

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ЕСТЕСТВЕННЫХ ФАКТОРОВ
НА ЧИСЛЕННОСТЬ АЗОВСКОЙ ХАМСЫ

Канд. биол. наук Т. Ф. ДЕМЕНТЬЕВА

До зарегулирования речного стока в Азовское море вылов азовской хамсы составлял около 40% общего улова рыб в Азовско-Черноморском бассейне. Однако уловы хамсы из года в год сильно колебались. Так, наибольший ее улов за последние 23 года, наблюдавшийся в 1938 г., превысил в несколько раз уловы 1935, 1944 и 1945 гг., не говоря уже о самом низком улове в 1954—1955 гг.

Основной промысел хамсы производился в Керченском проливе во время миграции ее на зимовку из Азовского моря в Черное.

Таблица 1

Возрастной состав хамсы (по материалам учетных экспедиций Азчерниро, обработанным В. П. Корниловой и др.)

Годы	Сеголетки	Двухлетки	Трехлетки	Четырехлетки	Улов в % к 1932 г.
1932	<u>75,0</u> ¹	11,3	13,7	—	100
1933	33,6	<u>58,1</u>	8,3	—	118
1934	55,8	19,2	<u>24,8</u>	0,2	158
1935	88,1	7,5	4,0	<u>0,4</u>	38
1936	80,7	16,9	2,2	0,2	107
1937	<u>67,6</u>	25,0	7,1	0,3	172
1938	34,7	<u>52,4</u>	12,3	0,6	257
1939	45,0	32,2	<u>21,3</u>	1,5	198
1940	33,5	27,4	33,7	<u>5,4</u>	227
1941	33,6	42,6	21,9	1,9	71
1945	43,6	33,6	21,6	1,2	71
1946	<u>80,2</u>	6,0	12,5	1,3	99
1947	23,8	<u>68,1</u>	8,3	—	155
1948	31,0	29,0	<u>39,0</u>	1,0	150
1949	64,4	17,0	18,0	0,6	241
1950	<u>78,0</u>	12,5	6,1	3,4	126
1951	17,0	<u>69,2</u>	11,0	2,8	245
1952	31,0	20,1	<u>48,1</u>	0,7	175
1953	<u>61,1</u>	18,4	16,6	3,9	124

¹ Подчеркнуты урожайные поколения.

Было принято считать, что успех этого промысла зависит от гидрометеорологической обстановки, складывающейся во время непродолжительной осенней путины. Предполагалось также, что промысел использует лишь незначительную часть запаса азовской хамсы и что состояние ее запасов не лимитирует развитие промысла.

Анализ многолетних наблюдений показал, что колебания уловов хамсы во многих случаях зависят от изменений, которым подвержены ее запасы. Сопоставление относительной мощности поколения (по возрастному составу) с величиной улова, приведенное в табл. 1, подтверждает эти выводы.

Данные, приведенные в табл. 1, свидетельствуют о наличии в промысловом стаде хамсы за рассматриваемое время пяти мощных поколе-

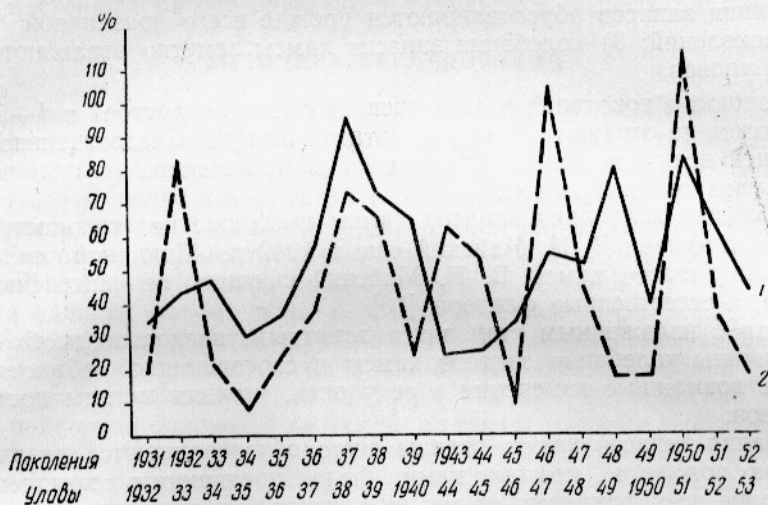


Рис. 1. Взаимосвязь между численностью поколений хамсы (по двух- и трехлеткам) и уловами:
1—уловы в %; 2—численность поколений в %.

ний (1932, 1937, 1946, 1950 и 1953 гг.) и пяти среднеурожайных (1936, 1938, 1943, 1944 и 1947). Как показывает подсчет относительного запаса (по данным Майского и Корниловой), к числу мощных относятся также и поколения 1935 и 1949 гг. Однако эти поколения вследствие плохой упитанности сеголетков не выдержали, по-видимому, суровых условий зимовки, наблюдавшихся в 1935—1936 и 1949—1950 гг. и погибли. Об этом свидетельствует значительное снижение численности указанных поколений в уловах последующих лет (1936, 1937, 1950 и 1951).

Промысловыми возрастными группами у хамсы являются главным образом двух- и трехлетки. Если сопоставить значение этих групп в промысловом стаде хамсы с уловами в соответствующие года, то можно увидеть прямую зависимость между величиной поколения и уловами. Исключение составляют годы войны, когда снижение вылова было вызвано недостатком промыслового флота.

Зависимость между относительной численностью двух- и трехлетков и уловами азовской хамсы показана на графике, изображенном на рис. 1. Из графика видно, что богатое поколение 1932 г. обусловило увеличение улова в 1933 и 1934 гг. Поколения 1936, 1937 и 1938 гг. обеспечили увеличение уловов в 1937—1940 гг.; поколения 1946 и 1947 гг. — в 1947 и 1948 гг. и, наконец, поколение 1950 г. — в 1951 и 1952 гг.

Бедные поколения 1931, 1934, 1935, 1945, 1951 и 1952 гг. снизили уловы в 1932, 1935, 1936, 1940, 1946, 1952 и 1953 гг.

Несоответствие между численностью поколений и уловами отмечено было лишь в двух случаях: 1) вследствие понижения интенсивности промысла в годы войны и 2) из-за массовой гибели молоди 1949 г. рождения во время зимовки.

Большой улов хамсы в 1949 г. на одну треть состоял из сеголетков. Количество их было настолько велико, что при относительной оценке величины поколений по возрастному составу удельный вес предыдущих поколений (1948 и 1947 гг.) оказался преуменьшенным.

Таким образом, не отрицая влияния гидрометеорологических условий и других факторов на результат осеннего улова хамсы, можно сделать вывод, что: 1) запасы хамсы значительно колеблются по годам; 2) колебания запасов обуславливаются прежде всего различной мощностью поколений; 3) колебания запасов хамсы заметно отражаются на величине уловов.

По мощности поколения хамсы превосходят одно другое в 4—5 раз, что не может не отражаться на результатах вылова. Следовательно, при наименьшей величине запаса необходимо соответственно оценивать возможный улов осенней хамсы.

На большие колебания запасов хамсы и отражение этих колебаний на уловах указывал В. Н. Майский еще в 1949 г. Причиной сильного уменьшения запасов хамсы В. Н. Майский считает не интенсивность промысла, а естественные факторы [10].

В связи с изложенным становится понятным, насколько необходимо знать причины колебания запасов хамсы и своевременно объяснять и оценивать возможные изменения в ее уловах, уточняя методы прогноза этих уловов.

Колебания запасов хамсы прежде всего обуславливаются различной мощностью поколений, поэтому нами было предпринято комплексное исследование всех факторов, от которых зависит размножение, развитие и выживание молоди хамсы.

Участники конференции по вопросам рыбного хозяйства, состоявшейся в декабре 1951 г., пришли к заключению, что для большинства видов основной причиной колебаний запасов промысловых рыб являются условия размножения и выживания молоди на ранних стадиях развития. Выявление закономерностей, обуславливающих наилучшую выживаемость особей, составило основную задачу исследований последних лет.

Если в отношении полупроходных и проходных рыб имеются некоторые данные, характеризующие приспособительные свойства вида и его требования к условиям размножения и развития молоди, то мы почти ничего не знаем о том, какие причины определяют выживаемость молоди морских рыб, кроме общего представления о степени обеспечения ее пищей в момент перехода личинок на активное питание.

С развитием промысла большинства видов рыб возникает необходимость введения рационального регулирования рыболовства, построенного на изучении специфики вида и его приспособительных свойств к условиям размножения и выживаемости популяции. По мере того как новая техника лова, способствующая увеличению рыболовства, будет внедряться в практику, необходимость в такого рода знаниях сильно возрастет. Резкие колебания численности морских рыб обязывают нас считаться с этим фактором также и при изучении поведения и распределения рыб, отражая его при составлении промысловых карт. Как отмечает Е. Н. Павловский [15], промысловые карты должны включать крайние пределы динамики скоплений стад рыб как в акваториальном, так и в календарном отношении.

Все это обязывает приступить к изучению условий размножения и выживания молоди морских рыб и прежде всего разработать методику этого изучения, которая для открытого моря будет значительно более сложной, чем для внутренних водоемов.

Таким образом, проводимое нами исследование азовской хамсы имело целью разработать методику для указанного рода работ. Одновременно были начаты работы по изучению условий выживания черноморской хамсы, а также салаки Балтийского моря. Методическое значение выбранных объектов заключается в том, что эти морские рыбы отличаются друг от друга различной динамикой стада, структурой нерестовых популяций и биологией размножения; у хамсы икра пелагическая, у салаки — деме́рсальная. Сопоставление результатов исследований поможет раскрыть основные закономерности, управляющие численностью обоих видов. В настоящей работе излагаются результаты исследований азовской хамсы.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Вопросам изучения условий воспроизводства и развития азовской хамсы посвящено большое количество работ, проводившихся путем непосредственного наблюдения в море или в экспериментальных условиях. Изучалось отношение хамсы к факторам внешней среды [3, 13, 20], развитие эмбрионов по отдельным стадиям, питание взрослой хамсы и ее молоди, пищевые взаимоотношения хамсы с другими рыбами (например, с тюлькой), акваториальное распределение ее личинок и их численность на единицу объема воды и другие вопросы.

Однако все эти работы не устанавливали причины изменения в том или ином году численности нового пополнения хамсы. С одной стороны, этому вопросу придавали мало значения, так как предполагали, что величина поколений определяется зимой, во время зимовки азовской хамсы в Черном море. С другой стороны, без особенных доказательств считали, что хорошие по кормности годы (высокая биомасса планктона) давали многочисленное пополнение, т. е. обеспечивали наибольшую выживаемость поколения. Однако даже при самом беглом сравнении оказалось, что в наиболее бедные по условиям питания годы (1948, 1950) были наилучшие по численности поколения.

Наши исследования носили комплексный характер и проводились одновременно в море и в экспериментальных условиях. Они отличались от других работ тем, что жизненные процессы изучались непосредственно в море по материалам, собираемым в разных условиях (в разные годы, месяцы, дни и часы суток в продолжение всего периода размножения хамсы). Наблюдения производились через каждые 3—4 дня. При этом собирались пробы для определения солености и содержания кислорода. Одновременно наблюдали за температурой воды, силой и направлением ветра, облачностью, состоянием моря и прозрачностью воды. Собирались также зоо- и фитопланктон, а также ихтиопланктон при помощи икорной сети, а ночью сетью и рингтралом диаметром 1,13 м из капроновой дели с ячеей 3—4 мм.

Пробы брали на поверхности и на глубине в 4—5 м. Полученный материал фиксировался на месте, но частично просматривался в живом виде. Собранные пробы немедленно обрабатывали. Это помогало непосредственно следить за икрометанием хамсы и развитием эмбрионов в разных условиях, а также за ростом, распределением, питанием и численностью личинок на ранних стадиях развития. В зависимости от получаемых результатов планировали время и характер дальнейшего сбора.

Изучение собранного материала позволило:

- 1) установить начало, разгар и конец нереста в конкретных условиях данного года;

2) выяснить плотность распределения живых икринок и личинок на разных горизонтах в течение всего периода размножения хамсы при тех или иных условиях;

3) определить процент гибели икринок на разных стадиях развития в течение суток и в различных условиях газового, температурного, солевого и ветрового режимов при разной степени освещенности и состоянии моря;

4) определить рост личинок и характер их пищевых отношений к кормовому фито- и зоопланктону, учитывая изменения биомассы преобладающих форм планктона на отдельных стадиях развития;

5) выявить относительный процент гибели икринок к выметанному количеству икры и относительную численность личинок.

