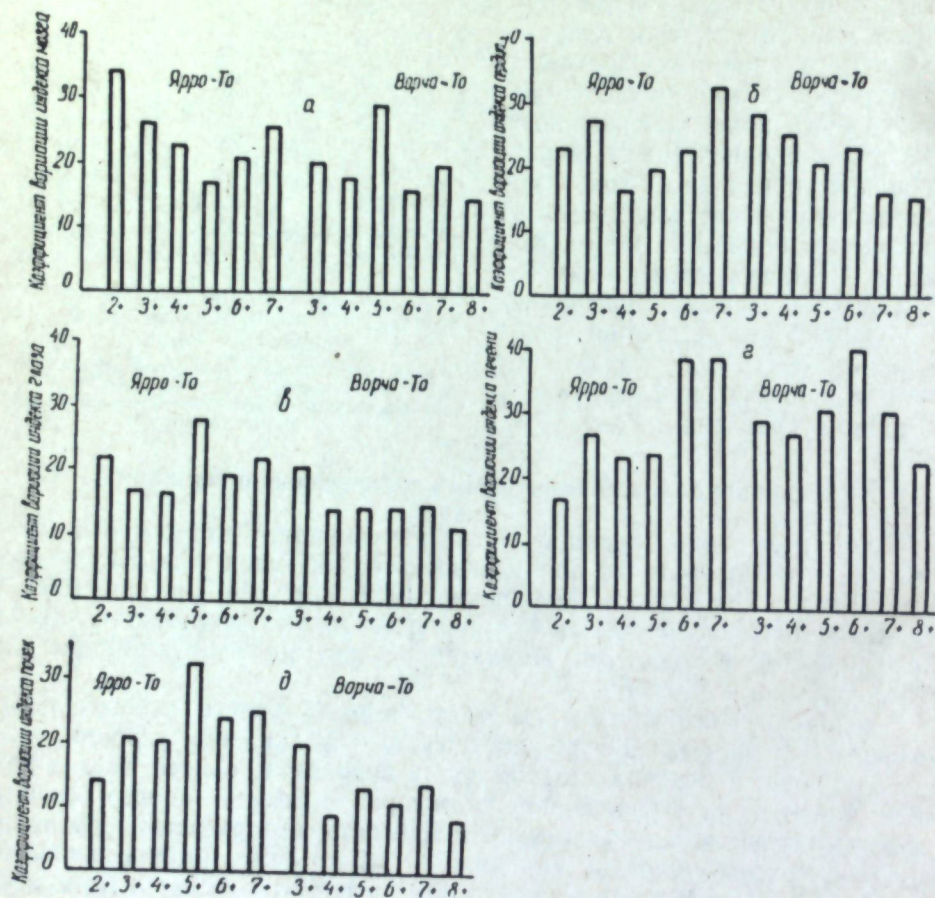


Рис. 3. Индивидуальная изменчивость у разновозрастных групп обследованных популяций относительного веса: а — мозга, б — сердца, в — глаза, г — печени, д — почек.

5+ лет индивидуальная изменчивость наименьшая. Объяснить этот факт, вероятно, можно стабилизацией скорости роста мозга в этом возрасте, который, по-видимому, можно считать оптимальным, когда все особи характеризуются почти одинаковой скоростью роста мозга. В популяции оз. Ворча-То картина иная. Индекс мозга наиболее изменчив в группе 5+-летних особей, в остальных возрастных группах различия в величине коэффициентов вариации относительного веса мозга незначительны (см. табл. 3 и рис. 3). В целом же изменчивость индекса мозга чира в обеих популяциях довольно велика.

При сопоставлении величин коэффициентов вариации относительного веса сердца в разновозрастных группах популяций отмечается увеличе-

ние C в ярротинской популяции и снижение C в популяции оз. Ворча-То (см. рис. 3).

Как мы уже упоминали, старшевозрастные группы чира ворчатинской популяции, собранные в нерестовый и посленерестовый период, имеют C индекса сердца ниже, чем особи до нереста. В период подготовки к нересту чира из этого озера приходится совершать весьма значительные по своей протяженности и сравнительно длительные миграции по рекам; при этом нагрузка на сердце повышается, что вызывает увеличение его абсолютных размеров и уменьшение относительных (с одновременным уменьшением изменчивости последних).

Изменчивость индекса печени чира наибольшая по сравнению с другими его внутренними органами. Печень рыб чутко реагирует на изменение условий среды (в частности, кормовых) изменением своего абсолютного и относительного веса. Поэтому значительные отклонения величины коэффициента вариации индекса печени могут свидетельствовать или о резком изменении условий существования или об изменении физиологического состояния особей. Так, например, в популяции оз. Ярро-То наблюдается неуклонное повышение индивидуальной изменчивости относительного веса печени с возрастом. Как видим (см. рис. 3), 6+ и 7+-летние особи рыб имеют наибольшие значения C . В этом возрасте особи чира находятся обычно в состоянии, близком к половому созреванию, и печень у них увеличивается в связи с усиленным накоплением питательных веществ. У неполовозрелых особей предшествующих возрастных групп увеличение размеров печени также имело место, но в меньшей степени. Поэтому-то варьирование относительных размеров печени столь велико в рассматриваемых возрастных группах. То же самое можно сказать и об изменчивости печени особей чира из оз. Ворча-То (см. табл. 3, рис. 3). Последующее снижение коэффициента вариации индекса печени в старших возрастных группах рыб этой популяции можно объяснить тем, что большинство особей находилось в посленерестовом состоянии.

Если у рыб и в преднерестовом состоянии (оз. Ярро-То) и во время нереста (оз. Ворча-То) индекс печени обнаруживает наибольшую индивидуальную изменчивость (38,5 и 40,1% соответственно), то у наземных позвоночных картина совершенно иная. Коэффициент вариации относительного веса печени у *Lacerta agilis*, например, вне периода размножения колеблется около 30%, а в период наибольшего развития печени — 16,2% (Шварц, 1960), т. е. в период, когда создание в печени резервов питательных веществ особенно необходимо, изменчивость веса печени падает, а не возрастает, как у рыб.

По индексу почек наблюдается увеличение изменчивости у представителей групп старших возрастов (5+—7+ лет) в популяции чира из оз. Ярро-То. В ворчатинской популяции изменчивость относительного веса почек небольшая, и различия между разновозрастными группами невелики: все группы, кроме 3+-летних особей, имеют C индекса почек в пределах 12,0—15,1% (см. табл. 3 и рис. 3). По сравнению с изменчивостью индексов других внутренних органов коэффициент вариации индекса почек чира этой популяции меньше.

Изменчивость относительного веса глаза чира в популяции оз. Ярро-То довольно значительна, отмечается резкое увеличение величины C в возрасте 5+ лет. В популяции оз. Ворча-То намечается тенденция к закономерному снижению C с возрастом от 20,8% — у 3+-летних до 12% — у 8+-летних особей (см. рис. 3).

Наши данные по возрастным изменениям индивидуальной изменчивости индексов мозга, сердца, печени и глаза подтверждаются литературными данными по сиговым рыбам (Добринская, 1965; табл. 4). Диа-

Коэффициент вариации относительного веса органов рыб, %

Вид	Место лова	Мозг						Сердце								
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Ряпушка	Новый Порт	—	33,3	26,6	21,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	р. Щучья	—	—	12,3	29,0	—	—	—	—	—	—	18,6	—	—	—	—
Пыжьян	р. Обь	—	—	18,8	21,2	20,0	—	—	—	—	—	17,0	24,4	—	—	
	р. Щучья	—	—	40,0	34,0	34,0	—	—	—	—	—	28,0	37,5	—	—	
Цир	оз. Ярро-То	34,1	26,3	22,7	17,0	20,8	25,6	—	—	—	—	19,4	22,4	31,8	—	
	оз. Борча-То	—	20,3	17,8	29,1	16,1	19,9	14,8	22,9	27,0	16,3	20,2	22,6	15,6	15,0	

Вид	Место лова	Печень						Глаз						Авторы			
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	2+	3+	4+	5+	6+		7+	8+	
Ряпушка	Новый Порт	—	25,0	22,1	15,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Добринская, 1965
	р. Щучья	—	—	27,7	18,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Пыжьян	р. Обь	—	—	26,7	28,3	27,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Наши данные	
	р. Щучья	—	—	19,1	37,0	28,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Цир	оз. Ярро-То	16,7	26,7	23,3	23,9	38,5	38,8	22,3	17,1	16,9	19,8	28,2	22,4	22,4	12,0	Наши данные	
	оз. Борча-То	—	29,2	27,0	30,7	40,1	30,5	—	20,8	14,4	14,7	14,6	15,1	12,0			

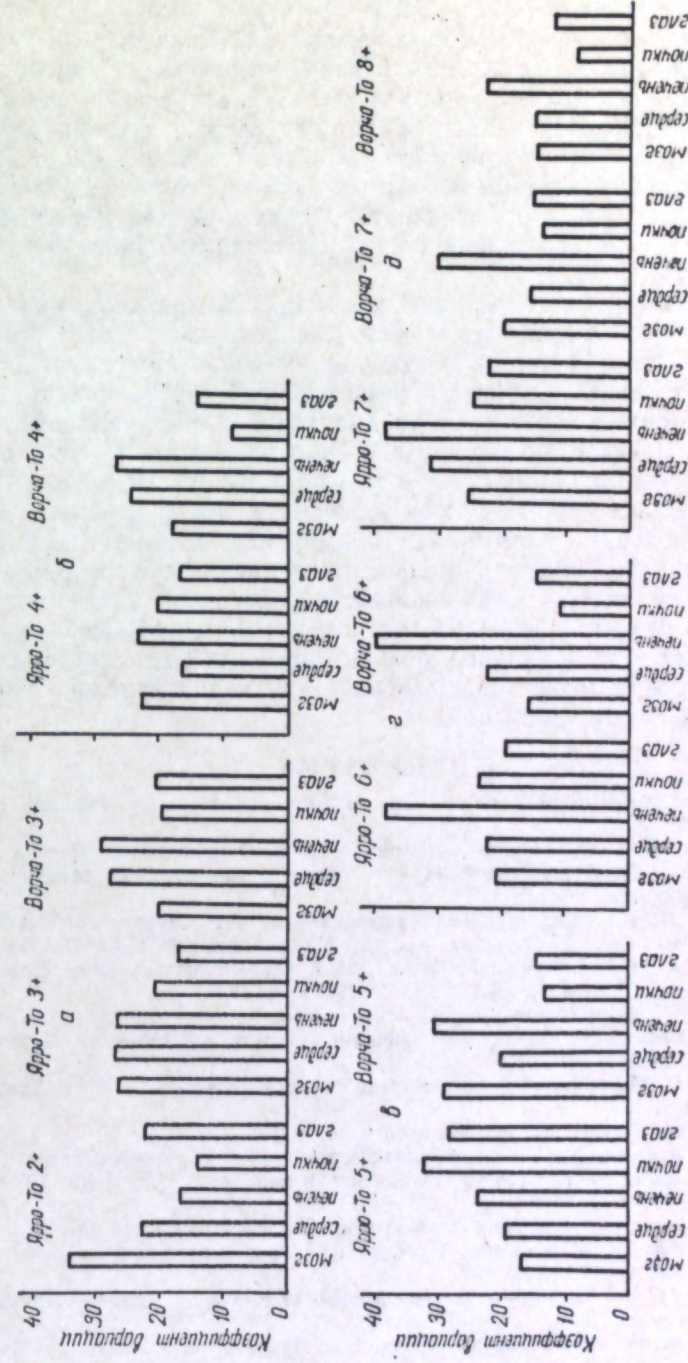


Рис. 4, а—б. Сравнение индивидуальной изменчивости разных органов в разновозрастных группах обследованных популяций.

пазон индивидуальной изменчивости индексов этих органов у ряпушки, сига-пыжьяна и чира не имеет существенных различий.

Сравнивая индивидуальную изменчивость интерьерных признаков чира из разных популяций, по некоторым показателям в одновозрастных группах обнаруживаем значительные различия (табл. 3, рис. 4, а — д): у 5+-летних чиров — по коэффициентам вариации индексов мозга, глаза, почек, у 7+-летних — по коэффициентам вариации индексов сердца. В этом проявляется асинхронность явлений уменьшения и увеличения степени индивидуальной изменчивости интерьерных показателей. Так, если в возрасте 7+ лет в популяции оз. Ярро-То коэффициент вариации индекса сердца чира равен 31,8%, то в популяции озера Ворча-То 15,6%. Надо также отметить, что изменчивость индексов всех изученных органов у группы 8+ лет (оз. Ворча-То) наименьшая по сравнению с остальными возрастными (рис. 4, а — д).

При сопоставлении диапазонов изменчивости индексов органов чира в популяциях выясняется, что в целом ярротинская популяция более изменчива по относительным размерам большинства органов: мозга, сердца, почек и глаза. Особенно велики различия по изменчивости индекса почек. В популяции оз. Ярро-То диапазон индивидуальной изменчивости индекса почек представлен коэффициентами вариации в пределах 14,1—32,2%, а в популяции оз. Ворча-То 8,3—19,6% (см. табл. 3).

Из приведенных данных можно заключить, что у чира, как и у других рыб, в сравнении с наземными позвоночными животными (гомоиотермными) диапазон индивидуальной изменчивости интерьерных признаков больше. Заметна скоррелированность в изменчивости относительных размеров органов этой рыбы. Изменчивость ее морфофизиологических признаков выше, чем признаков, обычно применяемых в систематике, но, несмотря на это, их можно использовать для характеристики популяций и межпопуляционных сравнений.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляева К. И. Рыбы Кереть-озера.— Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ, 1946, т. 2.
- Береговой В. Е. Материалы к внутривидовой изменчивости четырех видов рода *Motacilla* L.— Доклады первой научной конференции молодых специалистов-биологов. Свердловск, 1962.
- Добринская Л. А. Индивидуальная изменчивость интерьерных признаков некоторых видов рыб Обского бассейна.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 38.
- Добринский Л. Н. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики.— Тр. Салехард. стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1.
- Добринский Л. Н. Индивидуальная и географическая изменчивость интерьерных показателей птиц.— III Всесоюзная орнитологическая конференция. Тезисы докладов. Львов, 1962.
- Кафанова В. В. Материалы по систематике сибирского ельца.— Труды Томского гос. ун-та, 1952, т. 119.
- Лэк Д. Дарвиновы выюрки. М., Изд-во иностр. лит., 1949.
- Максунов В. А. Материалы к морфолого-биологической характеристике рыб Фархадского водохранилища.— Труды Ин-та зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР. Душанбе, 1961.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., Изд-во иностр. лит., 1947.
- Майр Э., Линсли З., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., Изд-во иностр. лит., 1956.
- Павлинин В. Н. Биологические основы промысла крота на Урале.— Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1950.
- Попова Л. Н. Морфологическая характеристика леща озера Убинского.— Труды Томского гос. ун-та, 1952, т. 119.
- Смирнов В. С. К таксономической характеристике песка Ямала и Гренландии.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 29.
- Сегаль А. Н. Изменчивость морфологических признаков северного оленя в различных экологических условиях.— Совещание по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Тезисы докладов. Свердловск, 1964.

- Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестник ЛГУ, 1959, № 9.
- Цалкин В. И. Систематика кабарги.— Олени СССР. Нов. сер., отд. зоол., вып. 10 (XXV). М., Изд-во МОИП, 1947.
- Шмальгаузен И. И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением.— Рост животных. М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959, вып. 11.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 14.
- Яблоков А. В. Опыт изучения популяционной изменчивости строения органов млекопитающих. Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1965.
- Duellman William E. A monographic study of the Colubrid Snake Genus *Leptodeira*.— Bull. of the American Museum of Natural History, 1958, vol. 114 (p. 25, t. 15).
- Kattinger E. Sexual und Subspeciesunterschiede im Skeletbau der Vögel.— J. Ornithol., 1929, Bd 77, 1.
- Necrasov O., Caraiman-Adăscălitel E., Haimovici S., Cristescu M. Contributie la studiul variabilitatii volumului encefalului la Pestii teleosteeni.— An. stt. Univ. Iasi (ser nova). 1955, Sect. II, t. 1, N 1-2.

УДК 597

Д. Л. ВЕНГЛИНСКИЙ, А. С. ДОРМИДОНТОВ

К ЭКОЛОГИИ ЛЕНКА БАСЕЙНА РЕКИ ЛЕНЫ

Ленок — *Brachymystax lenok* (Pallas), занимающий в систематическом отношении промежуточное положение между лососями и хариусами, широко распространен в сибирском округе циркумполярной подобласти, в том числе и в водоемах Якутии. Населяя многочисленные притоки р. Лены, он встречается почти на всем ее протяжении — от верховьев до приустьевых пространств. Между тем сведения по биологии этой ценной, но малочисленной промысловой рыбы в настоящее время крайне скудны и ограничены главным образом работами П. Г. Борисова (1928) и Ф. Н. Кириллова (Карантонис и др., 1956; Кириллов, 1958, 1962 и др.). Приводимые в данной статье материалы по размерам, весу, возрасту и росту ленка, а также по его питанию и размножению собраны в октябре — ноябре 1957 г. на правом притоке р. Лены — р. Сиэн-Урях (68° с. ш.), и призваны пополнить существующие сведения по экологии этого вида.

Район исследований находится в непосредственной близости от северной границы распространения ленка в пределах рассматриваемого бассейна. Ниже устья р. Сиэн-Урях более или менее значительные концентрации этой рыбы отмечаются преимущественно в таких правобережных притоках Лены, как Джарджан, Куранах-Сектях и некоторые другие. Упомянутые здесь реки по основным чертам гидрологии близки к горным и в большинстве своем мелководны. В верховьях и даже в среднем течении зимой они нередко промерзают до дна. В нижнем течении глубина их в подледный период обычно не превышает 0,5—1,0 м и лишь в приустьевых участках она достигает 5—10 м. Благодаря изменению объема собственного стока по сезонам и существующему подпору со стороны ленских вод, водный уровень этих рек в низовьях постоянно и сильно меняется.

Суровые условия гидрологического и газового режимов не позволяют ленку обитать в реках подобного типа постоянно, и он заходит в них лишь в период весенне-летнего половодья, поднимаясь в верховья для размножения (май-июнь) и последующего нагула, скатываясь обратно в осенне-зимнее время (октябрь — декабрь включительно).

Во время наших наблюдений в сетных уловах среди покатных особей ленка преобладали рыбы в возрасте от 6 до 8 лет, длина тела которых, по Смитту, достигала в среднем 44—51 см, а его общий вес 966—1516 г (табл. 1).

Хотя данные весового роста ленка рек Сиэн-Урях и Вилюй примерно одинаковы, рыбы в Вилюе отличаются более высокими темпами линейного роста: среднегодовые приросты их особей достигают в длину 6 и даже 8 см (против обычных для рыб р. Сиэн-Урях 3—4 см за год — табл. 2).

В целом же по показателям своего роста ленок этих двух рек близок к ленку из верховьев Енисея (Подлесный, 1958), превосходит рыб того же вида из среднего течения р. Лены (см. табл. 2) и особенно из р. Индигирки (Кириллов, 1955).

Таблица 1

Размеры и вес ленка р. Сиэн-Урях по возрастным группам

Возраст, год	Кол-во экз.	Длина, см		Общий вес, г	
		Пределы	Средняя	Пределы	Средний
4	9	27—34	30	227—415	325
6	30	39—51	44	750—1614	966
7	64	42—52	47	800—1804	1236
8	41	46—60	51	1115—2446	1516
9	13	47—60	54	1180—2510	1794

Характеризуя особенности роста ленка бассейна р. Вилюй, Ф. Н. Кириллов (1958) приходит к выводу о том, что питание и рост ленка наиболее интенсивны зимой в реке, а не в течение вегетационного периода в нерестовых притоках. По нашим наблюдениям, у половозрелых и неполовозрелых особей ленка в ноябре прирост на чешуе очень близок к полной ширине годового кольца (годовой прирост); последние склериты сближены. Это дает нам основание предполагать, что рост рыб происходит преимущественно в летне-осеннее время, а не зимой, когда основная часть питательных веществ идет на рост и созревание половых продуктов, на поддержание жизнедеятельности всего организма рыб в суровых условиях существования в водоемах Субарктики.

Основой питания неполовозрелого ленка в осенне-зимнее время служат водные беспозвоночные животные и личинки насекомых. Его половозрелые покатные особи питаются преимущественно молодь и взрослыми формами рыб различных видов, а также мышевидными грызунами.

Среди первых из указанных выше объектов питания в желудках особей ленка наиболее часто встречались личинки стрекоз (26%) и жуки (13%); среди вторых — окунь, сиг-пыжьян и ерш (28,9 и 8% соответственно), мальки и сеголетки рыб (около 30%).

Частота встречаемости остальных организмов следующая, %: личинки ручейников — 5, моллюски — 2, бокоплавы и пиявки — 1; сибирская плотва — 4, таймень и щиповка — 2, тугун, щука, голяк речной и бычок-подкаменщик — 1, мышевидные грызуны — 3. Желудки исследованных рыб отличались высокой степенью наполнения и лишь 17% от общего количества их (161) были пустыми. Последнее обстоятельство может быть объяснено тем, что пробы брали из сетных уловов.

Таблица 2
Сравнительная характеристика линейного и весового роста ленка бассейна р. Лены

Возраст, год	Длина тела, см			Общий вес тела, г		
	Р. Лена (Борисов, 1928)	Р. Вилюй (Кириллов, 1958)	Р. Сиэн-Урях (наши данные)	Р. Лена (Борисов, 1928)	Р. Вилюй (Кириллов, 1958)	Р. Сиэн-Урях (наши данные)
1	—	9	—	—	—	—
2	21	15	—	98	—	—
3	26	23	—	266	—	—
4	27	30	30	—	400	325
5	—	36	—	—	700	—
6	—	42	44	—	1100	966
7	35	47	47	480	1300	1236
8	36	53	51	543	1600	1516
9	—	57	54	—	1900	1794
10	—	63	—	—	2500	—
11	62	—	—	2402	—	—

Половые продукты самок и самцов ленка в октябре-ноябре находились на II и III стадиях зрелости. Коэффициент зрелости гонад особей, которые должны были размножиться весной или летом следующего года, колебался от 1,8 до 4,2, а в среднем был равен 3,2. Степень зрелости гонад ленка в осенне-зимний период видна из следующих данных:

Коэффициент зрелости	1,8	2,0	2,2	2,4	2,6	2,8	3,0	3,2	3,4	3,6	3,8	4,0	4,2
Колич. экз.	1	—	2	—	6	6	2	6	5	3	3	1	—

Сопоставление данных по степени зрелости половых продуктов ленка в зависимости от возраста и размеров его особей (табл. 3, 4) позволило выявить следующие черты полового созревания и размножения этой рыбы.

Таблица 3

Степень зрелости половых продуктов ленка в осенне-зимний период по возрастным группам, %

Стадия зрелости	Пол	Возраст, год				
		6	7	8	9	10
II	Самки . . .	77	62	10	—	—
	Самцы . . .	12	3	—	—	—
III	Самки . . .	23	38	90	100	100
	Самцы . . .	88	97	100	100	—
Колич. экз.	Самки . . .	13	29	6	2	2
	Самцы . . .	16	33	14	5	—

Процесс полового созревания у ленка растянут на ряд лет. Основная масса самцов достигает половой зрелости в возрасте 6 лет, а самок — 8. Полностью же все самцы созревают на 8 году жизни, самки — на 9. Сравнительно большое количество самцов в возрасте 6 лет, имеющих III стадию зрелости половых продуктов, указывает на наличие в нерестовом стаде и более молодых (5 лет), не отловленных и потому не учтенных нами особей.

Ленок размножается ежегодно. Половой цикл длится один год, что подтверждается зачастую наличием осенью в полости тела самок, имеющих III стадию зрелости гонад, отдельных невыметанных в прошлом

Таблица 4

Степень зрелости половых продуктов ленка в осенне-зимний период по размерным группам, %

Стадия зрелости	Пол	Длина, по Смитту, см											M _{ср}	Колич. экз.	
		39	41	43	45	47	49	51	53	55	57	59			61
II	Самки и самцы	—	2	15	7	5	1	—	—	—	—	—	—	45,2	30
III	Самки	—	—	—	2	5	20	11	5	4	1	1	—	51,3	49
	Самцы	1	1	11	12	17	7	8	4	2	2	2	—	48,8	67

икринок. Нечто подобное отмечает и Ф. Н. Кириллов (1958, 1962), касаясь особенностей размножения ленка р. Вилюй. Последний созревает там на год раньше; несколько крупнее у него и диаметр овоцитов в осеннее время — 3,2 мм (против 2,2 мм у ленка из р. Сиэн-Урях, т. е. созревание половых продуктов во втором случае, по-видимому, затягивается на начало лета, и нерест происходит позднее). Каких-либо других существенных отличий в размножении ленка этих участков Ленского бассейна нами не отмечено.

Мясо ленка, как и других лососевых рыб, обладает высокими пищевыми достоинствами. Вследствие особенностей экологии размножения и сезонного характера размещения ленка в притоках р. Лены он легко доступен в промысловом отношении: сооружение заездов и лов сетями во время его осеннего ската — обычное явление на территории всего бассейна в целом. А это, наряду с другими не менее важными обстоятельствами и, в первую очередь, особенностями и условиями размножения, обуславливает невысокую численность ленка в водоемах Якутии (Кириллов, 1958; 1962) и столь небольшую его роль в промысле по сравнению с прочими рыбами (например, сиговыми).

ЛИТЕРАТУРА

- Борисов П. Г. Рыбы реки Лены.— Труды Комиссии АН СССР по изучению Якутской АССР, 1928, т. 9.
 Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н. и Мухомедияров Ф. Б. Рыбы среднего течения р. Лены.— Труды Ин-та биол. Якутского филиала АН СССР, 1956, вып. 2.
 Кириллов Ф. Н. Рыбы реки Индигирки.— Изв. ВНИОРХ, 1955, т. 35.
 Кириллов Ф. Н. Ленок.— Научные сообщения Якутского филиала СО АН СССР, 1958, т. 1.
 Кириллов Ф. Н. Ихтиофауна бассейна реки Вилюя.— Труды Ин-та биол. Якутского филиала СО АН СССР, 1962, вып. 8.
 Подлесный А. В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование.— Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 44.

УДК 551.48+577.472+597

Д. Л. ВЕНГЛИНСКИЙ

К КЛАССИФИКАЦИИ ОЗЕР ВИЛЮЙСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

В настоящее время все большее значение придается рациональной эксплуатации рыбных запасов внутренних водоемов нашей страны — особенно Восточной Сибири и, в частности, такого слабо изученного ее района, как Якутская АССР.

По величине и качеству получаемой рыбопродукции озера Вилюйской низменности стоят на втором месте в общей системе промысловых водоемов Якутии, уступая в этом отношении лишь рекам северных районов республики, однако около 60% их до сих пор еще не используется.

Правильная же организация рыбного промысла и тем более — переход от него к высокоорганизованному хозяйству невозможны без специальных исследований, все чаще принимающих в наши дни комплексный характер. Касаясь важнейших задач в областях практического и теоретического изучения водоемов Сибири, П. Л. Пирожников еще в 1932 г. указывал на необходимость выяснения вопросов, связанных с их происхождением, развитием и классификацией. «Нельзя понять настоящего, — писал он, — не осветив прошлого, а изучив то и другое, можно предвидеть будущее. Но наметить будущее — это значит уловить тенденции (направление) в развитии водоема, а эти тенденции в таком случае можно усилить или направить по экономически выгодному руслу» (стр. 13).

Целью настоящей работы является обобщение уже имеющихся и освещение новых сведений по количественной и качественной характеристике промысловых водоемов Вилюйской низменности, дальнейшая разработка классификации ее озер по их естественным признакам. Основой при этом послужили наблюдения автора, проведенные во время полевых исследований 1958—1959 гг. по определению состояния запасов промысловых рыб в озерах бассейна реки Вилюй, а также результаты работ других исследователей.

Количество и расположение озер, состав ихтиофауны

Территория Якутии изобилует озерами. Еще В. Л. Серошевский, опираясь на собственные наблюдения и на показания Р. К. Маака, занимавшегося в 1854 г. исследованиями в бассейне р. Вилюй, пытался подсчитать количество озер для всей Якутии в целом (Маак, 1886; Серо-

шевский, 1896). По его расчетам, оно оказалось равным 100 000, хотя при этом не принимались во внимание горные озера. Позднее, при характеристике сырьевых запасов водоемов Якутии, С. В. Аверинцев (1930) приводил свои данные — 10 000. Следует полагать, что эта цифра относилась прежде всего к водоемам, имевшим рыбопромысловое значение.



Озерные массивы Вилюйского и Кобяйского районов Якутской АССР.

Массивы: I — Мастахский, II — Сялахский, III — Кобяйский. Озера: 1 — Мастах, 2 — Олунда, 3 — Муосталах, 4 — Лай, 5 — Луку, 6 — Джабыдлах, 7 — Дьямкюеле, 8 — Неюя, 9 — Сялах, 10 — Уюлу, 11 — Мастах, 12 — Баранатталах, 13 — Бериндэ, 14 — Неджили.

Условные обозначения:

a — границы озерных массивов; б — границы административных районов; а — озера.

Невысокое гипсометрическое положение Вилюйской низменности (50—240 м над ур. м.), слабая дренированность при крайне небольшом количестве атмосферных осадков и наличие вечной мерзлоты в условиях резко континентального климата обуславливают низкий уровень поверхностного стока и обилие озер на ее территории. С. Г. Пархоменко (1928) в своем «Отчете о поездке в Вилюйский округ» упоминал, что десятки тысяч маленьких озер и мелких блюдцеобразных впадин придают этой местности вид изрытого оспой лица. По его приблизительным подсчетам, озера в Средне-Вилюйском улусе занимали около 25% всей его площади, хотя, за исключением отдельных мест, эти данные и оказались фактически завышенными на 10—15%, как об этом говорят результаты исследований последних лет.

Озера занимают до 10% всей территории Вилюйской низменности. По материалам «Якутрыбвода», лишь в Вилюйском и Кобяйском районах размер озерного фонда превышает 1 млн. га, а учтенный рыбопромысловый озерный фонд достигает в них 63 367 га (464 озера). При этом на долю первого из указанных районов приходится 327 озер с их общей площадью 8210 га. Анализируя результаты собственных многолетних полевых исследований, Г. П. Кожевников (1955) приходит к выводу о наличии значительно большей площади озерных угодий вышеупомянутых районов, равной, по его мнению, 200 тыс. га при общем количестве озер около 600. В центральной части Вилюйской низменности издавна различают три массива озерных водоемов, при выделении которых учитываются особенности размещения, расположения озер как по отношению друг к другу, так и к имеющимся здесь речным системам и административным границам (см. рисунок).

Мастахский озерный массив находится на левом берегу Вилюя к востоку от среднего и нижнего течения р. Тюнг и ее левого притока речки Джиппы. На севере его граница проходит по водоразделу Джиппы с р. Линде (Линдэ, Линдя); на северо-востоке совпадает с правобережьем р. Тымныныкан (Тымпылыкан), впадающей в р. Лену. С востока массив соприкасается с западной частью Сылахской группы озер, расположенной севернее излучины прежнего русла Вилюя, которая лежит в непосредственной близости от пос. Хатырык-Хомо. Общее количество Мастахских озер достигает 200, а имеющих рыбохозяйственное значение 148 с общей площадью 37 500 га (Кожевников, 1950, 1951, 1955).

Пространство, занятое озерами Сылахского массива, простирается на восток от Мастахских озер вплоть до устьев рек Тымныныкан и Вилюй. На севере оно ограничено долиной р. Тымныныкан (Тымпылыкан). Здесь насчитывается 43 рыбопромысловых водоема с общей площадью в 7500 га. Кобяйские озера, расположенные главным образом в пределах одноименного административного района, приурочены к средней и нижней части бассейнов правобережных притоков Вилюя — рек Тангары, Баппагай (Баппагай), а также Луинги, впадающей в р. Лену. Количество рыбопромысловых водоемов этой группировки 137 с общей площадью 55 157 га.

Даже при беглом ознакомлении с картой описываемой местности бросается в глаза определенная закономерность в распределении озер внутри границ каждого из озерных массивов. Наиболее отчетливо она выражена в Мастахской группировке и проявляется в расположении основной массы озер по направлению с северо-запада на юго-восток по водоразделам рек Джиппа и Тымныныкан, Тымныныкан и Уоранга, Уоранга и Мунгхарыма. Несколько крупных полос скопления озер имеется между последней из указанных рек и нижним течением р. Тюнг.

