

На правах рукописи

Ананин Анатолий Николаевич

**ВИДОВОЙ СОСТАВ, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И
ВЫЖИВАЕМОСТЬ МОЛОДИ РЫБ
В ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА
КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

03.02.04 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

КАЗАНЬ – 2012

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных
биолого-почвенного факультета
ФГАОУВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор
Кузнецов Вячеслав Алексеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор
Зиновьев Евгений Александрович

кандидат биологических наук
Шакирова Фирдоус Мубараковна

Ведущая организация: Национальный исследовательский
Мордовский государственный университет имени Н.П. Огарева

Защита состоится «16» февраля 2012 г. в 14.30 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при Казанском (Приволжском) федеральном университете по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18.

Факс: (843) 238-71-21; (843) 231-52-40; e-mail: attestat.otdel@ksu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского Казанского (Приволжского) федерального университета по адресу: Казань, ул. Кремлёвская, 35.

Автореферат разослан «___» _____ 2012 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
кандидат биологических наук



Зелеев Р. М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Водохранилища являются реконструированными водоемами, преобразованными человеком путем зарегулирования стока рек. Вследствие чего нарушается естественный баланс в экосистеме данного водоема. Кроме того, гидрологический режим новообразованного водоема является нестабильным, т. к. в значительной мере зависит от сброса воды через плотину, что в первую очередь определяется нуждами энергетики и рыболовных хозяйств, расположенных ниже по течению. Таким образом, экологические условия водохранилищ являются крайне нестабильными, что отражается на их экосистемах, за которыми необходимы постоянные наблюдения, в частности за состоянием ихтиофауны, за эффективностью воспроизводства отдельных видов рыб.

Крупнейшее в Европе Куйбышевское водохранилище в процессе своего развития прошло несколько фаз, которые характеризовались в рыбном сообществе своими особенностями (Кузнецов, 1991, 1997), и с 80-ых годов XX века оно вошло в фазу дестабилизации экосистемы, что проявилось в уменьшении видового разнообразия, падении уровня естественного воспроизводства многих видов рыб (Кузнецов, 2001). В связи с этим мониторинг за состоянием его ихтиофауны является особенно актуальным.

Учет численности молоди рыб – это один из основных методов оценки эффективности их воспроизводства (Дементьева, 1964; Никольский, 1965; Правдин, 1966; Кузнецов, 1975), кроме того молодь рыб является неотъемлемым звеном трофической сети экосистемы водоема. Все это обосновывает необходимость изучения рыб в раннем онтогенезе, что и рассматривается в данной работе.

Изучение молоди рыб в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища началось с 60-ых гг. XX века (Булгакова, 1963; Кузнецов, 1969, 1970, 1975, 1978) и продолжалось на протяжении всего периода существования этого реконструированного водоема (Кузнецов, 1971, 1975, 1978, 1989, 2006; Кутузов, 1975; Григорьев, 1988; Галанин, 2000; Кузнецов, Галанин, 2000; Кузнецов и др., 2009). Настоящая работа содержит последние данные (2006 – 2010 гг.) по численности, видовому составу и выживаемости молоди (личинок и сеголетков) рыб в рассматриваемом районе, а также обобщающие материалы по сеголеткам за последние 20 лет (1991 – 2010 гг.).

Цель и задачи исследования. Целью данной работы было изучение видового состава, динамики численности и выживаемости молоди рыб в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в период 1991 – 2010 гг. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. На основе собранного материала по личинкам и сеголеткам рыб в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в вегетаци-

онные периоды 2009 и 2010 гг. проанализировать их численность, определить видовой состав данных уловов и его динамику.

2. Оценить динамику индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера и определить показатель относительной выживаемости личинок отдельных видов рыб на основании материалов за 2009 – 2010 гг.

3. Проанализировать данные по видовому составу и численности сеголетков рыб по уловам в летний и осенний периоды на исследуемом участке водоема в 1991 – 2010 гг., используя собранные нами данные за 2006 – 2010 гг. и литературные источники, а также оценить динамику индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера по собранным материалам.

4. Доказать наличие суточных приростов в микроструктуре отолитов молоди плотвы и возможность применения их учета для определения сроков вылупления личинок и нереста данного вида.

5. Определить сроки нереста плотвы в 2009 и 2010 гг. и оценить относительную выживаемость личинок в 2009 г. на исследуемом участке водохранилища путем анализа микроструктуры отолитов ее молоди.

Научная новизна. Впервые проведен сравнительный анализ данных по уловам сеголетков рыб за 1991 – 2010 гг. Отмечены основные тренды в изменении численности молоди рыб за данный период. В частности, выявлено уменьшение численности сеголетков некоторых весенненерестующих видов рыб и возрастание численности сеголетков летненерестующих видов.

Для определения сроков нереста плотвы применен метод анализа микроструктуры отолитов ее личинок и сеголетков, и с помощью данной методики удалось оценить относительную выживаемость особей от разных сроков икрометания при двукратном массовом нересте данного вида. Установлено наличие суточных приростов в микроструктуре отолитов молоди плотвы.

Практическая значимость. Учеты молоди рыб являются важнейшей составной частью мероприятий по оценке эффективности воспроизводства рыб. Данная работа содержит сведения по численности молоди рыб, в том числе важных промысловых объектов как крупного (лещ, судак), так и мелкого частиков (плотва, густера, синец, окунь, берш и др.). Для некоторых видов отмечены тренды в изменении численности их сеголетков за последние 20 лет, что является косвенным доказательством негативного или положительного состояния, в которых находятся популяции этих видов, что имеет несомненную практическую значимость со стороны промысла и со стороны сохранения биоразнообразия крупнейшего в Европе водохранилища.

Результаты данной работы могут быть использованы при проведении мероприятий, связанных с охраной рыбного населения, при расчетах допустимых уловов рыбных ресурсов Куйбышевского водохранилища.

Метод анализа микроструктуры отолитов молоди плотвы может быть применен для определения сроков нереста этого вида в любых водоемах, расположенных в сходных климатических условиях.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Наибольшее количество видов личинок рыб в прибрежье верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища отмечается в июне, а сеголетков – в августе; наибольшая численность личинок – во второй половине мая, а сеголетков – в сентябре. Наиболее высокая относительная выживаемость личинок на данном участке водоема характерна для окуня, а самая низкая – для плотвы и язя.

2. За период 1991 – 2010 гг. на исследуемом участке возросло количество видов сеголетков рыб по осенним уловам, что связано с появлением новых для данного района видов: бычка-цуцика, бычка-кругляка, иглы-рыбы, – и появлением в уловах редко ранее встречающихся видов: красноперки и линя.

3. За период 1991 – 2010 гг. на рассматриваемом участке сократилась численность сеголетков некоторых весеннерестующих видов рыб, таких как: плотва, синец, язь, елец, – и возросла численность сеголетков многих летнерестующих видов рыб, а именно: густеры, красноперки, бычка-цуцика, щиповки обыкновенной, линя, карася серебряного. Причинами этого послужили изменение гидрологического режима водоема и увеличение зарастаемости исследуемых участков.

4. Анализ микроструктуры отолитов молоди плотвы может быть применен для определения сроков нереста плотвы и для оценки относительной выживаемости ее личинок. В 2009 г. нерест плотвы протекал в два массовых срока, а в 2010 г. был однократным. Выживаемость личинок плотвы в 2009 г. от первых сроков массового нереста была ниже, чем выживаемость ее личинок от второго нереста.

Апробация работы. Ряд положений работы был доложен на XIX чтении памяти проф. В. А. Попова (Казань, 2008), на заседании VI Всероссийской Школы по морской биологии «Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России» (Мурманск, 2007), на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009), на XXIV Любимцевских чтениях "Современные проблемы эволюции" (Ульяновск, 2010), на Итоговых научно-практических конференциях Биолого-почвенного факультета КГУ (КФУ) (Казань, 2009 – 2011 гг.), на Итоговых студенческих научно-практических конференциях Биолого-почвенного факультета КГУ (Казань, 2006 – 2007 гг.).