Эти работы проводились в 1952 и 1953 гг. Случайно оказалось, что эти годы очень резко отличались по гидрометеорологическим условиям, а также по гидробиологическому режиму моря. Это позволило провести сравнение наблюдаемых в природе явлений в различной обстановке и сделать выводы о тех необходимых для хамсы условиях, которые обуславливают наилучшее выживание молоди на ранних стадиях ее развития.

Полученные выводы сравнивали с результатами экспериментальных исследований, проводившихся в течение того же периода, с целью определения сроков развития эмбрионов и установления оптимальных условий температурного и солевого режимов, обеспечивающих наибольшую выживаемость молоди. В 1952 г. эти исследования проводила А. С. Лещинская. Наряду с результатами этих работ были использованы также данные предыдущих исследователей.

В 1953 г. в результате экспериментальных работ, проведенных В. П. Корниловой, был установлен возраст личиночных стадий по отдельным этапам развития с момента выклева до семидневного возраста. Дальнейший темп роста личинок устанавливали по динамике вариационных кривых, построенных по длине личинок, а затем мальков, вылавливавшихся ежедневно или через короткие промежутки времени [5].

Одновременно с указанными исследованиями велось постоянное наблюдение над динамикой стада производителей хамсы и его возрастным и половым составом. В зависимости от порционности икрметания, характера и размера икринок, численности производителей, их плодовитости, роста и принадлежности к тем или иным биологическим группам, рассматривалась эффективность икрметания и результаты выживаемости поколения. В этих целях проводились биологические анализы хамсы из уловов ставных неводов, расположенных вблизи мест наблюдений. Как правило, анализу подвергалась рыба из утренних и вечерних уловов. О различиях в численности стада можно было судить по составу и величине средних уловов ставных неводов в рассматриваемые годы. Полученные данные проверялись по оценке относительной величины запаса хамсы, определяемой осенью в учетном рейсе. Результаты эффективности размножения в 1952 и 1953 гг. также оценивались и контролировались по учету сеголетков в этом рейсе.

Для общей характеристики режима водоема в 1952—1953 гг. и в предыдущие годы, по которым имеются данные о результатах размножения хамсы, были использованы литературные источники, свидетельствующие о продуктивности Азовского моря, и гидрометеорологические данные, собранные на основании повседневных наблюдений, проводившихся станциями Гидрометслужбы в районе наших работ.

Кроме того, было проанализировано значение конкурентных пищевых отношений с другими потребителями планктона как взрослых рыб, так и их молоди.

Рассмотрение всех перечисленных факторов позволило нам считать проведенные исследования всесторонними и направленными на обнаружение основных ведущих факторов.

Для проведения наблюдений был выбран район, прилегающий к полуострову Казантип в юго-западной части Азовского моря. Гидрологический и гидробиологический режим этого района не отличался от режима всего юго-западного и западного районов Азовского моря. Большие глубины (10—11 м), характерные для собственно Азовского моря, подходят здесь почти вплотную к северной и западной оконечностям полуострова. По данным А. Н. Смирнова [20], основная масса хамсы при входе в Азовское море направляется в западную половину его. Основные нерестовые районы: юго-западный, западный и северо-восточный.

Наиболее высокая продуктивность планктона в западных районах и постоянство гидрологического режима создают нормальные условия для нагула и нереста хамсы. Южная, юго-восточная и центральная части моря отличаются неустойчивостью гидрологических условий среды весной (бедным содержанием кислорода в придонных слоях и более низкой температурой воды). Продуктивность планктона этих районов ниже западных. Таким образом, западные районы моря, к которым относятся и район полуострова Казантип, являются наиболее благоприятными для нереста и нагула хамсы.

По данным В. П. Корниловой о распределении взрослой хамсы, ее молоди, личинок и икринок, также можно считать, что юго-западный и западный районы являются наиболее характерными местами нереста хамсы. Все эти данные дают основание предполагать, что полученный материал достаточен для характеристики всей западной части моря. Это подтвердилось и в дальнейшем при сопоставлении количественных показателей урожайности за 1952 и 1953 гг. в осенних учетных рейсах.

Сбор материала и наблюдения велось на расстоянии $1\frac{1}{2}$ миль от берега, вне мелководной Русской бухты, защищенной на $\frac{3}{4}$ от ветров (где наблюдались несколько иные гидрологические условия, чем в море).

Работы проводились под руководством автора совместно со старшим научным сотрудником АзЧЕРНИРО В. П. Корниловой, группой сотрудников ВНИРО Н. К. Лукониной, Е. И. Арсеньевой и Е. Г. Петровой. В этих работах принимали участие также студенты Мосрыбвуза Г. Н. Курицына и Л. Н. Доманевский и студенты Пермского Университета — М. Бутлерова и Н. Чашина.

Как одну из особенностей методики обработки собранного материала следует отметить применение учета живых и мертвых икринок для определения процента выживания эмбрионов.

Еще Н. М. Книповичем было отмечено, что среди выловленных икринок азовской хамсы бывает много мертвых (Елизарова, 1936). В наших уловах наряду с живыми икринками обязательно содержались мертвые икринки, гибель которых произошла незадолго до их вылова. Ранее погибшие икринки обычно уже не остаются взвешенными в толще воды и опускаются на дно или разлагаются.

Живые икринки легко отличаются от мертвых, характеризующихся совершенно прозрачным перивителлиновым пространством. Живой эмбрион резко очерчен, правильной формы. У мертвых икринок он деформирован, имеет на второй стадии развития вид сморщенной полоски. На следующих стадиях эмбрион более развит, но также очертания его неясные, вся икринка при этом кажется мутной (рис. 2).

Вначале предполагалось, что повреждение икринки происходит при ловле ее и фиксации, но специально проведенные опыты показали, что икринка гибнет еще будучи в море и что механических повреждений при ловле и фиксации не происходит. Подсчитывали живую и мертвую икру параллельно на живом и фиксированном материале. Горизонтальный лов икорной сеткой производился в одном и том же месте 2 раза: один раз в течение 5 и второй — в течение 10 мин.

Процент живых икринок в обоих случаях был одинаковым. Следовательно, увеличение времени лова не вызвало большей гибели икринок.

Все эти данные указывают на то, что процент мертвых икринок является результатом гибели их от естественных причин, вследствие чего этим показателем можно пользоваться для определения оптимальных условий, необходимых для выживания эмбрионов.

Таким образом, на основании процента живых икринок, содержащихся в пробе, можно судить о степени выживания эмбрионов на данной стадии развития при тех или иных условиях.

Аналогичные наблюдения проводились и над личинками. Зная сроки развития эмбрионов и личинок при данной температуре, можно было проследить за развитием каждой из генераций по количеству выживших эмбрионов и соответствующих им групп личинок в зависимости от их размера и роста. Сравнение производили на основании численного преобладания той или иной группы личинок по стадиям развития.

Определив возраст каждой группы в соответствии со стадиями развития, можно было установить время выклева этих личинок, а следовательно, и те условия, которые сопутствовали их выживанию и развитию эмбрионов.

Этим путем нами были выявлены определенные закономерности в распределении икринок и личинок в море.

Как уже указывалось выше, некоторые из полученных выводов опирались на экспериментальные исследования, в частности на определение оптимальных температур, при которых наблюдалось наибольшее выживание эмбрионов, и на определение скорости роста личинок.

ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРЕСТОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ ХАМСЫ И ОСОБЕННОСТИ ЕЕ СОСТАВА в 1952 и 1953 гг.

Прежде чем приступить к описанию эффективности нереста хамсы, следует охарактеризовать стадо производителей, участвовавших в нересте в 1952 и 1953 гг.

Как известно, азовская хамса является типично морской пелагической стайной рыбой, которая не может жить при температуре ниже 6°. лето хамса проводит в Азовском море, где нерестится и откармливается.

Весной (в апреле—мае) хамса ежегодно совершает миграции через Керченский пролив из Черного моря в Азовское, а осенью, с понижением температуры воды (в октябре—ноябре в зависимости от характера осеннего охлаждения) — обратно из Азовского моря в Черное.

Жизненный цикл хамсы короткий: на второе лето своей жизни, т. е. в возрасте одного года, хамса достигает половой зрелости и мечет икру. Основные промысловые возрасты: двух- и трехлетки. На четвертый год жизни обычно остаются единичные экземпляры, но у мощных поколений численность четырехлеток в стаде довольно заметна.

Хамса занимает видное место в общем круговороте органического вещества в Азовском море. Являясь, наряду с тюлькой, одним из основных

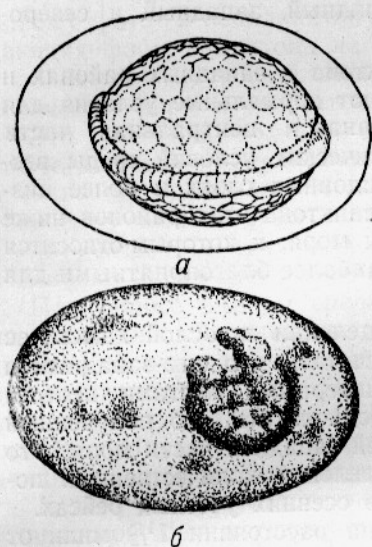


Рис. 2. Икринки на стадии не-
оформившегося эмбриона:
а—живая; б—отмирающая.

потребителей планктона, она, в свою очередь, представляет собой существенный компонент питания хищников (главным образом судака). Однако, принимая во внимание небольшое значение хищников, и в том числе судака, по отношению к общему запасу хамсы, влияние его на убыль хамсы незначительно.

Пополнение и остаток общего запаса

Запасы азовской хамсы подвержены резким колебаниям. Эти колебания бывают кратковременными, но амплитуда их может быть очень большой. Тип динамики численности азовской хамсы определяется быстрым темпом обновления стада, что обусловлено ранним созреванием и коротким жизненным циклом. Пополнение в составе нерестового стада хамсы состоит из одной возрастной группы — годовиков, созревающих одновременно. Значение пополнения отражено на кривых распределения хамсы по длине тела в период ее весенней миграции из Черного в Азовское море (рис. 3).

Анализ возрастного состава нерестового стада хамсы за время 1946—1952 гг. показывает, что пополнение составляет в среднем 52,3% от общей численности стада.

В большинстве случаев пополнение преобладает над остатком, и по этому признаку нерестовую популяцию хамсы можно отнести ко второму типу по определению, данному Г. Н. Монастырским. Однако В. Н. Майский предложил отнести хамсу к переходному типу нерестовой популяции, так как преобладание остатка в нерестовом стаде хамсы, по его мнению, бывает очень частым и заметным [11]. Значительные колебания пополнения должны быть обязательно учтены при оценке величины промыслового стада хамсы.

Общий запас азовской хамсы в 1952 и 1953 гг. был относительно слабым, в особенности в 1953 г. Основное значение в этот период имело поколение 1950 г., численность которого в 1953 г. уже значительно снизилась. Следующие два поколения (1951 и 1952 гг.) были маломощными, в связи с чем в 1953 г. запас оказался исключительно низким, что и отразилось на уловах.

Как уже указывалось (см. табл. 1), улов в 1953 г. составил 124% от улова 1932 г., а в 1952 г. — 175%, в то время как в 1951 г. улов достиг 245% (основу этого улова составило мощное поколение 1950 г., только что вступившее в промысловое стадо). Пополнение в 1952 г. было особенно низким за последние 5 лет (27,2%), что не могло не повлиять на уменьшение вылова в 1953 г.

Динамика пополнения и остатка в запасе хамсы за последние годы представлена также и на основании данных учетных осенних рейсов, проведенных Азчерпро.

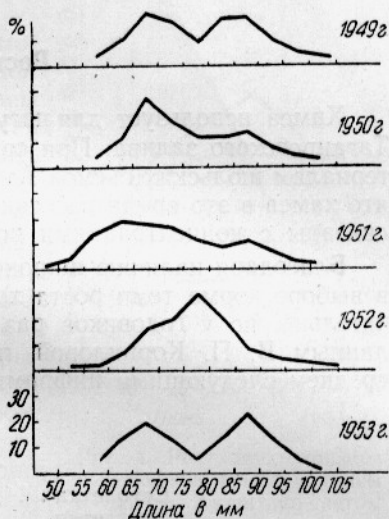


Рис. 3. Длина хамсы в период ее весенней миграции через Керченский пролив в 1949—1953 гг. (по данным В. П. Корниловой).

Годы	Запас в тыс. ц	
	молоди	крупной рыбы
1950	550	1260
1951	220	4000
1952	250	2250
1953	500	800

Запас хамсы в 1953 г. снизился почти в два раза по сравнению с 1952 г., а численность крупной хамсы, т. е. производителей, — почти в три раза.