Описанная особенность расположения озер уже отмечалась до нас другими исследователями для территории Лено-Вилюйского плато (Пархоменко, 1928, 1929 и др.). Она наблюдается и в двух остальных озерных массивах, хотя и выступает значительно слабее. Озера зоны распространения суглинков расположены более беспорядочно и неравномерно по отношению друг к другу, чем водоемы возвышенной песчаной платформы. Группы озер характеризуются и удлиненной формой многих водоемов, совпадающей по направлению с размещением озер этих массивов.

Хотя фауна рыб Вилюйского бассейна в целом и насчитывает 26 представителей 9 семейств, относящихся к трем различным фаунистическим комплексам, в озерах обитает менее половины указанного ко-

личества видов, из которых необходимо отметить следующие (Кириллов, 1955; Кожевников, 1955; Карантонис и др., 1955; Кириллов, 1962): пелядь — *Coregonus peled* (Gmelin), чир — *Coregonus nasus* (Pallas), щука — *Esox lucius lucius natio wiliunensis, natio nova*, восточно-сибирская плотва — *Rutilus rutilus lacustris natio menschikovi natio nova*, язь — *Lucius idus idus natio sibiricus* Kirillov, голянь озерный — *Phoxinus phoxinus* (Pallas), карась якутский — *Carassius carassius jacuticus* Kirillov, налим — *Lota lota* (Linne), окунь — *Perca fluviatilis* (Linne), ерш — *Acerina cernua* (Linne). В некоторых озерах, согласно опросным сведениям, встречаются пескарь и елец.

По своей численности и распространению в озерах Вилюйской низменности (как и Центральной Якутии в целом) первое место среди других рыб занимает карась, рыбное хозяйство здесь карасевого типа (Кожевников, 1955). Совместно с пелядью обитают щука, восточно-сибирская плотва, карась якутский, окунь и ерш. В пределах рассматриваемого бассейна пелядь в реках почти не встречается и наряду с карасем и голянью относится к озерным видам, а все прочие рыбы — к озерно-речным. Все эти виды, за исключением ерша, имеют промысловое значение. Вследствие слабо развитого промысла запасы рыб явно недоиспользуются.

Классификация озер

Основы классификации водоемов бассейна р. Вилюй по их происхождению, развитию, а также по особенностям гидрологии и видового состава обитающих в них рыб заложены Г. П. Кожевниковым (1951, 1955), проводившим рыбохозяйственные исследования с 1949 по 1951 гг. Придерживаясь этой классификации и используя материалы ряда авторов по затронутому вопросу (Грезе, 1941; Мишарин, 1942; Кожов, 1948, 1950; Тюрин, 1957 и др.), относящиеся к водоемам других областей Советского Союза, постараемся охарактеризовать как обследованные нами озера, так и водоемы Вилюйской низменности в целом.

Глубокие и всесторонние исследования В. Г. Зольникова (1957, 1962) показали, что большинство озер Вилюйской низменности произошло при миграции и последующем обмелении, отшнуровании протоков и русел рек Тюнга и Вилюя в четвертичный период. Эти озера остаточного (руслового) происхождения впоследствии претерпели большие изменения под действием подвижных песков и других денудационных процессов, в результате чего некоторые из них или сильно обмелели, изменив свои первоначальные очертания и профиль дна, или были полностью засыпаны песком.

Оставшиеся озера являются основными рыбопромысловыми водоемами, где обитают почти все виды озерных и озерно-речных рыб бассейна Вилюя, в том числе и пелядь. Они расположены большей частью на возвышенной песчаной платформе левобережья и отчасти — правобережья Вилюя; многие из них имеют удлиненную форму, вытянутую в направлении, совпадающем с размещением озер в пределах образующих ими полос скопления.

Пойменные озера-старицы, которыми богата долина Вилюя в среднем и особенно в нижнем течении последнего, образуются и сейчас. Населены они чаще всего карасем и голянью или окунем и щукой, а в отдельных случаях — пелядью или чиром. Многие из этих озер имеют связь с рекой, и в них весной нерестуют окунь, язь, плотва и щука, а летом нагуливаются чир, сиг, тугун и другие рыбы. Молодые озера этой группы с чистыми песчаными или слабо заиленными грунтами дна

обычно не имеют рыбопромыслового значения вследствие качественной и количественной бедности ихтиофауны и кормовых запасов (Кириллов, 1962).

В нижнем течении Вилюя, в зоне распространения суглинков, встречаются термокарстовые, или провальные, озера, образующиеся при вытаивании и оседании мерзлого грунта. Появлению их способствуют лесные гари и вырубки. Обитают в них карась и голянь. Когда имеется сезонная или постоянная связь озер с рекой, они служат нагульными водоемами для тугуна, плотвы, окуня и половозрелой щуки (Кожевников, 1955; Кириллов, 1962).

Кроме этих трех типов рыбопромысловых водоемов, в долинах небольших речек водораздельных пространств встречаются озера запрудного происхождения (Карантонис и др., 1956) и ряд округлых, небольших по площади, но всегда очень глубоких (до 50 м) озер, расположенных на вершинах и склонах высоких холмов, происхождение которых до сих пор еще не выяснено (озера Верхнее или Малое Ченере, Чебурхай-Ченере, Быхымат-Люнко, Хочот-Люнко и др.). В большинстве случаев они являются малорыбными или вовсе безрыбными.

При учете размеров озера бассейна р. Вилюй можно подразделить на соответствующие группы (категории):

1. Крупные, или большие озера. Длина их превышает 5 км, площадь — свыше 1000 га. Среди водоемов Мастахской группы примером могут служить озера Одуида (6 км, около 1500 га), Некюя (6 км, 1836 га) и Мастах (15 км, 3170 га); среди Кобяйской — озера Богуда (12 км, 2400 га), Баранатталах (около 15 км, 3862 га), Неджили (35 км, 31 300 га), а также озера Арылах, Малыда и Курала, их площадь колеблется от 2000 до 3500 га. Хотя длина самых крупных Сысалахских озер Уюлу, Сысалах и достигает 7—9 км, площадь каждого из них лишь около 500 га. Таким образом, Кобяйский район располагает большим числом крупных водоемов, чем Мастахская группа озер, где их количество составляет всего около 3,5% от общего количества озер (Кожевников, 1951).

2. Озера средних размеров с длиной от 1 до 5 км и площадью от 100 до 1000 га. Сюда относятся Мастахские озера Алтан (2,2 км, 200 га), Быркылах (1,2 км, 243 га), Луку (2,8 км, 297 га), Аай (2,7 км, 300 га), Джабыддах (2,5 км, 315 га), Негодах (около 3 км и 400 га), Арылах (5 км и 600 га), Олломуна (3,5 км, 648 га), Муосталах (4,8 км, 758 га), Ничангда (5,4 км, 918 га) и целый ряд других. Из Сысалахской группы водоемов подобными размерами обладают озера Ничангда (365 га), Кындыбыл (453 га), Сысалах, Уюлу и некоторые другие, а в Кобяйской — Бергойдя (200 га), Бериндэ (200 га), Такалаче (400 га) и прочие более мелкие. Водоемы средних размеров больше всего распространены в Мастахском озерном массиве, где им принадлежит до 38,8% от общего количества его озер (по Кожевникову).

3. Малые, или небольшие озера, у которых длина не превышает 1 км, а площадь — 100 га. Наиболее распространенная категория водоемов — на территории Вилюйской низменности. В Мастахской группировке они составляют 57,7% от общего числа имеющихся здесь озер (по Кожевникову).

Выдвинутое впервые П. Ф. Домрачевым (1922) и поддержанное исследователями последних лет (Тюрин, 1957 и др.) подразделение водоемов с учетом их глубины дает возможность (в сочетании с появившимися позднее классификациями озер по остальным естественным признакам) наиболее полно охарактеризовать тот или иной водоем в зависимости от особенностей того географического района, в кото-

ром он находился. По глубине, которой располагают озера Вилюйской низменности, их можно разделить на три группы:

1. Озера глубокие. Имеют глубины до 10 м и более, при средней глубине в 6—8 м (иногда больше). Хорошо выраженная профундаль преобладает над литоралью, глубины распределены в большинстве случаев сравнительно правильно и равномерно, хотя нередки исключения (озера Аай, Дяннах и некоторые другие). Проточность может быть различной в зависимости от наличия или отсутствия связей с другими озерами. Среди рыбопромысловых водоемов Мастахской группы глубинами в 12—17 м обладают озера Аай, Дяннах и Муосталах, а среди Сысалахских озер глубину от 12 до 20 м имеют: Ничангда, Сысалах и Уюлу. В Кобяйском районе глубокие озера редки.

Большинство глубоких озер находится на возвышенной песчаной платформе левобережья р. Вилюй и отличается высокой прозрачностью воды (до 11 км), ее слабокислой реакцией и слабо развитой прибрежной и водной растительностью. Чаще всего это мало прогреваемые летом (обычно до +16—18° и редко до 20° и выше), никогда не промерзающие зимой мезотрофные водоемы. Качественный и количественный состав организмов планктона и бентоса этих среднекормных озер в литорали богаче, чем в профундали. Хороший гидрологический и газовый режим глубоких озер, отсутствие в них заморных явлений определяют хорошие условия обитания для озерно-речных видов рыб и пеляди.

Озера этой группы со временем претерпевают ряд изменений морфологического и гидрологического характера, ведущих к значительному уменьшению их глубины, ухудшению условий существования населяющих их рыб и к сокращению их видового состава за счет вымирания рыб, требовательных к хорошим кислородному и температурному режимам (пелядь). Подобные изменения превращают глубокие озера в водоемы следующей описываемой здесь группы.

2. Озера средней глубины. Небольшая группа в различной степени эвтрофированных озер, наибольшая глубина которых никогда не достигает 10 м, а средняя — колеблется от 4 до 6 м. Кроме Мастахских озер Алтан, Дьямкюеле, Луку, Некюя, Ничангда и Сото, к ней относятся Кобяйские озера Баранатталах, Бериндэ и Неджили, а также отдельные Сысалахские водоемы. Все они лежат в зоне песчаного плато, многие располагают ярко выраженной прибрежной и водной растительностью, имеют смешанный состав ихтиофауны, где помимо озерно-речных рыб встречаются пелядь, карась и голянь. В достаточной степени прогреваемые летом (до +20°, иногда выше) и богатые кормовыми организмами озера. Зимой промерзают до дна лишь мелкие и большей частью прибрежные их участки. Некоторые из этих водоемов подвергаются периодическим заморам. Специфику морфологического строения, особенности гидрологического и температурного режимов озер описанной группы следует учитывать при рыбоводных работах, ибо отнесение их к категории глубоких озер может привести к нежелательным практическим результатам.

3. Озера мелкие. Наибольшая глубина находится в пределах 3—4 м при средней глубине в 1—2 м. Как правило, лишены глубинной зоны, имеют ровное, плоское ложе и характеризуются слабой степенью проточности, суровыми условиями гидрологического, газового и температурного режимов. Летом — хорошо прогреваемые и богатые кормами растительного и животного происхождения, зимой — промерзающие до дна. Основная масса этих озер замкнута, дистрофирована, подвержена ежегодным заморам, безрыбна или населена лишь карасем и го-

яном. Озерно-речные виды рыб встречаются наичаще в озерах с сильной проточностью (оз. Мугурдах). Самая распространенная группа водоемов — среди Мастахских и Кобяйских озер. Она охватывает как небольшие и средние, так и крупные по площади озера (Арылах, Одунда, Мастах).

Наконец, завершая характеристику вышеупомянутых групп водоемов, нужно сказать, что понятия «мелкий» и «глубокий» очень относительны и различны в зависимости от принадлежности изучаемого водоема к определенному географическому району. Поэтому во многих литературных источниках нет определенного (а тем более — единого) мнения по этому вопросу. В частности, Г. П. Кожевников (1955), выделяя среди озер Вилюйской низменности две категории (мелководных и глубоководных) водоемов, не указывает конкретно, что послужило ему критерием для этого.

При описании различных по своей глубине озер мы имели возможность ознакомиться с тремя типами водоемов — мезотрофных, эвтрофных и дистрофных, общая характеристика которых уже дана предшествующими исследователями (Греза, 1941; Тюрин, 1957 и др.). Заметим, что сравнительный анализ гидрологических, гидрохимических и гидробиологических данных показал: типично олиготрофных озер в бассейне Вилюя нет. Водоемы, в которых обитает пелядь, являются мезотрофными, а не олиготрофными, как это считалось ранее (Карантонис и др., 1956).

Озера Вилюйской низменности в большинстве своем бессточны. По степени изоляции встречаются: совершенно замкнутые (Олыхэрдах и большая часть небольших и мелких озер), частично изолированные (Аай, Дяннах, Муосталах, Ничангда, Сордоннох, Сото и др.), которые сообщаются с близлежащими озерами, но в то же время полностью изолированы от р. Вилюй, а также сточные (Диринг, Дяра, Кыра Мугурдах, Луку и др.) и проточные (Джабыддах, Дириндэ I, Дириндэ II, Дьямкюеле, Мугурдах и некоторые др.). Сточные и проточные озера так или иначе соединены с речной системой р. Вилюя, и в них нередко заходят типично речные виды рыб — елец и др.

Принимая во внимание видовой состав рыб, населяющих водоемы Вилюйской низменности, последние можно разделить на три основные группы: озера, в которых обитают пелядь и озерно-речные виды рыб, озера карасево-гольяновые и озера со смешанным составом ихтиофауны (карась, голяк и другие рыбы).

Озера первой группы расположены преимущественно на территории, покрытой песчаными отложениями. Все они более или менее глубокие, и большая их часть относится к мезотрофным водоемам с различной долей эвтрофии в каждом из них, а по состоянию кормовых ресурсов — к среднекормным. Фитопланктон представлен 36 видами зеленых, диатомовых и сине-зеленых водорослей. Зоопланктон кладоцерно-копеподного типа и слагается из 26 видов различных организмов — простейших, коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков, остракод. Средняя численность всех его организмов в 1 м³ воды достигала 27,0 тыс. экз., а количество ракообразных, составляющих основу питания пеляди, 23,5 тыс. Для зоопланктона пеляжьих озер является типичным наличие таких холодолюбивых форм, как *Diaptomus graciloides* и *Heterocope appendiculata*. Бентос беден качественно и количественно, а его биомасса не превышала обычно 56,5 кг/га, хотя и достигала в озерах Сылах и Уюлу 87—151 кг/га (Кожевников, 1955; Венглинский, 1963).

Известно, что анализ качественного состава уловов рыбы позволяет

установить видовой состав ихтиофауны исследуемого водоема и судить об условиях обитания в нем отдельных видов; количество же рыб определенного вида в килограммах (центнерах), выражаемое обычно в процентах к общему улову, дает возможность сравнить численность его особей с численностью других обитающих здесь видов и тем самым дополнить имеющиеся сведения об условиях его обитания. Мы попытались выяснить действительную картину видовой состава ихтиофауны пеляжьих водоемов на основе анализа собственных сетных уловов (см. таблицу).

Исходя из учета весового соотношения промысловых рыб в уловах и преобладания в них того или иного вида, среди группы озер, населенных пелядью и озерно-речными рыбами, следует выделить несколько подгрупп:

1. Плотвично-пеляжьих озер (Дяннах).

2. Щучье - пеляжьих озер (Дьямкюеле).

3. Окунево - пеляжьих озер (Аай, Бериндэ, Муосталах и др.)

4. Щуковые озера (Нижнее или Большое Ченере и др.)

5. Щучье - окуневые озера (Тукуланнах, Олыхэрдах)

6. Прочие.

Оз. Муосталах еще сравнительно недавно относилось к плотвично-пеляжьим водоемам (Кожевников, 1951, 1955), но если в 1949—1950 гг. в уловах там преобладали пелядь и плотва, то сейчас плотва вытеснена окунем. Окунево-пеляжьих озер довольно широко распространены среди Мастахских и Сылахских водоемов, в то время как озера, населенные лишь щукой, встречаются весьма редко. В оз. Нижнее (Большое) Ченере некогда обитал голяк, истребленный впоследствии щукой.

Если на пеляжьих озерах в уловах по весу преобладает пелядь, а затем уже плотва, щука и окунь, то в озерах, относящихся к категории прочих, какого-либо преобладания одного вида рыбы над остальными не наблюдается. Но со временем, вследствие генезиса водоемов и обострения межвидовых отношений обитающих в них рыб, возможно увеличение численности отдельных видов и доминирование их над остальными. Это очень распространенная группа озер, охватывающая большей частью небольшие и средние по площади водоемы.

Карасево-гольяновые озера находятся в основном в зоне покровных суглинков и в меньшей степени — в зоне песков (Диринг, Дириндэ I, Дириндэ II, Дяра и некоторые другие). Это обычно мелководные, эвтрофные, а порою сильно дистрофированные водоемы, плохой гидрологический и гидрохимический режим которых препятствует обитанию в них других видов рыб. Зоопланктон озер этой группы состоит, главным образом, из ветвистоусых и веслоногих рачков, общая численность которых в 1 м³ воды достигает 23,5 тыс. экз. Наряду со значительным развитием фитопланктона отмечен довольно обильный бентос с преобладанием моллюсков и гаммарид (средняя биомасса его 12,8 г/м² — Кожевников, 1955).

Соотношение промысловых видов рыб в уловах на пеляжьих водоемах Мастахской группы

Показатели	оз. Муосталах		оз. Дьямкюеле	оз. Дяннах
	X—XI 1958 г.	VII—IX 1959 г.	VIII—IX 1959 г.	VII—VIII 1959 г.
Общий улов, кг . . .	136,8	816,3	237,6	273,6
в том числе, % от общего улова:				
пелядь	73,0	67,2	55,2	48,2
плотва	1,1	4,4	3,0	31,7
щука	11,5	3,0	26,6	13,2
окунь	14,4	25,4	15,2	6,9

Группа карасево-гольяновых озер состоит из следующих пяти подгрупп: водоемы карасевые, гольяновые, гольяново-карасевые, карасево-гольяновые, прочие. Среди Мастахских и Кобяйских озер водоемы трех последних из указанных здесь категорий встречаются гораздо чаще, чем озера карасевые и гольяновые; представлены как крупными и средними по своей площади озерами (Мастах, Неджели, Одунда и др.), так и массой более мелких. Крупных озер, населенных лишь карасем или гольяном, здесь нет.

Небольшая группа озер со смешанным составом ихтиофауны, где вместе с озерно-речными видами рыб, а иногда и с пелядью, обитает карась, размещена на песчаной платформе и частично — по границе ее с зоной покровных суглинков. Генетически тесно связана с глубокими озерами, населенными пелядью и озерно-речными рыбами. К ней относятся озера, в которых карась постепенно замещает не только пелядь (Баранатталах), но и щуку, плотву, окуня (Некюя и Джабыддах). Кормовые ресурсы этих озер более полно используются обитающими в них различными в систематическом и экологическом отношении видами рыб. Поэтому рыбопродуктивность таких озер, по-видимому, намного выше, чем у карасево-гольяновых. Как и в предыдущих случаях, эта группа водоемов может быть разбита на ряд подгрупп: озера пеляжье-плотвичные (Баранатталах), карасево-плотвичные (Джабыддах) и плотвично-карасевые (Некюя). В период зимнего неводного лова, осуществлявшегося на оз. Баранатталах в 1958 и 1959 гг. рыбаками местного колхоза, в уловах преобладала плотва, составлявшая от 84 до 98% от общей их величины (92 и 113 ц соответственно).

Численность некоторых малоценных промысловых рыб, обладающих высокой эврибионтностью (плотва, окунь), может удерживаться на высоком уровне даже при хорошо налаженном промысле их (Тюрин, 1957). Поэтому, хотя во многих озерах (Дяннах, Муосталах и др.) пелядь и занимает первое место в уловах по отношению к весу всей выловленной рыбы, численность же ее в большинстве случаев ниже численности таких рыб, как плотва и окунь. И если плотва не оказывает существенного влияния на состояние запасов пеляди, то щука и окунь зачастую сдерживают увеличение численности этой рыбы.

Только что рассмотренная рыбохозяйственная классификация существенно отличается от имевшейся ранее (Кожевников, 1955) по трем основным моментам.

Во-первых, Г. П. Кожевников, характеризуя вилюйские озера по составу ихтиофауны, делит их на две группы: озера с озерно-речными видами рыб и озера карасево-гольяновые. При этом водоемы со смешанным составом ихтиофауны или просто «смешанные» (карась, голянь и другие рыбы) отнесены к одной из категорий последней из указанных групп озер. С точки зрения своего развития, эвтрофированные водоемы со смешанным составом ихтиофауны являются производными от водоемов мезотрофного типа, населенных озерно-речными видами рыб, и их нельзя включать в группу карасево-гольяновых озер. Совместное же обитание в них резко различных в экологическом отношении рыб (карась — пелядь и озерно-речные виды рыб) требует их выделения в обособленную, хотя и небольшую, группу водоемов.

Во-вторых, пелядь отнесена им к озерно-речным видам рыб. Населяя как изолированные, так и незамкнутые (в том числе пойменные) озера Якутии, она выходит в реки и отмечается там в уловах крайне редко, что наряду с другими биологическими особенностями позволяет считать ее озерной формой. Такого же мнения придерживается и Ф. Н. Кириллов (1962).

В-третьих, дальнейшая дифференцировка указанных двух групп вилюйских озер велась с учетом численного (а не весового, как у нас) преобладания в уловах отдельных видов рыб над остальными, обитающими вместе с ними. Определение численности отдельных видов рыб в том или другом водоеме является вопросом очень сложным, требующим подчас для своего решения большого труда, средств и времени. Учет же весового соотношения различных видов рыб в уловах в значительной мере облегчает задачу выяснения качественного и количественного состава промысловых рыб в водоемах, поскольку также отражает состояние запасов не только всех этих рыб, но и каждого вида в частности. При необходимости определения численного соотношения рыб различных видов в уловах, за исключением сведений о величине последних, достаточно знать средний вес особей этих видов.

Вполне понятно, что с пополнением сведений об озерах Вилюйской низменности, о качественном и количественном составе населяющих их рыб, особенно в условиях хорошо развитого промысла и работ по интродукции в озерах новых видов рыб, предлагаемая нами рыбохозяйственная классификация этих водоемов в дальнейшем будет дополнена.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С. В. Сырьевые запасы Якутии и меры к возможному их использованию.— Бюлл. рыбного хоз., 1930, № 4.
- Венглинский Д. Л. К изучению состояния кормовых ресурсов пеляжьих водоемов Вилюйской низменности.— Труды ВГБО, 1963, т. 13.
- Грезе Б. С. Малые и средние водоемы.— Изв. ВНИОРХ, 1941.
- Домрачев П. Ф. К вопросу о классификации озер Северо-Западного края.— Изв. Росс. гидр. ин-та, 1922, № 4.
- Зольников В. Г. и Попова А. И. Палеогеографическая схема четвертичного периода равнины Центральной Якутии.— Труды Ин-та биол. Якутского филиала СО АН СССР, 1957, вып. 3.
- Зольников В. Г., Еловская Л. Г., Тетерина Л. В., Черняк Е. И. Почвы Вилюйского бассейна и их использование. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н. и Мухомедияров Ф. Б. Рыбы среднего течения р. Лены.— Труды Ин-та биол. Якутского филиала СО АН СССР, 1956, вып. 2.
- Кириллов Ф. Н. Водоемы Якутии и их рыбы, Якутск, 1955.
- Кириллов Ф. Н. Ихтиофауна бассейна реки Вилюя.— Труды Ин-та биол. Якутского филиала СО АН СССР, 1962, вып. 8.
- Кожевников Г. П. Рыбные ресурсы озер Кобяйского и Вилюйского районов ЯАССР. Рукопись. Фонды Якутского отд. СибНИИРХ, 1950.
- Кожевников Г. П. Рыбные ресурсы Мастахских озер. Рукопись. Фонды Якутского отд. СибНИИРХ, 1951.
- Кожевников Г. П. Рыбные ресурсы озер Вилюйской низменности.— Изв. ВНИОРХ, 1955, т. 35.
- Кожов М. М. Биологические и рыбопромысловые исследования водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1948.
- Кожов М. М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск, 1950.
- Маак Р. К. Вилюйский округ Якутской области, ч. 2. Иркутск, 1886.
- Мишарин К. И. Состояние и перспективы рыбного промысла в Восточной Сибири.— Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те, 1942, т. 9, вып. 3—4.
- Пархоменко С. Г. Отчет о поездке в Вилюйский округ.— Материалы комиссии АН по изучению Якутской АССР, 1928, т. 14.
- Пархоменко С. Г. Предварительный отчет о геоморфологических работах в Вилюйском округе в 1926 г.— Там же, 1929, т. 10.
- Пирожников П. Л. Исследование и использование водоемов Сибири. М., «Советская Азия», 1932.
- Серошевский В. Л. Якуты. Опыт этнографического исследования.— Изв. Русс. геогр. о-ва, 1896, т. 1.
- Тюрин П. В. Биологические обоснования реконструкции рыбных запасов в северо-западных озерах СССР.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 40.

УДК 597

А. З. АМСТИСЛАВСКИЙ, Ю. Н. ИВАНОВ

О ГИБРИДЕ МЕЖДУ ЛЕДОВИТОМОРСКИМ СИГОМ *COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN* (GMELIN) И ПЕЛЯДЬЮ *COREGONUS PELED* (GMELIN) В НИЗОВЬЯХ РЕКИ ОБИ

Как известно, первые сведения о гибридах между сигом-пыжьяном и пелядью относятся к концу сороковых годов. Однако вскоре Е. В. Бурмакин (1953) высказал предположение о том, что описанный Н. А. Остроумовым (1948) гибрид из р. Печоры является ничем иным, как помесью сига-пыжьяна с омулем. Тем не менее в последние годы вновь появились данные о существовании первого из упомянутых здесь гибридов в тундровых Вашуткиных озерах, расположенных в бассейне р. Печоры (Сидоров, 1965). Поэтому находка гибридной формы между сигом-пыжьяном и пелядью в августе — ноябре 1964 г. в р. Танию (бассейн р. Войкар, низовья Оби) представляет несомненный научный интерес.

О частоте встречаемости гибридов можно составить представление из того, что на 355 исследуемых экземпляров пеляди и 540 экземпляров пыжьяна встретилось 5 гибридов, что составляет около 0,6% от всего количества исследованных рыб. Следует, однако, учесть, что преднамеренными поисками гибридов мы не занимались, и поэтому фактически частота их встречаемости может оказаться выше.

Три из пяти исследованных экземпляров имели полунижний рот, свойственный сигу, а два — конечный, как у пеляди. Наиболее характерным для помесей является количество жаберных тычинок, занимающее промежуточное положение между двумя исходными формами (табл. 1). Этот признак и послужил нам средством для установления гибридного происхождения описываемых форм, так как по внешнему виду они определялись либо как пелядь, либо как сиг-пыжьян.

Справедливо предположить, что хотя бы часть этих экземпляров — помесные формы пеляди с заходящим на нерест в р. Танию чиром, а не сигом-пыжьяном, так как пределы колебаний числа жаберных тычинок у чира и сига почти одни и те же. Однако эта возможность нами исключается по следующим соображениям: 1) ни один из гибридных экземпляров не был похож на чира ни по форме рыла, ни по форме верхнечелюстной кости; 2) темп роста гибридов заметно отстает от такового у чира: вес гибридного экземпляра в возрасте 6 лет равен 835 г, тогда как у чира в этом возрасте он обычно колеблется в пределах 1000—1500 г и редко бывает ниже 1000 г.

Промежуточное положение исследуемых особей подтверждается сравнением остальных меристических и пластических признаков гибри-

Таблица 1
Морфологические признаки *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), *Coregonus peled* (Gmelin) и их гибрида

Признаки	Пелядь			Сиг-пыжьян			Гибрид		
	n	M _{ср}	Пределы	n	M _{ср}	Пределы	n	M _{ср}	Пределы
Длина тела, по Смитту, см	102	30,8	25,9—42,5	26	38,1	35,2—41,7	5	36,5	32,4—39,2
Колич. жаберных тычинок на первой жаберной дуге	102	59,7	50—73	103	21,2	18—26	5	37,0	34—40
Колич. лучей в спинном плавнике	101	13,4	III—IV, 8—11	104	15,9	III—IV, 10—14	5	14,8	III—IV, 11—12
Колич. лучей в анальном плавнике	101	17,7	III—IV, 13—16	104	16,9	III—IV, 11—15	5	15,2	III—IV, 13—15
Колич. чешуй в боковой линии	102	88,7	80—98	103	84,2	77—93	5	84,8	78—92
Колич. продольных рядов чешуй	102	18,4	17—20	103	18,0	16—23	4	19,2	18—21
В % длины тела, по Смитту									
Наибольшая высота тела	102	24,0	20,8—27,7	26	28,3	26,5—31,8	4	27,3	22,2—31,0
Наименьшая высота тела	102	8,1	6,9—9,0	26	8,1	7,6—8,7	4	7,7	7,4—8,1
Наибольшая толщина тела	102	11,7	10,0—13,5	26	12,7	11,9—14,1	2	13,4	12,6—14,0
Антедорсальное расстояние	102	43,0	40,8—46,4	26	42,5	39,2—45,8	4	43,2	42,6—43,8
Постдорсальное расстояние	101	43,8	40,3—46,0	26	43,9	40,8—46,9	4	42,8	41,3—44,6
Антевентральное расстояние	101	42,8	40,6—46,7	26	44,5	41,8—47,0	4	46,0	43,9—48,6
Антеанальное расстояние	101	69,3	66,1—73,0	26	69,7	66,6—72,8	4	70,6	68,2—73,0
Пектروанальное расстояние	102	24,5	22,5—29,0	26	28,0	26,2—30,0	4	29,2	28,3—31,1
Вентроанальное расстояние	101	27,2	24,7—30,0	26	26,5	22,9—28,8	4	27,6	26,2—29,9
Длина хвостового стебля	102	12,9	10,5—14,5	26	13,7	12,2—16,8	4	13,1	12,0—13,5
Длина головы	102	19,2	17,2—20,8	26	17,2	15,7—17,9	4	18,6	17,9—19,2
В % длины головы									
Предглазничное расстояние	102	24,3	18,0—28,8	26	24,6	18,6—28,6	3	22,8	19,7—25,3
Заглазничное расстояние	102	55,6	51,7—59,7	26	50,7	45,5—56,1	4	55,9	50,0—59,1
Ширина лба	101	30,3	25,8—34,4	26	30,9	27,7—34,9	4	31,7	27,9—37,5
Диаметр глаза	102	20,8	17,7—24,1	26	20,7	17,9—25,8	4	19,9	18,1—23,4

да с таковыми же у исходных форм. Из меристических признаков гибрида промежуточное положение между родительскими формами также занимают, кроме упомянутого уже числа жаберных тычинок, число лучей в спинном плавнике и число чешуй в боковой линии, тогда как число лучей в анальном плавнике уклоняется в сторону пыжьяна, а число продольных рядов чешуй — в сторону пеляди (см. табл. 1).

Из пластических признаков гибрида промежуточными по сравнению с исходными формами являются: наибольшая высота тела, длина хвостового стебля и длина головы. Наибольшая толщина тела, антевентральное, антеанальное и пектровентральное расстояния, ширина лба и продольный диаметр глаза уклоняются в сторону пыжьяна. Антедорсальное, постдорсальное, вентроанальное, предглазничное и заглазничное расстояния и, видимо, также наименьшая высота тела уклоняются в сторону пеляди (см. табл. 1).

Из 20 сравниваемых признаков по шести (30%) гибрид занимает промежуточное положение между исходными формами, по 14 остальным в половине случаев уклоняется в сторону пыжьяна, а в половине — в сторону пеляди, лишь в редких случаях незначительно выходя за пределы изменчивости этих форм (табл. 2).

Таблица 2

Количество признаков с различным характером наследуемости у гибрида между сигом-пыжьяном и пелядью

Тип признаков	Промежуточные между родительскими формами		Уклоняющиеся в сторону пыжьяна		Уклоняющиеся в сторону пеляди		Общее число исследованных признаков
	См	п	См	п	См	п	
Меристические	3	1	1	1	5		
Пластические	3	6	6	15			
Итого: п	6	7	7	20			
%	30,0	35,0	35,0	100,0			

Рост гибридных особей существенно не отличается от роста рыб исходных форм. Так, если в возрасте 4+ лет линейные и весовые показатели первых больше, чем вторых, то в следующей возрастной группе (5+) это отношение имеет противоположный характер. В возрасте 6+ лет особи гибрида по длине и весу занимают промежуточное положение (табл. 3).