Публикации. Результаты исследований нашли отражение в 8-ми публикациях, в том числе в 2-х в изданиях, рекомендованных ВАК.

Декларация личного участия автора. Доля личного участия автора в сборе и камеральной обработке материала по численности и видовому составу личинок и сеголетков рыб за 2006 – 2010 гг. составила свыше 75 %. Доля личного участия автора в сборе и камеральной обработке материала по микроструктуре отолитов молоди рыб составила 100 %.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложения. Диссертация изложена на 196 машинописных страницах и проиллюстрирована 67 рисунками (в т. ч. в приложении – 38) и 19 таблицами. Список литературы включает 223 источника, из них 58 на иностранных языках.

Благодарности. Глубокую благодарность приношу моему научному руководителю – д.б.н., профессору кафедры зоологии позвоночных КФУ В. А. Кузнецову.

Отдельную сердечную благодарность выражаю к.б.н., доценту кафедры зоологии позвоночных КФУ И. Ф. Галанину и инженеру кафедры зоологии позвоночных КФУ Р. Т. Хасанову за всестороннюю помощь.

Хочу выразить признательность к.б.н. И. В. Аськееву за ценные советы и критику, к. б. н., доценту кафедры зоологии позвоночных КФУ В. Н. Григорьеву, к.б.н., декану биолого-почвенного факультета КФУ Р. М. Сабирову, а также всем, кто оказал помощь на разных этапах выполнения работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В данной главе проведен анализ литературных источников по вопросам видового разнообразия, численности и распределения молоди рыб, а также рассмотрены отолиты рыб как регистрирующие структуры. Отмечены основные факторы, влияющие на численность личинок и сеголетков рыб в равнинных водохранилищах Европейской части России, и степень их влияния на данный показатель для разных видов рыб. Рассмотрены особенности пространственного распределения рыб в водоемах подобных типов на первом году жизни и факторы на него влияющие. Приведено краткое описание микроструктуры отолитов рыб, отмечены особенности формирования периодических образований в данных структурах и основные факторы, на него влияющие, кратко изложена история изучения этой методологии.

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приводятся данные по крупнейшему реконструированному водоему в Европе – Куйбышевскому водохранилищу, такие как: физико-географическая, гидрологическая, гидрохимическая и гидробиологическая характеристики. Особое внимание уделено Волжскому плесу и в частности Свяжскому заливу данного водохранилища.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для данных исследований послужили уловы личинок и сеголетков рыб в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2006 – 2010 гг. на двух участках: на разрезе «р. Волга – устье р. Свияги» и в низовьях Свияжского залива, – а также аналогичные данные за 1991 – 2005 гг., взятые из литературных источников и предоставленные другими исследователями кафедры зоологии позвоночных Казанского федерального университета.

Сбор проб проводился в весенний, летний и осенний периоды в составе экспедиций кафедры зоологии позвоночных Казанского федерального университета в соответствии с общепринятыми методиками (Расс, Казанова, 1966; Пахоруков, 1980; Коблицкая, 1981; Кузнецов, 1985, 2005). Личинок отлавливали в прибрежье сачком (диаметр входного отверстия – 30 см, газ № 15) и в пелагиали – конической сетью (ИКС-80, диаметр входного отверстия – 80 см, газ № 15) путем буксировки с лодки в течение 5 мин. Отлов сеголетков производился только в прибрежье также активными орудиями лова: мальковой (длина – 12 м, ячея в крыльях – 5 мм, в кутке – 2,5 мм) и газовой (длина – 3 м, газ № 10) волокушами (длина заброда – 15 м).

Численность молоди пересчитывали в экземпляры на единицу усилия (экз./усилие): на один сачок или 5 мин. буксировки ИКС-80 (для личинок) и на 1 заброд мальковой (или газовой) волокушей (для сеголетков).

Определение вида личинок и сеголетков велось по определителям А. Ф. Коблицкой (1981), В. А. Кузнецова (2003, 2003) и В. А. Кузнецова, В. В. Кузнецова (2001). Определяли этапы развития личинок (по В. В. Васнецову, 1953). Измерения длины тела личинок (от конца рыла до конца хорды) проводили под биноклем МБС-9 с точностью до 0,1 мм. Взвешивали личинок группами (максимум по 10 экз.) на торсионных весах (с точностью до 0,5 мг). У каждого малька измеряли длину тела от конца рыла до конца чешуйного покрова с помощью миллиметровой бумаги (с точностью до 1 мм). Вес каждого малька определяли при помощи весов ВЛТК-500 г (с точностью до 0,1 г). Возраст определяли по чешуе по общепринятым методикам (Чугунова, 1959).

Индекс Шеннона-Уивера (H') вычисляли по методике, изложенной в статье В. Ю. Жилукас, Д. А. Познанскене (1985), индекс доминирования Симпсона (λ') вычисляли по формуле, представленной в монографии Ю. А. Песенко (1982). Статистическая обработка данных выполнялась с использованием параметрических (средняя арифметическая, коэффициент корреляции Пирсона) и непараметрических критериев (коэффициент корреляции Спирмена) в соответствии с руководствами Н. А. Плохинского (1970), Г. Ф. Лакина (1990), Э. В. Ивантера и А. В. Коросова (2011). Для проверки нормальности распределения данных использовался тест Шапиро-Уилка.

Математическая обработка данных проводилась при помощи пакета электронных таблиц Microsoft Office Excel и Statistica 6.0 на основе общепринятой методики (Халафян, 2007; Ивантер, Коросов, 2011).

Определение возраста в сутках у личинок и сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* L. проводилось путем анализа микроструктуры их отолитов. Для разработки подобной методики была выращена молодь данного вида из оплодотворенной икры с целью безошибочного (с погрешностью в несколько часов) прямого определения их возраста (в сутках).

При подготовке отолитов к просмотру пользовались методикой, изложенной в работе Д. Секора с соавторами (Secor *et al.*, 1992) с некоторой модификацией автора. Из каждой рыбы извлекалось 2 пары отолитов: лапиллюсы (*lapillus*) и сагитты (*sagitta*), – которые фиксировались на предметном стекле термопластическим клеем для последующей обработки. Шлифование отолитов проводили при помощи полировочной бумаги (пленки) с размером зерна 1 и 5 мкм. После шлифования сверху присоединялась часть покровного стекла с помощью термопластического клея для устранения оптических дефектов. Рассмотрение микроструктуры отолитов велось при помощи бинокулярного микроскопа МБИ-3 (суммарное увеличение в 480 раз). Наблюдаемое фотографировалось с помощью цифровой камеры для микроскопа (ДСМ-130).

Идентификация суточных приростов велась, следуя рекомендациям С. Кампаны (Campana, 1992): суточные приросты имеют относительно постоянную частоту, т. е. ширина приростов в некой условной зоне одинакова (это объясняется консервативностью природы роста отолитов), и при переходе в другую зону она (ширина) изменяется постепенно. Такую же особенность имеет и четкость дневных колец. Добавочные кольца, как правило, менее четкие и откладываются в любое время.

Зная возраст личинок и сеголетков (в сутках), выращенных в лабораторных условиях, сравнивали его с количеством предполагаемых суточных приростов в микроструктуре отолитов. Определяли среднюю разницу между данными значениями. С помощью разработанной методики аналогичным путем определяли возраст (в сутках) личинок и сеголетков плотвы, пойманных в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги».

Глава 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛИЧИНОК И СЕГОЛЕТКОВ РЫБ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННЫХ ПЕРИОДОВ 2009 – 2010 гг.

По результатам двухлетних исследований (2009 – 2010 гг.) в уловах отмечены личинки 15 видов рыб (14 – в прибрежье, 9 – в пелагиали) и сеголетки 26 видов рыб (22 – в уловах мальковой волокушей, 16 – в уловах газовой волокушей), принадлежащих к 6-ти фаунистическим комплексам (Никольский, 1980).

