

ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
МОРСКОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ
(ВНИРО)

ТРУДЫ

ТОМ XXXIV

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКИХ РЫБ

ПИЩЕПРОМИЗДАТ

USSR RESEARCH INSTITUTE
OF MARINE FISHERIES AND OCEANOGRAPHY
(V N I R O)

PROCEEDINGS

VOL. XXXIV

POPULATION DYNAMICS OF SEA FISHES MARINE

Edited by T. F. DEMENTJEVA

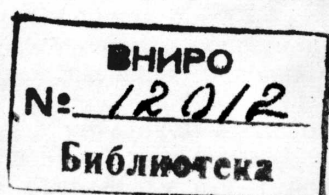
FOOD INDUSTRY PUBLICATIONS
Moscow · 1958

ТРУДЫ

ТОМ XXXIV

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКИХ РЫБ

Под редакцией
канд. биол. наук Т. Ф. ДЕМЕНТЬЕВОЙ



ПИЩЕПРОМИЗДАТ
Москва • 1958

ПРЕДИСЛОВИЕ

Публикуемые в сборнике материалы отражают результаты некоторых работ, посвященных проблеме динамики численности промысловых рыб, одного из важнейших направлений современной ихтиологии, изучение которого позволяет уточнить методы промысловых прогнозов и оценку состояния запасов этих рыб.

Согласно решениям, принятым на Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, состоявшейся в декабре 1951 г., основной задачей дальнейших работ по проблеме динамики численности является изучение динамики стада рыб, его качественных и количественных изменений в зависимости от условий внешней среды.

На основании углубленного изучения биологических свойств популяций рыб и их изменений были проведены исследования по выявлению закономерностей, определяющих колебания запасов и уловов промысловых рыб в зависимости от естественных факторов.

Поскольку у большинства рыб решающим фактором, определяющим колебание их численности, являются условия выживания молоди на ранних стадиях развития, то работы в этой области составили одно из основных звеньев дальнейшей разработки проблемы.

Одной из таких работ является работа Т. Ф. Дементьевой «Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы». В работе приводится на примере хамсы методика комплексных исследований выживаемости молоди рыб на ранних стадиях развития с целью обнаружения непосредственной причины, от которой зависит наибольшая гибель икринок и личинок.

К этой же области работ следует отнести и статьи Л. А. Раннак и М. М. Тоома, посвященные изучению условий выживания салаки Рижского залива.

Обе работы знакомят с методикой исследований размножения морских рыб с демерсальной икрой, выметанной в прибрежной зоне.

К исследованию динамики стада рыб относится работа К. А. Земской «Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности». Автор описывает опыт детального изучения изменений биологических свойств промыслового стада северокаспийского леща в связи с изменением условий его существования.

Эта работа представляет собой углубленный анализ изменений промыслового стада рыб, который может быть использован для уточнения прогноза возможного улова.

К такого же рода работам относятся две статьи А. Г. Кузьмина: «О колебаниях численности судака в Северном Каспии» и «Состав нерестовых популяций волжского и уральского судака в связи с биологическими особенностями этих рыб». Автор излагает результаты своих многолетних наблюдений за колебаниями численности судака Северного Каспия и теоретически их обосновывает. Эти наблюдения позволили А. Г. Кузьмину выявить и рассмотреть различные причины, которые обуславливают изменение мощности поколений судака, а следовательно, и колебания запаса и уловов этой важнейшей промысловой рыбы Се-

верного Каспия. В числе этих причин рассмотрены: условия размножения и выкорма молоди в речной период жизни, условия нагула и роста рыб, а также влияние интенсивности промысла.

В сборнике помещены работы, в которых, на основании обобщения многолетних материалов, установлен ряд общих закономерностей колебаний численности рыб. Так, работа И. И. Николаева «О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями продуктивности планктона» связывает колебания уловов этих рыб с колебаниями численности кормового планктона и материкового стока.

Работа М. В. Желтенковой представляет собой интересный обзор преимущественно русской литературы по вопросу о влиянии условий откорма на динамику численности рыб. В работе приведены различные взгляды на значение откорма как фактора, определяющего колебания запасов рыб, проверяется их достоверность на основании сопоставления большого количества опубликованных и оригинальных исследований.

С целью пополнения наших знаний по рыбам Балтийского моря в сборник включены работы проф. Н. А. Дмитриева «Различие и сходство биологических признаков беломорских сельдей и балтийской салаки» и В. М. Наумова «О питании трески в Балтийском море».

Оригинальную мысль высказывает И. И. Николаев в своей работе «Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки и атлантическо-скандинавской сельди». Опираясь на подмеченную им зависимость годовых колебаний интенсивности развития планктона от глубины зимнего конвекционного перемешивания вод, автор приходит к выводу, что обеспеченность пищей взрослых сельдей особенно высока после суровых зим и что она оказывает решающее влияние на численность поколений. Автор имеет в виду жизнестойкость приплода от пелагических рыб, хорошо питавшихся в предыдущий нагульный период. Установлено, что такая закономерность определяет численность потомства у других групп животных. И. И. Николаев обращает внимание на необходимость рассмотрения этого вопроса также и в отношении рыбного населения, хотя некоторый недостаток материала и заставляет считать часть сделанных им выводов предварительными.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ ЭМБРИОНОВ И ЛИЧИНОК САЛАКИ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ РИЖСКОГО ЗАЛИВА И ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ ИХ ВЫЖИВАЕМОСТЬ

Канд. биол. наук Л. А. РАННАК

(Эстонское отделение ВНИРО)

Салака широко распространена по всему Балтийскому морю и образует локальные стада в отдельных его районах. Мощность стад салаки обуславливается обширными ареалами нереста и нагула. Салака обладает относительно коротким жизненным циклом (8—10 лет), рано созревает (на 2—3-м году), нерестует ежегодно. Эти свойства определяют способность к быстрому восстановлению стад салаки, численность которых подвержена резким колебаниям. Эти колебания численности салаки отражаются на ее уловах.

Из рыб Балтийского бассейна салака имеет наибольшее народно-хозяйственное значение (в 1953 г. она составляла 81% всей добычи морской рыбы в Эстонской ССР), поэтому одной из важных задач является изучение динамики ее численности.

Колебания численности вызывают главным образом изменения биотических и абиотических факторов, происходящие в ареалах нереста рыб, нагула и зимовки, так как численность стада определяется взаимодействием приспособительных свойств вида и факторов внешней среды. Нашей задачей являлось изучение нереста и выживаемости поколения салаки.

Наблюдения за условиями размножения салаки и эффективностью ее нереста ведутся нами с 1947 г. Учет икринок и личинок салаки за эти годы показал, что между величиной поколений, облавливаемых промыслом, и количеством эмбрионов и, в особенности, личинок имеется определенная зависимость. На основании этой зависимости нами составляются прогнозы уловов, которые вполне оправдываются. Следовательно, можно считать, что у салаки, как и у большинства других рыб, численность поколения решается на ранних этапах развития.

Ниже приводятся данные учета икринок и личинок салаки за последние годы, а также результаты наблюдений, которые можно использовать для решения вопроса о причинах, определяющих колебания численности салаки на ранних этапах развития. Ряд материалов по биологии размножения салаки был подробно рассмотрен нами в предыдущих работах [5]. Поэтому мы коснемся их лишь в общих чертах так же, как и результатов опытов инкубации икры салаки, проведенных сотрудниками Эстонского отделения ВНИРО М. Тоомом и М. Кутти.

МЕСТО РАБОТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Количественный лов икринок, личинок и мальков салаки производился с 1947 г. в северной части Рижского залива (в проливах Муху) и отчасти в Финском заливе. В каждом районе лов проводился один раз в декаду на заранее установленных пунктах. Для лова были использованы мальковый бимтрал Расса, икорная сеть Гензена и стандартная сеть. Лов мальков проводился мальковым оттертралом и в некоторых

случаях мальковым неводом; мальки салаки вылавливались в 1952 г. также при опытных ловах на электросвет.

В 1947 и 1948 гг. лов икринок, личинок и мальков салаки производился с мая по октябрь в районах Пярнуского залива и острова Кихну. На 202 станциях было взято 519 проб салаки, из которых 148 содержали икру и личинок.

В 1949 г., с 12 мая по 26 сентября, были собраны материалы в проливах Муху и в Финском заливе (от Рохунееме до Юминда).

В 1950 г., вследствие отсутствия моторного катера, к лову ихтиопланктона в Финском заливе приступили лишь в августе. Икра и личинки в собранных пробах не были обнаружены, так как весенний нерест салаки был окончен, а осенний еще не начался.

В 1951 г. периодические рейсы проводились на моторных лодках с 15 мая по 14 июля в районах Пярнуского залива и острова Кихну. Из 97 проб, взятых в этих районах, икру и личинок содержали 43 пробы.

В 1952 г. лов ихтиопланктона производился в мае, августе и сентябре в северной части Рижского залива (между Варбла, Муху и Сааремаа). Из 124 проб, взятых за это время, 32 пробы содержали личинок и мальков.

В 1953 г. ихтиопланктон собирался снова в Пярнуском заливе (в районе Хяэдемэсте и острова Кихну). Лов производили в мае, июне, июле и сентябре. Из 172 проб содержали икру и личинок 85 проб.

На основании собранных материалов были сделаны выводы о результатах нереста салаки с 1947 по 1949 гг. и в 1953 г. составлены прогнозы промысловых уловов и уточнены карты нереста как весенней, так и осенней салаки, а это, в свою очередь, позволило рационализировать расстановку ставных неводов на местах нереста салаки.

Материалы, полученные в период с 1950 по 1952 г., хотя и недостаточны, чтобы судить об интенсивности нереста, однако они могут быть использованы для изучения ряда вопросов по биологии размножения салаки.

В дополнение к полевым наблюдениям были проведены опыты по инкубации искусственно оплодотворенной икры салаки как в лабораторных, так и в естественных условиях. Так, в 1948 г. в полевой лаборатории Кихну лаборантом М. Кутти была проведена инкубация икры весенне- и осенненерестующей салаки; в 1952—1953 гг. эти опыты были продолжены в более полном объеме младшим научным сотрудником М. Тоомом в полевой лаборатории Варбла и Лиу.

МЕСТА НЕРЕСТА САЛАКИ В РИЖСКОМ ЗАЛИВЕ И В ПРОЛИВАХ МУХУ

Так как икра салаки демерсальная, то по обнаруженным икринкам, находящимся на разных стадиях развития, можно определить места нереста салаки.

Из опытов инкубации искусственно оплодотворенной икры [7] видно, что стадия свободного эмбриона продолжается у весенненерестующей салаки 54 часа при температуре 14,5°, при 11,1° — 4 суток. Поэтому по обнаружению эмбрионов салаки можно довольно точно определить время и места икрометания (опыты инкубации икры салаки при более низких температурах не проводились).

Протяженность нерестилищ

В Рижском заливе основные нерестилища салаки сосредоточены в северо-восточной части (в Пярнуском заливе, в районе Кихну-Хяэдемэсте). Кроме того, места нереста салаки распространены вдоль западного, северного и восточного побережий Рижского залива, в проливах Муху, на мелях побережья Финского залива и по побережью открытого Балтийского моря.

Грунт и глубина

Косяки весенненерестующей салаки мечут икру в прибрежной полосе на глубине 4—6 м. Наиболее подходящим для нереста салаки является твердый, песчано-гравистый или каменистый грунт.

С начала мая до середины июня нерест салаки происходит на глубине 4—6 м на более или менее ровном морском дне. После прогрева воды на этой глубине нерестующие косяки отходят на мели, расположенные на глубине 8—10 м. Салака часто использует для нереста каменистые обрывы, спускающиеся в глубокие участки моря. Поэтому рыбаки при промысле нерестовой салаки ловят ее весной на небольших глубинах, а позже устанавливают орудия лова значительно глубже.

Места более позднего нереста весенненерестующей салаки используются также осенненерестующей салакой, которая нерестится и на глубинах свыше 10 м, куда весенняя салака в Рижском заливе опускается редко.

В проливах Муху только 4,2% площади имеет глубину свыше 10 м, причем на глубинах более 6 м наблюдаются сильные течения. Нерестилища здесь находятся на глубинах от 3 до 6 м, вследствие чего икрометание салаки в этом районе заканчивается раньше, чем в Рижском заливе, т. е. обычно в середине июня. Так как осенненерестующая салака нерестится на больших глубинах, то в проливы Муху она перемещается после нереста и не каждый год.

В Финском заливе места нереста салаки распределяются на больших глубинах. Так, большее количество икринок мы обнаруживали в уловах на глубине 6—20 м и чаще всего на глубинах 12—13 м.

Растительность на местах нереста салаки

По биологии размножения салаку можно отнести к группе фитофильных рыб [4]. Демерсальные икринки салаки прилипают к подводным растениям и к другому субстрату. Икру салаки чаще всего можно обнаружить на сильно ветвящихся побегах красных водорослей (*Ceramium*, *Polysiphonia*, *Sphacellaria*); реже встречается икра на кустистых бурых водорослях (*Fucus vesiculosus* и *Zostera marina*).

По данным Л. Н. Лисивненко (Латвийское отделение ВНИРО), икринки салаки можно найти на раковинах (*Balanus*) и на мидиях, а у восточных берегов Рижского залива также на песке и камнях.

В местах икрометания салаки грунт покрыт редкой водной растительностью. В участках, густо заросших водорослями, икра салаки нами не была обнаружена. По-видимому, причиной этого является недостаток кислорода, потребляемого остатками отмерших растений.

Гидрологический режим

Начало весеннего нереста салаки и его продолжительность зависят от гидрологического режима водоема, и главным образом от температуры воды. В среднем нерест салаки длится 2 месяца.

Растянность нереста очевидно объясняется стремлением салаки приспособиться к резко изменяющемуся гидрологическому режиму прибрежных вод, где происходит нерест, для сохранения наибольшей численности своего потомства.

Вскоре после таяния льда начинается подход к нерестилищам крупной «ледовой» салаки; температура воды на поверхности в это время бывает не более 2—3°. При такой температуре первые косяки салаки начинают метать икру. Наиболее низкая температура воды, при которой нами была обнаружена икра салаки, была 2,4°; наиболее высокая —

17,4°. По данным Л. Н. Лисивненко, интенсивный нерест салаки в Рижском заливе происходит при температуре от 9 до 15°. Эмбрионы были найдены лишь при температуре от 5,7°, а личинки — при температуре от 6,1° (1952).

Наибольшее количество икринок салаки было нами выловлено в первой половине нерестового периода при температуре от 11 до 13° и во второй его половине при температуре от 15 до 16°.

Икрометание салаки, а также эмбриональное и постэмбриональное развитие ее приспособлены к сравнительно большим колебаниям температуры. Для эмбрионального развития наиболее благоприятна температура воды от 5 до 16°.

Нерест салаки в заливах и проливах происходит в сравнительно опресненной воде. Икра салаки в течение всего периода наблюдений попадалась нам в водах с соленостью от 3,4 до 6,3‰.

В пределах Рижского залива и проливов Муху нерестилища салаки используются не с одинаковой интенсивностью. Наиболее часто используемыми нерестилищами являются Пярнуский залив вместе с районами Хяэдэмэсте и Соргу, район Муху-Сеанина и северо-западное побережье Сааремаа. В этих районах расположены значительные площади, пригодные для нереста как по глубине, так и по характеру грунта и водной растительности. В этих местах развивающимся эмбрионам салаки обеспечены благоприятные условия газообмена благодаря перемешиванию вод течениями и волнением.

Нерестилища второстепенного значения используются не каждый год. Они обычно охватывают меньшие площади и распределяются на отмелях в более глубокой воде.

Нерестилища первостепенного значения также не используются нерестовыми косяками салаки каждый год в одинаковой степени. Это обусловливается изменением гидрометеорологического режима в отдельные годы и динамикой численности салаки. Оказывается, что при малой численности нерестовые косяки салаки останавливаются на более отдаленных от берега местах нереста, а при большой численности салака подходит на нерест близко к побережью. Это явление подтверждается также рыбаками Финского залива.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ САЛАКИ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Размер икринки салаки зависит от величины самой рыбы. Более крупная, т. е. старшая по возрасту салака, имеет крупную икру, из которой развиваются и более крупные эмбрионы, а при набухании диаметр икринки салаки увеличивается на 25% [7].

Так, по данным М. Тоома, у неоплодотворенной икринки салаки длиной 16,6 см диаметр в среднем равен 1,07 мм, а через 3 часа после оплодотворения (в момент окончательного набухания) он увеличивается до 1,29 мм; в среднем диаметр неоплодотворенной икринки салаки длиной 13,9 см равен 0,96 мм, через 3 часа после оплодотворения он увеличивается до 1,20 мм.

Средняя длина вылупившихся эмбрионов салаки в районе залива Пярну и острова Кихну в первой декаде мая 1948 г. была 6,8 мм, а в первой декаде июля — 6,0 мм; в проливах Муху — 7,95 мм во второй декаде мая 1949 г., а в третьей декаде июня 7,03 мм (табл. 1). Из этих данных видно, что эмбрионы в начале нереста имеют большие размеры, а в конце — меньшие. Кроме того, эмбрионы из проливов Муху имели большую длину, чем эмбрионы из района Пярнуского залива и острова Кихну. Таким образом, изменение размеров эмбрионов отражает характер подходов взрослых особей: в начале нереста мечет икру более старшая и крупная салака, а в конце — более молодая и более мелкая. Косяки салаки, нерестующей в проливах Муху, состоят из более старых

Т а б л и ц а 1

Продолжительность периода нереста и длина эмбрионов и личинок салаки
в 1947—1952 гг.

Район	Месяц	Декада	Средняя ме- сячная темпе- ратура воды	Длина эмбрионов в мм				Длина личинок в мм			
				минимум	максимум	М	n	минимум	максимум	М	n
Пярнуский залив (1947 г.)	Май	I	7,6								
	"	II									
	"	III		6,0	7,4	6,8	9	—	—	—	—
	Июнь	I	16,2								
	"	II		6,0	8,0	6,8	27	6,5	9,0	7,6	35
	"	III		5,0	7,8	6,4	66	6,0	11,5	7,9	131
	Июль	I	20,4	6,5	8,0	7,0	4	7,0	12,5	9,9	23
	"	II		—	—	—	—	6,0	18,8	10,3	56
	"	III		—	—	—	—	7,0	18,3	12,6	9
Пярнуский залив (1948 г.)	Май	I	11,2								
	Июнь	I	15,4	6,0	8,0	6,8	25	6,5	12,0	8,6	147
	"	II		6,0	8,0	7,0	20	7,0	15,5	9,5	67
	"	III		5,0	8,0	6,5	139	6,0	19,0	9,8	292
	Июль	I	17,3	5,0	7,0	6,0	13	6,0	17,0	9,9	65
	"	II		—	—	—	—	6,0	22,0	11,1	71
	Сентябрь	III		—	—	—	—	6,0	8,0	7,3	4
Проливы Муху (1949 г.)	Май	II	12,6	5,5	10,0	7,95	404	7,0	19,0	8,79	154
	"	III		6,0	8,5	7,38	348	6,0	16,0	8,56	745
	Июнь	I		5,5	9,0	7,00	654	6,0	18,0	9,03	399
	"	II	14,8	6,0	8,0	7,03	32	8,0	17,0	11,33	40
	Июль	I		—	—	—	—	7,0	18,0	8,89	37
	"	II		—	—	—	—	10,5	11,0	10,75	2
	"	III	18,2	—	—	—	—	8,0	12,0	10,13	8
Пярнуский залив (1951 г.)	Август	I	16,5	—	—	—	—	17,0	17,0		2
	Май	II	8,9	—	—	—	—	—	—	—	11
	"	III		—	—	—	—	—	—	—	12
	Июнь	I		—	—	—	—	—	—	—	17
	"	II	14,6	5,5	8,0	—	23	6,0	11,0	7,4	1064
	"	III		5,5	8,0	6,5	40	7,0	17,0	9,4	569
	Июль	I		—	—	6,2	33	7,0	18,5	9,31	1
Варбла Муху Сааремаа (1952 г.)	"	II	17,6	—	—	—	—	17,0	17,0		156
	Май	II		—	—	—	—	—	—	—	8
	"	III		6,5	9,0	7,8	24	7,0	11,0	8,6	9
	Июль	III	17,4	—	—	—	—	8,0	19,5	11,5	2
	Август	I		—	—	—	—	8,0	19,0	12,2	1
	"	II		—	—	—	—	13,0	14,0	13,5	5
	"	III	17,6	—	—	—	—	12,5	12,5		5
	Сентябрь	I		6,5	7,5	7,0	2	8,5	13,5	11,6	

и крупных особей (2—6 лет при средней длине 16 см), чем салака, нерестующая в районе Пярнуского залива. В среднем эта салака представлена младшими возрастами (2—4 года) и меньшей длиной (12—13 см).

Эмбриональное развитие как осенне- так и весенненерестующей салаки протекает при сравнительно одинаковом числе градусо-часов. По данным Кутти, у весенней салаки икра развивается в течение 1873 градусо-часов, а у осенней салаки — в течение 2060 градусо-часов.

Из опытов инкубации, проведенных М. Тоомом в природных условиях, видно, что эмбриональное развитие весенненерестующей салаки требует 1910,8—2474,4 градусо-часов, а осенненерестующей — 2218,2—2350,8 градусо-часов.

Как уже указывалось, нами были обнаружены в природных условиях развивающиеся икринки у весенненерестующей салаки при температуре 2,5—17,5° и у осенненерестующей при 2,9—7,3°.

Осенняя салака с текучими половыми продуктами появляется на местах нереста в конце августа — начале сентября. Это время можно считать началом осеннего нереста салаки. Температура воды при этом одинакова от дна до поверхности (в среднем 14—16°). Следовательно, эмбриональное развитие как весенней, так и осенней салаки происходит примерно при одинаковой температуре.

Причиной гибели эмбрионов, на основании экспериментальных данных, полученных М. Тоомом, можно считать: 1) непосредственную близость неоплодотворенных и оплодотворенных икринок друг к другу. Гифы сапролегнии, покрывающей омертвевшие неоплодотворенные икринки, переносятся на живые икринки и вызывают их гибель. В природных условиях икра салаки не размещается на водорослях толстыми, многослойными кладками, как икра сельди Дальнего Востока [8]; 2) интенсивное развитие фитопланктона, который, отмирая, вызывает понижение содержания O_2 в придонных слоях [7].

Врагом икры салаки следует считать в первую очередь бельдюгу (*Zoarces viviparus* L.), появляющуюся на местах нереста во время разгара икрометания. В это время кишечник бельдюги переполнен водорослями, к которым прикреплены икринки.

Благоприятными факторами в период эмбрионального развития салаки являются: 1) ветреная погода, способствующая аэрации придонных слоев воды (до глубины 10 м). Как видно из опытов, икра салаки развивается при ветреной погоде быстрее и при меньшем количестве градусо-часов; 2) слабое развитие фитопланктона; 3) наличие достаточно обширных участков с твердым песчаным, гравистым или каменистым грунтом, где разреженно распределяются красные водоросли; 4) оптимальная температура от 3 до 17°.

ЛИЧИНКИ И МАЛЬКИ САЛАКИ

Свободные эмбрионы

Развитие свободного эмбриона весенненерестующей салаки продолжается сравнительно короткое время. При температуре воды 14,5° весь процесс развития занимает 54 часа [7]. У осенненерестующей салаки при температуре 11° и при средней солености воды 5,46‰ этот период длится 96 часов.

Эмбрионы салаки растут относительно быстро. Так, длина только что выклюнувшегося эмбриона была 6,03 мм, а после резорбции желточного мешка она увеличилась до 8,61 мм [7].

Как уже указывалось, длина эмбриона зависит от величины самки и соответственно от размера икринок. В связи с этим эмбрионы в

отдельных районах и в различные периоды нереста имеют различную длину.

Эмбрионы салаки встречаются как в поверхностных горизонтальных ловах икорной сетью, так и в горизонтальных придонных ловах тралом Расса. Отсюда можно сделать вывод, что они обитают во всей толще воды на мелководных нерестовых участках.

Вследствие пассивного дрейфа и сравнительно короткого периода жизни свободные эмбрионы обнаруживаются только вблизи от мест нереста. В первой половине нереста наибольшее количество эмбрионов было выловлено на глубине 5 м, во второй половине — на глубине 9 м. Нами эмбрионы салаки были обнаружены в участках глубиной от 1,9 до 17,9 м. Эмбрионы салаки встречаются в уловах ихтиопланктона приблизительно в течение 2 мес., с середины или конца мая (в зависимости от начала гидрологической весны) до конца июня или первой половины июля.

Личинки

Появление личинок салаки в уловах также зависит от начала и разгара нереста. Первые личинки попадают в уловах в середине мая или в первой половине июня. В максимальных количествах они ловятся в течение июня и исчезают из уловов преимущественно в середине июля, реже — в начале августа.

Во время массового появления личинок весенней салаки в районе их распределения все слои воды (от поверхности до дна) на глубине 5—12 м равномерно прогреты (12—19°). Более поздние личинки салаки были обнаружены нами при температуре воды до 21,8° на местах глубины до 24 м.

Личинки салаки переходят к активному питанию и более крупные особи даже активно дрейфуют. С этого времени наблюдаются суточные миграции личинок: ночью они держатся у поверхности, а днем у дна [9]. В уловах ихтиопланктона, проведенных нами днем, большое количество личинок салаки встречалось в придонных слоях; некоторое количество их ловилось также у поверхности.

Длина личинок салаки в наших уловах была от 6 до 25 мм. Личиночный период салаки длится около месяца и к концу его длина личинки превышает 20 мм.

Мальки

При длине личинок 21—31 мм заканчивается процесс метаморфоза и начинается переход в стадию малька; салака длиной 32—50 мм спускается в узкий прибрежный пояс или концентрируется вблизи островов. В это время мальки держатся в придонных слоях воды, в зоне с твердым песчаным грунтом, на глубине 3—4 м, а позже — несколько глубже [1].

В 1949 г., когда весна наступила необычно рано и нерест наблюдался в начале мая, в ставные невода вместе с нерестующими взрослыми особями уже в начале июня попадали и мальки. Средняя длина этих мальков была 40,2 мм и 74% из них имели уже серебристую пигментацию. Это указывало, что личиночный период жизни в 1949 г. длился не более месяца.

В начале июля мальки салаки, взятые из ставного невода, имели среднюю длину 57,6 мм, серебристую пигментацию и чешуйный покров.

В конце июля 1949 г. у восточного побережья Рижского залива, в районе Икла, мальковым неводом были выловлены мальки салаки, из которых 77% были вполне сформированы, имели чешуйный покров и среднюю длину 51 мм, а 23%, средней длиной 29 мм, находились в стадии преювенис. Можно предположить, что эти группы принадлежали

к весенненерестующей салаке, причем одна группа произошла от более раннего, другая — от более позднего нереста.

Пробы мальков были собраны также и во второй половине августа у юго-восточного побережья Сааремаа, вблизи Кюбассааре при опытном лове на электросвет [2]. Мальки положительно реагировали на свет, перемещаясь в верхних слоях воды, откуда их можно было вылавливать сачком. Средняя длина их была 63 мм. Это указывает на то, что мальки салаки, достигая длины 60—70 мм, ведут пелагический образ жизни и держатся в открытых водах залива на больших глубинах.

Мальки салаки в этот период жизни могут представлять собой подходящий объект для количественного учета.

Еще более поздние ловы были произведены мальковым тралом в середине сентября 1948 г. вблизи мелких островков, расположенных севернее острова Кихну. В трал попали 2 неоформившихся малька средней длиной 27,5 мм и мальки, закончившие процесс метаморфоза, но без серебристой пигментации, длиной до 35 мм; остальные 26 экземпляров имели серебристую пигментацию и длину свыше 35,5 мм (средняя длина их была 39 мм). Эти мальки, по-видимому, являлись результатом более позднего весеннего нереста. Это предположение подтверждается еще и тем, что вследствие более низкой температуры в июле и августе 1948 г. нерест длился дольше обыкновенного. Так, в уловах ихтиопланктона еще в третьей декаде июля в больших количествах встречались личинки салаки длиной в среднем 11,1 мм.

В 1953 г. в уловах ставных неводов, стоявших в прибрежной зоне Лиу, начиная со второй половины июня и до начала третьей декады июля, на глубине 5—6 м, попадали вместе с нерестовой салакой также и мальки салаки. Из мальков, пойманных 21 июня, 27,1% были неоформившимися, с черным пигментом на спине, средней длиной 5,3 см и средним весом 1,1 г. Остальные 72,9% имели серебристый пигмент и чешуйный покров на боках. Средняя длина этих мальков была 7,5 см и средний вес 3,6 г. 23 июня было измерено 48 мальков, из которых 39,6% были неоформившиеся с черным пигментом на спине и средней длиной 5,2 см. Остальные 60,4% имели серебристый пигмент и чешуйный покров на боках, средняя длина их равнялась 7,2 см, а средний вес 3,2 г.

Как видно из результатов обработки чешуи осенненерестующей салаки, проведенной автором для определения возраста, формирование чешуйного покрова салаки происходит у преобладающего большинства мальков лишь следующей весной. Можно предполагать, что только у небольшого числа мальков осеннего нереста формирование чешуйного покрова происходит уже осенью.

Это подтверждается наличием личинок салаки в пробах зоопланктона, собранных в феврале 1952 г. в Рижском заливе, а также и обнаружением личинок в уловах, полученных Л. Н. Лисивненко в декабре 1956 г. мальковым тралом в районе Салатсгрива.

По литературным данным, в датских водах у молодежи весенней сельди чешуйный покров начинает развиваться при достижении длины 3 см и уходит она в открытые воды при меньшей длине, чем осенняя сельдь, у которой формирование чешуйного покрова начинается при длине 4 см [9].

КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИЧИНОК САЛАКИ В ОТДЕЛЬНЫЕ ГОДЫ

Проведенные нами контрольные ловы не отражают действительного количества отложенной икры и не указывают на начало нереста и на его продолжительность, так как икра салаки располагается на нерестилищах неравномерно и трал может случайно захватить кладку (мы пользовались тралом Расса) или пройти мимо нее. Кроме того, учиты-

вая короткий период эмбрионального развития салаки (4,5—8 суток), можно думать, что ежедекадные рейсы не всегда обнаруживают наличие икринок. В связи с этим произведенные нами сборы икры нельзя считать критерием интенсивности нереста салаки.

Вылупившиеся эмбрионы салаки распределяются непосредственно у нерестилищ. Личинки салаки располагаются в воде неравномерно в связи с различными направлениями течений и с суточными миграциями. Чтобы получить точные данные о среднем количестве личинок в одном районе, необходимо производить лов путем частой сетки станций.

Для мальков салаки нет подходящего орудия лова. Мальковым оттертралом охватываются лишь придонные слои воды. Но молодь салаки не всегда держится вблизи дна, а предпринимает регулярные миграции в верхние слои воды, выходя из района лова малькового трала, как это видно при опытных ловах на электросвет.

Для учета численности молоди салаки может быть использован капроновый рингтрал, которым можно протравливать всю толщу воды от дна до поверхности. При этом наилучшие результаты могут быть получены в темное время суток.

При оценке интенсивности размножения салаки до сих пор нами использовались средние уловы свободных эмбрионов и личинок, причем вычислялось количество эмбрионов (предличинок) и личинок в 10 м^3 протральной воды (табл. 2).

Таблица 2

Количество эмбрионов и личинок салаки в 10 м^3 протральной воды в северной части Рижского залива в 1947—1957 гг.

Год	Свободные эмбрионы		Личинки	
	сеть Гензена	трал Расса	сеть Гензена	трал Расса
1947	0,7	1,2	0,6	2,4
1948	3,7	3,5	1,8	3,6
1949	1,7	16,7	2,2	4,4
1950	—	—	—	—
1951	4,2	20,0	5,2	6,7
1952	—	—	—	—
1953	1,8	7,1	2,7	3,1
1954	4,3	6,3	1,8	2,7
1955	4,3	4,2	8,3	3,3
1956	4,2	14,3	8,3	8,3
1957	0,1	0,6	2,5	1,1

На основании материалов, собранных в северной части Рижского залива, сравнимыми годами можно считать только 1947, 1948, 1949, 1953, 1954 и 1956 и до некоторой степени 1951, 1955 и 1957. Наиболее высокими показателями урожайности салаки отличается 1949 г., после которого следуют 1951, 1953, 1955 и 1956; наиболее низкие показатели урожайности были в 1947 и 1957 гг.

Из имеющихся материалов, характеризующих величину поколений, учтенных по промысловым уловам [5], можно сделать вывод о существовании связи между количеством личинок и численностью тех же самых поколений в нерестовых популяциях.

В некоторые годы развивается мощное поколение, которое, достигая половой зрелости, обеспечивает высокие уловы. И, наоборот, в другие

годы (1947, 1952) выживает поколение малой мощности, не играющее значительной роли в промысловых уловах [3, 6]. Таким образом, основной причиной, обуславливающей колебания мощности отдельных поколений салаки, являются условия размножения и выживания молоди на ранних стадиях развития. Мы не можем согласиться с точкой зрения Иенсена, который отрицает связь между годовыми колебаниями численности личинок осенней сельди, нерестующей в датских проливах, и уловами в последующие 3—4 года. Иенсен считает, что колебания уловов вызываются поседанием молоди сельди треской и температурой воды в первую зиму, когда личинки еще слишком малы [9]. По данным Балтийской экспедиции ВНИРО (1948—1950 гг.) установлено, что треска питается в большей степени донными ракообразными (*Mesidothea entomop*), чем салакой, и что в последние годы наблюдается одновременное повышение запасов как салаки, так и трески [3].

Анализируя причины колебания численности поколений, мы должны признать, что нами еще до сих пор не выяснены факторы, влияющие на выживаемость личинок до малькового периода, и, в частности, недостаточно изучен вопрос обеспечения пищей личинок салаки и условия питания их на разных этапах развития.

Из наших наблюдений следует, что одним из наиболее существенных абиотических факторов среды является температура воды. Интенсивность нереста салаки и количество развивающихся личинок определяются температурой. Так, хорошему выживанию поколения 1949 г. сопутствовала ранняя, теплая весна (апрель и май), прохладное лето (июнь, июль и август) и теплая осень (сентябрь). Благодаря этому салака имела возможность метать икру в благоприятных условиях в течение более длительного периода; для эмбрионального и личиночного развития салаки также были благоприятные условия, кроме того, теплая и затяжная осень продлила вегетационный период.

В год малоурожайного поколения (1947) прохладная и поздняя весна (апрель и май) и резкое повышение температуры в июне и июле были причиной короткого периода нереста весенней салаки, а наступившая прохладная осень, по-видимому, оказала отрицательное влияние на выживаемость этого поколения.

Количество кислорода на местах нереста достаточно, так как большинство нерестилищ расположено в районах течений или вблизи их (проливы Муху, район Виртсу), где происходит интенсивный обмен воды. С 29 мая по 23 сентября 1953 г. в участке, расположенном между Пярнуским заливом и островом Кихну и Хяэдемээсте, количество кислорода колебалось в пределах от 8,3 до 5,4 мл на 1 л воды.

Ниже приведены данные о содержании кислорода у берегов Лиу в местах нереста салаки на глубине 6 м [7].

Дата	Количество O ₂ в мл на 1 л воды	Дата	Количество O ₂ в мл на 1 л воды
29 мая	8,3	20 июня	5,6
30 "	8,1	21 "	5,7
31 "	7,3	22 "	5,8
1 июня	7,8	17 июля	5,9
3 "	7,6	20 "	5,4
4 "	6,6	18 сентября	6,8
16 "	6,3	21 "	6,8
18 "	6,3	23 "	6,6
19 "	5,9		

Как видно из результатов опытов, проведенных М. Тоомом, при ветреной погоде эмбриональное развитие салаки благодаря лучшей аэрации воды протекает быстрее, чем при тихой погоде. Процесс выклевывания происходит быстрее в воде, где течения слабо выражены. В таких районах потребность в кислороде у выклюнувшегося эмбриона возрастает. При дефиците кислорода порывистые движения эмбриона легко разрывают тонкую оболочку икринки [7]. У преждевременно выклюнувшихся личинок можно предполагать и меньшую жизнеспособность. Поэтому теплая и безветренная погода в нерестовый период не способствует выживанию эмбрионов и в результате народившееся поколение отличается малой численностью.

Все эти факторы оказывают влияние на выживание эмбрионов салаки весеннего нереста. Для того чтобы выяснить непосредственные причины выживания осенненерестующей салаки на ранних стадиях ее развития, необходимо провести дополнительные наблюдения.

Недостаточно освещен вопрос и о пищевой обеспеченности личинок. Количество организмов, составляющих пищу личинок, зависит от температуры и состава питательных солей (обилия фосфатов и нитратов). Существенное значение имеет начало весеннего развития фитопланктона, что, в свою очередь, определяет развитие зоопланктона и совпадение этого развития с временем питания личинок.

Перечисленные вопросы, так же, как и выяснение решающего фактора, определяющего численность поколений, представляют собой задачу последующих исследований в области биологии размножения и выживаемости балтийской салаки. С другой стороны, следует выяснить, не отражается ли на результатах нереста обилие ставных неводов, расставляемых преимущественно в прибрежной зоне на местах нерестилищ салаки.

ВЫВОДЫ

1. Места нереста салаки в водах Эстонской и Латвийской ССР расположены вдоль их побережий. Наибольшие площади нерестилищ находятся в северо-восточной части Рижского залива.

2. В начале периода нереста весенняя салака нерестится в Рижском заливе и в проливах Муху на глубине 4—6 м; позже на глубине 8—10 м; в Финском заливе — на глубине 6—13 м и глубже. Нерест осенней салаки происходит на глубине 10 м и более.

3. Грунт нерестилищ салаки твердый, песчано-гравистый или каменистый и покрыт редкой водной растительностью, преимущественно красными водорослями.

4. Эвритермические икринки салаки приспособляются к условиям быстро согревающегося мелководья, где эмбриональное развитие икры протекает при большой амплитуде колебаний температуры.

5. Период нереста весенней салаки в Рижском заливе длится в среднем два месяца (май и июнь); нерест осенней салаки — месяц или полтора (сентябрь).

6. Эмбриональное развитие как весенне-, так осенненерестующей салаки требует 1911—2472 градусо-часов и длится при оптимальных условиях 4,3—8 суток.

7. При средних условиях резорбция желточного мешка происходит в течение $2\frac{1}{4}$ —4 суток.

8. Личиночный период жизни весенненерестующей салаки длится один месяц.

9. У преобладающего большинства мальков осенненерестующей салаки формирование чешуйного покрова происходит следующей весной.

10. Развитию мощного поколения салаки способствуют: а) теплая ранняя весна (апрель и май), прохладное лето (июнь — август) и теплая осень (сентябрь — октябрь), удлиняющие нерестовый период и вегетационный у мальков; б) ветры, благоприятствующие подходу салаки на нерест и аэрирующие воду на нерестилищах (ветры средней силы и переменного направления, преимущественно западной четверти); в) совпадение развития зоопланктона в водоеме с началом активного питания личинок; г) незначительное цветение воды в районе нерестилищ.