Нерестилища сига-пыжьяна и пеляди расположены в нижнем и среднем течении р. Танью — верхнего притока р. Войкар. Разгар нереста обоих видов приходится на начало октября; именно в это время ловились особи с текучими или выметанными половыми продуктами. Совпадение места и сроков икрометания у сига-пыжьяна и пеляди в данном случае является одним из основных факторов, определяющих образование гибридных форм.

Мы располагаем данными в пользу фертильности изучавшихся нами гибридов. Так, у трех из пяти экземпляров рыб были зрелые половые

продукты. Гонады одной самки находились на V стадии зрелости. Данные по состоянию гонад другой самки гибрида, в сравнении с родительскими формами того же возраста и размера, свидетельствуют о том, что гибрид отличается более высоким коэффициентом зрелости, выходящим за пределы изменчивости исходных форм, а также и более высокой плодовитостью (табл. 4). Следует отметить, что последняя есть следствие не только увеличения объема и веса гонад рыб в целом, но и уменьшения средних размеров икринок.

Таблица 4

Коэффициенты зрелости половых продуктов самок, индивидуальная абсолютная плодовитость и размеры икринок особей родительских форм и гибрида в период нереста

Форма	Средний вес, г	Вес гонад, г	Коэффициент зрелости, %	Плодовитость, тыс. шт. икринок		Средний вес икринок, г	п
				Средняя	Колебания		
Сиг-пыжьян	850	119,0	14,0	24,8	21,0—28,9	4,80—10	3
Гибрид	835	170,0	20,4	74,8	—	2,27—10	1
Пелядь	834	136,0	16,4	52,4	45,8—65,4	2,69—10	3

Несовершенство изолирующих механизмов у пыжьяна и пеляди, по-видимому, и обеспечивает в какой-то мере жизнеспособность и фертильность гибридов этих двух видов рыб. Возможность скрещивания пеляди и сига-пыжьяна может быть использована при выведении новой формы, которая сочетала бы полезные качества исходных форм и могла бы применяться в качестве объекта акклиматизации в водоемах северных и умеренных широт нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурмакин Е. В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди.— Труды Барабинского отд. ВНИОРХ, 1953, т. 6, вып. 1.
 Остроумов Н. А. Рыбы среднего и нижнего течения р. Печоры.— Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 3.
 Сидоров Г. Д. О нересте сига в тундровых Вашуткинских озерах (бассейн р. Печоры).— Вопросы ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 3 (36).

УДК 597

А. С. ЯКОВЛЕВА

ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ ЧИРА *COREGONUS NASUS* (PALLAS) ИЗ ВОДОЕМОВ ЯМАЛА И ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Цель настоящей статьи — изучение характера возрастных изменений интерьерных признаков чира северных популяций. Отсутствие в литературе данных по возрастной изменчивости внутренних органов чира послужило обоснованием для проведения настоящих исследований.

Работа проводилась в летне-осенний период 1964 г. Всего исследовано 376 особей чира: 201 экз. из оз. Ярро-То на п-ове Ямал и 175 экз. из оз. Ворча-То на Полярном Урале. Чирь старших возрастных групп из оз. Ворча-То собраны в посленерестовый период.

В качестве показателей морфофизиологических особенностей использованы следующие признаки: относительный вес головного мозга, сердца, печени, почек и глаза. Индексы органов вычислялись как отношение веса органа в миллиграммах к весу тела в граммах. При анализе данных применялись методы вариационной статистики. В качестве меры изменчивости при рассмотрении возрастных изменений абсолютного и относительного веса мозга и глаза применен коэффициент вариации — процентное отношение среднего квадратического отклонения к средней величине признака.

Мозг и глаз. Рост глаза почти у всех рыб в пределах вида отстает от увеличения массы тела. Установлено (Бабурина, 1955), что этапы развития глаза также, как и любого другого органа, отражают развитие всего организма; качественные изменения большинства органов при переходе от этапа к этапу происходят синхронно в связи с изменением отношения организма к среде. Лапик (Lapicgue, 1910) на основе своих исследований утверждает, что величина глаза пропорциональна величине мозга. Это положение подтверждается данными Л. А. Добринской (1965). Однако Некрасовой и др. (Necrasov et al., 1955) изучены изменения величины глаза у рыб и выявлена зависимость относительного размера глаза, главным образом, от степени использования зрения при разыскивании пищи и при общей ориентации. Кроме того, величина глаза соотносительна с величиной двухолмия, но не всегда пропорциональна относительной величине всего мозга.

Наш материал позволяет нам говорить, что у чира обследованных популяций, почти без исключения, пропорциональность абсолютных величин мозга и глаза четко выражена (табл. 1). У чира обеих популяций увеличивается абсолютный вес мозга и глаза и закономерно снижается

Таблица 1

Возрастные изменения абсолютного веса внутренних органов чира, мг

Показатели	Возраст, лет							
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
	оз. Ярро-То							
Мозг	208,8 (150—280)	295,0 (170—450)	320,7 (220—560)	409,2 (250—580)	453,4 (230—850)	506,3 (360—630)	—	—
Сердце	197,2 (90—300)	336,3 (200—750)	431,3 (210—1060)	679,6 (300—1130)	789,4 (290—1350)	1003,0 (500—1760)	—	—
Печень	1975,0 (750—3300)	3718,8 (1900—10460)	5037,0 (2650—12590)	8480,4 (3550—14350)	11790,3 (4110—35050)	5215,0 (5600—46500)	—	—
Почки	2497,8 (1050—4030)	4234,0 (1830—7380)	5343,0 (2270—18300)	7842,0 (1820—10950)	9511,4 (4700—16150)	11455,6 (5200—22000)	—	—
Глаз	498,9 (330—670)	729,5 (460—1250)	903,3 (460—1550)	1249,3 (800—1570)	1377,9 (580—1830)	1525,0 (1100—2400)	—	—
Кол-ч. экз.	18	75	30	27	35	16	—	—
	оз. Ворча-То							
Мозг	—	321,0 (270—403)	367,0 (235—491)	384,3 (297—540)	511,3 (261—700)	534,2 (418—628)	503,8 (379—650)	—
Сердце	—	437,0 (256—950)	563,0 (207—980)	746,0 (306—1390)	1207,0 (600—1850)	1352,0 (488—2120)	1526,0 (917—1950)	—
Печень	—	10870,0 (3370—12950)	10320,0 (3800—17850)	12600,0 (6650—31200)	17490,0 (8850—40800)	20480,0 (8200—43400)	19940,0 (8800—36450)	—
Почки	—	2130 (1450—2975)	2870 (1800—4325)	3190 (2175—6400)	5300 (4100—7000)	6700 (4625—8800)	7180 (5850—8750)	—
Глаз	—	790 (650—950)	960 (830—1070)	1210 (880—1590)	1450 (970—1720)	1510 (1200—1780)	1600 (1390—1840)	—
Кол-ч. экз.	—	26	41	20	27	43	18	—

Возрастные изменения относительно

Показатели (длина в мм, вес в г)	Возраст					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
оз. Ярро-То						
Длина тела . . .	26,7±0,3	31,6±0,19	34,8±0,59	40,4±0,47	43,6±0,48	46,1±0,84
Вес тела . . .	283,3±19,1	438±0,98	576,7±34,1	881±34,5	1170±36,5	1381±88,6
Вес мозга . . .	0,79±0,06	0,69±0,02	0,57±0,02	0,50±0,02	0,39±0,01	0,39±0,03
Вес сердца . . .	0,70±0,04	0,78±0,02	0,74±0,02	0,77±0,03	0,67±0,03	0,69±0,06
Вес печени . . .	6,86±0,27	8,55±0,27	8,62±0,37	9,67±0,45	9,74±0,63	10,38±1,01
Вес глаза . . .	1,84±0,10	1,75±0,04	1,6±0,05	1,49±0,08	1,21±0,04	1,16±0,07
Вес почек . . .	4,31±0,14	4,88±0,12	4,60±0,17	4,47±0,28	4,06±0,16	4,09±0,25
Коллич. экз. . .	18	75	30	27	35	16

относительный вес этих органов с возрастом (табл. 1, 2), как и у других пойкилотермных животных (Шварц, 1956; Negrasov et al., 1955).

Прямая зависимость веса мозга и его отдельных частей от веса тела установлена у 14 видов костистых рыб (Geiger, 1956). На увеличение длины и высоты мозга и его отдельных частей у рыб с увеличением размеров тела указывает и Хохман (Hochman, 1956).

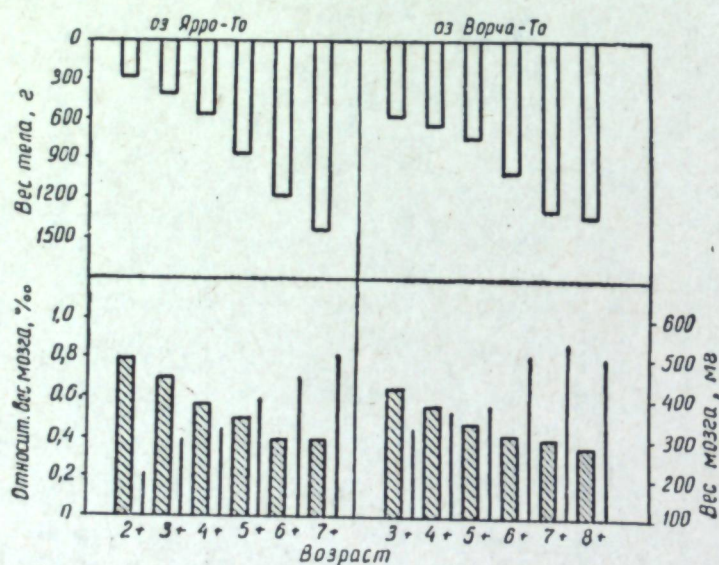


Рис. 1. Внутрипопуляционные изменения скорости роста мозга у чира.

Выявленная нами для чира закономерность в ярротинской популяции проявляется и для мозга и для глаза. Иллюстрацией служат диаграммы (рис. 1, 2). Одинаковый характер изменений относительного веса мозга и глаза позволяет полагать, что у чира между величиной мозга и глаза существует коррелятивная зависимость. Коэффициенты вариации индексов этих органов не соответствуют коэффициентам вариации их абсолютных размеров в возрастных группах. Это несоответствие свидетельствует о разной степени индивидуальной изменчивости размеров тела чира в группах. Так, группы 2+-летних особей в ярротинской популяции и 3+-летних в ворчатинской популяции имеют

го веса внутренних органов чира, ‰

Таблица 2

	Возраст					
	3+	4+	5+	6+	7+	8+
оз. Ворча-То						
33,3±0,93	34,2±0,28	36,3±1,04	42,6±0,91	45,3±0,43	45,2±0,72	
504±16,4	665,9±19,0	816,9±70,4	1237,4±43,8	1404,6±39,3	1436,3±56,2	
0,65±0,03	0,56±0,02	0,48±0,02	0,42±0,01	0,39±0,01	0,35±0,012	
0,90±0,05	0,85±0,03	0,84±0,04	0,97±0,04	0,96±0,02	1,00±0,04	
13,89±0,8	15,31±0,65	14,54±1,00	14,54±1,00	14,35±0,67	12,96±0,69	
1,68±0,1	1,32±0,05	1,23±0,06	1,15±0,04	1,06±0,03	1,08±0,04	
4,08±0,22	4,63±0,07	4,45±0,19	4,64±0,17	5,21±0,20	5,38±0,16	
26	41	20	27	43	18	

коэффициенты вариации веса тела, различающиеся почти в 2 раза (у 3+-летних особей оз. Ворча-То больше — табл. 3), а С абсолютного веса мозга в той и другой группе почти одинаковы. Казалось бы, варьирование абсолютного веса мозга не зависит от варьирования веса тела. Но коэффициенты вариации индексов мозга обнаруживают нали-

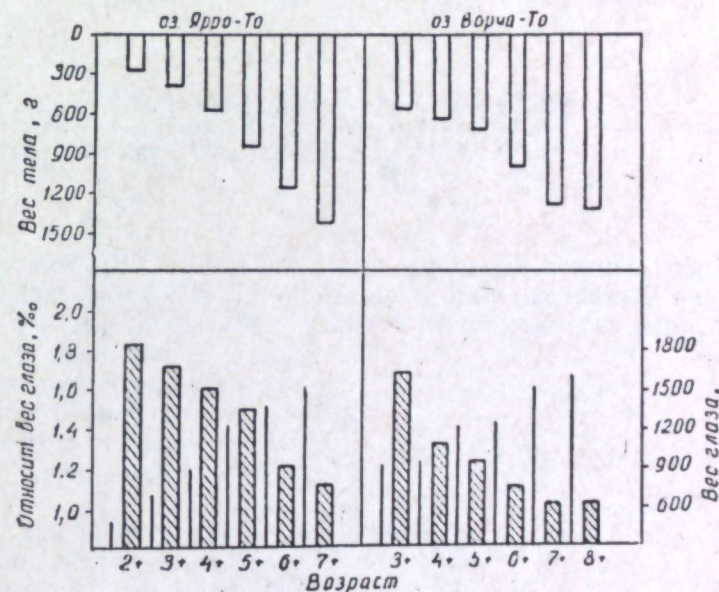


Рис. 2. Внутрипопуляционные изменения скорости роста глаза у чира.

чие этой зависимости (табл. 4). У группы чиров 2+ лет из оз. Ярро-То С индекса мозга 34,1, у 3+-летних из озера Ворча-То 20,3. Подтверждением служат и скеттр-диаграммы (рис. 3 и 4): внутри возрастных групп между абсолютным весом мозга и весом тела имеется прямая зависимость.

Интересные данные получены для ворчатинской популяции. В старшевозрастных группах не наблюдается увеличения абсолютных размеров мозга, тогда как вес тела непрерывно возрастает (см. рис. 1). Из ворчатинской популяции группы чира в возрасте 6+, 7+ и 8+ лет

Таблица 3
Коэффициент вариации веса тела, мозга и глаза чира, %

Показатели	Возраст											
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
	оз. Ярро-То						оз. Ворча-То					
Вес тела . . .	26,4	21,7	32,9	20,3	18,7	25,7	45,2	15,5	28,2	18,4	12,3	13,2
Вес мозга . . .	15,7	23,7	25,9	16,9	29,5	15,9	11,6	14,5	31,9	16,4	11,5	13,4
Вес глаза . . .	19,6	18,7	22,7	15,6	16,7	19,4	38,0	26,0	19,8	12,4	8,6	9,4
Колич. экз. . .	18	75	30	27	35	16	26	41	20	27	43	18

Таблица 4
Коэффициент вариации индексов мозга и глаза, %

Признаки	Возраст						
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
	оз. Ярро-То						
Вес тела . . .	26,4±4,4	21,7±1,7	32,9±4,2	20,3±2,7	18,7±2,2	25,7±4,5	—
Индекс мозга . . .	34,1±5,6	26,3±2,9	22,7±2,0	17,0±2,3	20,8±2,4	25,6±4,5	—
Индекс глаза . . .	22,3±3,7	17,1±1,4	16,9±2,1	28,2±3,8	19,8±2,3	22,4±3,9	—
Колич. экз. . .	18	75	30	27	35	16	—
	оз. Ворча-То						
Вес тела . . .	—	45,2±6,2	15,5±1,7	28,2±4,4	18,4±2,5	12,3±1,3	13,2±2,2
Индекс мозга . . .	—	20,3±2,8	17,8±1,9	29,1±4,6	16,1±2,1	19,9±2,1	14,8±2,4
Индекс глаза . . .	—	20,8±2,8	14,4±1,5	14,6±2,3	14,7±2,0	15,1±1,6	12,0±2,0
Колич. экз. . .	—	26	41	20	27	43	18

взяты в период нереста. Не могло ли это повлиять на темп роста мозга? Очевидно, нет. Некрасова и др. (Necrasov et al., 1955) исследовали изменения относительного веса мозга у рыб на трех этапах (до половой зрелости; нерестовый и посленерестовый периоды) и обнаружили, что закономерное снижение индекса мозга не задерживается в нерестовый период.

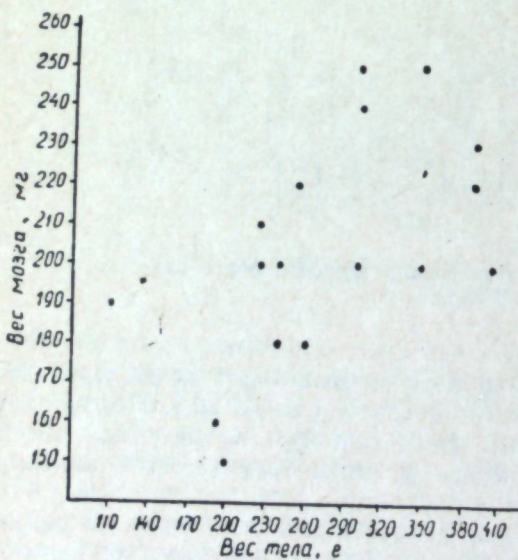


Рис. 3. Зависимость веса мозга 2+-летних особей чира (ярротинская популяция) от размеров тела.

Факт, подобный обнаруженному в ворчатинской популяции чира, наблюдается и у муксуна из оз. Ярро-То (материалы И. Н. Брусониной). У муксуна в группах 9+, 10+—12+ лет так же, как и у чира старшевозрастных групп из оз. Ворча-То, заметно отсутствие увеличения абсолютных размеров мозга (рис. 5 и табл. 5). Несомненно, это обусловлено случайным подбором материала, но обнаруженное показывает, что у рыб в отличие от других по-

взяты в период нереста. Не могло ли это повлиять на темп роста мозга? Очевидно, нет. Некрасова и др. (Necrasov et al., 1955) исследовали изменения относительного веса мозга у рыб на трех этапах (до половой зрелости; нерестовый и посленерестовый периоды) и обнаружили, что закономерное снижение индекса мозга не задерживается в нерестовый период.

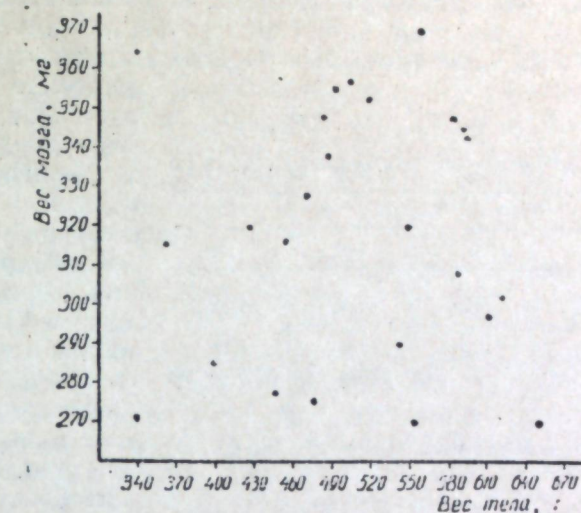


Рис. 4. Зависимость веса мозга 3+-летних особей чира (ворчатинская популяция) от размеров тела.

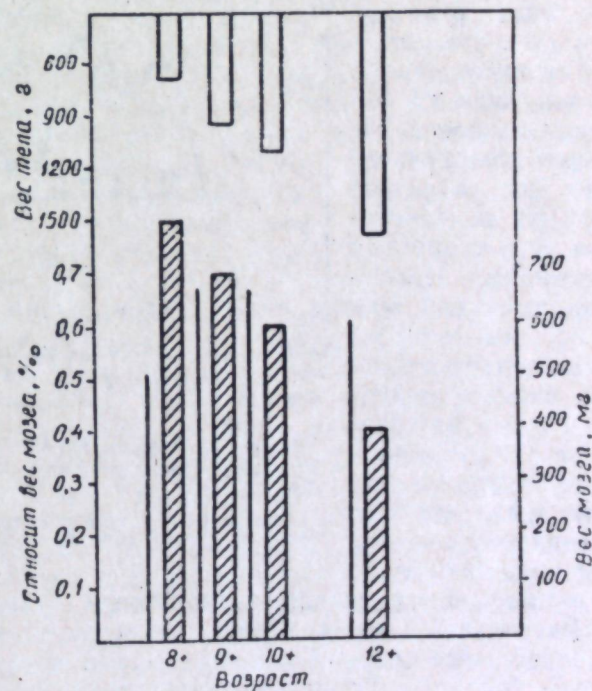


Рис. 5. Возрастные изменения веса мозга муксуна (оз. Ярро-То)

звоночных животных (у которых рост мозга прекращается раньше, чем рост всего тела) рост мозга с возрастом не прекращается, а замедляется (в то время как рост тела продолжается в течение всей жизни).

В ворчатинской популяции чира, кроме того, заметно явное несоответствие в изменении индексов мозга и глаза по возрастным группам

Таблица 5

Возрастные изменения веса мозга муксуна из оз. Ярро-То

Показатели	Возраст			
	8+	9+	10+	12+
Вес тела . . .	680	955	1106	1662
Абсолютный вес мозга	510 (360—600)	670 (520—770)	670 (470—800)	610 (580—650)
Относительный вес мозга	0,8±0,04	0,7±0,04	0,6±0,03	0,4±0,04
Коллич. экз. .	15	10	9	3

(особенно в старшевозрастных), т. е. отсутствие корреляции между величинами мозга и глаза. Неравномерность в изменениях индексов рассматриваемых органов сопровождается неравномерностью изменений коэффициентов вариации абсолютных величин — веса мозга и веса глаза (табл. 3). Надо отметить, что группы в возрасте 6+, 7+ и 8+

лет характеризуются почти одинаковой степенью изменчивости независимо от того, касается ли это абсолютных величин или относительных размеров мозга и глаза (см. рис. 1, табл. 3 и 4), причем изменения абсолютных размеров мозга у

чиря этих возрастных групп невелики. То же можно сказать и об изменении индексов мозга. Если обратить внимание на индивидуальную изменчивость абсолютных размеров мозга и его индексов в трех рассматриваемых группах, то она по величине стоит в одном ряду с другими возрастными группами. Исключение представляет группа 5+-летних особей. В ней коэффициент вариации абсолютного веса мозга и его индекса значительно выше, чем в других группах (см. табл. 3 и 4). Объяснить это, вероятно, можно слабым действием отбора в группе или тем, что она неоднородна по составу.

Для того, чтобы показать, какое из двух предположений правильно, использован метод скользящей кривой (Ястремский, 1961). При графическом изображении значений абсолютного веса мозга 5+-летних особей получается двухвершинная кривая (рис. 6). Ее двухвершинность и служит доказательством того, что группа неоднородна по составу. Вычисление коэффициента вариации абсолютного веса мозга для двух группировок, выявленных вычерчиванием скользящей кривой, подтверждает предположение о неоднородности группы 5+-летних особей ($C=4,47$ и $11,3\%$). Известно также, что в оз. Ворча-То заходят чирьи из других близко расположенных водоемов. Поэтому вполне вероятным

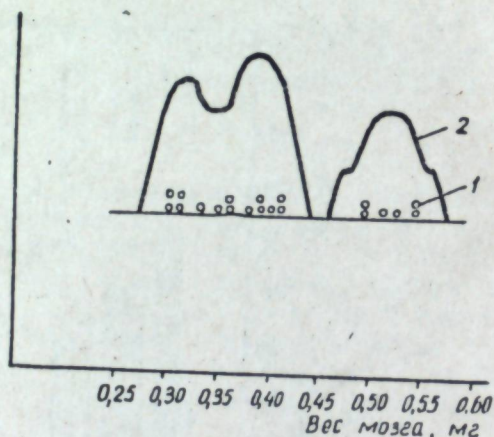


Рис. 6. Скользящая кривая и эмпирический ряд распределения значений веса мозга у 5+-летних особей чира из оз. Ворча-То. 1 — вес мозга с точностью до 0,01 г; 2 — скользящая кривая по интервалу в 0,03 г.

является предположение, что ворчатинская популяция характеризуется отсутствием генетического единства популяции, чем объясняются, по-видимому, и те отклонения от общей закономерности, которые наблюдаются в этой популяции (см. рис. 1).

Слабая корреляция (коэффициент корреляции равен +0,21) между абсолютным весом мозга и весом тела чира в группе 3+-летних особей этой популяции (см. рис. 4) имеет место тоже, видимо, вследствие неоднородного состава популяции. У 2+-летних чиров ярротинской популяции коэффициент корреляции равен +0,49 (см. рис. 3). Таким образом, в двух обследованных популяциях чира есть разница в ходе популяционного онтогенеза.

При межпопуляционном сравнении у чира из двух популяций различия в индексах глаза статистически достоверны в большинстве случаев (табл. 6); различия же в индексах мозга чира между популяциями чрезвычайно незначительны. Так, в 5+-летнем возрасте у чира из оз. Ярро-То относительный вес мозга составляет $0,50\%$ (вес тела 881 г), а из оз. Ворча-То в этом же возрасте $0,48\%$ (вес тела 706 г). Невелики различия и по абсолютному весу мозга чира между одновозрастными группами обеих популяций (см. табл. 1), что еще раз подтверждает мнение о том, что мозг менее, чем другие органы, подвержен непосредственному влиянию изменений условий среды.

Единая закономерность, описывающая изменения веса мозга при изменении веса тела чира, характерная для обеих популяций, наиболее четко выявляется изучением аллометрического роста мозга чира. При изучении соотносительного роста мозга чира использовано аллометрическое уравнение $y = bx^a$, которое было предложено Д. Г. Гексли (Huxley, 1932), а затем применено другими авторами (Терентьев, 1945; Баранова, 1957; и др.). В этом уравнении при анализе нашего материала y — это вес мозга, мг, x — вес тела, г. Коэффициент b — показатель начальной величины роста. Показатель степени a передает темп относительного роста. Если $a > 1$, значит, мозг растет быстрее, чем нарастает масса тела (положительная корреляция). Если $a < 1$, то мозг отстает в росте от веса тела (отрицательная корреляция). Когда $a = 1$, темпы роста сравниваемых величин равны.

Индекс мозга чира связан с размерами тела отчетливой обратной корреляцией (отрицательная аллометрия). Аллометрический показатель a для ворчатинской популяции равен 0,442, для ярротинского чира $a = 0,465$ (рис. 7). Скорость роста мозга чира в популяциях подчиняется одной закономерности (мозг растет медленнее, чем нарастает масса тела). И, очевидно, популяционных различий нет.

При обследовании 21 популяции 10 видов рыб (муксун, пелядь, ряпушка, сиг-пыжьян, чир, щука, окунь, ерш, золотой и серебряный карась) сотрудниками нашей лаборатории установлена единая закономерность в соотносительном росте мозга и тела (Добринская и др., 1967), причем популяции рыб гораздо более специфичны, чем популяции наземных позвоночных, т. е. обратная корреляция между относительными размерами мозга и весом тела обнаруживается у рыб в пределах популяций, а у наземных позвоночных животных обнаруживается в пределах видов.

Эмпирические линии регрессии, изображающие на рис. 7 скорость роста мозга чира относительно возрастания веса тела в каждой возрастной группе, убеждают в том, что каждой группе свойствен свой темп относительного роста мозга (табл. 7).

На основе анализа возрастных изменений относительного веса мозга и глаза и соотносительного роста этих органов у чира создается пред-

Межпопуляционные отличия по индексам мозга и глаза

Показатели	Возраст					
	3+			4+		
	$M_1 \pm m_1$	M diff.	$M_2 \pm m_2$	$M_1 \pm m_1$	M diff.	$M_2 \pm m_2$
Мозг	$0,69 \pm 0,02$	1,1	$0,65 \pm 0,03$	$0,57 \pm 0,02$	0,4	$0,56 \pm 0,02$
Глаз	$1,75 \pm 0,04$	0,5	$1,68 \pm 0,10$	$1,60 \pm 0,05$	3,9	$1,32 \pm 0,05$
Коллич. экз.	75		26	30		41

посылка для оценки состава популяций и установления единства популяций без проведения сложных генетических экспериментов.

Сердце. Известно, что у наземных позвоночных животных, включая и пойкилотермных, с возрастом и увеличением размеров тела наблюдается снижение индекса сердца, объясняющееся снижением энер-

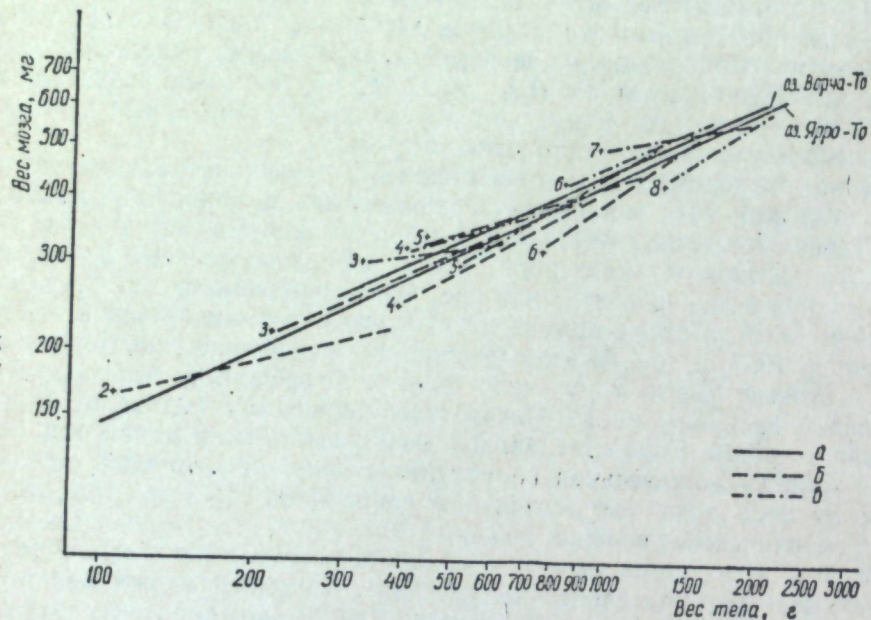


Рис. 7. Закономерности скорости роста мозга чира двух популяций (масштаб логарифмический).
а — средняя; б — возрастные группы ярротинской популяции; в — ворчатинской популяции.

гетических затрат с увеличением размера животных (Hesse, 1926; Шварц, 1956). Литературные данные по относительному весу сердца рыб довольно противоречивы. Р. Гессе (Hesse, 1921, 1926) проводились исследования сердечного индекса у рыб, в основном у морских, в результате которых было установлено, что у одного и того же вида индекс сердца не зависит от размеров тела, а значит, и возраста, т. е. приблизительно постоянен. Также Вилдер, Робинсон и Хуми (Wilder, Robinson, Humi, 1961) не установили возрастных изменений относительного веса сердца у обследованных ими 13 видов рыб (независимо от возраста индекс сердца этих рыб равен примерно 0,1%). Результаты, полученные Добринской (1965), свидетельствуют об отсутствии закономерных изменений относительного веса сердца с возрастом у ряпушки, сига-пыжьяна, ерша, карася золотого и серебряного. А. М. Божко (1962), однако,

Таблица 6

чиря из оз. Ярро-То ($M_1 \pm m_1$) и оз. Ворча-То ($M_2 \pm m_2$)

	Возраст								
	5+			6+			7+		
	$M_1 \pm m_1$	M diff.	$M_2 \pm m_2$	$M_1 \pm m_1$	M diff.	$M_2 \pm m_2$	$M_1 \pm m_1$	M diff.	$M_2 \pm m_2$
	$0,50 \pm 0,02$	0,4	$0,48 \pm 0,02$	$0,39 \pm 0,01$	1,8	$0,42 \pm 0,01$	$0,39 \pm 0,03$	0	$0,39 \pm 0,01$
	$1,49 \pm 0,08$	2,8	$1,23 \pm 0,06$	$1,21 \pm 0,04$	0,5	$1,15 \pm 0,04$	$1,16 \pm 0,07$	1,3	$1,06 \pm 0,03$
	27		20	35		27	16		43

Таблица 7

Размеры тела и мозга чира и константа роста (α) чира из двух популяций

Возраст	оз. Ярро-То				оз. Ворча-То			
	вес тела, г	вес мозга, мг	α	n	вес тела, г	вес мозга, мг	α	n
2+	287	209	0,253	18	—	—	—	—
3+	438	295	0,442	75	576	321	0,137	26
4+	577	321	0,535	30	622	367	0,309	41
5+	881	409	0,319	27	706	384	0,581	20
6+	1170	453	0,696	35	1029	511	0,444	27
7+	1381	506	—	16	1282	534	0,194	43
8+	—	—	—	—	1337	504	0,436	18
Среднее	—	—	0,465	—	—	—	0,442	—

отмечает уменьшение индекса сердца с возрастом у щуки, плотвы, окуня.