Об уменьшении численности хамсы в 1953 г. по сравнению с 1952 г. свидетельствуют и промысловые уловы Мысовской МРС (в районе полуострова Казантип), полученные одним и тем же количеством ставных неводов (в ц):

	1952 г.	1953 г.
май	4225	1628
июнь	7572,14	257,23
июль	1017,5	75,0

Рост взрослой хамсы

Хамса использует для нагула все Азовское море и значительную часть Таганрогского залива. При сравнении карт распределения хамсы по материалам июльских съемок Азовского моря в 1952 и 1953 гг. установлено, что хамса в это время рассеяна по всему морю и отдельные скопления ее связаны с концентрациями кормовых организмов.

Благодаря наличию широкого ареала нагула и большой пластичности в выборе корма темп роста хамсы в разные годы меняется очень незначительно, но у годовиков различия в росте выражены сильнее. Так, по данным В. П. Корниловой, прирост длины и веса тела выражается в среднем следующими цифрами (1948—1952 гг.).

	длины тела в мм	веса в г
	Прирост	
Сеголетки	59,1	2,0
Двухлетки	22,0	3,6
Трехлетки	7,0	1,0

Наиболее интенсивный рост хамсы наблюдается в первое лето, но максимальное увеличение веса происходит на втором году жизни. На третьем году — темп роста и наращивание веса тела резко снижаются.

В течение нагульного периода хамса растет наиболее интенсивно в июне и июле. В осенних пробах часто средняя длина и вес тела хамсы снижаются. В. П. Корнилова объясняет это тем, что наиболее упитанная хамса уже прошла через пролив в Черное море, а в Азовском море продолжает нагул более тощая рыба [4, 5].

Наибольший рост всех возрастов хамсы наблюдался в 1952 и отчасти в 1949 и 1951 гг., а наихудший — в 1950 и 1953 гг. Таким образом, в 1953 г. были более неблагоприятные условия для роста хамсы, чем в 1952 г., о чем свидетельствуют также данные об упитанности хамсы, приведенные в табл. 2.

Средний вес хамсы по размерам в г
(по данным В. П. Корниловой)

Таблица 2

Год и месяц	Размеры хамсы в мм											
	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110
1952, август	1,6	2,0	2,5	3,2	4,7	5,5	6,3	6,7	7,8	8,7	9,1	
1953, август	1,3	1,7	2,2	2,7	3,7	4,7	5,5	6,3	7,0	7,8	8,4	

В другие месяцы наблюдались такие же соотношения между длиной хамсы и ее весом.

На основании данных о длине тела хамсы в период ее размножения можно было судить о биологической характеристике производителей, нерестовавших в районе наших наблюдений. Так, на рис. 4 показан рост годовиков и двухгодовиков хамсы за время с 1 июня по 20 июля 1952 г. Из этой кривой видно, что интенсивный вначале рост рыб с конца июня приостановился, а в дальнейшем даже снизился. Такое явление можно объяснить подходом на нерест группы производителей более мелких размеров, чем первая.

Условия нереста, плодовитость и порционность икрометания

Условия нереста хамсы в Азовском море очень неустойчивы, в связи с чем одной из приспособительных особенностей хамсы к сохранению своей численности является растянутый период нереста и порционность икрометания. Чугунова и Петрова [23] также отмечают, что порционность размножения делает его более успешным, так как случайная гибель одной выметанной порции икры компенсируется другими порциями. При порционном икрометании плодовитость рыб повышается по сравнению с рыбами тех же размеров с одновременным икрометанием. При постепенном выклев лучше обеспечивается питание личинок.

Азовская хамса по сравнению с черноморской, по этим же данным, обладает большей плодовитостью. Так, средняя плодовитость азовской хамсы длиной 9—10 см составляет 21 тыс. икринок, а черноморской той же длины — 18,6 тыс. икринок.

По данным В. П. Корниловой, средняя плодовитость азовской хамсы длиной 9—10 см в 1952—1953 гг. составляла 17,1—18,6 тыс. икринок, т. е. почти не отличалась от плодовитости черноморской. Время нагула в Азовском море короче, чем в Черном. В связи с этим Чугунова и Петрова считают, что вымет первой порции в Азовском море должен быть раньше и обильнее.

Первыми начинают икрометание старшие возрастные группы: двух- и трехгодовики. Пополнение вступает в нерест только в июне. В годы с ранней и теплой весной икрометание начинается в первой декаде мая и заканчивается в конце июля; в годы с затяжной и холодной весной нерест начинается не раньше начала июня и продолжается до конца августа.

В 1952 г. была холодная и затяжная весна, а в 1953 г. наоборот, — ранняя и теплая. В зависимости от этого нерест хамсы в 1952 г. в южной части Азовского моря начался в последней декаде мая и закончился в августе. Личинки появились лишь около 9 июня, что указывало на малоэффективное начало нереста.

Массовый нерест в 1953 г. наблюдался в первых числах июня. Хамса, составляющая пополнение, начала нерестовать во второй декаде июня, и в то время, когда она выметывала еще первую порцию, более старшие особи метали уже вторую порцию. Массовое выметывание второй порции происходило во второй половине июня. По данным В. П. Корниловой, вторая порция содержит значительно меньше икры; вес гонад в это время составляет до 16—20% от веса тела. Третья порция была выметана

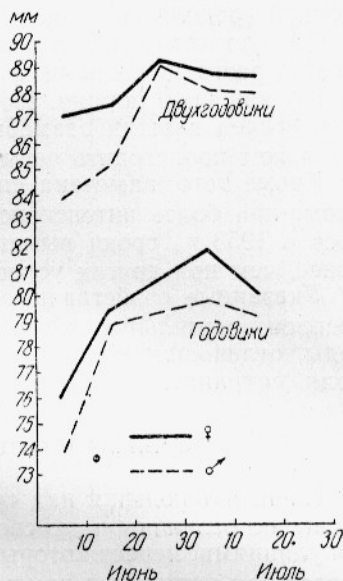


Рис. 4. Рост двухгодовиков и годовиков азовской хамсы в районе Казантипа летом 1952 г. (по данным Курицыной). Сплошная линия — самки, пунктир — самцы.

в начале второй половины июля. Эта порция содержит наименьшее количество икры.

В 1952 г. старшие особи начали выметывать первую порцию на 10—14 дней позже обычного. Вторая порция была выметана за время с 26 июня по 19 июля, а третья — с 19 июля по конец месяца. В конце июля массовый нерест в западной половине моря закончился, а в восточной продолжался еще в первой и второй декадах августа.

Следует отметить, что сроки вымета трех отдельных порций не являются разграниченными, а показывают только основные периоды вымета той или иной порции. По данным В. П. Корниловой и Г. Н. Курицыной, исследовавших размерный состав овоцитов у трехлеток, вымет икры может происходить четыре раза и более.

Кроме того, замечена еще одна особенность в сроках выметывания икры: при более интенсивном пропреве воды в июне, как это наблюдалось в 1953 г., сроки вымета каждой порции сокращались и наступали ранее, чем при других условиях.

Указанные свойства нерестового стада хамсы обеспечивают высокую воспроизводительную способность этой рыбы, позволяющую ей даже в годы, отличающиеся неблагоприятными условиями для выживания молоди, сохранять относительно высокую численность популяции.

Различия в составе популяций в 1952 и 1953 гг.

Наши наблюдения над составом производителей проводились над совершенно различными по своим биологическим свойствам и численностью популяциями, нерест которых происходил также в разных условиях. Так, нерестовая популяция хамсы в 1953 г., как уже указывалось, была значительно малочисленнее, чем в 1952 г.; в составе ее преобладали старшие возрастные группы (остаток); рост хамсы в этом году был значительно хуже, нерест происходил в более ранние сроки, чему соответствовали и сроки вымета отдельных порций, и т. д.

ИЗУЧЕНИЕ УСЛОВИЙ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ВЫЖИВАНИЕ ЭМБРИОНОВ АЗОВСКОЙ ХАМСЫ

В целях изучения наиболее благоприятных условий, необходимых молоди хамсы для наилучшего ее выживания, были проанализированы абиотические и биотические факторы в их непосредственной взаимосвязи.

Нами изучались условия солевого, температурного и газового режимов моря, механическое воздействие волнения моря, освещенность, обеспеченность личинок пищей на ранних стадиях развития, значение хищников и т. д.

Соленость

Азовская хамса находит благоприятные условия существования в границах солености от 9 до 19‰. Экспериментальные работы Т. Е. Морозовой и Н. М. Каракаш [13] показали, что азовская хамса может размножаться при колебаниях солености от 10 до 17‰.

В воде Керченского пролива и черноморской воде 70—75% вылупившихся личинок развивались нормально. Наиболее благоприятной для развития икры и вылупившихся личинок была соленость 11,7—11,9‰.

По данным Лещинской, для оплодотворения и развития икры азовской хамсы оптимальной является соленость от 14 до 19‰. Личинки в этих соленостях жили до резорбции желточного мешка. Таким образом, предполагаемое увеличение солености Азовского моря не ухудшит условий воспроизводства азовской хамсы. Этот вопрос рассмотрен в работе В. П. Корниловой [5]. Следует указать, что изменения современного солевого режима в южной части моря незначительны и не сказываются на

колебаниях численности отдельных поколений. Изменения солености регистрировались нами для того, чтобы определить направление течений вокруг полуострова Казантип, так как с изменением ветра на юго-восточные румбы наибольшее значение приобретало черноморское течение, приносящее с собой более соленые воды (рис. 5). Соленость при этом увеличивалась примерно на 0,5‰.

Учет направления течений был необходим в связи с определением дрейфа личинок.

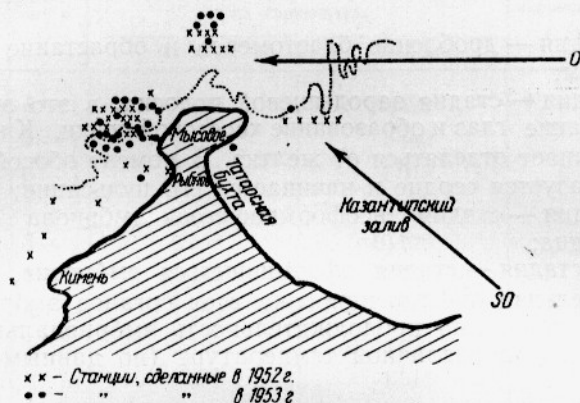


Рис. 5. Схематическая карта станций и направление ветра (обозначено стрелками), при котором увеличивалась соленость воды в районе Казантипа.

Различия в солености поверхностных, промежуточных и придонных слоев воды были незначительны вследствие относительно небольшой глубины (9—11 м) и перемешивания вод от дна до поверхности при сильных ветрах. Это обстоятельство также позволило не останавливаться в данной работе на солености и не считать ее решающим фактором, от которого зависит выживание молоди, поскольку существующие колебания солености соответствуют уровню развития хамсы. Только в случаях резкого и устойчивого изменения солевого режима может изменяться общая численность популяции хамсы.

Температурный фактор

Среди многих факторов, влияющих на развитие хамсы, особенно важное значение имеет температура, воздействие которой проявляется непосредственным или косвенным путем.

Еще А. Н. Смирнов [20] пришел к выводу, что высокая температура воды в июне 1935 г. оказала благоприятное влияние на выживаемость икры и личинок хамсы.

Воздействие температуры на развитие икры и личинок хамсы изучалось Т. Е. Морозовой [13]. Опыты показали, что понижение температуры воды вызывает резкое удлинение инкубационного периода. Если при температуре 22° развитие продолжалось 31—34 часа, то при 17° инкубационный период увеличивался до 57 часов, а при 15°—до 68 часов. При этом гибель икры и личинок достигала до 52%.

С. Г. Крыжановский, Н. Н. Дислер и Е. Н. Смирнова [7] придают большое значение влиянию пониженной температуры на развитие эмбриона. По их данным, эмбрионы окуня, обычно размножающегося при температуре 10—15°, помещенные в охлажденную до 3° воду и затем снова переведенные в нормальную, давали уродливые формы и гибли.

Т. И. Привольнев [18] отмечает, что в период формирования эмбрион проявляет особенно большую чувствительность к температуре. При понижении температуры гибель икры достигает 85%, а оставшиеся 10—

15% дают в большинстве случаев уродливые эмбрионы, развитие которых обычно не доходит до вылупления.

Мы сослались здесь лишь на незначительную часть всех работ, посвященных этому вопросу, но и их достаточно для того, чтобы считать необходимым рассматривать влияние температуры на выживаемость эмбрионов и личинок хамсы в первую очередь.