Количество видов личинок рыб по уловам в прибрежье (рис. 1 А) постепенно возрастает в течение мая – июня. Это обусловлено появлением в уловах личинок более позднерестующих видов на фоне сохранения и более раннерестующих (на поздних этапах развития). Количество видов сеголетков рыб в уловах мальковой волокуши (рис. 1 Б) возрастает от начала июля до середины августа (наивысшие значения), а затем несколько снижается к середине сентября, что вызвано уходом молоди некоторых видов (например, леща *Abramis brama* (L.), судака *Sander lucioperca* (L.)) с прибрежных участков в более глубокие.

Общая численность личинок рыб в 2009 и 2010 гг. была наивысшей в конце второй – начале третьей декады мая, что было обусловлено наличием в уловах самого большого за соответствующий сезон количества личинок плотвы (в основном на этапе развития C_1). В целом наибольшая численность личинок (на этапах развития В – D_1) большинства весеннерестующих видов рыб (жерех *Aspius aspius* (L.), язь *Leuciscus idus* (L.), елец *Leuciscus leuciscus* (L.), плотва, окунь *Perca fluviatilis* (L.), лещ, подуст *Chondrostoma variable* (Yakovlev)) была характерна за эти годы для второй половины мая. В начале мая ловились только личинки налима *Lota lota* (L.), который нерестится еще подо льдом. Личинки (на этапах развития В – D_1) летнерестующих и весенне-летнерестующих видов были наиболее многочисленны во второй половине июня.

В данной главе приводятся данные по динамике численности личинок отдельных видов рыб в течение мая – июня по уловам в прибрежье и пелагиали за 2009 – 2010 гг. Стоит отметить наличие в уловах сачком за 20 июня 2010 г. на разрезе «р. Волга – устье р. Свияги» личинок (на этапе развития C_1) красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) и линя *Tinca tinca* (L.), которые на данном участке ловились очень редко, что подтверждает данные по уловам мальковой волокуши, которые свидетельствуют об увеличении численности молоди данных видов за период 1991 – 2010 гг. Также отмечены сравнительно ранние сроки (13 мая) поимки личинок берша *Sander volgense* (Gmelin) на этапе развития А и чехони *Pelecus cultratus* (L.) на этапах развития C_1 – C_2 ихтиопланктонной сетью в 2010 г. Это свидетельствует о том, что первые сроки нереста берша и чехони стали более ранними по сравнению с предыдущими годами, когда они приходились, по сведениям В. А. Кузнецова (2005), на вторую половину мая – начало июня. Особо стоит отметить поимку личинок подуста в районе зоостанции КФУ в 2009 и 2010 гг. Данный вид занесен в Красную книгу Республики Татарстан (2006).

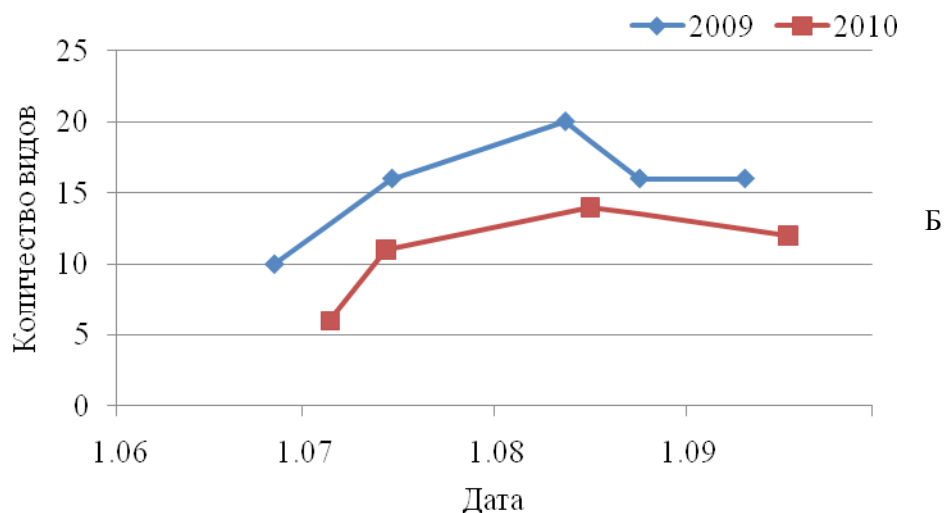
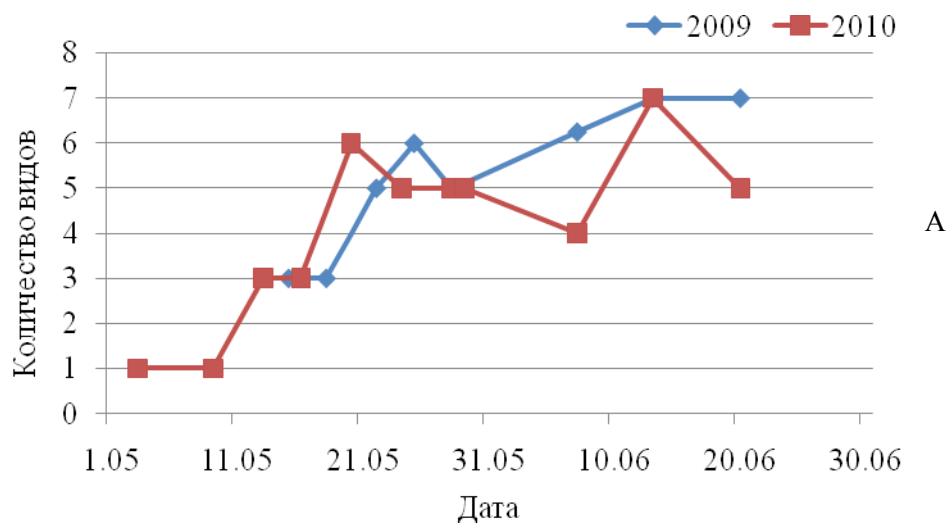


Рис. 1. Динамика количества видов личинок (по уловам сачком) и сеголетков (по уловам мальковой волокуши) рыб на разрезе «р. Волга – устье р. Свияги» в 2009 и 2010 гг.

Общая численность сеголетков рыб по уловам мальковой волокуши в 2009 и 2010 гг. (рис. 2) возрастает в течение вегетационных периодов (с июля по сентябрь), что определяется увеличением уловистости орудия лова (мальковой волокуши) на протяжении сезона вследствие возрастания концентрации сеголетков на небольших участках водоема к осени.

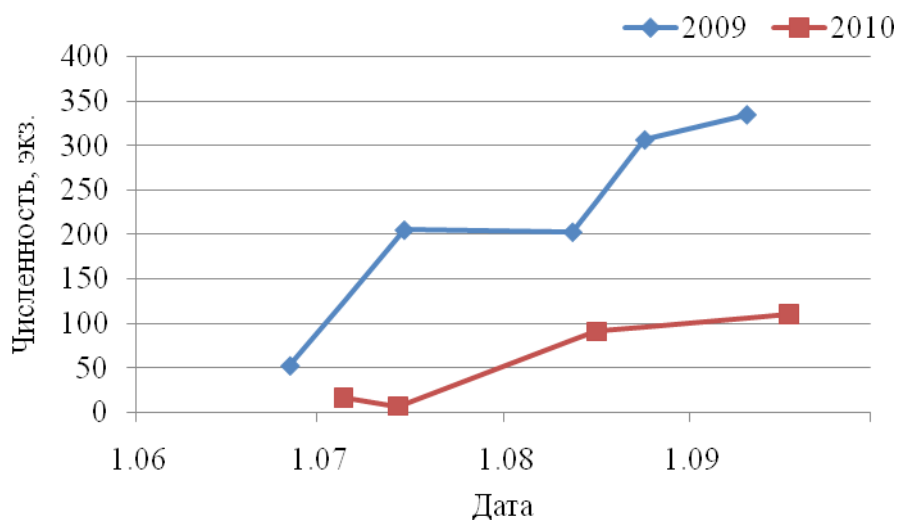


Рис. 2. Динамика общей численности сеголетков рыб по уловам мальковой волокуши на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» в 2009 и 2010 гг.