11. На основе количественных ловов личинок салаки 1947 и 1954 гг. можно считать годами наиболее низкого урожая, 1948 и 1953 гг. — годами среднего и 1949 и 1951 гг. — годами хорошего урожая, что и подтвердилось промысловыми уловами.

12. В промысле необходимо уделять больше внимания лову бельдюги, так как она является злейшим врагом икры салаки на нерестилищах.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бокова Е. Н., Питание молоди промысловых рыб Балтийского моря, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.
2. Борисов П. Г., Лов рыбы при помощи подводного электрического освещения в Рижском и Финском заливах и Чудском озере, «Рыбное хозяйство», 1952, № 12.
3. Дементьева Т. Ф., Состояние запасов трески и салаки в Балтийском море и перспективы их использования, Труды ВНИРО, том XXIV, Пищепромиздат, 1953.
4. Крыжановский С. Г., Экологические группы и закономерности их развития, Известия ТИНРО, т. XXVII, Владивосток, 1948.
5. Раннак Л. А., Нерестовые ареалы, биология нереста и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.
6. Расс Т. С., Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei), «Зоологический журнал», т. XXV, вып. 2, 1946.
7. Тоом М. М., Опыты по инкубации икры балтийской салаки (напечатано в этом сборнике).
8. Фридлянд И. Г., Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина. Известия ТИНРО, т. XXXV, Владивосток, 1951.
9. Iensen I. C., Amount and Growth of Herring Fry in the Danish waters, Report of the Danish Biological Station, № 51, 1950.

QUANTITATIVE STUDY OF THE BALTIC HERRING EGGS AND LARVAE IN THE NORTHERN PART OF THE GULF OF RIGA AND PRINCIPAL FACTORS DETERMINING THEIR SURVIVAL

L. A. RANNAK

The paper gives a description of the spawning areas and spawning conditions of the Baltic herring in the northern part of the Gulf of Riga with a special reference to the embryonic development of this fish. Optimum conditions are shown for the highest survival of the Baltic herring at the earliest stages of development.

A quantitative study of the Baltic herring eggs and larvae has been conducted annually since 1947. It shows that there is a certain dependence between the abundance of the brood estimated from catches and the number of embryos, and larvae in particular. This dependence may serve as a basis for commercial fishery forecasts. The richest generation is that of 1953 whereas the 1951 generation is less abundant and those of 1950 and 1952 are poor.

ОПЫТЫ ПО ИНКУБАЦИИ ИКРЫ БАЛТИЙСКОЙ САЛАКИ

М. М. ТООМ

(Эстонское отделение ВНИРО)

Для разрешения многих практических вопросов, связанных с размножением салаки и выяснением причин, обуславливающих колебания ее численности, нами были проведены в 1952 и 1953 гг. опыты инкубации икры салаки в природных условиях.

Опыты производились в период весеннего нереста салаки в 1952 г. в северной части Рижского залива в небольшой закрытой бухте, где салака не нерестится. Опыты были продолжены в 1953 г. в весенний и осенний периоды нереста салаки в Пярнуском заливе непосредственно на нерестилищах салаки.

В работе описывается методика проведения опытов, дается обзор эмбрионального развития салаки, приводятся размеры икринок с момента оплодотворения до окончательного набухания, размеры выклюнувшихся эмбрионов и личинок, указывается процент гибели икринок в период развития, а также причины, вызывающие их гибель.

Так как опыты в эти годы были начаты позже начала естественного нереста, то в работе отсутствуют данные о более крупной салаке, которая мечет икру в начале нерестового периода, когда гидрометеорологические и гидробиологические условия бывают несколько иными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе приводятся сводные данные 11 опытов инкубации, из которых 6 были проведены в 1952 г. в северной части Рижского залива с 4 июня по 13 июля, а 5—в 1953 г. в Пярнуском заливе с 28 мая по 21 июля и осенью, с 7 по 26 сентября. Все опыты производились в природных условиях.

Икру и молоки для оплодотворения брали от живых рыб, сразу после выборки улова из ставных неводов. Оплодотворение производилось «сухим» способом. Икра концентрировалась в одной стороне наклонно установленного широкого эмалированного таза с гладким дном.

Молоки, взятые для оплодотворения, хвостом самца равномерно смешивались с икрой. После этого к икре добавляли немного воды и при помощи хвоста рыбы размещали ее по дну таза. На оплодотворенную икру накладывали вымытую в морской воде и хорошо выжатую и направленную хлопчатобумажную дель размером 20×25 см (ячей 12 мм, нитка № 48/6). Эту дель перемещали в разных направлениях для равномерного прилипания к ней икры. Затем дель переносили в другой таз с морской водой, где воду меняли в течение первого часа каждые 10 мин., а затем — каждые полчаса. После окончания набухания икры, продолжавшегося 3—4 часа, дель с прилипшей икрой помещали в специально сконструированный инкубационный ящик (рис. 1), который устанавливался в море.

Основные части инкубационного ящика состоят из рам размером 35×25 см и 30×25 см, изготовленных из деревянных реек.

Рамы, к которым прикреплены проволочные сетки с ячейей 1 мм, вмонтированы в ящик размером $35 \times 35 \times 25$ см при помощи деревянных шпилек и гвоздей. К углам ящика прикреплены железные прутья. Верх-

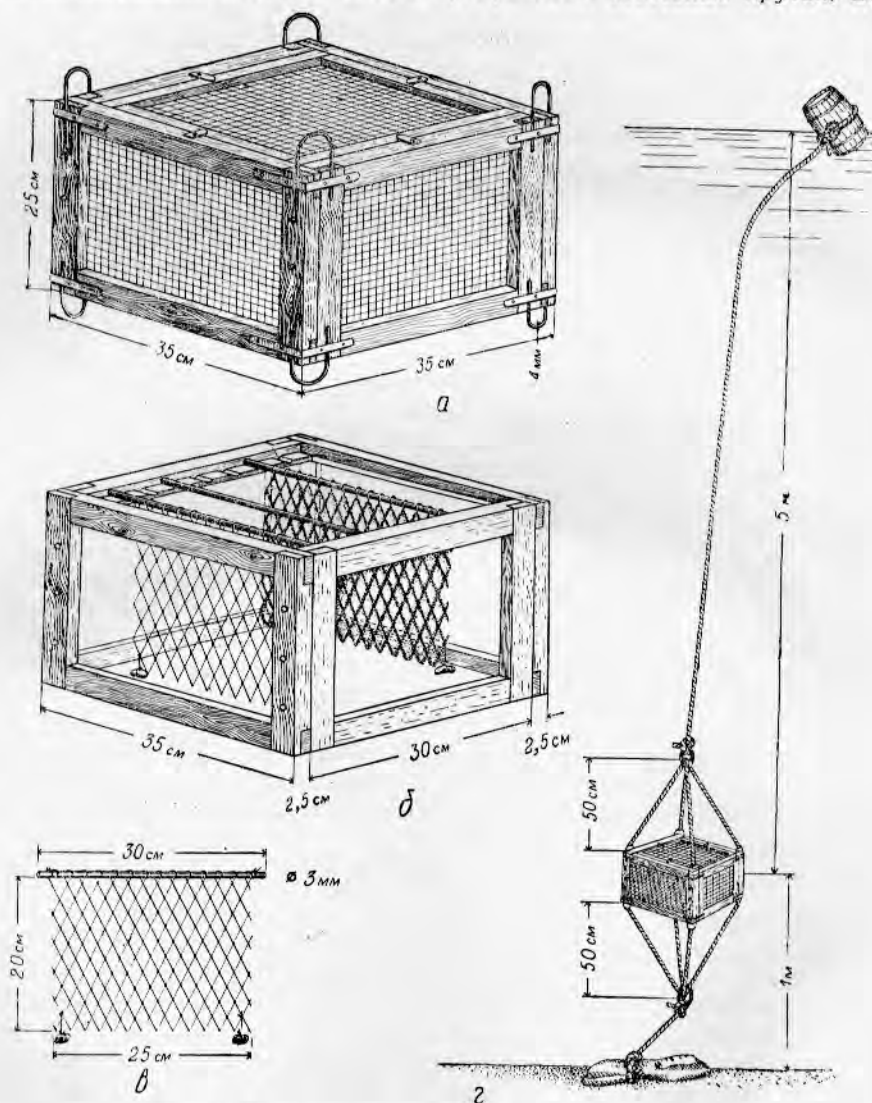


Рис. 1. Установка для инкубации икры салаки:

а—инкубационный ящик, закрытый сверху крышкой; б—расположение икры в ящике; в—железный прут с делью, на которую наносится оплодотворенная икра; г—установка ящика в море.

няя часть ящика представляет собой съемную крышку (деревянная рама, обитая проволочной сеткой). Крышка закреплена двумя задвижками, расположенными по обеим сторонам ящика. Крышка поднимается при помощи ручки. Дно ящика состоит также из деревянной рамы, обитой проволочной сеткой и прикрепленной к нижней стороне ящика винтами и гвоздями. К нижним и верхним углам ящика, под железными прутьями, приделаны металлические петли диаметром 4 мм. К петлям прикреплены веревки диаметром 1 см, длиной 0,5 м, которые соединяются железным кольцом диаметром 5 см.

При установке ящика в море к кольцам прикрепляется с верхней стороны буй, а с нижней — якорная веревка, длина которой соответствует глубине установки ящика. Благодаря такому приспособлению ящик удерживается на заданной глубине.

Деревянные и железные части ящика, окрашенные асфальтным лаком, держат в течение суток в морской воде (до внесения инкубируемой икры). Окраску ящика повторяют после 8—10-суточного пребывания в море (железные части ящика ржавеют).

Для размещения инкубируемой икры у верхнего края ящика с внутренней стороны прибиты рейки размером 15×15 см. В двух противоположных рейках с верхней стороны врезаны гнезда с промежутками 3,5 см, в которые помещают концы 9 железных прутьев диаметром 3 мм. К прутьям прикреплены куски дели с прилипшими оплодотворенными икринками (чтобы не допустить стягивания сетки, верхние углы дели прикреплены ниткой к концам прутьев). К нижним углам дели привязывают грузики (до 10 г), удерживающие ее в прямом вертикальном положении. Прутья прижимаются в своих гнездах крышкой ящика. На каждый кусок дели можно нанести до 25000 икринок (во всем ящике помещалось до 250 000 икринок).

К другому, ящику такой же конструкции, предназначенному для содержания эмбрионов во время выклева и дальнейшего пребывания в нем личинок, вместо проволочной сетки прикреплена густая шелковая сеть (газ № 13). Инкубируемая икра перемещалась в этот ящик во время выклева эмбрионов.

В 1952 г. опыты инкубации икры салаки проводили в Рижском заливе, в закрытом участке вблизи островов на глубине 5,2 м. Естественного нереста в этом участке не происходило. Ящик с инкубируемой икрой устанавливали на глубине 3 м (рис. 2).

В 1953 г. опыты проводили в западной части Пярнуского залива, около Лиу, на участке глубиной 6 м. На юге и на севере этого участка были установлены ставные невода для лова салаки. Ящик с икрой устанавливался на глубине 5 м, т. е. на расстоянии 1 м от дна.

Пробы инкубируемой икры фиксировали в 2%-ном растворе формалина в следующие сроки:

I проба	неоплодотворенная икра	
II "	5 мин.	после оплодотворения
III "	30 "	" "
IV "	1 час	" "
V "	1,5 часа	" "
VI "	2 "	" "
VII "	2,5 "	" "
VIII "	3 "	" "
IX "	6 часов	" "
X "	8 "	" "
XI "	12 "	" "

В дальнейшем, впредь до выклева эмбрионов, пробы икры фиксировали каждые сутки в 8 часов утра. Пробы выклюнувшихся эмбрионов брали через каждые 24 часа. Во взятых пробах определяли стадию развития икринок и процент их гибели. В 1953 г. были сделаны фотоснимки с живых икринок. Всего за 1952—1953 гг. было зафиксировано 184 пробы по 200—400 икринок.

Температура воды измерялась с момента оплодотворения икры через каждый час, а спустя 12 часов — три раза в течение суток (в 8, 14 и 20 часов).

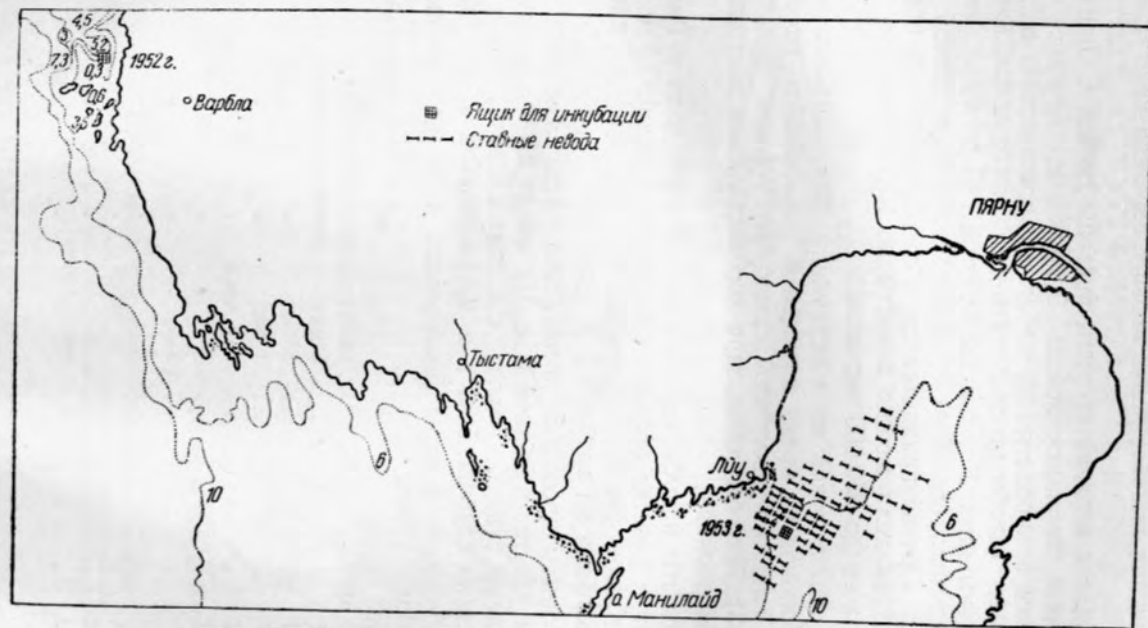


Рис. 2. Место установки ящиков для инкубации икры салаки.

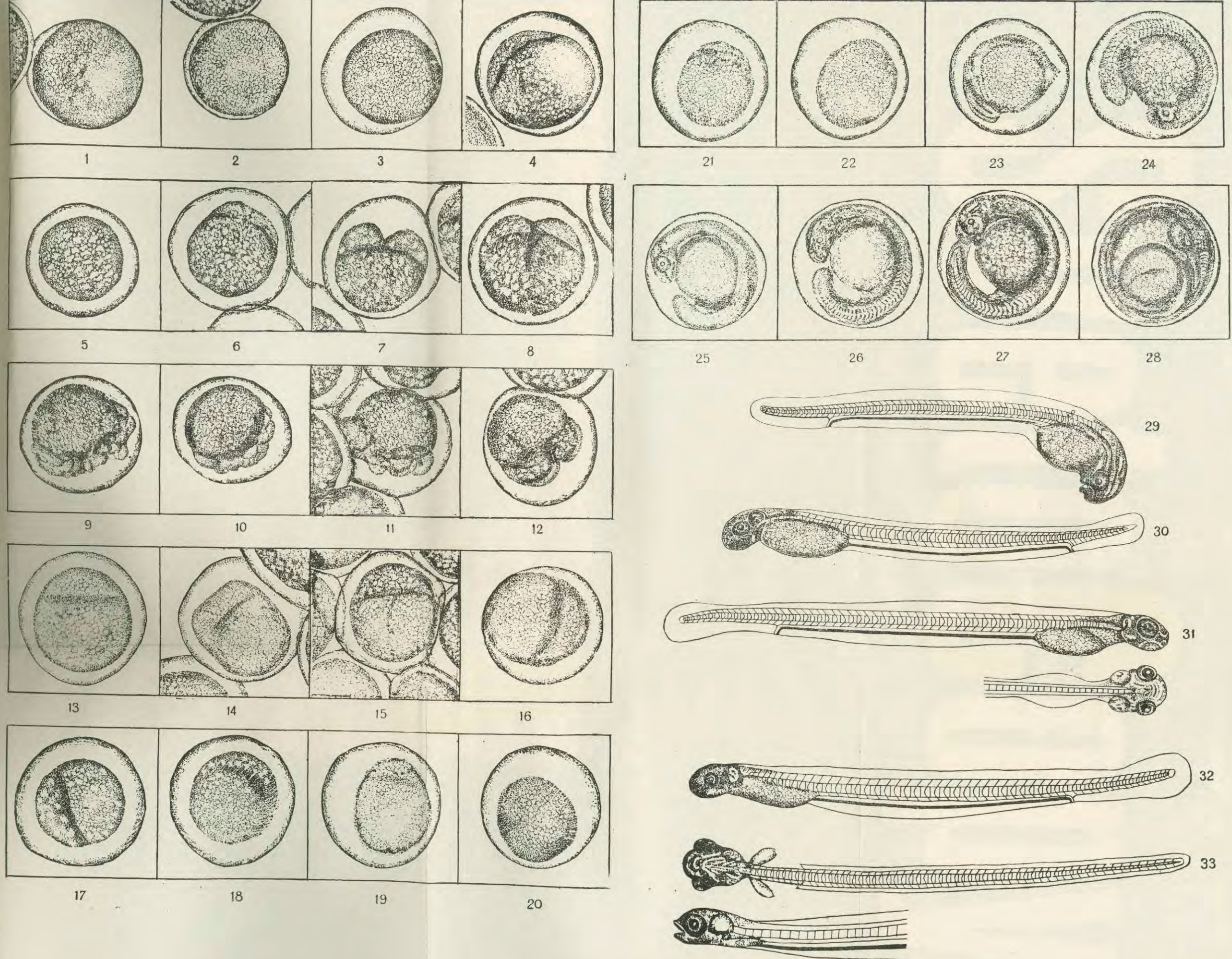


Рис. 3. Эмбриональное развитие салаки:

1—неоплодотворенная икринка салаки;
2—икринка салаки через 5 мин. после оплодотворения;
3—4—икринки через 1—2 часа после оплодотворения;
5—18—икринки через 1—6,5 часов после оплодотворения при максимальной температуре;

19—22—икринки через 6,5—24,5 часов после оплодотворения при максимальной температуре и через 12—48 часов при минимальной;
23—24—икринки через 24,5—48 часов после оплодотворения при максимальной температуре и через 48—85 часов при минимальной;

25—26—икринки через 48—60 часов после оплодотворения при максимальной температуре и через 85—110 часов при минимальной;
27—икринки через 60—65 часов после оплодотворения при максимальной температуре и через 110—120 часов при минимальной;

28—29—икринка и эмбрион через 65—106,5 часов после оплодотворения при максимальной температуре и через 120—192 часа при минимальной;
30—32—этапы развития салаки вне оболочки (фаза предличинки);
33—фаза личинки.

В 1952 г. определялась соленость воды в начале и в конце каждого опыта, а в 1953 г. — ежедневно в 8 часов утра. Одновременно брались пробы воды для определения содержания кислорода.

Метеорологические данные (направление и сила ветра) были получены в 1952 г. от наблюдательного пункта гидрометстанции в Виртсу, а в 1953 г. — от гидрометстанции на острове Кихну.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ САЛАКИ И ЕГО ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ

На рис. 3 дана схема всех стадий развития эмбрионов. Продолжительность эмбрионального развития салаки как на отдельных этапах, так и всего цикла определена в часах, считая от момента оплодотворения до выклева эмбриона. При наблюдениях учитывалась температура воды, направление и сила ветра и количество кислорода, растворенного в морской воде.

Ниже приводится описание эмбрионального развития салаки на отдельных этапах, их продолжительность в пределах средней суточной максимальной ($18,3^{\circ}$) и минимальной ($11,8^{\circ}$) температур, преобладающих в этот период.

I этап. Первым признаком развития икринки после оплодотворения является образование перивителлинового пространства. Одновременно происходит сокращение желтка и накопление образовательной плазмы у анимального полюса (1—4). Длительность этого этапа при максимальной температуре — 1 час, при минимальной — 2 часа.

II этап. Происходит дробление плазмы (образование blastomerov). Одновременно встречаются икринки на разных фазах развития (5—18). Длительность этого этапа при максимальной температуре — 5,5 часов, при минимальной — 10 часов.

III этап. Образуются зародышевые пласты. В конце этого этапа, когда blastopore уже закрыт, образуется зародышевая полоска, но головная мезодерма еще не отделилась от туловищной, наблюдается образование зачатков нервной трубки и мозга (19—22). Этот этап длится при максимальной температуре 18 часов, а при минимальной — 36 часов.

IV этап. Головная мезодерма отделилась от туловищной мезодермы. Появились зачатки глаз, слуховых пузырьков, мозга, хорды, кишечника и других органов, происходит сегментация тела (1—24 сегмента), появляется купферов пузырек. В конце этапа при сильном раздражении происходит движение зародыша (при фиксации в формалине) (23—24).

V этап. Хвост отделяется от желтка до 42-го сегмента и появляются зачатки грудных плавников, пульсация сердца слабая и медленная (25 и 26). Продолжительность этапа при максимальной температуре — 12 часов, при минимальной — 25 часов.

VI этап. Пульсация сердца более сильная. Эмбрион совершает движения в направлении к стенкам оболочки. Хвостовой отдел остается без сегментов (27). Продолжительность этапа при максимальной температуре 5 часов, при минимальной — 10 часов.

VII этап. Эмбрион окончательно сегментирован, в слуховом пузырьке — отолиты. В глазах виден пигмент, приобретающий перед выклевом желтоватый оттенок. На голове и отчасти на туловище имеются железки выпупления (28 и 29).

Период выклевывания эмбрионов длился, по данным наших опытов, от 4 до 8 часов.

VIII этап. Эмбрион освобожден от оболочки. Фаза предличинки (30—32). Длительность этапа 2,5 суток.

РАЗМЕР ИКРИНОК САЛАКИ

Измерение длины производителей салаки и промеры ее икринок показали, что особи большей длины имеют икринки больших размеров. Так, в первом опыте (4/VI) весеннего периода 1952 г. средней длине самок 16,6 см соответствует диаметр икринок в 1,07 мм; в третьем опыте (9/VII), в котором средняя длина самок была меньше (13,9 см), диаметр икринок был также меньше (0,96 мм).

Такое же соотношение в размерах самок и их икры наблюдалось в опытах, проведенных в 1953 г. В первом опыте (28/V) весной этого года самки имели среднюю длину 14,7 см. Икринки были диаметром 0,97 мм. В более позднем опыте (16/VII) средняя длина рыбы была меньше (11,5 см) и соответственно диаметр икринок был также меньше (0,91 мм). Такое соотношение между размерами самок и их икры наблюдалось до окончательного набухания икринок, которое происходило в течение 3 часов.

При образовании перивителлинового пространства набухание икринок по сравнению с первоначальным размером составляло в среднем (в %):

<i>а) в период весеннего нереста: через 5 мин.</i>	
после оплодотворения	13,1
через 0,5 часа после оплодотворения	13,6—19,2
через 1,5—2 часа после оплодотворения	16,8—21,2
через 3,0 часа после оплодотворения	23,2
<i>б) в период осеннего нереста: через 0,5 часа</i>	
после оплодотворения	10,0
через 1,5—2 часа после оплодотворения	18,0
через 3,0 часа после оплодотворения	25,0

Характерно, что образование перивителлинового пространства протекало неравномерно для всех одновременно оплодотворенных икринок. У тех икринок, которые находились отдельно, или у крайних икринок (прилипших друг к другу) процесс набухания происходил быстрее, чем у тех, которые находились внутри кладки, окруженные другими прилипшими к ним икринками. Вследствие этого и дальнейшее эмбриональное развитие икринок во взятых пробах не было однородным. Одновременно встречались икринки на разных этапах развития.

По мере образования перивителлинового пространства в процессе набухания оплодотворенной икринки происходило постепенное сокращение желтка. Весной за время от 5 минут до 3 часов желток сократился в среднем на 5,1 — 7,9%, а осенью за тот же срок — на 4,4%.

Средний диаметр желтка весной был равен 0,81—0,92 мм, а осенью — 0,86 мм.

После отчленения хвоста эмбриона от желтка (на IV и V этапах) последний принимал несколько продолговатую форму (см. рис. 3, 24 и 25). На VII этапе развития, когда эмбрион охватывал весь желток, происходило постепенное округление последнего (см. рис. 3, 28) и ко времени выклева он принял округлую форму.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ САЛАКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Эмбриональное развитие салаки до выклева эмбриона продолжалось в весенний период нереста минимально 103 и максимально 192 часа (соответственно 1952,9 и 2474,4 градусо-часов); в осенний период — 178 и 184 часа (соответственно 2218,2 и 2350,8 градусо-часов).

Длительность развития икринок салаки зависит от температуры воды, влияющей на развитие икринок как на отдельных этапах, так и на протяжении всего периода развития. При более высокой температуре эмбрион развивается быстрее, а при более низкой температуре развитие

протекает медленнее. Например, во время первого весеннего опыта 1953 г. эмбриональное развитие салаки от оплодотворения до выклева происходило при средней температуре воды $11,8^{\circ}$ в течение 8 суток (для этого понадобилось 2271,4 градусо-часов). Во время третьего опыта средняя температура воды была значительно выше ($18,3^{\circ}$) и эмбриональное развитие до выклева продолжалось 4,5 суток (1952,9 градусо-часов) (рис. 4).

Температура воды часто колебалась, что замедляло эмбриональное развитие икры. Так, например, в 1953 г. во время второго весеннего опыта средняя температура воды была $14,4^{\circ}$, т. е. значительно выше, чем в первом опыте, но во время второго опыта отмечались температурные колебания, доходившие до 8° (см. рис. 4). Они задерживали развитие икры, которое во время этого опыта длилось так же долго, как во время первого опыта, т. е. 7,2 суток. Поэтому число градусо-часов во втором опыте оказалось наибольшим (2474,4).

Опыты инкубации икры осеннего нереста подтверждают установленные факты. Так, во время первого опыта средняя температура воды была $12,7^{\circ}$, во время второго — $12,4^{\circ}$.

В первом опыте наблюдались частые температурные колебания, вследствие которых развитие икры протекало медленнее, чем во втором опыте, во время которого температура воды была более равномерной (в первом опыте 7,7 суток, во втором опыте — 7,4 суток), поэтому в первом опыте для эмбрионального развития до выклева понадобилось также больше градусо-часов (в первом опыте 2350,8, во втором 2218,2).

Опыты инкубации, проведенные в море в природных условиях, показали, что ветреная погода более благоприятно влияет на эмбриональное развитие салаки, чем безветренная, простоявшая более или менее продолжительное время. Сильное течение воды в период ветров предотвращает скопление взвешенных частиц грязи на дне, а вместе с этим и осаждение их на икру. Загрязнение икры до некоторой степени замедляет процесс ее эмбрионального развития. Это предположение подтвер-

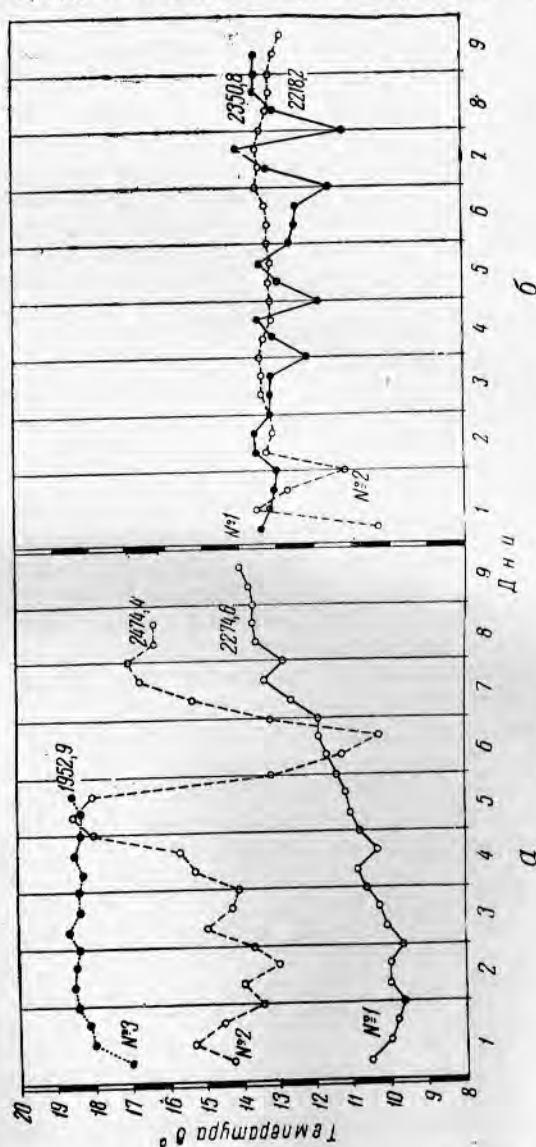


Рис. 4. Колебания температуры воды:
а — во время весенних опытов; б — во время осенних опытов (№ 1, № 2, № 3 — номера опытов).

ждается проведенными в лаборатории опытами, при которых инкубируемую в чашке Петри икру частично покрывали грязью. Развитие икры, покрытой грязью, протекало медленнее, чем развитие чистой икры, несмотря на одинаковые температурные условия обоих опытов.

Как указывалось выше, в 1952 г. опыты были проведены в закрытом участке северной части Рижского залива (см. рис. 2) между отмелями и поэтому икра больше подвергалась заилению, чем в опытах 1953 г., которые проводились на месте естественного нереста салаки.

В длительности развития икры салаки весеннего и осеннего нереста заметных различий не наблюдалось. Количество растворенного в воде кислорода, хотя и убывавшего с прогреванием воды во время опытов, было достаточным для развития эмбрионов. Соленость, которую определяли на местах естественного икрометания, также была благоприятной для выклева эмбрионов.

ГИБЕЛЬ ИКРИНОК В ПЕРИОД ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ САЛАКИ

Наибольшая гибель инкубируемой икры наблюдалась на III и IV этапах развития, в период образования основных органов эмбриона. На более ранних и на более поздних этапах развития эмбрионов гибло меньше. Так как опыты инкубации в 1952 и 1953 гг. производились в различных условиях внешней среды (в 1952 г. на участке, где салака не нерестилась, в 1953 г. — на месте естественного нереста салаки), то причины гибели на более поздних этапах были также различными.

Одной из причин, вызывавших гибель икры на более поздних этапах развития в 1952 г., было образование плесени на неоплодотворенных и мертвых икринках на 3—4-й день инкубации. С мертвых икринок, находившихся среди живых или вблизи их (расстояние меньше 2 мм), плесень переносилась на живые икринки, вызывая гибель последних (на V, VI и VIII этапах). Следует отметить, что эти опыты проводились в закрытом участке, где в массовом количестве встречался разлагающийся фитопланктон.

В 1953 г. в опытах, произведенных в открытом участке моря, на месте естественного нереста салаки плесени на неоплодотворенных и на мертвых икринках не образовывалось. Опыты осеннего периода того же года (7/IX) производились в прибрежной полосе, где снова в больших количествах встречался разлагающийся фитопланктон. На неоплодотворенных и мертвых икринках на 3—4-й день образовывалась плесень, как и весной 1952 г., от которой частично погибали живые икринки на поздних фазах развития.

В результате наших наблюдений, проводившихся в течение двух лет, можно прийти к выводу, что для развивающейся икры (до этапа выклева эмбриона) на местах естественного нереста особых опасностей нет.

Нерестовая салака, выметывая икру, инстинктивно выбирает благоприятные места для развития икры: при повышении температуры воды на мелких прибрежных нерестилищах она уходит к более удаленным нерестилищам, выбирает для икрометания места с определенной растительностью и, в зависимости от ветров, концентрируется в наиболее благоприятных участках.

Проведенные нами опыты показали, что даже при более высокой температуре воды (18,5°) эмбриональное развитие салаки может происходить нормально, без больших потерь. Большие температурные колебания не оказывают отрицательного влияния на развитие салаки, хотя и несколько замедляют его. На местах естественного нереста при безветренной погоде заиление развивающейся икры также не вызывало ее гибели, но, по-видимому, несколько удлиняло срок развития. Образование слоя грязи на развивающейся икре в местах, где салака не нерестится, способствовало развитию плесени, а следовательно, и гибели икры.

РАЗВИТИЕ ЭМБРИОНОВ САЛАКИ ПОСЛЕ ВЫКЛЕВА ИЗ ИКРИНОК

Для того чтобы проследить поведение выклюнувшихся эмбрионов, часть икры в период выклева была помещена в лабораторные условия (в аквариум).

Эмбрионы после освобождения из оболочки (см. рис. 3, 30) сразу или спустя короткое время старались подняться со дна аквариума к поверхности воды. Движения эти совершались в вертикальном положении и в вертикальном направлении, после чего они падали на дно и снова пытались подняться к поверхности. Спустя 2 часа после выклева эмбрионы свободно плавали как вертикально, так и горизонтально, время от времени опускаясь ко дну. Спустя 6 часов движения их носили уже характер поисков выхода; находясь в прямоугольном аквариуме, они концентрировались группами в его углах и искали выхода. В цилиндрическом аквариуме (в кристаллизаторе) они, не останавливаясь, группами плавали кругом у стенок аквариума. Это явление было использовано нами для сохранения выклюнувшихся эмбрионов в лабораторных условиях. В то время когда в прямоугольном аквариуме наблюдалась частая и постоянная гибель эмбрионов, в цилиндрическом аквариуме процент гибели был незначителен. Массовая гибель их наступала лишь в личиночной фазе из-за отсутствия пищи.

Выклюнувшиеся эмбрионы росли успешно. В опытах 1952 г., произведенных в северной части Рижского залива, длина эмбрионов увеличилась за 42 часа в среднем от 6,03 до 8,61 мм, т. е. на 2,58 мм, или 42%.

В 1953 г. в опытах, произведенных в Пярнуском заливе, эмбрионы выросли за то же время весеннего нереста от 5,20 до 7,87 мм, т. е. на 2,67 мм, или 51,3%; в период осеннего нереста за 2 суток — от 5,90 до 8,10 мм, т. е. на 2,20 мм, или 37,3%.

При сравнении длины выклюнувшихся эмбрионов северной части Рижского залива с длиной эмбрионов того же возраста Пярнуского залива было установлено, что эмбрионы северной части Рижского залива росли быстрее и соответствовали по длине эмбрионам осеннего нереста в заливе Пярну (рыбы большей длины имели икринки больших размеров, а следовательно, и эмбрионы были большей длины).

В таблице приведены соотношения средних размеров самок-производителей, их икринок и выклюнувшихся эмбрионов.

Сезон	Район	№ опыта	Средняя длина самок в см	Средние размеры в мм							
				икринки						эмбрионы после выклева	
				неоплодотворенные	через 0,5 часа после оплодотворения		через 3 часа после оплодотворения		только что выклюнувшиеся	через 42 часа после выклева	
					диаметр икры	периметр л-линое пространство	диаметр икры	периметр л-линое пространство			
Весна 1952 г.	Северная часть Рижского залива	1-6	14,9	0,99	1,18	0,24	1,22	0,30	6,03	8,61	
Весна 1953 г.	Район Пярнуского залива	1-3	13,1	0,95	1,08	0,19	1,17	0,33	5,20	7,87	
Осень 1953 г.	Район Пярнуского залива	1-2	15,5	1,00	1,10	0,20	1,25	0,37	5,90	8,10	

На третий день происходило полное рассасывание желточного мешка (см. рис. 3, 33), вместе с этим наступал период активного питания. Из-за отсутствия пищи в опытах начиналась массовая гибель личинок. Единичные экземпляры жили до 6—7 суток и не росли. Длина их осталась на том же уровне, на котором была в день перехода в фазу личинки.

ВЫВОДЫ

1. У более крупных производителей салаки наблюдалась более крупная икра.

2. Диаметр неоплодотворенной икринки во время весеннего нереста в северной части Рижского залива составляет от 0,87 до 1,25, мм (в среднем 0,99 мм); в Пярнуском заливе—от 0,83 до 1,02 мм (в среднем 0,95 мм). Диаметр икринки во время осеннего нереста (залив Пярну) составляет от 0,93 до 1,10 мм (в среднем 1,00 мм).

3. Набухание икринок и образование перивителлинового пространства продолжалось в течение 3 часов с момента оплодотворения и составляло в среднем: у икринок весенней салаки 23,2% и у икринок осенней салаки 25,0% от первоначальной величины икринок. Диаметр набухших икринок достигал за это время в весенних опытах в среднем до 1,17—1,22 мм, а в осенних опытах — до 1,25 мм.

4. В окончательно набухшей икринке, спустя 3 часа после оплодотворения перивителлиновое пространство составляло весной 24,6—28,2% и осенью 29,6% от диаметра икринки.

5. В оплодотворенной икринке происходит сокращение объема желтка. За время с 5 мин. до 3 час. после оплодотворения весной желток сократился на 5,1—7,9%, а осенью — на 4,4%. Диаметр желтка после его сокращения достигал весной 0,81—0,92 мм, а осенью—0,86 мм.

6. Длина выклюнувшегося эмбриона зависит от размера икринки. В 1952 г. в опытах, проведенных в северной части Рижского залива весной, длина эмбрионов в момент вылупления составляла 6,03 мм, в возрасте 24 часа—7,90 мм и в возрасте 42 часа—8,61 мм. В Пярнуском заливе в весенний период длина только что выклюнувшегося эмбриона исчислялась 5,70 мм, в возрасте 18 часов—6,61 мм, в возрасте 42 часа—7,87 мм. Осенью выклюнувшийся эмбрион имел длину 5,90 мм, в возрасте 12 часов—6,90 мм, в возрасте 24 часа—7,35 мм и в возрасте 48 часов—8,10 мм.

7. Прирост длины выклюнувшегося эмбриона составил за двое суток: весной до 51,3% и осенью до 37,3%.

8. Личиночная фаза наступала на третий день после вылупления. Средняя длина личинки весной была 8,40 мм, а осенью—8,46 мм (в опытах в Пярнуском заливе).

9. Развитие икры до выклева продолжалось весной 103—192 часа (1952,9—2474,4 градусо-часов), осенью 178—184 часа (2218,2—2350,8 градусо-часов).

10. Продолжительность развития икры весенне- и осенненерестующей салаки была одинакова.

11. Заметные колебания температуры воды, а также и заиливание развивающейся икры замедляли процесс ее развития, но гибели не вызывали.

12. На местах естественного нереста салаки высокая температура воды (18,7°) в конце нереста (в июле) не оказывала отрицательного влияния на развитие инкубируемой икры.

13. На местах естественного нереста гибель икры наблюдалась преимущественно на III и IV этапах развития, во время образования основных органов эмбриона. На более ранних и на более поздних этапах развития гибель икры была сравнительно незначительна.