Для определения стадий развития хамсы мы пользовались классификацией Т. С. Рассы [19], по которой на этапе икринки различаются 4 стадии развития:

первая стадия — дробление бластомеров и обрастание желтка зародышевым слоем;

вторая стадия — стадия зародышевой полоски; в это время происходит формирование глаз и образование хвостовой почки. К концу этой стадии хвост начинает отделяться от желтка. В момент обособления хвостовой почки образуется сердце и начинается его пульсация;

третья стадия — стадия неоформившегося эмбриона после начала пульсации сердца;

четвертая стадия — стадия оформившегося эмбриона, когда происходит окончательная дифференцировка всех органов эмбриона.

В табл. 2а приведена продолжительность эмбрионального развития азовской хамсы при различной температуре (по данным Лещинской).

Т а б л и ц а 2а

Продолжительность эмбрионального развития хамсы в часах и минутах при различной температуре

Стадии	18°	20°	22°	24°	26°
первая	4.05	3.50	3.40	3.00	2.10
вторая	13.30	13.30	13.00	12.00	12.00
третья	30.00	28.00	27.00	26.00	24.00
четвертая	40.00	39.00	38.00	36.00	34.00
этап предличинки	110.00	107.00	101.00	95.00	80.00
личинки	120.00	115.00	110.00	108.00	95.00

Развитие икры и личинок азовской хамсы происходит при 18—26°, причем оптимальными условиями для оплодотворения и развития является температура воды от 22,5 до 24°. При этой температуре, указывает Лещинская, наблюдается наибольший процент выживших эмбрионов и личинок в экспериментальных условиях.

Нерест хамсы совершается в вечерние часы. В начале периода размножения икра откладывается раньше по времени суток, чем в середине и конце его. Так, в середине июня 1953 г. в 22 часа в пробе находилась икра, только что выметанная (в стадии дробления) и в стадии неоформившегося эмбриона. В первой половине июля в это время присутствовала икра лишь в третьей стадии, а в стадии дробления икра встречалась в пробах, взятых около 1 и 3 часов ночи. Однако эти данные основаны на отдельных наблюдениях и являются пока ориентировочными.

По вопросу о характере распределения икринок в толще воды мнения расходятся. А. Н. Смирнов [21] и С. С. Елизарова [3] находят, что в верхних слоях встречается наибольшее количество икринок, а Маятский, наоборот, говорит о приуроченности наибольшего количества икринок к горизонту в 5 м. Наши наблюдения показали, что распределение икринок в толще воды зависит от многих факторов, в том числе от силы и направления ветра и стадии развития. В штилевую погоду нерест протекает интенсивнее в верхних слоях воды. В связи с этим распределяются и икринки: в тихую погоду их больше в поверхностных слоях воды, а при волнении в 3—4 балла — в нижних.

Данные о распределении икринок и личинок хамсы в толще воды по результатам исследований 1952 г. приведены в табл. 3.

Таблица 3

Вертикальное распределение икринок хамсы в зависимости от ветра
(по данным Доманевского)

Номер станции	Дата лова (1952.)	Волнение в баллах	Количество икринок за 10 мин. лова на горизонтах		Отношение количества икринок в верхнем горизонте к количеству икринок в нижнем в %
			0—1 м	5—6 м	
4	4/VI	0—1	7 520	2 420	31,5
5	4/VI	0—1	2 224	1 440	64,8
6	4/VI	0—1	2 700	1 040	38,7
18	16/VI	5—7	972	4 432	444,0
19	16/VI	3—4	9 968	10 128	101,0
20	16/VI	1—2	12 484	8 260	66,0
38	14/VII	4	1 060	2 884	274,0
39	14/VII	4	2 108	4 270	202,0
40	14/VII	4	532	1 316	248,0

Л. Н. Доманевский отмечает, что особенно показательным было различие в распределении количества икринок на станции № 18, которая была сделана при сильном волнении, и на станции № 20, расположенной в относительно затишной зоне за полуостровом. На первой станции икры оказалось больше в нижних слоях воды, чем в верхних, а на второй — наоборот. Отсюда можно сделать вывод, что в тихую погоду икрометание происходит интенсивнее в верхних горизонтах, а в ветреную (волнение до 4—5 баллов) — в более глубоких слоях воды. При сильном и продолжительном действии ветров одного направления интенсивность икрометания резко падает.

Возможно, что это связано также и с понижением температуры, которое всегда наблюдается в этих случаях. Снижение температуры может вызвать гибель эмбрионов и задержку нереста. С наступлением затишья и прогрева вод количество икринок и планктонных организмов резко увеличивается.

В 1953 г. также можно было проследить зависимость распределения живых икринок и интенсивности нереста от состояния моря, силы и направления ветра (табл. 4).

Из приведенных данных видно, что при устойчивых слабых ветрах (9/VI) наибольшее количество икринок наблюдалось в поверхностных слоях. На глубине 4—5 м икринок было в два раза меньше, но выживаемость была одинаковой. На следующий день (10/VI) при 4-балльном ветре количество икринок в поверхностном слое почти в два раза уменьшилось. В следующий период устойчивых слабых ветров (19/VI) снова икринки хамсы распределялись более или менее равномерно в поверхностном и промежуточном слоях воды.

Зависимость распределения икринок от волнения подтверждается также еще и следующим наблюдением: на двух станциях, сделанных 27 июня 1953 г., как и в 1952 г., в затишной зоне, икринки распределялись равномерно, а в районе к северу от полуострова, где еще не утихло волнение после шторма, в поверхностных слоях икринок было в три раза меньше, чем на глубине 4—5 м. Живых икринок на поверхности также было значительно меньше, что могло зависеть от слишком высокой температуры, наблюдавшейся в это время.

Таблица 4

**Распределение икринок (на этапе формирования зародыша)
и личинок в июне 1953 г.**

(Горизонтальный лов производился икряной сетью
в течение 10 мин. во второй половине дня)

Дата исследо- вания	9/VI		10/VI		19/VI	27/VI			
Горизонт лова в м	0	4—5	0	4—5	0	0*	4—5*	0**	4—5**
Сила и на- правление ветра	Слабые перемены ветра		4 балла		1—2 балла	Штиль после сильного норд-оста			
Количество икринок (в тыс. шт.)	7,4	3,9	4,2	13,1	12,9	6,5	7,7	3,6	10
% живых икринок	37,0	38,3	38,5	65,6	65,0	65,7	66,6	13,8	51
Количество личинок	54	24	72	88	490	1352	4440	292	360
Температу- ра воды в °	23,3	23,3	24,1	24,4	24,3	24,7	23,6	26,5	24,4
Содержа- ние O ₂ . .	5,8	6,2	—	5,1	6,3	—	—	8,1	6,7

*) К западу от полуострова.

**) К северу от полуострова.

На более ранних стадиях развития, т. е. в период обрастания желтка зародышевым слоем (9—12 часов утра), икринки больше сосредоточены в поверхностных слоях, чем в промежуточных (табл. 5). Однако живых икринок, так же как и личинок, на этой стадии развития бывает больше на глубине 4—5 м, чем на поверхности. Ко второй половине дня процент живых икринок относительно возрастает, так как гибель зародышей на более ранних стадиях развития происходит значительно сильнее, чем на последующих. К моменту выклева зародыша из оболочки икри-

Таблица 5

**Распределение и количество личинок и икринок на стадии обрастания
желтка зародышевым слоем (1953 г.)**

Дата исследования	8/VI		16/VI		17/VI		17/VI		2/VII		6/VII	
Горизонт в м	0	4—5	0	4—5	0*	4—5*	0**	4—5**	0	4—5	0	4—5
Сила и направление ветра	Слабые переменные ветры											
Количество икринок в тыс. штук	35,0	27,0	28,3	17,3	57,5	26,1	29,5	5,2	0,6	1,4	0,5	7,6
% живых икринок . . .	1,2	3,6	8,7	41,5	1,0	18,9	20,0	29,0	0,7	1,2	0	0,9
Количество личинок .	575	3000	272	1608	40	1600	144	532	588	345	28	104
Температура воды в °	21	21	23,5	23,6	23,4	22,8	24,4	24,4	22,6	22,8	24,0	23,6
Содержание O ₂	5,7	5,7	5,3	6,3	5,9	6,2			5,9	5,8	5,2	5,5

*) К северу от полуострова.

**) К западу от полуострова.

нок остается около 20—25% от всей икры, пойманной в утренние часы. В 1952 г., по подсчетам Л. Доманевского, их оставалось около 10%.

Эти показатели не являются постоянными на протяжении всего периода развития, и их различия должны показать, какие условия являются наиболее благоприятными для наибольшего выживания эмбрионов.

Обобщение всех материалов показало, что между изменениями температурного режима и количеством живых эмбрионов наблюдается определенная зависимость. На рис. 6 показано схематическое распределение живых и мертвых икринок на разных стадиях развития (в разные часы суток) и при разных температурных условиях на поверхности моря и в толще воды.

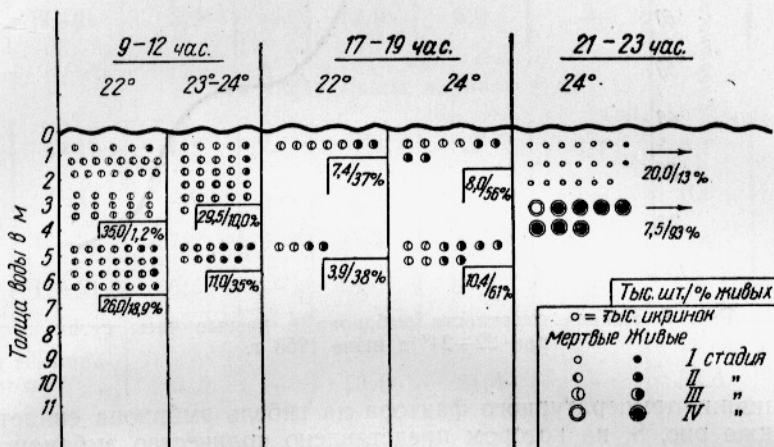


Рис. 6. Распределение живых и мертвых икринок хамсы (на разных этапах развития) в середине июня 1953 г. по глубинам.

В схеме приводятся лишь те пробы, которые были взяты при температуре 22—24°, так как им соответствует наибольший процент живых эмбрионов. Общая же амплитуда температурного уровня, при котором возможно развитие хамсы, равняется 15—26°.

Р. М. Павловская [16] также указывает, что и для черноморской хамсы наиболее благоприятна для развития и выживания икры температура воды 20—24°.

Однако и в пределах 22—24° наблюдаются закономерные изменения количества живых эмбрионов в зависимости от большего или меньшего прогрева вод, что и убеждает нас в существовании непосредственной связи между этими факторами. Эта связь понимается как приспособление хамсы в своем развитии к определенному температурному уровню.

Из схемы, приведенной на рис. 6, видно, что: 1) при меньшей температуре на одной и той же стадии развития процент живых икринок в несколько раз меньше, чем при температуре 23—24°, 2) на второй стадии развития количество икринок больше, чем в последующие часы, но процент живых меньше, 3) в толще воды живых икринок больше, чем на поверхности.

На основании полученных данных была составлена кривая выживаемости эмбрионов по стадиям развития в течение суток при оптимальной температуре 23—24° (рис. 7).

Как видно из этой кривой, на ранних стадиях процент гибели икринок весьма значителен и к переходу на стадию гастрюляции он снова несколько повышается. На третьей стадии гибель эмбриона резко уменьшается и перед выклевом из оболочки доходит до 10—12%. Эти данные

показывают отношение эмбриона на разных стадиях развития к наиболее благоприятной для выживания икринок температуре.

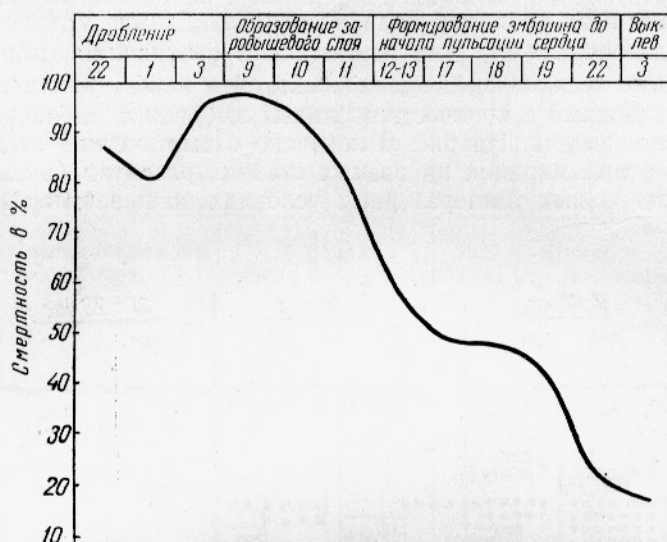


Рис. 7. Кривая смертности эмбриона в разные часы суток при 22—24° в июне 1953 г.