У обследованных нами популяций чира наблюдается закономерное нарастание абсолютного веса сердца с увеличением размеров тела (см. табл. 2). Абсолютный вес сердца в 2+-летнем возрасте у чира (197 мг) в 5 раз меньше, чем у 7+-летних особей (1003 мг). Картина возрастных изменений индекса сердца в обеих популяциях почти одинакова: различия между возрастными группами невелики и статистически недостоверны (см. табл. 6). В ярротинской популяции исключение представляют две возрастные группы (5+ и 6+ лет), когда от предыдущей к последующей заметно достоверное ($M \text{ diff.} = 2,2$, т. е. уровень достоверности 98,6%, по одностороннему критерию) снижение индекса сердца от 0,77 до 0,67%. Но масштаб различий весьма невелик по сравнению с представителями других классов животных. Например, у лягушки (*Rana ridibunda*) относительный вес сердца сеголетков составляет 5‰, а у половозрелых — падает до 2,5‰ (Шварц, 1956). В ворчатинской популяции отмечается незначительное (однако достоверное: $M \text{ diff.} = 2,3$) увеличение индекса сердца у 6+-летних особей по сравнению с 5+-летними — от 0,84 до 0,97‰. У ворчатинского чира старшевозрастных групп (6+, 7+ и 8+ лет) относительный вес сердца выше (рис. 8), чем в предыдущих возрастных группах, возможно, потому, что чирьи этих групп (6+, 7+ и 8+ лет), участвуя в нересте и совершая миграции, производят большие затраты энергии, что увеличивает нагрузку на сердечную мышцу. Значит, увеличение сердечного индекса (хотя и незначительное) вполне естественно, поскольку относительный вес сердца зависит от двигательной активности рыбы (Никитенко, 1964; Дмитриева, 1957; Hesse, 1921, 1926), иными словами, определяется интенсивностью обмена веществ, связанного со скоростью движения. В целом в обеих популяциях чира индекс сердца почти не изменяется, как и у других рыб (Добринская, 1965).

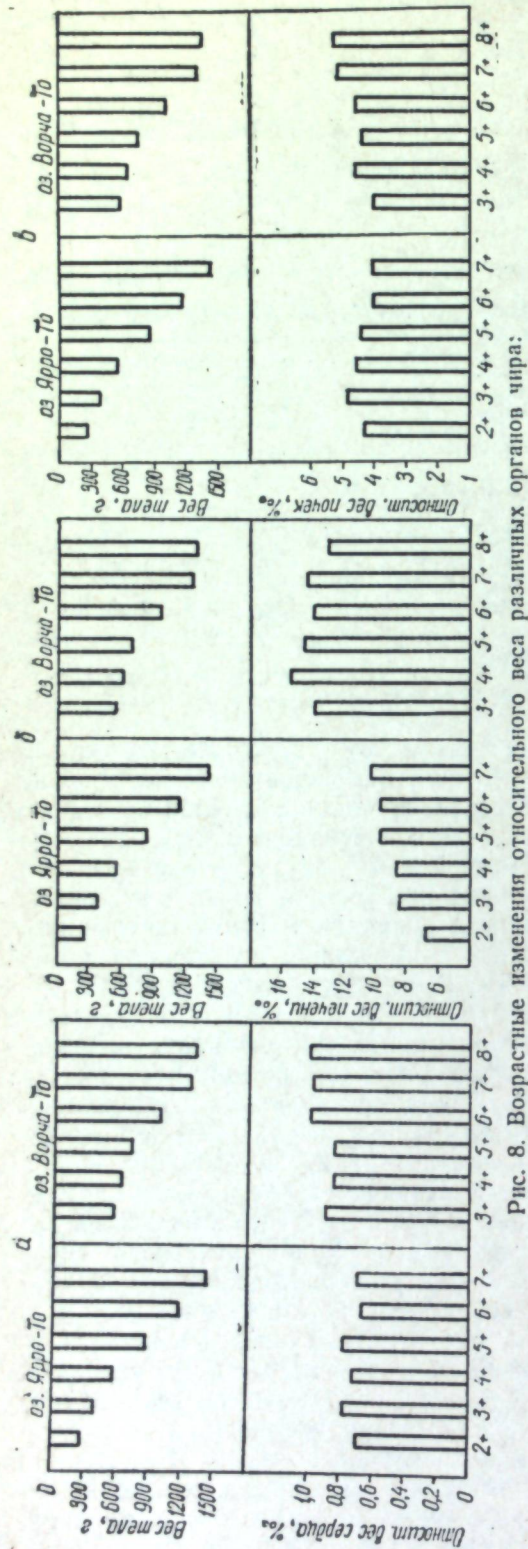


Рис. 8. Возрастные изменения относительного веса различных органов чира: а — сердца, б — печени, в — почек.

Надо сказать, что, по нашим данным, правило рядов Гессе (Hesse, 1921) об обратной зависимости между весом тела и относительным весом сердца — не подтверждается (см. рис. 8). И, по-видимому, исключения из этого правила нередки (Дмитриева, 1957; Добринская, 1965; Charles Wilder et al., 1961).

Печень. У наземных позвоночных животных максимальный относительный вес печени присущ молодым особям. В дальнейшем происходит отставание нарастания массы печени от нарастания общего веса тела (Шварц, 1965). По данным З. Н. Виноградовой (1953), у таких рыб абсолютный и относительный вес печени увеличивается с возрастом. У пелагических рыб относительный вес печени остается постоянным, а абсолютный увеличивается с возрастом.

Анализ нашего материала позволяет говорить о том, что у чира с возрастом происходит увеличение абсолютного веса печени: в ярротинской популяции от 1975 мг у 2+-летних до 15215 мг у 7+-летних, а в популяции оз. Ворча-То от 10870 мг у 3+-летних до 19940 мг у 8+-летних. У разных видов рыб абсолютный вес печени с возрастом увеличивается, а изменение относительного веса печени различно. Так, А. М. Божко (1962) у окуня, щуки и мальков лосося установила увеличение индекса печени с возрастом, у сеголетков карпа наблюдается то же самое (Малыревская и Дзюбан, 1962). По данным Л. А. Добринской (1965), у сига-пыжья-

на и карася не происходит увеличения индекса печени с возрастом; у ряпушки и ерша относительный вес печени остается практически неизменным во всех возрастных группах. У чира, по нашим данным, при однородности материала по физиологическому состоянию особой проявляется закономерное увеличение относительного веса печени с возрастом: различия между крайними возрастными группами (2+ и 7+ лет) статистически достоверны ($M \text{ diff.} = 3,3$), хотя различия в индексах между последовательными возрастными группами недостоверны (популяции оз. Ярро-То, см. табл. 2). В популяции озера Ворча-То, однако, такая закономерность не наблюдается, очевидно, в силу того, что собранный материал отличается разнородностью, поскольку собран в период нереста. В этой популяции отмечаются небольшие колебания индекса печени в разных возрастных группах.

Величина возрастных изменений относительного веса печени чира в обследованных популяциях видна из рис. 9. Чир ворчатинской популяции имеет печень более крупную и по абсолютным и по относительным размерам (см. табл. 1 и 2), что свидетельствует, видимо, о более благоприятных условиях обитания в этом озере, так как величина печени зависит от экологических условий и от интенсивности питания. Межпопуляционные различия, по нашим данным, обнаруживаются не только по величине абсолютного веса и индексов печени, но и по характеру их изменений (рис. 8, б). Если в одной из популяций чира наблюдается увеличение индекса печени с возрастом, то в другой изменения очень малы и не имеют определенного направления. Причиной этого может служить неоднородность состава ворчатинской популяции, которая доказывается материалами по возрастным изменениям веса мозга чира. Но нужно отметить, что и у других видов рыб различия по индексу печени выявляются между популяциями (популяции карася — Добринская, 1965).

Почки. Изменение интенсивности функций почек происходит в соответствии с изменением количества продуктов обмена. Кроме того, обитание в условиях, требующих интенсификации обмена, всегда сопровождается увеличением размеров почек. Так, для млекопитающих установлено, что размеры почек определяются количеством работы, требуемой от них для поддержания постоянного химического состава крови в организме (Fylling, 1952). Поскольку орган работает периодически с оптимальным отношением между периодами работы и отдыха, то увеличивающиеся требования, разрушающие это отношение, приводят к увеличению размеров органа, чтобы восстановить оптимальное отношение (Boycott, 1932). У млекопитающих относительные размеры почек находятся в обратной зависимости от размеров тела, причем эта связь более четко выражена, чем для других органов (Шварц, 1960). М. Ф. Никитенко (1964) утверждает, что у рыб (дунайский лосось, ручьевая форель, голавль, карпатский усач) так же, как у млекопитающих, относительный вес почек наиболее отчетливо по сравнению с другими органами обнаруживает обратную зависимость от размеров тела.

Наши данные свидетельствуют о том, что с увеличением размеров тела чира абсолютный вес почек увеличивается (см. табл. 1). Изменения относительных размеров почек с возрастом в обеих популяциях происходят по-разному: у ярротинского чира намечается тенденция закономерного увеличения индекса почек, у чира из оз. Ворча-То — закономерного снижения его (рис. 8, в), но различия в индексах между последовательными возрастными группами статистически недостоверны (см. табл. 2). В ворчатинской популяции старшевозрастные группы (7+ и 8+ лет) имеют наибольший индекс почек, по-видимому, в связи с интен-

сификацией обмена веществ у нерестующих рыб, вызывающей увеличение размеров почек.

Из вышеописанного можно видеть, что интерьерные признаки чира в обследованных популяциях, изменяясь неодинаково, обнаруживают различия в ходе популяционного онтогенеза и могут быть применены в диагностических целях.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабуринна Е. А. Развитие глаз и зрения сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grimm) — Вопросы ихтиологии, 1955, вып. 4.
- Баранова Г. И. О применении правила Аллена к мышевидным грызунам. — Вести Ленингр. ун-та, серия биол., 1957, вып. 3, № 15.
- Божко А. М. Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов озерного лосося. — Биология внутренних водоемов Прибалтики, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Виноградова З. А. Сравнительная характеристика содержания витамина А в печени рыб Черного моря. Киев, Изд-во АН УССР, 1953.
- Добринская Л. А. Возрастные изменения относительного веса внутренних органов рыб. — Зоол. ж., 1965, т. 12, вып. 1.
- Добринская Л. А., Ищенко В. Г., Амстиславский А. З., Бруснына И. Н., Паракецов И. А., Яковлева А. С. Видовая специфика и внутривидовая изменчивость в классе рыб. — Тезисы докладов совещания по объему вида и внутривидовой систематике. Л., «Наука», 1967.
- Дмитриева Е. Н. Морфоэкологический анализ двух видов карася. — Труды Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1957, вып. 16.
- Малыревская А. Я., Дзюбан А. Д. Биохимические показатели, картина крови и индексы внутренних органов у сеголетков карпа в период подготовки к зимовке. — Вопросы экологии, М., Высшая школа, 1962.
- Никитенко М. Ф. О размерах и строении головного мозга некоторых рыб в связи с образом их жизни. — Вопросы ихтиологии, 1964, 4, вып. 1 (30).
- Терентьев П. В. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria* L. — Зоол. ж., 1945, т. 24, вып. 3.
- Шварц С. С. К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных животных. — Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 6.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. — Труды Ин-та биологии УФАИ. СССР, 1960, вып. 14.
- Ястремский Б. С. Некоторые вопросы математической статистики. М., Госстатиздат, 1961.
- Boycott A. E. Hypertrophy and atrophy. — Univ. Coll. Hosp. Mag., 1932, 17(2), 56.
- Fylling P. Restitution of rat kidney after temporary ureteral ligature. — Acta Path. et Microbiol. Scand. Suppl., 1952, 93.
- Geiger W. Quantitative untersuchung über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums. — Acta Anatomica, 1956, 26, 1.
- Hochman L. Vjovj mozku kaprino plodku, Sbor. Vysoke školy zemed, a Lesn. fak. Brne, 1956, 4, b. 4.
- Huxley J. S. Problems of Relative Growth. London, 1932.
- Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. — Zool. Jahrb. Abt. Allg., Zool., 1921, 38.
- Hesse R. Die Größe des Herzens bei den Wirbeltieren. — Handb. der norm. u. pathol. Physiol., 1926, Bd 7, H. 1.
- Lapicque L. La grandeur relative de l'oeil et l'appréciation du poids encéphalique. — C.R. Acad. Sc. Paris, Juillet 1908 si, 1910.
- Necrasov O., Caraman Adăscăliței E., Haimovici S., Cristescu M. Contribuție la studiul variabilității volumului encefalului la Pești teleosteeni. — An. st. Univ. Iasi (ser nova). Sect. II, 1955, t. 1, 1-2.
- Wilder Charles J., Robinson Paul F., Humi J. B. Heart size and body size in fish. — Anat. Rec., 1961, 140, 4.

УДК — 551.48+543.30

Д. Л. ВЕНГЛИНСКИЙ

К ИЗУЧЕНИЮ ОСОБЕННОСТЕЙ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ РЫБ В ОЗЕРАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Начатое еще в 1942 г. сотрудницей Якутского отделения ВНИОРХ Н. А. Зубковой (1943) изучение фауны озер Вилюйской низменности было продолжено в 1949—1950 гг. Г. П. Кожевниковым (1950, 1951, 1955), в 1958—1959 гг. — Д. Л. Венглинским (1961, 1962) и Н. В. Вершининым (1962), а в последние годы Ю. П. Ларионовым (1966). В результате осуществленных работ были получены новые интересные сведения не только по качественному и количественному составу, биологии и промыслу рыб, но и по условиям их обитания. Настоящая работа посвящена анализу природных условий, особенностей морфологии, морфометрии и других сторон гидрологии озер бассейна р. Вилюй.

Особенности природных условий

Вилюй является крупнейшим левобережным притоком р. Лены и основной водной магистралью Сунтарского, Нюрбинского, Верхне-Вилюйского и Вилюйского районов Якутской АССР. Огромная территория его бассейна (490 600 км² — Иогансон, 1953) является западной частью Великой аллювиальной равнины Центральной Якутии, представленной здесь мощной толщей мезозойских отложений, покрытых древнеаллювиальными и аллювиальными отложениями четвертичного периода (Зольников и др., 1962). Рельеф местности волнистый, с постепенным понижением с запада на восток.

Природа Центрально-Якутской физико-географической провинции Средней Сибири, в пределах которой и расположена Вилюйская низменность, крайне сурова и своеобразна. Климат резко континентален: по данным Вилюйской метеорологической станции, среднегодовая температура воздуха равна 9,2°, а амплитуда колебания температур, выражающая обычно степень континентальности климата, составляет 96,2° и находится в пределах от —59,8° до +36,4° (Зольников и др., 1962). В целом же по Якутии эта амплитуда нередко превышает 120°, т. е. «больше, чем где бы то ни было на земле» (Берг, 1947а, стр. 88; Еловская, 1958). Годовое количество осадков здесь почти такое же, как и в пустынно-степной зоне Советского Союза: 236—245 мм (Златкин, 1959; Зольников и др., 1962).

Суровая, малоснежная и почти безветренная зима, сравнительно жаркое и сухое лето с ярко выраженными инверсиями температуры воздуха определяют особенности гидрологического режима рек и озер этой

местности. Зимой сочетание крайне низких температур воздуха с значительным снеговым покровом (30—40 см) обуславливает зачастую большую толщину льда на водоемах и промерзание их до дна. Летом значительная часть выпадающих осадков испаряется вследствие высоких температур этого сезона года, что приводит к ослаблению стока, обмелению и пересыханию многих из водоемов (в том числе и Вилюя, глубина которого на перекатах в иные годы не превышает и 50 см — Кожевников, 1960).

На территории Вилюйской низменности преобладают почвы подзолистого и болотного типов, изредка встречаются и солончаки (Доленко, 1916; Глинка, 1927). К северо-востоку от г. Вилюйска имеется обширный район незакрепленных или слабо закрепленных растительностью песков с барханным рельефом. Достигающие нескольких метров в высоту песчаные бугры являются ничем иным, как русловыми и прирусловыми песками некогда протекавших здесь рек.

На создание почвенного климата и формирование растительного покрова, на образование и специфику гидрологического режима водоемов большое влияние оказывает вечная мерзлота. Толщина сплошного слоя последней в Якутско-Вилюйской впадине достигает 150 м, а в других районах Якутии 600 м, с оттаиванием поверхностных слоев почвы летом в среднем до 1 м (Россолимо, 1953; Еловская, 1958; «Якутский экономический административный район», 1958).

Благодаря вечной мерзлоте, в районах Центральной Якутии, несмотря на очень засушливый климат, преобладает лесная таежная растительность, а не степная, как это следовало бы ожидать (Берг, 1947б, 1955; Зольников, 1954а, 1954б; Уткин, 1960, и др.). Подобно ели в пределах Сунтарской излучины Вилюя (Дробов, 1916), сосна и смесь ее с березой и осиной нередко образуют широкие кольцевые полосы вокруг озерных котловин в низовьях Вилюя. По обоим берегам среднего и нижнего течения Вилюя на склонах и вершинах песчаных холмов и просто по берегам озер с песчаными берегами широко распространено растение субальпийского пояса гор Восточной Сибири и границы леса северо-восточной Азии — кедровый стланец (Маак, 1886; Кузнецов, 1927, 1929; Сочава, 1929; Работнов, 1935; и др.).

Для прибрежной и водной растительности озер характерна бедность ее качественного и количественного состава (табл. 1), что определяет сравнительно слабую степень зарастаемости большинства водоемов, населенных пелядью и озерно-речными видами рыб, и хорошие условия газового режима их вод в зимнее время. Наряду с другими водорослями, на дне многих озер отмечены колонии *Nostoc* и подводные обрастания коряг и стеблей растений спирогирой. Свободно плавающие диатомовые, зеленые и сине-зеленые водоросли в небольших и мелких водоемах зачастую вызывают цветение воды во второй половине лета и осенью.

Гидрология и гидрохимия озер

Длина и площадь большинства Вилюйских озер невелики — в пределах 5 км и 1 тыс. га, но встречаются водоемы длиной свыше 10 и даже 30 км при площади от 3 до 31 тыс. га. Таковы озера Кобяйской группы — Баранатгалах (15 км, 3862 га), Неджили (35 км, 31 300 га) и некоторые другие. Основная масса озер мелководна и небольшая глубина присуща не только малым и средним по площади водоемам, но и таким крупным, как Одунда и Мастах, ибо при площади от 1500 до 3170 га они имеют глубину не более 4 м. Наиболее глубоки озера Муосталах (17 м) и Уюлу (20 м).

Таблица 1

Состав растительности некоторых озер бассейна р. Вилюй

Растительность	Водоемы		
	Дьям-кюеле	Дянах	Муосталах
Прибрежная растительность			
1. <i>Cicuta virosa</i> L.	+	+	+
2. <i>Glyceria spiculosa</i> (Fr. Schmidt) Roshev	+	+	—
3. <i>Scolochloa festucacea</i> Link	—	—	+
4. <i>Carex vesicaria</i> L.	+	+	+
5. <i>Calla palustris</i> L.	—	—	+
6. <i>Equisetum palustre</i> L.	—	+	+
7. <i>Oenanthe aquatica</i> Lam	—	—	+
8. <i>Phragmites communis</i> L.	—	+	—
9. <i>Scirpus lacustris</i> L.	+	—	+
Водная растительность			
а) Растения с плавающими листьями:			
1. <i>Hydrocharis morsus ranae</i> L.	+	—	+
2. <i>Sparganium</i> sp.	+	—	—
3. <i>Polygonum amphibium</i> L. var. <i>natans</i> Moch	+	+	+
4. <i>Potamogeton natans</i> L.	+	—	+
5. <i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	+	—	—
6. <i>Mentha trifoliata</i> L.	+	—	+
7. <i>Nuphar luteum</i> Sm.	+	—	+
б) Растения погруженные:			
1. <i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	+	—	+
2. <i>Potamogeton praelongus</i> Wulf	+	—	+
3. <i>Chara</i>	—	+	+
4. <i>Nitella</i>	+	+	+
5. <i>Ceratophyllum demersum</i> L.	—	+	+
6. <i>Myriophyllum</i> L.	—	+	+

Береговой линии термокарстовых водоемов, имеющих большей частью округлые очертания, чаще присущи плавность и отсутствие многочисленных мысов и заливов, столь распространенных в остаточных русловых озерах. Последние бывают нередко вытянутой, продолговатой или овальной формы со сравнительно сильной изрезанностью береговой линии, что находится в тесной связи с их происхождением. Сильно вытянутую, а порою очень извилистую форму имеют пойменные озера-старички.

Некоторые авторы (Зольников и др., 1962) указывают, что остаточные, русловые озера Вилюйской низменности обладают большей частью высокими северными берегами с крутыми склонами и более низкими и пологими — южными; склоны южной экспозиции термокарстовых водоемов более круты, чем северной. Подобное отмечал в свое время и К. К. Никифоров (1916) в отношении крутизны склонов блюдцеобразных озерных впадин Лено-Вилюйского плато. Остаточные озера Мастахской группы действительно имеют нередко неодинаковые по своей высоте и крутизне береговые склоны, однако расположение последних по отношению к странам света в значительной мере зависит от направления, в котором шла выработка течением русел и протоков древних рек, особенно при их миграции.

Здесь чаще встречаются берега — крутой южный и более пологий, ровный северный (озера Аай, Дьямкюеле, Дянах и многие другие),

но не всегда. Кроме того, встречается и резкий переход от уреза воды к ровной, почти плоской поверхности торфяника, возвышающейся порою над уровнем воды на высоту от одного до двух метров (озера Луку, Ничангда и другие). Многие из озер разделены пучинными перемычками, на поверхности которых развиты бугристо-западинные формы микро рельефа; низкие пологие берега их почти всегда заболочены.

Дно мелких водоемов в большинстве случаев ровное, с равномерным распределением глубин, в то время как глубокие озера имеют более или менее ярко выраженный наклон ложа в сторону пониженной части водоема. Состав грунтов дна и берегов остаточных и термокарстовых озер и аласов различен. В то время как дно первых сложено древним аллювием старичной фации, а берега — преимущественно древним аллювием пойменной, у вторых грунт дна представлен древним аллювием пойменной фации, одинаковым по своему литологическому составу с близлежащими участками межозерных и межаласных пространств (Зольников и др., 1962).

Дно многих озер остаточного происхождения покрыто толстым слоем сапропеля. Несмотря на незначительную глубину некоторых из них (2—4 м), слой донных отложений достигает иногда шести и более метров (озера Джабыддах, Луку и некоторые другие). Песчаные грунты, так часто встречающиеся в прибрежной части водоемов, занимают подчас и все их ложе. В зоне распространения суглинков дно озерных впадин состоит из серого с сине-зеленоватым оттенком суглинка, покрытого слоем иловых отложений.

Озера Вилюйской низменности, как и Центральной Якутской впадины, в большинстве своем бессточны (Кожевников, 1955; «Справочник по водным ресурсам СССР», 1936). Подземные грунтовые воды почти отсутствуют, и питание озер осуществляется за счет атмосферных осадков; при наличии же связи с соседними водоемами — путем притока воды из них. Уровненный режим вод озер подвержен сильным сезонным колебаниям, ибо быстрое и дружное таяние снегов весной вызывает столь же быстрое и резкое его повышение, а высокая температура воздуха и сильное испарение влаги летом ведут к неуклонному его снижению в это время года. Площадь водосбора у остаточных (русловых) озер обычно больше, нежели у термокарстовых, и сезонные колебания (особенно весной) в них проявляются ярче. Небольшие по площади и глубине водоемы первого типа сравнительно редко высыхают полностью в летний период и так же редко промерзают до дна зимой, чего нельзя сказать о вторых.

Уровень воды в сточных озерах со временем понижается, и они сильно мелеют в результате эрозии, углубления и расширения русла вытекающих из них рек. Степень восполнения запасов влаги в таких озерах из-за скудности атмосферных осадков незначительна. Изменение гидрологического режима водоемов влечет за собой и изменение состава ихтиофауны — исчезают холодолюбивые виды рыб (пелядь) и появляются нетребовательные к кислородному и термическому режимам карась и голяк. Многие озера (Баранатталах, Дянах, Муосталах и другие) на склонах своих впадин имеют террасы, говорящие о том, что некогда они обладали более высоким уровнем воды. Подобное изменение происходило под действием различных физико-географических факторов в весьма продолжительные сроки и их, безусловно, нельзя отнести к сезонным.

До 1949 г. пелядь еще отмечалась в уловах на озерах Джабыддах и Ничангда (Кожевников, 1951), но в настоящее время она отсутствует там совершенно. Причиной ее исчезновения в первом случае послужи-

ли как обмеление водоема до глубины 2 м и накопление большой массы донных отложений органического происхождения, так и резкое уменьшение его проточности. Во втором случае имели место снижение уровня вод озера по сравнению с прошлыми годами и возросшая их прогреваемость. По тем же причинам исчезла пелядь в озерах Алтан и Луку, хотя она была обильна там в середине прошлого века (Маак, 1886) и еще в значительных количествах встречалась в уловах в начале нашего столетия (опросные данные). Отсутствует теперь пелядь и в озерах Тукуланнах, Атаралах Сылахской группы; значительно сократились ее запасы в оз. Баранатталах Кобяйского района (Кожевников, 1955). Хорошее состояние промыслового стада пеляди в оз. Дьямкюеле (Бериндэ), глубина которого не достигает и 6 м, объясняется высокой и постоянной проточностью этого водоема. Выпадение пеляди из состава ихтиофауны отмечено и для ряда озер бассейна р. Оби (Афанасьева и Савостьянова, 1960).

В оз. Уюлу летом 1950 г. вода была с синеватым оттенком и прозрачностью 11 м (Кожевников, 1950, 1951). Слабо заросшие глубокие Мастахские озера — Дянах, Муосталах и Олыхэрдах — в июле 1959 г. имели светлую с синеватым оттенком воду, прозрачность которой составляла 7 м. Однако с массовым развитием организмов фитопланктона в последующие месяцы цвет воды во втором из Мастахских озер стал зеленоватым, а прозрачность ее едва достигла 2 м. В более мелких озерах Диринг, Дириндэ II и многих других эти изменения выступают еще ярче. Достаточно сказать, что даже в начале октября того же года, т. е. в период осеннего похолодания, незадолго до ледостава, вода в них все еще была зеленоватой, а ее прозрачность не превышала 1,6 м. В некоторых мелких и богатых прибрежной и водной растительностью водоемах в период обильного развития микрофитов вода приобретает темно-зеленый цвет, прозрачность ее находится в пределах 0,5—1,0 м. Отдельные озера имеют воду светло-бурой и темно-бурой окраски.

Температура водной поверхности глубоких озер летом редко превышает 20° С, находясь в пределах 16—18°. Вода мелких озер может прогреваться до температуры свыше 25°, и прямая летняя стратификация в них зачастую отсутствует. Осенью наблюдается резкое охлаждение водной массы озер и уже в конце сентября разница между температурой ее верхних и нижних слоев бывает незначительной (табл. 2). Летом и в октябре на глубине 9—10 м имел место температурный скачок, в первом случае при прямой, во втором — при обратной стратификации.

Ледостав на водоемах осуществляется неодновременно. Мастахские и Кобяйские озера покрываются льдом большей частью уже в первой половине октября (во втором случае — опросные сведения), Сылахские — почти на две недели позднее (Кожевников, 1955). В разное время наступает ледостав на озерах и каждой из этих групп в отдельности. Малые по своей глубине (до 2,5 м) и площади (до 150 га) Мастахские озера Дяра, Дириндэ I, Дириндэ II и масса других в 1959 г. покрылись льдом 8 октября, а озера Арылах, Быркылах, Одуна и другие площадью около 1000 га, но глубиной не больше 3—4 м — 10 октября. Озера же Олыхэрдах и Муосталах (глубина 13 и 17 м, площадь 15 и 758 га) замерзли 12 октября, а оз. Верхнее (Малое) Ченере (49 м и 15 га) — лишь неделю спустя. Период ледостава характеризовался тихой, ясной и морозной погодой, которой обычно предшествовали сильные ветры, вызывавшие резкое охлаждение водной поверхности озер.

Еще Р. К. Мааком (1877, 1883) и А. Ф. Миддендорфом (1862) было замечено, что увеличение толщины льда на различных озерах происходит с различной скоростью и что водоемы, расположенные в лесу, обладают

меньшей толщиной льда по сравнению с озерами открытых пространств. В связи с этим ими были высказаны вполне правильные предположения, заключающиеся в том, что водоемы, защищенные лесом, имеют больший снеговой покров, который наряду со льдом препятствует быстрой отдаче тепла водной массой озер. Толщина льда в зимний период зависит от температуры воздуха, глубины и площади того или иного водоема, наличия или отсутствия поблизости от него лесного массива, а также высоких крутых берегов и связанной с последними двумя обстоятельствами мощностью снегового покрова. При одинаковой температуре окружающего воздуха на размерах ледового покрова различных озер прежде всего сказывается их глубина, а затем уже другие факторы.

Таблица 2

Температура воды Мастахских водоемов в различные сезоны года

Глубина, м	Дянах	Дьямкюеле	Олыхэрдах	Муосталах				
	28.VII 1959 г.	18.IX 1959 г.	27.IX 1959 г.	1959 г.			1958 г.	
				8.VII	11.VIII	21.IX	22.X	27.X
0,5	18,5	9,8	7,5	20,5	18,0	10,6	0,4	0,4
3	16,6	10,0	—	—	—	—	—	—
4	—	—	8,0	—	—	—	—	—
5	—	10,2	—	18,8	16,2	10,4	1,4	0,8
7	—	—	8,2	—	—	—	—	—
8	14,5	—	—	17,9	15,9	10,2	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	0,8
10	12,5	—	—	—	—	—	—	1,5
12	11,5	—	—	—	—	—	1,6	1,6
13	—	—	8,5	16,5	15,5	10,2	—	—
15	—	—	—	—	—	—	1,8	—

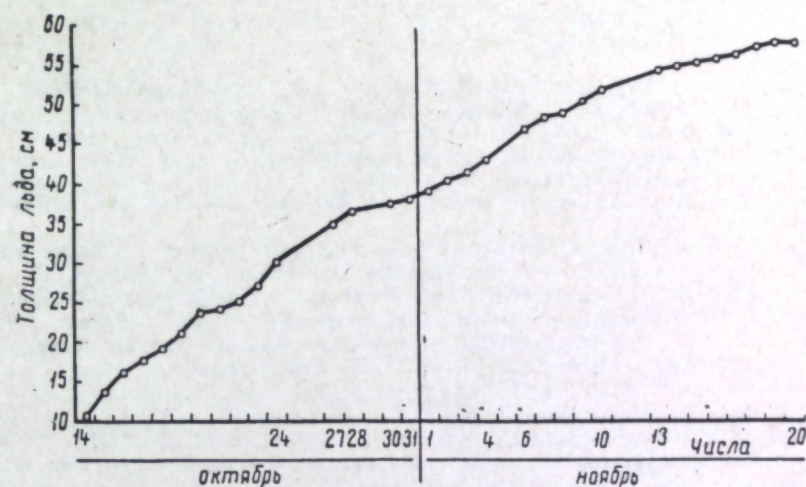
Так как в существующей литературе нет точных сведений о величине ледового покрова на Мастахских озерах в различные месяцы и скорости его наращивания, приводим результаты соответствующих исследований, проведенных нами в 1958 г. на оз. Муосталах. Как видим (рисунок), увеличение толщины льда шло более интенсивно в октябре, когда максимальная скорость его прироста за 1 сутки составляла 3,0 см, а средняя 1,5 см. С увеличением же мощности ледового и снегового покровов в ноябре наращивание слоя льда происходило медленнее, хотя среднемесячная температура воздуха этого месяца, как известно, намного ниже предыдущего: $-25,9^\circ$ против $-7,5^\circ$ в октябре (Зольников и др., 1962).

К концу зимы глубокие озера имеют ледовый покров мощностью 1,0—1,5 м, мелкие — 2 и более метров. Естественно, что при незначительной глубине некоторых водоемов (2—3 м), слабой проточности и небольшом снеговом покрове в суровые зимы не исключена возможность промерзания их до дна. Снеговой покров к январю составляет в лесу обычно 40—50 см, а на крупных и удаленных от леса озерах редко превышает 30 см.

Первые сведения о сроках вскрытия озер Вилюйской низменности мы находим у Р. К. Маака, который писал: «Все вообще озера в исследованной мною местности вскрываются позже не только меньших рек, но и Вилюя. Первыми вскрываются те из небольших низменных озер, которые со всех сторон окружены лесом...» (Маак, 1877, стр. 245). Водоемы Сылахской группы освобождаются от ледового покрова в первой половине мая (Кожевников, 1951), Мастахской — в середине его. В июне

1959 г. почти все озера были уже свободны от льда и лишь на озерах Быркылах и Одунда в первой половине июля еще наблюдался слой льда, покрывавший их дно.