14. Плесени на местах естественного нереста на неоплодотворенных и мертвых икринках не образовывалось даже при высокой температуре (18,7°). Как показали опыты, в участках, где естественный нерест не происходил, плесень, образующаяся весной и осенью даже при низкой температуре (11—12°), уничтожала икру на более поздних этапах ее развития. Плесень в прибрежной полосе (где салака не нерестится) образовывалась из-за обилия разлагающегося при высокой температуре фитопланктона, который покрывал поверхность воды.

15. Количество растворенного кислорода (O_2) на месте естественного нереста, в Пярнуском заливе, составляло: в весенний нерест при низкой температуре (11,8°)—до 8,3 мл на 1 л воды; в конце нереста при высокой температуре (18,3°)—5,4 мл и в осенний период (12,4—12,7°)—6,8—7,0 мл на 1 л воды. Соленость в северной части Рижского залива исчислялась в 1952 г. 5,82—6,08‰ и в Пярнуском заливе—5,46—5,92‰.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н. и Смирнова А. Н., Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei), Труды института морфологии животных имени А. Н. Северцова, вып. 10, АН СССР, 1953.
2. Расс Т. С., Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei), «Зоологический журнал», т. XXV, вып. 2, 1946.
3. Сомова С. Г., Развитие сельди черноспинки *Caspilosa Kessleri* gr., Труды ВНИРО, т. XIV, Пищепромиздат, 1940.
4. Фридлянд И. Г., Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина, Известия ТИНРО, т. XXXV, Владивосток, 1951.

EXPERIMENTS ON INCUBATION OF THE BALTIC HERRING EGGS

M. M. TOOM

The paper deals with some methods of observation over the development and survival conditions of the Baltic herring embryos at the places of spawning under artificial conditions. Egg sizes are given in comparison with the sizes of spawners as well as the percentages and the causes of egg mortality in the course of development.

**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>75,0¹</u>	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-

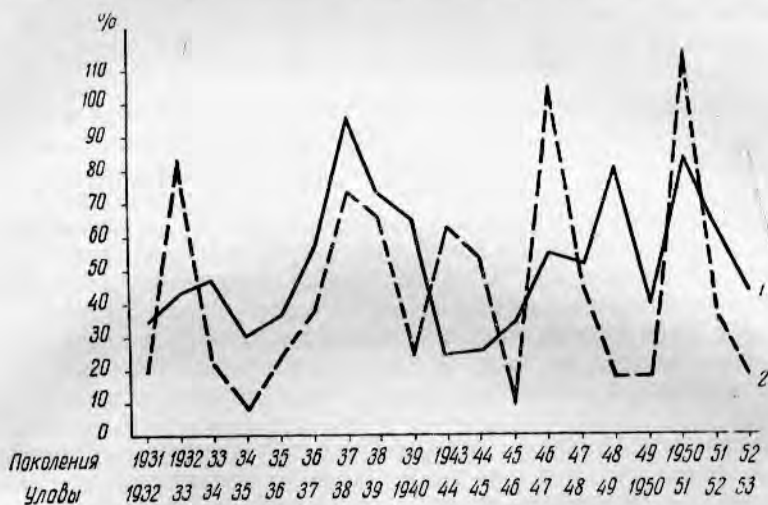


Рис. 1. Взаимосвязь между численностью поколений хамсы (по двух- и трехлеткам) и уловами:
1—уловы в %; 2—численность поколений в %.

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 выживания 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 икротетания, характера и размера икринок, численности производителей, их плодовитости, роста и принадлежности к тем или иным биологическим группам, рассматривалась эффективность икротетания 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 велись 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. Лукоиной, 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

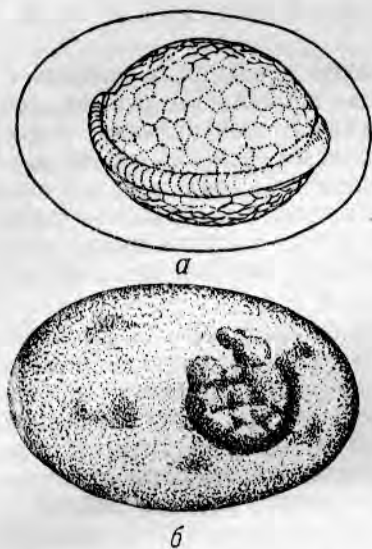


Рис. 2. Икринки на стадии не-
оформившегося эмбриона:
а—живая; б—отмирающая.

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.

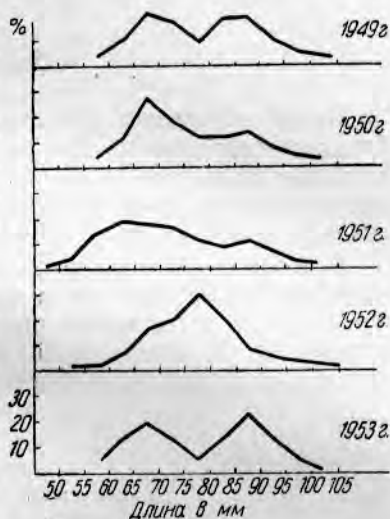


Рис. 3. Длина хамсы в период ее весенней миграции через Керченский пролив в 1949—1953 гг. (по данным В. П. Корниловой).

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

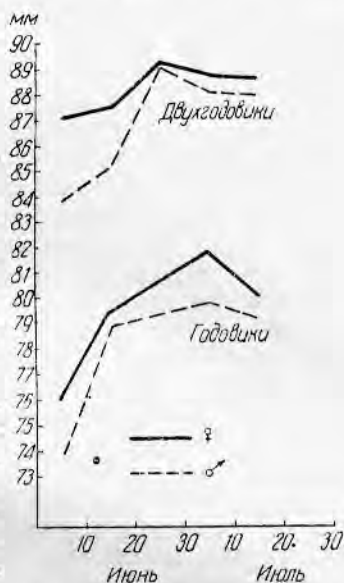


Рис. 4. Рост двухгодовиков и годовиков азовской хамсы в районе Казантипа летом 1952 г. (по данным Курицыной). Сплошная линия — самки, пунктир — самцы.

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.

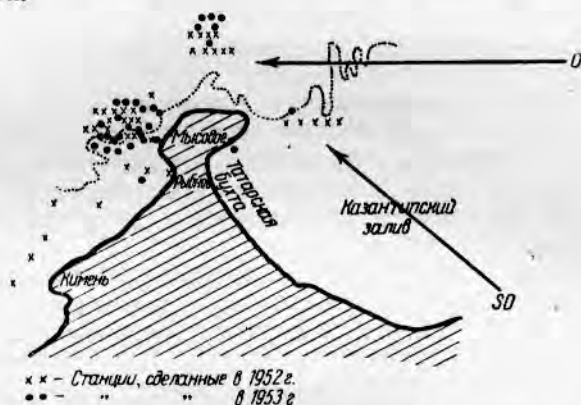


Рис. 5. Схематическая карта станций и направление ветра (обозначено стрелками), при котором увеличивалась соленость воды в районе Казантипа.

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		27/VI		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. шт.	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.

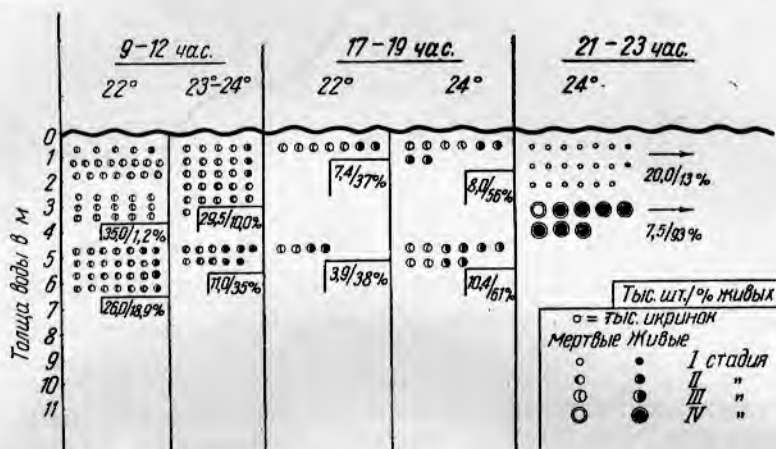


Рис. 6. Распределение живых и мертвых икринок хамсы (на разных этапах развития) в середине июня 1953 г. по глубинам.

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.

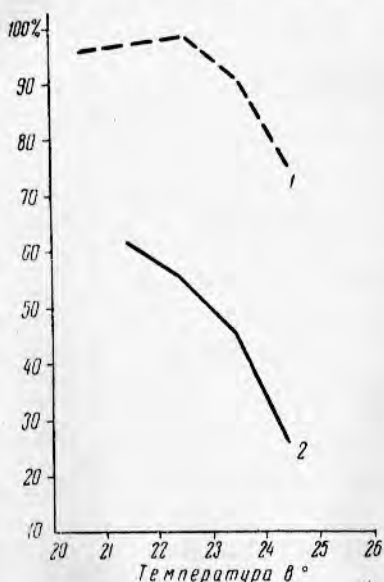


Рис. 8. Количество погибшей икры при разной температуре на отдельных стадиях развития хамсы: 1—гастрюляции; 2—формирования эмбрионов.

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 икряной 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 огромное 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 икряной 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 иктиопланктона 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 ложа в м	Часы лов	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 $19-20^{\circ}$). 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.

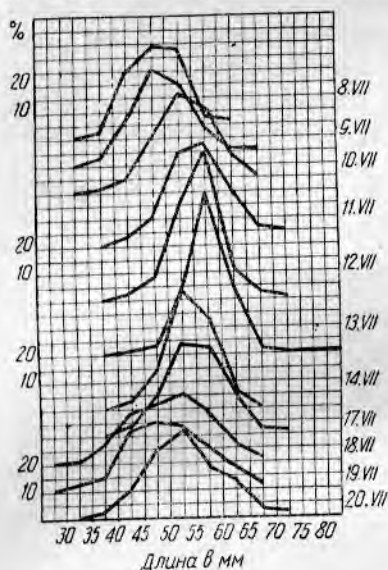


Рис. 9. Длина молоди хамсы в уловах ставного невода в июле 1953 г. (по данным В. П. Корниловой).

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 ($23-24^{\circ}$). 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-

ний. 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 Казантипскую 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

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
<i>Ac. clausi</i>	322,5	637,7	303,2	208,2	444,9	913,7	874,1	203,8	125,2
<i>Ac. latisetosa</i>	8,4	4,3	6,5	6,1	291,8	263,4	202,7	54,9	4,1
<i>Centropages kroyeri</i> . .	11,3	15,3	16,9	18,0	90,8	81,65	143,3	91,1	38,9
<i>Calanipeda a. d.</i>	16,7	49,4	46,4	278,8	320,6	1,1	2,3	0,5	—
<i>Mollusca larvae</i>	81,1	24,5	94,9	14,8	12,1	15,6	18,3	5,0	3,7
<i>Synchaeta</i> sp.	1,5	2,0	1,0	0,6	0,6	—	—	—	0,3
<i>Nauplii Balanus</i>	154,1	27,5	10,9	21,6	—	9,8	16,9	3,0	13,5
<i>Cladocera</i>	0,07	1,7	29,8	5,0	—	—	—	—	—
<i>Polychaeta larvae</i>	—	0,1	0,1	0,5	0,3	—	0,02	0,1	0,02
<i>Tintinnnoidea</i>	0,02	0,07	1,0	2,7	1,2	0,3	0,3	0,6	—
<i>Varia</i>	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.+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-

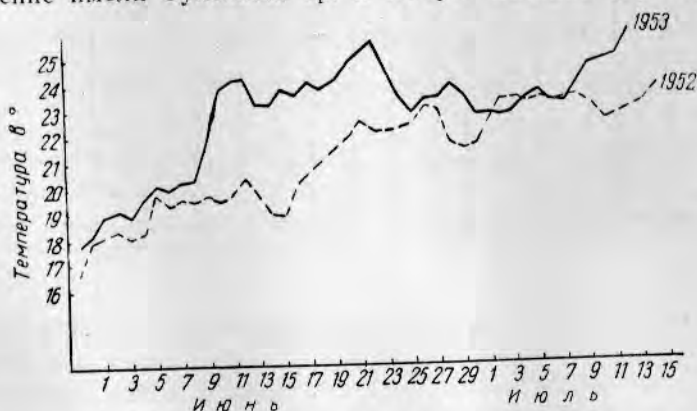


Рис. 10. Среднесуточная температура воды в период размножения хамсы в 1952—1953 гг.

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 зооплан-

ктон 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).

Т а б л и ц а 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.

Т а б л и ц а 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 лампартных 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. Бок ова 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 окуня, 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.

РОСТ И ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ СЕВЕРОКАСПИЙСКОГО ЛЕЩА В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ ЕГО ЧИСЛЕННОСТИ

Канд. биол. наук К. А. ЗЕМСКАЯ

Во внутренних морях СССР, в частности в Каспийском море, промысел ценных видов рыб достиг значительной интенсивности. Поэтому для дальнейшего увеличения вылова рыбы в Каспии необходимо осуществить следующие основные мероприятия: искусственное разведение в широких масштабах наиболее ценных видов рыб, освоение промыслом еще недостаточно используемых видов (некоторые виды сельдей, килька, кефаль, бычки) и, наконец, правильную эксплуатацию запасов основных промысловых рыб Каспия, величина которых в последнее время сильно колеблется.

Для правильной эксплуатации запасов промысловых рыб Каспия большое значение имеет прогноз уловов. Он составляется на основе знания биологических свойств популяции (численности поколений, скорости роста рыб и темпа их созревания).

Свойства популяции взаимосвязаны и значительно изменяются в пределах специфики вида под влиянием условий среды. Чем полнее вскрываются качественные и количественные изменения, происходящие в стаде, тем точнее может быть составлен прогноз улова.

Опыт углубленного изучения биологических особенностей промыслового стада леща в связи с изменением условий его существования был предпринят нами на примере леща Северного Каспия.

Объектом исследования был выбран лещ Волго-Каспийского района, имеющий основное промысловое значение: улов его составляет 70—80% от общего улова леща в Северном Каспии.

После 1929 г. в связи с падением уровня Северного Каспия и уменьшением стока Волги стала чрезвычайно обширной мелководная полоса взморья. Она тянется на 30—40 км в сторону моря и вся изрезана косами, отмелями и островками. После окончания паводка эта область сильно мелеет и зарастает надводной растительностью, между которой остаются продолжения речных протоков.

В период 1930—1935 гг. протоки дельты Волги были достаточно глубоки для прохода рыб на нерест, надводная растительность в авандельте отсутствовала, подводная занимала небольшие площади [9]. В эти годы авандельта являлась местом зимовки рыб и отчасти нагула молоди леща. Нерест леща здесь не наблюдался, за исключением некоторых култуков.

В период 1935—1940 гг. в результате резкого снижения глубин (которые в межень не превышали 20—30 см, а в паводок 50—60 см) скорость течения уменьшилась и развился мощный растительный покров [9]. Места зимовки отодвинулись дальше в море, а большая часть мелководного пространства стала местом нереста леща и откорма его молоди.

Таким образом, в последние двадцать лет для леща создавалась новая обширная нерестово-выростная площадь. В результате основная часть его стада высоко по реке не поднимается, а нерестится в нижней зоне дельтового пространства [23].

В эти годы менялся и гидрологический режим водоема, что отразилось на биомассе кормового бентоса и на условиях откорма рыб в море.

Вследствие изменения условий размножения и нагула численность леща в Волго-Каспийском районе возросла.

В процессе приспособления к новым условиям должны были меняться и биологические свойства популяции, как, например темп роста особей, характер их созревания, а отсюда, как следствие, соотношение возрастных групп в уловах.

Однако закономерности этих изменений не были ясны. Это затрудняло составление промыслового прогноза по существующей методике учета состава пополнения [12, 32, 33].

Перед нами стояла задача выяснить характер изменения биологических свойств популяции леща в связи с теми изменениями, которые произошли в Северном Каспии и отразились на ее численности.

Наряду с этим необходимо было определить современное состояние промыслового стада леща, так как в условиях зарегулированного стока Волги возможны и дальнейшие колебания его численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для проведения исследования мы обработали материалы за 11 лет (с 1942 по 1952 г. включительно). Материал выбирался с учетом наиболее показательного периода для характеристики промыслового стада леща Волго-Каспийского района. Этим периодом является массовый весенний ход леща в дельту Волги на нерест. Были взяты равные количества экземпляров леща за каждый год из материалов Каспийского филиала ВНИРО, собранных на двух наблюдательных пунктах в дельте Волги на Кировском и Тумакском рыбзаводах. Пробы рыб на биологический анализ брались из уловов закидных неводов.

Материал для определения возрастного состава стада леща обрабатывался по общепринятой методике, изложенной Н. И. Чугуновой [44]. Расчисление темпа роста леща производилось по заднему радиусу чешуи методом прямой пропорциональности. В литературе есть указания на пригодность метода Е. Леа для расчисления роста леща [26]. В работе Ф. И. Вовк, вышедшей в 1955 г., также отмечается, что расчисление роста леща по заднему радиусу чешуи дает длины тела, близкие к эмпирической кривой [8]. Техника расчисления роста рыб по номограммам, предложенная Вовк, в период наших исследований еще не была опубликована.

Учет нерестовых марок и оценка численности популяции проводились по методу Г. Н. Монастырского [33] и Т. Ф. Дементьевой [12].

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ЛЕЩА

Анализу возрастного состава уловов многие ученые придают большое значение, так как он служит средством для решения ряда вопросов, связанных с запасами, и позволяет судить о факторах, их обуславливающих.

Так, например, Г. Н. Монастырский указывал, что возрастной состав промыслового стада следует считать исходным пунктом в вопросе о запасах. Оценка возрастных групп имеет особенно важное значение ввиду того, что они свидетельствуют о величине поколений и темпе роста особей [30].

Другие исследователи, например О. Сюдн [57], Н. А. Маслов [27], по соотношению возрастных групп в уловах, а также по урожаю молодежи определяют тенденцию к изменению численности популяции. На этой же основе Н. Л. Чугунов [46, 47] давал прогноз возможного улова еще в 1928 г.

Х. Лисснер [55], В. Ходсон [52] и Г. Роллефсен [56] устанавливали тенденцию к изменению численности стада также по отношению возрастных групп в уловах и на основании оценки пополнения и убыли нерестовой популяции.

В настоящей работе анализ возрастного состава интересует нас с точки зрения биологических изменений, происшедших в Волго-Каспийском стаде леща, которые не могли не сказаться на соотношении возрастных групп в уловах. Приводимые данные могут быть использованы для уточнения методики прогнозирования.

При анализе возрастного состава уловов леща в Северном Каспии в весенние путины с 1932 по 1952 г. (по данным Т. Ф. Дементьевой и Н. П. Танасийчука) установлено, что в течение этого периода в уловах преобладают те или иные возрастные группы. Колебания эти зависят от численности поколений. Обычно урожайное поколение составляет основу промысла нескольких лет.

Подсчет величины поколений показал, что урожайными были поколения 1931, 1936, 1941, 1946 гг. Оказалось также, что в возрастной структуре нерестовой популяции леща произошли заметные изменения. Так, в период с 1932 по 1941 г. в промысловых уловах встречались преимущественно особи в возрасте от двух до восьми лет. Промысел основывался преимущественно на трех-четырёхгодовиках, так как в четырехлетнем возрасте, как указывалось Т. Ф. Дементьевой, лещ созревал почти на 100% [12].

В последующее десятилетие (1942—1952 гг.) количество трехлетков в уловах сократилось; ни в одном году они не составили доминирующей возрастной группы. В уловах этих лет преобладали четырех-, пяти- и даже шестилетки (1948 г.). Количество старших возрастных групп (семи- и восьмилеток) также значительно возросло.

Можно было бы предполагать, что указанные изменения произошли ввиду недоиспользования промыслом стада леща. Однако подробный анализ материалов, которыми мы располагали, показал, что причины этого явления лежат значительно глубже. Изменения в возрастной структуре нерестовой популяции леща явились следствием мощности отдельных поколений, скорости их роста и темпа созревания.

К этому выводу мы пришли на основании всестороннего исследования роста леща.

РОСТ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Закономерности роста

Проблема роста рыб является одной из важнейших в ихтиологии и позволяет вскрыть основные закономерности в жизни рыб. Изучению этого вопроса посвящены работы ряда ученых. Исследования велись в основном по следующим направлениям: разработка методов анализа роста [18, 29, 40, 42, 45, 53, 54], закономерностей роста [2, 6] и, наконец, адаптивное значение роста [7].

Как известно, изменение интенсивности роста рыб зависит от времени года. Эта неравномерность роста рыб в течение года хорошо заметна на чешуе и отдельных костях их скелета.

Поскольку рыба растет неравномерно, возникла необходимость найти величину, характеризующую рост ее в течение всей жизни или хотя бы в отдельные периоды.

И. И. Шмальгаузен, анализируя динамику роста животных, пришел к выводу, что произведение средней скорости роста на время с начала их развития есть величина постоянная для определенных периодов, которые наблюдаются в развитии всякого животного [51]. Он назвал эту величину константой роста. Установив данную закономерность роста позвоночных животных в эмбриональный и постэмбриональный периоды, он применил ее впоследствии к росту взрослых рыб. То же было сделано А. И. Рабинерсоном [37].

В. В. Васнецов [6] подверг критическому анализу константу роста Шмальгаузена и указал, что для рыб в постэмбриональный период, а также для взрослых установить константу путем умножения скорости роста на время с начала развития — нельзя, так как наступление половой зрелости, а вместе с ней и изменение скорости роста зависят не от времени, а от достижения рыбой определенной средней длины. На основании этого он изменил формулу Шмальгаузена, введя вместо времени, длину рыбы в начале периода роста (т. е. в начале года).

Таким образом, характеристика роста по Васнецову вычисляется путем умножения скорости роста $\frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0,4343}$ на длину в начале года (l_1). Согласно этому характеристика выражается следующим уравнением:

$$\frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0,4343} l_1.$$

Пользуясь полученной величиной характеристики роста при сравнении роста карповых, В. В. Васнецов приходит к следующим основным выводам:

- 1) рост карповых изменяется по периодам;
- 2) у большинства карповых наблюдается два периода роста: первый — до наступления половой зрелости и второй — после него. У леща наблюдается еще и третий период — период старости;
- 3) средняя величина характеристики роста за первый период сильно изменяется в зависимости от влияния внешних условий. В наших широтах она уменьшается с юга на север;
- 4) средняя величина характеристики роста за второй период (период половой зрелости) для каждого вида, подвида и расы остается определенной и не изменяется под влиянием внешних условий.

М. Д. Билый [2] причиной закономерного понижения интенсивности роста в связи с увеличением размеров тела считает качественные изменения в организме (рост клеток, органообразовательный процесс), его дифференциацию. Качественные изменения в организме, названные им внутренними факторами роста, происходят под влиянием внешней среды; по мере роста они накапливаются в организме и тормозят рост.

М. Д. Билый приходит к выводу, что половое созревание леща не отражается на росте в такой мере, чтобы можно было сказать, что наступление этого периода сопровождается изменением интенсивности роста. Периодичность в росте леща обуславливается, по его мнению, внешними условиями.

Вряд ли можно согласиться с этими положениями М. Д. Билого. Если бы главной причиной закономерного понижения интенсивности роста являлась дифференциация организма, то рыбам был бы свойственен рост с постоянно затухающей скоростью, так как рост клеток и органообразовательный процесс идут непрерывно с момента оплодотворения яйцеклетки.

Однако при графическом изображении роста леща мы получаем параболическую кривую, т. е. быстрый подъем сменяется постоянным

снижением скорости роста (рис. 1). Такое снижение скорости роста наблюдается у леща при достижении им размеров, характерных для половозрелых особей.

Из внутренних факторов существенное влияние на рост организма могут оказывать железы внутренней секреции (в первую очередь гормоны гипофиза), а также ежегодное созревание гонад. В литературе мы находим ряд указаний на значение гормонов в росте организма, в том числе и у рыб [28, 34, 36].

Указанное положение М. Д. Билого о том, что половое созревание леща не сопровождается изменением интенсивности его роста и объяснение периодичности роста влиянием только внешних условий, маловероятны.

Если бы периодичность роста леща являлась лишь следствием внешних условий, возможны были бы случаи повышения величины характеристики роста во второй период по сравнению с первым, чего фактически не наблюдается (табл. 1).

По нашему мнению, характер роста леща определяется наследственно закрепленными факторами и экологическими условиями, влияние которых на рост несомненно. Особенно сильно оно проявляется в первый период роста, т. е. до наступления половой зрелости. Во второй период (период половой зрелости) внеш-

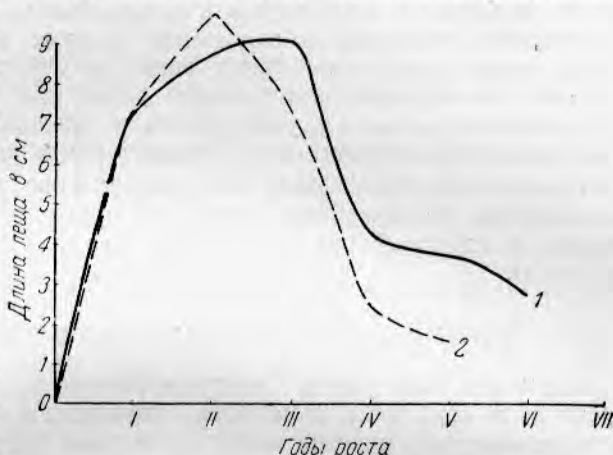


Рис. 1. Рост леща Волго-Каспийского района (средний размер возрастных групп) по данным: 1—Терещенко; 2—Дементьевой.

Таблица 1
Характеристика роста леща в различных водоемах¹

Годы роста	Река Урал (по Маркуну)		Волго-Каспийский район (по Терещенко)		Азовское море (по Дмитриеву)	
	длина в см	характеристика роста	длина в см	характеристика роста	длина в см	характеристика роста
I	7,6	7,22 } 6,96	7,3	5,18 } 6,20	9,5	6,55 } 6,11
II	19,7		16,2		18,9	
III	22,7	6,70	25,3	7,22	25,5	5,67
IV	31,5	3,60	29,5	3,82	30,7	4,59
V	33,6	2,83 } 3,27	33,2	3,54 } 3,47	35,0	3,99 } 3,69
VI	37,3	3,36	36,0	3,25	39,3	3,85
VII	38,4	1,12	29,3	3,25	41,7	2,36
VIII	40,0	1,52	40,5	1,17	43,2	1,25

¹ Таблица взята из работы В. В. Васнецова [6].

ние условия также влияют на рост, но установить степень этого влияния уже труднее, поскольку в это время происходит общее снижение скорости роста, связанное с ежегодным созреванием половых продуктов.

Главнейшим фактором, определяющим рост рыб, является обеспеченность пищей на всех этапах их развития. Исключение составляют те моменты в жизни рыбы, когда пища практически не нужна: эмбриональный, постэмбриональный и нерестовый периоды [38].

Большое значение при этом имеют условия питания (количество и состав кормов, их доступность и калорийность), а также наличие температурного оптимума в отношении данного вида, при котором наиболее полно происходит обмен веществ. Оптимальные температурные условия способствуют активизации рыбы при поиске пищи, большему потреблению корма, его усвояемости и, следовательно, лучшему росту. При ухудшении условий питания рост рыбы замедляется.

Прежде чем приступить к характеристике роста леща, необходимо рассмотреть те изменения, которые произошли за рассматриваемый период в кормовой базе рыб Северного Каспия вообще и у леща в частности.

ДИНАМИКА КОРМОВОЙ БАЗЫ РЫБ В СЕВЕРНОМ КАСПИИ

Кормовая база рыб в Северном Каспии за последние двадцать лет претерпела серьезные изменения, явившиеся следствием изменений гидрологического режима моря (главным образом солевого режима).

В результате падения уровня моря (начавшегося в 1929 г. и продолжавшегося до 1940 г.) площадь Северного Каспия сократилась почти на 25% по сравнению с акваторией водоема в 1929 г. Береговая линия вследствие обсыхания мелководных участков переместилась в сторону моря на 10—30 км. Падение уровня особенно сильно сказалось на восточной половине моря, где почти полностью высохли заливы Мертвый Култук, Кайдак и др.

Уменьшение стока рек и объема вод Северного Каспия изменило солевой и газовый режимы водоема. Произошло осолонение Северного Каспия, особенно его восточной половины (максимальное осолонение наблюдалось с 1938 по 1940 г.). Так, в районе полуострова Бузачи в 1940 г. соленость вод достигла 19‰, тогда как в предыдущие годы соленость в этом районе редко повышалась до 10‰ [19]. С 1941 г., благодаря увеличению стока Волги, начинается постепенное опреснение вод Северного Каспия и к 1943 г. соленость достигла исходной величины (солености 1935 г.).

В западной половине Северного Каспия не наблюдалось столь значительных изменений солевого режима. Однако в глубоководной юго-западной части водоема участились случаи замора, особенно при дружных высоких паводках. По мнению Я. А. Бирштейна [3], участвовавшие заморы явились следствием вертикальной солевой стратификации водных масс в этом районе. Дельта Волги продвинулась к югу и в связи с этим сократилась зона перемешивания пресных волжских и соленых вод Среднего Каспия.

Изменение гидрологического режима моря сказалось на его фауне. Уменьшение общей биомассы бентоса, начавшееся в 1935 г., достигло максимума к 1938 г., когда биомасса бентоса по всему Северному Каспию составляла лишь 12% от показателей 1935 г. Таким образом, за три года количество бентоса, по подсчетам А. А. Шорыгина [48], сократилось в 8 раз.

С 1940 г. началось некоторое увеличение общей биомассы бентоса, в основном за счет соленолобивых форм.

В период осолонения в восточной половине Северного Каспия размножился *Cardium edule*, биомасса же *Adacna* и *Monodacna* уменьшилась, а ареал их распространения сократился. В западной половине водоема, где не происходило столь резких изменений солености, но ухудшился кислородный режим, слабо развивались чувствительные к недостатку кислорода *Didacna* и *Cardium*, а биомасса *Monodacna* значительно возросла.

В табл. 2 приводятся данные о биомассе бентоса Северного Каспия за ряд лет.

Таблица 2

Биомасса бентоса Северного Каспия в г/м² *

Годы Кормовые организмы	1935	1937	1938	1940	1941	1944— —1945	1946	1947	1948	1949	1950	1951
Crustacea	2,87	0,38	0,42	1,36	3,22	3,41	2,09	1,72	1,71	1,87	1,94	1,72
Mollusca	35,88	7,59	3,99	10,10	13,23	26,51	9,94	12,87	25,94	26,11	19,18	19,36
Vermes	0,82	0,28	0,19	3,16	1,76	3,25	2,45	3,30	3,19	2,38	2,37	2,82
Chironomidae . .	0,99	0,05	0,16	0,38	0,17	0,38	0,44	0,73	0,23	0,11	0,11	0,03
	40,71	8,31	4,77	15,11	18,36	33,17	14,56	18,62	30,50	30,37	23,61	23,95

* Сведения о биомассе бентоса за 1935—1940 гг. приведены по данным А. А. Шорыгина; за 1941—1949 гг.—по данным Я. А. Бирштейна и Н. Н. Спасского; за 1950—1951 гг.—Л. Г. Виноградова и А. К. Саенковой.

Из данных, приведенных в табл. 2, видно, что минимальных размеров биомасса бентоса в Северном Каспии достигла к 1938 г.

В 1941 г., вследствие увеличения стока Волги и опреснения вод Северного Каспия, биомасса бентоса начинает восстанавливаться и к 1944 г. она достигает уже 33,17 г/м².

В 1946—1947 гг. биомасса бентоса вновь несколько снизилась. По мнению Н. Н. Спасского, это снижение было вызвано заморами в западной части моря. С 1948 г. наблюдается увеличение биомассы. Состояние бентоса в 1950 и 1951 гг. отмечается Л. Г. Виноградовым и А. К. Саенковой как удовлетворительное, однако и в эти годы биомасса составляет лишь 60% от ее количества в 1935 г.

Из этих данных также видно, что сокращение биомассы бентоса произошло в основном за счет моллюсков, количество которых сократилось к 1938 г. примерно в 8 раз. Однако моллюски в питании северокаспийского леща играют ничтожную роль, а основной пищей его являются ракообразные, биомасса которых в период осолонения сократилась примерно в 6 раз. Менее всего сократилась биомасса инфуны (черви и личинки хирономид).

С 1944 г. в бентосе Северного Каспия начинает встречаться новый вселенец *Nereis succinea*. Однако его присутствие не отразилось на кормовой базе леща ввиду того, что ареалы их распространения не совпадают. *Nereis succinea* обитает на больших глубинах и при более значительных соленостях, чем лещ.

Пищевая обеспеченность леща в Северном Каспии

На фоне изменений общей биомассы бентоса в Северном Каспии, в связи с изменениями гидрологического режима водоема, необходимо было выяснить, произошло ли изменение в кормовой базе леща за рассматриваемый период, а также степень обеспеченности леща пищей в отдельные годы, с учетом особенностей его питания.

Вопросам питания каспийского леща посвящены работы многих исследователей [5, 14, 15, 16, 24, 25]. Наиболее подробно этим занималась И. В. Комарова [24, 25]. Ею было установлено, что основными объектами питания леща в этом водоеме являются (в среднем за год): *Cumasea* — 38%, *Corophiidae* — 19%, в меньшей степени *Adaspa* — 12% и личинки хирономид — 5%. Наибольшие индексы наполнения отмечались у лещей длиной от 16 до 25 см, т. е. у рыб в возрасте двух, трех и трех с половиной лет.

Исследованиями И. В. Комаровой были также установлены изменения в питании леща в связи с возрастом. Молодь леща питается в основном планктоном и хирономидами, но по мере роста планктон из пищи леща исчезает, годовики поедают больше всего *Corophiidae* и *Cumasea*; двухгодовики — *Cumasea*, несколько меньше — *Corophiidae*, после которых в убывающем порядке идут *Adaspa*, *Mysidae*, *Corophiidae*. У старших возрастных групп по мере роста значение *Cumasea* в пище все возрастает, а *Corophiidae* постепенно заменяются личинками *Chironomidae*.

В Северном Каспии лещу приходится выдерживать значительную конкуренцию в питании с другими бентофагами.

Пищевые взаимоотношения рыб в этом водоеме всесторонне и глубоко изучены А. А. Шорыгиным [49]. Он указывает, что основными конкурентами леща в питании могут считаться вобла и бычок-песочник.

Приведенные им данные свидетельствуют о том, что вобла предпочитает ракообразных (*Cumasea*, *Mysidae* и *Corophiidae*) моллюскам, хотя последние и составляют основу ее пищи. С бычком-песочником лещ конкурирует в основном также из-за *Cumasea*.

Карты пастбищ рыб по Шорыгину [49] свидетельствуют о том, что площади интенсивного откорма воблы и леща, несмотря на значительную их протяженность, совпадают в слабой степени. Весной пастбища этих рыб расположены близко к берегу и сконцентрированы в основном в северо-восточной и юго-западной частях Северного Каспия. Места их интенсивного откорма расходятся, но значительно меньше, чем летом. Летние площади интенсивного откорма леща расположены больше к западу и ближе к берегу, а воблы — к востоку в глубь моря. Пространства между дельтами Волги и Урала, не занятые площадями интенсивного откорма этих двух видов, являются пастбищами бычка-песочника.

А. А. Шорыгин [49], анализируя сезонные изменения питания основных промысловых рыб, указывает, что летом на питание ракообразными переходят севрюга, осетр и судак. Вследствие возрастающей конкуренции с бычком-песочником и осетровыми лещ переходит на питание моллюсками (*Adaspa*), которые являются излюбленной пищевой группой воблы. Последняя вследствие малой активности меняет характер своего питания и начинает усиленно питаться монодакной и дрейссеной, которых лещ не потребляет.

М. В. Желтенковой [16] установлено, что вобла при сокращении количества леща переходит на питание организмами, которыми обычно питается лещ.

А. А. Шорыгин определял леща как рыбу с малой пищевой пластичностью, которая компенсируется высокой активностью его при добывании корма, в связи с чем наблюдается зависимость распределения и скоплений леща от распространения его основных и излюбленных пищевых организмов (конечно, в пределах доступных ему соленостей). Эта зависимость к концу нагула постепенно ослабевает.

Преобладание в пище леща *Cumasea* и *Corophiidae* при незначительной роли этих организмов в биомассе бентоса свидетельствует о выборе лещом из всей массы бентоса определенных организмов.

Избирательная способность леща, по данным А. А. Шорыгина, характеризуется следующими индексами:

Cumacea	78,0	Adacna	1,9	Oligochaeta	2,2
Gammaridae	3,1	Didacna	0,03	Polychaeta	29,0
Corophiidae	13,0	Monodacna	0,1	Chironomidae	5,9
Mysidae	57,0	Dreissena	0,08		

При уменьшении количества излюбленной пищи индекс избирательной способности в отношении ее начинает возрастать, но до известного предела, после которого рыба переходит на питание заменяющей пищей.

Лещ, судя по высоким индексам избирательной способности в отношении его главных и излюбленных кормовых организмов, переходит на заменяющую пищу очень неохотно. Изменение привычного образа питания леща, как отмечает А. А. Шорыгин, чрезвычайно сильно отражается на его упитанности и темпе роста.

Чтобы точнее представить себе картину пищевой обеспеченности леща в Северном Каспии по отдельным годам, из общих показателей биомасс бентоса мы выделили кормовые организмы, служащие ему пищей: всех Crustacea, Chironomidae, Vermes (кроме Nereis), а из группы моллюсков Adacna, которая, по данным ряда исследователей [5, 24, 49], летом представлена в большом количестве в пище взрослого леща¹.

Полученные данные по кормовой базе взрослого леща и его молоди (годовиков) представлены в табл. 3.

Таблица 3
Биомасса кормового бентоса леща в г/м² *

Годы	Общая биомасса бентоса	Кормовые организмы леща				Кормовая база взрослого леща	Кормовая база молоди (без Adacna)	Кормовая база леща в % к общей биомассе бентоса
		Crustacea	Chironomidae	Vermes (без Nereis)	Adacna			
1935	40,71	2,81	0,99	0,82	4,49	9,11	4,62	23,4
1937	8,31	0,38	0,05	0,28	1,22	1,93	0,71	23,4
1938	4,77	0,42	0,16	0,19	0,94	1,71	0,77	35,9
1940	15,11	1,36	0,39	3,16	0,45	5,36	4,91	35,4
1941	18,36	3,22	0,17	1,76	4,95	10,10	5,15	54,4
1944—								
1945	33,17	3,41	0,38	2,08	2,16	8,03	5,87	24,1
1946	14,56	2,09	0,44	1,05	1,48	5,06	3,58	34,5
1947	18,62	1,72	0,73	1,98	2,13	6,56	4,43	35,6
1948	30,50	1,21	0,23	1,16	0,53	3,13	2,6	10,2
1949	30,37	1,87	0,11	0,88	1,62	4,48	2,86	14,4
1950	23,61	1,94	0,11	1,05	1,57	4,67	3,10	18,9
1951	23,95	1,72	0,03	0,59	1,28	3,62	2,34	15,1

* Биомасса кормовых организмов приведена за 1935—1940 гг. по данным А. А. Шорыгина; за 1941—1949 гг. — Я. А. Бирштейна и Н. Н. Сласского; за 1950—1951 гг. — Л. Г. Виноградова и А. К. Саенковой.