Отмечена положительная динамика индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера по уловам личинок и сеголетков рыб в течение вегетационных периодов 2009 и 2010 гг. Это объясняется тем, что в начале вегетационного периода (весна – начало лета) наблюдаются сильные отличия по численности личинок отдельных видов рыб, к осени же данные различия сглаживаются в силу неодинаковой смертности молоди разных видов, что определяется разными стратегиями выживаемости отдельных видов рыб.

Проведена оценка относительной выживаемости личинок отдельных видов рыб с помощью показателя, предложенного В. А. Кузнецовым (1975), посредством сравнения их численности (на этапах $V - D_2$) с численностью сеголетков. Среди рассмотренных видов (табл. 1) наибольшие значения показателя относительной выживаемости характерны для личинок окуня. Личинки этого вида обитают в пелагической зоне водоема и их смертность практически не зависит от колебаний уровня воды, кроме того они не образуют таких больших скоплений, как например плотва, и соответственно меньше подвержены прессу хищников и болезням. Значительно меньшие, но все же сравнительно высокие значения данного показателя характерны для личинок леща, а личинки плотвы и язя имеют наименьшую относительную выживаемость в соответствии с этим показателем. Несмотря на определенные различия в абсолютных значениях наши результаты подтверждают относительную видовую специфику данного показателя по материалам В. А. Кузнецова (1975) за 1963 – 1972 гг. примерно с того же участка водоема (с низовий Свяжского залива).

Таблица 1.

Значения показателя относительной выживаемости личинок рыб по данным средних показателей численности личинок и сеголетков за отдельные даты 2009 и 2010 гг.

Вид	В - показатель относительной выживаемости личинок					
	2009					
	26.VI	15.VII	12.VIII	24.VIII	10.IX	Среднее
Жерех	0,03070	0,03070	0,06140	0,21491	0,64474	0,19649
Язь	0,01577	0,02956	0,00335	0,01577	0,00985	0,01486
Елец	1,01923	0,44231	0,01923	0,15385	0*	0,32692
Плотва	0,00243	0,02426	0,00139	0,00485	0,07418	0,02142
Окунь	150,96094	513,79688	237,94740	375,48958	665,05208	388,64938
Лещ	2,28846	18,30769	41,19231	28,26923	9,96154	20,00385
Уклея	0,02814	0,07034	0,01675	0,10871	0,04434	0,05366
Густера	0,00583	1,93667	3,93167	5,83333	5,01667	3,34483
Вид	2010					
	5.VII	14.VII	16.VIII	-	17.IX	Среднее
Жерех	0	0,08537	0	-	0	0,02134
Язь	0,00034	0,00022	0,00056	-	0,00034	0,00037
Елец	0,91280	0,14000	0	-	0	0,26320
Плотва	0,00002	0,00009	0	-	0,00009	0,00005
Окунь	254,25000	87,68800	680,93800	-	2330,73800	838,40350
Лещ	0	0	0	-	0	0
Уклея	0,01470	0,00070	0,00337	-	0,00267	0,00536
Густера	0,00000	0,04861	0,75444	-	0,14583	0,23722

Примечание. Численность личинок окуня бралась по данным уловов ихтиопланктонной сетью, численность личинок остальных видов – по данным уловов сачком. * – сеголетков не поймано.

Глава 5. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ РЫБ ЗА ПЕРИОД 1991 – 2010 гг.

За 20 лет исследований (1991 – 2010 гг.) мальковой волокушей были пойманы сеголетки 30 видов рыб, принадлежащих к 6-ти фаунистическим комплексам (Никольский, 1980). По осенним уловам наблюдается отчетливое возрастание количества видов сеголетков рыб на разрезе «р. Волга – устье р. Свияги» ($r = 0,71$, $p < 0,05$) (рис. 3), что связано с появлением в уловах новых для данного района видов: бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas), бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas), иглы-рыбы *Syngnathus abaster* (Eich.), – и кроме того, появлением в уловах сеголетков давно неотмеченных видов: красноперки и линя. В районе низовий Свияжского залива по количеству видов в осенних уловах сеголетков рыб отмечается лишь незначительный положительный тренд. По летним уловам не прослеживается четкой тенденции по данному показателю.

Динамика значений индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера по летним уловам сеголетков рыб за рассматриваемый период имеет тенденцию к возрастанию на двух исследуемых участках водоема (статистически недостоверную, $p > 0,05$), что объясняется сокращением численности молоди плотвы. По уловам в осенний период на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» значения данного индекса имеют небольшой отрицательный тренд, что объясняется возрастанием доли доминантных видов (в разные годы ими являлись: окунь, плотва, укляя *Alburnus alburnus* (L.), густера *Blicca bjoerkna* (L.)), а по уловам с низовий Свяжского залива не прослеживается определенной динамики.

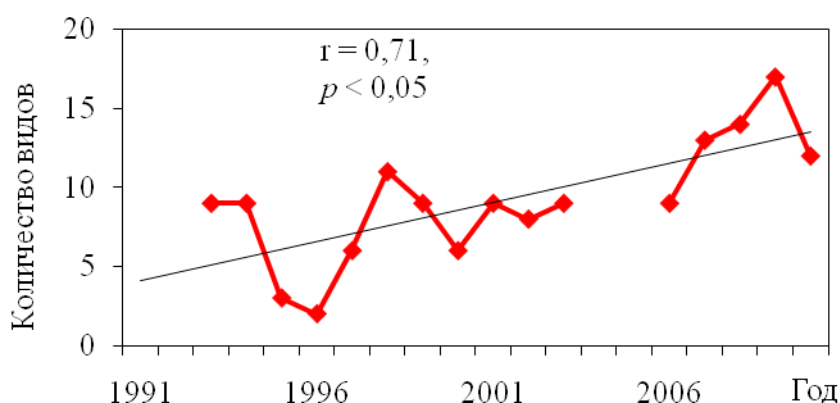


Рис. 3. Динамика количества видов сеголетков рыб по сентябрьским уловам мальковой волокушей в 1991 – 2010 гг. на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги». Обозначены линия регрессии, коэффициент корреляции Пирсона (r) и его статистическая значимость (p -уровень)

За период 1991 – 2010 гг. в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» прослеживается тенденция к уменьшению общей численности сеголетков рыб по июльским уловам мальковой волокушей ($r = -0,30$, $p > 0,05$) (рис. 4 А). В районе низовий Свяжского залива без учета данных за 2007 г. наблюдается сходная картина ($R = -0,15$, $p > 0,05$). Данная отрицательная динамика обусловлена, главным образом, снижением численности молоди плотвы. По сентябрьским уловам мальковой волокушей 1991 – 2010 гг. на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» наблюдается обратная картина: увеличение численности сеголетков рыб ($R = 0,73$, $p < 0,05$) (рис. 4 Б). Данное возрастание обусловлено увеличением численности сеголетков окуня и густеры, а также появлением в уловах сеголетков ранее неотмеченных видов рыб, таких как: красноперка и бычок-цуцик, – которые после первой поимки в 2005 г. достаточно быстро достигли относительно высоких показателей численности. В районе низовий Свяжского залива увеличение численности сеголетков рыб происходит только до середины рассматриваемого периода, а за последние годы отмеча-

ется спад данного показателя. Это обусловлено, по нашему мнению, низкими уровнями воды в водохранилище в осенний период данных лет, что вызвало уход молоди с данного участка водоема, который характеризуется обширными мелководьями, сильно мелеющими или осушаемыми при сбросе воды.