В тесной связи с условиями гидрологического режима водоемов находится и газовый режим, определяющий склонность озер к заморам в зимний период, когда дефицит кислорода, избыток гуминовых кислот и степень минерализации их вод становятся наиболее ощутимыми. Глубокие озера, как правило, не подвержены зимним заморам, водоемы же с глубинами не более 3—4 м и слабой проточностью (или с отсутствием ее вообще) часто заморны и отличаются бедностью видового состава населяющих их рыб.



Скорость увеличения ледового покрова на оз. Муосталах в 1958 г.

Населенные пелядью и другими озерными и озерно-речными видами рыб озера Дьямкюеле, Дянах, Муосталах (сентябрь 1959 г.), а также Баранатталах и Бериндэ (ноябрь и декабрь 1959 г.) обладали следующими гидрохимическими показателями. Реакция воды от 6,2 до 7,4. Содержание на 1 л воды, мг: Cl — от 3,1 до 14,9; O₂ — от 2,5 до 7,4. Содержание на 1 л воды, мг/экв: щелочность общая — от 0,5 до 10,0 (или от 14 до 28°, обусловлена присутствием бикарбонатов); SO₄ — от 0,022 до 0,900; жесткость общая — от 0,28 до 0,89; Ca — 0,160 до 0,510; Mg — от 0,120 до 0,380. Насыщение воды кислородом в летний период превышает 100%.

Многие из озер, расположенные на водораздельных пространствах, находятся в стадии отмирания. Этому способствует в значительной мере их обмеление вследствие денудационных процессов, некоторые особенности гидрологического режима и все более усиливающаяся зарастаемость поверхности озер прибрежной и водной растительностью. В общей сложности указанные факторы приводят к превращению озерных водоемов в болота; с течением времени высыхают и они, а на их месте образуются просторные луга с хорошо развитым травяным покровом.

Озера Вилюйской низменности по своему происхождению являются преимущественно остаточными водоемами, возникшими при миграции русел рек Вилюй и Тюнг в четвертичный период (Зольников и Попова, 1957). В большинстве случаев они невелики, неглубоки и бессточны.

Резко континентальный климат, короткий вегетационный период, суровые условия гидрологического и гидрохимического режимов большин-

ства водоемов определяют сравнительную бедность качественного и количественного состава кормовых организмов рыб в наиболее глубоких озерах, населенных пелядью и озерно-речными видами рыб (щука, плотва, окунь и др.); крайнее однообразие состава ихтиофауны в мелких, но широко распространенных и наиболее богатых в кормовом отношении озерах, обуславливая слабое использование кормовых ресурсов со стороны промысловых рыб и низкую рыбопродуктивность водоемов в целом; особенности биологии и промысла рыб (Кожевников, 1955, 1956; Карантонис и др., 1956; Вершинин, 1962; Кириллов, 1962; Венглинский, 1963а, 1963б, 1966; Ларионов, 1966).

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Л. И. и Савостьянова Г. Г. Согом — Ендырские озера.— Труды Обь-Тазовского отд. ВНИОРХ, нов. сер., 1960, т. 2.
 Берг Л. С. Климат и жизнь. М., Географгиз, 1947а.
 Берг Л. С. Географические зоны Советского Союза. М., Географгиз, 1947б.
 Берг Л. С. Природа СССР. М., Географгиз, 1955.
 Венглинский Д. Л. Рыбные богатства озер Якутии.— Сельское хоз. Сибири, 1962, № 7.
 Венглинский Д. Л. К изучению состояния кормовых ресурсов пеляжьих водоемов Вилюйской низменности.— Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1963а, т. 13.
 Венглинский Д. Л. Особенности биологии пеляди — *Coregonus peled* (Gmelin) из озер Вилюйской низменности.— Вопросы ихтиологии, 1963б, т. 3, вып. 3 (28).
 Венглинский Д. Л. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1966, вып. 49.
 Вершинин Н. В. Донная фауна Вилюя, его притоков и пойменных озер.— Труды Ин-та биол. Якутского фил. СО АН СССР, 1962, вып. 8.
 Глинка К. Д. Очерк почв Якутии.— Якутия. Л., Изд-во АН СССР, 1927.
 Доленко Г. И. Предварительный отчет об организации и выполнении работ по исследованиям почв Азиатской России в 1914 г. СПб, 1916.
 Дробов В. П. Общий очерк растительности в бассейне рек Нижней Тунгуски и Вилюя.— Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане в 1914 г. СПб, 1916.
 Еловская Л. Г. Влияние почвенных условий на химизм кормовых растений.— Труды Ин-та биол. Якутского фил. СО АН СССР, 1958, вып. 5.
 Златкин М. А. Опыты строительства плотин в Якутии.— Материалы по экономике сельского хозяйства ЯАССР, вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1959.
 Зольников В. Г. Почвы восточной половины Центральной Якутии и их использование.— Материалы о природных условиях в сельском хозяйстве Центральной Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1954а.
 Зольников В. Г. За рациональное использование земель в сельском хозяйстве Центральной Якутии. Якутск, 1954б.
 Зольников В. Г. и Попова А. И. Палеогеографическая схема четвертичного периода равнины Центральной Якутии.— Труды Ин-та биол. Якутского фил. СО АН СССР, 1957, вып. 3.
 Зольников В. Г., Еловская Л. Г., Тетерина Л. В., Черняк Е. И. Почвы Вилюйского бассейна и их использование. М., Изд-во АН СССР, 1962.
 Иогансон В. Е. Средняя Сибирь.— Очерки по гидрографии рек СССР. М., Изд-во АН СССР, 1953.
 Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н. и Мухомедияров Ф. Б. Рыбы среднего течения р. Лены.— Труды Ин-та биол. Якутского фил. СО АН СССР, 1956, вып. 2.
 Кириллов Ф. Н. Ихтиофауна бассейна реки Вилюя.— Труды Ин-та биол. Якутского фил. СО АН СССР, 1962, вып. 8.
 Кожевников Г. П. Рыбные ресурсы озер Кобяйского и Вилюйского районов ЯАССР. Рукопись. Фонды Якутского отд. СибНИИРХ, 1950.
 Кожевников Г. П. Рыбные ресурсы Мастахских озер. Рукопись. Фонды Якутского отд. СибНИИРХ, 1951.
 Кожевников Г. П. Рыбные ресурсы озер Вилюйской низменности.— Изв. ВНИОРХ, 1955, т. 35.
 Кожевников Г. П. Рыбохозяйственные возможности Якутской АССР.— Рыбное хозяйство, 1956, № 7.
 Кожевников Г. П. Тугун (*Coregonus tugun lenensis* Berg) р. Вилюя.— Вопросы ихтиологии, 1960, вып. 14.

- Кузнецов С. С. Барханная область в Якутском крае.— Природа, 1927.
 Кузнецов С. С. Река Тунг и ее левобережье.— Материалы Комиссии АН СССР по изучению ЯАССР, 1929, т. 26.
 Ларионов Ю. П. Озера бассейна р. Вилюя и пути их правильной рыбохозяйственной эксплуатации.— Тезисы докладов второго совещания молодых научных работников ГосНИОРХ. Л., 1966.
 Маак Р. К. Вилюйский округ Якутской области, ч. 1. Иркутск, 1877; 1883.
 Маак Р. К. Вилюйский округ Якутской области, ч. 2. Иркутск, 1886.
 Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири, ч. 1, отд. 3.— Климат Сибири. СПб, 1862.
 Никифоров К. К. В верховьях Нижней Тунгуски и правых притоков среднего течения Вилюя.— Предварительный отчет об организации и исполнении работ по исследованию почв Азиатской России в 1914 г. СПб, 1916.
 Работнов Т. А. Ландшафты песчаных образований в низовьях Вилюя.— Землеведение, 1935, т. 37, вып. 4.
 Россоломо Л. Л. Очерки по географии внутренних вод СССР. М., 1953.
 Сочава В. Б. О пределе лесов на крайнем северо-востоке Азии.— Природа, 1929, № 12.
 Справочник по водным ресурсам СССР, т. 17. М.— Л., 1936.
 Уткин А. И. О роли вечной мерзлоты в лесах Центральной Якутии.— Новые лесоводственные исследования. М., 1960.
 Якутский экономический административный район (краткий экономико-географический обзор). Якутск, 1958.

УДК 577. 472:577. 1+597

Г. И. ШПЕТ, С. Н. ПРОБАТОВ

**ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ПРОЦВЕТЕНИЕ ВИДОВ РЫБ**

Украинский институт рыбного хозяйства, г. Киев

Все более актуальными становятся задачи повышения полезной для человека биологической продуктивности природы (Гиляров, 1962). Вовлечение новых природных ресурсов, пишет Г. В. Никольский (1962), в том числе животных и растений, в развитие производительных сил страны связано с обеспечением расширенного воспроизводства полезных видов и сокращения численности вредных и бесполезных, для чего требуется «глубоко изучить самовоспроизводство видов, т. е. законы, определяющие пополнение, рост и убыль популяции». Развивается представление о типе динамики стада как видовом приспособлении. Каждый вид по-своему, согласно своей специфике, воспроизводит себя в организмах. Коэффициент полезного действия специфичен для вида. Важнейшей проблемой, подлежащей разработке в области теории динамики стада, является характер взаимосвязей родительского стада и потомства (Никольский, 1965). Показатели роста рыб столь же специфичны для каждого вида, как и другие видовые признаки, указывает Л. С. Бердичевский (1965).

Важнейшие для человека промысловые виды животных, мясо которых служит ему пищей, — это, как правило, широко распространенные, численно обильные виды, часто быстро растущие. Другими словами, это преимущественно виды процветающие (Северцов, 1939; Иоганзен, 1959) в эволюционном отношении. Они наиболее продуктивные, дающие наибольшую биомассу. В зоотехнии отличают высокопродуктивные виды и породы разводимых животных и малопродуктивные. Разводимые и промысловые рыбы, о которых главным образом будет идти речь, становятся в ряд зоотехнических объектов. Естественно перенести на них и укоренившуюся зоотехническую терминологию (Шпет, 1965).

Получение наибольшей животной продукции предполагает выбор наиболее продуктивных форм для разведения, создание условий для роста их запасов.

Важно уметь сравнить продуктивность разных хозяйственно ценных форм как разводимых, так и намечаемых к разведению, интродукции, акклиматизации. Чем определяется продуктивность? Размеры тела, темп индивидуального роста, плодовитость — взятые отдельно — не всегда определяют общую продуктивность вида. Каким же способом определить, какая из сравниваемых форм потенциально более продуктивна,

т. е. способна дать большую биомассу (продукцию) за данный период времени?

Условимся, что речь будет идти об общей массе тела; ее качество, рентабельность разведения и прочее пока не будем учитывать. Очевидно, продуктивность (биопроductивность — Pt) как свойство организма наращивать массу (биомассу) тела в себе и своих потомках зависит от ряда факторов: 1) общего числа получаемых за данный период времени потомков (Ft); 2) индивидуального веса (W) особей данной формы. Общее число полученных за данный период потомков в свою очередь зависит от: 1) периода времени (G) от начала развития до половой зрелости; 2) числа r (пар) жизнеспособных особей в помете (яиц в кладке); 3) периода времени (g) между двумя последовательными пометами (потомствами), которые дают родители; 4) продолжительности половой жизни.

Зная средние выражения этих величин, можно подсчитать общую биомассу потомков интересующей нас формы (методику см. подробнее, Шпет, 1965). Попытку связать факторы плодовитости в виде математической формулы предпринял С. А. Северцов (1941).

При сравнении продуктивности видов рыб особенно приходится считаться с условностью их плодовитости ввиду большого числа икринок и малой выживаемости до половозрелых особей. Подсчет плодовитости усложняется также ее увеличением с возрастом рыбы. При учете всей икры за ряд лет цифры абсолютной потенциальной плодовитости быстро приобретают астрономический характер, неудобный для пользования. Правда, при хозяйственном использовании большая плодовитость рыб не является чем-то условным. Она вполне реальный фактор продуктивности. Известно, что у карпа, лососей и других при соответствующих условиях получают малька из большей части выметанной икры.

В табл. 1 приведена абсолютная потенциальная плодовитость и

Таблица 1
Потенциальная плодовитость и продуктивность некоторых видов рыб за период 9 лет

Вид рыбы	G	g	r, тыс. пар	W, г	Ft, экз.	Pt, кг
Стерлядь	6	2	5	620	20 · 10 ³	12 · 10 ³
Осетр волжский	9	1 (?)	100	10 000	—	—
Белуга	15	1 (?)	250	80 000	—	—
Форель	2	1	0,7	900	48 · 10 ¹⁰	43 · 10 ¹⁰
Горбуша	2	2	0,6	1 400	26 · 10 ¹⁰	36 · 10 ¹⁰
Кета	3 (?)	3	1,8	4 000	64 · 10 ⁶	26 · 10 ⁶
Ряпушка	1	1	4	50	13 · 10 ²⁴	6 · 10 ²⁷
Пелядь	3	1	16	660	30 · 10 ⁸	2 · 10 ⁹
Сельдь атлантическая	4	1	7	90	98 · 10 ⁶	9 · 10 ⁶
Тюлька	1	1	5	6	78 · 10 ²⁸	5 · 10 ²⁷
Килька	1	1	10	8	20 · 10 ³²	16 · 10 ³⁰
Сардина	2	1	26	70	92 · 10 ¹⁶	6 · 10 ¹⁶
Треска баренцевская	5	1 (?)	300	1 300	18 · 10 ⁵	23 · 10 ⁵
Щука ильменская	3	1	20	900	48 · 10 ⁸	43 · 10 ⁸
Карп	4	1	350	6 000	24 · 10 ¹⁰	14 · 10 ¹¹
Лещ	5	1	150	1 500	12 · 10 ⁵	18 · 10 ⁵
Карась	2	1	20	120	32 · 10 ¹⁶	38 · 10 ¹⁵
Белый амур	5—7	1	200	3 000	16 · 10 ⁵ —80 · 10 ⁴	48 · 10 ⁵ —24 · 10 ⁵
Толстолобик в Амуре	5	1 (?)	235	1 800	19 · 10 ⁵	34 · 10 ⁵
Окунь	2	1	6	40	24 · 10 ¹⁴	1 · 10 ¹⁴
Судак каспийский	3	1	150	650	13 · 10 ¹⁰	8 · 10 ¹⁰

Примечание. Цифры последних граф округлены.

продуктивность многих видов главным образом промысловых рыб за 9 лет в благоприятных условиях жизни. В табл. 2 для нескольких видов дан последовательный ход вычислений нарастания численности за каждый год и общая продуктивность за 9 лет. Число лет избрано произвольно. Оно не слишком мало, чтобы могли проявиться особенности вида в отношении сроков созревания, его плодовитости, и в то же время не слишком велико, чтобы сравнение не затруднялось слишком большими цифрами.

Таблица 2
Нарастание численности потомства (потенциальная плодовитость) за 9 лет для некоторых видов рыб

Вид рыбы	Численность по годам, тыс. пар									Всего особей за 9 лет (округленно) — Ft, экз.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Карп	1	—	—	—	350	350	350	350	12·10 ¹⁰	24·10 ¹⁰
Лещ	1	—	—	—	—	150	150	150	150	12·10 ⁹
Карась серебряный	1	—	20	20	4·10 ⁸	8·10 ⁸	8·10 ¹²	24·10 ¹²	16·10 ¹⁰	32·10 ¹⁰
Стерлядь	1	—	—	—	—	—	5	—	5	20

Примечание. Для упрощения вычислений размножение первой пары родителей после появления «внуков» не учитывается. Отношение полов принято равным 1 : 1.

В расчетах неизбежна некоторая схематизация. Мы принимаем за весь рассматриваемый период одинаково среднюю плодовитость и вес особей для первых лет после созревания, хотя они меняются. Отношение числа самцов и самок принимаем 1 : 1, хотя это отношение не всегда остается таким.

Для получения Ft мы множим сумму пар особей всех потомств за 9 лет на 2, принимая отношения самцов к самкам 1 : 1. Точнее надо множить на число p. Оно не обязательно пара особей, оно равно 1 + m, где m число самцов, приходящееся на 1 рождающую детей особь (кладущую икру, яйца). В случае гермафродитизма или партеногенеза, когда самцов нет, p = 1 (Шпет, 1965).

Ft получается путем умножения Ft и W. При больших различиях в числе потомков у разных видов, с каждым членом ряда прогрессии размножения, вес особи все меньше влияет на различия в продуктивности видов. Однако, как увидим дальше, вес особи, выражающий темпы ее индивидуального роста, имеет очень большое значение в оценке практической ценности вида для разведения и промысла.

В табл. 1 вычислена абсолютная потенциальная плодовитость и продуктивность ряда видов рыб. Подбор видов по возможности производился так, чтобы сравнить формы различные и экологически и по их распространению в природе. Рыбы — промышленно важный объект. Неудивительно, что процветающие виды в то же время и наиболее промышленно важные. Промышленное значение во многих случаях может облегчить нам оценку эволюционного преуспевания вида, которое, как хочется показать, связано с его высокой продуктивностью.

Данные табл. 1, конечно, не являются абсолютными, они могут меняться в разных условиях и местностях. Так, например, серебряный карась за 9 лет оказывается намного продуктивнее карпа.

Более быстрое нарастание биомассы у данного вида может зависеть: а) от темпов индивидуального роста и б) от темпов размножения. В свою очередь темп размножения зависит от плодовитости (числа икринок, потомков), частоты сменяемости поколений, частоты пометов (кладок). Эти факторы могут быть противоречивы.

У карпа темп индивидуального роста выше, чем у карася, выше и плодовитость. Частота смены поколений у карася происходит энергичнее, чем у карпа, и она является решающей. В результате карась, как и, по-видимому, многие мелкие и малоценные рыбы, способен дать большую, чем карп, продукцию в своем потомстве.

Невольно возникает вопрос — почему же экономически карп выгоднее карася? Здесь сказывается то обстоятельство, что при равноценности продуцируемой биомассы по ее качеству выгоднее будет форма, дающая большую биомассу не только в единицу времени, но и на единицу пространства, или продуктивность животного необходимо рассматривать не только за данный период времени, но и на данное пространство (Шпет, 1962).

Действительно, карась способен быстро дать огромное потомство, но будучи мелким, он занимает, как показано в только что цитированной работе, относительно больше пространства на единицу своего веса, чем крупный карп. Быстро размножаясь, он требует больших пространств для расселения. Выход карпа в 10—20 ц на 1 га — обычное явление в хороших прудовых хозяйствах, чего нельзя сказать о карасе.

Мелкие формы на единицу пространства одновременно могут находиться в большем числе особей, но в меньшей общей их биомассе, чем формы более крупные.

Связь между размерами организма, занимаемым им пространством и его продуктивностью сказывается не только на небольших водоемах и бассейнах, она заметна и на крупных водохранилищах. Данные, собранные С. Н. Пробатовым, показывают, что, например, в Каховском водохранилище в 1964 г. выловлено леща 30,4 тыс. ц, судака 15,2, сазана 10,9 тыс. ц. В то же время тюльки выловлено 4,2, уклен 1,2 тыс. ц.

Конечно, большое значение здесь имело направление основных усилий промысла на вылов крупных, более ценных форм, однако все данные исследований и разведки запасов показывают, что уловы мелких рыб при всех условиях не смогли бы достигнуть по весу улова крупных.

Учитывая средние размеры этих видов рыб, нетрудно убедиться, что крупных рыб выловлено меньше по числу, но больше по общей биомассе; мелких, малоценных — меньше по центнерам, но явно больше по численности.

Правда, эта закономерность иногда нарушается человеком в результате перелова крупных форм или их молоди (Азовское, Каспийское моря), но при восстановлении нормальных условий воспроизводства и некотором запуске она восстанавливается.

Карась, как известно, не выгоден еще и по другой причине. Он туго-рослее карпа, потребляет пищу с худшими кормовыми коэффициентами. Здесь мы встречаемся с случаем, который показывает, что быстрое нарастание биомассы вида может быть хозяйственно выгодным. Мелкие формы для накопления той же общей биомассы особей, что и крупные, требуют больших пространств. Недаром карась быстро мельчает в результате перенаселения в водоемах с благоприятными условиями для развития.

Карась может служить прототипом для оценки продуктивности мелких и малоценных рыб. В то же время мелкие формы могут составлять основу промысловой продукции там, где мы не так ограничены пространством, как в возделываемых водоемах, т. е. в океане (сардины, кильки), а иногда в озерах (ряпушка). Последние, несмотря на малые размеры и низкую плодовитость, обладают очень хорошей продуктивностью благодаря частой сменяемости поколений (быстрому созреванию).

Иной случай представляет продуктивность осетровых. Чрезвычайно низкая продуктивность стерляди, как вида, обусловлена медленной размножаемостью (большие G и g) и низкой плодовитостью. В то же время темп индивидуального роста ее не очень низок, не хуже многих наших карповых. Из-за позднего созревания сравнительная видовая продуктивность многих осетровых, например белуги, еще намного ниже. Пример с белугой показывает, что возможность достижения крупных индивидуальных размеров отнюдь не говорит о продуктивности вида в нашем смысле. В процессе эволюции нередко формы, обладавшие крупными размерами, угасали, являясь антиподами процветающих и высокопродуктивных форм. Такое эволюционное угасание связано и с сужением ареала естественного распространения.

Продуктивность растительноядных карповых — белого амура и толстолобика напоминает таковую осетровых. Также и в эволюционном отношении они не процветают, ареал их естественного распространения невелик. У них, по-видимому, имеется трудно уловимая узкая и сложная экологическая специализация в размножении, которую трудно воспроизвести в условиях искусственного разведения.

Значит ли это, что осетровые и упомянутые амурские рыбы должны быть исключены из числа разводимых? Конечно, нет. Не следует ограничивать ассортимент пищевых рыб, пищевых в особенности в тех случаях, когда имеется полная возможность получить дополнительную рыбную продукцию за счет фонда кормовых средств, почти не используемого другими рыбами. Однако это значит, что экономически виды с низкой продуктивностью оказываются дорогими, и потому едва ли могут стать массовыми вне ареала естественного распространения. Затраты на их разведение будут значительно больше, чем на высокопродуктивные формы.

Примеры табл. 1 (карась, ряпушка, также и тюлька, сардина) указывают, что наибольшая потенциальная численность и продуктивность по общей биомассе потомства свойственна вовсе не самым плодовитым видам, т. е. мечущим много икры. Это звучит парадоксом. Между тем действительно, как уже отмечалось в литературе, наибольшая потенциальная численность и продуктивность обычно обеспечивается у рыб частотой сменяемости поколений, скоростью достижения половозрелого состояния (фактор G). Этот путь обеспечивает наиболее быстрое возрастание прогрессии размножения.

На примере лососевых и осетровых мы видим сходную плодовитость, но частота сменяемости поколений у лососевых больше. В соответствии с этим продуктивность видов лососевых выше, выше и их распространение в природе и успехи их разведения. Не следует забывать, что продуктивность не только видовое, наследственное свойство. Полностью продуктивность вида проявляется и характерна лишь в благоприятных для него условиях среды. В северных озерах, например, сига могут оказаться продуктивнее карпа. В местах распространения сазана и леща, в зависимости от температурных условий, условий нереста, лещ может найти лучшие условия, имея продуктивность ниже, чем сазан.

Изучение потенциальной продуктивности вносит ясность в сроки появления медленно созревающих интродуцированных форм в промысле. Это сроки появления новых поколений. Например, если пелядь в данном водоеме созревает через 3 года и на четвертый дает первое потомство, то после интродукции икрой или мальком появление ее в промысле можно ожидать в ближайшее время на четвертый, седьмой, десятый год.

Изучение потенциальной продуктивности видов рыб, как и других хозяйственно ценных животных, дает возможность прогноза форм наи-

более перспективных для интродукции, акклиматизации, организации промысла (вылова). Такой прогноз уменьшит наши усилия, принесет экономии средств в работе над явно невыгодными объектами.

Высокая продуктивность вида или группы дает им успех в борьбе за существование и естественном отборе и свидетельствует об их прогрессивности в эволюционном отношении. Естественно, что человек должен обращать особое внимание на хозяйственное использование таких форм. В то же время следует помнить, что высокая продуктивность важное, но не единственное свойство, обеспечивающее процветание вида, поэтому не следует ожидать полной пропорциональности между ними.

ЛИТЕРАТУРА

- Бердичевский Л. С. Закономерности роста рыб и проблема рационального рыболовства.— Тезисы Первого съезда ВГО. М., 1965.
- Гиляров М. С. 14-я Генеральная Ассамблея международного союза биологических наук.— Зоол. ж., 1962, т. 41, № 2.
- Иоганзен Б. Г. Основы экологии. Томск, Изд-во Томского ун-та, 1959.
- Никольский Г. В. Вид и видообразование. М., «Знание», 1962.
- Никольский Г. В. О теории динамики численности популяций водных животных.— Тезисы Первого съезда ВГО. М., 1965.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.
- Шпет Г. И. О зависимости между размерами, занимаемым пространством и биопроductивностью некоторых водных организмов.— Ж. общ. биол., 1962, т. 23, № 4.
- Шпет Г. И. К сравнительной продуктивности водных (и других) животных.— Ж. общ. биол., 1965, т. 24, № 2.

УДК 577. 4:577. 472

А. С. КОНСТАНТИНОВ

О МЕТОДАХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ПОПУЛЯЦИИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

До настоящего времени в подавляющем числе случаев представление о кормности водоемов строится на основании данных о биомассе обитающих в них кормовых организмов. Однако эти данные по своему существу не поддаются никакой количественной интерпретации при суждении о том, сколько рыб или иных потребителей кормовых организмов может прокормиться в водоеме. Нередки случаи, когда из двух водоемов более кормным является тот, в котором биомасса планктона и бентоса не выше, а ниже, чем в другом. Одна и та же биомасса организмов в зависимости от их видового состава, возраста и условий существования может давать самый различный прирост за год или иной промежуток времени, а именно величиной этого прироста (продукции) определяется кормность водоемов. Поэтому нахождение способов оценки величины продукции популяций водных беспозвоночных представляет собой одну из важнейших задач современной гидробиологии.

Очень точные расчеты годовой продукции популяций ряда беспозвоночных дали в своих работах Е. В. Боруцкий (1939), В. В. Кузнецов (1948), В. П. Воробьев (1949) и некоторые другие авторы. В этих работах данные для расчета продукции были получены путем проведения тщательнейших наблюдений над динамикой биомассы и численности популяций изучаемых организмов с количественной оценкой всех звеньев продукционного процесса. Несмотря на несомненную ценность подобных расчетов, они очень сложные, поэтому пользоваться ими в каждодневной исследовательской практике невозможно. Это тем более справедливо, что полученные таким трудоемким путем данные имеют лишь очень ограниченное применение, поскольку продукционные процессы в водоемах каждый год протекают по-разному. Нужна более простая методика, дающая возможность определять продукцию популяций в рамках обычных гидробиологических исследований и обладающая должной степенью универсальности, чтобы быть пригодной для разных групп беспозвоночных, обитающих в водоемах разного типа. В 1958 г. мы (см. Константинов, 1958) предложили способ расчета, согласно которому суточная продукция организмов (P_c) может быть выражена произведением их биомассы (B) на величину относительного суточного прироста (b) $P_c = B \cdot b$. Продукция организмов за тот или иной отрезок времени (P_t) находится суммированием суточных продукций или как произведение средней за данный отрезок времени биомассы

(B_{cp}) на относительную величину суточного прироста (b) и на длительность (P) периода (t), за который вычисляется продукция:

$$P = B_{cp} \cdot bt.$$

В дальнейшем была показана пригодность предложенного метода для расчета продукции личинок хирономид (Константинов, 1960) и ветвистоусых рачков (Константинова, 1961).

Несколько позже П. Г. Петрович, Э. А. Шушкина и Г. А. Печень (1961) предложили применительно к веслоногим рачкам принципиально иной метод расчета продукции, основанный на учете величины элиминации животных в последовательные промежутки времени. Согласно этому методу взятием пробы определяется фактическая численность в планктоне яиц, науплиусов, копепоидов и взрослых рачков. Затем на основании знания длительности развития отдельных стадий рассчитывается численность их к моменту взятия следующей пробы и учитывается их фактическая численность в последней. По разности этих величин определяется убыль особей, которая представляет собой чистую продукцию. Принимается, что численность особей, находящихся на данной стадии развития, за период наблюдений уменьшается вследствие перехода на следующие стадии и, с другой стороны, увеличивается в результате перехода особей на данную стадию с предыдущих. В соответствии с этим расчетные количества и продукция науплиусов, копепоидов взрослых рачков и их яиц могут быть найдены за отдельные сроки наблюдения по следующим уравнениям:

$$N'_2 = N_1 - \frac{1}{D_n} \cdot N_1 \cdot t + \frac{1}{D_q} \cdot Q_1 \cdot t; \quad P_n = (N'_2 - N_2) \cdot V_1,$$

$$K'_2 = K_1 - \frac{1}{D_k} \cdot K_1 \cdot t + \frac{1}{D_n} \cdot N_1 \cdot t; \quad P_k = (K'_2 - K_2) \cdot V_2,$$

$$I'_2 = I_1 \cdot \frac{1}{D_k} \cdot K_1 \cdot t; \quad P_l = (I'_2 - I_2) \cdot V_3,$$

$$Q_2 = Q_1 - \frac{1}{D_q} \cdot Q_1 \cdot t + \frac{1}{D_e} \cdot I_1 \cdot x \cdot R_1 \cdot t; \quad P_q = (Q'_2 - Q_2) \cdot V_4,$$

где t — продолжительность периода наблюдения в сутках, R — средняя плодовитость самок, x — отношение самок к общему числу взрослых особей, D_e — среднее время между двумя последовательными кладками.

Принятые в уравнениях обозначения можно представить схемой:

Науплиусы	Копепоиды	Взрослые	Яйца	
N_1	K_1	I_1	Q_1	— начальная численность;
D_n	D_k	D_l	D_q	— продолжительность развития в сутках;
N'_2	K'_2	I'_2	Q'_2	— конечная расчетная численность;
N_2	K_2	I_2	Q_2	— конечная фактическая численность;
P_n	P_k	P_l	P_q	— продукция;
V_n	V_k	V_l	V_q	— средний вес.

Этот метод тоже довольно сложен. Как видно из приведенных уравнений, для расчета продукции веслоногих рачков следует найти конкретные значения для 28 показателей, что требует очень больших затрат труда и времени. Немногим менее громоздок другой способ расчета продукции веслоногих рачков, предложенный Б. М. Медниковым (1962). Этим

автором принимается, что снижение численности особей в популяции может быть выражено экспоненциальной кривой, и поэтому конечная численность рачков (N_n) через n единиц времени будет соответствовать уравнению:

$$N_n = N_0 \cdot e^{-kn}, \quad (1)$$

где N_0 — начальная численность, e — основание натуральных логарифмов, k — коэффициент элиминации. Разница в численности рачков в начале и конце наблюдаемого периода, умноженная на средний вес животных, и будет представлять собой продукцию рачков за этот период. Вычисляя продукцию для отдельных стадий, получаем суммированием общую продукцию животных за данный период. Очевидно, что для науплиусов, копепоидов и взрослых разница в начальной и конечной численности, а затем и продукция могут быть рассчитаны по следующим уравнениям:

$$\begin{aligned} P_1 &= (N_0 - N_0 \cdot e^{-kn}) \cdot V_1; \\ P_2 &= (N_0 \cdot e^{-kn} - N_0 \cdot e^{-k(n_1+n_2)}) \cdot V_2; \\ P_3 &= (N_0 \cdot e^{-k(n_1+n_2)} - N_0 \cdot e^{-k(n_1+n_2+n_3)}) \cdot V_3; \\ P &= P_1 + P_2 + P_3. \end{aligned}$$

Принятые в уравнениях обозначения можно представить следующей схемой:

Науплиусы	Копепоиды	Взрослые	
n_1	n_2	n_3	— средняя длительность развития, сутки;
V_1	V_2	V_3	— средний вес;
P_1	P_2	P_3	— продукция за период наблюдения.

N_0 — начальная численность генераций, k — коэффициент элиминации, e — основание натуральных логарифмов, вычисляемые по уравнению (1).

На первый взгляд способ, предлагаемый Б. М. Медниковым, относительно не очень сложен, так как требует знания конкретных величин 11 показателей. Однако вычисление некоторых из них, например, коэффициента элиминации, включает в себе большие трудности, и поэтому рассматриваемый метод едва ли проще, чем разобранный выше.