¹ По данным Субботиной, основной пищи леща в 1948 г. была Monodacna. Однако ввиду того, что материал Субботиной относится почти исключительно к неполовозрелому лещу (беляку) и только к одному месяцу нагула (июнь), при оценке величины кормовой базы леща биомасса Monodacna нами не учитывалась.

Как видно из данных, приведенных в табл. 3, биомасса кормовых организмов леща к 1938 г. сократилась в сравнении с показателями 1935 г. примерно в 5 раз.

В 1940 г. биомасса кормов леща по всем группам организмов начала восстанавливаться. Больше всего увеличилась биомасса червей, что А. А. Шорыгин [48] объяснял в свое время накоплением в грунте больших количеств органических веществ вследствие массовой гибели преснолюбивых видов в период осолонения водоема.

1941 г. характеризуется наибольшей биомассой кормовых организмов леща за все годы, приведенные в табл. 3. Значительно увеличилась биомасса ракообразных, превысив показатель биомассы 1935 г., а также Адаспа. Биомасса инфауны (червей и личинок хирономид) в 1941 г. несколько уменьшилась.

В последующий период, начиная с 1944—1945 гг., кормовая база леща постепенно сокращается. Некоторое увеличение наблюдается лишь в 1947 г., но биомасса кормовых организмов леща даже в этом году значительно ниже, чем в 1935 г.

То же самое можно отметить и для молоди леща (годовиков): в 1937—1938 гг. произошло резкое сокращение ее кормовых организмов; начиная с 1940 г. кормовая база постепенно восстанавливается и достигает максимума в 1944—1945 гг. После этого наступает длительный период низких показателей биомасс кормовых организмов (за исключением 1947 г.).

Таким образом, сороковые годы характеризуются неблагоприятным состоянием кормовой базы леща. Если к тому же принять во внимание, что численность стада в эти годы по сравнению с 1933—1935 гг. значительно возросла, станет ясно, что условия откорма леща в Северном Каспии в этот период ухудшились. Эти изменения должны были сказаться на характере роста леща.

РОСТ ЛЕЩА В СЕВЕРНОМ КАСПИИ

Как уже отмечалось, рост рыб определяется наследственно закрепленными факторами и влиянием условий среды обитания.

Изменения гидрологического режима Северного Каспия и связанные с ними изменения кормовой базы леща несомненно должны были отразиться на характере его роста в этот период.

Из сопоставления средних размеров леща по возрастным группам с 1931 по 1952 г. видно, что в этот период средние размеры леща по возрастным группам изменялись в значительных пределах (рис. 2).

Изменение средних размеров у всех возрастных групп, начиная с трехгодовалого возраста и кончая шестигодовиками, имеет общий характер.

Первый период уменьшения средних размеров леща, начавшийся в 1932 г., продолжался до 1936—1937 гг. Т. Ф. Дементьева [11] отмечает, что ухудшение роста, ранее наблюдавшееся у трехгодовиков, у старших возрастных групп проявилось значительно позднее (у шестигодовиков — в 1935 г.). Автор связывает это с резким увеличением численности стада за счет мощного поколения 1931 г.

К сожалению, за этот период нет данных по биомассам бентоса и поэтому нельзя судить о кормовой базе леща в эти годы. Однако можно предполагать, что сокращение средних размеров особей в эти годы было вызвано неблагоприятными условиями откорма, создавшимися после увеличения общего запаса леща, хотя кормовая база его, если судить по данным 1935 г., была лучше, чем в последующие годы.

А. Ф. Карпевич [22] указывал (при сопоставлении уловов воблы и леща с размерами их возрастных групп), что в годы откорма урожайных поколений рост рыб уменьшается.

Вступление в промысел богатого поколения 1931 г. неизменно сопровождалось уменьшением средних размеров рыб по всем возрастным группам, так как оно начало отставать в росте с первого года жизни (см. рис. 2).

В 1937 г. наблюдается улучшение роста всех возрастных групп рыб. Этот год характеризовался чрезвычайно продолжительным периодом нагула (благодаря длительной и теплой осени), в результате чего, несмотря на низкую кормовую базу, прирост тела леща в целом за год оказался хорошим [13]. Кроме того, величина общего запаса леща в 1937 г. несколько снизилась. Уменьшение средних размеров леща наблюдалось также в 1940—1941 гг., а затем в 1944—1946 гг.

Изменение средних размеров рыб тех или иных возрастных групп не может считаться надежным показателем условий их роста в данном году, поскольку средний размер каждой возрастной группы характеризует ее рост за все предыдущие годы. По этим данным можно судить лишь об общей тенденции изменения роста.

Для того чтобы выяснить, в какие именно годы наблюдался относительно хороший или плохой рост и чем он мог быть обусловлен, следует пользоваться методом обратного расчисления, т. е. по чешуе рыбы можно судить о ее росте в любой предшествовавший вылову год.

Путем сравнения приростов тела леща за год, полученных методом обратного расчисления (по принципу прямой пропорциональности), можно проследить изменения в росте по отдельным годам и поколениям.

Так, за десятилетие (1930—1940 гг.) Т. Ф. Дементьева [12] на основании обратных расчислений считала годами хорошего роста леща 1931 и 1932 гг., а также 1935, 1936 и 1937 гг.

Данные о темпе роста леща за последующее десятилетие (1942—1952 гг.) приводятся в табл. 4, составленной нами по методу, предложенному Дементьевой. Высчитав средний многолетний прирост длины тела леща (Mt) для каждого года роста, сравниваем затем приросты, получаемые за соответствующий год, по всем возрастным группам поколений. Мы видим, что в одних случаях приросты будут превышать средний многолетний показатель (подчеркнуты сплошной чертой), в других, наоборот, будут меньше (подчеркнуты пунктиром).

Таким образом, рост каждого поколения наглядно представлен по горизонтали, а анализ приростов по вертикали показывает, каков был рост всех возрастных групп в данном году.

В табл. 4 в качестве примера приведен темп роста четырехгодовиков, как наиболее многочисленных в пробах. Темп роста пяти- и шестигодовиков в основном имеет тот же характер.

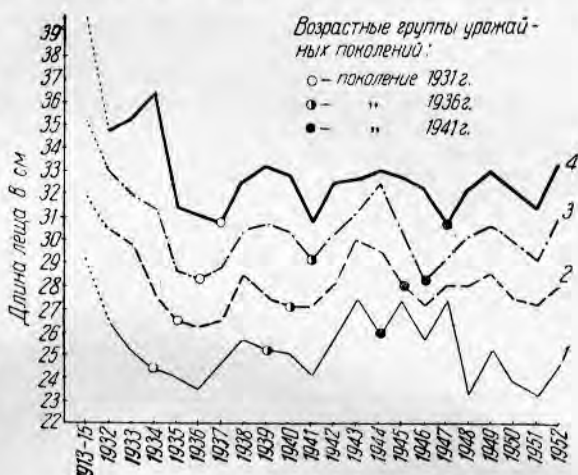


Рис. 2. Колебания средних размеров возрастных групп леща:
1—трехгодовик; 2—четырёхгодовик; 3—пятигодовик; 4—шестигодовик.

Темп роста четырехгодовиков
(прирост тела леща за год в см.)

Год роста	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948	1949	1950	1951	Количество экземпляров данного поколения в пробах	Численность поколений в млн. штук
Год урожая																
1938	8,9	9,1	6,4	3,2	3,1	3,1	3,0	3,1							165	181,9
1939		9,0	10,4	7,5	7,1	6,8	5,9	6,4							93	69,6
1940			8,9	9,9	8,7	8,8	8,9	8,0							118	141,7
1941				8,6	8,7	9,2	8,4	8,4							172	266,1
1942									2,7						96	173,4
1943									7,4	3,9					37	53,2
1944									9,0	8,4	2,3				24	39,5
1945									9,2	9,1	5,4	3,2			57	103,1
1946										8,9	8,2	5,9	3,6		150	250,8
1947											8,2	8,4	6,7	3,8	32	22,7
1948															153	47,1

$$Mt_1 = 8,8 \quad Mt_2 = 9,0 \quad Mt_3 = 6,8 \quad Mt_4 = 3,2$$

Как видно из табл. 4, поколения урожая 1939 и 1940 гг. хорошо росли на первом, втором и третьем годах жизни. Урожайное пополнение 1941 г. росло плохо в течение всех четырех лет жизни, представленных в таблице. Последующие пополнения (урожая 1942 и 1943 гг.) хорошо росли только в первый год, после чего рост их также ухудшился.

Если цифры, представленные в табл. 4, проанализировать по вертикали, (т. е. сравнить темп роста различных возрастных групп леща в одном и том же году со средним многолетним показателем для каждой возрастной группы), то можно отметить годы хорошего, среднего и плохого роста особей.

Так, в 1941, 1942 и 1943 гг. приросты тела леща по отдельным возрастным группам превысили средний многолетний показатель, другие возрасты росли медленнее. Можно видеть также, что рост из года в год ухудшается (больше цифр отмечено пунктиром). 1944, 1945 и 1948 гг. являются годами плохого роста леща (прирост тела по всем возрастным группам в эти годы ниже среднемноголетних показателей). В 1946 г. рост леща улучшается, а 1947 г. может быть отмечен как год наиболее хорошего роста.

Попытаемся теперь рассмотреть причины указанных колебаний в росте леща и связать замедление темпа роста с условиями питания и численностью стада.

Колебания темпа роста леща в связи с величиной его кормовой базы и численностью стада

Согласно исследованиям А. А. Шорыгина [49] пастбища леща и его конкурентов в питании (воблы и бычка-песочника) в период интенсивного нагула расходятся. К тому же лещ проявляет значительно большую активность при поиске и добывании пищи, чем вобла.

Изменение условий размножения и нагула, характерное для исследуемого периода, привело к тому, что численность леща после 1933—1934 гг. возросла, а численность воблы резко сократилась [23].

Следовательно, падение темпа роста леща в период 1941—1945 гг. не может быть объяснено возросшей напряженностью в межвидовых пищевых взаимоотношениях.

Для того чтобы судить об обеспеченности леща пищей, помимо данных о величине кормовой базы, необходимо знать количество потребителей корма по отдельным годам. С этой целью нами был подсчитан запас леща за период с 1932 по 1952 г. с учетом всех возрастных групп, начиная с двухгодовиков.

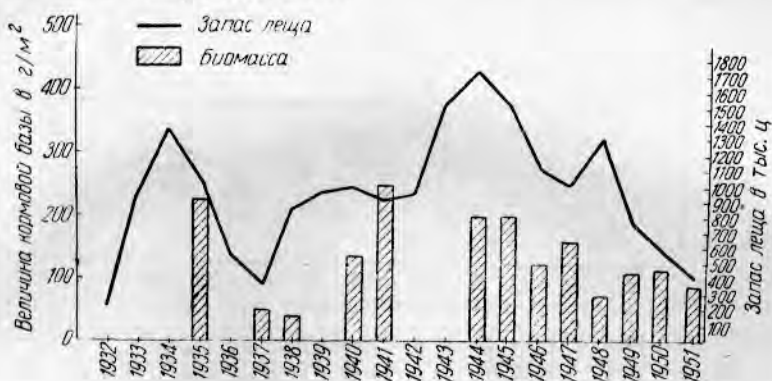


Рис. 3. Запас леща и биомасса кормового бентоса.

При сопоставлении величины запаса с величиной кормовой базы леща в водоеме (рис. 3) установлено, что в 1935—1937 гг. уменьшение кормовой базы совпало с падением величины запаса. Наблюдавшееся в дальнейшем некоторое увеличение запаса происходило при одновременном восстановлении кормовой базы леща в водоеме, которая к 1941 г. достигла максимального значения по сравнению с другими годами рассматриваемого периода (1935—1951 гг.).

Надо полагать, что, несмотря на большие изменения в кормовой базе леща в 1935—1937 гг., все же не произошла настолько значительная диспропорция между численностью стада и количеством кормов, которая сказалась бы на темпе роста леща, так как рост его в эти годы является относительно хорошим.

В последующий период, начиная с 1942 г., численность леща быстро возрастает, достигая в 1944—1945 гг. наибольшей величины, в то время как кормовая база ухудшилась по сравнению с 1941 г. Рост леща в 1944 и 1945 гг. по всем возрастным группам был плохим (см. табл. 4).

В 1946 г. рост леща улучшился, а 1947 г. был годом хорошего роста всех возрастных групп. Надо полагать, что в данном случае сказалось снижение запаса леща. В 1948 г. кормовая база леща в водоемах была ниже предшествующих лет. При сравнительно небольшом увеличении запаса в 1948 г. рост леща оказался плохим, о чем свидетельствуют приросты тела за этот год по всем возрастным группам (см. табл. 4).

Для выяснения взаимосвязи между ростом леща и величиной его

кормовой базы, а также между ростом и численностью стада был произведен расчет отклонений линейных приростов тела леща по годам от среднего многолетнего показателя. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что с увеличением кормовой базы леща в Северном Каспии рост его улучшается. Однако полной зависимости между количеством корма и скоростью роста не наблюдается: возможен одинаковый темп роста в годы с различной биомассой кормовых организмов.

Между ростом леща и численностью его стада такая зависимость проявляется более определенно: с увеличением численности стада темп роста леща понижается (рис. 4). Коэффициент корреляции между этими факторами (ростом и численностью), равный минус 0,53, свидетельствует об обратной зависимости между ними. Однако относительно невысокая его величина дает возможность предполагать, что наряду с основным фактором (количеством потребителей корма) на темп

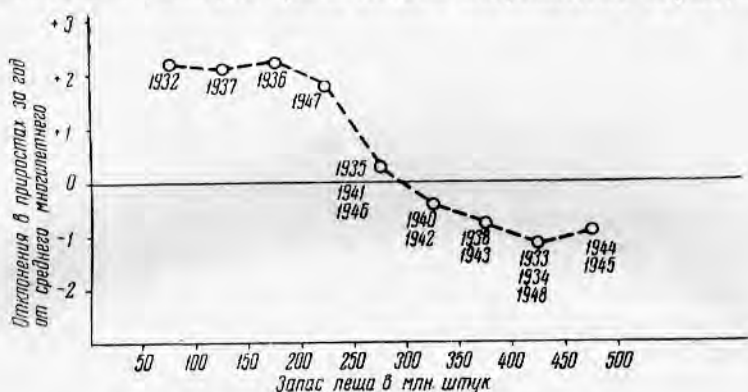


Рис. 4. Рост леща и численность его стада.

роста влияют также интенсивность обмена веществ, продолжительность нагульного периода и, наконец, изменения в величине самой кормовой базы.

Работами Г. С. Карзинкина [21] и В. А. Пегеля [35] установлено влияние температурных условий на потребление и усвоение кормов рыбами, а следовательно, и на их рост. В оптимальных температурных условиях повышается обмен веществ, а также рыба становится более активной в поиске пищи.

Влияние метеорологических условий на рост рыб показано также Т. Ф. Дементьевой [10], которая отмечает, что рост меняется в зависимости от изменений срока нагула.

Мы проводили анализ гидрометеорологических условий, сопутствующих росту леща в каждом отдельно взятом году. В табл. 5 приведены данные о температурных условиях в 1941—1950 гг.

Как видно из табл. 5, 1941 г. характеризовался высоким прогревом вод весной и летом, но ранней и холодной осенью. Надо полагать, что сокращение периода нагула явилось причиной того, что рост леща за этот год оказался средним (рис. 4), тогда как кормовые условия были благоприятны (см. рис. 3).

В 1944 и 1945 гг. осенние месяцы (сентябрь, октябрь) были теплыми, в результате чего период нагула леща удлинился. Однако улучшения роста леща в эти годы не отмечалось; наоборот, рост леща оказался плохим. Плохой рост при относительно хорошей кормовой базе и благоприятных температурных условиях, по-видимому, объясняется тем, что численность стада леща в 1944 и 1945 гг. была наиболее высокой за весь рассматриваемый период.

Таблица 5

Отклонения среднемесячных температур воды от среднемноголетних за период 1941—1950 гг.

Годы \ Месяцы	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь
1941	-0,1	0,0	+0,8	+2,0	-0,8	+1,7
1942	-0,2	+0,3	-2,2	-3,0	-0,1	+1,2
1944	-0,2	0,0	+3,8	+0,9	+0,1	—
1945	-0,2	+0,3	-1,7	-0,8	-2,0	-1,5
1947	-0,1	-0,1	+1,3	+1,1	-1,1	-0,4
1948	+1,5	+0,9	+0,5	-0,9	+1,1	+2,9

Продолжение

Годы \ Месяцы	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1941	+2,8	+0,2	-0,8	-4,2	-1,2	-0,5
1942	-0,1	+0,6	+1,5	+2,1	—	+0,2
1944	—	-1,9	+1,4	+0,5	+1,3	-0,5
1945	-0,7	+0,9	+0,6	+0,2	-0,7	-0,5
1947	-0,5	0,0	-0,4	+0,4	+2,1	-0,3
1948	0,0	+1,0	-0,3	+0,1	-0,2	-0,4

В 1947 г. температура воды летом и в сентябре оказалась ниже среднемноголетней, а рост леща был наиболее хорошим. Надо полагать, что в данном случае на характере роста сказались благоприятные кормовые условия (численность стада по сравнению с 1944 и 1945 гг. значительно сократилась).

В 1948 г., несмотря на хорошие температурные условия, рост леща вновь оказался плохим, так как произошло некоторое увеличение численности стада при относительно неблагоприятном состоянии кормовой базы.

На основании изложенного мы считаем, что в природных условиях из числа многих факторов, влияющих на характер роста рыб, определяющими являются условия их откорма (в частности, количество потребителей корма).

Исследованиями А. А. Шорыгина и А. Ф. Карпевич [50] установлено, что в Каспии (так же как и в Азовском и Аральском морях) рыбы используют почти весь бентос. По количеству донных животных Каспий превосходит Арал и значительно уступает Азовскому морю. Средняя биомасса бентоса Северного Каспия 1932—1935 гг. составляла 41 г/м². В следующие годы биомасса бентоса уменьшилась. К тому же из общего количества донных животных лещ использует, как показал подсчет величины его кормовой базы (табл. 3), сравнительно небольшую часть: от 10,2 (1948 г.) до 54,4% (1941 г.). При этом наблюдаются значительные колебания численности стада леща, о чем свидетельствуют уловы его в Северном Каспии. Они составляют в различные годы от 200 тыс. ц (1930—1932 гг.) до 856—895 тыс. ц (1945—1946 гг.).

На рис. 5 показана связь между численностью стада леща (оцениваемой по средним многолетним уловам) и его ростом (по средним размерам возрастных групп). В 1943—1952 гг. численность стада леща

увеличилась по сравнению с 1917—1932 гг. примерно втрое. Одновременно с этим сократился средний размер промысловых групп.

Таким образом, в результате увеличения численности стада северокаспийского леща условия его откорма ухудшились и более четко выявилась связь между количеством кормов и численностью стада. Это подтверждается уменьшением темпа роста рыб. Изменение в темпе роста леща при увеличении численности его стада, в свою очередь, должно было отразиться на темпе созревания соответствующих поколений.

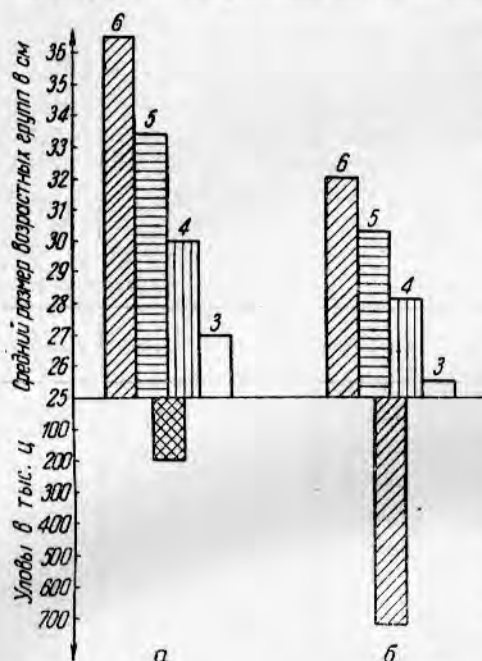


Рис. 5. Уловы и рост леща в период малой и наибольшей численности стада:
а—1917—1932 гг.; б—1943—1952 гг.

Созревание поколений леща в связи с изменением темпа роста

После того, как на чешуе леща были установлены нерестовые кольца, подобно нерестовым отметкам на чешуе каспийских сельдей и воблы [15, 30, 42], появилась возможность более конкретно оценивать состояние его запаса. Рыбы с нерестовыми отметками составляют «остаток» стада от предыдущих годов нереста, а рыбы зрелые, но еще не имевшие нерестовых колец, считаются «пополнением» [31].

Для нерестовой популяции леща характерно:

1) созревание поколения на протяжении нескольких лет;

2) значительная величина остатка (величина которого, однако, обычно меньше пополнения);

3) многократная повторяемость нереста.

В связи с тем, что у леща наступление половой зрелости связано не с возрастом, а с длиной рыбы [6], темп роста имеет непосредственное влияние на темп созревания.

Хороший рост поколения способствует быстрейшему наступлению половой зрелости и обеспечивает более раннее вступление пополнения в промысловое использование. Неблагоприятные условия существования, отражающиеся на росте поколения, замедляют его созревание и вступление в промысловое стадо. На этой основе рассчитывают процент первые нерестующих особей в возможном улове.

При обработке чешуйного материала за период с 1942 по 1952 г. мы вели учет нерестовых отметок на чешуе леща. На основании их изучения впервые удалось установить изменение в темпе созревания поколений.

Исследованиями Т. Ф. Дементьевой было установлено, что в 1930—1940 гг. лещ в Северном Каспии достигал половой зрелости на третьем году жизни (редко на втором). Самцы начинали созревать при длине 23 см, а самки — при длине 24 см. Достигнув этих размеров, в среднем 50% рыб становились половозрелыми, а при длине 26—27 см созревали все. Поэтому в уловах 1930—1940 гг. наибольшее количество рыб каждого поколения было представлено четырех- и трехлетками.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что темп созревания поколений в исследуемые нами годы изменился.

В табл. 6 показано созревание восьми поколений на протяжении ряда лет (учитывался процент особей всего поколения, нерестующих впервые в разных возрастах).

Таблица 6

Темп созревания поколений (процент впервые нерестующих)

Возрастные группы Поколения	2	3	4	5	6	7	Количество экземпляров
1939	—	30,3	52,4	10,4	6,9	—	217
1940	—	33,3	41,2	24,9	0,6	—	280
1941	—	18,5	49,7	23,9	5,6	1,3	548
1942	—	3,0	64,0	17,2	16,4	1,5	358
1943	—	12,5	37,5	41,7	8,3	—	126
1944	—	3,8	57,0	39,2	—	—	78
1945	—	7,0	70,5	21,1	1,4	—	102
1946	—	7,4	63,2	23,8	5,6	—	332

Из табл. 6 видно, что в поколениях урожая 1939—1946 гг. зрелого леща в двухлетнем возрасте не наблюдалось, причем, если в поколениях 1939 и 1940 гг. впервые в трехлетнем возрасте нерестовало более 30 %, то в поколениях последующих лет процент зрелых трехлеток значительно сократился. В то же время возросло количество особей, впервые нерестующих в возрасте четырех и пяти лет. Отмечаются особи, созревающие впервые в шести- и семилетнем возрасте. Все это свидетельствует о том, что темп созревания поколений замедлился.

Поскольку наступление половой зрелости у леща связано не с возрастом, а с достижением рыбой определенной длины, более позднее созревание подтверждает наши утверждения о замедлении темпа роста леща в рассматриваемый период. Основная причина этого явления заключается в ухудшении условий нагула в связи с увеличением численности стада.

В. В. Васнецов в работе «Рост рыб, как адаптация» указывал, что у карася под влиянием изменения количества пищи изменяется не только темп роста до наступления половой зрелости, но и средний размер, при котором наступает половая зрелость. При устойчивых изменениях среды меняется скорость развития всего организма, результатом чего является измельчение карася. Это явление автор рассматривал как приспособление к жизни в малокормных водоемах, вплоть до незначительных луж и прудов.

Подобного сдвига в нерестовой популяции леща не произошло, о чем свидетельствует табл. 7, составленная по материалам, собранным за период с 18/IX по 2/X 1952 г.

Таблица 7

Соотношение в пробах созревших и незрелых лещей в %

Размер леща в см		21	22	23	24	25	26	27	28	29	n
Пол и стадия зрелости											
Самцы	II	100	83	50	40	28	12	9	5	—	272
	III	—	17	50	60	72	88	91	95	100	
Самки	II	—	100	88	45	43	15	13	—	—	282
	III	—	—	12	55	57	85	87	100	—	

Сравнивая данные, приведенные в табл.7, с данными Дементьевой, видим, что часть рыб созревает по достижении тех же размеров, как и в период тридцатых годов, т. е. при длине 22—23 см.

Однако, если в тридцатых годах при длине 26—27 см все особи леща были половозрелыми, то в 1952 г. при длине 26 см половозрелыми оказались лишь 88% самцов и 85% самок; полное созревание было отмечено только у рыб, достигших 28—29 см длины. Таким образом, размерный ряд наступления половой зрелости несколько удлинился.

В результате замедления темпа роста лещ стал достигать длины, характерной для половозрелых особей в более старшем возрасте. Это отразилось на возрастном составе уловов: промыслом начали использоваться более старшие возрастные группы леща.

Анализ возрастного состава улова в весеннюю путину показал, что в период 1942—1951 гг. структура промыслового стада имела иной ха-

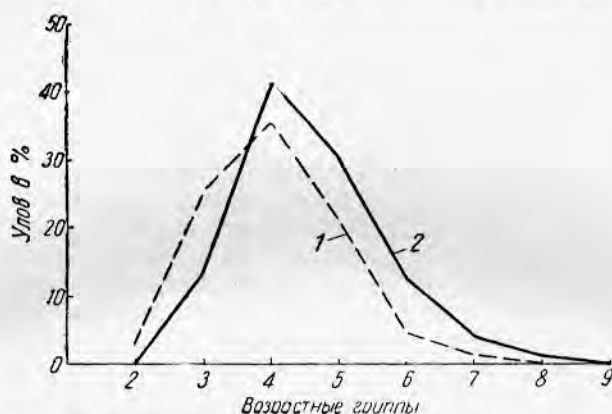


Рис. 6. Процентное соотношение возрастных групп в уловах:

1—1932—1941 гг.; 2—1942—1951 гг.

актер, чем в 1932—1941 гг. Об этом свидетельствуют средние (за десятилетие) показатели процентного соотношения возрастных групп в уловах (рис. 6).

Эти данные показывают, что в период 1942—1951 гг. структура нерестовой популяции леща имеет иной характер, чем в предыдущее десятилетие. Преобладающей возрастной группой в уловах по-прежнему являются четырехгодовики, но значение младших возрастов значительно сократилось (особенно трехгодовиков) при одновременном увеличении в уловах старших возрастных групп.

Сдвиг в структуре промыслового стада леща в сторону более старших возрастов согласуется с нашим утверждением о замедлении темпа его роста вследствие резкого увеличения численности стада в период 1942—1946 гг.

Ухудшение роста вызвало изменение темпа созревания леща, что можно рассматривать как реакцию популяции на меняющиеся условия существования и, в частности, на условия размножения и нагула.

Темп созревания поколения определяет величину «пополнения» промыслового стада, его возрастной состав, а также период, в течение которого то или иное поколение составляет основу промысла.

Учет нерестовых отметок на чешуе леща (по данным за 1942—1952 гг.) позволил выяснить соотношение «пополнения» и «остатка» в уловах каждого года и время, в течение которого данное поколение пополнит промысловое стадо (табл. 8).

Соотношение «пополнения» и «остатка» в промысловом стаде леща¹

Поколения Год улова	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948	1949
1942	1 0	15 40	44 64	194 87	44 100										
1943	2 0	22 53	29 69	97 61	95 80	55 100									
1944		1 0	8 13	29 24	60 25	126 46	59 100								
1945			8 15	14 25	14 29	73 56	185 85	4 100							
1946					3 0	7 14	147 52	104 80	9 100						
1947				3 0	1 0	9 0	48 6	95 25	40 68	2 100					
1948					2 0	7 14	82 22	115 19	51 59	33 88	5 100				
1949						3 0	27 15	38 24	20 30	31 65	59 85	16 100			
1950									2 0	4 0	6 0	22 68	163 84		
1951									2 0	4 0	13 8	105 49	38 84	29 100	
1952										1 0	3 0	48 25	62 58	175 83	106 100

¹ Верхняя строка (для каждого года) указывает количество экземпляров в пробе; нижняя—«пополнение» (в % от общего количества рыб в пробе).

Как видно из табл. 8, большинство уловов леща основывается на «пополнении». Так, например, уловы 1942, 1943 гг., а также 1950 г., состояли в основном из впервые нерестующих особей. Созревание поколений и вступление их в промысловое использование происходит не одновременно, а растягивается на ряд лет. Так, поколения 1939 и 1940 гг. пополняли промысловое стадо в течение 4 лет (каждое). Поколение 1941 г. давало «пополнение» на протяжении 6 лет. «Пополнение» от урожая 1942 г. сказалось на уловах 5 лет, поколение 1943 г. — только на уловах 4 лет, а 1944 г. — на протяжении лишь 3 лет.

Рассматривая структуру нерестовой популяции леща (табл. 9) следует думать, что резкое уменьшение величины «пополнения» в стаде леща в 1947 и 1948 гг. явилось следствием малочисленности поколений урожая 1943 и 1944 гг., составлявших основу «пополнения» в уловах этих лет, а также плохого роста этих поколений в течение первых четырех лет их жизни (см. табл. 4), что отразилось на темпе их созревания.

Таблица 9

«Пополнение» и «остаток» в промысловом стаде леща
(в % к улову данного года)

Год улова	Пополнение	Остаток	Год улова	Пополнение	Остаток
			1947	28,2	71,8
1942	82,9	17,1	1948	35,6	64,4
1943	73,5	26,5	1949	54,0	46,0
1944	47,8	52,2	1950	76,7	23,3
1945	71,7	28,3	1951	60,1	39,9
1946	62,5	37,5	1952	76,0	24,0

Улучшение роста леща в 1946 и 1947 гг. сказалось на темпе созревания соответствующих поколений и способствовало увеличению «пополнения» в уловах 1949 и 1950 гг.

Нерестовая популяция леща состоит из ряда поколений разной мощности, которые созревают в течение нескольких лет. В результате этого соотношение между «пополнением» и «остатком» изменяется более плавно, чем это отмечено для видов, относящихся (по Монастырскому) ко второму типу нерестовой популяции, что способствует большей устойчивости запасов.

Из изложенного видно, насколько необходимо знание закономерностей, обуславливающих взаимосвязь темпа роста и наступления половой зрелости у леща. В особенности необходимо учитывать эту взаимосвязь при прогнозировании возможного улова, когда вычисляют его составные части на основании относительной эффективности урожая молоди и условий роста данного поколения.

Рассматривая темп созревания леща, следует коснуться темпа размножения его стада. Усиление или ослабление темпа размножения можно было бы проследить, пользуясь методом оценки популяционной плодовитости, предложенным В. С. Ивлевым [20]. Однако мы не располагали необходимыми для этого данными, вследствие чего оценка темпа размножения стада была произведена косвенным путем, с привлечением данных Каспийского филиала ВНИРО по плодовитости леща Северного Каспия.

Данные Каспийского филиала ВНИРО свидетельствуют о том, что плодовитость самок леща одной и той же длины колеблется по отдельным годам очень незначительно.

Н. И. Чугунова [43] на примере северокаспийской воблы показала, что величина плодовитости связана со скоростью роста рыбы, а следовательно и с условиями откорма. Принимая во внимание те изменения, которые произошли в стаде леща за рассматриваемый период (увеличение численности стада, сокращение средних размеров по возрастным группам в результате замедления темпа роста), следует полагать, что темп размножения стада мог измениться.

Ввиду того, что нерестовое стадо леща представлено несколькими поколениями разной мощности, количество выметанной икры зависит от размера и плодовитости ведущей возрастной группы в нерестовой популяции. Последнее имеет большее значение, чем колебания индивидуальной плодовитости особей, составляющих популяцию.

Так как величина плодовитости зависит от размера рыбы, средняя плодовитость ведущей возрастной группы будет колебаться в соответствии с изменением средних длин самок в нерестовой популяции.

При сопоставлении средней длины самок, средней плодовитости, количества выметанной икры и численности потомства (рис. 7) можно видеть, что между конечным результатом размножения (величиной поколения) и количеством выметанной икры прямой зависимости не наблюдается. Это свидетельствует о том, что условия выживания молоди леща в Северном Каспии являются более важным фактором в определении численности поколений, чем количество выметанной икры.

Известны случаи, когда урожайное поколение какого-нибудь года являлось результатом нереста относительно небольшого количества производителей (если, конечно, число их не сведено к минимуму).

Изменение темпа размножения может отразиться на численности данной популяции леща в том случае, когда условия жизни поколения в течение ряда лет одинаковы. Как правило, однако, этого не наблюдается.

В результате изучения колебаний численности промысловых рыб Каспия [12, 33, 39, 40, 46] было установлено, что численность леща в Северном Каспии определяется в основном условиями воспроизводства. В последнее понятие входит весь речной период жизни леща, т. е. ход производителей на нерест, условия нереста, условия развития и выкорма молоди на полоях и скат ее на морские пастбища.

ВЫВОДЫ

В результате проведенного исследования на многолетнем материале показана взаимосвязь питания, роста и созревания леща в условиях Северного Каспия.

Установленные изменения биологических свойств нерестовой популяции леща (численности, темпа роста и, как следствие последнего, тем-

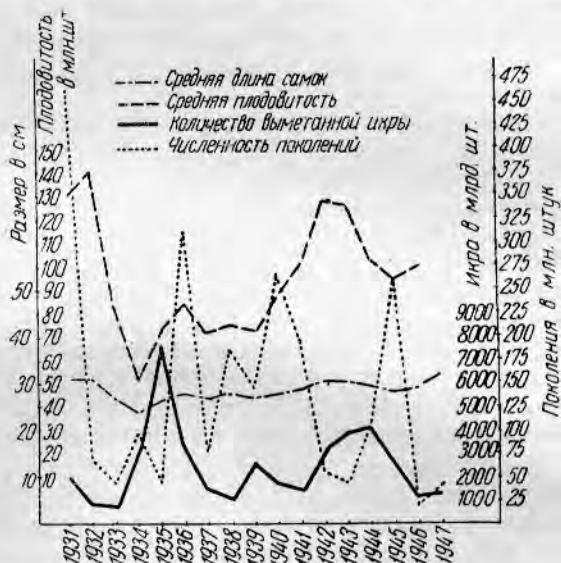


Рис. 7. Количество выметанной икры и численность поколений.

на созревания), рассматриваемые в свете единства организма и среды, являются реакцией популяции на меняющиеся условия существования.

Одним из основных элементов при составлении промысловых прогнозов по методике, разработанной Г. Н. Монастырским и Т. Ф. Дементьевой для леща и воблы Северного Каспия, является учет урожая молодежи, который позволяет составить представление о величине нового пополнения промыслового стада.

Однако знание величины урожая молодежи еще не является надежным показателем для правильной оценки возможного улова. Необходимо знать условия, сопутствующие первым годам жизни этого поколения, а также влияние этих условий на характер роста и созревания рыб. В зависимости от скорости роста и темпа созревания определяется процент ежегодно созревающих рыб, а отсюда и величина пополнения в улове.

Промысловое стадо леща состоит из нескольких поколений разной мощности, созревание которых происходит на протяжении ряда лет. Поэтому при составлении прогноза улова рассчитывается, какой процент от каждого поколения войдет в состав промыслового стада данного года. Показанная на многолетнем материале взаимосвязь темпа роста и созревания поколений позволит более правильно производить этот расчет и, таким образом, может быть уточнена цифра ожидаемого улова.

В самые последние годы наметились дальнейшие изменения в условиях естественного воспроизводства стада леща в Северном Каспии. В связи с этим необходимо продолжить изучение влияния этих изменений на свойства популяции в конкретных условиях ее существования.

Необходимость дальнейшего изучения и подробного анализа отмеченных нами явлений возрастает в связи с зарегулированием стока реки Волги. Заканчивающееся строительство Куйбышевской и Сталинградской гидроэлектростанций изменит величину стока Волги, что еще больше повлияет на гидрологический и биологический режим Каспийского моря. Помимо этого, в условиях зарегулированного стока возможно смещение во времени и изменение заливания нерестовых площадей, что отразится на условиях размножения леща; изменятся и условия нагула леща в море. Все это отразится на численности стада и на других биологических свойствах популяции. Поэтому наблюдения за воспроизводством леща в естественных условиях должны быть успешны независимо от мероприятий, проводимых по его искусственному разведению.

Изменения биологических свойств нерестовой популяции леща в связи с колебаниями его численности и обеспеченностью пищей, показанные нами на примере исследованного периода, могут быть использованы при расчете кормовых ресурсов стада леща в условиях зарегулированного стока Волги, что позволит судить о возможных изменениях в его численности.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Берг Л. С., Аральский лещ (*Abramis brama orientalis*), Известия ВНИОРХа, т. XXX, Пищепромиздат, 1952.
2. Билый М. Д., Общие закономерности роста рыб, Изд. АН УССР, 1950.
3. Бирштейн Я. А., Питание бентосоядных рыб Каспия (кроме осетровых) в 1948—1949 гг. и использование ими *Nereis succinea*, Сборник работ об акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море, МОИП, 1952.
4. Бойко Е. Г., Оценка запасов кубанского судака, Работы Доно-Кубанской научной рыбохозяйственной, вып. 1, Азово-Черноморское краевое книгоиздательство, 1934.
5. Брискина М. М., Изменение характера питания леща в Северном Каспии в 1941 г. по сравнению с 1935 г., Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
6. Васнецов В. В., Опыт сравнительного анализа роста карповых рыб, «Зоологический журнал», т. XIII, вып. 3, 1934.