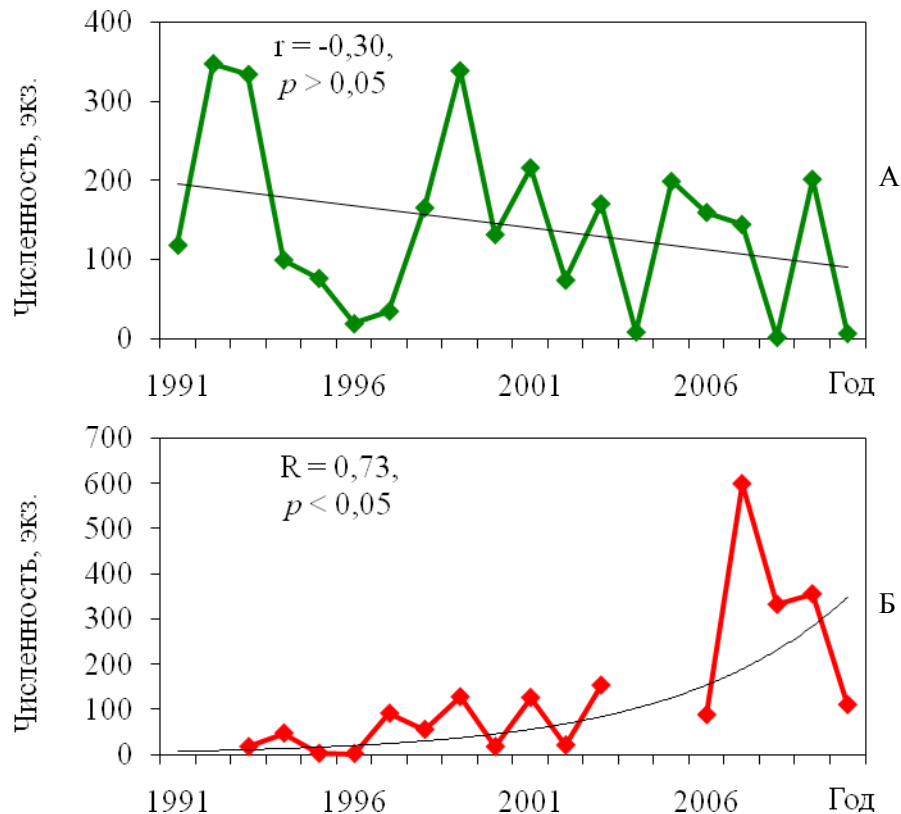


Рис. 4. Динамика общей численности сеголетков рыб по июльским (А) и сентябрьским (Б) уловам мальковой волокушей в 1991 – 2010 гг. на разрезе «р. Волга – устье р. Свияги». Обозначены линии регрессии, коэффициенты корреляции Пирсона (r) и Спирмена (R) и их статистическая значимость (p -уровень)

В данной главе также рассматривается динамика численности сеголетков отдельных видов рыб в период 1991 – 2010 гг. по уловам мальковой волокушей на исследуемом участке водохранилища. Так, динамика численности сеголетков плотвы по июльским уловам на двух исследуемых участках имеет отчетливый нисходящий тренд в течение периода 1991 – 2010 гг. ($R = -0,33$, $p > 0,05$ – для разреза «р. Волга – устье р. Свияги»; $R = -0,53$, $p < 0,05$ – для низовой Свияжского залива). По осенним уловам наблюдается некоторое повышение численности, однако, не такое отчетливое и обусловленное, главным образом, высокой численностью сеголетков в отдельные годы (2001, 2007 гг.). Сходная отрицательная динамика характерна для численности сеголетков язя (на двух рассматриваемых участках по июльским уловам и по сен-

тябрьским данным с разреза «р. Волга – устье р. Свяги») и синца *Abramis ballerus* (L.) (на двух исследуемых участках по летним учетам и по осенним данным с низовой Свяжского залива). Данные отрицательные динамики численности сеголетков трех упомянутых видов обусловлены, по нашему мнению, неблагоприятными гидрологическими условиями в период развития икры и ранних личинок этих видов. Наличие подобной зависимости установлено многими авторами (Кузнецов, 1975; Махотин, 1977; Григорьев, 1988, Кузнецов, Галанин, 2000; и др.). Нами выявлены следующие изменения в гидрологическом режиме Куйбышевского водохранилища за период 1991 – 2010 гг.: средние значения абсолютных отметок уровня воды за май (без учета данных за исключительно маловодный 1996 г.) имеют отчетливый нисходящий тренд ($r = -0,49$, $p < 0,05$), а также динамика значений разности абсолютных отметок уровня воды в конце и начале первой декады мая (приблизительные сроки нереста данных видов) имеет отрицательный характер и сброс воды в эту декаду начал происходить чаще, чем поднятие ее уровня. Все это, видимо, оказало негативное воздействие на эффективность воспроизводства плотвы, язя и синца. Кроме того, динамика численности сеголетков ельца имеет также нисходящий тренд на участке разрез «р. Волга – устье р. Свяги» по летним и осенним учетам за период 1991 – 2010 гг. Двумя из вероятных причин данной тенденции могли послужить увеличение зарастаемости данного участка водоема в последние годы и как следствие сокращение числа подходящих для ельца биотопов, а также кумулятивное воздействие на гидрологический режим верховьев Куйбышевского водохранилища вышерасположенной Чебоксарской ГЭС, постройка которой привела к уменьшению течения на нижерасположенных от нее участках.

В отличие от предыдущих видов численность сеголетков окуня за период 1991 – 2010 гг. увеличивается по июльским и сентябрьским уловам, однако это отмечается только на участке разрез «р. Волга – устье р. Свяги». Для низовой Свяжского залива не отмечается подобной тенденции, хотя по осенним уловам прослеживается некоторая положительная динамика. Выживаемость икры окуня, как показано рядом авторов (Спановская, Григораш, 1963; Кузнецов, 1975, 1985; и др.), слабо зависит от колебаний уровня воды, т. к. она откладывается на достаточной глубине, из-за чего ухудшение гидрологического режима, оказавшее негативное влияние на воспроизводство плотвы, не оказало аналогичного воздействия на окуня. Более того, как отмечено В. А. Кузнецовым (1975), лучшие условия для откладки икры окуня присутствуют при большей проточности, т. е. при сбросе воды. Таким образом, изменения гидрологического режима водохранилища, определившие, по нашему мнению, отрицательный тренд по численности сеголетков плотвы, язя и синца, обусловили, видимо, также возрастание численности сеголетков окуня. Кроме того, сокращение численности сеголетков трех упомя-

нутых видов карповых могло обусловить уменьшение пищевой конкуренции для молоди окуня.

За период 1991 – 2010 гг. увеличилась численность сеголетков большинства летненерестующих видов рыб, что видно при анализе сентябрьских уловов. Данное увеличение особенно заметно по учетам последних лет (2005 – 2010 гг.). Динамика численности сеголетков густеры за рассматриваемый период в целом положительная. Вероятным объяснением такой динамики численности является благоприятное изменение в гидрологическом режиме водоема, произошедшее за рассматриваемые годы: во второй декаде июня подъем уровня воды стал происходить чаще. Особо стоит отметить появление в уловах последних лет, начиная с 2005 г., сеголетков красноперки и бычка-цуцика (Галанин, 2009). Причем показатели численности (в сентябре) этих видов быстро достигли достаточно высоких значений – 45,0 экз./усилие в 2008 г. и 21,1 экз./усилие в 2007 г. соответственно). За все время существования Куйбышевского водохранилища сеголетки красноперки в районе низовий Свяжского залива на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» ловились очень редко (Кузнецов, Фадеев, 1979; Кузнецов, 1989; Галанин, 2000; Кузнецов и др., 2009; и др.), а с 1991 по 2004 гг. мальковой волокушей в данном районе не было поймано ни одного сеголетка этого вида. Они отмечены лишь в уловах последних шести рассматриваемых лет (2005 – 2010 гг.). Увеличение численности молоди красноперки, по нашему мнению, может быть связано с зарастанием мелководий рассматриваемого участка водохранилища высшей водной растительностью в последние годы. Кроме того, этому, видимо, также способствовало благоприятное изменение гидрологических условий в первой половине лета (сроки нереста красноперки), отмечаемое нами ранее. В уловах последних лет также появились сеголетки трех видов-вселенцев Понто-каспийского фаунистического комплекса, а именно: бычка-цуцика, бычка-кругляка и иглы-рыбы (материалы по ним предоставлены И.Ф. Галаниным). Наибольшая численность молоди бычков отмечена на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги», что связано с наличием большего числа подходящих биотопов и относительно меньшей конкуренции со стороны молоди аборигенных видов. На данном участке водохранилища наибольшей численности (по уловам сеголетков) достиг бычок-цуцик в связи с присутствием здесь в большей степени подходящих для него биотопов (Галанин, 2009), нежели для бычка-кругляка. За последние годы исследований (2006 – 2010 гг.) возросла численность сеголетков щиповки обыкновенной *Cobitis taenia* (L.) (до 4,5 экз./усилие), линя (до 2,2 экз./усилие) и карася серебряного *Carassius auratus* (L.). Эти виды предпочитают биотопы с обильной растительностью и способны переносить кислородное голодание, а в течение рассматриваемого периода (1991 – 2010 гг.) произошло увеличение подобных участков в рассматриваемом районе водохранилища. Численность сеголетков ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) по осенним уловам с разреза «р. Волга – устье р.