В 1963 г. вышла работа В. Н. Грезе, в которой он, подобно нам, предлагает расчислять суточную продукцию как произведение биомассы на наш, способ определения среднесуточного прироста, рассматривая последний как отношение общего прироста особей за период, равный средней продолжительности жизни животных в естественных условиях, к их среднему весу за тот же отрезок времени. Для определения средней продолжительности жизни особей (t) в естественных условиях производится интегрирование кривой элиминации животных (рис. 1) и полученная величина делится на общую продолжительность жизни (T). Как видно на рис. 1, средняя продолжительность жизни рачка *Acanthodiaptomus denticornis* по расчетам В. Н. Грезе составляет 183 дня, т. е. примерно половину общей продолжительности жизни. Затем интегрированием кривой роста рачков за период средней продолжительности жизни определяется их средний вес за этот отрезок времени. Деля разницу между весом рачков в начале и конце периода средней продолжительности жизни на средний вес животных за этот период, В. Н. Грезе получает величину среднесуточного прироста и таким образом располагает всеми данными, нужными для вычисления продукции.

Нам представляется, что способ расчета среднесуточных приростов, предложенный В. Н. Грезе (1963), включает в себе две очень существенные погрешности. Прежде всего ошибочно построение кривой элиминации, за которую принимается кривая средней численности разных стадий рачков за период общей продолжительности жизни. Такое допущение было бы справедливо, если науплиусы, копепоиды и взрослые имели одинаковую длительность жизни, чего нет на самом деле. Как видно на рис. 1, длительность существования науплиусов *Acanthodiaptomus denticornis* (43 дня) примерно в 5,5 раза короче, чем взрослых (235 дней). Поэтому при отсутствии элиминации среднегодовая численность науплиусов должна быть в 5,5 раза ниже, чем взрослых, что на рис. 1 не учитывается. Среднегодовые численности разных стадий не отражают ход элиминации. Например, среднегодовая численность личинок хирономид I возраста (длительность жизни 2 — 3 дня) всегда ниже, чем личинок IV возраста (продолжительность жизни несколько месяцев). На этом основании можно было сделать вывод о том, что у хирономид не только нет возрастной элиминации, но даже наоборот, взрослых становится больше, чем было молодки. Ошибочность принятия соотношения средних численностей разновозрастных животных за кривую элиминации очевидна, и поэтому результат определения средней продолжительности жизни рачков (183 дня), основанный на математической обработке кривой элиминации, будет соответствовать действительности.

По этой же причине неправильным оказывается и определение среднего веса рачков за время их средней продолжительности жизни, а также расчет среднесуточных приростов. Второе возражение может быть сделано относительно учета среднесуточных приростов на основании хода не всей кривой роста, а только ее начальной части. Как видно на рис. 1, среднесуточная величина прироста рачков рассматривается только применительно к животным в возрасте от 1 до 183 суток, следовательно, величины вычисляемой продукции не зависят от характера роста рачков в возрасте от 183 до 365 суток. Если бы кривая элиминации прошла ниже (а это случилось бы при ее правильном построении), средний возраст рачков оказался еще меньшим и, следовательно, характер роста животных не учитывался бы на протяжении большей части их жизни. А ведь продукция животных — функция их роста на протяжении всей жизни. Нельзя вычислять продукцию

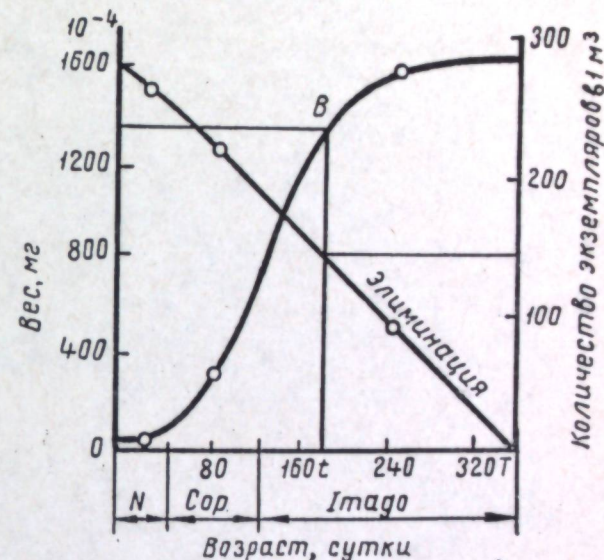


Рис. 1. Рост элиминации рачка *Acanthodiaptomus denticornis*.

Усл. обозначения:
N — науплиусы; Cop. — копепоиды; Imago — взрослые; t — средняя продолжительность жизни; T — общая продолжительность жизни; B — средний вес рачков за период (Грезе, 1963).

Второе возражение может быть сделано относительно учета среднесуточных приростов на основании хода не всей кривой роста, а только ее начальной части. Как видно на рис. 1, среднесуточная величина прироста рачков рассматривается только применительно к животным в возрасте от 1 до 183 суток, следовательно, величины вычисляемой продукции не зависят от характера роста рачков в возрасте от 183 до 365 суток. Если бы кривая элиминации прошла ниже (а это случилось бы при ее правильном построении), средний возраст рачков оказался еще меньшим и, следовательно, характер роста животных не учитывался бы на протяжении большей части их жизни. А ведь продукция животных — функция их роста на протяжении всей жизни. Нельзя вычислять продукцию

животных, учитывая, как они растут в первые дни, и не интересуясь тем, как это происходит в дальнейшем.

В уже опубликованных работах (Константинов, 1960; Константинова, 1961) была показана методика определения среднесуточных приростов и вычисление продукции личинок хирономид, а также ветвистоусых рачков в соответствии с предложенным нами методом. В настоящем сообщении нам хочется предложить методику определения среднесуточных приростов и вычисления продукции в более общей форме.

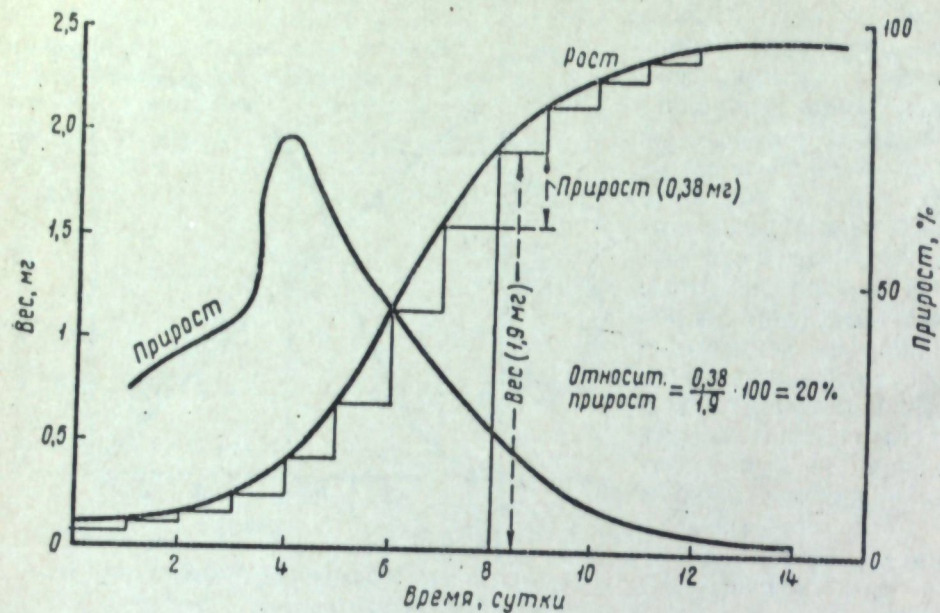


Рис. 2. Кривая роста и относительные суточные приросты у личинок хирономид *Cricotopus sp. silvestris*.

На рис. 2 приведена кривая весового роста личинки хирономиды *Cricotopus silvestris*. Деля применительно к каждому дню суточные приросты личинки на ее вес, получаем среднесуточные относительные приросты, причем, как видно на рис. 2, их величина существенно меняется по мере роста животного. Поэтому едва ли целесообразно находить единого универсального показателя среднесуточного прироста животных безотносительно к возрасту последних. Располагая кривой роста животных, очень нетрудно построить кривую изменения среднесуточных приростов и, зная их, получать характеристику прироста биомассы изучаемых животных в разные сроки наблюдения. Периодически определяя средний вес животных в пробах, мы по кривой роста находим для них среднюю величину относительного суточного прироста. Перемножая эту величину на биомассу животных, вычисляем продукцию последних за сутки. Если пробы берутся раз в неделю или иной срок, то средний вес животных и средняя биомасса вычисляются для всего отрезка времени. Затем полученная средняя величина биомассы умножится на величину относительного среднесуточного прироста (применительно к среднему весу животных в обеих пробах) и на число суток между сроками взятия проб и, таким образом, определяется продукция за исследуемый отрезок времени. Суммируя величины продукции за последовательные отрезки времени, можно вычислить продукцию за год или иной интересующий нас срок.

Таким образом продукция (P) животных за отрезок времени может быть определена по уравнению:

$$P = \frac{B_1 + B_2}{2} \cdot bt,$$

где B_1 — биомасса животных в начале исследуемого периода, B_2 — их биомасса через t суток, b — величина относительного суточного прироста. Последняя находится по кривой возрастного изменения относительно суточных приростов применительно к среднему весу животных за время наблюдений (V); средний вес, очевидно, равен:

$$V = \left(\frac{B_1}{n_1} + \frac{B_2}{n_2} \right) : 2,$$

где n_1 и n_2 — число животных соответственно в начале и конце исследуемого отрезка времени.

Как видим, для расчисления продукции водных беспозвоночных, согласно предлагаемому нами методу, требуются сведения о темпе их роста, величине биомасс и среднем весе особей в последовательные промежутки времени. Две последние величины легко находятся в результате обычных гидробиологических работ, проводимых на водоемах. Что касается сведений о темпе роста, то для получения их требуются специальные исследования, однако они необходимы при любом методе определения продукции и не являются специфической трудностью предлагаемого нами способа.

ЛИТЕРАТУРА

- Боруцкий Е. В. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* в профундали Белого озера. — Труды Лимнол. ст. в Косино, 1939, вып. 22.
 Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. — Труды Азербайджанского университета, 1949, вып. 13.
 Грезе В. Н. Метод расчета продукции планктонных копепод. — Зоол. ж., 1963, т. 12, вып. 9.
 Константинов А. С. Об оценке кормности водоемов на основе учета биомассы и темпа роста кормовых для рыб организмов. — Тезисы докладов Всесоюз. совещ. по вопросам рыбохоз. освоения водохранилищ. Л., 1958.
 Константинов А. С. К методике определения продукции кормовых для рыб и животных. — Науч. докл. высш. школы, сер. биол. М., 1960, вып. 4.
 Константинова Н. С. О темпе роста ветвистоусых рачков и определения их продукции. — Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 2 (19).
 Кузнецов В. В. Биология и биологический цикл *Lacuna pallada* в Баренцевом море. — Сборник памяти акад. Зернова. М.—Л., 1949.
 Медников Б. М. О продолжительности метаморфоза веслоногих рачков (*Calanoida*) и определении продукции видов с растянутым периодом размножения. — Океанология, 1962, т. 2, вып. 5.
 Петрович П. Г., Шушкина Э. А. и Печень Г. А. Расчет продукции зоопланктона. — Докл. АН СССР, 1961, т. 139, № 5.

УДК 597. 553:591. 524. 1(28)

В. С. СМЕРНОВ, А. М. БОЖКО

ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ ВЕС СЕРДЦА РЫБ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК

Среда обитания накладывает определенный отпечаток на организмы, вызывая изменения их экстерьерных и интерьерных особенностей. Соответственно, по особенностям, которые выявляются у разных видов или структурных единиц внутри одной популяции; обитающих в одинаковых условиях, возможно давать определенные заключения о действии этих условий на исследуемые организмы. Одним из таких показателей является изменение относительного веса сердца.

Анализ зависимости относительного веса сердца от веса тела, начатый еще в прошлом веке, был обобщен в известном труде Гессе (Hesse, 1921). На различных представителях всех классов позвоночных убедительно показано, что наиболее высоким относительным весом сердца обладают животные, производящие интенсивные энергетические траты. Мускульная энергия, затрачиваемая на добычу необходимого корма, зависит от доступности и калорийности его; уровень же энергетических трат определяется, кроме затрат на добычу корма, еще и расходами энергии на потери тепла (у теплокровных животных), на преодоление сопротивления встречного потока воды (у речных рыб) и на рост организма. Последнее обстоятельство может иметь особое значение для рыб, рост которых продолжается практически всю жизнь. Правда, темп роста, как правило, снижается с возрастом, поэтому естественно было бы в таких случаях ожидать снижения энергетических трат и уменьшения индексов сердца с возрастом.

Относительно зависимости между индексом сердца и возрастом рыбы имеются противоречивые данные. Вильбер с сотрудниками (Wilber, Nimi, Robinson, 1961), исследовав 13 видов рыб, не обнаружили существенных изменений относительного веса сердца с увеличением как возраста, так и веса. Аналогичное заключение дает и Л. А. Добринская (1964). Уменьшение этого показателя с возрастом у щуки, плотвы и окуня отмечала А. М. Божко (1962).

Изучая возрастные изменения индекса сердца, приходится относить к категории случайных такие зависимости, как различие в величине индекса у рыб разного пола или добытых из разных водоемов. Если же нас интересует различие, обусловленное обитанием в неодинаковых условиях, приходится считать случайными отличия, вызванные различиями в возрасте. Один из путей уменьшения величины статистических

ошибок состоит в подборе для сравнения таких двух выборок, которые отличаются по одному единственному признаку (по полу, либо по возрасту, по месту обитания и т. п.), но совершенно одинаковы по прочим показателям. Это значит, что каждая половая, возрастная группа должна быть достаточно обильной, чтобы она могла обеспечить достоверность различий при сравнении с другой такой же группой особей. В таком случае все прочие группы, добытые одновременно с нею, уже не представляют интереса. Обычно же объем собранных материалов бывает достаточно велик, но он разбивается на многие группы (субвыборки) вопрос, однако полученные результаты, взятые каждый в отдельности, скорее всего окажутся недостоверными. Возникает вопрос: каким способом, наиболее доступным для широкого круга исследователей и не требующим длительной математической обработки данных, представить различающиеся между собой субвыборки совокупности в сопоставимой форме, погасить различия между ними, чтобы всю массу данных с наибольшим эффектом сравнить с данными, характеризующими другую совокупность?

Материал и методика

Из трех водоемов Карелии исследовались интерьерные особенности населяющих их рыб. Святозеро — эвтрофный водоем, заселенный окунем, щукой, плотвой, ершом, ряпушкой, лещом, налимом. Пертозеро — водоем олиготрофный. В нем обитают щука, окунь, плотва, ерш, сиг, налим. Ковер-Ламба — небольшое дистрофное сильно гумифицированное лесное озеро, заселенное только щукой и окунем. Для настоящего исследования взято 97 взрослых щук из Святозера, 145 — из Пертозера и 66 — из Ковер-Ламбы (табл. 1). Хотя общее число исследованных пре-

Таблица 1
Распределение исследованного материала по возрасту, полу и водоемам

Водоем	Пол	Возраст										Всего
		3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	12+		
Святозеро	Самцы	10	10	10	8	12	4	—	—	—	54	
	Самки	7	9	10	1	10	—	4	2	—	43	
Пертозеро	Самцы	10	14	23	10	10	—	1	—	—	68	
	Самки	8	19	22	14	10	—	—	2	2	77	
Ковер-Ламба	Самцы	8	10	10	1	1	—	—	1	—	31	
	Самки	8	10	10	—	6	—	—	1	—	35	
Всего		51	72	85	34	49	4	5	6	2	308	

вышает три сотни, каждая субвыборка определенного пола и возраста оказывается весьма малочисленной. При выявлении зависимости относительно веса сердца можно для каждой вычислить коэффициенты корреляции или даже использовать более строгий количественный критерий — найти уравнение регрессии индекса сердца на вес тела. Однако чтобы коэффициент корреляции, найденный по выборке в 10 экз. был достоверен на 99,7% ($t \geq 3$), само значение этого коэффициента должно получаться не ниже, чем 0,78. Если даже принять менее строгий уровень значимости и считать результаты достоверными при $t \geq 2$, то и в этом случае останутся недостоверными коэффициенты корреляции,

не превышающие $\pm 0,64$. Связь может существовать, но на малых выборках не выявится.

Разбив всех щук по полу, возрастам и озерам, мы получили 27 малочисленных групп. Можно вычислить коэффициенты корреляции для каждой из них. Но поставленная нами задача будет решена только в том случае, если мы получим не 27, а одну-единственную оценку $r \pm m_r$. Заметим, что все сборы объединять в одну выборку невозможно из-за больших различий в средних (по группам) весах тела. Можно получить такую обобщенную оценку, если вычислить все групповые коэффициенты корреляции и отыскать их среднюю арифметическую. Например, в 9 выборках из Святозера (самцы и самки в возрасте от 3+ до 7+) коэффициенты корреляции между индексом сердца и весом тела были: +0,26, +0,97, +0,53, -0,49, +0,09, +0,93, +0,81, -0,14 и -0,41. Здесь имеются и высокие, но преимущественно недостоверные положительные, и довольно высокие отрицательные, и близкие к нулю значения. Преобладание положительных знаков уже само по себе позволяет предполагать, что корреляция здесь положительная. Средняя арифметическая равна $+0,505 \pm 0,08$ ($t=6$).

Поскольку в дальнейшем нам придется неоднократно прибегать к сопоставлениям подобного рода, к поискам суммарной оценки, сравнивая рыб разного пола, возраста, из разных озер, то более рациональным будет провести предварительное преобразование имеющихся данных: нас интересует, как связаны между собой отклонения от среднего индекса сердца и отклонения от среднего веса тела внутри однородных групп: преобладает ли совпадение знаков, или наоборот. Сама же величина среднего группового веса (или индекса) в данном плане не представляет интереса. Ее можно условно считать равной единице. Но величина отклонения определенно зависит от величины среднего. Отклонение на 10 г будет более существенным для возрастной группы 3+, где средний вес составляет 150—270 г, и менее существенным при возрасте 7+ (средний вес — до 1300 г). Разделив полученные отклонения в весе на средний вес данной группы, мы получим более сопоставимые величины. Средний групповой вес является единицей масштаба, через которую выражаются отклонения. По индексу сердца проводятся аналогичные преобразования. Вся дальнейшая статистическая обработка ведется обычным путем, с вычислением $\Sigma (x - \bar{x})^2$, $\Sigma (y - \bar{y})^2$, $\Sigma (x - \bar{x}) \cdot (y - \bar{y})$. Эти суммы квадратов отклонений годятся не только для вычисления коэффициента корреляции в отдельных субвыборках, но и для обобщенных коэффициентов корреляции всех возрастных и половых групп, для рыб, обитавших в разных условиях.

Приравняв средние арифметические к единице, мы тем самым исключили специфику этих средних значений, особенности, присущие каждой группе, и сохранили только то, что нас интересует: знак и относительную величину отклонений от среднего. Следует заметить, что суммы квадратов отклонений, преобразованных указанным способом, могут использоваться и для вычисления средних квадратических отклонений. Только надо иметь в виду, что отклонения уже разделены на средний вес тела, поэтому результат вычислений однозначен коэффициенту вариации.

Результаты исследования

В табл. 2 приводятся средние групповые значения веса тела и индекса сердца щук разного пола и возраста из трех исследованных озер. Мы имеем возможность проверить специфику места обитания в действии на сердечный индекс. Но в разных озерах средний вес одно-

возрастных рыб различен. Это может отражаться на величине индекса сердца и может ввести в заблуждение. Из сопоставления данных табл. 2 видно, что у святозерских щук вес тела во всех 10 повторностях больше, чем у пертозерских. Различие в индексах сердца в большинстве случаев имеет такой же знак: меньшему весу тела пертозерских соответствует и меньший индекс. Но в трех повторностях из 10 индексы сердца оказываются, наоборот, больше в Пертозере. Таким образом, у нас нет, казалось бы, достаточных оснований решить, зависит ли в данном случае индекс сердца от среды обитания непосредственно, или же только в той мере, в какой отличается средний вес. Однако три случая, противоречащих основной массе данных, приходится на старшие возрастные группы (6+ и 7+). Более того, превышения индекса сердца святозерских щук над пертозерскими наиболее велики в самых младших возрастах. В возрасте 3+ индекс сердца самцов больше на 0,011%, а самок — на 0,065%; в возрасте 4+ соответственно на 0,019 и 0,015%; в возрасте 5+ — на 0,002 и 0,008%. Ясна тенденция к тому, что в старших возрастах можно ожидать перемены знака, что мы и обнаруживаем на нашем материале. Представленные в форме графика (рис. 1), эти данные вполне четко иллюстрируют сказанное.

Мы сопоставили материалы по двум озерам, различающимся между собой не столь резко, как оз. Ковер-Ламба отличается от них обонх. Это заметно даже по видовому составу рыб, населяющих озера. В первых двух имеется пять общих для них видов рыб, и только ряпушка и лещ, встречающиеся в Святозере, в Пертозере отсутствуют. В Ковер-Ламбе же есть только щука и окунь. Специфика водоемов, если она отражается на интерьерных особенностях рыб, именно в последнем водоеме должна быть наиболее резко выраженной.

По весу тела щуки из Ковер-Ламбы значительно мельче, чем в двух первых озерах. К семилетнему возрасту они оказываются почти вдвое мельче святозерских. Изменения индекса сердца здесь явно не являются продолжением процесса, выявленного в первых двух озерах.

Таблица 2

Индексы сердца и вес тела щук разного пола, возраста и из разных озер

Водоем	Пол	Возрастные группы									
		3+		4+		5+		6+		7+	
		индекс	вес, г	индекс	вес, г	индекс	вес, г	индекс	вес, г	индекс	вес, г
Святозеро	Самцы	0,125	232	0,138	429	0,126	718	0,195	970	0,128	1246
	Самки	0,177	266	0,121	484	0,108	781	0,025	1000	0,108	1323
Пертозеро	Самцы	0,114	196	0,119	307	0,124	480	0,116	736	0,135	1075
	Самки	0,112	212	0,106	369	0,100	566	0,106	610	0,121	1321
Ковер-Ламба	Самцы	0,126	149	0,134	297	0,122	333	0,109	487	0,155	710
	Самки	0,122	203	0,124	330	0,116	406	—	—	0,119	763

Даже в младших возрастах индексы сердца больше. Если взять средние арифметические по первым двум озерам, то в разных возрастах индексы сердца щук из Ковер-Ламбы отличаются от них на следующую величину: +0,0065%, +0,0055%, -0,0030%, -0,0115% и +0,0235% у самцов; у самок -0,0225%, 0,0105, +0,0120% и на +0,0045%. Из 9 случаев только в трех разности имеют ожидавшийся знак минус, остальные положительные.

На основании всех приведенных данных можно заключить, что у щук одинакового пола и возраста при небольших различиях в условиях среды меньше индексы сердца совпадают с меньшим весом тела. На эту зависимость накладывается специфика водоема, в котором они

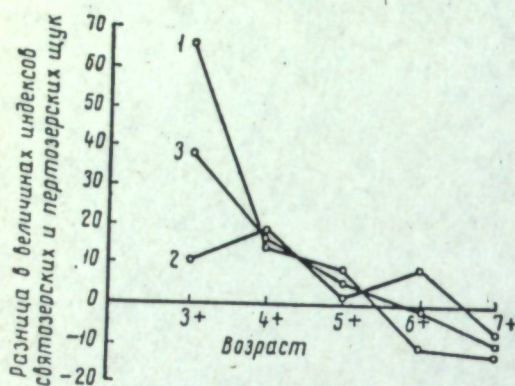


Рис. 1. Разницы в величинах индексов сердца щук из Святозера и Пертозера. 1 — самки, 2 — самцы, 3 — оба пола вместе.

обитают, и в экстремальных условиях может наблюдаться обратный процесс. Кажется вполне естественным, что в малокормном озере щуки не обладают столь же большим весом, как в лучших условиях. На добычу корма приходится затрачивать много энергии, поэтому сердце увеличено против ожидаемой нормы.

Зависимость между весом тела и величиной индекса сердца можно надежнее выявить, сопоставляя не средние арифметические однородных по полу и возрасту групп, добытых, однако, в разных во-

доемах, а анализируя отклонения веса тела и величины индексов в пределах каждой однородной группы.

Применяя описанный в разделе «методика» способ одновременной оценки корреляции индекса сердца и веса тела групп разного возраста, мы получили следующее. У самцов святозерских щук для возрастов 3+—7+ ($n=50$) коэффициент корреляции $r=+0,44 \pm 0,14$ ($t=3,1$); у самцов из Пертозера для того же диапазона возрастов ($n=67$) $r=-0,017 \pm 0,123$ ($t=0,14$) и по Ковер-Ламбе ($n=28$) $r=+0,853 \pm 0,055$ ($t=15,5$). В двух озерах коэффициент корреляции достоверно положительный, в том числе и в озере, наиболее специфичном по условиям существования. Что касается Пертозера, то у нас нет веских оснований оценить знак коэффициента корреляции. Доверительный интервал этого коэффициента корреляции при 95%-ном уровне значимости $-0,23$ — $+0,26$. Если же суммарно оценить самцов всех трех озер ($n=145$), то коэффициент корреляции $r=+0,241 \pm 0,085$ ($t=2,82$). Оценивая достоверность его по одностороннему критерию значимости, можно заключить, что наш вывод о положительной корреляции веса тела и индекса сердца у самцов в разных озерах обоснован с вероятностью в 99,76%, т. е. практически бесспорен. И это несмотря на то, что данные по одному из озер дают весьма неопределенный результат.

У самок из Святозера коэффициент корреляции $r=+0,204 \pm 0,182$ ($t=1,12$), у пертозерских $r=+0,034 \pm 0,120$ ($t=0,28$), из Ковер-Ламбы $r=-0,362 \pm 0,164$ ($t=2,21$). Суммарный коэффициент по трем озерам $r=+0,021 \pm 0,090$ ($t=0,23$). Эта оценка при 95%-ном уровне значимости укладывается в пределах от $-0,16$ до $+0,20$. Может показаться, что у самок из Ковер-Ламбы отрицательный коэффициент корреляции бли-

зок к достоверному. Не исключено, что здесь действительно имеет место отрицательная корреляция, но это только еще больше укрепит нас в представлении, что существуют различия между самцами и самками всех возрастов по характеру зависимости между весом тела и индексом сердца. У самцов в пределах одного возраста увеличенному весу тела соответствует увеличенный же индекс сердца, а у самок этого либо не наблюдается, либо, если такая зависимость и есть, то в весьма ослабленной форме.

Рассматриваемая нами зависимость может быть выражена уравнением регрессии индекса на вес тела. Если представить выявленную нами зависимость линейной (коэффициент корреляции вскрывает лишь линейные зависимости), то может быть вычислено уравнение формы $y=ax+b$ или, что то же самое, $y-\bar{y}=b(x-\bar{x})$. Здесь y — индекс сердца, x — вес тела.

Для самцов святозерских щук $b=+0,574$, для самцов из Ковер-Ламбы $b=+0,655$. Ни для пертозерских самцов, ни для самок из всех трех озер мы, естественно, не пытались вычислять уравнения, поскольку сама корреляция оказалась недостоверной. По условию нашего преобразования исходных данных (см. раздел «Методика») как \bar{y} , так и \bar{x} равно единице, поэтому уравнение $y-\bar{y}=b(x-\bar{x})$ может быть представлено: $y=b(x-1)+1$.

Уравнение регрессии y на x для самцов из Святозера получает окончательный вид $y=0,574x+0,426$, а для Ковер-Ламбы $y=0,655x+0,345$. При весе тела, равном среднему арифметическому (единице), и значении индекса сердца тоже равно среднему арифметическому (единице же). Увеличение веса тела на 10% ($x=1,1$) приводит к увеличению индекса сердца на 5,74% в Святозере и на 6,55% в Ковер-Ламбе.

С возрастом вес тела щук увеличивается. Закономерен будет вопрос, можно ли ставить знак равенства между двумя явлениями: с одной стороны, увеличение веса в одновозрастных группах, с другой — увеличение веса с возрастом? Если это сходные явления, то и с возрастом индекс сердца тоже должен увеличиваться. В соответствии с найденными уравнениями регрессии следовало бы ожидать в качестве нуль-гипотезы, что у святозерских самцов, вес которых увеличивается с 429 г (4+) до 970 г (6+), индекс сердца должен был бы возрасти с 0,138 до 0,238%. Однако таких высоких индексов мы не встречаем даже у более крупных и старых щук. Наоборот, у группы 6+ индекс снижен до 0,125%. На основании даже такой предварительной оценки можно думать, что изменение индекса с возрастом подчиняется иной закономерности, нежели зависимость индекса от веса в одновозрастных группах.

Обратимся к табл. 2 и проследим за изменениями индексов в по-возрастном плане. Ход этих изменений наглядно прослеживается на рис. 2. Однако трудно по форме графиков решить, с какой закономерностью изменяются индексы сердца даже в интервале возрастов от 3+ до 7+, где наши сборы наиболее обильны. Чтобы выявить единую закономерность, следует все шесть рядов (самцы и самки из трех водоемов) оценивать как одно целое. Получается, что у всех трехлетних щук индекс сердца равен в среднем 0,127% ($n=51$), у четырехлетних 0,121% ($n=72$), у пятилетних 0,115% ($n=85$), у шестилетних 0,113% ($n=34$) и у семилетних 0,123% ($n=49$). Таким образом, в пределах возрастов, представленных наиболее обильно, выявляется отчетливое снижение индекса вплоть до семи лет. В семь лет индекс возрастает до уровня, свойственного возрасту 3—4 года. Это увеличение хорошо заметно и на всех шести линиях графика. Но это всего лишь данные, представляющие одну возрастную группу, поэтому нет достаточных ос-

нований принимать это увеличение за изменение возрастного характера. Если же мы привлечем для анализа и единично добытых щук в старших возрастах, обнаруженное увеличение можно принять в качестве начального этапа нового в рассматриваемом нами плане процесса. У четырех восьмилетних, одного девятилетнего и одного десятилетнего самца индексы оказываются равными 0,132—0,166%, еще более высокими в сравнении с семилетними самцами из тех же озер. У самок же

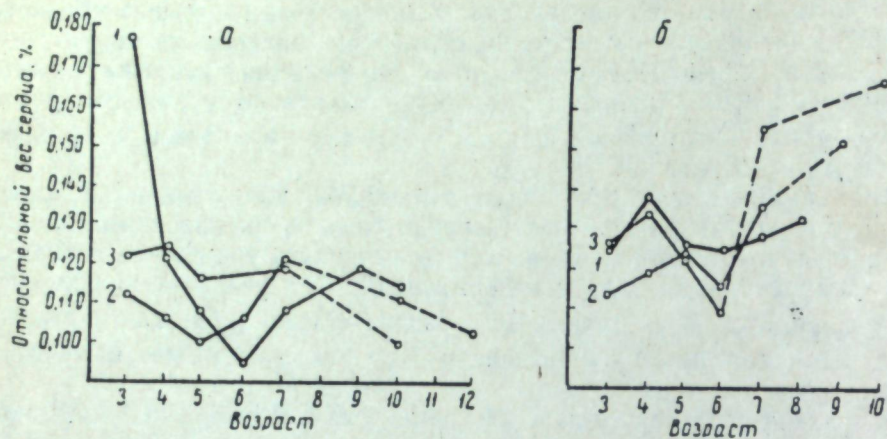


Рис. 2. Изменения относительного веса сердца с возрастом.
а — самки; б — самцы. 1—3 — данные из водоемов: 1 — Святозеро, 2 — Пертозеро, 3 — Ковер-Ламба.
Пунктиром соединены точки, полученные по единичным наблюдениям (1—2 экз.).

в возрасте 9—12 лет (в общей сложности 11 экз.) индексы оказываются в пределах 0,100—0,119%. Они либо снижаются, либо, если и возрастают, то во всяком случае не превышают уровня, имевшегося у 3—4-летних самок.

Следует дать разъяснение и статистическое обоснование тому, насколько вправо мы придавать значение единичным наблюдениям. Можно ли доказать, что единственный самец из Ковер-Ламбы в возрасте 7+ характеризует возрастную группу с закономерно увеличенным индексом по сравнению с младшими возрастными?