7. Васнецов В. В., Рост рыб как адаптация. Бюллетень МОИП, Новая серия, т. 52, вып. 1, 1947.
8. Вовк Ф. И., О методике реконструкции роста рыб по чешуе, Труды биологической станции «Борок», вып. 2, Изд. АН СССР, 1955.
9. Гудков М. П., Водоёмы дельты реки Волги, Труды Каспийского бассейнового филиала ВНИРО, т. XII, Изд. газеты «Волга», 1952.
10. Дементьева Т. Ф., Уточнение процента промыслового выживания леща по нерестовым отметкам на чешуе, Сборник «Рыбная промышленность», № 1, Пищепромиздат, 1946.
11. Дементьева Т. Ф., Рост рыб в связи с проблемой динамики численности, «Зоологический журнал», т. XXXI, вып. 4, 1952.
12. Дементьева Т. Ф., Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
13. Дементьева Т. Ф., Биологический цикл северо-каспийского леща, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
14. Державин А. Н., Питание леща, Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, т. IV, вып. 3, 1918.
15. Желтенкова М. В., Кормовые взаимоотношения некоторых промысловых рыб в Северном Каспии, «Рыбное хозяйство», 1938, № 7.
16. Желтенкова М. В., К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XVIII, вып. 5, 1939.
17. Желтенкова М. В., О пищевой пластичности воблы, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
18. Замахаев Д. Ф., Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей, Труды ВНИРО, т. XIV, Пищепромиздат, 1940.
19. Зайцев Г. Н., Колебания солёности Северного Каспия в 1935—1944 гг. и причины их возникновения, Доклады ГОИНа, № 78, Гидрометеиздат, 1945.
20. Ивлев В. С., Метод оценки популяционной плодовитости рыб, Труды Латвийского отделения ВНИРО, Изд. АН Латвийской ССР, 1953.
21. Карзинкин Г. С., Основы биологической продуктивности водоёмов, Пищепромиздат, 1952.
22. Карпевич А. Ф., Влияние условий среды на изменение фауны Северного Каспия, Доклады ВНИРО, вып. 1, Пищепромиздат, 1952.
23. Кожин Н. И., Колебание численности промысловых рыб Каспия и воспроизводство их запасов, Труды ВНИРО, т. XIX, Пищепромиздат, 1951.
24. Комарова И. В., Питание леща в Северном Каспии, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
25. Комарова И. В., Питание леща в Северном Каспии, Аральском и Азовском морях, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
26. Лукин А. В., Рост леща средней Волги, Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете, т. VI, вып. 1—2. Издание Казанского университета, 1939.
27. Маслов Н. А., Донные рыбы Баренцева моря и их промысел, Труды ПИНРО, вып. 6, Пищепромиздат, 1944.
28. Мицкевич М. С., Роль гормонов в процессе роста организма, Сборник «Рост животных», Биомедгиз, 1935.
29. Монастырский Г. Н., К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи, Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб, Госуд. типография, Красноярск, 1926.
30. Монастырский Г. Н., Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки, Труды ВНИРО, т. XI, Пищепромиздат, 1940.
31. Монастырский Г. Н., О типах нерестовых популяций рыб, «Зоологический журнал», т. XXVIII, вып. 6, 1949.
32. Монастырский Г. Н., Методика оценки состояния запасов и прогнозы численности северо-каспийской воблы и волжской сельди, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
33. Монастырский Г. Н., Динамика численности промысловых рыб, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
34. Никсо-Никочин Н. В., Влияние гормонов различных желез на рост рыб, Труды Московского зоопарка, т. 1, 1940.
35. Пегель В. А., Физиология пищеварения рыб, Изд. Томского госуд. университета, 1950.
36. Пучков Н. В., Физиология рыб, Пищепромиздат, 1941.
37. Рабинерсон А. И., О применении метода Шмальгаузена определения константы роста к некоторым вопросам ихтиологии, Известия отдела прикладной ихтиологии ГИОА, т. IX, вып. 1, Издательство отдела прикладной ихтиологии, 1929.
38. Расс Т. С., О периодах жизни и закономерностях развития и роста рыб, Известия АН СССР, Серия биологическая, № 1, 1948.
39. Танасийчук В. С., К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Северном Каспии, Труды ВНИРО, т. XIX, Пищепромиздат, 1952.
40. Терещенко К. К., Лещ (*Abramis brama*) Каспийско-Волжского района, его промысел и биология, Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, т. IV,

вып. 2, Типолитография Русского Товарищества печатного и издательского дела, Москва, 1917.

41. Троицкий С. К., Материалы к оценке состояния запасов азово-донского леща, Работы Доно-Кубанской рыбохозяйственной станции, вып. 3, Азово-Черноморское краевое книгоиздательство, 1935.

42. Чугунова Н. И., К методике изучения возраста воблы по чешуе (на основании исследования чешуи меченых рыб), Труды ВНИРО, т. XI, Пищепромиздат, 1940.

43. Чугунова Н. И., Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.

44. Чугунова Н. И., Методика изучения возраста и роста рыб, Изд. «Советская наука», 1952.

45. Чугунов Н. Л., Определение возраста и темпа роста рыб по костям, Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб, Госуд. типолитография, Красноярск. 1920.

46. Чугунов Н. Л., Биология молодежи промысловых рыб Волго-Каспийского района, Труды Астраханской научной рыбохозяйственной станции, т. VI, вып. 4, Изд. Астраханской научной рыбохозяйственной станции, 1928.

47. Чугунов Н. Л., Опыт биостатического определения запасов рыб в Северном Каспии, «Рыбное хозяйство», 1935, № 6.

48. Шорыгин А. А., Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935—1940 гг., «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.

49. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.

50. Шорыгин А. А. и Карпевич А. Ф., Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема, Крымиздат, 1948.

51. Шмальгаузен И. И., Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением, Сборник «Рост животных», Биомедгиз, 1935.

52. Hodgson W., The Forecasting of the East England Herring Fishery, Journ. Anim. Ecology., № 2, 1932.

53. Lea E., On the methods used in the Herring Investigations, Publications de Circonstance, № 53, 1910.

54. Lee R., A Review of the methods of Age and Growth Determination in Fishes by means of Scales, Ministry of Agriculture and Fisheries, Fishery Investigations, Series II. Sea Fisheries, Vol. 4, № 2, 1920.

55. Lissner H., Die Voraussage des Heringfanges der Fischerbote, 22, Heft 11, 1930.

56. Rolletsen G., The Spawning Zone in Cod Otoliths and Prognosis of Stock, Rep. Norw. Fish. a Marine Inv., Vol. 4, № 11, 1935.

57. Sund O., The Fluctuations in the European Stocks of Cod, Rapp. Proc. Verb., CI, 1936.

GROWTH AND SEXUAL MATURITY OF NORTHERN CASPIAN BREAM AS RELATED TO CHANGES IN ITS ABUNDANCE

K. A. ZEMSKAYA

In the course of the past two decades a number of changes have taken place in the hydrological and biological regimes of the northern Caspian Sea which affected the life conditions of bream and the biological peculiarities of its population. The favourable spawning conditions brought about an increase in the abundance of the stock which in its turn resulted in a decrease of the rate of growth of this fish. A decrease in the growth rate which was particularly pronounced during the period of the greatest abundance of the stock (1942—1945) caused a retardation in the sexual maturation of the broods. The main part of bream belonging to these generations reached sexual maturity at the age of 4 or 5 years, i. e. a year later than in 1930—1940.

The fishable bream stock consists of several generations differing in abundance. These generations reach maturity in the course of a number of years. The relationship between the rate of growth and maturation of the broods may help in giving more accurate estimations of annual recruitments to the fishable stock.

О КОЛЕБАНИЯХ ЧИСЛЕННОСТИ СУДАКА В СЕВЕРНОМ КАСПИИ

Канд. биол. наук А. Г. КУЗЬМИН

(Каспийский филиал ВНИРО)

Колебания численности рыб определяются, во-первых, условиями размножения, т. е. величиной и степенью освоения ареала размножения, условиями икрометания и нагула молоди на ранних этапах развития [4] и, во-вторых, условиями нагула взрослых рыб, под которыми подразумеваются величина нагульного ареала и степень его освоения [4], или обеспеченность пищей взрослых рыб, т. е. величина кормовой базы и условия, в которых происходит потребление и усвоение пищи [5, 6, 2].

Для разных видов рыб размножение и нагул имеют различное значение. По данным Г. Н. Монастырского [4], хищные рыбы обычно обеспечены жертвой и поэтому нагул для них не имеет решающего значения. Численность хищных рыб (судака волжского, чархальского и кубанского, а по данным Е. Г. Бойко [1] и донского) ограничивается величиной и степенью освоения ареала размножения и условиями нагула на ранних этапах жизни поколения.

Это положение в отношении волжского и уральского судака подтверждается результатами сравнения их уловов, показателей урожая сеголетков и изменений темпа роста за последние 20 лет (1932—1952 гг.).

В Северном Каспии промыслом используется наравне с половозрелым, также и неполовозрелый судак, начиная с двухлетнего возраста, когда его основная масса достигает промысловых размеров. Поэтому колебания уловов судака, а также и колебания «промыслового запаса», вычисляемого по способу А. Н. Державина [3], не отражают колебаний численности нерестовой популяции, а лишь указывают на колебания общей численности стада, т. е. всей совокупности рыб, независимо от биологического состояния составляющих ее групп, длины и возраста, но с отставанием на один год, так как первая возрастная группа (сеголетки и годовики) является непромысловой [4].

Как показано на рис. 1 и 2, изменения «промыслового запаса», а следовательно и общей численности стада как волжского, так и уральского судака имеют двоякий характер. Наблюдаются непродолжительные колебания с трех-четырёхлетним периодом и более длительные.

Непродолжительные колебания численности стада судака с периодом в 3—4 года зависят от численности поколений. Вступление в промысловое использование поколений более мощных, по сравнению с предыдущими, или менее мощных сопровождается увеличением или уменьшением «промыслового запаса». Эта зависимость особенно хорошо выражена в тех случаях, когда численность нового поколения значительно отличается от предыдущего, например, мощные поколения волжского судака 1942 и 1946 гг. и уральского 1932 г. и слабые поколения волжского судака 1937, 1941, 1944 гг.

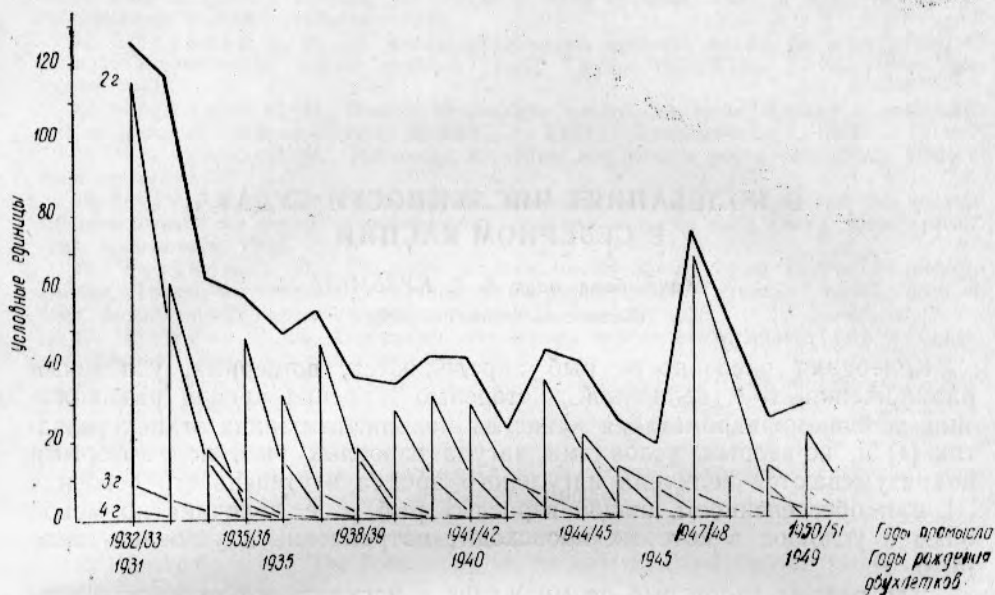


Рис. 1. Колебания промыслового запаса волжского судака.

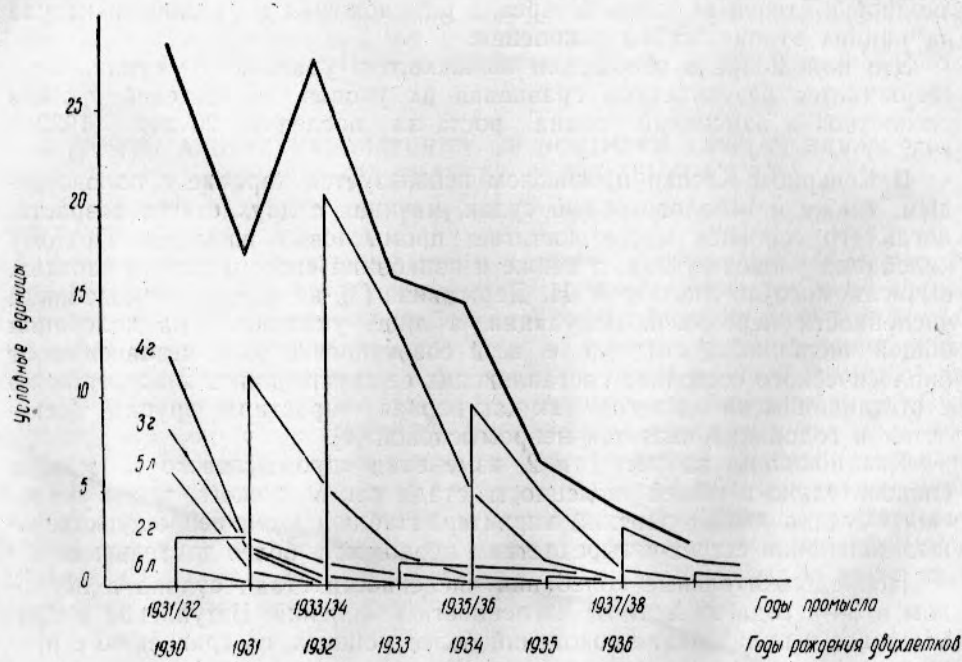


Рис. 2. Колебания промыслового запаса уральского судака.

В большинстве случаев наблюдаются колебания численности нерестовых популяций, амплитуда которых отражает результаты размножения и, следовательно, результаты выживания поколения на ранних этапах жизни. Ритм колебаний при этом зависит от срока созревания поколений и структуры нерестовой популяции [4], что, в свою очередь, связано с изменениями внешней среды. В данном случае колебания «промыслового запаса» судака, как было указано выше, отражают колебания общей численности стада, а не нерестовой популяции. Поэтому ритм, или период колебаний, является отражением продолжительности жизни; амплитуда колебаний, как и в случае с нерестовой популяцией, отражает численность поколений и их выживание на ранних этапах развития.

Колебания численности поколений, обуславливающие колебания численности стада судака по непродолжительным периодам, по данным

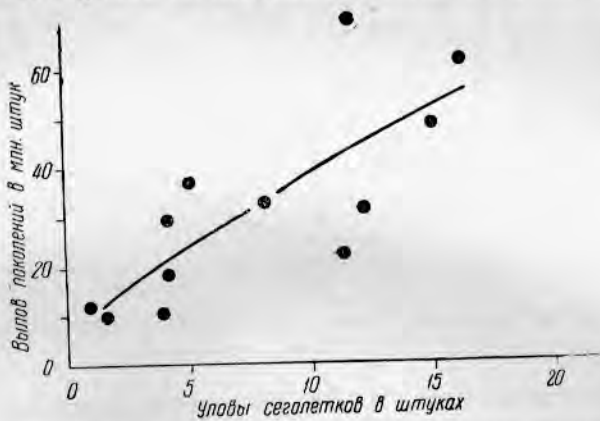


Рис. 3. Средние уловы сеголетков волжского судака и вылов поколений промыслом.

В. С. Танасийчук [7], зависят от условий развития и нагула молоди на ранних этапах в речной период ее жизни. Количество нерестящихся производителей и выметанной икры при современных колебаниях запасов судака не оказывает заметного влияния на величину урожая молоди, за исключением тех случаев, когда число производителей значительно выходит за пределы обычных колебаний. Это наблюдалось в реке Урал в 1941 г., когда, несмотря на хорошие условия размножения, из-за малочисленности производителей был получен низкий урожай сеголетков судака.

Численность поколения данного года, определившаяся в начале морского периода жизни сеголетков, не претерпевает в дальнейшем таких резких изменений как в речной период жизни. Это подтверждается при сопоставлении результатов июльского учета сеголетков судака в море, выраженных в средних уловах за час траления (в штуках), с последующим выловом соответствующих поколений промыслом (рис. 3).

С численностью поколений, а следовательно, с условиями размножения связаны не только кратковременные, но и длительные колебания общей численности стада судака. Для характеристики длительных колебаний численности волжского и уральского судака можно воспользоваться результатами их уловов (рис. 4).

Уловы уральского судака резко понизились в 1937 г. Это понижение продолжалось до 1940 г.; в последующие годы уловы постепенно увеличивались до прежних размеров. Такого резкого понижения улова волжского судака в эти годы не наблюдалось. После значительного увеличения в 1933—1934 гг. уловы постепенно уменьшались до 1942 г.,

а затем колебались приблизительно на одном уровне. Различия в колебаниях уловов уральского и волжского судака указывают на такие же различия и в колебаниях их численности.

В. С. Танасийчук указала признаки, по которым можно выделить годы с благоприятными (+) и неблагоприятными (—) условиями для

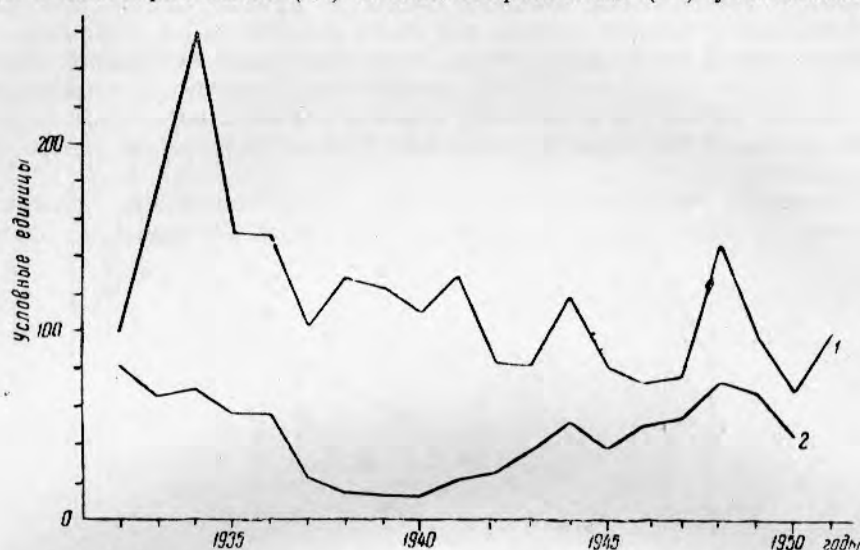


Рис. 4. Уловы волжского и уральского судака в условных единицах:
1—волжский судак; 2—уральский.

размножения судака (табл. 1). Это разделение оказалось достаточным для установления связи колебаний численности судака с колебаниями условий размножения.

Таблица 1
Условия размножения судака в Волге и Урале

Годы	Волга	Урал	Годы	Волга	Урал
1931	+	—	1942	+	+
1932	+	+	1943	+	+
1933	—	—	1944	—	—
1934	+	+	1945	—	—
1935	—	—	1946	+	+
1936	+	—	1947	—	+
1937	—	—	1948	+	+
1938	—	—	1949	+	+
1939	+	—	1950	—	—
1940	+	—	1951	+	—
1941	—	+			

При сопоставлении условий размножения волжского и уральского судака (табл. 1) с величиной их средних уловов (см. рис. 4) установлено, что в изменениях условий размножения в период 1932—1951 гг. наблюдались такие же различия, как и в колебаниях численности стада. С 1935 по 1940 г. условия размножения судака в Урале значительно ухудшились. В Волге неблагоприятные годы для размножения

чередовались с благоприятными. Ухудшению условий размножения уральского судака в 1935—1940 гг. соответствовало резкое снижение его численности в 1937—1941 гг.

При рассмотрении численности отдельных поколений волжского и уральского судака за ряд лет (рис. 5), кроме ежегодных колебаний, обнаруживаются длительные периоды с преобладанием урожайных или слабо урожайных поколений.

Величина поколений волжского судака, начиная с 1932 г., постепенно уменьшалась вначале более быстрым, затем сильно замедленным

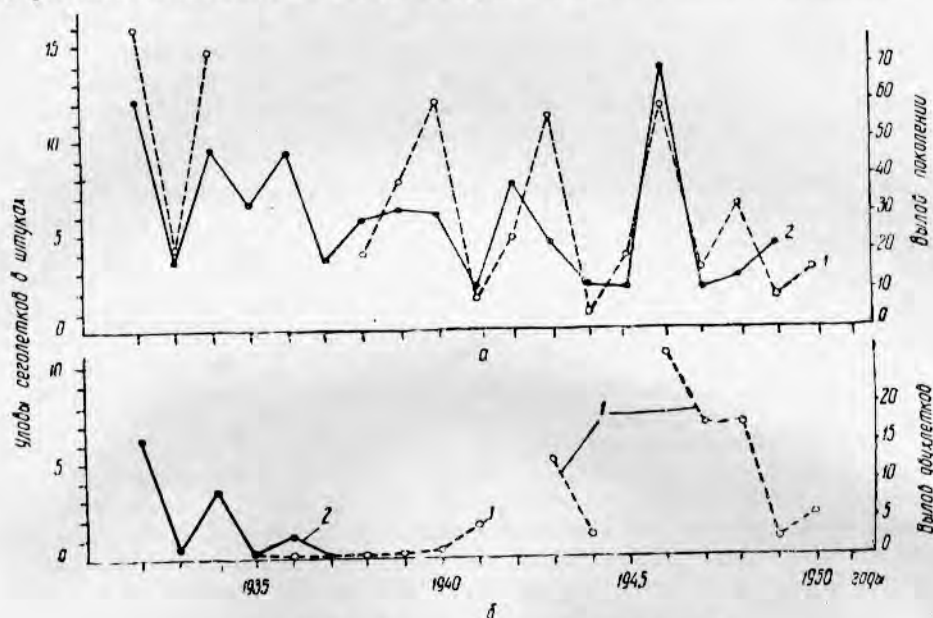


Рис. 5. Колебания численности поколений:

а—волжского; б—уральского судака: 1—средние уловы сеголетков; 2—вылов поколений промыслом.

темпом. Численность же поколений уральского судака в период 1935—1941 гг. была значительно понижена по сравнению с поколениями как предыдущих, так и последующих лет.

При сравнении кривых численности отдельных поколений и уловов уральского судака можно видеть, что резкое уменьшение численности поколений наступило раньше (1935 г.), чем падение уловов (1937 г.). Это показывает, что уменьшение численности поколений в начале периода 1935—1941 гг. не является следствием уменьшения количества производителей, а наоборот, слабые поколения обусловили уменьшение численности всего стада. В дальнейшем, когда условия размножения улучшились, численность уральского судака быстро восстановилась, несмотря на значительно пониженное количество производителей, оказавшее влияние на урожай молоди судака в 1941 г.

Приведенные данные указывают на существующую зависимость между численностью судака и условиями его размножения.

Как указывает Г. Н. Монастырский [4], судак как хищник в достаточной степени обеспечен пищей, и условия нагула не оказывают решающего влияния на его численность. Приводя данные А. А. Шорыгина, Г. Н. Монастырский указывает на разнообразие видового состава пищи судака и отмечает, что она состоит или из рыб младших возрастов (возраст максимальной плотности), или мелких видов с коротким жизненным циклом, для которых характерна значительная элиминация и высокая воспроизводительная способность. К. Ф. Фортунатова [8]

указывает, что в дельте Волги видовой состав пищи судака во многом зависит от состава рыб в водоеме. Сезонное изменение состава пищи судака (преобладание кильки, бычков и пуголовок весной, бычков и мизид летом и повышение значения молоди воблы осенью) показывает, что и в море судак легко меняет объекты питания в зависимости от их встречаемости [9].

Для рыб, численность стада которых зависит в большей степени от условий размножения, чем от условий нагула, характерно сравнительное постоянство темпа роста (например, у кубанского судака [4]). У волжского и уральского судака, при ясно выраженной зависимости

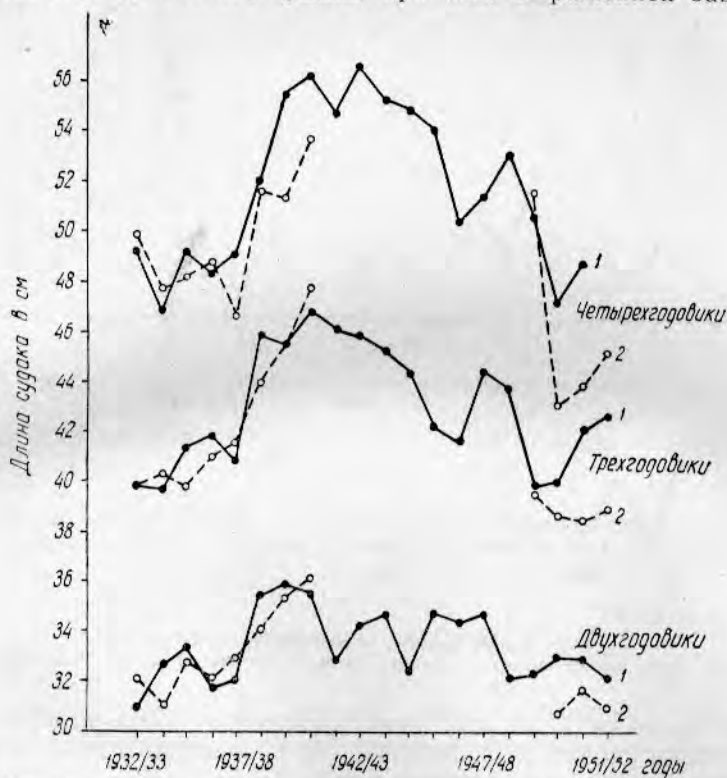


Рис. 6. Колебания средних размеров возрастных групп волжского и уральского судака:
1—волжский судак; 2—уральский.

численности стада от условий размножения и развития молоди, наблюдаются значительные колебания темпа роста. За период с 1932 до 1952 г. как у волжского, так и уральского стада наблюдалось значительное ускорение роста с 1937 г. и замедление его в конце периода (рис. 6).

Сходство изменений темпа роста волжского и уральского судака указывает на аналогичное сходство и условий нагула. Следовательно, колебания численности, различные у волжского и уральского стада судака, нельзя объяснить условиями нагула.

В тех случаях, когда численность стада рыбы определяется в основном кормовой базой и условиями нагула, наблюдаются асинхронные колебания общей численности стада и показателей темпа роста [4]. У волжского судака отсутствует связь между изменениями темпа роста и изменениями уловов, отражающих общую численность стада (см. рис. 6 и 4). У уральского судака в период 1937—1941 гг., характеризующийся пониженной численностью стада, наблюдался наиболее быстрый рост. Понижение численности уральского стада судака, по-види-

тому, не является причиной ускорения его роста, так как в эти же годы наблюдался наиболее быстрый рост и волжского судака, численность которого изменялась в другом направлении. Сходство изменений роста волжского и уральского судака указывает на то, что они связаны не с колебаниями его численности, имеющими локальный характер, а с общими для всего Северного Каспия условиями.

Таким образом, рассмотренные материалы подтверждают, что решающим моментом, определяющим колебания численности судака Северного Каспия, являются условия размножения, в основном условия жизни молоди на ранних этапах развития. Эти условия определяют как кратковременные колебания численности стада, связанные с ежегодными колебаниями численности поколений, так и более длительные, зависящие от повторяемости или преобладания в течение более или менее длительных периодов хороших и плохих условий размножения. Условия нагула не оказывают решающего влияния на численность стада судака.

Первостепенное значение условий размножения указывает на необходимость проведения мероприятий по разведению сеголетков судака для обеспечения его воспроизводства в случае уменьшения стока Волги в результате гидростроительства и дополнительного расхода воды на орошение.

В настоящей работе также изучалось влияние промысла на численность стада судака.

Как уже указано, промысел облавливают не только нерестовую популяцию судака, а все стадо, используя рыб двух лет и старше, независимо от половой зрелости. В каждом промыслово-биологическом году общая численность стада судака, сложившаяся к началу года, уменьшается вследствие вылова не только зрелых, но и неполовозрелых рыб, что в дальнейшем должно отразиться на величине пополнения нерестовой популяции. Очевидно, что восстановительная способность стада компенсирует убыль вследствие вылова, поскольку прогрессивного уменьшения численности судака не наблюдается.

За последние годы произошли некоторые изменения в промысле. Влияние этих изменений на численность стада судака может быть установлено по характеру изменений уловов. В течение промыслово-биологического года стадо судака облавливается наиболее интенсивно 2 раза (осенью и следующей весной). Относительное значение осеннего и весеннего уловов волжского судака в годовом улове показано в табл. 2.

Таблица 2

Весенние и осенние уловы волжского судака в реке
(в % к годовому улову)

Годы	Осенний улов	Весенний улов	Годы	Осенний улов	Весенний улов
1932/33	72,2	27,8	1942/43	67,3	32,7
1933/34	62,4	37,6	1943/44	52,7	47,3
1934/35	67,3	32,7	1944/45	76,4	23,6
1935/36	54,4	45,6	1945/46	65,9	34,1
1936/37	64,9	35,1	1946/47	82,3	17,7
1937/38	41,5	58,5	1947/48	61,2	38,8
1938/39	46,3	53,7	1948/49	75,3	24,7
1939/40	39,8	60,2	1949/50	74,7	25,3
1940/41	35,5	64,5	1950/51	67,5	32,5
1941/42	61,4	38,6			

Различаются три периода с различным соотношением осеннего и весеннего улова в реке. С 1932/33 по 1936/37 гг. весенний улов судака составлял 27,8—45,6% годового улова (в среднем 35,8%). С 1937/38 до 1940/41 г. удельный вес весенних уловов увеличился по сравнению с предыдущими годами до 54—64% (в среднем 59,2%), а с 1941/42 г. снова понизился до 18—47% (в среднем 31,5%). Чтобы объяснить эти изменения, следует рассмотреть абсолютные величины осенних, весенних и годовых уловов (табл. 3). Для устранения годовых колебаний цифры осреднены по периодам.

Т а б л и ц а 3

Средние речные уловы судака по периодам в условных единицах

Периоды	С 1932/33 до 1936/37 гг.	С 1937/38 до 1940/41 гг.	С 1941/42 до 1950/51 гг.
Промыслово-биологический год	100	64	54
Осень	65	27	38
Весна	35	38	17

С 1937/38 до 1940/41 гг. годовые речные уловы судака по сравнению с предыдущими годами уменьшились приблизительно на одну треть (осенние уловы уменьшались в большей степени, чем годовые). Весенние уловы не только не уменьшились, но даже несколько увеличились.

С 1941/42 до 1950/51 гг. годовые уловы по сравнению с предыдущим периодом немного уменьшились (осенние несколько увеличились, а весенние уменьшились более чем в два раза).

Изменение величины осенних и весенних речных уловов по сравнению с годовыми можно объяснить следующим образом: к 1937/38 г. стало сказываться удаление речной промысловой зоны от устьев из-за усиленного нарастания морского края дельты Волги в связи с понижением уровня моря. Вследствие этого осенний промысел в реке стал недолавливать некоторое количество судака. Весной же, когда судак проходит по рекам большее расстояние, чем осенью, удаление промысловой зоны от устьев не отражалось на вылове. Кроме того, весенние уловы могли несколько увеличиться за счет осеннего недолова.

В последний период с 1941/42 до 1950/51 гг. речной промысел продвинулся в низовья дельты, был открыт ряд низовых тоней и введен лов на «раскатах», т. е. в приустьевой мелководной зоне. Это значительно увеличило вылов судака осенью, что, по-видимому, явилось причиной значительного уменьшения весенних речных уловов.

Несмотря на то, что сформировавшееся осенью промысловое стадо судака уменьшается весной под влиянием вылова настолько, что это сказывается на величине весенних уловов, общего уменьшения численности судака не происходит. При современных условиях промысла повышенный вылов судака осенью оказывает непосредственное влияние на численность стада. Однако в 1941 г. в реке Урал наблюдались случаи недостатка производителей судака, поэтому при значительном понижении численности стада судака повышенный вылов осенью может отразиться на результатах размножения следующей весной.

ВЫВОДЫ

Решающим фактором, определяющим колебания численности судака Северного Каспия, являются условия размножения и в особенности условия жизни молоди на ранних этапах развития.

В связи с этим наиболее эффективным мероприятием по обеспече-

нию воспроизводства судака в условиях зарегулированного стока Волги является разведение сеголетков.

Колебания в величине пополнения стада отражаются на уловах судака. Интенсивный промысел последних лет оказывает непосредственное влияние на численность стада, но не отражается на его воспроизводстве. Однако иногда чрезмерный вылов производителей осенью не оставляет достаточного количества последних для освоения нерестового ареала в следующую весну. В таких случаях лов судака в районах его зимовки следует ограничивать.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бойко Е. Г., Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донских судака и леща, Труды Азчерниро, вып. 15, Крымиздат, 1951.
2. Дементьева Т. Ф., Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
3. Державин А. Н., Севрюга, Биологический очерк, «Известия Бакинской ихтиологической лаборатории», т. 1, Баку, 1922.
4. Монастырский Г. Н., Динамика численности промысловых рыб, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
5. Никольский Г. В., О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, «Зоологический журнал», т. XXIX, вып. 1, 1950.
6. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов, «Зоологический журнал», т. XXIX, вып. 6, 1950.
7. Танасийчук В. С., Количественный учет молоди в Северном Каспии, «Рыбное хозяйство», 1940, № 11.
8. Фортунатова К. Р., Некоторые данные по биологии питания хищных рыб в дельте реки Волги, «Зоологический журнал», т. XXVIII, вып. 5, 1949.
9. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.

ON THE FLUCTUATIONS IN THE ABUNDANCE OF PIKE-PERCH IN NORTHERN CASPIAN SEA

A. G. KUZMIN

Spawning conditions and particularly environmental conditions of the young fish at early stages of development are a decisive factor determining fluctuations in the abundance of pike-perch in the northern Caspian Sea.

Because of this the most effective measure to provide for the reproduction of this fish under the conditions of the controlled flow of the Volga is to raise fish to the age of 0+.

Fluctuations in the recruitment to the stock of pike-perch are reflected in its catches. The intensive fishing of recent years has directly affected the abundance of the stock but it does not influence the reproduction of the stock. However sometimes the intensive fishing in autumn may not leave enough spawners to cover the spawning areas in the following spring. In these cases pike-perch fishing in the areas of its hibernation should be limited.

О КОЛЕБАНИЯХ ЧИСЛЕННОСТИ СУДАКА В СЕВЕРНОМ КАСПИИ

Канд. биол. наук А. Г. КУЗЬМИН

(Каспийский филиал ВНИРО)

Колебания численности рыб определяются, во-первых, условиями размножения, т. е. величиной и степенью освоения ареала размножения, условиями икрометания и нагула молоди на ранних этапах развития [4] и, во-вторых, условиями нагула взрослых рыб, под которыми подразумеваются величина нагульного ареала и степень его освоения [4], или обеспеченность пищей взрослых рыб, т. е. величина кормовой базы и условия, в которых происходит потребление и усвоение пищи [5, 6, 2].

Для разных видов рыб размножение и нагул имеют различное значение. По данным Г. Н. Монастырского [4], хищные рыбы обычно обеспечены жертвой и поэтому нагул для них не имеет решающего значения. Численность хищных рыб (судака волжского, чархальского и кубанского, а по данным Е. Г. Бойко [1] и донского) ограничивается величиной и степенью освоения ареала размножения и условиями нагула на ранних этапах жизни поколения.

Это положение в отношении волжского и уральского судака подтверждается результатами сравнения их уловов, показателей урожая сеголетков и изменений темпа роста за последние 20 лет (1932—1952 гг.).

В Северном Каспии промыслом используется наравне с половозрелым, также и неполовозрелый судак, начиная с двухлетнего возраста, когда его основная масса достигает промысловых размеров. Поэтому колебания уловов судака, а также и колебания «промыслового запаса», вычисляемого по способу А. Н. Державина [3], не отражают колебаний численности нерестовой популяции, а лишь указывают на колебания общей численности стада, т. е. всей совокупности рыб, независимо от биологического состояния составляющих ее групп, длины и возраста, но с отставанием на один год, так как первая возрастная группа (сеголетки и годовики) является непромысловой [4].

Как показано на рис. 1 и 2, изменения «промыслового запаса», а следовательно и общей численности стада как волжского, так и уральского судака имеют двойкий характер. Наблюдаются непродолжительные колебания с трех-четырёхлетним периодом и более длительные.

Непродолжительные колебания численности стада судака с периодом в 3—4 года зависят от численности поколений. Вступление в промысловое использование поколений более мощных, по сравнению с предыдущими, или менее мощных сопровождается увеличением или уменьшением «промыслового запаса». Эта зависимость особенно хорошо выражена в тех случаях, когда численность нового поколения значительно отличается от предыдущего, например, мощные поколения волжского судака 1942 и 1946 гг. и уральского 1932 г. и слабые поколения волжского судака 1937, 1941, 1944 гг.

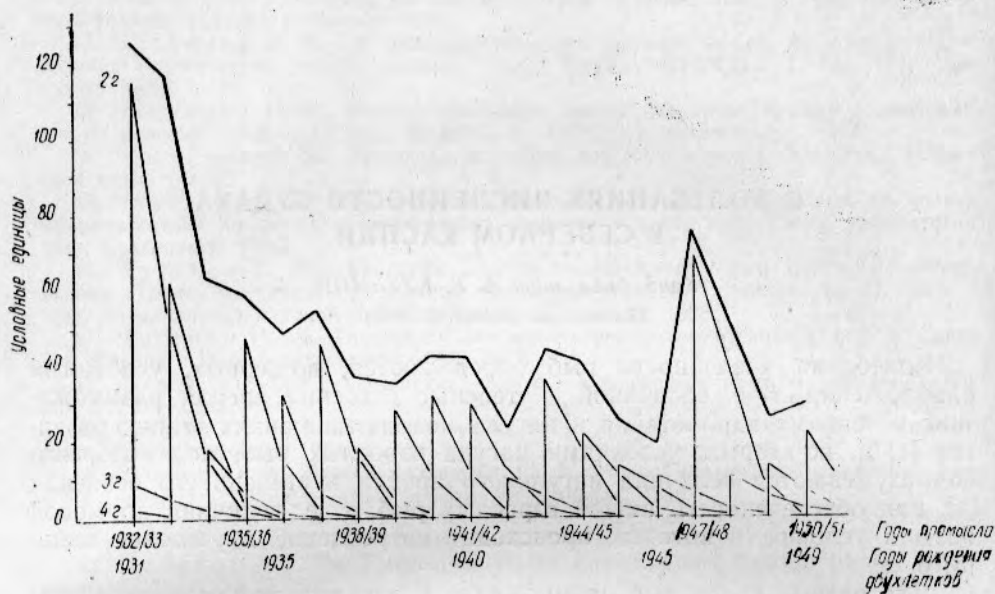


Рис. 1. Колебания промыслового запаса волжского судака.