Свияги» достоверно возрастает, однако другие данные (летние и осенние с низовой Свияжского залива) этой динамики не подтверждают. В период 1991 – 2010 гг. сеголетки сетка *Osmerus eperlanus* (L.) ловились только в 1993 и 1994 гг. и в последние годы не отмечены в уловах мальковой волокуши на рассматриваемом участке водохранилища.

Следует отметить, что наблюдалось появление в сентябрьских уловах в низовьях Свияжского залива за 2006 и 2007 гг. сеголетков подуста – вида, занесенного в Красную книгу Республики Татарстан (2006). Кроме того, интересно обнаружение в осенних уловах на разрезе «р. Волга – устье р. Свияги» за последние два года исследований (2009 и 2010 гг.) сеголетков голавля *Leuciscus cephalus* (L.) – вида, предпочитающего каменистые грунты и течение. В предыдущие годы рассматриваемого периода молодь данных видов не была обнаружена в уловах мальковой волокушей.

В целом за период 1991 – 2010 гг. на двух рассматриваемых участках в верхней части Куйбышевского водохранилища произошли следующие изменения. Сократилось число сеголетков некоторых весненнерестующих видов рыб, таких как: плотва, синец, язь, елец. Причиной данного явления, по нашему мнению, явилось ухудшение гидрологического режима водоема в период нереста этих видов и развития их икры. Напротив, численность сеголетков многих летненерестующих видов рыб возросла в период 1991 – 2010 гг. на исследуемом участке водохранилища, а именно: густеры, красноперки, бычка-цуцика, щиповки обыкновенной, линя, карася серебряного. Данное увеличение объяснимо уменьшением пищевой конкуренции со стороны сеголетков весненнерестующих видов (особенно плотвы), сокративших свою численность, наряду с относительно благоприятными гидрологическими условиями: не такое сильное уменьшение средних значений абсолютных отметок уровня воды в конце мая – июне за период 1991 – 2010 гг. Также существенное влияние, вероятно, оказало увеличение зарастаемости прибрежных мелководий высшей водной растительностью.

Полученные результаты отражают современные тенденции перестройки ихтиофауны верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища, когда возрастает значение мелкочастиковых, а также короткоцикловых видов рыб, в том числе вселенцев.

Глава 6. ОПРЕДЕЛЕНИЕ СРОКОВ НЕРЕСТА ПЛОТВЫ И ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ВЫЖИВАЕМОСТИ ЕЕ ЛИЧИНОК ПУТЕМ АНАЛИЗА МИКРОСТРУКТУРЫ ОТОЛИТОВ

В данной главе приводятся данные по косвенному определению сроков нереста плотвы в исследуемом районе, а также относительной выживаемости ее личинок путем анализа микроструктуры отолитов. Этот вид был выбран в качестве модельного, т. к. численность его личинок и сеголетков в уловах

2009 – 2010 гг. была достаточной для получения необходимого объема выборки. Впервые была доказана суточная периодичность образования приростов в микроструктуре отолитов личинок плотвы. Для этого была проанализирована микроструктура 80 отолитов (из них 43 лапиллюсов и 37 сагитт) 44-х личинок (этапы А – С₂) плотвы, выращенных в искусственных условиях в 2009 г., у которых был известен возраст (в сутках) (рис. 5). Вычислялась разница между числом предполагаемых суточных колец в микроструктуре отолитов и реальным возрастом личинок. Среднее значение данной разницы составило 1,4, т. е. для установления возраста особи необходимо из количества суточных колец вычесть 1,4.

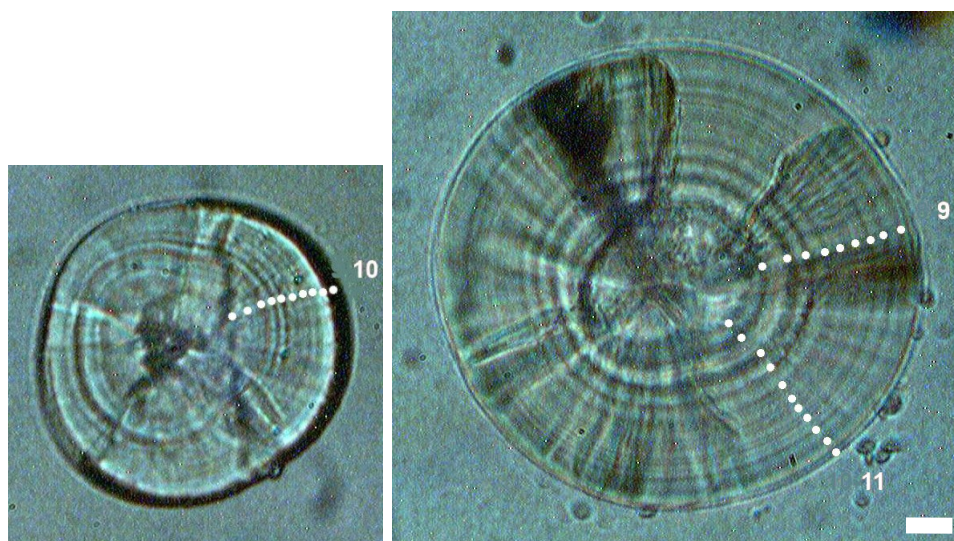


Рис. 5. Лапиллюс (слева) и сагитта (справа) личинки плотвы, выращенной в искусственных условиях (возраст – 8 суток). Отрезок = 10 мкм.

Масштаб фотографий одинаковый

Для определения сроков нереста плотвы в 2009 и 2010 гг. путем анализа микроструктуры отолитов было проанализировано 179 отолитов (из них 110 лапиллюсов и 69 сагитт) 60-ти личинок (этапы В – С₁) и сеголетков (этапы Е – F) плотвы, пойманных в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» в мае – июне 2009 г., и 135 отолитов (из них 67 лапиллюсов и 68 сагитт) 35-ти личинок (этап С₁) плотвы, пойманных на том же участке в мае 2010 г. Количество проанализированных личинок за разные даты отлова было пропорционально общему количеству личинок плотвы, пойманных в эти дни. Для оценки продолжительности инкубации икры мы использовали результаты экспериментов, проведенные рядом авторов (Захарова, 1955; Булгакова, 1963; Пенязь, 1969). Минимальные и максимальные сроки нереста получены путем вычитания из даты вылупления личинки минимального и максимального количества дней необходимого для инкубации икры по литературным данным.