В возрасте 5+ при $n=10$ средний индекс сердца равен 0,122%; среднее квадратическое отклонение равно 0,006%. У семилетнего самца индекс равен 0,155%. Представим, что этот самец взят из возрастной группы, имеющей среднее значение не больше того, которое имеется в возрасте 5+. Тогда мы вправе были бы объединить обе возрастные группы в одну. Однако значение 0,155 больше среднего арифметического на 5,5 средних квадратических отклонений. Вероятность такого отклонения по случайным причинам исчезающе мала. Здесь мы имеем дело с закономерно увеличенным индексом. А у нас ведь есть и еще более старый самец, индекс которого равен 0,166%. Здесь отклонение выходит за 7 средних квадратических отклонений, и считать его случайно уклонившимся еще меньше оснований. Напомним, что в статистике существует «правило трех сигм», по которому из вариационного ряда исключают наблюдения, уклоняющиеся на три сигмы или больше даже в том случае, если нет никаких других оснований считать их принадлежность к анализируемой выборке сомнительной. У нас же разный возраст сравниваемых щук дает такие основания. С полной уверенностью можно считать, что повышение индекса в старшем возрасте не случайное, а совершенно закономерное явление. Полученная уже картина дополняется и тем, что девятилетний самец из Пертозера с индексом 0,151% отличается от среднего для шестилетних ($n=10$), выходя за пределы 3,7 средних квадратических отклонений. А в то же время 4 экз. восьмилетних самцов из Святозера отличаются по величине средней арифметической от своих младших на год собратьев тоже в сторону превышения, но всего лишь с достоверностью, едва превосходящей единицу. Таким образом, эта единственная выборка в 4 самца, взятая в отрыве от перечисленных одиночных особей, не позволяет еще сделать решительного вывода. Только все старшие вместе, включая и эту последнюю

выборку, дают право считать, что у самцов старше семи лет индексы оказываются увеличенными.

Совершенно аналогичными основаниями мы пользуемся при анализе индексов сердца старых самок. Щука из Ковер-Ламбы в возрасте 10+ имеет индекс сердца, отклоняющийся в меньшую сторону от среднего значения для семилетних самок на 3,85 средних квадратических отклонения. Две же самки из Святозера в возрасте 10+ дали отклонения в сторону увеличения, но всего лишь на 0,26 среднего квадратического. Твердо укоренившееся мнение, что достоверность разницы можно отыскивать только при условии, если сравниваются средние арифметические, не вполне обоснованно. Когда исследователь имеет дело с незначительными разностями, единичное наблюдение действительно не дает никаких оснований к определенным выводам. Но если разницы велики, они могут дать материал для достоверных заключений в пользу или против той или иной точки зрения, высказываемой исследователем. Мы не делаем здесь основного акцента на вычисление статистической достоверности превышения индексов у старых самцов и понижения — у старых самок, полагая, что графическое изображение этих процессов нагляднее, а для значительной части зоологов и понятнее, чем строгие математические выкладки. Действительно, правые части графиков для самцов и самок направлены явно в противоположные стороны: у самцов — вверх, а у самок — вниз. Эти особенности кривых проявляются только в той части возрастов, которые оказались малочисленными.

Рассмотрев две стороны явления, связь величины сердечных индексов с весом тела и с его изменением в возрастном разрезе, мы неизбежно подходим к вопросу, не обусловлено ли уменьшение индекса с возрастом, наблюдающееся в возрастах 3+—7+, тем, что в этом интервале возрастов изменяется скорость роста рыб, следовательно, при прочих равных условиях — и энергетические траты.

Скорость роста выражают различными, но в общем довольно сходными способами. Наиболее широко распространен способ, где вычисляют логарифмы двух сравниваемых весов, получают разность между ними и делят эту разность на число единиц времени. Признавая этот прием бесспорно правильным, прием в расчет следующее. При сопоставлении групп, различающихся по возрасту ровно на один год, получим совершенно тот же результат, если разделим вес старшей возрастной группы на вес младшей на год, а полученное частное прологарифмируем. В тех немногих случаях, когда одна возрастная группа у нас отсутствует, можно взять интервал и в два года. В этом случае, прежде чем логарифмировать частное, надо извлечь квадратный корень. Получится усредненная оценка скорости роста для интервала в 2 года. Однако закономерно поставить вопрос, какие преимущества дает операция логарифмирования? Частное от деления веса шестилетних щук на вес пятилетних показывает, во сколько раз увеличивается вес в течение года. Полученная величина весьма наглядна. Если результат такого вычисления равен 1,1, это значит, что за год вес возрос на 10% от первоначального. Поэтому мы при вычислении скорости роста щук и ограничиваемся вычислением частного, не логарифмируя его.

В табл. 3 приводятся данные о скорости роста, вычисленные указанным способом. Приводятся индексы сердца и отношения индекса сердца к скорости роста. Последний показатель мы вводим, имея в виду, что если индексы изменяются пропорционально скорости роста, то полученные отношения должны оставаться постоянными; постоянными хотя бы в пределах разновозрастных групп одного пола и из одного водоема. Анализируя эту таблицу, можно заметить, что скорость роста довольно закономерно снижается от младших возрастов к старшим, по крайней мере до семилетнего возраста. Казалось бы, здесь как раз имеет место снижение величины сердечных индексов по мере снижения скорости роста. Однако отношения индексов к скорости роста обнаруживают закономерность, которая позволяет поставить под сомнение

Таблица 3.

Скорость роста щук из разных водоемов, индексы сердца и их отношения к скорости роста

Возраст	Самцы				Самки			
	n	Индекс сердца	Скорость роста	Отношение индекса к скорости роста	n	Индекс сердца	Скорость роста	Отношение индекса к скорости роста
Святозеро								
4+	10	0,138	1,85	0,0746	9	0,121	1,82	0,0665
5+	10	0,126	1,67	0,0755	10	0,108	1,62	0,0666
6+	8	0,125	1,35	0,0925	1	0,095	1,28	0,0742
7+	12	0,128	1,28	0,1000	10	0,108	1,32	0,0820
8+	4	0,132	1,50	0,0875	—	—	—	—
9+	—	—	—	—	4	0,119	1,62	0,0733
10+	—	—	—	—	2	0,114	1,43	0,0795
Пертозеро								
4+	14	0,119	1,57	0,0750	19	0,106	1,74	0,0615
5+	23	0,124	1,56	0,0794	22	0,100	1,53	0,0653
6+	10	0,116	1,53	0,0758	14	0,106	1,61	0,0659
7+	10	0,135	1,46	0,0925	10	0,121	1,45	0,0835
9+	1	0,151	1,60	0,0943	—	—	—	—
10+	—	—	—	—	2	0,112	1,54	0,0228
12+	—	—	—	—	2	0,103	1,36	0,0760
Ковер-Ламба								
4+	10	0,134	1,98	0,0677	10	0,124	1,62	0,0765
5+	10	0,122	1,18	0,1030	10	0,116	1,23	0,0964
6+	1	0,109	1,46	0,0756	—	—	—	—
7+	1	0,155	1,46	0,1060	6	0,119	1,38	0,0866
10+	1	0,166	1,24	0,1340	1	0,100	1,23	0,0815

такой вывод. Скорость роста снижается значительно быстрее, чем уменьшаются индексы. Это и видно по возрастанию названных соотношений. Предположение об уменьшении индекса сердца по мере снижения энергетических трат, если и справедливо, то только частично. Имеет место еще какой-то процесс (или процессы?), вызывающий увеличение индекса сердца с возрастом. Этот процесс, судя по отношениям индексов сердца к скорости роста и их изменениям с возрастом, у самцов выражен значительно резче, чем у самок.

Попытаемся обобщить все выявленное на нашем материале, свести воедино полученные результаты. Мы убедились, что индексы сердца закономерно больше у крупных экземпляров одновозрастных щук, и притом эта зависимость выявляется только (или наиболее выпукло) у самцов. В различных водоемах средние значения индексов различны, что особенно заметно в малокормном дистрофном озере. Здесь они увеличены, несмотря на малый средний вес тела. С возрастом величина индекса уменьшается, но только в пределах тех возрастных групп, которые наиболее многочисленны в популяции. У более старых самцов, в отличие от младших, происходит увеличение индекса сердца. Особенно резко выявляется это увеличение в малокормном озере. У старых самок наблюдается лишь увеличение в сравнении с теми величинами, какие можно было бы ожидать по ходу изменения индекса в младших возрастных группах. Абсолютные значения индексов не превышают величин, наблюдаемых в возрасте 4—5 лет. Все сказанное позволяет

предполагать, что между самцами и самками существуют различия по их реакции на условия среды.

Однако достаточно ли у нас оснований считать, что зависимость индекса от возраста, обратная в младших возрастных группах, меняется на прямую в старших возрастах? Если быть последовательным, нужно допускать также, что организмы претерпевают весьма существенную физиологическую перестройку. Предполагать такие кардинальные изменения можно, но прежде следует исключить все иные пути.

Нельзя забывать, что в природных условиях идет непрерывный процесс элиминации, приводящий в конечном счете к гибели всех особей. Одни погибают раньше, другие позднее. Это может быть чисто вероятностный процесс, когда возможность дожить до престарелого возраста в равной мере мала у любой наудачу взятой особи. Особенно если у отдельных экземпляров нет каких-либо качеств, позволяющих выжить дольше по сравнению со своими ровесниками. И щуки тоже интенсивно гибнут. Это видно даже по числу особей, добытых нами в разных возрастах (см. табл. 1). Трехлетних добыто 51, четырехлетних — 72, пятилетних — 85, шестилетних — 34, семилетних — 49, а восьмилетних и старше — всего лишь 17 экз. Именно у последних, малочисленных в популяции, и обнаруживается увеличение индекса сердца. Естественно будет задуматься над тем, обладали ли бы их погибшие ровесники, если бы они выжили, таким же повышенным индексом? Это отнюдь не праздный вопрос, хотя он и кажется совершенно бессодержательным, поскольку погибших щук мы вновь не можем добыть год-два спустя. Вопрос этот, если его сформулировать по-иному, состоит в проверке репрезентативности выборок. Выборка считается репрезентативной, если в ней представлены все наиболее часто встречающиеся в изучаемой совокупности варианты. Думается, что исследованные нами щуки каждой возрастной группы достаточно объективно представляют щук этих возрастов. Но сравнивая разные возрастные группы по их весу тела, по величине индекса сердца и по другим признакам, мы должны поставить вопрос о представительности выборок и в этом плане: являются ли исследованные нами старые щуки просто состарившимися по сравнению с теми, которые исследованы нами в более молодом возрасте? Или, может быть, в младшем возрасте они представляли лишь определенную категорию со своими специфическими признаками, отличающимися их от основной массы представителей этого возраста?

Среди младших возрастов встречаются щуки с малым весом и невысоким индексом сердца, и щуки с увеличенным весом и индексом. Величина индекса сердца у них еще в раннем возрасте не просто случайно варьирует, а увеличена потому, что вес тела больше; или наоборот, вес тела больше, потому что увеличен индекс сердца. Мы выявили не причинность, а только наличие связи. Не исключено, что оба эти показателя зависят от одного и того же третьего показателя, не исследованного нами. Эта связь между весом и индексом сердца указывает на неоднородность популяции, на наличие в ней конституционно различающихся особей. Уместно поставить вопрос, не обладают ли некоторые из них преимуществом в выживаемости? Если принять такое предположение, можно, не давая представлений о глубокой физиологической перестройке организмов, объяснить, почему у немногочисленных доживших до 8—10-летнего возраста самцов индексы увеличены: они обладали повышенными индексами всю жизнь, но жили дольше своих ровесников. Высокий индекс сердца характеризует особь более подвижную, затрачивающую больше усилий на добычу корма, щуку с более хищными повадками. Для хищника, не имеющего равных себе среди рыбьего населе-

ния водоема, это дает больше шансов выжить в сравнении с более мирными особями.

Разумеется, все это только предположения, подтвердить которые можно было бы, пометив серию молодых щук и путем отлова в следующие годы выявляя, одинакова ли выживаемость более крупных из них в сравнении с мелкими.

Пока такие данные отсутствуют, а в наших руках имеются только косвенные доказательства. Приведем их.

1. Среди добытых нами самцов в возрасте 4—7 лет имеется 119, а старших только 6 экз. Самок же возраста 4—7 лет добыто 121 (столько же, как и самцов), но старших — уже 11 экз. Почти вдвое больше. Ясно, что самцы убывают в числе более интенсивно, чем самки.

2. Возраст добытых самцов не превышает 10+ (1 экз.), а самок этого возраста добыто 5, да кроме того есть две 12-летних. Самки более долговечны.

3. В оз. Ковер-Ламба, бедном кормами, весь процесс отбора щук с высоким индексом выражен резко. Об этом свидетельствует более резко и достоверно выраженная зависимость между индексом сердца и весом тела в младших возрастах, дающая материал для отбора, и, соответственно, самые высокие индексы у 7- и 10-летних самцов.

Мы не можем глубоко вдаваться в анализ механизма отбора и причин, обуславливающих расслоение популяции на «хищных» и «мирных» щук. Нашего материала для этого недостаточно. Возможно, дальнейшее изучение позволит лучше осветить наши предположения, а может быть, и отвергнуть некоторые из них. Но если действительно имеет место различная вероятность гибели самцов разной конституции, если более активные из них, с более крупным индексом сердца, сохраняются дольше, то оказывается неубедительным даже прием, которым мы воспользовались для определения скорости роста. Мы сравниваем вес тела двух смежных возрастных групп. Но если в течение года интенсивнее погибают наиболее мелкие, то сохранившиеся более крупные создают видимость высокой скорости роста. Ранее мы не заостряли внимания на неожиданном, казалось бы, факте, что самые старые рыбы показали не самую низкую скорость роста. Мы склонны подозревать, что это артефакт, выявившийся именно потому, что последние группы возрастов составляют лишь незначительную долю от числа младших. Опять же проверить это можно путем мечения и неоднократных выловов одних и тех же особей в течение нескольких лет. Уместно будет здесь вспомнить о явлении, нередко наблюдаемом ихтиологами, о явлении, которому дают довольно противоречивые толкования. Обратное расчисление длины рыбы по величине годовых колец на чешуе дает расчетные величины, не совпадающие со средними размерами младших возрастных групп. Если следовать нашим предположениям относительно избирательной гибели мелких щук с малыми индексами сердца, то обратное расчленение должно дать завышение размеров в младших возрастах по сравнению с истинными средними размерами, полученными при анализе рендомизированных выборок. Нет надобности искать объяснений в сложных процессах перестройки структуры чешуи и изменения размеров ранее сформированных годовых колец. Разница в том, что чешуя обычно показывает не завышенные, а заниженные размеры против истинных. Но это нетрудно понять. Если исследуется стадо интенсивно промысловых рыб, убыль которых идет в основном за счет сетного лова, и объектами исследования оказываются наиболее обильно представленные возрастные группы, не самые старые, то в таких условиях интенсивнее должны изыматься более крупные, а мелкие сохраняться дольше.

Все это позволяет сделать следующие выводы:

1. При сравнении щук разного возраста обнаруживается прямая зависимость между величиной индексов сердца и скоростью роста. Оба показателя уменьшаются в интервале возрастов от 4+ до 7+.

2. В пределах каждой возрастной группы у самцов выявлена положительная корреляция между относительным весом сердца и весом тела. Увеличение веса с возрастом сопровождается уменьшением индекса сердца, увеличенному же весу тела в пределах одного возраста соответствует увеличенный индекс сердца. Этот факт можно расценить как дифференциацию среди одновозрастных щук-самцов по уровню энергетических трат.

3. Наиболее резко процесс дифференциации выражен в дистрофном озере, заселенном только щукой и окунем, что указывает на связь рассматриваемого процесса с доступностью и обилием объектов питания.

4. Среди щук старших возрастов (старше 7+) самцы имеют заметные увеличенные индексы сердца. Предполагается, что процесс дифференциации приводит к сохранению наиболее активных самцов, с более хищными повадками.

5. У самок столь четкая связь относительного веса сердца с весом тела в пределах одновозрастных групп не выявляется, и у наиболее старых из них, в отличие от самцов, индексы сердца не достигают высоких значений.

ЛИТЕРАТУРА

- Божко А. М. Возрастная, половая и эколого-физиологическая изменчивость внутренних органов рыб.— Гидробиологические исследования, т. 3. Тарту, 1962.
- Добринская Л. А. Органометрия некоторых видов рыб Обского бассейна. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964.
- Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere.— Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 1921, Bd 38.
- Wilber C. G., Humil B., Robinson P. F. Heart size and body size in fish.— Anat. Rec., 1961, f. 140, N 4.

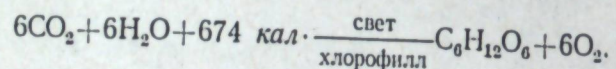
УДК 577. 472:577. 1+597

В. Н. АБРОСОВ

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ КРУГОВОРОТА ЭНЕРГИИ И ВЕЩЕСТВА В ОЗЕРАХ

Повышенный интерес к изучению баланса энергии и вещества в озерах появился сравнительно недавно. В 1935 г., в соответствии с общим направлением работ, проводившихся на Косинской лимнологической станции, Г. Г. Винберг (1934—1939) показал целесообразность изучения круговорота энергии и вещества в озерах, имея при этом в виду продукцию и деструкцию органического вещества в форме баланса, который он предложил называть биотическим балансом (Россолимо, 1964). Оле (Ohle, 1955) указал на большое типологическое значение изучения круговорота энергии и вещества в озерах и подчеркнул необходимость исследовать оба направления потока энергии. Паттен (Patten, 1959) предложил энергию, аккумулированную в организмах, называть негэнтропией, а освобождающуюся при деструкции — энтропией. Л. Л. Россолимо (1964) в качестве одной из первоочередных задач лимнологии выдвигает создание биолимнологических классификаций, которые отражали бы типологические различия процессов превращения энергии и вещества в озерах, совершающиеся при участии водных организмов. Согласно М. А. Фортунатову (1964), изучение круговорота энергии вещества является центральной проблемой современной лимнологии и должно проводиться с учетом закономерностей, обуславливаемых зональными, ландшафтными и внутриландшафтными факторами, а также высотной поясностью.

Главным источником энергии на Земле, как известно, является энергия Солнца. Согласно общему уравнению фотосинтеза, она поглощается по схеме:



Первой стадией фотосинтеза служит фотоэффект: сообщение светом энергии одному из электронов хлоропласта, переход его на более высоком энергетическом уровне и отрыв от молекулы хлорофилла. В результате образуется ионизированная молекула — свободный радикал, являющийся началом мощным химическим реакциям, закономерно преобразующим посредством организмов, биогеоценозов и биогидроценозов биосферу и земную кору.

В этом плане процесс фотосинтеза есть процесс зарядки «геохимиче-

ских аккумуляторов», а жизнь — антиэнтропическая система (Забелин, 1966). При мощных фотосинтетических реакциях между углекислотой и водой CO_2 является окислителем, т. е. экцептором водорода, а вода «восстановителем», окисляющимся в результате реакции до молекулярного кислорода (Виноградов, 1947; Несмеянов, 1952; Белл, 1952; Евстигнеев, 1956). Из общего уровня фотосинтеза следует, что при выделении 1 моля кислорода (или ассимиляции 1 моля CO_2) в виде химической энергии связывается 112,3 ккал. Энергия эта берется от света и может измеряться квантами. Красный свет имеет длину волны 675 мкм. Общая энергия 1 моля красного света равна 42 ккал. Это значит, что энергия 1 кванта красного света, умноженная на число Авогадро, равна 42 ккал. Отсюда следует, что на выделение одной молекулы O_2 необходимо затратить в среднем $\frac{112}{42} = 2,7$ кванта красного света. Подобные вычисления можно сделать и для других частей спектра солнечного света. Эти величины принято называть квантовым расходом, или сокращенно n . Обратную величину $\frac{1}{n}$, показывающую сколько молекул кислорода выделяется

при поглощении 1 кванта того или иного света, называют квантовым выходом. Квантовый выход показывает также количество реагирующих молекул CO_2 на квант света (Красновский, 1947; Белл, 1952).

Входящая при фотосинтезе в организмы из космоса энергия является могущественной геохимической силой, а вызываемая ею биогенная миграция элементов представляет форму организованности биосферы первостепенного значения. Согласно биогеохимическому принципу В. И. Вернадского (1965), «действием живого вещества на земной поверхности создается мощное развитие свободной энергии, способной производить работу и, следовательно, производящей огромные изменения химические и биологические на нашей планете» (стр. 284). Кванты действия, возникшие при фотосинтезе, проходящие через все пищевые звенья биоценозов и при деструкции органического вещества, участвуют в биогеохимических процессах. Все биокосные вещества начинают свое существование с коллоидно-дисперсного состояния. За миллионы лет путем диагенеза они переходят даже в такие сложные минералы, как граниты и гранитоиды, образующие гранитную оболочку земли и вызывающие ее внутренний радиоактивный разогрев. Более того, по образному выражению Дэли (1936), «практически каждая порода представляет собой печь, которая непрерывно топится».

«Состоят ли световые лучи сами из квантов, или квантовое действие происходит только в материи» — это М. Планк (1966, стр. 137) считал вопросом, который стоит перед всей теорией физики в качестве первой и труднейшей дилеммы, и только ответ на него укажет путь к ее дальнейшему развитию.

Квантовый расход и квантовый выход энергии можно подсчитать для каждого трофического уровня вплоть до конечной продукции. Такие расчеты позволяют объективно оценивать к.п.д. солнечной энергии в различных ценозах и при разных формах их хозяйственной эксплуатации. Это позволит глубже изучать биопродукционный процесс в биоценозах озер и понять, на каком трофическом уровне мы имеем наибольшие потери энергии и материи, создающей конечную продукцию. Энергетическая оценка рыбопродуктивности водоемов имеет, в силу своей универсальности, преимущество перед оценкой по биомассе, весьма неравноценной на разных трофических уровнях и не сравнимой.

В настоящее время по Международной биологической программе (МБП) предусмотрено определение величин эффективности поглощения

солнечной энергии в пресноводных сообществах на всех трофических уровнях пищевой цепи. Для получения сравнимых данных продукцию каждой видовой популяции необходимо выражать не в биомассе, а в калориях или квантах. Одновременно с этим основы советской программы по МБП подчеркивают, что «выражение биологических данных в единицах массы или энергии не заменяет, а дополняет результаты тщательного изучения специфических свойств отдельных видов»¹. Изучение баланса энергии в биотическом круговороте методически разработано. Наряду с основополагающими теоретическими работами В. С. Ивлева (1938, 1962), Линдемманна (Lindemann, 1942), Валентайна (Valentine, 1957), Э. Одума (Odum, 1954), Г. Одума (Odum, 1957), Паттена (Patten, 1959), Винберга (1960), Винберга и Кобленц-Мишке (1966) и других появились частные исследования. В США для четырех озер получены цифры энергетического баланса, позволившие Паттену (Patten, 1959) дать оценку круговорота энергии в разрезе трофических уровней. Негэнтропия является мерой организованности всей системы, создающей биологическую продукцию на высших трофических уровнях. У нас в этом направлении успешно работает школа Г. Г. Винберга. М. А. Фортунатов (1964) обратил внимание на неразрывность связи круговорота энергии и вещества. Оба баланса должны изучаться одновременно. К сожалению, методически мы для этого недостаточно подготовлены.

Нельзя не соглашаться с М. А. Фортунатовым (1964), что балансовой метод в связи с задачами регулирования процесса биологического продуцирования и мелиорации водоемов сейчас приобрел особую актуальность. Однако в лимнологической литературе мы чаще всего сталкиваемся с неполной характеристикой круговорота отдельных элементов. Таковы работы Лундквиста (Lundquist, 1924), Йошимура (Yoshimura, 1931), Эйнзеле (Einsele, 1936), Оле (Ohle, 1937), Тунмарка (Thunmark, 1937), Мортимера (Mortimer, 1941, 1942), Хатчинсона (Hutchinson, 1957), Н.И. Семеновича (1958), Е. И. Федоровой (1964), Р. В. Николаевой (1964) и др. Хатчинсон на основе применения метода радиоактивных изотопов дал описание круговорота отдельных элементов и их циклы, а также обзор исследований по содержанию в озерах Mn, Cu, Zn, Al, Ca, Mo, Ni, Co, Rb, Sr, Ag, V, Ti, Ra и U. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах изучалась С. И. Кузнецовым (1952), Ю. И. Сорокиным (1955, 1958, 1960) и др.

Несмотря на большую литературу, взаимосвязь и взаимообусловленность явлений в круговороте веществ в озерах, за исключением водного баланса, остаются очень слабо изученными. Объясняется это тем, что многие исследователи интересуются в основном биотическим балансом и недостаточно уделяют внимания биогеохимическому аспекту проблемы. Незнание биогеохимических, а также биогеоценологических факторов в аспекте функциональных связей мешает решению проблемы в целом.

Прежде чем можно будет сделать оценку биогеохимической части баланса вещества в озерах, к чему наука еще не подошла, необходимо найти принципы, с позиции которых можно разрешить данную проблему. «До тех пор, пока принципы, могущие служить основой для дедукции, не найдены, отдельные опытные факты теоретику бесполезны» (Эйнштейн, 1965, стр. 6).

В земной коре горные породы разрушаются выветриванием. В процессе разрушения они повышают свое энергетическое состояние, усили-

¹ «Общие основы советской национальной программы по изучению продуктивности пресноводных сообществ», М.—Л., «Наука», 1966, стр. 9.

вающее их роль в адсорбционном звене круговорота веществ. Это позволяет полидисперсным частицам совместно с заряженными при фотосинтезе остатками органических веществ образовывать коагели коллоидных веществ, дающих начало новым циклам диагенезов.

Под влиянием различных процессов выветривания каждый водоем, являясь частью биосферы, представляет собой полидисперсную систему. В водоемах есть частицы самых различных размеров: от галек и грубых песчаных зерен до глинистых частиц и частиц молекулярных размеров — 1 \AA в диаметре, т. е. 10^{-8} см . Чем больше диспергированы горные породы, чем больше у них разрушены кристаллические решетки, тем большими адсорбционными способностями они обладают. При этом каждый минерал путем измельчения может перейти в коллоидное состояние. Термин «коллоидный» не является химическим понятием, а служит для обозначения фазы состояния вещества, состав которого может быть самым разнообразным и зависит как от поступающих в озеро веществ, так и от находящихся на месте. Посредством образования коллоидов и через их активность терригенный материал в озерах перерабатывается в особые продукты осадконакопления, подвергающиеся диагенетическим преобразованиям в условиях водной среды. Мицеллы коллоидов реагируют с веществами, имеющими противоположный заряд. Нейтрализация зарядов ведет к их коагуляции, необратимому свертыванию и выпадению в осадок. Выпавшие в результате седиментации в осадок минеральные и органические коллоидные частицы представляют собой сложную гетерогенную систему, между отдельными компонентами которой возникает активное взаимодействие. Как разобраться в их взаимодействии?

Один из общих методических принципов в науке гласит: «Истинная теория существует только тогда, когда заданы законы силы» (Эйнштейн, 1965, стр. 4).

Появляющиеся в коллоидах так называемые законы поверхностных сил являются только усложненным изложением простых законов электрических и магнитных сил:

1. Массы с противоположными зарядами (или противоположные полюса) взаимно притягиваются, а массы с одинаковыми зарядами (или одинаковые полюса) отталкиваются.

2. Сила притяжения или отталкивания обратно пропорциональна квадрату расстояния.

Оба закона на Земле проявляются в одинаковой степени, независимо от того, в почвах или водоемах создаются условия для их проявления. Ван-дер-ваальсовы силы имеют одинаковую природу с электростатическими и могут не рассматриваться (Фегелер, 1938). Коллоидное состояние, в которое попадают продукты водного «выветривания», обнаруживается как в способности пептизации ионов, т. е. к распылению в воде, так и в адсорбционных свойствах, т. е. способности поглощать из растворов различные вещества, также в явлениях коагуляции, т. е. в образовании гелей и коагелей с другими элементами дисперсной фазы (Лукашев, 1938).

Частицы, несущие заряды, могут быть мицеллами, ионами, молекулами с индуцированным дипольным характером. Хотя во всякой нейтральной в электрическом отношении молекуле и положительные, и отрицательные заряды по своему числу уравниваются между собой, полнота взаимной нейтрализации сил их зарядов не всегда является обязательной. Равновесие сил имеет место лишь в том случае, если совпадают центры тяжести протонов и электронов. Когда же этого нет, что у молекул является почти правилом, то при приближении к молекуле электрического заряда, например постороннего иона, характер реакции молеку-

лы на него будет различным в зависимости от расстояния между положительными и отрицательными элементами самой молекулы.

Сила взаимодействия между разными зарядами молекулы или степень их взаимной нейтрализации обратно пропорциональна квадрату расстояния их друг от друга.

Молекула практически ведет себя как индифферентный диполь, приобретший этот характер только благодаря индукционному воздействию поля (Фагелер, 1938).

К классу коллоидов относятся гумусовые кислоты, кремнезем nH_2OmSiO_2 , $Fe(OH)_3$ и $Al(OH)_3$, большинство органических соединений и тонкодисперсные частицы различных минералов (аргиллиты) с диаметром до $1 \cdot 10^{-4}$ см. Состав последних определяет географическое положение озера и его бассейна.

По аналогии с почвенными растворами все коллоиды в озерах можно разделить на 3 группы: ацидоиды (коллоидные кислоты), базонды (коллоидные основания) и амфолитоиды (коллоидные вещества, несущие разные заряды и ведущие себя в кислой среде как базонды, а в щелочной как ацидоиды).

Ацидоидами являются гумусовые кислоты (гуминовая и ульминовая), фульвокислоты (креновая и апокреновая) и гидроокись кремнезема nH_2OmSiO_2 . До настоящего времени исследователями не обнаружено ни одного чистого базоида с одним только OH в качестве противоиона, тогда как почти чистых ацидоидов, следовательно, чистых коллоидных ионов очень много.

Одним из важнейших положений биогеохимии, чему мы обязаны школе почвоведов И. В. Тюрина, является вывод, что всюду на Земле процессы превращения органических остатков имеют три главных направления:

1. Процессы полной минерализации органического вещества до CO_2 и зольных элементов.

2. Процессы образования сложных высокомолекулярных органических веществ типа гуминовой и ульминовой кислот.

3. Процессы образования более простых высокомолекулярных органических веществ типа фульвокислот (Пономарева, 1964).

Элементарный состав этих высокомолекулярных кислот, по С. М. Манской и Т. В. Дроздовой (1964), следующий, %:

	C	H	N	O
Гуминовые кислоты	52—62	3,0—4,5	3,5—4,5	32—39
Фульвокислоты	44—48	4,0—5,5	1,2—2,5	44—48

По сообщению О. К. Бордовского (1966), состав гумусовых кислот в почвах пресноводных и морских водоемов общий². Данный вывод, по устному сообщению, подтверждает А. В. Фотнев, занимающийся гуминовыми кислотами в Институте биологии внутренних водоемов АН СССР. Фульвокислоты являются оксикарбоновыми кислотами, а гуминовые фенокарбоновыми (Тюрин, 1965). Всюду продуктами превращения органического углерода являются кислоты, от очень простой угольной до сложных органических. Гумусовые кислоты при этом реагируют со щелочами по схеме Фагелера (1938):

(ацидоид) · Н + катион (ОН) = (ацидоид) · катион + H_2O + 13,8 кал.
Реакции носят экзотермический характер, происходит потеря энергии, что вызывает необратимость коагулирования. Присутствие в гумусовых

² Об этом говорил О. К. Бордовский в феврале 1965 г. в своем докладе на Первом Всесоюзном съезде гидробиологического общества. Прим. автора.

кислотах функциональных боковых групп $COOH$, OH , CO , NH_2 , OCH_3 и других обуславливает их способность к реакциям. Функциональные фенольные гидроксильные группы OH и карбоксильные группы $COOH$ определяют их возможность взаимодействия с основаниями. При этом возможно образование комплексов двух и более молекул гумусовых кислот, связанных через катион, посредством ионизированных групп COO' . Органические ацидоиды связывают в прочные соединения металлы: Ca, Mg, Mn, Fe, Al, K, Mo, Zn, Cu, Co, V, U и др. (Манская и Дроздова, 1964). Реакции солеобразования у ацидоидов носят пермутоидный характер, или, иначе говоря, замещение водорода на основания может происходить только у части коллоидных мицелл, тогда как другая часть их остается неизменной. При таком характере обмена трудно ожидать образования солей определенного состава. Образуются кислые соли различного состава: гумат кальция-магния, гумат кальция-натрия и т. д. Этим объясняется отсутствие постоянных стехиометрических отношений и образования биокосных коллоидных солей (Тюрин, 1965).

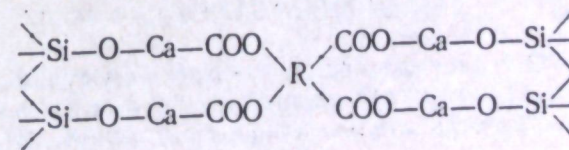
Поскольку взаимодействие органических ацидоидов с минеральными веществами основной природы неизбежно связано с взаимной нейтрализацией зарядов реагирующих веществ, то в результате образуются очень устойчивые биокосные вещества. Новое вовлечение их в оборот веществ невозможно без подключения дополнительной энергии и новой ионизации.