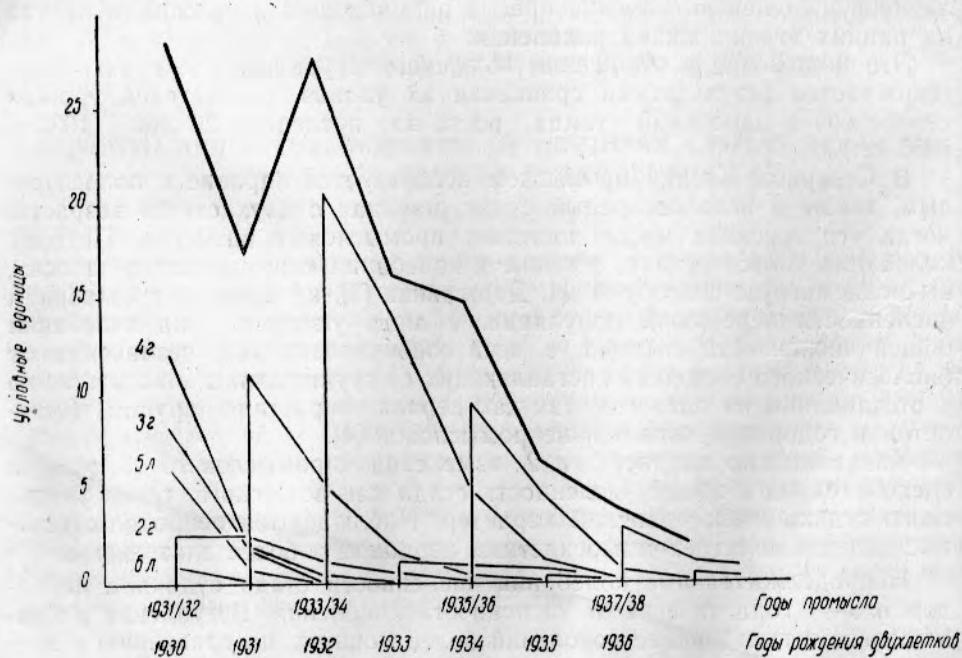


Рис. 2. Колебания промыслового запаса уральского судака.

В большинстве случаев наблюдаются колебания численности нерестовых популяций, амплитуда которых отражает результаты размножения и, следовательно, результаты выживания поколения на ранних этапах жизни. Ритм колебаний при этом зависит от срока созревания поколений и структуры нерестовой популяции [4], что, в свою очередь, связано с изменениями внешней среды. В данном случае колебания «промыслового запаса» судака, как было указано выше, отражают колебания общей численности стада, а не нерестовой популяции. Поэтому ритм, или период колебаний, является отражением продолжительности жизни; амплитуда колебаний, как и в случае с нерестовой популяцией, отражает численность поколений и их выживание на ранних этапах развития.

Колебания численности поколений, обуславливающие колебания численности стада судака по непродолжительным периодам, по данным

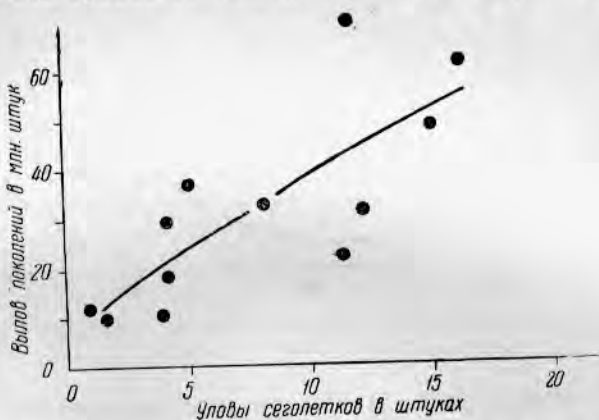


Рис. 3. Средние уловы сеголетков волжского судака и вылов поколений промыслом.

В. С. Танасийчук [7], зависят от условий развития и нагула молоди на ранних этапах в речной период ее жизни. Количество нерестящихся производителей и выметанной икры при современных колебаниях запасов судака не оказывает заметного влияния на величину урожая молоди, за исключением тех случаев, когда число производителей значительно выходит за пределы обычных колебаний. Это наблюдалось в реке Урал в 1941 г., когда, несмотря на хорошие условия размножения, из-за малочисленности производителей был получен низкий урожай сеголетков судака.

Численность поколения данного года, определившаяся в начале морского периода жизни сеголетков, не претерпевает в дальнейшем таких резких изменений как в речной период жизни. Это подтверждается при сопоставлении результатов июльского учета сеголетков судака в море, выраженных в средних уловах за час траления (в штуках), с последующим выловом соответствующих поколений промыслом (рис. 3).

С численностью поколений, а следовательно, с условиями размножения связаны не только кратковременные, но и длительные колебания общей численности стада судака. Для характеристики длительных колебаний численности волжского и уральского судака можно воспользоваться результатами их уловов (рис. 4).

Уловы уральского судака резко понизились в 1937 г. Это понижение продолжалось до 1940 г.; в последующие годы уловы постепенно увеличивались до прежних размеров. Такого резкого понижения улова волжского судака в эти годы не наблюдалось. После значительного увеличения в 1933—1934 гг. уловы постепенно уменьшались до 1942 г.,

а затем колебались приблизительно на одном уровне. Различия в колебаниях уловов уральского и волжского судака указывают на такие же различия и в колебаниях их численности.

В. С. Танасийчук указала признаки, по которым можно выделить годы с благоприятными (+) и неблагоприятными (—) условиями для

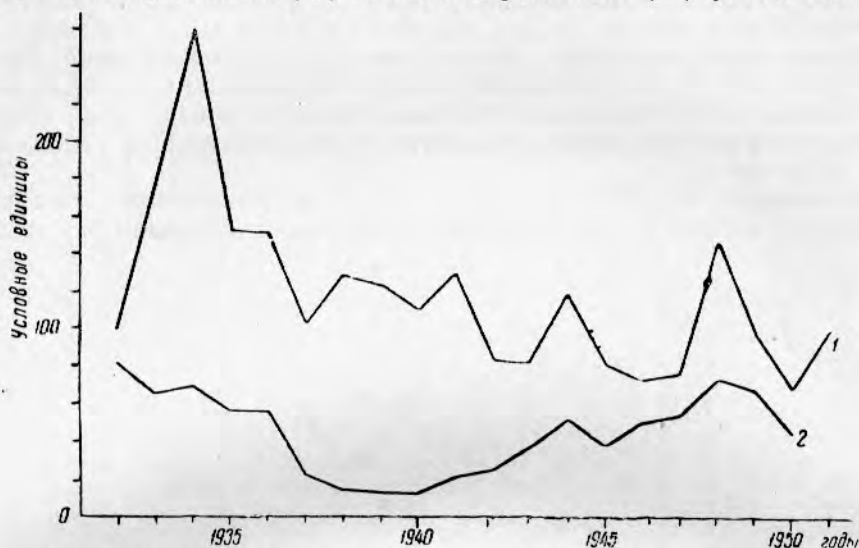


Рис. 4. Уловы волжского и уральского судака в условных единицах:
1—волжский судак; 2—уральский.

размножения судака (табл. 1). Это разделение оказалось достаточным для установления связи колебаний численности судака с колебаниями условий размножения.

Таблица 1
Условия размножения судака в Волге и Урале

Годы	Волга	Урал	Годы	Волга	Урал
1931	+	—	1942	+	+
1932	+	+	1943	+	+
1933	—	—	1944	—	—
1934	+	+	1945	—	—
1935	—	—	1946	+	+
1936	+	—	1947	—	+
1937	—	—	1948	+	+
1938	—	—	1949	+	+
1939	+	—	1950	—	—
1940	+	—	1951	+	—
1941	—	+			

При сопоставлении условий размножения волжского и уральского судака (табл. 1) с величиной их средних уловов (см. рис. 4) установлено, что в изменениях условий размножения в период 1932—1951 гг. наблюдались такие же различия, как и в колебаниях численности стада. С 1935 по 1940 г. условия размножения судака в Урале значительно ухудшились. В Волге неблагоприятные годы для размножения

чередовались с благоприятными. Ухудшению условий размножения уральского судака в 1935—1940 гг. соответствовало резкое снижение его численности в 1937—1941 гг.

При рассмотрении численности отдельных поколений волжского и уральского судака за ряд лет (рис. 5), кроме ежегодных колебаний, обнаруживаются длительные периоды с преобладанием урожайных или слабо урожайных поколений.

Величина поколений волжского судака, начиная с 1932 г., постепенно уменьшалась вначале более быстрым, затем сильно замедленным

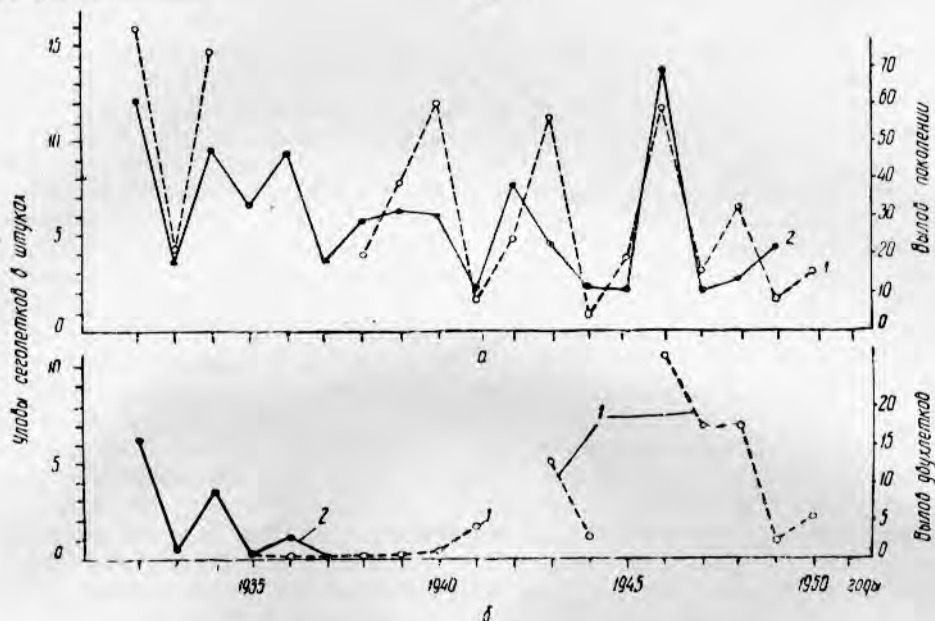


Рис. 5. Колебания численности поколений:

а—волжского; б—уральского судака: 1—средние уловы сеголетков; 2—вылов поколений промыслом.

темпом. Численность же поколений уральского судака в период 1935—1941 гг. была значительно понижена по сравнению с поколениями как предыдущих, так и последующих лет.

При сравнении кривых численности отдельных поколений и уловов уральского судака можно видеть, что резкое уменьшение численности поколений наступило раньше (1935 г.), чем падение уловов (1937 г.). Это показывает, что уменьшение численности поколений в начале периода 1935—1941 гг. не является следствием уменьшения количества производителей, а наоборот, слабые поколения обусловили уменьшение численности всего стада. В дальнейшем, когда условия размножения улучшились, численность уральского судака быстро восстановилась, несмотря на значительно пониженное количество производителей, оказавшее влияние на урожай молоди судака в 1941 г.

Приведенные данные указывают на существующую зависимость между численностью судака и условиями его размножения.

Как указывает Г. Н. Монастырский [4], судак как хищник в достаточной степени обеспечен пищей, и условия нагула не оказывают решающего влияния на его численность. Приводя данные А. А. Шорыгина, Г. Н. Монастырский указывает на разнообразие видового состава пищи судака и отмечает, что она состоит или из рыб младших возрастов (возраст максимальной плотности), или мелких видов с коротким жизненным циклом, для которых характерна значительная элиминация и высокая воспроизводительная способность. К. Ф. Фортунатова [8]

указывает, что в дельте Волги видовой состав пищи судака во многом зависит от состава рыб в водоеме. Сезонное изменение состава пищи судака (преобладание кильки, бычков и пуголовок весной, бычков и мизид летом и повышение значения молоди воблы осенью) показывает, что и в море судак легко меняет объекты питания в зависимости от их встречаемости [9].

Для рыб, численность стада которых зависит в большей степени от условий размножения, чем от условий нагула, характерно сравнительное постоянство темпа роста (например, у кубанского судака [4]). У волжского и уральского судака, при ясно выраженной зависимости

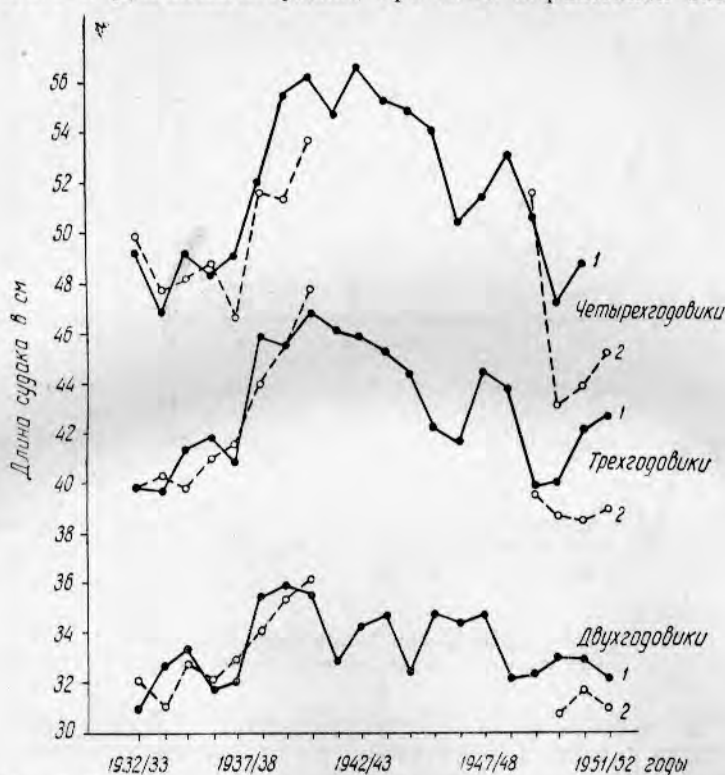


Рис. 6. Колебания средних размеров возрастных групп волжского и уральского судака:
1—волжский судак; 2—уральский.

численности стада от условий размножения и развития молоди, наблюдаются значительные колебания темпа роста. За период с 1932 до 1952 г. как у волжского, так и уральского стада наблюдалось значительное ускорение роста с 1937 г. и замедление его в конце периода (рис. 6).

Сходство изменений темпа роста волжского и уральского судака указывает на аналогичное сходство и условий нагула. Следовательно, колебания численности, различные у волжского и уральского стада судака, нельзя объяснить условиями нагула.

В тех случаях, когда численность стада рыбы определяется в основном кормовой базой и условиями нагула, наблюдаются асинхронные колебания общей численности стада и показателей темпа роста [4]. У волжского судака отсутствует связь между изменениями темпа роста и изменениями уловов, отражающих общую численность стада (см. рис. 6 и 4). У уральского судака в период 1937—1941 гг., характеризующийся пониженной численностью стада, наблюдался наиболее быстрый рост. Понижение численности уральского стада судака, по-види-

тому, не является причиной ускорения его роста, так как в эти же годы наблюдался наиболее быстрый рост и волжского судака, численность которого изменялась в другом направлении. Сходство изменений роста волжского и уральского судака указывает на то, что они связаны не с колебаниями его численности, имеющими локальный характер, а с общими для всего Северного Каспия условиями.

Таким образом, рассмотренные материалы подтверждают, что решающим моментом, определяющим колебания численности судака Северного Каспия, являются условия размножения, в основном условия жизни молоди на ранних этапах развития. Эти условия определяют как кратковременные колебания численности стада, связанные с ежегодными колебаниями численности поколений, так и более длительные, зависящие от повторяемости или преобладания в течение более или менее длительных периодов хороших и плохих условий размножения. Условия нагула не оказывают решающего влияния на численность стада судака.

Первостепенное значение условий размножения указывает на необходимость проведения мероприятий по разведению сеголетков судака для обеспечения его воспроизводства в случае уменьшения стока Волги в результате гидростроительства и дополнительного расхода воды на орошение.

В настоящей работе также изучалось влияние промысла на численность стада судака.

Как уже указано, промысел облавливают не только нерестовую популяцию судака, а все стадо, используя рыб двух лет и старше, независимо от половой зрелости. В каждом промыслово-биологическом году общая численность стада судака, сложившаяся к началу года, уменьшается вследствие вылова не только зрелых, но и неполовозрелых рыб, что в дальнейшем должно отразиться на величине пополнения нерестовой популяции. Очевидно, что восстановительная способность стада компенсирует убыль вследствие вылова, поскольку прогрессивного уменьшения численности судака не наблюдается.

За последние годы произошли некоторые изменения в промысле. Влияние этих изменений на численность стада судака может быть установлено по характеру изменений уловов. В течение промыслово-биологического года стадо судака облавливается наиболее интенсивно 2 раза (осенью и следующей весной). Относительное значение осеннего и весеннего уловов волжского судака в годовом улове показано в табл. 2.

Таблица 2

Весенние и осенние уловы волжского судака в реке
(в % к годовому улову)

Годы	Осенний улов	Весенний улов	Годы	Осенний улов	Весенний улов
1932/33	72,2	27,8	1942/43	67,3	32,7
1933/34	62,4	37,6	1943/44	52,7	47,3
1934/35	67,3	32,7	1944/45	76,4	23,6
1935/36	54,4	45,6	1945/46	65,9	34,1
1936/37	64,9	35,1	1946/47	82,3	17,7
1937/38	41,5	58,5	1947/48	61,2	38,8
1938/39	46,3	53,7	1948/49	75,3	24,7
1939/40	39,8	60,2	1949/50	74,7	25,3
1940/41	35,5	64,5	1950/51	67,5	32,5
1941/42	61,4	38,6			

Различаются три периода с различным соотношением осеннего и весеннего улова в реке. С 1932/33 по 1936/37 гг. весенний улов судака составлял 27,8—45,6% годового улова (в среднем 35,8%). С 1937/38 до 1940/41 г. удельный вес весенних уловов увеличился по сравнению с предыдущими годами до 54—64% (в среднем 59,2%), а с 1941/42 г. снова понизился до 18—47% (в среднем 31,5%). Чтобы объяснить эти изменения, следует рассмотреть абсолютные величины осенних, весенних и годовых уловов (табл. 3). Для устранения годовых колебаний цифры осреднены по периодам.

Т а б л и ц а 3

Средние речные уловы судака по периодам в условных единицах

Периоды	С 1932/33 до 1936/37 гг.	С 1937/38 до 1940/41 гг.	С 1941/42 до 1950/51 гг.
Промыслово-биологический год	100	64	54
Осень	65	27	38
Весна	35	38	17

С 1937/38 до 1940/41 гг. годовые речные уловы судака по сравнению с предыдущими годами уменьшились приблизительно на одну треть (осенние уловы уменьшались в большей степени, чем годовые). Весенние уловы не только не уменьшились, но даже несколько увеличились.

С 1941/42 до 1950/51 гг. годовые уловы по сравнению с предыдущим периодом немного уменьшились (осенние несколько увеличились, а весенние уменьшились более чем в два раза).

Изменение величины осенних и весенних речных уловов по сравнению с годовыми можно объяснить следующим образом: к 1937/38 г. стало сказываться удаление речной промысловой зоны от устьев из-за усиленного нарастания морского края дельты Волги в связи с понижением уровня моря. Вследствие этого осенний промысел в реке стал недолавливать некоторое количество судака. Весной же, когда судак проходит по рекам большее расстояние, чем осенью, удаление промысловой зоны от устьев не отражалось на вылове. Кроме того, весенние уловы могли несколько увеличиться за счет осеннего недолова.

В последний период с 1941/42 до 1950/51 гг. речной промысел продвинулся в низовья дельты, был открыт ряд низовых тоней и введен лов на «раскатах», т. е. в приустьевой мелководной зоне. Это значительно увеличило вылов судака осенью, что, по-видимому, явилось причиной значительного уменьшения весенних речных уловов.

Несмотря на то, что сформировавшееся осенью промысловое стадо судака уменьшается весной под влиянием вылова настолько, что это сказывается на величине весенних уловов, общего уменьшения численности судака не происходит. При современных условиях промысла повышенный вылов судака осенью оказывает непосредственное влияние на численность стада. Однако в 1941 г. в реке Урал наблюдались случаи недостатка производителей судака, поэтому при значительном понижении численности стада судака повышенный вылов осенью может отразиться на результатах размножения следующей весной.

ВЫВОДЫ

Решающим фактором, определяющим колебания численности судака Северного Каспия, являются условия размножения и в особенности условия жизни молоди на ранних этапах развития.

В связи с этим наиболее эффективным мероприятием по обеспече-

нию воспроизводства судака в условиях зарегулированного стока Волги является разведение сеголетков.

Колебания в величине пополнения стада отражаются на уловах судака. Интенсивный промысел последних лет оказывает непосредственное влияние на численность стада, но не отражается на его воспроизводстве. Однако иногда чрезмерный вылов производителей осенью не оставляет достаточного количества последних для освоения нерестового ареала в следующую весну. В таких случаях лов судака в районах его зимовки следует ограничивать.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бойко Е. Г., Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства лонских судака и леща, Труды Азчерниро, вып. 15, Крымиздат, 1951.
2. Дементьева Т. Ф., Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
3. Державин А. Н., Севрюга, Биологический очерк, «Известия Бакинской ихтиологической лаборатории», т. I, Баку, 1922.
4. Монастырский Г. Н., Динамика численности промысловых рыб, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
5. Никольский Г. В., О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, «Зоологический журнал», т. XXIX, вып. 1, 1950.
6. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов, «Зоологический журнал», т. XXIX, вып. 6, 1950.
7. Танасийчук В. С., Количественный учет молоди в Северном Каспии, «Рыбное хозяйство», 1940, № 11.
8. Фортунатова К. Р., Некоторые данные по биологии питания хищных рыб в дельте реки Волги, «Зоологический журнал», т. XXVIII, вып. 5, 1949.
9. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.

ON THE FLUCTUATIONS IN THE ABUNDANCE OF PIKE-PERCH IN NORTHERN CASPIAN SEA

A. G. KUZMIN

Spawning conditions and particularly environmental conditions of the young fish at early stages of development are a decisive factor determining fluctuations in the abundance of pike-perch in the northern Caspian Sea.

Because of this the most effective measure to provide for the reproduction of this fish under the conditions of the controlled flow of the Volga is to raise fish to the age of 0+.

Fluctuations in the recruitment to the stock of pike-perch are reflected in its catches. The intensive fishing of recent years has directly affected the abundance of the stock but it does not influence the reproduction of the stock. However sometimes the intensive fishing in autumn may not leave enough spawners to cover the spawning areas in the following spring. In these cases pike-perch fishing in the areas of its hibernation should be limited.

СОСТАВ НЕРЕСТОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ВОЛЖСКОГО И УРАЛЬСКОГО СУДАКА В СВЯЗИ С БИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ ЭТИХ РЫБ

Канд. биол. наук А. Г. КУЗЬМИН

(Каспийский филиал ВНИРО)

В северной части Каспийского моря и в дельтах впадающих в него рек обитают два стада полупроходного судака — волжское и уральское. Оба стада имеют существенное промысловое значение, но первое по численности превосходит второе. Численность северокаспийского судака определяется результатами размножения, зависящими главным образом от условий развития и нагула молоди на ранних стадиях развития в речной период ее жизни, нагул же взрослых рыб не имеет решающего значения [10]. Колебания численности волжского и уральского судака не совпадают.

Основной целью предыдущих исследований запасов судака Северного Каспия [4, 7] являлась разработка методики оценки состояния запасов и составления прогнозов уловов. Авторам приходилось учитывать важную особенность промысла судака — значительный вылов неполовозрелых рыб. Неполовозрелые особи, как правило, преобладают в морских уловах и, в зависимости от возрастного состава стада, могут составлять значительную часть речных уловов. В связи с этим при изучении колебаний запасов рассматривалась не нерестовая популяция, а «промысловый запас», в который включались все рыбы, достигшие промысловых размеров, независимо от половой зрелости. В настоящей статье рассматривается состав нерестовой популяции волжского и уральского судака в связи с их биологическими особенностями.

Определение численности нерестовой популяции судака осложняется вследствие значительного вылова промыслом неполовозрелых особей, но ее состав может быть определен на основании анализа уловов. Для этого наиболее пригодны речные уловы, хотя в них содержится значительный процент неполовозрелых рыб.

Для определения возрастного состава рыб в нерестовой популяции использованы средние многолетние уловы судака по возрастным группам в Волге и Урале с 1932 по 1940 и с 1948 по 1952 гг. На основании среднего соотношения полов и соотношения зрелых и незрелых рыб в речном улове каждой возрастной группы вычислена величина улова зрелых самцов и самок и определен средний многолетний возрастной состав рыб в нерестовой популяции (табл. 1).

Таблица 1

Возрастной состав рыб в нерестовой популяции волжского и уральского судака
(средние данные за 1932—1940 и 1948—1952 гг. в %)

Возраст Судак	2	3	4	5	6	7	
Волжский . .	10,8	62,8	23,6	2,6	0,2	—	100,0
Уральский . .	8,1	40,1	34,8	13,9	2,7	0,4	100,0

Нерестовая популяция волжского судака состоит в основном из трех возрастных групп: двух-, трех- и четырехгодовалой. Преобладают трехгодовалые рыбы, т. е. рыбы того возраста, при котором происходит массовое наступление половой зрелости.

Нерестовые отметки на чешуе судака отсутствуют, поэтому определить соотношение между пополнением и остатком в нерестовой популяции можно лишь на основании общих соображений. Все двухлетние рыбы, входящие в состав нерестовой популяции, большая часть трехгодовалых и небольшая часть четырехгодовалых, должны быть отнесены к пополнению. В среднем пополнение должно составлять около двух третей нерестовой популяции. Следовательно, нерестовая популяция волжского судака, по Г. Н. Монастырскому [9, 10], должна быть отнесена к второму типу, который характеризуется преобладанием пополнения над остатком.

В нерестовой популяции уральского судака значение двухгодовалой и трехгодовалой возрастных групп понижено по сравнению с нерестовой популяцией волжского судака, а значение старших возрастных групп повышено. Наиболее существенное значение имеют четыре возрастные группы — от двух до пяти лет (преобладает трехгодовалая и четырехгодовалая рыба).

Пополнение уральского судака в среднем составляет половину нерестовой популяции. Таким образом, нерестовая популяция уральского судака занимает промежуточное положение между вторым и третьим типом.

По типу нерестовой популяции волжский и уральский судак почти не отличаются от донского и кубанского. Судя по темпу созревания донского и кубанского судака и по вылову поколений в различном возрасте пополнение составляет не менее половины нерестовой популяции этих стад. Вместе с тем возрастной состав азовского и северокаспийского судака в нерестовых популяциях неодинаков. В нерестовых популяциях донского и кубанского судака в связи с более поздним их созреванием преобладают рыбы четырехлетнего и пятилетнего возраста [1, 2, 12].

Тип нерестовой популяции волжского и уральского судака соответствует ряду биологических особенностей, свойственных многим рыбам, численность которых определяется условиями размножения и развития молоди; при этом условия нагула взрослых рыб не имеют решающего значения [5]. К таким биологическим особенностям относятся: быстрый рост, сравнительно раннее созревание и короткий жизненный цикл, а также значительная плодовитость. Перечисленные биологические особенности обуславливают быстрый темп обновления нерестовой популяции и восстановления численности стада. Как приспособление к изменчивым условиям размножения следует рассматривать также и неодновременность созревания всех особей в поколении и сложный тип нерестовой популяции.

По темпу роста (табл. 2) волжский и уральский судак приближаются к кубанскому, который является наиболее быстро растущим по сравнению с другими стадами полупроходного судака, населяющими Каспийское, Азовское и Аральское моря.

О скорости полового созревания волжского судака можно судить по относительному количеству зрелых рыб в уловах (табл. 3). Относительно небольшая часть волжского судака, главным образом самцы, созревает на втором году жизни. В трехлетнем возрасте происходит массовое созревание, на что указывает резкое увеличение процента зрелых рыб в этой возрастной группе. Некоторая часть рыб, не созревших в трехлетнем возрасте, созревает в четырехлетнем и, по-видимому, в более старшем возрасте, так как в уловах встречаются незрелые рыбы четырех и пяти лет.

Таблица 2

Средние размеры судака различного возраста в см

Судак \ Возраст	1	2	3	4	5	6	7
Волжский с 1932/33 по 1939/40 и с 1948/49 по 1951/52 гг.	19,2	33,2	42,2	50,3	57,2	61,2	—
Уральский с 1932/33 по 1939/40 и с 1948/49 по 1951/52 гг.	18,5	33,0	41,3	48,5	55,7	61,2	65,6
Кубанский с 1923—1929	16,8	37,2	43,8	48,8	56,0	61,3	—
и с 1929 по 1933 г.	—	—	44,6	51,4	56,9	62,2	—

Примечание. Размеры кубанского судака приведены по данным Н. Л. Чугунова [12] и Е. Г. Бойко [1].

Таблица 3

Процент зрелых рыб в речных уловах судака
(средние данные за 1932—1940 и 1948—1952 гг.)

Возраст	1	2	3	4	5	6
Волжский судак						
зрелые самки	0	9,6	86,6	97,7	96,7	100,0
самцы	0	32,0	92,5	98,7	100,0	—
Уральский судак						
зрелые самки	0	31,9	79,7	92,1	93,2	94,1
самцы	0	46,0	84,1	92,3	95,0	100,0

Созревание уральского судака идет несколько медленнее. Хотя процент зрелых двухгодовиков в речных уловах уральского судака значительно повышен по сравнению с волжским судаком, но это объясняется тем, что неполовозрелые двухгодовики судака заходят в Урал в меньшем количестве, чем в Волгу. Это подтверждается материалами о возрастном составе уральского судака в уловах. По средним многолетним данным, в Волге двухлетний судак составляет 32,2% улова, а в Урале — только 15,8%.

О продолжительности жизненного цикла можно судить по возрастному составу судака в промысловых уловах и по сравнительной величине уловов одного поколения в различном возрасте.

Предельный возраст судака в Северном Каспии — восемь лет, но восьмилетние судаки встречаются крайне редко. В промысловых уловах встречаются все возрастные группы, начиная с сеголетков и годовиков до шести, реже до семи, лет. Годовики и сеголетки не имеют существенного значения в промысловых уловах. Основная масса уловов состоит из рыб двух и трех лет. Рыбы четырехлетнего и, тем более, старших возрастов составляют значительно меньшую долю. В уловах уральского судака значение рыб четырех лет и старше повышено по сравнению с уловами волжского судака (см. табл. 1).

Численность поколений судака быстро уменьшается с увеличением возраста (табл. 4). Как волжский, так и уральский судак вылавливается преимущественно в двухлетнем и трехлетнем возрасте, но убыль уральского судака протекает несколько медленнее, чем волжского.

Таблица 4

Средний вылов трех поколений (1931—1933 гг.) судака в различном возрасте
(в % к вылову всего поколения)

Судак \ Возраст	2	3	4	5	6
Волжский	59,88	31,67	8,00	0,42	0,02
Уральский	47,67	33,27	16,10	2,77	0,20

Судак Северного Каспия отличается от дагестанского, куринаго, пехлевиного, донского, кубанского и аральского более коротким жизненным циклом.

В Среднем и Южном Каспии, а также в Азовском и Аральском морях в уловах преобладает трех- и пятилетний судак и удельный вес рыб старше шести лет значительно выше, чем в Северном Каспии [3, 8, 12, 1 и 11].

Средняя плодовитость волжского судака колеблется в отдельные годы от 215 до 334 тыс. икринок (табл. 5).

Таблица 5

Плодовитость волжского судака
(в тыс. икринок)

Длина тела в см	Годы								
	1922	1923	1924	1925	1936	1937	1949	1950	1951
31—35	—	116	—	—	145	103	102	102	—
36—40	127	160	144	161	185	155	171	170	—
41—45	167	236	194	209	230	214	223	241	209
46—50	256	284	280	279	335	312	295	340	299
51—55	333	377	375	—	465	457	418	428	400
56—60	388	547	528	—	600	579	—	516	—
61—65	513	700	608	—	660	696	804	781	—
66—70	788	823	696	—	—	1001	—	—	—
71—80	—	—	1513	—	—	—	—	—	—
Среднее	268	319	331	230	334	304	215	310	294

Примечание. Плодовитость судака в 1922 и 1923 гг. приведена по данным К. А. Киселевича [6].

Колебания плодовитости обуславливаются изменениями возрастного состава стада и темпа роста.

Пределы, в которых колеблется средняя плодовитость волжского судака, в зависимости от его возрастного состава, могут быть определены следующим расчетом. Средний возраст волжского судака в речных уловах колеблется от 2,3 до 3,5 лет. Приняв тот же интервал колебаний (приблизительно 1 год), можно допустить, что средний возраст судака в нерестовой популяции колеблется приблизительно от 3 до 4 лет. Средние многолетние размеры этих возрастных групп равны 43,0 и 51,7 см. Соответствующая этим размерам средняя плодовитость определяется в 220 и 400 тыс. икринок. Таким образом, в зависимости от возрастного состава рыб в нерестовой популяции средняя плодовитость волжского судака может изменяться приблизительно в 1,8 раза.

В зависимости от темпа роста плодовитость волжского судака может изменяться в 1,5—1,7 раза (табл. 6).

Таблица 6

Возможные колебания средней плодовитости волжского судака в зависимости от темпа роста

Возраст	Колебания средних размеров		Колебания плодовитости		Отношение минимальной плодовитости к максимальной
	минимальный	максимальный	минимальное	максимальное	
2	30,9	35,9	95	145	1:1,5
3	39,6	46,8	185	295	1:1,6
4	46,9	56,6	295	510	1:1,7
5	53,9	63,1	410	790	1:1,7

Кроме колебаний средней плодовитости в зависимости от возрастного состава судака и темпа его роста, колебания наблюдаются также по годам и в каждой отдельной размерной группе в 1,3—1,5 раза.

По плодовитости уральского судака мы располагаем материалами только за 1950 и 1951 гг. По этим данным плодовитость уральского судака при одной и той же длине тела несколько меньше, чем волжского (табл. 7). Разница между отдельными размерными группами составляет от 8 до 22%.

Таблица 7

Плодовитость волжского и уральского судака
(в тыс. икринок)

Длина тела в см	1950 г.		1951 г.	
	Волга	Урал	Волга	Урал
36—40	170	156	—	114
41—45	241	199	209	181
46—50	340	264	299	244

ВЫВОДЫ

1. Нерестовая популяция волжского судака относится ко второму типу, который характеризуется преобладанием исполнения над остатком. По многолетним наблюдениям нерестовая популяция состоит в основном из трех возрастных групп, из которых значительно преобладают трехгодовалые рыбы (возраст массового созревания).

2. Нерестовая популяция уральского судака занимает промежуточное положение между вторым и третьим типом. Нерестовая популяция состоит из четырех возрастных групп — от двух до пяти лет (в них преобладают трехгодовалая и четырехгодовалая рыба).

3. Тип нерестовой популяции судака соответствует ряду биологических особенностей, свойственных многим рыбам, численность которых определяется условиями размножения и развития молоди. К этим особенностям относятся: быстрый рост, сравнительно раннее созревание и относительно короткий жизненный цикл, значительная плодовитость, обуславливающая быстрый темп обновления нерестовой популяции и восстановления численности стада. Неодновременное созревание всех особей в поколении и сложный тип нерестовой популяции является результатом приспособления судака к изменению условий размножения.

4. Волжский, уральский и кубанский судак сходны по темпу роста и являются наиболее быстро растущими по сравнению с другими ста-

дами. Волжский и уральский судак отличаются от дагестанского, куринского, пехлевийского, донского, аральского, а также и кубанского (несмотря на его быстрый рост) ранним наступлением половой зрелости и менее продолжительным жизненным циклом.

5. Различие в составе нерестовой популяции волжского и уральского судака соответствует различиям их биологических свойств. Уральский судак отличается несколько замедленным ростом и созреванием, более продолжительным жизненным циклом и меньшей плодовитостью. Эти свойства обуславливаются менее благоприятными условиями размножения уральского судака, чем волжского.

6. Изучение условий размножения и вызываемых ими изменений в биологии организма позволит разрешить задачу, поставленную перед рыбохозяйственной наукой, об определении мероприятий, необходимых для усиления воспроизводства промысловых рыб.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бойко Е. Г., Оценка запасов кубанского судака, Работы Доно-Кубанской научной рыбохозстанции, вып. 1, Азово-Черноморское краевое книгоиздательство, 1934.
2. Бойко Е. Г., Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донских судака и леща, Труды Азчерниро, вып. 15, Крымиздат, 1951.
3. Глебов Т. И., Судак дагестанского района, Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции, № 5—6, Баку, 1932.
4. Гольдентрахт И. Н., Судак Северного Каспия, Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции, № 5—6, Баку, 1932.
5. Деметьева Т. Ф., Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
6. Киселевич К. А., Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 год, Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, том VI, вып. 1, Астрахань, 1924.
7. Кузьмин А. Г., Методика прогнозов уловов волжского судака, Доклады ВНИРО, № 8, Москва, 1947.
8. Мальт М. З., Судак Азербайджана, Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции, № 5—6, Баку, 1932.
9. Монастырский Г. Н., О типах нерестовой популяции рыб, «Зоологический журнал», т. XXVIII, вып. 6, 1949.
10. Монастырский Г. Н., Динамика численности промысловых рыб, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
11. Никольский Г. В., Рыбы Аральского моря, Материалы к познанию фауны и флоры СССР, изд. Московского общества испытателей природы, вып. 1 (XVI), 1940.
12. Чугунов Н. Л., Биология судака Азовского моря, Труды Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции, вып. 9, Москва, 1931.

COMPOSITION OF THE VOLGA AND THE URAL PIKE-PERCH SPAWNING POPULATIONS AS RELATED TO THE BIOLOGICAL PECULIARITIES OF THESE FISHES

A. G. KUZMIN

The paper is based on the materials collected over many past years showing the biological peculiarities of the Volga and the Ural pike-perch populations. The formation of these populations depended on their adaptation to different environmental conditions of their habitats.

According to these differences the spawning population of the Volga pike-perch falls into the second type of population (after G. N. Monastyrsky) while that of the Ural pike-perch may be defined as an intermediate population—between the second and the third type. The Ural pike-perch is characterised by a somewhat slower rate of growth, a longer life cycle and lower fecundity.

In accordance with these characteristic features the main age group is that of three-year-olds for the Volga pike-perch (the age of mass sexual maturity) and four-year-olds for the Ural pike-perch.

О ВЛИЯНИИ УСЛОВИЙ ОТКОРМА НА ПОПУЛЯЦИЮ РЫБ

Канд. биол. наук М. В. ЖЕЛТЕНКОВА

Вопрос о влиянии условий откорма на популяцию рыб давно привлекал внимание исследователей, работавших в области рыбного хозяйства и продуктивности водоемов. Еще в 1854 г. К. М. Бэр определил связь между численностью рыб, скоростью созревания, плодовитостью и условиями их откорма [59].

Общее положение об определяющей роли питания подтверждалось рядом позднейших исследователей—Н. Л. Чугуновым, А. Н. Державиным и др. Зарубежные исследователи, в частности представители школ Петерсена—Блевада и Шименца—Вундша, также считали, что условия питания влияют на темп роста, упитанность и численность рыб.

В различных странах появились многочисленные работы по изучению питания и кормовой базы рыб. В монографии А. А. Шорыгина [80] дается исчерпывающий обзор работ, проведенных в этой области до 1939 г.