По данным вылупления личинок и срокам нереста плотвы за 2009 г. наблюдается два пика численности (рис. 6). По этим данным вылупление личинок плотвы в 2009 г. было массовым 9 – 12 мая и 21 – 22 мая, а два пика массового нереста прились на 23 апреля – 3 мая и на 6 – 19 мая. Таким образом, в 2009 г. мы косвенно зафиксировали двукратный массовый нерест плотвы в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища. По данным за 2010 г. (рис. 7) наблюдается одновершинный характер распределения частот по датам вылупления личинок и срокам нереста плотвы. Массовое вылупление личинок этого вида в 2010 г. пришлось на 12 – 14 мая, а

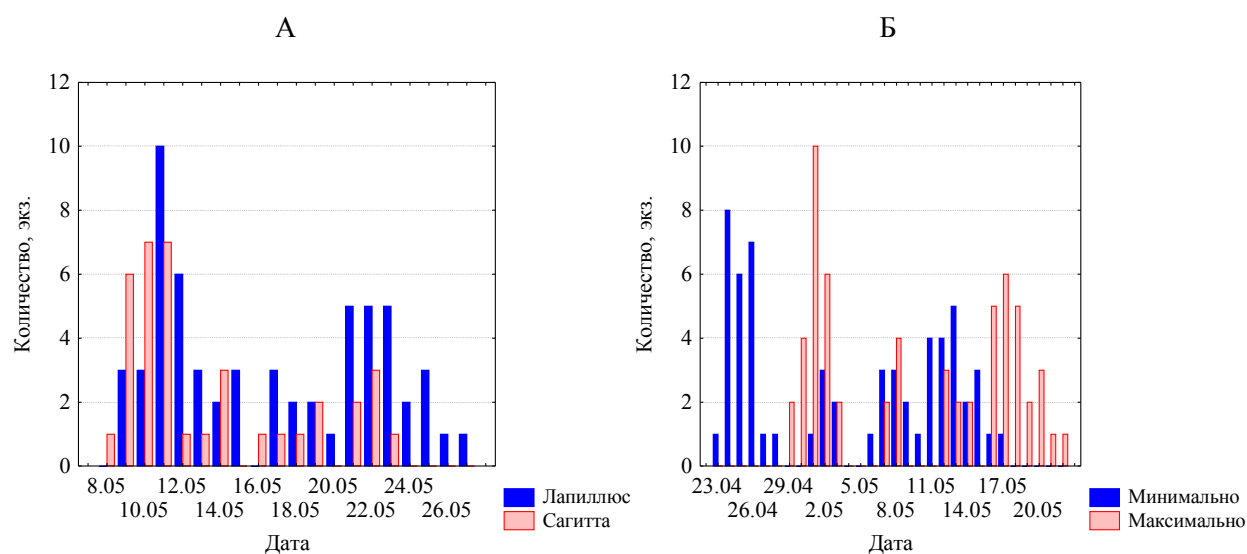


Рис. 6. Даты вылупления личинок (А) и сроки нереста (Б) плотвы, определенные путем анализа микроструктуры отолитов ее личинок, в 2009 г.

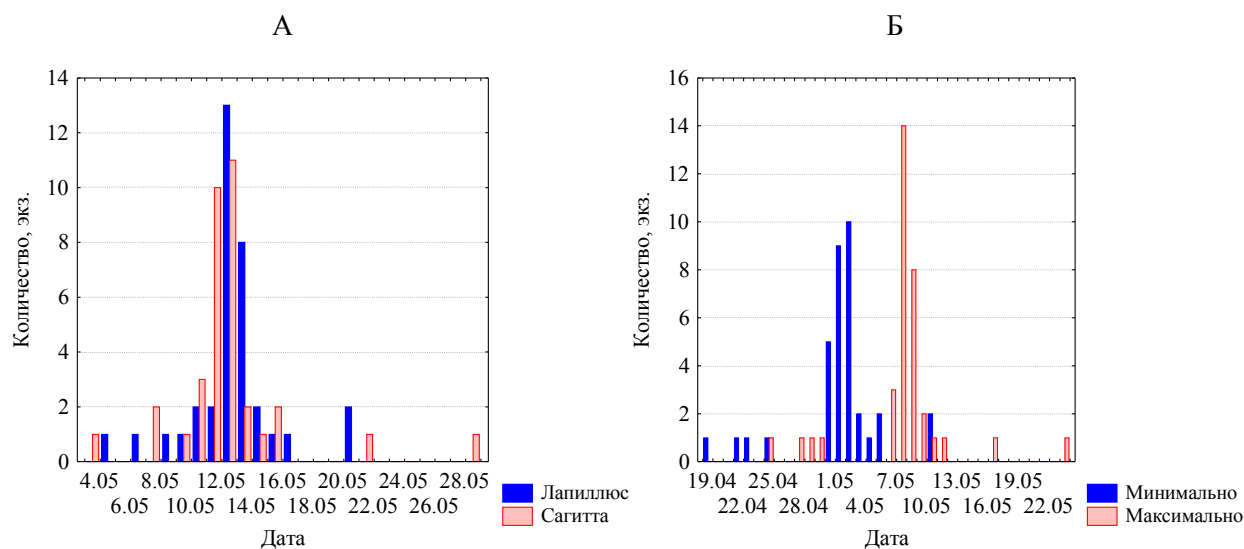


Рис. 7. Даты вылупления личинок (А) и сроки нереста (Б) плотвы, определенные путем анализа микроструктуры отолитов ее личинок, в 2010 г.

массовый нерест на 1 – 9 мая. Сроки нереста за 2009 и 2010 гг., в целом, согласуются с таковыми по литературным данным (Булгакова, 1963, 1965; Лукин, Курбангалиева, 1965; Кузнецов, 1980; Григорьев, Кузнецов, 1989; и др.). Наши данные подтверждают растянутые сроки нереста плотвы в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища.

Было проведено определение относительной выживаемости личинок плотвы в 2009 г. путем анализа микроструктуры отолитов. Мы установили, что в 2009 г. на рассматриваемом участке водохранилища было два массовых нереста плотвы: один – 23 апреля – 3 мая, другой – 6 – 19 мая. Причем первый нерест был более массовый, т. к. нами было поймано большее количество личинок от этого нереста. Для оценки относительной выживаемости личинок мы сравнили данные по срокам нереста, полученные путем анализа микроструктуры отолитов личинок плотвы в мае месяце и сеголетков плотвы в июне месяце. По полученным результатам (рис. 8) видно, что количество сеголетков от первого нереста (более массового, как было установлено ранее) меньше такового от второго нереста. Следовательно, можно предположить, что выживаемость личинок плотвы от первого нереста была значительно ниже. Это могло явиться следствием неблагоприятных гидрологических условий (сильное волнение, низкие температуры), либо следствием недостатка питания (в силу высокой конкуренции или слабого развития планктона), либо следствием пресса хищников. По нашим наблюдениям 25 мая было сильное волнение (3 балла), и в этот день на отдельных станциях мы наблюдали