О влиянии температурного фактора на гибель эмбриона свидетельствует также рис. 8, на котором представлено количество эмбрионов, погибших на стадиях гастрюляции и формирования при разных температурных условиях, встречавшихся в период наблюдений в 1953 г. На этой кривой видна прямая зависимость между температурой и процентом погибших икринок. Однако при температуре 25—26° количество живых икринок уже резко уменьшается. Эти данные, полученные непосредственно в море, подтверждают выводы экспериментальных работ о наиболее благоприятных температурных условиях, необходимых для развития эмбриона хамсы.

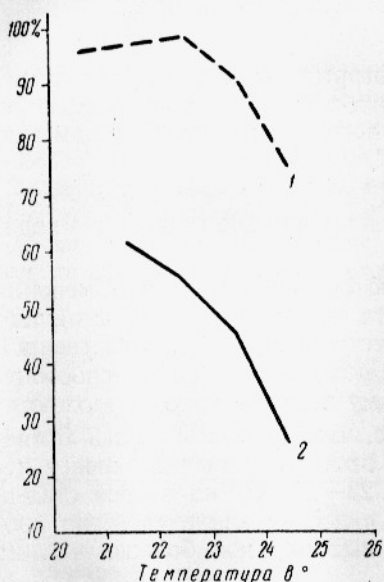


Рис. 8. Количество погибшей икры при разной температуре на отдельных стадиях развития хамсы: 1—гастрюляции; 2—формирования эмбрионов.

Разгар нереста в 1953 г. происходил в середине июня. Об этом свидетельствует наибольшее количество икринок, выметанных в период второй — четвертой пятидневок июня (табл. 6).

Как видно из данных, приведенных в табл. 6, выживаемость эмбрионов при разных температурных условиях во второй и четвертой пятидневках июня и примерно при одних и тех же количествах выметанных икринок значительно выше при более высокой температуре.

Таким образом, степень прогрева вод определяет интенсивность, сроки и эффективность нереста. Обычно нерест начинается при температу-

Таблица 6

Среднее количество икринок в тыс. шт. при 10-минутном
лове икрной сетью

Горизонт в м	Часы лова	Пятидневки июня				Пятидневки июля		
		2	3	4	6	1	2	3
0—1	9—12	35,0	—	37,7	—	0,6	0,5	—
4—5	9—12	27,0	—	26,1	—	1,4	7,6	—
0—1	17—21	7,4	4,2	13,1	5,0	5,1	2,6	—
4—5	17—21	3,9	—	12,9	9,2	—	—	0,1

В том числе живых икринок в %

0—1	9—12	1,2	—	9,9	—	0,7	0,0	—
4—5	9—12	3,6	—	18,9	—	1,2	0,9	—
0—1	17—21	37,2	38,3	65,5	40,3	44,3	58,0	—
4—5	17—21	38,6	—	65,0	58,7	—	—	66,0
Средняя температура воды в° .		21,0	—	23,6	— 24,4	—	22,6	24,0

ре воды 15°, но тогда в уловах икорной сети довольно долгое время совершенно отсутствуют предличинки и личинки. Это объясняется наличием низких температур, при которых развивается минимальное количество эмбрионов, возможно неоплодотворенных (как указывал С. Г. Крыжановский) и быстро гибнущих. Нерест в этот период не дает никаких результатов. Так было в 1952 г. до 2-й пятидневки июня. В 1953 г. в это время уже происходил разгар нереста.

Значение газового режима

Температура воды имеет решающее значение в начале нереста, но в дальнейшем, когда она уже достигает оптимального уровня, относительно большее влияние на выживаемость эмбрионов оказывает содержание кислорода в воде.

Содержание и распределение кислорода в воде Азовского моря является результатом взаимодействия ряда различных факторов. Поэтому содержание кислорода в воде Азовского моря относится к числу наиболее изменчивых гидрологических элементов. По данным Е. Г. Виноградовой, содержание кислорода колеблется от высоких степеней пересыщения до следов (или даже полностью отсутствует). Вертикальное распределение кислорода бывает довольно равномерным или характеризуется резко выраженной стратификацией, особенно в летний период во время цветения фитопланктона.

Ф. Д. Мордухай-Болтовский [12] отмечает, что, несмотря на крайнюю мелководность моря и сильные ветровые перемешивания вод, газовый режим его крайне неблагоприятен. Каждый шторм свыше 6—7 баллов насыщает кислородом толщу воды, но в летние месяцы потребление кислорода происходит так быстро и энергично, что через несколько дней после шторма кислород в придонных слоях воды вновь исчезает. В это же время у поверхности благодаря цветению фитопланктона может быть большое пересыщение воды кислородом.

Влияние цветения на газовый режим моря может быть различным в зависимости от гидрометеорологической обстановки, которая является наиболее важным фактором по отношению к кислородному режиму моря. Установлено отсутствие связи между донским (и вообще речным) стоком, фитопланктоном и кислородным режимом. Нет также связи между стоком и интенсивностью заморов.

Кислородный режим непосредственно связан с ветровым режимом. Так, Е. Г. Виноградова приводит следующие данные о силе ветра в баллах над Азовским морем в июле 1952 и 1953 гг. (в % от общего числа наблюдений):

Год	Баллы		
	0—1—2	3—4	и выше
1952	38	60	
1953	26	74	

По ее же данным, самые низкие величины насыщения кислорода в поверхностных слоях воды Азовского моря наблюдались в летний период 1952 г.

Ниже приведены данные о числе случаев насыщения кислородом воды Азовского моря (в %).

Насыщение кислородом	1951	1952	1953
150—120	42	7	2
120—100	37	18	36
100—90	21	75	62

Согласно нашим данным, содержание кислорода в воде в 1953 г. также было выше, чем в 1952 г., причем глубинные слои (4—5 м) в большинстве случаев были более богаты кислородом, чем поверхностные. В этих же слоях наблюдалось относительно большее количество личинок и живых эмбрионов.

С. Г. Крыжановский [7] указывает, что яйца всех пелагических рыб обычно лишены пигмента и при недостатке кислорода они погибают значительно раньше, чем демерсальные яйца. Икринки хамсы прозрачны и также лишены пигмента, что указывает на хорошие условия дыхания и на небольшую потребность в кислороде. Однако в море находится громадное количество эмбрионов, которые для своего развития наряду с другими организмами нуждаются в кислороде. Таким образом, общая потребность в кислороде значительна и происходящие колебания в содержании растворенного кислорода отражаются на выживании эмбрионов. Так, при одной и той же температуре в слоях с повышенным содержанием кислорода количество живых эмбрионов или личинок было наибольшим.

Наибольшее количество живых эмбрионов и личинок обычно наблюдалось в период интенсивного прогрева вод после продолжительной и сильной ветровой деятельности, обогащающей кислородом все слои воды. В 1953 г. такими периодами оказались 30 мая—2 июня, 9—12, 23 и 25—27 июня. Эти даты характеризовались наибольшим количеством выжившей молоди.

О влиянии света на выживание эмбрионов

А. С. Лещинская [8] считает, что отход икринок бывает наибольшим в яркую солнечную погоду. Наоборот, в пасмурную погоду выживаемость эмбрионов повышается.

Наши наблюдения над развитием эмбрионов хамсы в море этого не подтвердили. В ярко освещенные дни наблюдались случаи как большого, так и слабого отхода икринок. Однако, если прогрев воды, усиленный

ярким солнечным освещением, превышал оптимальные для развития хамсы температуры, т. е. достигал 26°, то отход икринок увеличивался.

Работами Л. Н. Доманевского, проведенными в 1952 г., также не было установлено прямой зависимости между интенсивностью солнечного освещения и количеством выживших икринок. По его данным, как в пасмурные, так и в солнечные дни отход икринок при неблагоприятных условиях был одинаково высоким. Выводы, к которым пришла А. С. Лещинская, о большей гибели эмбрионов хамсы на солнечном свете, не подтверждаются при более детальном анализе приведенных автором данных. Так, зависимость между процентом живых икринок и облачной погодой не установлена. Снижение процента живой икры в середине июля связано с тем, что нерест в это время уже заканчивался. Это обстоятельство подтверждается тем, что в облачные дни конца июля выживаемость эмбрионов не повышалась. Разгар же нереста происходил в июне, когда и решалась судьба поколения. Однако аналогичных наблюдений А. С. Лещинской в это время не производилось. Кроме того, материал собирался в полузакрытой бухте, где отсутствие волнения способствовало повышению процента живых икринок. Следовательно, на основании этого материала нельзя было судить о районе в целом.

В то же время известно, что развитие икры лососевых, происходящее в грунте, проходит лучше в условиях темноты. На развитие их икры свет оказывает тормозящее влияние. Наоборот, пелагическая икра успешнее развивается на свету и затемнение влечет за собой задержку в ее развитии [22].

Сравнение численности живых эмбрионов в 1952 и 1953 гг.

На основании проведенных наблюдений установлено, что в 1953 г. процент выживших эмбрионов был значительно выше, чем в 1952 г. Этим также объясняется, что относительное количество икринок на единицу лова в 1953 г. обычно было больше, чем в 1952 г., несмотря на то, что численность производителей, а следовательно, и фактически выметанной икры в 1952 г. было в 4 раза больше.

В табл. 7 приведены сравнительные данные о количестве выметанных и живых икринок в 1952 и 1953 гг.

Таблица 7

Среднее количество икринок за 10-минутный лов икройной сетью в течение всего периода наблюдений

Часы лова	Горизонт лова в м	Количество икринок в тыс. штук			
		1952 г.	1953 г.	в том числе живых в %	
				1952 г.	1953 г.
9—12	0—1	6,1	15,8	15,9	
9—12	5—4	5,3	13,0	24,3	11,0
17—20	0—5	2,0	8,2	28,0	52,0
21—22	0—1	—	5,2	—	62,0
Итого . . .		5,5	10,4	22,7	38,5

Значение биотических факторов в выживании эмбрионов и личинок хамсы

При учете условий, которыми определялась величина выживания эмбрионов, рассматривались лишь абиотические факторы, имеющие основное значение. Роль биотических факторов в гибели эмбрионов азовской хамсы, по-видимому, невелика. В основных местах нереста, т. е. в цент-

ральной, западной и южной частях Азовского моря, где преобладают икринки хамсы, другими рыбами они почти не потребляются.

Наоборот, личинками питается взрослая хамса в количестве прямо пропорциональном их численности. В годы наибольшей численности личинок (1950) количество их в желудках взрослой хамсы, по данным В. П. Корниловой [5], достигало 56%, но, несмотря на это, поколение 1950 г. было весьма обильным и в течение трех лет занимало преобладающее место в уловах (до четырехлетнего возраста включительно).

В Черном море врагами личинок хамсы являются многочисленные сакитта и медузы, отсутствующие в Азовском море. Таким образом, у молоди хамсы в Азовском море нет большого количества врагов.

Но для выживания личинок имеют большое значение характер развития кормовых организмов на этапе перехода личинок на активное питание и пищевые отношения с другими потребителями этих организмов.

ПИЩЕВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ЛИЧИНОК АЗОВСКОЙ ХАМСЫ И СТЕПЕНЬ ИХ ВЫЖИВАНИЯ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ КОРМОВЫХ УСЛОВИЯХ

Определение возраста и роста личинок

Для того чтобы определить потребность питания личинок различными организмами, а также определить, насколько велика выживаемость этих личинок по отношению к численности эмбрионов, необходимо знать их размер и возраст. Мы следили за увеличением длины преобладающего количества личинок по дням и на основании этих данных могли определить их темп роста до того периода, пока они еще улавливаются икорной сетью или рингтралом (113 см в диаметре).

В связи с ночными миграциями ихтиопланктона к поверхности горизонтальный лов сетью и рингтралом, проведенный с наступлением темноты, позволил получить богатые и разнообразные материалы.

Личинки ловились более крупные в сравнении с теми, которые попадались днем. Дальнейший рост молоди уже наблюдался на мальках в 1953 г., попадавших в ставной невод в большом количестве. Ежедневные измерения позволили узнать скорость роста этих мальков в течение основного периода нагула.

Можно было также определить отдельные биологические группы хамсы, народившейся в разное время и различавшейся между собой средней длиной. По динамике средних уловов ставного невода и по проценту содержания в улове молоди можно было сравнивать относительную численность мальков по аналогичным уловам других лет.