Дополнительную энергию могут дать бактерии, имеющие свои источники (Ambroz, 1956). В результате биогеохимический обмен веществ почти необратим, а круговорот веществ незамкнутый. Каждый годичный цикл не является повторением предыдущего: часть элементов из биологического круговорота уходит в геологический круговорот.

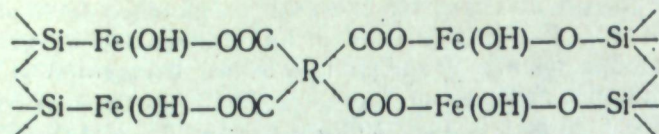
Уклон развития биогеохимического обмена веществ определяет пригодно-расходный баланс элементов. В геохимии ландшафтов все элементы, участвующие в общем круговороте веществ, принято делить на две группы: 1) атмосферные элементы (C, O, H, N); 2) земные элементы (Si, Al, Fe, Ca, Mg, Mn, K, S, Cl, P) и др. (Перельман, 1965). Почти всякое живое вещество создается из газов (Вернадский, 1965). В общий круговорот веществ втянуты элементы обеих групп. В биологическом круговороте по количеству преобладают элементы атмосферной группы. По мере развития жизни, органического заиления и накопления ацидоидов в водоемах неизбежен отрицательный баланс в круговороте веществ у элементов из земной группы, имеющих щелочную природу и дефицит микроэлементов и ультрамикроэлементов, вызванный уходом из раствора в поглощающий комплекс донных отложений. Без изучения в озерах коллоидов невозможно разобраться в биогеохимическом обмене веществ и в генезисе типов химических осадков.

Согласно Л. Л. Россолимо (1964), накопление осадков может быть железо-кремниевым, железо-гумусовым, железо-кремнезему-гумусовым и другим.

С гумусовыми кислотами и гелем кремнезема в озерах связано образование многочисленных коагелей с кальцием, а также с окисью железа и глиной. Взаимодействие с глиной происходит, по-видимому, по схеме Е. Н. Гапона (1937) с участием мостиков из обменных катионов Ca, Mg, Fe, Al.



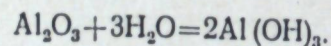
Связь непосредственно через гумусовые кислоты приводит к осаждению кальция и кремнезема, что формирует в озерах кремнево-кальциево-гумусовое накопление. Связь по типу взаимной коагуляции положительно заряженных золь желез и отрицательно заряженных частиц гумусовых кислот обуславливает в озерах железо-гумусовое накопление.



Многочисленные формы природной гидроокиси железа представляют собой формы перехода геля $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ и $\text{FeO}(\text{OH}) \cdot n\text{H}_2\text{O}$ в системы твердых растворов, с преимущественным участием моногидрида окиси железа. Вместе с лимонитом $\text{HFe}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ и другими аналогичными соединениями железа в геологический круговорот уходят P_2O_5 , Ca, Mg, Mn, P, Cu, Ni, CO и др. Железорудные образования водоемов содержат до 70% Fe_2O_3 , до 65% Al_2O_3 , до 10% P_2O_5 , до 6% MnO (Лукашев, 1938; Федорова, 1964). Находясь на дне в коллоидной фракции цеолиты частью образовались на месте, а частью являются продуктами осаждения противоионов. Встречаются продукты взаимного осаждения положительно заряженных полторных окислов железа и алюминия и отрицательно заряженной $n\text{H}_2\text{O} \cdot m\text{SiO}_2$. Взаимное их осаждение формирует железо-кремнево-е накопление. Отрицать коллоидный характер тонкодисперсного кремнезема нельзя. Еще Д. И. Менделеев (1906, стр. 282) писал: «Гидрат кремнезема есть коллоид. Студенистый гидрат кремнезема есть его гидрогель, растворимый гидрозоль». Уже в 1861 г. Грем, согласно Д. И. Менделееву (1906), показал, что растворимое в воде состояние кремнезема — это гидрозоль, проникающий через перепонку при диализе, но медленнее, чем истинные молекулярные растворы.

В зависимости от окислительно-восстановительного потенциала железо может быть в форме как закисных, так и окисных соединений. Взаимодействие закисного железа и фосфорной кислоты приводит к образованию широко распространенного минерала — вивианита $\text{Fe}(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$, в котором 28% составляет P_2O_5 . В окисной среде происходит взаимодействие фосфорной кислоты с полторными окислами железа. Растворимые в воде фосфаты не реагируют с безводным гематитом Fe_2O_3 , и только водный окисел железа $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$, называемый гидрогематитом, вступает с ними в реакцию, образуя нерастворимый в воде минерал дуфренит (Лукашев, 1938).

Основания могут связываться с $n\text{H}_2\text{O} \cdot m\text{SiO}_2$ и Al_2O_3 , характеризующимся обменной способностью. Кремнезем по своей способности образовывать соли в ряду окислов стоит как раз на границе со стороны кислот в таком месте, на каком глинозем стоит со стороны оснований, т. е. гидрат глинозема есть представитель слабейших оснований, а гидрат кремнезема — наименее энергичных в присутствии воды кислот (Менделеев, 1906). Но в глиноземе все-таки ясно выражены основные свойства. Глинозем может превращаться в гидрат окиси алюминия:



В природе $\text{Al}(\text{OH})_3$ заряжен положительно и выступает в роли «катиона». Положительный его заряд обусловлен ионами алюминия, вместе с которыми в качестве отрицательных ионов выступает OH, способный к

обмену. Соединяясь с более сильными анионами, алюминий образует кислые соли. Присутствие обменного алюминия, как и обменного водорода, придает грунтам потенциальную кислотность. Если воздействовать на грунт с обменным алюминием нейтральными солями или щелочами, то мы в иловом растворе получим сдвиг pH в кислотную сторону.

Принципиальной разницы во взаимодействии с основаниями между органическими и неорганическими ацидоидами нет. Взаимодействие тех и других с противоионами ведет к нейтрализации зарядов, коагуляции и выпадению в осадок. Но в образовании биокосных веществ, благодаря широкому распространению процессов гумификации, органическим ацидоидам принадлежит совершенно исключительная роль. По данным С. М. Манской и Т. В. Дроздовой (1964), в органических илах гумусовые кислоты составляют до 30—40%. По данным И. В. Тюрина (1965), главную массу торфа составляют гуминовые кислоты и фульвокислоты, часть карбоксильных групп которых израсходована на образование эфироподобных комплексов.

Поскольку из органических веществ образуются кислоты, то весь процесс превращения органики на разных стадиях жизни озер можно рассматривать с позиции разной степени окисленности органического углерода: полной — до CO_2 при минерализации и неполной при гумификации, накопление гнилостного ила, ила «дыю» и торфа (Абросов, 1966).

Появление гумификации знаменует собой возникновение противоречия между биологическим и геологическим круговоротами. Чаще всего в пресноводных озерах минерализация и гумификация идут одновременно, смежно, с возрастающим во времени перевесом гумификации. В настоящее время вопрос этот становится шире, чем мы его характеризовали ранее (Абросов, 1963а, 1963б).

Накопление органики и усиление гумификации неизбежно ведут к внутреннему противоречию между усиливающимся накоплением органических ацидоидов (состоящих из веществ исключительно атмосферной группы) и уменьшающимся количеством в обороте земных элементов основной природы. Заболачивание озер уменьшает приток в них элементов земной группы с берегов, а органическое заиление — со дна. Если нет достаточного поступления элементов земной группы из притоков и подземного стока, то в заиленных, зарастающих и заболачивающихся озерах неизбежен процесс дистрофикации, сопровождаемый снижением щелочности, появлением и усилением кислой реакции и обеднением воды основаниями, микроэлементами и ультрамикроэлементами. Кислая активная реакция и недостаток в элементах земной группы, а также усвояемого азота, по мере хода дистрофикации, снижает их рыбопродуктивность. Предотвратить ее можно внесением в круговорот веществ озер недостающих элементов.

В этой связи важное значение приобретает закон минимума Либиха и закон совокупного действия факторов Митчерлиха в аспекте проблемы удобрения озер (Абросов, 1967).

В 1965 г. Е. В. Бурмакин пришел к идее о правомощности существования особой науки о химическом преобразовании водоемов в интересах человека. Зарождающуюся науку Е. В. Бурмакин предложил назвать гидрономией, а П. А. Дрягин — гидробиономией. Основополагающее значение для теории гидрономии имеют идеи В. Ю. Фридолина (1936) о биоценотике на химической основе. Развитие их дает возможность процессы биологической продуктивности сделать управляемыми. Конструктивному развитию основной идеи В. Ю. Фридолина применительно к озерам нами посвящен ряд работ.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В. Н. Сущность процесса дистрофикации озер и методы борьбы с ним.— Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963а.
- Абросов В. Н. Теоретические предпосылки преобразования кислородных озер в эвтрофные.— Изв. ГосНИОРХ, 1963б, т. 55.
- Абросов В. Н. Некоторые проблемы круговорота вещества и энергии в озерах.— Малые озера Псковской и смежных областей и их использование. Тезисы докладов. Псков, 1966.
- Абросов В. Н. Проблемы удобрения озер и связанные с ней вопросы.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 64.
- Белл Л. Н. Квантовый выход фотосинтеза.— Природа, 1952, № 3.
- Бордовский О. К. Органическое вещество донных отложений морских и океанических бассейнов.— Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования. М., «Наука», 1966.
- Вернадский В. И. Химическое строение биосферы и ее окружения. М., «Наука», 1965.
- Винберг Г. Г. К вопросу о балансе органического вещества в водоемах. Сообщения I—V.— Труды лимнологической станции в Косине, 1934, вып. 18; 1935, вып. 20; 1939, вып. 21—22.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1960.
- Винберг Г. Г. и Кобленц-Мишке О. И. Проблемы первичной продукции водоемов.— Экология водных организмов. М., «Наука», 1966.
- Виноградов А. П. Геохимическая история кислорода и фотосинтез.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1947, № 3.
- Гапон Е. Н. Адсорбция ионов и молекул коллоидной фракции почвы и строение почвенных коллоидов.— Почвенный поглощающий комплекс и вопросы земледелия. М., 1937.
- Дэли Р. О. Изверженные породы и глубины Земли. М.— Л., 1936.
- Евстигнеев В. Б. Окислительно-восстановительные свойства хлорофилла в связи с его ролью при фотосинтезе. М., 1956.
- Забелин И. Человечество — для чего оно? — Москва, 1966, № 8.
- Ивлев В. С. О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОНП, отд. биол., 1938, 47, вып. 4.
- Ивлев В. С. Энергетические основы проблемы биологической продуктивности.— Вопросы экологии, вып. 4. Изд-во Киев. ун-та, 1962.
- Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Красновский А. А. О фотохимии фотосинтеза.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1947, № 3.
- Лукашев К. И. Элементы генетического грунтоведения. Изд-во ЛГУ, 1938.
- Манская С. М. и Дроздова Т. В. Геохимия органического вещества. М., «Наука», 1964.
- Менделеев Д. И. Основы химии. 8-е изд. СПб, 1906.
- Несмеянов А. Н. Меченые атомы.— Природа, 1952, № 3.
- Николаева Р. В. Накопление кальция в современных озерных отложениях.— Накопление вещества в озерах. М., «Наука», 1964.
- Перельман А. И. Диалектика развития природного ландшафта.— Природа, 1965, № 3.
- Планк М. Единство физического мира. М., «Наука», 1966.
- Пономарева В. В. Теория подзолообразовательного процесса. М., «Наука», 1964.
- Россолимо Л. Л. Основы типизации озер и лимнологическое районирование.— Накопление вещества в озерах. М., «Наука», М., 1964.
- Семенович Н. И. Лимнологические условия накопления железистых осадков в озерах.— Труды лаборатории озероведения, 1958, т. 6, вып. 2.
- Сорокин Ю. И. О бактериальном хемосинтезе в иловых отложениях.— Микробиология, 1955, т. 24, вып. 4.
- Сорокин Ю. И. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водоемах. Изучение хемосинтеза в иловых отложениях с помощью C^{14} .— Микробиология, 1958, т. 27, вып. 2.
- Сорокин Ю. И. Определение изотопического эффекта при усвоении меченой углекислоты в процессе фотосинтеза и хемосинтеза.— Микробиология, 1960, т. 29, вып. 2.
- Тюрин И. В. Органическое вещество почвы и его роль в плодородии. М., «Наука», 1965.
- Федорова Е. И. Характеристика железорудных озер Кольского полуострова.— Накопление вещества в озерах. М., «Наука», 1964.
- Фагелер П. Режим катионов и воды в минеральных почвах. М., Огиз — сельхозгиз, 1938.

- Фридолин В. Б. Биоценодика на химической основе.— Академику И. И. Вернадскому к 50-летию научной и педагогической деятельности, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1936.
- Фортуатов М. А. О содержании, задачах и взаимосвязи балансового и ландшафтного направлений в лимнологии.— Совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Пос. Лиственничное на Байкале. Иркутск, 1964.
- Эйнштейн А. Физика и реальность. М., «Наука», 1965.
- Ambroz Z. Laboratorni a ekologické sledování microbiologické rozkladu humusových látek.— Sbornik ceskoslovenské Akademie Zemedelských věd. Roční. Výroba, 1956, 29, N 9-10.
- Einsele W. Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im cutriphen Seen.— Arch. Hydrobiologie, 1936, Bd 29, H. 3-4.
- Hutchinson G. E. A treatise on limnology, vol. 1. N. Y.— London, 1957.
- Lindemann R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology.— Ecol., 1942, vol. 23, N 4.
- Lundquist G. Sedimentations typer i insjöarna. En orientering.— Geol. Fören. Förhand., 1924, Bd 46.
- Mortimer C. The exchange of dissolved substances between mud and water in lake.— J. Ecol., 1941, vol. 29, N 2; 1942; vol. 30, N 1.
- Ohle W. Kolloidgele als Nährstoffregulatoren der Gewässer.— Naturwissenschaften, 1937, vol. 25.
- Ohle W. Beiträge zur Produktionsbiologie der Gewässer.— Archiv für Hydrobiologie, Suppl. Bd 22. Stuttgart, 1955.
- Odum E. P. Fundamentals of ecology. Philadelphia, 1954.
- Odum H. T. Trophic structure and productivity of Silver Springs. Florida. Ecol. Monogr., 1957, vol. 27, N 1.
- Patten B. C. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect.— Ecol., 1959, vol. 40, N 2.
- Thunmark S. Über die regionale Limnologie von Südschweden.— Sver. Geol. Undersök., Årsbok 31, 1937.
- Vallentyne J. R. Principles of modern limnology.— Amer. scientist, 1957, 45, N 3.
- Voshimura S. Contribution to knowledge of the stratification of iron and manganese in lakes waters of Japan.— Jap. j. Geol. a. Geogr., 1931, vol. 9.

СОДЕРЖАНИЕ

Амстиславский А. З. Опыт разграничения локальных форм ледовитоморского сига-пыжьяна и сибирской ряпушки	3
Бруснынина И. Н. К изучению пищевых отношений рыб Обской губы	8
Грандилевская-Дексбах М. Л., Соколова Г. А. К фауне хирономид некоторых озер полуострова Ямал (О роли личинок хирономид в питании сиговых рыб)	14
Бруснынина И. Н. Возрастные изменения внутренних органов рыб	20
Яковлева А. С. Индивидуальная изменчивость морфологических признаков чира (щокура) водоемов Ямала и Полярного Урала	25
Венглинский Д. Л., Дормидонтов А. С. К экологии ленка бассейна реки Лены	38
Венглинский Д. Л. К классификации озер Вилюйской низменности	42
Амстиславский А. З., Иванов Ю. Н. О гибриде между ледовитоморским сигом <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin) и пелядью <i>Coregonus peled</i> (Gmelin) низовьев реки Оби	52
Яковлева А. С. Особенности возрастных изменений интерьерных признаков чира <i>Coregonus nasus</i> (Pallas) из водоемов Ямала и Полярного Урала	56
Венглинский Д. Л. К изучению особенностей условий обитания рыб в озерах Центральной Якутии	69
Шпет Г. И., Пробатов С. Н. Потенциальная продуктивность и эволюционное процветание видов рыб	78
Константинов А. С. О методах определения продукции популяций водных беспозвоночных	84
Смирнов В. С., Божко А. М. Относительный вес сердца рыб как показатель дифференциации внутривидовых группировок	90
Абросов В. Н. Некоторые проблемы круговорота энергии и вещества в озерах.	102

БИОЛОГИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

(Труды Института экологии растений и животных, вып. 72)

СВЕРДЛОВСК, К-49,
ПЕРВОМАЙСКАЯ, 91
РИСО УФАИ СССР

Редакторы изд-ва Н. М. Васильева, Т. И. Слесарева
Техн. редактор Н. Р. Рабинович
Корректор М. И. Зубринская

РИСО УФАИ СССР № 438—3(69). НС 15241.
Подписано в печать 27/V 1970 г. Формат 70×108/16. Печ. л. 7.
Уч.-изд. л. 7,1. Бумага типографская № 2. Тираж 1100. Заказ 426. Цена 61 коп.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», проспект Ленина, 49

Цена 61 коп.

М. Ф. Павловой

с удовлетвением

от автора.

18.2.71

г. Свердловск

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 6

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1970

щий числовой показатель синего, красного оттенка и яркости (белизна). Всего исследовано 195 экземпляров, данные приведены в таблице.

Можно визуально наблюдать, что показатель белизны у подвида с Южного Урала выше, чем у северного подвида *thunbergi*. С помощью фотометра оказалось возможным установить, что в серой окраске головы этих подвигов, несмотря на ее различную яркость, количественное соотношение синего и красного оттенков одинаково.

Полиморфные популяции (Оренбург, Ахтуба и Иловля, см. таблицу) представлены следующими фенотипами: особи с голубовато-серой и светлой пепельно-серой окраской головы (объединены названием *flava*), особи с грязно-зеленой и светлой чисто-желтой головой (объединены *lutea*). Все желтолобые трясогузки отличаются от сероголовых высоким показателем белизны. Но по сравнению с «чистыми» популяциями (Ивдель и Баймак) они менее однородны; коэффициент вариации от 28,7 до 52,4%. Кроме того, они отличаются существенно меньшим показателем синего оттенка и большим — красного, причем редуцированный синий оттенок сильно варьирует: $c = 17-42,3\%$. Сероголовые трясогузки полиморфных популяций не отличаются (различия статистически недостоверны) от чистых по яркости и по соотношению синего и красного оттенков. Однако они содержат небольшое количество особей с заметно более светлой серой головой и даже очень светлых пепельно-сероголовых особей. Это отразилось на коэффициентах вариации белизны: $c = 26-31,2\%$.

Таким образом, сероголовые трясогузки полиморфных популяций столь же неоднородны, как и желтолобые. Это может быть объяснено только взаимным скрещиванием этих фенотипов в полиморфной популяции. Если генотип голубовато-сероголовых трясогузок представить в виде $CC11$ (C — ген, обеспечивающий нормальное развитие голубовато-серого цвета, 1 обуславливает отсутствие желтого пигмента в оперении лба и темени), а генотип желтолобой трясогузки — $ccLL$ (c — ослабитель серого цвета, L детерминирует нормальное развитие желтого), то от их скрещивания в результате комбинации голубовато-серого цвета с желтым, получится особь с темнозеленой головой — генотип $CcLl$. Такие особи весьма обычны среди желтолобых трясогузок в зоне контакта с сероголовыми. Во втором поколении следует ожидать появления серии генотипов, из которых наиболее интересны следующие: $CcLL$, $CcLl$, $CcLL$ и $CcLl$ — все с более или менее темной грязно-зеленой головой, а также $Cc11$ и $cc11$ — особи с более светлой серой (показатель белизны более 15) и почти белой пепельно-серой головой (показатель белизны более 20). Два последних фенотипа встречаются регулярно лишь в смешанных *flava-lutea* популяциях.

Рассмотренные данные говорят о том, что сероголовые и желтолобые формы участвуют в общем генофонде и должны быть включены в один вид *Motacilla flava* L.

Институт экологии
растений и животных
УФАН СССР

Поступило в редакцию
5 мая 1970 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Е. О местах обитания желтой трясогузки (*Motacilla flava* L.) и желтоголовой трясогузки (*Motacilla citreola* Pall.) на Урале, Свердловское книжное изд-во, 1965.
- Гладков Н. А., Дементьев Г. П., Птушенко Е. С., Судилоская А. М. Определитель птиц СССР, М., изд. «Высшая школа», 1964.
- Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Оренбургского края, Спб., 1888.
- Портенко Л. А. Птицы СССР, ч. 4, М.—Л., Изд. АН СССР, 1960.
- Сушкин П. П. Птицы Уфимской губернии, Спб., 1897.
- Сушкин П. П. Птицы Киргизской степи, М., 1908.

УДК 597

О РАЗМЕРАХ И СКОРОСТИ РОСТА МОЗГА ЧИРА СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

А. С. Яковлева

В настоящей работе представлены результаты изучения зависимости размеров мозга рыб от общих размеров тела на примере чира из субарктических водоемов. Полученные данные позволяют более обоснованно подходить к оценке степени соответствия условий существования требованиям вида.

Затронутый нами вопрос уже нашел известное отражение в литературе (Добринская, 1965; Шварц и др., 1968). Однако накопление новых данных, подтверждающих своеобразие популяций рыб с морфофизиологической точки зрения по сравнению с высшими позвоночными, представляет большой интерес.

Материал собран в течение июля—августа 1964 г. из оз. Ярро-то (Средний Ямал)—200 экз. и в июле 1968 г. из р. Таз (район Тибей-Сале) — 460 экз. Всего исследовано 660 экз. чира, находящихся в одинаковом физиологическом состоянии (до нереста). Ма-

Таблица 1
Зависимость относительного веса мозга чира из р. Таз от размеров тела (возраст 4⁺)

Промеры	Наименьшие	t	Наибольшие
Длина тела			
Вес тела	26,9	—	32,4
Вес мозга:	200,4	—	406,0
абсолютный	248,1	7,2	333,0
относительный	1,26	4,6	0,83
n	66	—	23

териал был разбит на возрастные группы, возраст определен по чешуе. Для каждой возрастной группы и популяции в целом, кроме средних абсолютных и относительных размеров мозга и средних размеров тела, вычислены аллометрические показатели α по аллометрическому уравнению $y = bx^\alpha$ (y — абсолютный вес мозга; x — вес тела). Ве-

Таблица 2

Возрастные изменения веса тела и мозга чира

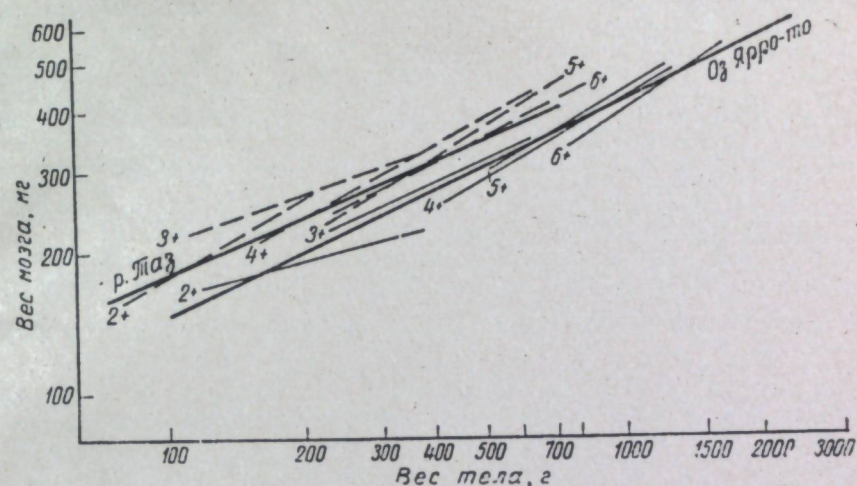
Водоем	Возраст	Вес тела, г	Вес мозга		Кол-во экземпляров, шт.
			абсолютный, мг	относительный, ‰	
Оз. Ярро-то	2 ⁺	283 ± 19,1	208,8 ± 7,7	0,79 ± 0,06	18
	3 ⁺	438 ± 11,0	295,0 ± 7,0	0,69 ± 0,02	75
	4 ⁺	577 ± 34,0	320,7 ± 15,1	0,57 ± 0,02	30
	5 ⁺	881 ± 34,5	409,2 ± 13,3	0,50 ± 0,02	27
	6 ⁺	1170 ± 36,5	453,4 ± 22,5	0,39 ± 0,01	35
	7 ⁺	1381 ± 88,6	506,3 ± 20,2	0,39 ± 0,03	16
Р. Таз	2 ⁺	137 ± 0,9	216,7 ± 10,6	1,56 ± 0,06	13
	3 ⁺	206 ± 4,8	249,8 ± 5,6	1,26 ± 0,02	93
	4 ⁺	269 ± 6,7	283,1 ± 5,0	1,10 ± 0,01	154
	5 ⁺	373 ± 7,6	323,0 ± 4,5	0,90 ± 0,01	141
	6 ⁺	505 ± 14,2	355,1 ± 8,3	0,71 ± 0,02	53
	7 ⁺	633 ± 24,6	402,6 ± 6,6	0,63 ± 0,01	6

личина α показывает, во сколько раз орган (мозг) растет быстрее или медленнее тела, причем при $\alpha = 1$ скорости нарастания массы мозга и тела равны, относительные размеры мозга остаются неизменными, при $\alpha < 1$ они уменьшаются. Если $\alpha = 0$, абсолютные размеры органа при увеличении размеров тела остаются неизменными.

Известно, что главным фактором, определяющим размеры мозга рыб, являются общие размеры их тела (Necrasov et al., 1955; Hochman, 1955; Geiger, 1956; Никитенко, 1964; Добринская, 1965; и др.). Наши данные вполне согласуются с литературными. Энергично растущие особи одного возраста имеют более крупный мозг (табл. 1). Изменения относительного веса мозга чира определяются закономерностями его роста. Рост мозга отстает от увеличения массы тела, поэтому с увеличением весовых размеров рыб относительный вес мозга падает (абсолютный вес нарастает в течение всей жизни рыбы). При сравнении относительного веса мозга у одновозрастных групп чиров из обоих во-

доемов (табл. 2) обнаружены значительные и статистически достоверные различия для всех возрастных групп (2⁺—7⁺ лет). Так как величина индекса мозга находится в обратной зависимости от веса тела, то неудивительно, что чир из оз. Ярро-то со значительно более высоким темпом роста имеет относительный вес мозга меньше почти в 2 раза по сравнению с медленно растущим чиром из р. Таз.

Изучением аллометрического роста мозга установлено, что по характеру соотносительного роста мозга популяции не отличаются (см. рисунок), и скорость роста мозга



в обеих популяциях практически тождественна (табл. 3), хотя каждой возрастной группе, как свидетельствует показатель α , свойствен свой темп соотносительного роста. Интересные результаты получены при сравнении одноразмерных чиров из обеих популяций. У чиров со средним весом в пределах 292—300 г из оз. Ярро-то абсолютный вес

Таблица 3

Размеры тела и мозга и константа роста мозга α чира

Возраст	Оз. Ярро-то				Р. Таз			
	Вес тела, г	Вес мозга, мг	α	n	Вес тела, г	Вес мозга, мг	α	n
2 ⁺	283	209	0,253	18	137	217	0,577	13
3 ⁺	438	295	0,442	75	206	250	0,245	93
4 ⁺	577	321	0,535	30	269	283	0,410	154
5 ⁺	881	409	0,319	27	373	323	0,617	141
6 ⁺	1170	453	0,696	35	505	355	0,736	53
7 ⁺	1381	506	—	16	633	403	—	6
2 ⁺ —7 ⁺	—	—	0,465	—	—	—	0,433	—

мозга равен 225 мг, у чиров из р. Таз — 310 мг. Аналогичные отличия наблюдаются и у пыжьяна из оз. Ярро-то и Ворча-то (Шварц и др., 1968): рыбы из оз. Ворча-то при весе тела 200 г имеют вес мозга 160 мг, а рыбы того же веса из оз. Ярро-то — более 300 мг, причем ворчатинский пыжьян крупнее по размерам. Наглядным подтверждением того, что у чира из р. Таз абсолютный вес мозга больше, служат линии регрессии (см. рисунок), отражающие не только изменение веса мозга по мере роста рыбы, но и абсолютный вес мозга у рыб определенного веса.

Исходя из предположения, что условия существования, определяющие резкие различия в темпе роста рыб сравниваемых популяций, не могут существенно влиять на скорость роста мозга (мозг растет со скоростью, запрограммированной наследственностью), вероятно, можно полагать, что значительные различия в размерах мозга рыб могут свидетельствовать о генетическом своеобразии рассматриваемых популяций.

Тазовские чир, обладающие более крупным мозгом, — это потенциально более крупные особи (мозг «предвидит», что ему придется обслуживать большую массу те-

ла), но неблагоприятное сочетание внешних условий ведет к снижению скорости роста тела. Следовательно, наши данные приводят к выводам, которые согласуются с результатами, полученными для других видов рыб: во-первых, вес мозга рыб свидетельствует об их потенциальных размерах, давая этим основание для объективной оценки соответствия условий развития генетическим потенциам популяции, и, во-вторых, вес мозга может быть использован в диагностических целях в качестве индикатора генетических различий популяций.

Институт экологии растений
и животных УФАН СССР

Поступило в редакцию
12 июня 1970 г.

ЛИТЕРАТУРА

Добринская Л. А. Возрастные изменения относительного веса внутренних органов рыб. Зоол. журнал, 1965, 14, № 1.

Никитенко М. Ф. О размерах и строении головного мозга некоторых рыб в связи с образом их жизни. Вопросы ихтиологии, 1964, 4, № 1.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Добринская Л. А. и др. Скорость роста и размеры мозга рыб. Зоол. журнал, 1968, 17, 6.

Seiger W. Quantitative Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums. — Acta anat., 1956, 26, № 2.

Hochmen L. Vjvoj mosku kaprino plodku. Sb. Vysoke školy zeměd. a Lesn. fak. Brně, 1956, вып. 4, № 4.

Necrasov O., Caraman-Adăscăliței E., Haimovici S., Cristescu M. Contributie la studiul variabilității volumului encefalului la Pestii teleosteni. An. stiinf. Univ. Iasi (ser nova). 1955, sect. 2, 1, № 1—2.

УДК 591.532.1

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ АЗИАТСКОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ, КРАСНО-СЕРОЙ И КРАСНОЙ ПОЛЕВОК В ЛЕСАХ СРЕДНЕГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

Е. Н. Смирнов

Исследования проводились в лесах Среднего Сихотэ-Алиня на восточных склонах с 1963 по 1967 гг. За это время просмотрено 596 желудков азиатских лесных мышей, 715 — красно-серых и 455 — красных полевок. Содержимое желудков разбиралось под микроскопом с использованием эталонов кормов, полученных от зверьков, содержавшихся в неволе (зверькам давали определенный вид корма, после чего содержимое желудков принималось за эталон данного компонента пищи). Для анализа питания изучаемых видов были выделены следующие группы кормов: 1) зеленые части растений; 2) мхи и лишайники; 3) семена и ягоды; 4) кедровые орехи; 5) животные корма; 6) неопределенные корма.

Для количественной характеристики значимости различных компонентов пищи применялись объемные показатели каждой группы кормов в желудках. Помимо анализов содержимого желудков проводились наблюдения за питанием грызунов в полевых условиях. Для выяснения предпочтительности грызунами различных видов кормов проводились опыты в неволе.

Азиатские лесные мыши. (*Apodemus speciosus* Temm). Зверьки, содержавшиеся в неволе зимой, охотнее всего едят кедровые орехи и желуди, затем семена ели корейской, березы маньчжурской, калины Саржента и ягоды элеутерококка. В сутки одна особь съедает до 47 орехов кедра. Иногда они употребляют в пищу семена кленов желтого и зеленокорого и ягоды лимонника. При отсутствии семенных кормов зверьки в значительной степени грызут кору побегов липы амурской, вишни Максимовича, кедра корейского, объедают почки яблони маньчжурской и клена желтого. Иногда обкусывают иглы у входов кедра и поедают сережки лещины маньчжурской. Мхи и лишайники употребляют в пищу исключительно редко. Из зимней зеленой растительности азиатские лесные мыши предпочитают некоторые осоки и стебли папоротников, но в целом едят их неохотно.

Основу питания азиатских мышей постоянно составляют семена и, в первую очередь, орехи кедра. Соотношение компонентов пищевого рациона мышей резко различно в кедровых лесах и вторичных насаждениях. В кедрачах большое место в питании