В нашей литературе за последние годы, помимо работ, посвященных частным вопросам откорма рыб, появился ряд статей, трактующих общий вопрос о влиянии условий откорма на численность рыб. В настоящее время по этому вопросу имеется несколько точек зрения, особенно четко оформившихся в связи с Всесоюзной конференцией по вопросам рыбного хозяйства, проведенной 17—26 декабря 1951 г., и совещанием по методике изучения кормовой базы и питания рыб, проведенным в январе 1954 г. в Москве. Результаты конференции и совещания опубликованы в специальных трудах [74, 75].

Г. В. Никольский [57], Т. Ф. Дементьева [22], Г. С. Карзинкин [36, 37], Л. А. Зенкевич [34] и многие другие считают условия откорма одним из существенных факторов, определяющих состояние популяции рыб. При этом Г. В. Никольский [57, 59] считает, что численность рыб определяется главным образом условиями откорма взрослых рыб.

Т. Ф. Дементьева [22], указывая, что колебания численности рыб могут быть как длительными, так и непродолжительными, считает, что причинами, обуславливающими общую численность вида в водоеме, являются обеспеченность пищей взрослых рыб и величина нерестового ареала. Колебания же численности поколений, вызывающие колебания уловов, определяются, согласно Т. Ф. Дементьевой, в основном условиями размножения и обеспеченностью пищей молодых рыб на ранних стадиях их развития.

Л. А. Зенкевич [34] считает, что количество корма в водоеме определяет численность имеющейся в нем рыбы и условия ее роста.

Противоположной точки зрения придерживается В. В. Кузнецов [43, 44], утверждающий, что в море нет недостатка в пище для рыб, что рыбы не имеют излюбленных пищевых организмов и потребляют всех животных, доступных им по размерам. Замена одних пищевых

организмов другими не вызывает вредных для рыб последствий и вопрос о пищевых отношениях рыб не имеет практического значения.

Ф. И. Баранов, анализируя влияние промысла на численность рыб, в своей ранней работе [2] указывает, что закономерности, определяющие запас рыб промыслового и непромыслового размера, различны. Согласно Ф. И. Баранову, запас рыб промыслового размера определяется интенсивностью промысла. Ссылаясь на исследования Иорта и Иенсена, Ф. И. Баранов считает, что определяющим фактором запаса молоди являются условия выживания ее и, в частности, условия откорма. В последующих работах Ф. И. Баранов отмечает, что количество рыбы зависит от количества ее пищи, но при анализе динамики запаса промысловых рыб Ф. И. Баранов рассматривает в качестве переменных величин только запас рыбы и интенсивность промысла [3, 4].

Таким образом, в настоящее время в нашей литературе имеется ряд противоположных точек зрения на роль условий откорма в определении численности и в конечном счете в величине улова рыбы.

Современные зарубежные исследователи специально не занимаются вопросом о влиянии питания на численность рыб, принимая за исходное положение определяющую роль питания.

Часть исследователей [85, 87, 88, 89, 90, 94, 95, 102] указывает, что питание рыб является одним из факторов, определяющих их численность или поведение. Другие [86, 99] изучают питание рыб в разрезе концепции Гетчингсона-Линдемана о трофических уровнях и устанавливают показатели использования органического вещества рыбами.

При этом, например, Ш. Д. Геркин [86] указывает, что запас пищи является одним из основных факторов, определяющих плотность населения рыб, и что одним из наиболее злободневных вопросов проблемы продуктивности является вопрос о скорости роста популяций водных организмов.

Задачей настоящей работы является попытка систематизировать факты, показывающие влияние условий откорма на состояние популяций рыб, и выяснить, хотя бы схематично, влияет ли питание и в какой мере на образ жизни рыб, имеется ли связь между количеством рыбы в водоеме и наличием в нем корма; стабильно ли количество корма в водоеме или подвержено изменениям; имеют ли рыбы избирательную способность и чем она определяется; имеют ли реальное значение для величины запаса рыб, а в конечном счете и для величины улова рыб, их пищевые взаимоотношения; в какой форме осуществляется влияние условий откорма на численность и запас рыб на разных этапах их индивидуального развития и пр. Это позволит более глубоко изучить закономерности, определяющие колебания численности и запаса рыб, дать более точные прогнозы колебания уловов рыб в связи с изменением гидрологического режима и кормовой базы водоемов и более правильно разработать мероприятия по повышению улова промысловых рыб.

Вопросы распределения, поведения и поиска рыб в связи с особенностями их питания и кормовой базы, морфологические и физиологические особенности рыб, связанные с характером их питания, а также вопросы использования органического вещества рыбами и значение особенностей откорма рыб в круговороте энергии затрачиваются лишь, поскольку это необходимо, для выяснения вопроса о влиянии условий откорма на запасы рыб.

Одним из моментов, наиболее тесно связывающих живой организм с окружающим миром, является питание, лежащее в основе обмена веществ, т. е. в основе самой жизнедеятельности. Образ жизни организмов и их видовые особенности в большой мере определяются питани-

ем. Так, например, ряд особенностей, обеспечивающих переход животных организмов от водного образа жизни к наземному, связан с характером их питания [78]. На большом количестве примеров установлено, что изменение характера пищи насекомых приводит к изменению их видовых особенностей.

ВЛИЯНИЕ ПИТАНИЯ РЫБ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВИДОВУЮ ЧИСЛЕННОСТЬ РЫБ

Многие морфологические особенности рыб связаны с характером их питания.

Так, сельди обладают отцеживающим аппаратом, позволяющим использовать планктонные организмы; у воблы имеются глоточные зубы, а у камбалы — желваки, позволяющие использовать моллюсков; лещу и сазану свойственен выдвигающийся рот, позволяющий использовать организмы, зарывающиеся в грунт. Изменение условий откорма вызывает и изменение морфологических особенностей рыб. Так, например, Леонгардт [92] и Шильде [101] указывают, что при хороших условиях откорма возникает высокоспинная форма плотвы, при плохих — низкоспинная. У представителей вида *R.utilus*, питающихся растениями и планктоном, рот конечный, у питающихся моллюсками — рот нижний или полунижний [26].

Исследования этапности развития рыб, проведенные В. В. Васнецовым и его учениками [12], и исследования реакции рыб на пищевые объекты, проводимые А. П. Андрияшевым [1], показывают, что для понимания морфологических особенностей рыб и их поведения необходимо учитывать специфику их питания.

С особенностями питания связаны и численность, вернее биомасса многих видов рыб.

А. Н. Световидов [67], указывает, что численность и промысловое значение сельдевых зависит в первую очередь от характера их питания. Наиболее многочисленны планктоноядные сельди, так как они располагают более обширной, чем у хищных сельдей, кормовой базой. Среди планктоноядных сельдей наибольшей численности достигают виды, совершающие протяженные миграции, в течение которых они кормятся; вместе с тем эти виды обладают и наиболее прогрессивными морфологическими и биологическими признаками. Согласно П. А. Моисееву [53, 54], высокая численность трески, камбалы, наваги, минтая в северо-западной части Тихого океана объясняется высокой кормностью бентоса и планктона в этом районе.

П. Шименц [100], Е. Нейгаус [97], Р. Нейбаур [96] считали, что хорошее состояние популяций плотвы (*Rutilus rutilus rutilus* L.) наблюдается в тех водоемах, где она кормится моллюсками. Сопоставление особенностей питания, темпа роста и величины улова представителей вида *R.utilus* и кормовой базы различных водоемов показало, что наиболее высокой численности при высоком темпе роста, т. е. наиболее высокой биомассы, представители этого вида достигают в тех водоемах, которые отличаются богатством моллюсков (*Dreissena polymorpha*, *Monodacna*, *Bythinia*, *Hydrobia*) [26].

П. Меер [93] указывает, что высокая численность и хороший темп роста камбалы наблюдаются в тех водоемах острова Рюгена, где имеется много *Cardium*, *Masoma*, *Mya*, *Mytilus* и червей.

Г. В. Никольский [57] считает, что величина популяций рыб тем больше, чем выше кормовые ресурсы, которые могут быть освоены видом.

Численность, темп роста, продолжительность жизни и плодовитость, согласно С. А. Северцову [68] и И. А. Рубцову [64], являются

видовыми свойствами организмов, выработавшимися в процессе приспособления к существованию в определенных условиях. Поэтому и характер питания организмов так же должен рассматриваться, как их видовая особенность. Действительно, особенности питания рыб, тесно связанные с их морфобиологическими свойствами, вырабатывались в процессе развития соответствующего вида рыб в водоемах определенного типа, обладающих специфическими пищевыми организмами и специфическим составом ихтиофауны. Адаптированность рыбы к тому или иному виду корма, представляя собой результат эволюции взаимоотношений хищника и жертвы, при которых хищник стремится захватить жертву, жертва же стремится избежать этого захвата, откладывает отпечаток не только на морфобиологические особенности хищника, т. е. рыбы, но сказывается и на особенностях жертвы, т. е. пищевого организма рыб.

Многие особенности пищевых организмов, в частности быстрота их движения, способность зарываться в грунт или находить убежища, вертикальные миграции в толще воды, большой темп роста, развитие мощных покровов и ядовитых свойств становятся понятными, если рассматривать их с точки зрения развития способов, обеспечивающих кормовым организмам возможность избежать гибели. Все эти особенности пищевых организмов влияют на развитие соответствующих особенностей рыб, усиливая их или вызывая новые приспособления.

По мере роста рыба, как правило, переходит с потребления мелких малоподвижных организмов на потребление более крупных организмов, подвижных или обладающих твердыми покровами (моллюски). Переход на новый тип питания вызывается диспропорцией между имеющимся в водоеме и требующимся рыбе количеством корма и сопряжен с развитием у рыб новых, по отношению к предыдущей стадии развития, морфобиологических особенностей [12].

Переходу на новый тип питания предшествует понижение интенсивности питания, как это видно на примере личинок сельди [10], или интенсивности питания и калорийности пищи, как это было показано на примере речной камбалы Балтийского моря [30].

Избирательное отношение рыб к пищевым организмам

Тесная связь между морфобиологическими особенностями рыб и их пищевых организмов, т. е. адаптированность рыб к потреблению на определенном этапе их онтогенетического развития пищи определенного типа, приводит к тому, что рыбы не относятся безразлично к пищевым организмам, а обладают избирательной способностью. Причиной избирания тех или иных организмов рыбой является соответствие морфобиологических особенностей пищевых организмов и потребляющих их рыб, выработавшееся в процессе филогенеза. Рыбы предпочитают одни организмы из-за их размера, другие — в силу характера движения или особенностей распространения в грунте и толще воды, третьи — ввиду вкусовых качеств.

Имеются организмы, избираемые и избегаемые рыбами, причем степень предпочтения разных организмов оказывается различной. Степень предпочтения одних и тех же организмов рыбами может меняться в зависимости от ряда обстоятельств. Так, как указывает Г. С. Карзинкин, в аквариальных условиях плотва (*R. rutilus rutilus* L.) давались одновременно хирономиды, олигохеты, личинки насекомых, планктические ракообразные и растения. Плотва из всех этих форм предпочитала хирономиды. Во второй серии опытов давались те же организмы, за исключением хирономид. Плотва предпочитала олигохет и личинок насекомых, которые в первом случае потреблялись лишь в незначительном количестве; планктических ракообразных и растений плотва поч-

ти совершенно не использовала. Вобле (*R. rutilus caspicus* Iak.) давались мизиды, амфиподы и дрейссена, из которых вобла предпочитала мизид, при отсутствии мизид — гаммарид и только при отсутствии ракообразных потребляла моллюсков [9].

В естественных условиях основу пищи плотвы составляют водоросли, планктические ракообразные и моллюски, а основу пищи воблы — моллюски. Сопоставление характера питания плотвы и воблы в аквариальных условиях и в естественных водоемах позволяет сделать вывод, что рыбы имеют излюбленные организмы, которые им не всегда бывают доступны в естественных условиях. Причиной недоступности рыбам излюбленных организмов в природных условиях является особенность поведения пищевых организмов (например, большая подвижность мизид) и пищевые отношения представителей ихтиофауны между собой, что видно на примере вида *R. rutilus* L. [26].

Вопрос об излюбленности пищевых организмов и доступности их рыбам является чрезвычайно существенным для понимания условий существования рыб в конкретных водоемах. Г. С. Карзинкин [36] указывает, что вопрос о доступности рыбам пищевых организмов имеет большой практический интерес, так как кормность водоемов в значительной мере определяется степенью доступности пищевых организмов населяющим водоем рыбам. Г. С. Карзинкин, подробно разбирая вопрос о доступности пищевых организмов разным видам рыб, указывает вместе с тем, какие особенности организмов определяют их доступность.

Н. С. Гаевская [17], как и Г. С. Карзинкин, считает, что вопрос о доступности кормовых организмов для рыб является проблемой перво-степенной важности. Не менее важной представляется и проблема излюбленности кормов. Согласно А. А. Шорыгину [80], излюбленная пища — это пища, предпочитаемая рыбой при всех условиях; вместе с тем излюбленная пища, как показал Г. С. Карзинкин [36], потребляется рыбами в наибольших количествах и обеспечивает наилучший рост рыб.

В естественных условиях рыбы часто питаются не излюбленными, а доступными организмами.

Излюбленность — это как бы свойства, присущие рыбе в ее отношении к пищевым организмам; доступность — это свойства пищевого организма по отношению к рыбе. Излюбленность можно определить, как предпочтение рыбой пищевых организмов в силу вкусовых особенностей. В основе доступности лежат биологические и экологические особенности пищевых организмов и питающихся ими рыб. Причины доступности пищевых организмов рыбе довольно быстро выясняются при постановке биологических наблюдений. В основе излюбленности организмов рыбой лежат, вероятно, более глубокие биохимические процессы, требующие специальных методов исследования и еще мало нам известные.

Очевидно, что не только морфологические и экологические особенности, но и особенности обмена и биохимического состава рыб и их пищевых организмов выработались в процессе исторического развития живых организмов, поэтому для понимания излюбленности пищевых организмов рыбами следует привлекать также данные и о биохимической эволюции организмов.

Доступность пищевых организмов рыбе определяется не только их размером, как это считает В. В. Кузнецов [43], но и другими биологическими особенностями организмов (быстротой движения, глубиной зарывания в грунт, мощностью покровов, наличием ядовитых свойств и т. д.). В ряде случаев недоступность рыбе в естественных условиях излюбленных организмов объясняется не только особенностями этих

организмов, или пищевыми отношениями рыб между собой, но также гидрологическими условиями, препятствующими рыбам достичь пастбищ, где имеются эти организмы.

Имеющийся материал об особенностях питания и существования рыб позволяет считать, что численность некоторых представителей сельдевых, тресковых, камбаловых и карповых рыб определяется условиями их откорма и что рыбы, обладая избирательной способностью в отношении пищи, имеют вместе с тем излюбленные пищевые организмы, которые могут оказаться для них недоступными в естественных условиях. Избирательное отношение рыб к пищевым организмам объясняется тем, что рыбы обладают морфобиологическими особенностями, выработавшимися у них в процессе исторического развития в порядке адаптации к потреблению определенного типа корма. По мере роста рыб морфобиологические особенности их меняются и вместе с тем происходит смена состава пищи.

Потребление вынужденной пищи ведет к понижению темпа роста и численности рыб. Это явление достаточно ярко проявляется на примере отдельных популяций плотвы, темп роста и численность которых при потреблении растительной пищи и планктона оказываются низкими, а при потреблении донных животных (в частности моллюсков) — высокими [27].

Пищевая пластичность рыб и использование рыбами кормовой базы

Отличаясь специфическими морфобиологическими особенностями, обеспечивающими потребление определенного вида корма, рыбы, обладая пищевой пластичностью, способны в необходимых случаях переходить на потребление других пищевых организмов.

Величина пищевой пластичности у разных видов рыб, как показал А. А. Шорыгин [80], различна; например, вобла и осетр Северного Каспия отличаются большей пищевой пластичностью, чем лещ и судак. Этапы развития рыб также различаются по величине пищевой пластичности; так, например, лещ Азовского моря длиной менее 25 см способен потреблять кардид, длина которых не превышает 1,2 мм, остракод, хирономид и мелких червей; лещ длиной более 25 см способен, кроме этих организмов, потреблять также более крупных кардид (длиной до 5,0 мм) и более крупных червей.

Пищевая пластичность рыб особенно ярко проявляется в периоды изменения состава их кормовой базы или при изменении количества рыб — потребителей кормовых организмов.

Я. А. Бирштейн [5], А. А. Шорыгин [79], А. К. Саенкова [65], Н. Н. Спасский [70], Л. Г. Виноградов [14], Я. А. Бирштейн и Н. Н. Спасский [6] показали, что донная фауна Северного Каспия подвергается значительным годовым изменениям как в отношении качественных, так и количественных показателей. То же было показано для донного и планктонного населения Азовского моря исследованиями В. П. Воробьева [16], И. Н. Старк [72], А. Н. Новожиловой [60], Ф. Д. Мордухай-Болтовского [56], Е. А. Яблонской [81].

Исследования А. П. Кусморской [49] показали годовые изменения планктона Черного моря, а исследования Б. П. Мантейфеля [52] и Е. А. Павштыкс [63] — изменения планктона Баренцева моря. Аналогичные изменения, согласно Х. Блегваду [82] и П. Бойсену-Иенсену [84], характерны для донной фауны датских вод.

При изменении кормовой базы меняется и состав пищи рыб. Так, пища воблы Северного Каспия в 1935 г. более чем на 80% состояла из моллюсков; в 1937 г. количество моллюсков в пище воблы резко понизилось [27]. Лещ Азовского моря в 1950 г. в Таганрогском заливе в значительном количестве потреблял монодакту, а в 1951 г. — кардиум;

тарань Азовского моря в 1950 г. кормилась монодакной, синдесмией, дрейссеной, а в 1951 г. — гидробией и кардиумом [30].

Изменение состава пищи рыб происходит в результате изменений кормовой базы, вызываемых, в свою очередь, изменением гидрологического режима водоемов.

Изменение характера питания рыб вызывается также изменением количества рыб-потребителей, т. е. изменением пищевых отношений рыб между собой.

В 1937 г. в Северном Каспии наблюдалось явление, в котором ярко проявилось влияние пищевой пластичности на характер откорма воблы при изменении пищевых отношений воблы и леща.

В 1937 г. в Северном Каспии из-за изменений гидрологических условий резко уменьшилось количество бентических организмов, в частности моллюсков, — типичной пищи воблы Северного Каспия. Вместе с тем в 1937 г. снизилось количество леща, и вобла перешла на потребление ракообразных — типичного корма леща; ракообразные в 1937 г. составили 24,7% пищи, между тем как в 1935 г. они составляли только 5,5% пищи воблы [27].

Изменение характера питания рыб при изменении кормовой базы показывает, что при обсуждении вопросов, определяющих существование рыб, кормовая база должна рассматриваться не в качестве постоянной, а в качестве переменной величины. Некоторые закономерности изменения кормовой базы присущи самой кормовой базе, как например изменения кормовой базы под влиянием гидрологических факторов; другие закономерности связаны с закономерностями, определяющими существование рыб — потребителей кормовой базы, так как не только кормовая база определяет особенности откорма рыб, но и, наоборот, особенности откорма рыб определяют в большой степени особенности распределения и количественного развития кормовых организмов.

В. П. Воробьевым на Азовском море [16], А. А. Шорыгиным на Северном Каспии [80], А. П. Кусморской на дальневосточных морях и на Черном море [48, 49] было показано, что многие изменения кормовой базы рыб могут быть поняты только при учете выедания определенных организмов или определенных возрастных стадий организмов рыбами.

Наличие у рыб пищевой пластичности и тесная связь характера питания и кормовой базы рыб показывают, что для понимания особенностей питания рыб необходимо учитывать специфику их кормовой базы, а для понимания жизни конкретных водоемов необходимо знать питание обитающих в них рыб.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОТКОРМА НА ГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОЩНОСТИ ПОКОЛЕНИЙ РЫБ

Как было показано, характер питания и величина кормовой базы определяют для ряда рыб их общую численность в водоеме. Однако при общей высокой или низкой численности вида или отдельных его популяций в некоторые годы наблюдается изменение мощности поколений. Эти изменения в большой мере связаны с изменениями условий откорма. На мощность отдельных поколений условия откорма влияют путем изменения выживания, плодовитости и темпа роста особей.

Г. В. Никольский [57, 58] считает, что основным моментом, определяющим поголовье стада рыб, является обеспеченность популяции кормом. Увеличение обеспеченности кормом ускоряет рост рыбы, что, в свою очередь, уменьшает выедание ее хищниками (т. е. повышает выживаемость), способствует более раннему созреванию и увеличению плодовитости, а это при благоприятных условиях обеспечивает быстрое увеличение численности.

Г. В. Никольский [57] в одной из своих ранних работ указывает, что численность вида обычно лимитируется количеством корма для взрослых рыб, а не для молоди; в более поздней работе [59] он указывает, что для увеличения численности рыб важна также обеспеченность пищей и выживание молоди.

Т. Ф. Дементьева [22] считает, что колебание численности поколений, вызывающее колебание ежегодных уловов, определяется в основном интенсивностью размножения, условиями вымета и развития икры и личинок, а также обеспеченностью пищей личинок и молоди рыб на самых ранних стадиях их развития.

Таким образом, по вопросу о влиянии условий откорма на колебание численности рыб существуют две основные точки зрения — Г. В. Никольского, считающего, что численность рыб определяется обеспеченностью пищей главным образом взрослых рыб, а в некоторых случаях и молоди, и точка зрения Т. Ф. Дементьевой, считающей, как и Г. Н. Монастырский [55], что колебание численности поколений определяется обеспеченностью пищей личинок и молоди рыб на самых ранних стадиях развития.

Чтобы разобраться, в какой мере тот или иной фактор определяет улов рыб, необходимо выяснить, как влияет обеспеченность пищей на численность и мощность популяций у разных видов рыб на разных этапах их развития.

Влияние условий откорма на выживание и темп роста молоди

Согласно Х. Огильви [98], урожай сельди Северного моря определяется в период рассасывания желточного пузыря и перехода личинок сельди на активное питание, так как при отсутствии в этот период подходящей пищи личинки гибнут. На большую смертность личинок сельди при отсутствии подходящей пищи указывает и Солейн [103].

Г. Я. Зайцева [31, 32] показала, что первостепенное значение в определении численности дунайской сельди имеет наличие подходящего корма в июне — июле и хорошая обеспеченность пищей сельди на стадии личинки и малька длиной примерно до 40 мм. В дальнейшем условия откорма, как предполагает Г. Я. Зайцева, не сказываются на выживаемости сельди, а влияют только на темп ее роста и упитанность.

Р. М. Павловская [62], сопоставив условия развития черноморской хамсы и характер планктона в районе нереста хамсы, пришла к выводу, что при расхождении срока выклева личинок и срока развития планктона и при малом количестве планктонных организмов степень выживания личинок понижается. Вместе с тем Р. М. Павловская указывает, что появившиеся в 1953—1954 гг. личинки крупной ставриды являются опасным конкурентом в питании для личинок хамсы.

К. Виборг [104] указывает, что количество пищевых организмов личинок трески у берегов Северной Норвегии, как правило, на отдельных станциях было почти одинаковым, но на одной из станций, где планктонных организмов было относительно мало, в пробе имелось значительное количество мертвых личинок трески.

Д. Н. Логвинович [51] объясняет малое количество личинок судака в Таганрогском заливе в 1949—1950 гг. гибелью вследствие голодания, так как плотность планктона в заливе была относительно незначительной, вследствие чего планктон был недоступен для личинок судака. Согласно Д. Н. Логвинович, молодь судака на различных этапах развития по-разному переносит голод; старшая молодь способна голодать более длительный срок.

Н. Л. Гербильский [18] указывает, что высокая смертность личинок осетровых в момент их перехода на активное питание вызвана несоот-

ветствием качества корма функциональному состоянию пищеварительной системы.

Г. Н. Монастырский [55] считает, что после 1939 г. большая часть мальков воблы Северного Каспия из-за недостатка пищи оказалась плохо подготовленной к зимовке.

Согласно В. С. Танасийчук [73], условия нагула мальков карповых и сельдевых рыб в Северном Каспии в период 1939—1942 гг. были неблагоприятными вследствие их высокой численности и низкой температуры воды. Это привело к снижению темпа роста молоди. Молодь (сеголетки) оказалась плохо подготовленной к зимовке и в значительном количестве зимой погибла.

И. И. Кузнецова [46, 47] указывает, что в рыбхозе Танатарка (дельта реки Волги) наивысший темп роста молоди воблы наблюдался в период с 26 мая по 23 июня, когда биомасса зоопланктона и потребление его молодь воблы были максимальными. Расхождение в сроках развития зоопланктона и выхода личинок воблы привело к необеспеченности молоди пищей.

Т. Ф. Дементьева [19, 20] указывает, что выживание молоди леща Северного Каспия зависит от кормности поймных водоемов; интенсивное питание способствует более быстрому росту, и к моменту ската в море молодь становится крепче и выносливее.

З. В. Красюкова [40] считает, что высокий темп роста, повышенная упитанность и высокая жизнестойкость молоди сазана определяются наличием пищи, требующейся данной стадии развития. При откорме молоди сазана крупными планктическими ракообразными, обладающими грубым панцирем, стенки кишечника молоди повреждаются, и она погибает.

Характер питания оказывает влияние и на физиологические показатели молоди: так, например, Б. М. Дабкина [24] показала, что при выкармливании молоди осетровых рыб олигохетами количество гемоглобина оказывается низким и молодь становится менее жизнестойкой по сравнению с молодь, живущей в естественных условиях.

Таким образом, на примере представителей сельдевых, тресковых, карповых, окуневых и осетровых видно, что условия откорма определяют в большой мере выживаемость, темп роста и упитанность молоди этих рыб. Отсутствие подходящей пищи или расхождение сроков развития молоди и ее кормовых организмов ведет к голоданию и гибели молоди, причем гибель от голодания у молоди ранних стадий развития выше, чем у более взрослой молоди.

При недостатке корма и пониженном темпе роста и упитанности молодь плохо переносит зимовку и в значительном количестве гибнет.

При достаточном откорме молодь выживает хорошо, имеет высокий темп роста и хорошую упитанность и легко переносит зимовку.

Влияние условий откорма на темп роста, плодовитость и выживание взрослых рыб

В. В. Васнецов [11, 13] указывает, что при повышении кормности водоема темп роста карповых рыб увеличивается и происходит более быстрое созревание; у молодых неполовозрелых рыб зависимость темпа роста от кормности выражена более сильно, чем у взрослых, половозрелых рыб. Согласно Г. Н. Монастырскому [55], темп роста воблы промыслового размера изменяется параллельно изменению кормовой базы; у воблы, обладающей более высоким темпом роста, повышается и темп созревания.

По Н. И. Чугуновой [77], темп роста, срок созревания и плодовитость воблы Северного Каспия зависят от условий откорма. В 1946 г., по сравнению с 1947 и 1948 гг., условия откорма воблы были лучше, соответ-

ственно этому в 1946 г. был выше темп роста воблы, что вызвало более раннее наступление половозрелости и более высокую плодовитость особей. В 1948 г. темп роста воблы в районе острова Тюленьего был выше, чем в центральном районе, где более низкой оказалась и биомасса бентоса.

О связи характера питания и темпа роста представителей плотвы имеются многочисленные данные для различных водоемов; эти данные приведены в работе М. В. Желтенковой [26] о темпе роста и питании представителей вида, поэтому приводить их здесь нецелесообразно.

Согласно Т. Ф. Дементьевой [19, 20], рост взрослого леща, как и молоди, в значительной степени зависит от условий откорма — величины кормовой базы и продолжительности нагула, связанной, в свою очередь, с температурой воды.

К. А. Земская [33], сопоставив темп роста и кормовую базу леща Северного Каспия в течение 1942—1952 гг., также пришла к выводу, что на темп роста леща влияет величина его кормовой базы. Зависимость темпа роста леща от особенностей его откорма в разных водоемах была показана А. Н. Елеонским и В. А. Мейеном [25], М. П. Соновым [69] и Х. Х. Вундшем [106].

По данным В. П. Корниловой [39], изменение условий откорма сказывается на упитанности и весе хамсы, и, например, в 1952 г. вследствие лучших условий откорма упитанность и средние навески хамсы были выше, чем в 1951 г.

Имеются многочисленные данные о влиянии условий откорма на темп роста камбалы [93, 91].

Согласно П. А. Моисееву [53], в дальневосточных морях вес одноразмерной трески длиной менее 30 см ниже, чем в Баренцевом море, а вес трески длиной более 30 см — выше. Это связано с особенностями откорма трески разных размерных групп. В дальневосточных морях находится больше рыб, питающихся мелкими бентическими организмами, чем в Баренцевом море, поэтому условия откорма мелкой трески в этих морях хуже, чем в Баренцевом море; крупная же треска в дальневосточных морях питается объектами, которые почти не используются другими, обитающими здесь, рыбами. В результате ослабления межвидовых отношений интенсивность питания дальневосточной трески по мере ее роста возрастает, и индекс наполнения кишечника у крупной дальневосточной трески оказывается почти в два раза выше, чем у трески Баренцева моря ($225^{0/000}$ и $144^{0/000}$). Это приводит к повышению упитанности крупной дальневосточной трески по сравнению с треской Баренцева моря.

Б. Г. Иогансен [35], разбирая в специальной работе факторы, определяющие плодовитость рыб, указывает, что хороший нагул, повышенный темп роста и высокая упитанность ведут к повышению плодовитости рыб. В качестве доказательства он приводит количество икры у рыб разного размера. Так, плодовитость сибирского ельца длиной 12,1—13,0 см равняется 2891 икринке, ельца длиной 16,1—17,0 см — 6424 икринкам; плодовитость пятилетков плотвы, имевших плохой темп роста, равнялась 4293 икринкам; при хорошем росте плодовитость составляет 7697 икринок.

Согласно М. А. Летичевскому [50], у сазана обилие корма при благоприятной температуре ведет к раннему наступлению половозрелости.

А. А. Остроумов [61] указывает, что темп созревания каспийского сазана связан с его ростом и что при хорошем росте пузанок созревает раньше.

Г. В. Никольский [59] отмечает, что лещ из Узбоя отличается слабым ростом и ранним наступлением половой зрелости. Факт раннего наступления половой зрелости у плохо растущих популяций отмечает для леща и Х. Х. Вундш [106].

Согласно Н. И. Чугуновой [77], хороший откорм воблы ведет к более быстрому наступлению половой зрелости, однако у повторно мечущих рыб более быстрое созревание икры отмечается при худших условиях откорма.

Условия откорма взрослых рыб, как это видно на примере представителей карповых, сельдевых, тресковых, камбаловых семейств, влияют на темп роста, упитанность и плодовитость особей. Как правило, повышенный откорм, ведущий к повышенному темпу роста, ускоряет созревание рыб и повышает их плодовитость, однако в ряде случаев ускоренное созревание наблюдалось при плохом темпе роста или при плохих условиях откорма.

На выживание взрослых рыб условия откорма, по-видимому, влияют мало, однако имеются факты, свидетельствующие, что у некоторых видов рыб условия откорма определяют численность взрослых особей. При плохих условиях откорма хамса на длительное время задерживается осенью в Азовском море и при понижении температуры большое количество ее погибает. Н. Е. Сальников [66] указывает, что в 1952 г. наблюдалась массовая гибель хамсы Азовского моря. Вызвано это было тем, что в результате позднего выхода из икры хамса имела к осени малую упитанность и из-за теплой осени задержалась до декабря в Азовском море. Наступившее в декабре резкое похолодание вызвало гибель хамсы.

Таким образом, условия откорма взрослых рыб отражаются на темпе их роста, упитанности и плодовитости, а в некоторых случаях и на выживании во время зимовки.

Влияние численности рыб на условия их откорма и темп роста

Не только условия откорма влияют на численность рыб через изменение величины выживаемости и плодовитости и срока наступления половой зрелости, но и численность рыб влияет на условия их откорма. Влияние численности рыб на условия их откорма проявляется в том, что, выедавая кормовые организмы, одни рыбы подрывают кормовую базу других рыб. Как было отмечено, ряд исследований указывает на изменение кормовой базы под влиянием выедания ее рыбами [16, 48, 49].

Согласно Т. Ф. Дементьевой [20], одной из причин, определяющих рост леща Северного Каспия, является качество его откорма, зависящее от численности леща на пастбищах. Ухудшение роста трехлеток леща в Северном Каспии Т. Ф. Дементьева объясняет увеличением плотности населения, т. е. количеством потребителей.

К. А. Земская [33] так же показала, что темп роста леща Северного Каспия с увеличением численности его стада понижается. Коэффициент корреляции между ростом и численностью леща, вычисленный на основании одиннадцатилетнего материала, равнялся — 0,53.

Н. И. Чугунова [77] объясняет хороший рост воблы Северного Каспия в 1946 г. благоприятными условиями откорма, создавшимися в результате наличия большого количества пищи при относительно разреженном рыбном населении.

В. С. Танасийчук [73] одной из причин неблагоприятных условий нагула мальков карповых и сельдевых рыб в Северном Каспии (период 1939—1942 гг.) считает их высокую численность.

Ц. Вильям [105], сравнивая скорость роста нескольких видов рыб из четырех озер Южного Мичигана, где зимой 1945 г. произошел замор, пришел к выводу, что увеличение темпа роста рыб после замора было вызвано разрежением плотности популяции; восстановление популяции и увеличение пищевой конкуренции через несколько лет вновь привело к понижению темпа роста рыб, населяющих эти озера.

Классическим объектом, на котором можно проследить влияние условий откорма на темп роста, являются камбаловые рыбы. В зависимости от интенсивности промысла средний размер камбалы сильно колеблется: темп роста камбалы увеличивается при повышении интенсивности промысла и уменьшается при снижении промысла.

В Северном море, согласно Х. Килу [91], камбала в возрасте 5,5 лет перед военным запуском (в первую мировую войну) имела длину 31 см; после запуска длина ее уменьшилась до 22 см; в Балтийском море в период, предшествовавший интенсивному промыслу, камбала этого же возраста имела длину 22 см; после периода интенсивного лова — 34,5 см. На наших дальневосточных морях, в частности в заливе Петра Великого, по данным П. А. Моисеева [53], после развития интенсивного промысла камбалы, темп роста, особенно камбалы младших возрастных групп, повысился. П. А. Моисеев объясняет увеличение темпа роста камбалы в заливе Петра Великого так же, как и увеличение темпа роста камбалы морей Западной Европы в период развития интенсивного рыболовства, улучшением условий откорма оставшихся рыб, вызванным освобождением кормовых ресурсов в результате разрежения популяции потребителей.

В ряде случаев у камбал промысловых размеров имеется четкая связь между темпом их роста и численностью популяции, но в других случаях такой зависимости не наблюдается. Как показали исследования Х. Блегвада [83], не наблюдается такой зависимости, например, для сеголетков камбалы. Для выяснения вопроса, хватает ли пищи камбале Балтийского моря, Х. Блегвад сравнил плотность популяции и темп роста сеголетков камбалы (камбалы 0 группы) в различные годы и на различных участках моря. Оказалось, что и при высокой плотности популяции сеголетков наблюдается высокий темп их роста. Аналогичное положение наблюдалось в ряде случаев и для других рыб, например, для воблы, леща и судака промысловых размеров. В Северном Каспии в 1934 и 1935 гг. популяции воблы и леща отличались большой численностью и вместе с тем хорошим темпом роста. Лещ Азовского моря в 1934 — 1935 гг. отличался высоким темпом роста и многочисленностью, в 1950—1953 гг. наблюдается понижение уловов вместе с понижением его численности [23].

Е. Г. Бойко [8], разбирая вопрос о зависимости темпа роста судака Азовского моря от его численности, указывает, что не во всех случаях имеется обратная зависимость между численностью и темпом роста судака, так как обеспеченность пищей судака зависит не только от численности самого судака, но и от запаса и распределения рыб, которыми он кормится, в частности от запаса бычков, и что в некоторые годы, например в 1936 г., при наибольшем запасе судака темп его роста оказался выше среднего.

Таким образом, обратная зависимость между численностью популяции рыб и темпом их роста не является постоянной и может быть нарушена изменениями кормовой базы, происходящими независимо от влияния на нее рыб. На это же указывает и Т. Ф. Дементьева [21], разбирая вопросы о влиянии на темп роста рыб продолжительности срока их откорма, связанного с температурными условиями, и о соотношении темпа роста и численности рыб. Т. Ф. Дементьева считает, что снижение темпа роста не всегда объясняется большой численностью рыб, и может быть вызвано недостаточным освоением кормов в связи с условиями окружающей среды.

Пищевые взаимоотношения рыб являются серьезным фактором, определяющим темп их роста, однако признание непосредственно обратной связи между численностью и темпом роста рыб возможно только в том случае, если принимается неизменность характера кормовой ба-

зы. Но, как это уже неоднократно отмечалось, величина и состав кормовой базы во многих случаях подвергаются колебаниям. В частности, К. А. Земская [33] отмечает, что относительно невысокий коэффициент корреляций между темпом роста и численностью леща Северного Каспия объясняется тем, что на темп его роста, помимо численности популяции, влияет также и величина кормовой базы. Поэтому при обсуждении вопроса о соотношении численности и темпа роста рыб необходимо учитывать изменения условий откорма, связанные с изменением кормовой базы.

Условия откорма и компенсационный рост рыб

Изменение условий откорма, связанное с изменением кормовой базы и пищевых взаимоотношений рыб, ведет к смене характера питания рыб, которое, в свою очередь, отражается на темпе их роста. Изменение темпа роста под влиянием характера откорма свойственно и молодым и взрослым рыбам.

Понижение темпа роста взрослых рыб непосредственно отражается на улове; изменение темпа роста молоди может вести к изменению степени ее выживания, а вместе с тем может определить и дальнейший рост поколения. Влияние роста молоди на дальнейшую судьбу поколения имеет большое практическое значение, и по этому вопросу имеются разные точки зрения.

Н. Л. Чугунов [76], исследовав большое количество материалов по темпу роста воблы Северного Каспия, пришел к выводу, что прирост первого года определяет размеры рыб в последующие несколько лет, так как хорошо растущая в первые годы молодь обычно и в последующие годы растет хорошо.

Н. И. Чугунова [77] также приходит к выводу, что рост воблы в первый год жизни определяет в известной степени и дальнейший ее рост, так как крупные особи более активно разыскивают и используют корм, в результате чего лучше растут.

М. Н. Кривобок и А. В. Пупырникова [42] показали, что у молоди щуки наблюдается явление компенсационного роста, в период которого величина пищевого рациона возрастает, а кормовой коэффициент уменьшается, т. е. возрастает способность организма более продуктивно использовать питательные вещества. Авторы указывают, что явление компенсационного роста известно также для карпа и окуня и свойственно большинству рыб.

Однако авторы отмечают, что для проявления этого свойства необходим избыток пищи, что в природных условиях бывает сравнительно редко. Крупные экземпляры в отношении откорма обычно находятся в более выгодных условиях, чем мелкие, и это приводит к еще большему разнообразию размеров одновозрастных рыб.

Таким образом, и М. Н. Кривобок и А. В. Пупырникова, так же как и Н. Л. Чугунов и Н. И. Чугунова, считают, что в естественных условиях хорошо росшие особи имеют больше возможности для дальнейшего роста, чем плохо росшие особи.