Для определения возраста личинок В. П. Корниловой [5] были поставлены опыты по инкубации икринок и по выращиванию предличинок и личинок на экспериментальной базе. Температурные условия опытов примерно соответствовали прогреву морских вод в период наблюдений.

Развитие личинок удалось довести лишь до 7-дневного возраста, так как экспериментальная база была недостаточно оборудована и выращивать личинки в этих условиях было крайне трудно.

Перед тем как перейти к характеристике роста личинок, необходимо указать разницу в распределении и количестве личинок, которая наблюдалась в Азовском море в 1952 и 1953 гг. (табл. 8).

Как видно из данных, приведенных в табл. 8, количество личинок хамсы, наблюдавшееся в 1953 г., во много раз превышало количество личинок хамсы в 1952 г. Кроме того, в 1953 г. было отмечено и значительно большее количество живых эмбрионов по сравнению с 1952 г. Однако соотношение между количеством выживших эмбрионов и личинок по годам не равноценно: количество личинок в 1953 г. значительно

Таблица 8

Среднее количество личинок хамсы в июне и июле 1952 и 1953 гг.
в районе полуострова Казантип

Год	Горизонт лова в м	Часы лова	Июнь					Июль				Всего в среднем
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	
1952	0—1	9—13	0	172	0	10	—	—	—	11	0	32,0
	5—4	9—13	0	45	0	0	—	—	—	57	7	18,0
	0—1	17—19	—	2	—	0	—	—	0	0	0	0,5
	5—4	17—19	—	5	—	0	—	—	3	7	0	4,0
Итого												15
1953	0—1	9—13	—	600	—	150	—	600	30	—	—	345
	5—4	9—13	—	3000	—	1230	—	300	100	—	—	1157
	0—1	17—19	—	600	—	1650	600	1350	500	140	—	805
	5—4	17—19	—	20	—	640	2380	—	700	140	—	776
Итого												775

превышает количество личинок в 1952 г., в то время как живых эмбрионов в 1953 г. было лишь в два раза больше, чем в 1952 г.

Это несоответствие в показателях, по-видимому, следует отнести за счет различия в факторах, определяющих численность эмбрионов и личинок, а также и за счет некоторых методических погрешностей, которых нельзя было избежать в первый год наблюдений.

В работе также рассматривались данные о встречаемости личинок по размерам и по плотности распределения в различное время их жизни. На основании этих показателей было определено число основных генераций личинок хамсы в 1953 г. и темп их роста (в 1952 г. не было достаточного материала для такого сравнения вследствие малочисленности личинок).

На основании экспериментальных данных установлено, что в начале развития предличинка и личинка увеличиваются в длине примерно на 1 мм в сутки. Аналогичные изменения можно было проследить и в естественных условиях. Сборы от 8—10 июня и 2—3 июля показали, что средний размер личинок одной и той же генерации также увеличивался в день на 1 мм. Исходя из этого расчета, можно было определить возраст личинок в днях. Время рождения каждой группы было датировано несколькими днями вследствие того, что в пробах обычно встречались личинки (и предличинки) длиной от 2 до 5 мм, особенно в разгар нереста, что указывало на массовое выживание личинок в течение нескольких дней, характеризовавшихся одинаковыми оптимальными условиями для их развития.

В течение полутора месяцев можно было проследить наличие нескольких генераций, из которых три были особенно многочисленными. Возможно, что впоследствии они и образуют отдельные биологические группы, подбирающиеся по размерам и другим качественным признакам.

Уверенность в том, что преобладающие группы личинок являются относительно устойчивыми по своей численности подкрепляется следующими данными: 1) один и тот же размерный состав и относительная численность личинок отмечались как на поверхности, так и в толще воды в любое время суток, 2) один и тот же размерный состав личинок (и

предличинок) наблюдался одновременно к северу и к западу, от полуострова, что указывает на равномерность распределения личинок в спокойную погоду на большом расстоянии, независимо от характера и направления течений.

Первая генерация личинок народилась в первых числах июня (при температуре воды 19—20°). В течение трех дней эти личинки постепенно увеличивались в размерах, что заставляет причислить их к одной и той же группе. Отсутствие среди них более мелких личинок указывало на то, что результаты нереста последующих дней были отрицательными, несмотря на то, что икра выметывалась ежедневно.

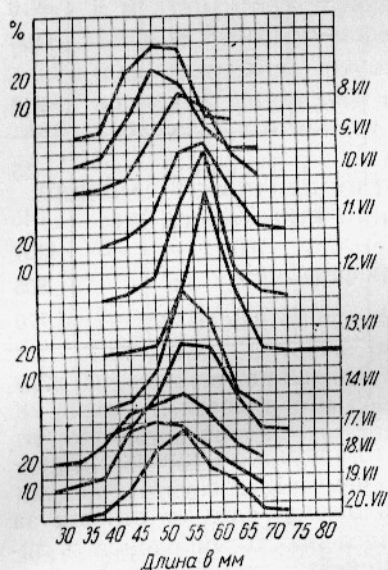


Рис. 9. Длина молоди хамсы в уловах ставного невода в июле 1953 г. (по данным В. П. Корниловой).

Начиная с первых чисел июля наименьшие размеры предличинок и личинок перестали попадаться в пробах в большом количестве. Очевидно, в этот период нерест хамсы стал уже затухать.

В икорную сеть и рингтрал попадала молодь, размеры которой не превышали 30—35 мм. Более крупные экземпляры ловились очень редко. Дальнейшие наблюдения за ростом молоди производились по прилову ее в ставных неводах, куда она стала попадать с последних чисел июня. С 8 июля прилов молоди уже составлял несколько центнеров за срезку, в то время как в 1952 г. прилова молоди не было совсем, что также указывает на разницу в численности популяций 1952 и 1953 года рождения. Результаты ежедневных измерений молоди хамсы показаны на рис. 9.

За 6 дней (с 8 по 13 июля) сеголетки выросли на 8,7 мм, т. е. увеличивались в среднем на 1—1,5 мм в день.

Сопоставляя все имеющиеся данные о росте личинок и мальков, можно было сделать вывод, что в конце первой декады июля в Казант-типскую бухту начали подходить в массовых количествах сеголетки раннего нереста длиной в среднем от 40 до 60 мм, народившиеся в первых числах июня. В дальнейшем по изменению средней длины тела сеголетков можно было судить и о подходе следующих генераций. В двадцатых числах июля появилась наиболее многочисленная генерация, выклюнувшаяся в последней пятидневке июня из первой и второй порции икры. По материалам комплексной июльской съемки

В дальнейшем первая генерация встретила в вечернем лове 17 июня с новой, более молодой генерацией. Доказательством того, что первая генерация была самой старшей для данного периода, является отсутствие в данной пробе более крупных личинок, тогда как в последующих сборах такие личинки уже имелись. Более длинные личинки первой генерации (30—32 мм) наблюдались также в лове от 3 июля.

Следующая устойчивая генерация относилась к периоду 9—12 июня. Ее развитие происходило уже при более высокой температуре воды (23—24°). Дальнейшую ее судьбу можно было проследить 26 июня, 3, 6 и 10 июля.

Наиболее сильная генерация появилась в конце июня. Преобладание ее над другими генерациями легко обнаруживалось до конца наблюде-

Азовского моря оказалось, что эта генерация составила свыше 50% от общего числа выловленных сеголетков.

Существует мнение, что наибольший процент нормально развивающейся икры получается от первой порции, а икра третьей порции обладает меньшей жизненной стойкостью и погибает в большем количестве, чем от первых двух порций. Проведенные нами наблюдения показали, что наибольшие по численности генерации явились в результате вымета первой порции пополнения и второй порции остатка промыслового стада хамсы, т. е. в тот период, когда наступили оптимальные условия для развития эмбрионов.

Осенний учетный рейс показал, что основная масса молоди хамсы достигла к сентябрю — октябрю, т. е. к моменту ухода из Азовского моря, в среднем 56,0 мм длины. Если сравнить характер роста молоди за отдельные годы, то окажется, что рост ее в 1953 г. был наихудшим, а численность ее (по данным учетного рейса) наибольшей при малой величине запаса производителей, т. е. крупной хамсы (табл. 9).

Таблица 9

Средний размер молоди и относительный запас крупной и мелкой хамсы
(данные АзЧерНИРО)

Годы	Запас в тыс. и		Средний размер молоди на 1 сентября в мм
	крупная	молодь	
1946	550	560	—
1947	3490	410	61,1
1948	1900	600	58,0
1949	1900	1400	63,0
1950	260	550	56,0
1951	4000	220	62,0
1952	2250	250	61,5
1953	800	500	54,5

Плохим ростом и наибольшей численностью отличалась молодь в 1950 и в 1948 гг. Исключение составляет мощное пополнение 1949 г., однако судьба его не ясна. Исчезновение его из промыслового стада, как указывалось, объясняется, по-видимому, суровыми условиями первой зимовки.

Данные учетного осеннего рейса в 1952 и 1953 гг. полностью подтвердили наши выводы об относительной численности поколений этих лет, полученные в результате наблюдений, проведенных в районе полуострова Казантипа. По количеству личинок урожай 1953 г. был во много раз выше, чем в 1952 г., но запас молоди в 1953 г. был выше лишь в два раза (см. табл. 8 и 9); методически оба вида учета не могут претендовать на достаточную точность количественных отношений в популяции хамсы в Азовском море. Кроме того, в 1953 г. молодь начала слишком рано выходить из Азовского моря и не могла быть полностью учтена во время осеннего рейса.

Характеристика роста рыб в популяции не может рассматриваться без оценки кормовой базы, обеспечивающей ее выживание и рост на ранних стадиях развития и в течение первого лета. Этот вопрос освещается в следующем разделе.

Пищевая обеспеченность личинок азовской хамсы при переходе на активное питание

Переход к активному питанию является одним из решающих этапов в жизни личинок, в течение которого наблюдается их наибольшая смертность. Принято считать, что эта причина во всех случаях определяет численность урожая молоди. Основанием для этого служили как экспериментальные исследования, так и наблюдения в природе. Н. А. Гербильский в 1954 г. отмечал, что этап перехода на активное питание связан с быстрым и резким изменением функции пищеварительной системы и что главной причиной высокой смертности личинок в этот период является несоответствие имеющегося корма требованиям личинок. Установлено, что от своевременности развития кормовых объектов зависит численность поколения дунайской сельди [2], а от плотности распределения зоопланктона в полойной системе — численность полупроходных карповых в Волжской дельте. Своевременность развития и плотность кормового зоопланктона определяет также численность са-лаки в Балтийском море.

Таким образом, и в природных условиях выживание личинок на критическом этапе зависит от доступности и усвояемости корма. В свою очередь, это связано с временем массового развития молодых и взрослых форм кормового планктона, меняющегося в соответствии с ходом прогрева вод и сезонных явлений.

Однако многие вопросы пищевой обеспеченности народившихся популяций до сих пор еще остаются неясными.

В этой работе мы пытаемся выяснить вопросы питания личинок азовской хамсы и его соответствия величине и составу планктона в разных условиях развития (в 1952 и 1953 гг.). Полученные нами данные по характеристике планктона в районе Казантипа сравнивались с данными А. Н. Новожиловой и Г. К. Пицыка, которые обрабатывали сборы по фито- и зоопланктону всего Азовского моря за эти годы.

Мы производили сбор фито- и зоопланктона наряду со сбором личинок, рост и питание которых изучались в течение двух лет наблюдения. Так как в кишечнике личинок фитопланктон встречался в не-

Таблица 10

Титр зоопланктона в Русской бухте в июне—июле 1953 г.