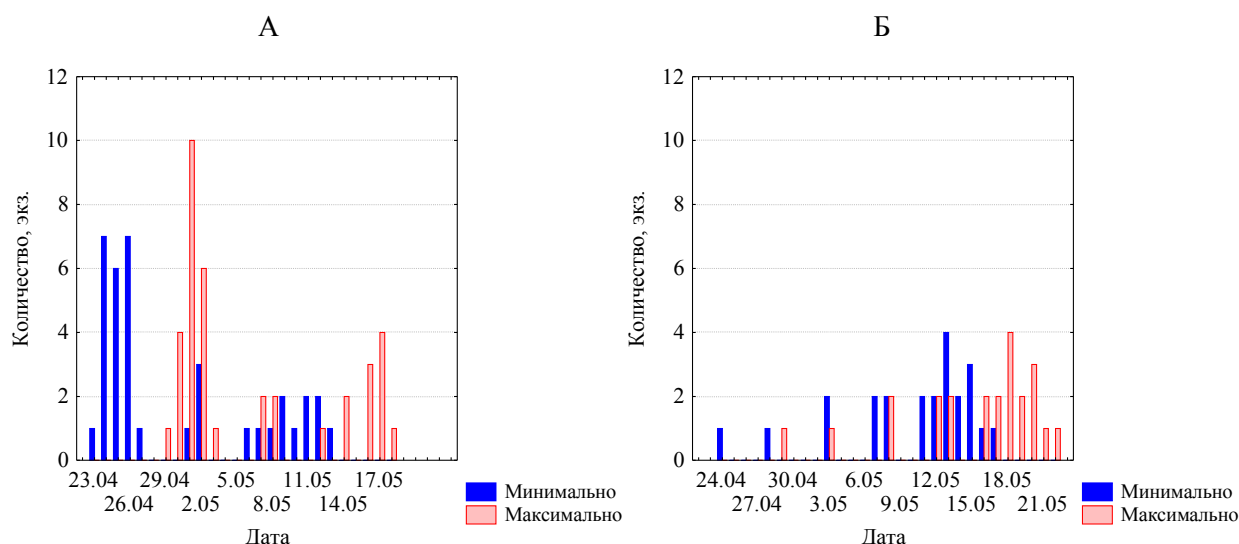


Рис. 8. Сроки нереста плотвы (минимальные и максимальные значения), определенные путем анализа микроструктуры отолитов их личинок, пойманных в мае 2009 г. (А), и сеголетков, пойманных в июне 2009 г. (Б)

мертвых личинок в воде у берега. Возможно, это и послужило причиной низкой выживаемости личинок от первого нереста в данном году. Кроме того, личинки плотвы от второго нереста развивались при более высоких значениях температуры воды, чем личинки от первого нереста, что могло косвенно (через обеспеченность питанием) повлиять на наличие различной выживаемости личинок. Дж. Хэнинг с соавторами (Hoenig *et al.*, 1990) также отмечают лучшую выживаемость личинок морских видов рыб от более поздних нерестов по сравнению с таковыми от более ранних.

ВЫВОДЫ

1. За два года исследований (2009, 2010 гг.) поймано 15 видов личинок и 26 видов сеголетков рыб в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища, принадлежащих к 6-ти фаунистическим комплексам. Количество видов личинок рыб в прибрежье постепенно возрастает в течение мая – июня, а в пелагиали увеличивается примерно до середины мая. Количество видов сеголетков рыб возрастает примерно до середины августа. Общая численность личинок рыб в 2009 и 2010 гг. была наивысшей в конце второй – начале третьей декады мая при полном доминировании личинок плотвы, а общая численность сеголетков рыб возрастает с июля по сентябрь, вследствие увеличения концентрированности их на небольших прибрежных участках.

2. Индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера по уловам личинок и сеголетков рыб в целом возрастает в течение вегетационных периодов (с мая по сентябрь в 2009 – 2010 гг.), что связано с различной выживаемостью личинок отдельных видов рыб. Максимальные значения показателя относительной выживаемости (по материалам за эти годы) имели личинки окуня, а минимальные – личинки плотвы и язя.

3. За 20 лет наблюдений (1991 – 2010 гг.) мальковой волокушей на исследуемом участке водохранилища были пойманы сеголетки 30 видов рыб. По осенним уловам наблюдается отчетливое возрастание количества видов сеголетков рыб на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги», что связано с появлением в уловах новых для данного района видов: бычка-цуцика, бычка-кругляка, иглы-рыбы, – и кроме того, стали встречаться в уловах сеголетки видов, ранее бывших редкими: красноперки и линя. За период 1991 – 2010 гг. прослеживается тенденция к уменьшению общей численности сеголетков рыб по июльским уловам на двух исследуемых участках, что обусловлено снижением численности молоди некоторых весенненерестующих видов рыб (плотва, синец, язь, елец). В этот же период по сентябрьским уловам на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» наблюдается увеличение общей численности сеголетков рыб, обусловленное, главным образом, возрастанием численности

сеголетков окуня и многих летненерестующих видов рыб (густеры, красноперки, бычка-цуцика, линя, карася серебряного, щиповки обыкновенной).

4. Динамика значений индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера по летним уловам сеголетков рыб в период 1991 – 2010 гг. имеет тенденцию к возрастанию на двух исследуемых участках водоема, что объясняется сокращением численности молоди плотвы. В осенний период на разрезе «р. Волга – устье р. Свяги» значения этого индекса имеют небольшой отрицательный тренд.

5. Доказано наличие суточных приростов в микроструктуре отолитов молоди плотвы и возможность применения их учета для определения сроков вылупления личинок и нереста этого вида.

6. Путем анализа микроструктуры отолитов молоди плотвы в 2009 г. выявлено два массовых нереста этого вида (23 апреля – 3 мая, 6 – 19 мая), а в 2010 г. – один (1 – 9 мая). Также установлено, что выживаемость личинок плотвы в 2009 г. от первого массового нереста была значительно ниже, чем от второго, причиной этого могло стать сильное волнение или уровень обеспеченности пищей при низких температурах воды.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК

1. Кузнецов В. А. Видовой состав и численность рыб в раннем онтогенезе в низовьях Свяжского залива Куйбышевского водохранилища в 2001 – 2006 гг. / В. А. Кузнецов, **А. Н. Ананин**, Л. Р. Муртазина // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2009. – Т. 151, кн. 2. – С. 287 – 296.

2. Аськеев О. В. Обнаружение девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) в бассейне р. Камы (г. Нижнекамск, Республика Татарстан) / О. В. Аськеев, И. В. Аськеев, **А. Н. Ананин**, Д. В. Тишин // Поволжский экологический журнал. – 2010. – № 1. – С. 103 – 106.

В прочих изданиях

1. Ананин А. Н. Анализ уловов молоди рыб в малых реках низовий Свяжского залива Куйбышевского водохранилища / А. Н. Ананин // Итоговая научно-образовательная конференция студентов Казанск. гос. ун-та 2006 года: Сборник тезисов. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2006. – С. 3.

2. Ананин А. Н. Качественные, количественные и размерно-весовые характеристики уловов молоди рыб в низовьях Свияжского залива в 2006 году / А. Н. Ананин // Итоговая научно-образовательная конференция студентов Казанск. гос. ун-та 2007 года: Сборник статей. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2007. – С. 3 – 5.
3. Ананин А. Н. Сравнительный анализ уловов молоди рыб в малых реках низовий Свияжского залива Куйбышевского водохранилища (2005 – 2006 гг.) / А. Н. Ананин // «Биосистемы: организация, поведение и управление»: Мат-лы 60-й науч. студ. конф. биол. фак-та 12 – 13 апреля 2007 года. – Н. Новгород: ННГУ, 2007. – С. 5 – 7.
4. Аськеев И. В. Сибирская щиповка – *Cobitis melanoleuca* (Nichols, 1925) – новый вид ихтиофауны Республики Татарстан / И. В. Аськеев, О. В. Аськеев, Д. В. Тишин, А. Н. Ананин // «Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан»: Тезисы докладов VII республиканской науч. конф. – Казань: Отечество, 2007. – С. 11.
5. Ананин А. Н. Численность и видовой состав личинок и сеголеток рыб в низовьях Свияжского залива Куйбышевского водохранилища в 2006 – 2008 гг. / А. Н. Ананин, Д. Р. Файзуллин, Д. В. Кинозерова // «Экология, эволюция и систематика животных»: Мат-лы Всеросс-ой научно-прак. конф. с междунар. участием. Рязань: НП «Голос губернии», 2009. – С. 165 – 166.
6. Кузнецов В. А. Видовой состав и численность личинок рыб, обитающих в пелагиали Камского и Волжского плесов Куйбышевского водохранилища / В. А. Кузнецов, И. Ф. Галанин, А. Н. Ананин, В. В. Кузнецов, Р. Т. Хасанов // «Современные проблемы эволюции»: Мат-лы XXIV Любимцевских чтений. – Ульяновск, 2010. – С. 366 – 370.