Организмы	Июнь					Июль			
	5	8	16	17 вечер	26 ночь	2	6	10 вечер	13
Науплиусы и копепо- дитные стадии . . .	172,3	280,6	279,1	347,6	165,9	438,6	453,4	240,5	222,9
Ac. clausi	322,5	637,7	303,2	208,2	444,9	913,7	874,1	203,8	125,2
Ac. latisetosa	8,4	4,3	6,5	6,1	291,8	263,4	202,7	54,9	4,1
Centropages kroyeri . .	11,3	15,3	16,9	18,0	90,8	81,65	143,3	91,1	38,9
Calanipeda a. d. . . .	16,7	49,4	46,4	278,8	320,6	1,1	2,3	0,5	—
Mollusca larvae	81,1	24,5	94,9	14,8	12,1	15,6	18,3	5,0	3,7
Synchaeta sp.	1,5	2,0	1,0	0,6	0,6	—	—	—	0,3
Nauplii Balanus	154,1	27,5	10,9	21,6	—	9,8	16,9	3,0	13,5
Cladocera	0,07	1,7	29,8	5,0	—	—	—	—	—
Polychaeta larvae . . .	—	0,1	0,1	0,5	0,3	—	0,02	0,1	0,02
Tintinninoidea	0,02	0,07	1,0	2,7	1,2	0,3	0,3	0,6	—
Varia	3,5	2,2	4,0	5,3	4,2	12,0	12,3	5,7	56,4
Итого	771,5	996,0	793,8	909,1	1343,9	1736,15	1723,62	605,1	410,3

значительных количествах, то мы ограничились лишь общими суждениями о значении и величине биомассы фитопланктона на протяжении всего сезона по данным Г. К. Пицыка. Указание Д. Н. Лонгвинович и В. А. Фельдман [9] об отсутствии фитопланктона в кишечнике тюльки также послужило нам основанием считать, что фитопланктон не характерен в рационе личинок тюльки и хамсы.

Сбор и обработка материалов по зоопланктону производились по методике, принятой во ВНИРО¹.

Характеристика видового состава зоопланктона и изменение его биомассы в 1952 и 1953 гг. приведены в табл. 10 и 11. Таблица 11

Титр зоопланктона в Русской бухте (Казантип) в июне—июле 1952 г.

Организмы	Май	Июнь						Июль	
	30	4	11	16	17	18	12	14	
<i>Ac. cl.</i> + <i>Ac. lat.</i>	73,16	230,7	112,27	156,17	381,68	112,12	333,12	260,87	
<i>Centrop. kr.</i>	10,5	11,82	5,14	7,93	21,85	8,78	26,09	13,16	
<i>Calanipeda a.d.</i>	23,02	8,76	9,4	28,17	24,36	33,48	3,96	4,67	
<i>Lamel. larv.</i>	6,5	86,46	30,71	197,67	—	38,12	1,57	10,68	
<i>Synchaeta</i>	16,5	44,45	169,98	243,18	182,0	132,63	119,75	70,03	
<i>Nauplii Balanus</i>	510,97	459,55	270,24	411,47	263,27	339,55	28,1	26,17	
<i>Varia</i>	64,77	33,72	63,51	31,93	8,65	25,88	0,44	7,64	
	705,4	875,51	633,51	1076,5	883,15	689,5	513,92	393,22	

Состав планктона в 1953 г. резко отличался от планктона в 1952 г. Если в 1952 г. в планктоне наряду с *Ac. clausi* и *Ac. latisetosa* большое значение имели *Synchaeta* sp. и *Nauplii Balanus* (причем послед-

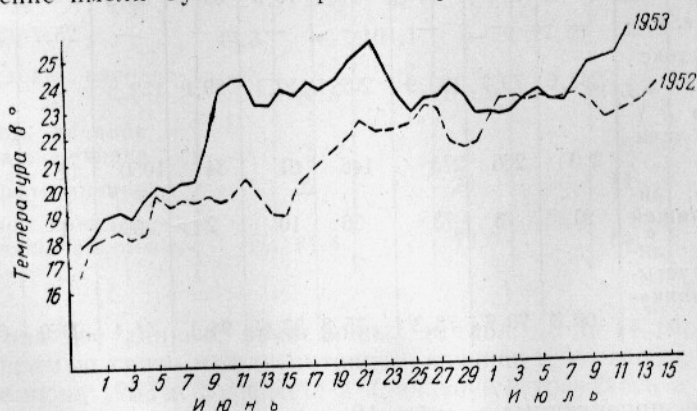


Рис. 10. Среднесуточная температура воды в период размножения хамсы в 1952—1953 гг.

ние даже доминировали), то в планктоне 1953 г. основной формой, определяющей величину всей биомассы планктона, являлась *Acartia clausi*. Значение *Synchaeta* в планктоне было ничтожным.

Одной из причин, обуславливающих различие в составе планктона двух весенне-летних сезонов, являлся различный ход прогрева вод. Температура воды в 1952 г. почти на протяжении всего периода размножения хамсы была более низкой, чем в 1953 г. (рис. 10).

¹ Материалы по зоопланктону и питанию личинок обрабатывались Е. И. Арсеньевой, которой и составлены приводимые в работе таблицы.

Следует также заметить, что в 1953 г. наибольшее количество зоопланктона наблюдалось в последней пятидневке июня и в первой пятидневке июля, т. е. тогда, когда наблюдался выход наиболее многочисленной генерации личинок хамсы.

Состав питания личинок, выловленных в поверхностном слое и на глубине 4—5 м, оказался относительно однородным.

Материал для определения состава пищевых организмов обрабатывался следующим образом: под биноклем препарировался кишечник личинок; из него выделялась пища, состав которой определялся по возможности до вида под микроскопом. Результат просмотра кишечника хамсы приведен в табл. 12 (в таблице указаны частные индексы состава пищи у тех личинок, в которых она оказалась).

Таблица 12

Питание личинок хамсы в июне—июле 1953 г. (в индексах)

Компоненты питания	Размер личинок в мм									
	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	средний индекс для размеров 3—9	15—16	16—17	17—18
<i>Synchaeta</i> sp.	6,1	3,2	2,8	—	3,3	—	2,6	—	—	—
<i>Tintinnoidea</i>	1,2	1,2	—	—	—	—	0,4	—	—	—
<i>Coscinodiscus</i>	26,4	8,7	3,0	—	—	—	6,3	—	—	—
<i>Lamel. larvae</i>	13,0	0,9	—	—	—	—	2,3	—	—	—
<i>Nauplii Copepoda</i>	85,9	19,6	7,3	11,9	—	—	20,7	—	—	—
Копеподитные стадии	131,0	45,5	60,9	65,3	33,2	—	56,0	—	—	—
<i>Acartia clausi</i>	—	—	9,9	125,5	78,9	89,0	63,9	—	—	67,2
<i>Calanipeda a. d.</i>	—	—	—	—	—	—	—	25,7	52,5	—
Общий индекс наполнения	263,6	79,1	163,9	202,7	112,1	89,0	152,8	—	—	—
Количество вскрытых личинок	270	266	273	146	61	34	1050	11	3	4
Количество личинок с пищей	91	78	73	36	10	2	290	1	1	1
Количество личинок с пустыми кишечниками в %	66,3	70,7	73,3	75,3	83,6	94,1	72,4	90,9	66,7	75,0

Данные, приведенные в табл. 12, показывают, что у личинок азовской хамсы на всех стадиях ее развития наблюдается большой процент пустых кишечников. Так, у личинок размером 8—9 мм он достигает 94,1%. Общий индекс наполнения больше всего у личинок размером 3—4 мм (263,6), что указывает на относительно активное питание личинок после резорбции желточного мешка.

По нашим наблюдениям, первой пищей личинок азовской хамсы в это время является мелкий зоопланктон (личинки пластинчатожаберных, коловратки, науплиусы и первые копеподитные стадии). По мере роста изменяется и характер питания личинок — уменьшается значение фитопланктона, коловраток, личинок пластинчатожаберных. Основным объектом питания личинок размером 5—10 мм являются науплиусы, копеподитные стадии и взрослые формы *Acartia clausi*, а на более

поздних этапах (при размере личинок 15—16 мм) — *Calanipeda aquae dulcia*, *Centropages kroyeri* и *Mysidae*.

В табл. 13 показан состав питания личинок и состав проб планктона одних и тех же мест лова, причем индексы наполнения желудков вычислены не по тем пробам, у которых была обнаружена пища, а для всех вскрытых личинок, включая и тех, у которых кишечники были пусты.

Таблица 13

Состав пищи личинок азовской хамсы и проб зоопланктона в районе
Казантипа в 1953 г.

Длина личинок в мм	4—5		3—4		5—6		5—6	
№ станции и дата	№ 3 8 июня		№ 9 17 июня		№ 16 2 июля		№ 20 6 июля	
Титр зоопланктона по станциям в мг/см ³	996,0		1285,9		1736,7		1723,6	
Название организмов	титр отдельного организма	частный индекс наполнения кишечника	титр отдельного организма	частный индекс наполнения кишечника	титр отдельного организма	частный индекс наполнения кишечника	титр отдельного организма	частный индекс наполнения кишечника
Nauplii Copepoda	51,7	15,5	85,6	93,1	100,3	10,4	40,0	—
Копеподитные стадии . .	178,2	20,0	417,8	—	338,3	103,0	413,4	75,0
Ac. clausi + Ac. latisetosa .	637,7	—	401,4	—	1177,1	—	1076,8	—
Centropag. Kroyeri	15,3	—	31,8	—	81,65	—	143,3	—
Calanipeda a. d.	49,4	—	231,2	—	1,1	—	2,3	—
Lamellibranch. larvae . .	19,0	—	8,4	—	10,6	—	14,6	—
Synchaeta sp.	2,0	5,0	6,6	6,1	—	—	—	—
Coscinodiscus	—	—	—	6,7	—	—	—	—
Varia	42,3	—	103,1	—	27,55	—	33,2	—
Общий индекс наполнения		40,5		105,9		113,4		75,0
Количество личинок с пищей в кишечнике . .		5		7		5		6
Всего вскрыто личинок		32		25		14		14
Количество личинок с пустым кишечником в %		84,4		72,0		64,3		57,1

При анализе данных, приведенных в табл. 13 и 14, можно обнаружить прямую связь между питанием личинок и составом планктона. В начале июня 1953 г. *Synchaeta* в планктоне встречалась в небольших количествах, но зато в массе были представлены науплиусы и копепоditные стадии. Позднее коловратки полностью отсутствовали и основной формой была *Acartia clausi* со всеми ее стадиями развития. Все это находит отражение и в питании личинок азовской хамсы соответствующих размеров.

Так, из табл. 11 было видно, что состав планктона в 1952 г. был совсем иной, чем в 1953 г. Коловратки присутствовали в то время в большом количестве. Также и в кишечниках, наряду с копепоditными стадиями, коловратки (их яйца) встречались чаще, чем в 1953 г. (табл. 13 и 14). Процент пустых кишечников и общий индекс наполнения почти одинаковы как в 1952 г., так и в 1953 г., что указывает на отсутствие голодания личинок в 1952 г., который считался годом рождения неурожайного поколения.

Данные, полученные Е. Н. Боковой [1], по питанию личинок в 1952 г. приведены в сравнении с титрами зоопланктона (табл. 14).

Таблица 14

Зоопланктон и пища личинок азовской хамсы в районе Казантипа в 1952 г.

Длина личинок в мм	3 — 4		3,5 — 5,1		4,5 — 4,6	
Станция и дата	№ 10	9/VI	№ 19	16/VI	№ 29	18/VI
Титр зоопланктона по станциям в мг/см ³	—		1200,9		578,849	
Название организмов	титр отдельных организмов	частный индекс наполнения кишечника	титр отдельных организмов	частный индекс наполнения кишечника	титр отдельных организмов	частный индекс наполнения кишечника
Ac. clausi + Ac. latisetosa .	—	—	204,9	—	132,2	—
Centropages kroyeri	—	—	8,96	—	2,59	—
Calanipeda a. d.	—	—	1,1	—	25,4	—
Lamellibr. larvae	—	77,5	42,83	—	24,4	—
Synchaeta	—	77,6	742,45	35,6	81,86	—
Nauplii Balanus	—	—	189,44	6,8	294,2	—
Копеподитные стадии	—	271,9	—	—	16,25	—
Coscinodiscus	—	52,7	—	—	—	—
Varia	—	—	11,22	—	—	—
Общий индекс наполнения	479,3		—		0	
Количество личинок с пищей в кишечнике	3		6		—	
Всего вскрыто личинок	28		17		2	
Количество личинок с пустым кишечником в %	89,3		64,7		100	

Наблюдения за питанием личинок азовской хамсы на различных горизонтах и в различное время суток приведены в табл. 15.

Таблица 15

Питание личинок хамсы в разное время суток

Часы лова	Поверхностный лов		Лов на горизонте 4—5 м	
	% личинок с пустым кишечником	общий средний индекс наполнения кишечника	% личинок с пустым кишечником	общий средний индекс наполнения кишечника
3	100	—	—	—
6—11	77,3	102,9	73,7	78,2
17—19	63,7	100,6	59,2	75,1
22—23	97,5	33,5	100	—

Как видно из данных, приведенных в табл. 15, наибольший процент личинок с пустым кишечником, пойманных на поверхности, наблюдается в утренние часы. С наступлением сумерек и перемещением зоопла-

ктонa в верхние слои воды личинки в поверхностных слоях воды питаются несколько более интенсивно. Ночью они, по-видимому, не питаются.

На относительно небольшом материале наблюдалась также зависимость между размерами личинок и объектами их питания. Установлено, что по мере увеличения размера личинок изменяется и состав их пищи (табл. 16).

Таблица 16

Зависимость между размерами личинок азовской хамсы и объектами их питания

Объекты питания	Средние размеры личинок, употребляющих эти объекты в пищу, в мм	Количество измеренных личинок
<i>Coscinodiscus</i>	3,86	36
<i>Tintinnoidea</i>	3,9	25
<i>Nauplii Copepoda</i>	4,2	109
Копеподитные стадии	5,3	125
<i>Acartia clausi</i>	6,4	27

Помимо исследования питания личинок азовской хамсы на ранних стадиях ее развития, нами проводились наблюдения за увеличением веса личинок. Результаты этих исследований указаны в табл. 17, в которой приведен средний вес личинок различных размерных групп, а также увеличение веса при переходе из одной размерной группы в другую.

Таблица 17

Прирост веса личинок в мг при увеличении их размера

Размер личинок в мм	Средний вес личинок в мг в 1953 г.	Прирост веса в 1953 г.	Средний вес личинок в мг в 1952 г.	Прирост веса в 1952 г.
3—5	0,16	0,72	0,17	0,51
5—10	0,88	3,31	0,73	3,5
10—15	4,19	—	4,23	5,77
15—20	—	—	9,27	18,9
20—25	—	—	28,6	29,54
25—30	—	—	58,14	

Сравнение прироста в весе у личинок, только что перешедших на активное питание, показало, что в 1952 г. темп весового прироста был не ниже, чем в 1953 г. Следовательно, и этот признак показывает, что условия питания личинок в 1952 г. были не хуже, чем в 1953 г.

ВЫВОДЫ

1. В связи с различными сроками прогрева вод в 1952 и 1953 гг. видовой состав зоопланктона в июне—июле этих лет был разным: в более холодном 1952 г. наблюдалось большое развитие коловраток, яйца которых в значительном количестве потреблялись личинками на этапе перехода к активному питанию, а в 1953 г. коловратки отсутствовали как в планктоне, так и в кишечнике личинок. Вместо них в массе потреблялись науплиусы и копеподитные стадии *Acartia clausi*, преобладавшей в планктоне.

2. Условия питания в 1952 г. были, по-видимому, хуже, чем в 1953 г., потому что в планктоне наблюдалось большое количество личинок баянусов, мало потребляемых хамсой.

3. Признаков, свидетельствующих об ухудшении пищевой обеспеченности личинок в 1952 г., не было, что подтверждается следующими фактами: а) общая биомасса зоопланктона была не ниже, чем в 1953 г., б) количество непитающихся личинок было в течение этих лет почти одинаковым, в) количество непитающихся личинок было одинаковым как у самых мелких личинок (3—5 мм), так и у более крупных, что не подтверждает мнения о меньшей приспособленности личинок к добыванию пищи на наиболее ранних стадиях развития, г) общий индекс наполнения достаточно велик у личинок, родившихся в 1952 г. и д) темп весового прироста личинок на этапе перехода к активному питанию в 1952 г. не ниже, чем в 1953 г.

4. Состав питания личинок соответствует составу кормового планктона, развивающемуся в море. Он изменяется с увеличением размера личинок.

5. Все приведенные данные свидетельствуют о пластичности личинок хамсы в отношении потребляемых кормовых объектов, соответствующих размеров, а следовательно, о большей возможности выживания личинок на этапе перехода к активному питанию. Эта пластичность в выборе потребляемых кормовых объектов является приспособительным свойством личинок хамсы, позволяющим им избегать массовой гибели при изменении сроков развития тех или иных кормовых организмов.

Азовской хамсе присуща большая пищевая пластичность в силу ее биологических, морфологических и физиологических особенностей [1]. Наличие огромного зева в ротовом аппарате позволяет хамсе иметь большой диапазон пищевых организмов.

6. Переход к активному питанию сопровождается значительной гибелью личинок, так как этот этап характеризуется быстрым и резким изменением функций пищеварительной системы. Но, по-видимому, эта гибель прямо пропорциональна их численности.

7. В большинстве случаев численность поколения в условиях большой кормности Азовского моря преимущественно зависит от количества выживших эмбрионов. Пищевая обеспеченность личинок может и не быть определяющей причиной численности, за исключением тех лет, когда кормовые условия резко ухудшаются¹.

8. Причинами, определяющими выживание эмбрионов азовской хамсы, являются оптимальные температурные условия и обеспечение водных слоев кислородом. Оптимальные температурные границы наибольшего выживания эмбрионов хамсы очень узки (22—24°).

Чем уже оптимальные границы колебания какого-либо фактора по отношению к организму, тем значительнее становится его роль как регулятора численности данного организма. Изменение температурного режима воды за пределы оптимального уровня понижает интенсивность обмена веществ. Это приводит к большей гибели особей, чем при воздействии каких-либо других факторов, приспособление к которым у хамсы выражено более широким диапазоном (пищевая пластичность личинок на ранних стадиях развития).

9. Вывод о решающем значении в выживании эмбрионов температурного режима воды подтверждается также и тем, что количество личинок отвечает количеству живых икринок в стадии оформившихся эм-

¹ В 1954—1955 гг. продуктивность Азовского моря вследствие уменьшения речного стока и смещения его во времени резко уменьшилась. Условия нагула хамсы и выживания молоди в связи с этим значительно ухудшились. В результате величина стада в 1955 г. катастрофически сократилась и уловы резко уменьшились.

брионов. В то же время периоды с наибольшим развитием планктона соответствуют, а следовательно, и определяют большую степень выживания личинок при равных других условиях.

10. В связи с наличием резких колебаний численности приспособление к ее сохранению выражено у хамсы через порционность икрометания и растянутость срока нереста.

11. Численность живых эмбрионов и личинок в 1952 г. была слабой в связи с неблагоприятными условиями для развития эмбрионов, несмотря на обилие производителей. В 1953 г. количество производителей было в несколько раз меньше, но условия для развития эмбрионов были более благоприятными. Бедность поколения 1952 г. и, наоборот, мощный выход поколения 1953 г. подтвердились осенним количественным учетом сеголетков в лампальных уловах и промысловыми уловами.

12. В предыдущие годы наиболее урожайные поколения наблюдались также при усиленном прогреве вод в период размножения хамсы, как например в 1948 и в 1950 гг., когда наблюдался выход особенно мощных поколений. В эти годы интенсивный прогрев начался еще в мае. По-видимому, это обстоятельство способствовало наибольшей эффективности нереста. Согласно данным В. М. Коровиной, икра самок, у которых овуляция осуществляется при оптимальных температурах, значительно лучше выносит воздействие изменений теплового режима, чем икра, вынашиваемая при низких температурах. Последняя отличается значительно более высокой чувствительностью к тепловому воздействию.

В годы, характеризующиеся относительно низкими температурами, но богатыми кормовыми возможностями, численность поколений оставалась невысокой (1951 г.).

13. Независимо от показателей биомассы кормового планктона, в 1948, 1950, 1953 гг. наблюдался плохой рост молоди хамсы (годы наибольшей ее численности). Так, по данным А. Новожиловой, общая величина биомассы зоопланктона в 1953 г. была не ниже, чем в предыдущие годы, однако рост хамсы был слабее обычного. Зависимость характера роста хамсы от ее численности еще более подчеркивается в годы урожайных поколений тюльки, которая к августу выходит из Таганрогского залива и распространяется по всему морю. В период своего развития личинки тюльки и хамсы занимают различные ареалы нагула и поэтому не вступают в конкурентные отношения.

14. Приведенные выше закономерности, определяющие наилучшее выживание хамсы на ранних стадиях развития, специфичны для данного вида [16]. Дальнейшие исследования в этом направлении помогут шире раскрыть закономерности динамики численности промысловых рыб. Для выявления причин колебаний численности рыб, размножающихся в море, необходимо знать плотность распределения кормового планктона по отношению к его потребителю в естественных условиях. Для этого необходимо определить минимальную величину биомассы планктона, при которой достигается пищевая обеспеченность личинок.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бокова Е. Н., Характер питания азовской хамсы на разных этапах ее развития, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.
2. Владимиров В. И., Биология личинок дунайской сельди и ее выживаемость, Труды института гидробиологии УССР, Киев, № 28, 1954.
3. Елизарова С. С., Влияние активной реакции водородных ионов и соленостей на яйца, ДАН СССР, т. II, № 6, 1936.
4. Корнилова В. П., Состояние промыслового стада азовской хамсы и условия зарегулированного стока рек, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат.
5. Корнилова В. П., Наблюдение за ростом личинок, развитие и возраст личиночных стадий молоди азовской хамсы в 1953 г., Труды АзЧерНИРО, вып. 16, Крымблиздат, 1955.

6. Крогиус Ф. В., О динамике численности красной, Известия ТИНРО, т. XXXV, Владивосток, 1951.
7. Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н. и Смирнова Е. Н., Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб, Труды института морфологии животных имени Северцева, вып. 10, АН СССР, 1953.
8. Лещинская А. С., О роли света в жизни икры и личинок азовской хамсы, ДАН СССР, т. XXVII, № 1, 1954.
9. Лонгвинович Д. Н. и Фельдман В. А., Питание личинок тюльки в Таганрогском заливе, Труды АЗЧЕРНИРО, вып. 15, Крымиздат, 1951.
10. Майский В. Н., Запасы и возможные уловы хамсы, «Рыбное хозяйство», 1949, № 3.
11. Майский В. Н., О типах нерестовых популяций рыб, «Зоологический журнал» т. XXXII, вып. 5, 1953.
12. Мордухай-Болтовский Ф. Д., Влияние гидротехнической реконструкции Дона на биологию Азовского моря, Труды Всероссийского гидробиологического общества, т. V, Изд. АН СССР, 1953.
13. Морозова Т. Е. и Каракаш Н. М., Характер чувствительности стадий эмбрионального развития азовского анчоуса в связи с уменьшением солености морской воды, «Зоологический журнал», т. XVIII, вып. 2, 1939.
14. Никольский Г. В., О динамике численности рыб, «Рыбное хозяйство», 1952, № 5.
15. Павловский Е. Н., Задачи советской ихтиологии, Вопросы ихтиологии, вып. 1, Изд. АН СССР, 1953.
16. Павловская Р. М., Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития, Труды АЗЧЕРНИРО, вып. 16, Крымоблиздат, 1955.
17. Пицык Г. К., Новожилова А. Н., О динамике зоопланктона Азовского моря, Труды АЗЧЕРНИРО, вып. 15, Крымиздат, 1951.
18. Привольнев Т. И., Влияние высокой температуры на разные стадии развития окуни, Ученые записки ЛГУ, серия биологическая, т. I, вып. 1, 1935.
19. Расс Т. С., О типах строения икринок и их значении в классификации рыб, ДАН СССР, т. II, № 7, 1936.
20. Смирнов А. Н., Распределение хамсы в Азовском море и ее питание, Труды АЗЧЕРНИРО, вып. 11, Крымиздат, 1938.
21. Смирнов А. Н., К биологии размножения азовской хамсы, ДАН АЗССР, т. II, № 7, 1946.
22. Суворов Е. К., Основы ихтиологии, «Советская наука», 1948.
23. Чугунова Н. И. и Петрова Е. Г., Приспособительные особенности нереста черноморской хамсы (созревание и плодовитость), «Вопросы ихтиологии», 1953, № 1.

METHODS OF STUDYING THE EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE FLUCTUATIONS IN THE ABUNDANCE OF THE AZOV ANCHOVY

T. F. DEMENTIEVA

A number of systematic complex investigations into the hydrological conditions during spawning as well as a quantitative study of live and dead eggs of the Azov anchovy at different stages of development in southwestern Azov Sea resulted in finding out a relatively narrow range of the temperature and oxygen regimes required for the survival of the greatest number of embryos.

The study of the feeding conditions of larvae and food resources showed that the Azov anchovy larvae have an ability to change over from one food object to another. Due to this fact a change in the composition of food plankton does not result in the considerable death of larvae. Their number is usually correlative with the relative number of live eggs.

Therefore in the Azov Sea with its high feeding capacity (prior to the damming of the Don) it is the abiotic factors that determine the abundance of the anchovy brood and among them the most important is temperature which affects the metabolic processes. The number of spawners does not correlate with the number of offsprings.

It was found out that the narrower the optimum range of a factor related to the species at the early stages of its development, the greater the fluctuations in its abundance.

The use of methods applied in the above investigations may be recommended in studying similar problems in connection with other species of fishes spawning in the sea.