Противоположной точки зрения придерживается В. В. Кузнецов [45]. На основании анализа особенностей роста беспозвоночных и рыб В. В. Кузнецов приходит к выводу, что неблагоприятные условия для роста особей на первом году жизни обеспечивают выработку у них способности к более интенсивному росту и к лучшей выживаемости в последующие годы. В природных популяциях естественная смертность осуществляется в основном за счет особей, достигших на первом году жизни относительно крупных размеров, при этом общий улов рыб (каспийская вобла, беломорская сельдь) оказывается тем больше, чем меньше были размеры годовиков вступающего в промысел поколения.

Положения В. В. Кузнецова противоречат данным Н. Л. Чугунова, Г. Н. Монастырского [55], В. С. Танасийчук [73] и Т. Ф. Дементьевой [19, 20], что плохо росшая молодь воблы и леща оказывается плохо подготовленной к зимовке и погибает, тогда как хорошо выносят зимовку (т. е. дают больший процент выживания) хорошо росшие особи.

Проявление компенсационного роста в естественных условиях имеет, вероятно, ограниченное значение не только для рыб, но и для беспозвоночных. Автору настоящей статьи [28] при работах по исследованию продукции представителей семейства Isopoda пришлось столкнуться с явлением компенсационного роста у *Idothea baltica*. Один из рачков с наименьшим во всем выводке размером обнаружил затем чрезвычайно быстрый темп линейного роста за счет более частых линек. Явление это наблюдалось в аквариальных условиях. Известно, что мелкие особи подвержены большей элиминации под влиянием выедания хищниками, чем крупные, поэтому в естественных условиях плохо растущие особи могут быть съедены представителями других видов или более крупными представителями собственного вида, поскольку каннибализм представляет достаточно распространенное явление и встречается в частности и у *Idothea baltica*. Явление каннибализма известно и для рыб. Например, в Азовском море, у Ачуева, в 1950 г. в желудке судачков длиной 8—10 мм нередко приходилось обнаруживать более мелких судачков длиной 3,5—4,0 мм. Таким образом, в естественных условиях рост плохо росших особей продолжает ухудшаться или эти особи просто погибают.

Компенсационный рост, свойственный организмам, в естественных условиях может не проявляться, так как в ряде случаев условия откорма особей более позднего выклева оказываются хуже условий откорма особей раннего выклева. Это происходит под влиянием уменьшения кормовой базы вследствие ее выедания или других факторов, ограничивающих развитие кормовых организмов. Так, согласно М. Н. Кривобоку и А. А. Карасиковой [41], в июне в нерестово-выростном хозяйстве обитали 3 популяции сазана, отличавшиеся разными размерами: мелкий, крупный и хищный сазан. Различие объяснялось тем, что ранее выклюнувшаяся молодь кормилась за счет мощной популяции Сладосега, развитие которой вскоре прекратилось. Молодь более позднего выклева оказалась в худших кормовых условиях, и расхождение в размерах молоди раннего и позднего выклева с течением времени все больше увеличивалось. В дальнейшем, при попадании в благоприятные условия, молодь сазана, отставшая в росте, могла бы догнать быстро растущую, так как, согласно М. Н. Кривобоку и А. В. Пупырниковой [42], плохо упитанная молодь продолжает питаться осенью при пониженной температуре, когда хорошо упитанная молодь уже перестает питаться. Однако питание молоди осенью не может долго длиться и лимитируется температурными условиями.

Т. Ф. Дементьева [21] указывает, что на длительность откорма рыб осенью влияет температура воды. Следовательно, при раннем похолодании способность рыб к компенсационному росту, даже при наличии благоприятной кормовой базы, проявляется в ограниченных размерах.

Как указывалось, для рыб характерна в течение онтогенеза смена питания. У разных видов рыб эта смена осуществляется по-разному, поэтому и связь между темпом роста в первые и последующие годы у разных рыб оказывается различной.

Сопоставление темпа роста популяций плотвы в разных водоемах показало, что соотношение условий роста молоди и старших рыб в разных водоемах различно: в некоторых водоемах, где молодь росла средне, старшая рыба росла хорошо; в других водоемах при хорошем рос-

те молоди обнаруживался плохой рост плотвы старших возрастных групп. Явление это стало понятным, когда была учтена кормовая база этих водоемов, обеспечивающая в разной степени условия откорма различных возрастных групп плотвы [26].

Согласно П. А. Моисееву [53], молодь трески Тихого океана менее упитанна, чем в Баренцевом море, старшая отличается большей упитанностью. Увеличение темпа весового прироста старшей трески Тихого океана по сравнению с треской Баренцева моря объясняется особенностями кормовой базы и пищевых отношений в этих морях.

Е. Г. Бойко [7] указывает, что в силу меняющихся условий питания судака в Азовском море поколение, отстававшее в росте в начале жизни, в дальнейшем может не только догнать, но и перегнать хорошо росших рыб. Согласно Е. Г. Бойко, изменение условий питания происходит в связи с изменением запаса бычков, составляющих основную пищу судака, и запасом самого судака.

В. В. Кузнецов [45] прав, обращая внимание на необходимость углубить исследования явления компенсационного роста; вместе с тем необходимо обратить также внимание на отмечаемую В. В. Кузнецовым разнокачественность особей, составляющих популяцию. Явление компенсационного роста должно учитываться при работах по воспроизводству рыбных запасов, где мы располагаем возможностью определять условия существования рыб.

При изучении влияния характера роста молоди на рост старших особей необходимо учитывать особенности откорма отдельных возрастных групп, связанные с их морфобиологическими особенностями и характером кормовой базы водоема, где они обитают.

При исследовании роста рыб в естественных условиях следует учитывать проявление способности к компенсационному росту не только у отдельных особей, но и у целых популяций рыб, обладающих сходными пищевыми потребностями, так как проявление свойства компенсационного роста только у целого поколения, а не у отдельных особей, может дать хозяйственно ценный эффект.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОТКОРМА НА ЧИСЛЕННОСТЬ, ВЕСОВОЙ ЗАПАС И УЛОВ РЫБ

Чтобы судить о влиянии на численность популяции рыб обеспеченности их кормом и выяснить в какой мере обеспеченность кормом молоди и взрослых рыб влияет на численность поколения, а затем на запас и улов рыбы, необходимо знать: абсолютное количество особей в популяции по отдельным стадиям развития, количество их пищи в водоеме, потребность рыб в пище, рыбопродуктивную ценность кормов, рационы рыб на разных кормах и в разное время года, кормовые коэффициенты и т. д. Для получения исходных величин имеются только фрагментарные, часто косвенные данные, часть из которых приведена выше. В конкретных случаях при решении вопроса о величине обеспеченности пищей промысловых рыб различных этапов развития или в различных водоемах приходится ограничиваться данными об их темпе роста, упитанности, величине улова, о размерном составе популяции, величине остаточной продукции кормовых организмов, о степени наполнения кишечного тракта рыб и составе их пищи, а также привлекать экспериментальные данные, полученные нередко для других видов рыб, или других возрастных групп, или при ином характере питания.

Прежде чем перейти к дальнейшему изложению материала, считаем необходимым остановиться на некоторых терминах, употребляемых при обсуждении вопроса о влиянии обеспеченности пищей на численность рыб. Часть исследователей говорит о влиянии обеспеченности

пищей на «численность рыб», другие применяют термин «запас рыб»; вместе с тем одни исследователи рассматривают влияние на численность или запас рыб «питания», другие — «кормовой базы», третьи — «условий откорма», четвертые — «обеспеченности пищей».

Не давая общих или окончательных определений этих понятий, что необходимо было бы сделать для более четкого обсуждения такого сложного вопроса, укажу, как понимаются эти термины в настоящей работе. Под «численностью» понимается выражение количества рыбы в штуках; под «запасом» — весовой запас рыб; под «кормовой базой рыб» понимаются организмы, обитающие в водоеме, которые являются или могут стать пищей рыб; под «питанием рыб» подразумевается фактическое потребление рыбой пищевых организмов, о чем мы судим по содержанию кишечного тракта рыбы; под «условиями откорма» подразумевается комплекс условий, обеспечивающих «питание рыб», т. е. наличие кормовой базы определенного состава и величины, пищевые взаимоотношения рыб, гидрологические условия. Наконец, под «обеспеченностью пищей» понимается соотношение потребной и доступной рыбе пищи.

Эти определения примерно совпадают с развернутыми определениями понятий «кормовой базы», «кормности» и «обеспеченности пищей», даваемыми Г. С. Карзинкиным [37], при этом «условия откорма» примерно соответствуют определению понятия «кормности». Понятие «остатка или резерва» в настоящей работе не используется, определение же «питания» указывается для выделения тех случаев, когда говорят о фактическом потреблении рыбой пищи, а не только об условиях, определяющих это потребление.

Согласно Г. В. Никольскому [59], обеспеченность пищей рыб в водоеме определяется не только количеством и качеством корма, доступного рыбе, но и возможностью усвоения его рыбой. Г. В. Никольский, несомненно, прав, считая, что обеспеченность пищей рыб определяется количеством и качеством, а также доступностью и усвояемостью кормов, имеющихся в водоеме; однако это определение недостаточно и должно быть дополнено, как указывает Г. С. Карзинкин [37], тем, что понятие «обеспеченности пищей» связано с понятием «удовлетворения потребностей кормящегося организма». В литературе во многих случаях под «обеспеченностью пищей» понимается «количество корма на 1 рыбу». Между тем «количество корма на 1 рыбу», «обеспеченность пищей» не определяется, а измеряется; причем, в «количестве (и качестве) корма на 1 рыбу» будет измеряться и «потребность» популяции в пище, и «доступная» популяции пища в данном водоеме, и «обеспеченность» популяции пищей, которая в результате выразится в мощности развития популяции данного вида рыб.

Основная масса фактических сведений, которыми мы располагаем, касается питания и кормовой базы рыб, т. е. элементов, определяющих условия откорма рыб; данных об обеспеченности рыб пищей мало, поэтому в настоящей работе обсуждается в основном влияние «условий откорма» на популяцию рыб.

Попытаемся представить, как и в какой мере условия откорма определяют численность, запас, т. е. биомассу, и, наконец, промысловый улов рыб.

Как было указано выше, условия откорма определяют выживание в основном молоди рыб, темп роста молоди и взрослых рыб, срок наступления половой зрелости и величину плодовитости рыб.

Численность рыб, т. е. количество их в штуках, зависит от плодовитости рыб (связанной в свою очередь с темпом роста рыб) и от выживания молоди. Причем, если влияние степени выживания молоди, т. е. влияние условий откорма личинок и молоди, на численность популяции понятно и на каждом этапе развития влияние величины выживания

или смертности имеет определенное числовое выражение, то влияние плодовитости рыб, т. е. влияние условий откорма взрослых рыб, на численность их потомства обнаружить значительно сложнее.

Как указывает Т. Ф. Дементьева [19], количество производителей, т. е. плодовитость популяции, не всегда определяет мощность пополнения. Е. Г. Бойко [7] на примере судака и леща Азовского моря также сделал вывод, что зависимость между количеством производителей и приплодом обычно не обнаруживается.

Можно думать, судя по имеющемуся материалу, что связь между плодовитостью, величиной выживания молоди и численностью популяции у разных рыб должна проявляться неодинаково, поскольку по-разному проявляется влияние откорма взрослых рыб на численность их популяции. Мощность популяции таких рыб, как сельди, плотва, камбала, хорошо связывается с величиной кормовой базы взрослых особей; для многих же рыб такая связь отсутствует. Так, шемая и рыбец Азовского моря, представляя ценный промысловый объект, отличаются чрезвычайной малочисленностью. Взрослая шемая — хищник подобно чехони и судаку; рыбец питается разнообразной пищей: моллюсками, ракообразными и червями подобно лещу и тарани и хищничает подобно чехони и шемае. Не имея возможности дать цифровое выражение обеспеченности этих видов пищей, можно считать, что кормовая база шемаи и рыбыца в Азовском море достаточна, так как биомасса судака, чехони, леща, тарани, потребляющих те же виды кормов, достаточно велика. Это позволило предполагать, что кормовая база взрослых особей не ограничивает численность таких рыб, как шемая или рыбец. Считают, что фактором, ограничивающим численность этих рыб, являются условия их размножения.

Значительно более четко, чем влияние плодовитости на численности рыб сказывается влияние темпа роста, т. е. условий откорма взрослых рыб на их весовой запас, а вместе с тем и на улов. В настоящее время имеется несколько примеров влияния изменения темпа роста рыб на их улов.

Е. Г. Бойко [8] указывает, что колебания годовых приростов судака Азовского моря очень велики и имеют существенное практическое значение, так как уменьшение среднего веса четырех-пятигодовиков на 300—500 г ведет к изменению, а в некоторых случаях и к уменьшению улова этой породы на 20—30 тыс. ц.

Изменение веса судака связано с условиями его откорма, определяемыми, в свою очередь, температурными условиями в период осеннего пагула, а также численностью кормовых организмов судака и численностью самого судака. Согласно Е. Г. Бойко, условия откорма кубанского судака лучше, чем донского, и хотя в среднем за 25 лет годовой улов кубанского и донского судака по количеству экземпляров был почти одинаковым, но по весу улов кубанского судака почти в два раза превышал улов донского судака.

В 1939 г. в Северном Каспии условия откорма воблы по сравнению с 1934—1935 гг. ухудшились, что вызвало сильное понижение темпа роста воблы. Вместе с тем в 1939 г. по сравнению с 1934—1935 гг. сильно понизился и улов воблы, составив 566,0 тыс. ц вместо 1691,8 тыс. ц в 1934 г.

Пересчет веса выловленной в 1939 г. воблы путем приравнивания ее темпа роста к темпу роста воблы в 1934 г. показал, что в 1939 г. из-за понижения темпа роста, связанного с ухудшением условий откорма, было потеряно около 40% улова воблы.

Аналогичные данные имеются и для леща Азовского моря. В 1950—1953 гг. условия откорма леща по сравнению с наблюдавшимися в

1934—1935 гг., когда питание леща исследовал В. П. Воробьев [15], резко ухудшились. Это выразилось в уменьшении индексов наполнения кишечника леща длиной менее 30 см в Таганрогском заливе и леща длиной более 30 см в Азовском море; вместе с уменьшением индексов наполнения кишечника леща изменился и состав его пищи, в частности увеличилось значение моллюсков [30]. Условия откорма леща ухудшились из-за уменьшения биомассы бентоса и изменения его состава, вызванного изменением солености и характера грунта в связи с изменением величины стока реки Дона, а также уменьшением ареала распространения леща из-за повысившейся солености [71, 72, 81].

В результате повышения солености крупный лещ не смог выйти в море и в большем количестве, чем обычно, держался в Таганрогском заливе, что ухудшило условия откорма и темп роста леща младших возрастных групп. Таким образом, в период 1950—1953 гг. условия откорма леща старших возрастных групп Азовского моря по сравнению с 1934—1935 гг. ухудшились из-за понижения биомассы кормовых организмов и уменьшения ареала его распространения, связанного с изменением солености. Условия откорма леща младших возрастных групп (длиной 10—25 см) также ухудшились вследствие ухудшения кормовой базы и изменения пищевых отношений с лещом старшего возраста.

В результате ухудшения условий откорма леща в 1950—1951 гг. было потеряно около 30% его улова. На ухудшение темпа роста леща в связи с ухудшением его кормовой базы указывает и И. Н. Тимофеев. Согласно И. Н. Тимофееву, пониженный темп роста привел к потере примерно 20% улова.

Т. Ф. Дементьева [23] на основании анализа темпа роста леща пришла к выводу, что ухудшение условий откорма леща произошло ранее 1950 г.; она отмечает, что недоучет ухудшения условий откорма, а вместе с тем и снижения навески леща, привело в 1953 г. к ошибке в прогнозе величины улова.

Для леща Азовского моря были проведены расчеты обеспеченности его пищей в 1950 и 1951 гг. [30]. Расчеты были составлены исходя из численности леща различных возрастных групп, распределения их на акватории моря в течение сезона откорма, величины индексов наполнения кишечника, состава пищи и вычисленной на основании состава пищи величины суточного рациона. Оказалось, что популяции леща требовалось в 1951 г. 2106,4 тыс. ц пищи, а потребил он 1211 тыс. ц. Сопоставить величину потребности леща с величиной корма, имевшегося в водоеме, не представляется возможным, так как для других рыб, потребителей тех же организмов, таких данных не было. Можно было только сравнить количество пищи, потребленное всеми видами рыб, с количеством пищи, продуцированным в море в 1951 г. Оказалось, что донным рыбам требовалось 41 771 тыс. ц пищи, тогда как ее имелось, согласно И. Н. Старк, 150 112 тыс. ц.

Результаты подсчета обеспеченности пищей леща в 1951 г. совпадают с выводом об ухудшении условий его существования, сделанном на основании характера питания, темпа роста и кормовой базы леща, и показывают, что между обеспеченностью пищей леща, темпом его роста и уловом имеется определенная связь, которая при наличии соответствующих данных может получить числовое выражение.

Аналогичные данные о падении улова в связи с ухудшением условий откорма имеются и для хамсы Азовского моря. А. Ф. Карпевич, сопоставив биомассу планктона и улов хамсы в Азовском море, показала, что уменьшение биомассы планктона, наблюдаемое в последние годы, отразилось на изменении улова хамсы¹.

¹ Доклад А. Ф. Карпевич на юбилейной сессии МОИПа 20—24 декабря 1955 г

Влияние изменения условий откорма на улов рыб, вызванное изменением темпа роста взрослых особей, показывает, что условия откорма взрослых рыб должны приниматься во внимание не только при объяснении видовой численности рыб, но и при прогнозировании колебания численности рыб и связанного с этим колебания уловов.

Недоучет изменений условий откорма взрослых рыб и изменения темпа роста рыб может при прогнозировании (как это видно на основании приведенных данных) вызвать ошибку в 20—40%.

Согласно академику К. М. Бэру, между кормовой базой и количеством рыб существует непосредственная и прямая связь: при улучшении условий откорма рыба скорее созреет и будет более плодотворной. Вместе с тем, чем меньше рыбы окажется на пастбище, тем лучше она будет кормиться.

Имеющийся материал показывает, что закономерность, установленная академиком К. М. Бэром, имеет лишь общее значение, причем в ней не находят отражение многие существенные элементы, связывающие величину плодовитости производителей с промысловым значением их потомства. При хорошей плодовитости выживание молоди может оказаться из-за неблагоприятных гидрологических или кормовых условий низким, т. е. результаты хороших условий откорма взрослых рыб будут сняты плохими условиями существования молоди. Условия откорма рыб меняются не только в зависимости от количества кормящихся рыб, но и от изменений количества и состава пищи, которые происходят независимо от рыбы. В формулировке связи откорма и количества рыбы, данной академиком К. М. Бэром, отсутствует положение, показывающее влияние условий откорма не только на число, но и на вес, а следовательно и на улов рыб.

Как нам теперь известно, характер откорма рыб зависит от видовых их особенностей, кормовой базы, пищевых взаимоотношений рыб, гидрологических условий. В разных случаях влияние этих элементов сказывается по-разному.

В пище воблы Северного Каспия в 1937 г. резко понизилось по сравнению с 1935 г. значение моллюсков и возросло значение ракообразных [27]. Изменение характера питания воблы было вызвано изменением кормовой базы и численности леща — конкурента воблы. В 1937 г. в Северном Каспии биомасса бентоса (в частности биомасса моллюсков) резко уменьшилась; в это же время резко понизилась по сравнению с 1935 г. и численность леща. Вобла в силу своей высокой пищевой пластичности перешла на потребление ракообразных — типичной пищи леща. Темп роста воблы в 1937 г. оказался хорошим; согласно Т. Ф. Дементьевой [21], этот год характеризовался затяжной осенью, что вызвало удлинение срока откорма и повышение темпа роста воблы. Таким образом, в 1937 г. условия откорма воблы, несмотря на уменьшение ее типичной пищи — моллюсков, оказались относительно благоприятными из-за уменьшения численности леща и затяжной осени. В какой мере каждый из этих элементов условий откорма определил темп роста воблы в 1937 г. сейчас сказать трудно; несомненно только, что увеличение калорийности корма и удлинение срока откорма должно было отразиться на темпе роста воблы. Вместе с тем благоприятные температурные условия могли сказаться на нагуле только в результате наличия в водоеме кормовых для воблы организмов. Соотношения между температурными условиями и продолжительностью нагула рыб, как это показывает работа М. Н. Кривобока и А. В. Пупырниковой [42], в свою очередь, достаточно сложны, так как плохо упитанные рыбы продолжают кормиться при температурах, при которых хорошо упитанные рыбы не кормятся, т. е. тем самым на продолжительность осеннего нагула рыб влияет не только температура воды, но и степень откорма рыб в летний период.

Условия откорма, в частности характер питания и пищевых отношений рыб и их влияние на биологические показатели рыб, должны приниматься во внимание и при разработке мероприятий по рациональному постановке рыбного хозяйства наших морей.

Детальное изучение годовой динамики веса, упитанности, коэффициента зрелости и других биологических показателей аральского леща [38] показало, что они претерпевают годовые изменения, связанные с годовым ходом питания и размножения леща.

Вес леща во втором квартале года оказался на 15—40% ниже, чем в четвертом и первом кварталах. Это дало основание считать целесообразным перебазировать промысел аральского леща на четвертый и первый кварталы года.

По мере роста речной камбалы Балтийского моря [29] состав ее пищи меняется. Молодь камбалы вначале питается планктическими, затем донными ракообразными, а взрослая переходит на потребление моллюсков.

Учет богатства латвийских вод Балтийского моря моллюсками, в частности *Masoma baltica*, и пищевых взаимоотношений рыб, населяющих эту область Балтийского моря, позволил сделать вывод, что существовавший до 1950 г. минимальный промысловый размер речной камбалы надо увеличить до 24 см (от вершины рыла до конца хвостового плавника), так как только при достижении этой величины речная камбала становится полноценным потребителем моллюсков. Вылов слишком мелкой камбалы ведет к тому, что кормовые ресурсы латвийских вод Балтийского моря оказываются недоиспользованными.

Знание соотношения отдельных элементов, определяющих численность и улов рыб, позволяет не только объяснить состояние популяции рыб, но и правильно прогнозировать изменение этого состояния и разрабатывать мероприятия по рациональному использованию природных ресурсов водоемов.

Закономерности, определяющие численность и уловы рыб, могут быть выяснены только при согласованной работе по определению темпа роста, упитанности, численности, питания и других биологических показателей состояния отдельных возрастных групп рыб, по выявлению кривой смертности различных видов рыб, а также при изучении кормовой базы рыб и факторов, определяющих условия их откорма. Исследования отдельных элементов, определяющих состояние популяции рыб, должны проводиться в их взаимосвязи с учетом того, что каждый из них подвергается, в свою очередь, различным изменениям.

ВЫВОДЫ

1. Многие морфобиологические особенности рыб и особенности их поведения связаны с характером их питания.

2. Мощность популяции рыб, в частности сельдей, плотвы, камбалы, определяется в большой мере характером кормовой базы водоемов, в которых рыбы обитают.

3. Особенности питания рыб, а также характер смены состава пищи по мере их роста выработались в процессе эволюционного развития в порядке адаптации рыб к использованию кормовой базы водоемов определенного типа.

4. Соответствие морфобиологических особенностей рыб и их кормовых организмов, выработавшееся в процессе филогенеза, приводит к тому, что рыбы относятся избирательно к пищевым организмам и имеют излюбленные корма. В естественных условиях излюбленные пищевые организмы часто бывают рыбе недоступны.

5. Условия откорма определяют выживание и темп роста молоди и плодовитость, срок созревания и темп роста взрослых рыб. При хоро-

шем откорме наблюдается повышенная выживаемость, более высокий темп роста, повышенная плодовитость, а тем самым и большая численность рыб.

6. Условия откорма рыб, определяя их численность и темп роста, оказывают значительное влияние на величину их промыслового улова.

7. Особенности откорма рыб зависят от видовых особенностей рыб, кормовой базы, пищевых отношений рыб и гидрологических условий.

8. Кормовая база рыб подвергается значительным изменениям под влиянием гидрологических условий и под действием выедания организмов рыбами.

9. Отличаясь избирательным отношением к пищевым организмам, рыбы ввиду присущей им пищевой пластичности способны в известных пределах при изменении условий откорма изменять состав своей пищи.

10. Изменение условий откорма взрослых рыб, ведущее к понижению темпа их роста, в некоторых случаях снижает улов рыб на 20—40%.

11. Характер условий откорма взрослых рыб должен приниматься во внимание при прогнозировании численности и улова рыб и при разработке мероприятий по рациональной постановке рыбного хозяйства морских водоемов.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А. П., Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

2. Баранов Ф. И., К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства, Издания отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований, т. 1, вып. 1, Петроград, 1918.

3. Баранов Ф. И., К вопросу о динамике рыбного промысла, «Бюллетень рыбного хозяйства», 1925, № 8.

4. Баранов Ф. И., Изучение интенсивности рыболовства, «Рыбное хозяйство», 1947, № 1.

5. Бирштейн Я. А., Годовые изменения бентоса Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.

6. Бирштейн Я. А. и Спасский Н. Н., Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*, Сборник «Акклиматизация нереис в Каспийском море», Изд. МОИП, 1952.

7. Бойко Е. Г., Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донского судака и леща, Труды Азчерниро, вып. 15, Крымиздат, 1951.

8. Бойко Е. Г., Колебания роста судака Азовского моря, Труды Азчерниро, вып. 16, Крымиздат, 1955.

9. Бокова Е. Н., Потребление и усвоение корма воблой, Труды ВНИРО, т. XI, ч. 2, Пищепромиздат, 1940.

10. Бокова Е. Н., Питание молоди промысловых рыб Балтийского моря, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1954.

11. Васнецов В. В., Рост рыб как адаптация, Бюллетень МОИП, вып. 1, Москва, 1947.

12. Васнецов В. В., Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, (ред.), Изд. АН СССР, 1948.

13. Васнецов В. В., О закономерностях роста рыб, Очерки по общим вопросам ихтиологии, Изд. АН СССР, 1953.

14. Виноградов Л. Г., О месте *Nereis succinea* в бентосе Северного Каспия, Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологии, т. LX(6), Изд. Московского университета, 1955.

15. Воробьев В. П., Питание леща Азовского моря, «Зоологический журнал», т. XIV, вып. 1, 1937.

16. Воробьев В. П., Бентос Азовского моря, Труды Азчерниро, вып. 13, Крымиздат, 1949.

17. Гаевская Н. С., Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

18. Гербильский Н. Л., Прения по докладам, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

19. Дементьева Т. Ф., Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.

20. Дементьева Т. Ф., Биологический цикл северокаспийского леща, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.

21. Дементьева Т. Ф., Рост рыб в связи с проблемой динамики численности, «Зоологический журнал», т. XXXI, вып. 4, 1952.

22. Дементьева Т. Ф., Закономерности колебания численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, Москва, 1953.

23. Дементьева Т. Ф., Изменение в распределении и темпе роста леща в Азовском море перед зарегулированием стока р. Дона, Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 2, Пищепромиздат, 1955.

24. Драбкина Б. М., Физиологическая оценка молоди осетровых, выращиваемой на рыбоводных заводах Азербайджана, Труды конференции по вопросам воспроизводства рыбных запасов реки Куры в связи со строительством Мингечаурского гидроузла, Изд. АН АзССР, Баку, 1954.

25. Елеонский А. Н. и Мейен В. А., Питание и рост леща в подмосковных бассейнах, Труды Царицынской опытной озерной станции, вып. 1, Изд. Моск. земельного отдела, 1924.

26. Желтенкова М. В., Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.), «Зоологический журнал», т. XXVIII, № 3, 1949.

27. Желтенкова М. В., О пищевой пластичности воблы, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.

28. Желтенкова М. В., Некоторые данные о размножении и росте *Idothea baltica* (Pallas) (Isopoda) в Черном море, Труды Карадагской биологической станции, Изд. АН УССР, вып. 11, 1951.

29. Желтенкова М. В., Речная камбала как основной потребитель моллюсков Балтийского моря, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.

30. Желтенкова М. В., Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.

31. Зайцева Г. Я., Питание дунайской сельди, Труды Института гидробиологии АН СССР, № 28, 1953.

32. Зайцева Г. Я., Питание дунайской сельди (*Alosa kessleri pontica*—Eichwald), Автореферат диссертации, АН УССР, Институт зоологии, Изд. АН УССР, 1954.

33. Земская К. А., Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности (печатается в этом сборнике).

34. Зенкевич Л. А., Об обеспеченности рыбы в морских водоемах кормовыми ресурсами, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.

35. Иоганзен Б. Г., Плодовитость рыб и определяющие ее факторы, «Вопросы ихтиологии», вып. 3, 1955.

36. Карзинкин Г. С., Основы биологической продуктивности водоемов, Пищепромиздат, 1952.

37. Карзинкин Г. С., Биологическая продуктивность водоемов, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.

38. Константинова Н. А., О динамике основных биологических показателей леща северной части Аральского моря, Автореферат диссертации, Изд. МГУ, Москва, 1955.

39. Корнилова В. П., Состояние запаса и биология азовской хамсы до зарегулирования стока рек, Труды ВНИРО, том XXXI, вып. 2, Пищепромиздат, 1955.

40. Красюкова З. В., Прения по докладам, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

41. Кривобок М. Н. и Карасикова А. А., Особенности питания и роста популяций молоди сазана в нерестово-вырастном хозяйстве Горелый, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.

42. Кривобок М. Н. и Пупырикова А. В., Компенсация роста у молоди щуки, Труды ВНИРО, т. XIX, Пищепромиздат, 1951.

43. Кузнецов В. В., Что такое проблема биологической продуктивности и как следует работать над ее решением, «Зоологический журнал», т. XXX, вып. 2, 1951.

44. Кузнецов В. В., Прения по докладам, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, АН СССР, 1953.

45. Кузнецов В. В., Влияние условий первого года жизни на формирование биологических свойств взрослых особей, Третья Экологическая конференция, Тезисы докладов, ч. II, Киев, 1954.

46. Кузнецова И. И., Опыт разведения воблы, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.

47. Кузнецова И. И., Экология нереста воблы, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.

48. Кусморская А. П., Влияние сардины на распределение биомассы планктона в Японском море, ДАН, т. LX, № 6, 1948.

49. Кусморская А. П., Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. VI, Изд. АН СССР, 1955.

50. Летичевский М. А., Половое созревание сазана дельты Волги в зависимости от условий откорма, «Зоологический журнал», т. XXXIII, № 1, 1954.

51. Логвинович Д. Н., Влияние солености и плотности кормовых объектов на питание и рост личинок и мальков донского леща (*Abramis brama* L.) и судака (*Lucioperca lucioperca* L.), Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 2, Пищепромиздат, 1955.
52. Мантейфель Б. П., Планктон и сельдь в Баренцевом море, Труды ПИНРО, 7, Пищепромиздат, 1941.
53. Моисеев П. А., Треска и камбала дальневосточных морей, Известия ТИНРО, т. XV, Владивосток, 1953.
54. Моисеев П. А., Особенности образа жизни и распределения донных и придонных рыб в дальневосточных морях, «Вопросы ихтиологии», вып. 3, 1955.
55. Монастырский Г. Н., Динамика численности промысловых рыб, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
56. Мордухай-Болтовский Ф. Д., Влияние гидротехнической реконструкции Дона на биологию Азовского моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. V, Изд. АН СССР, 1953.
57. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов, «Зоологический журнал», т. XXIX, вып. 6, 1950.
58. Никольский Г. В., О динамике численности рыб, «Рыбное хозяйство», 1952, № 5.
59. Никольский Г. В., О теоретических основах работ по динамике численности рыб, Труды конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
60. Новожилова А. Н., Изменение в зоопланктоне Азовского моря в условиях меняющегося режима, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.
61. Остроумов А. А., Темп полового созревания каспийского пузанка, «Зоологический журнал», т. XXVIII, вып. 5, 1949.
62. Павловская Р. М., Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития, Труды Азерино, вып. 16, Крымиздат, 1955.
63. Павштик Е. А., Сезонные изменения в планктоне и кормовые миграции сельдей, Труды ПИНРО, вып. 9, Пищепромиздат, 1956.
64. Рубцов И. А., Исторические факторы в динамике численности организмов, Журнал Общей биологии, т. VIII, № 3, 1947.
65. Саенкова А. К., Сезонные изменения бентоса в зоне летнего откорма воблы в Волго-Каспийском районе, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
66. Сальников Н. Е., Хамса в Азовском море, «Природа», 1954, № 10.
67. Световидов А. Н., О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдевых, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
68. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, Изд. АН СССР, 1941.
69. Сомов М. П., К вопросу о питании и темпе роста леща в различных водоемах, Известия прикладной ихтиологии и научных пром. исследований, т. 2, 1924.
70. Спасский Н. Н., Состояние и изменение бентоса Северного Каспия в период с 1940 по 1945 г., «Зоологический журнал», т. XXVII, вып. 3, 1948.
71. Старк И. Н., Состояние кормовой базы бентосоядных рыб северо-восточной части Азовского моря, Труды Азерино, вып. 15, Крымиздат, 1951.
72. Старк И. Н., Изменения в бентосе Азовского моря в условиях меняющегося режима, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.
73. Танасийчук В. С., К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Северном Каспии, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
74. Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства Академии Наук СССР, Москва, 1953.
75. Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, Москва, 1955.
76. Чугунов Н. Л., Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района, Труды Астраханской научной рыбохозяйственной станции, т. VI, вып. 4, Астрахань, 1928.
77. Чугунова Н. И., Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
78. Шмальгаузен Н. И., Некоторые данные об образе жизни древнейших стегоцефалов (*Ichtyostegidae*), Труды Института зоологии АН СССР, т. XXI, 1955.
79. Шорыгин А. А., Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.
80. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.
81. Яблонская Е. А., Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.
82. Blegvad H., Quantitative Investigations of Bottom Invertebrates in the Limfjord 1910—1927 with Special Reference to the Place-Food, Rep. of the Dan. Biol. St., XXXIV, 1928.

83. Blegvad H., On the Flounder (*Pleuronectes Flesus* L.) and the Danish Flounder Fishery in the Baltic., Rapp. et Procès Verbaux des Reunions, Vol. LXXVIII, 1932.

84. Boysen Jensen P., Valuation of the Limfjord I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909—1917. Rep. of the Dan. Biol. St., XXVI, 1919.

85. Brown W. W. and Cheng G., Investigations into the food of the cod (*Gadus callarias* L.) off Bear Island and of the cod and haddock (*G. aeglefinus* L.) off Iceland and the Murman Coast. Hull., Bull. of Marine Ecology., Vol. III, No. 18, 1946.

86. Gerking Sh. D., The food turnover of a bluegill population, Ecology, Vol. 35, No. 4, 1954.

87. Hartley P. H., Food and feeding relationships in a community of fresh-water fishes, Journ. of Animal Ecology, Vol. 17, No. 1, 1948.

88. Homans R. E. C. and Needler A. W. H., Food of the haddock, Proceed. of the Nova Scotian Instit. of Science, Halifax, Vol. XXI, p. 1 and 2, 1946.

89. Hynes H. N. W., The food of freshwater sticklebacks (*Casterosteus aculeatus* and *Pigosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food fishes, Journ. of Animal Ecology, Vol. 19, No. 1, 1950.

90. Kow Th. A., The food and feeding relationships of the fishes of Singapore Straits, Fishery Public., Vol. 1, No. 1, 1950.

91. Kyle H. M., Die Statistic der Seefischerei Nord Europas, Handbuch der Seefisch. Nordeuropas, 1928.

92. Leonhardt E., Die Plötze (*Leuciscus rutilus* L.), Fischerei-Zeitung, Bd. 10, Heft 1—2, 1907.

93. Meyer P., Untersuchungen über die Flounder in den Haften, Bodden und Wicken der Ostsee, Zeitschrift für Fischerei, B. XXXIX, 1, 1941.

94. McIntyre A. D., The Food of Halibut from North Atlantic Fishing Grounds, Marine Research., No. 3, 1952.

95. Morris R. W., Some Considerations Regarding the Nutrition of Marine Fish Larvae., Journ. du Conseil, Vol. XX, No. 3, 1955.

96. Neubaur R., Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna im Stettiner Haff und seinen Nebengewässern, Zeitschrift für Fischerei, B. XXXII, 1934.

97. Neuchaus E., Studien über das Stettiner Haff und seine Nebengewässern. IV Untersuchungen über die Plötze, Zeitschrift für Fischerei, B. XXXIV, Heft 1, 1936.

98. Ogilvie H., Observations on the food of post larval herring from the scottish coast fisheries, Scotland Sci. Invest, No. 1, 1927.

99. Ricker W. E., Production and utilization of fish populations, Ecological Monographs, Vol. 16, No. 4, 1946.

100. Schiemenz P., Die Nahrung unserer Süßwasserfische, Die Naturwissenschaften, Bd. 12, H. 26, 1924.

101. Schilde W., Das Wachstum der Plötze (*Leuciscus rutilus* L.) in norddeutschen Seen, Zeitschrift für Fischerei, Bd. XXIV, H. 4, 1936.

102. Scheibourn I. E., The feeding habits of plaice postlarvae in the Southern Bight, Journ. of the Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom, Vol. XXXII, No. 1, 1953.

103. Solein, Causes of rich and poor yearclasses of Herring, Rep. on Norweg. Fish and Marine Invest., Vol. VII, No. 2, 1942.

104. Wiborg K. F., Investigations on Cod Larvae in the Coastal Waters of Northern Norweg, Rep. on Norweg. Fishery and Marine Investig., Vol. IX, No. 3, 1948.

105. William C., Bechman, Changes in growth rates of fishes following reduction in population densities by winterkill, Trans. Amer. Fisch. Soc., 78, 1948.

106. Wiedsch H. H., Das Wachstum des Bleis (*Abramis brama* L.) in den Seen der Oberspree und Dahme, Zeitsch. für Fischerei B. XXXVII, H. 4, 1939.

ON THE EFFECT OF FEEDING CONDITIONS ON A FISH POPULATION

M. V. ZHELTENKOVA

The aim of this paper is to determine in what form and, if possible, to what extent the feeding conditions affect the abundance of a fish population and the catch.

The available facts show that in young fishes the feeding conditions determine survival and growth rate; in adult fishes they determine fecundity, time of sexual maturation and rate of growth, i. e. the abundance and the biomass of a fish population and, in the long run, the catch.

The specific feeding conditions of a species in a water body have formed in the course of evolutionary development as an adaptation to the utilization of particular food organisms; these conditions are also governed by the intra- and interspecific food relationship of fishes, the food resources, and the hydrological conditions in the water body.

In analysing the effect of feeding conditions on a population of fishes a special notice should be taken of their ability to select food objects and to change over from one food item to another as well as of the phenomenon of compensating growth at different stages of development.

An estimate is given showing that in 1939 the catch of Caspian roach in the northern Caspian Sea was about 40% less due to the worsening of feeding conditions of this fish resulting in a decrease in the rate of growth of adult fishes; in the Asov Sea in 1950—1951 the catch of bream was about 30% less due to the same cause.

The specific feeding conditions of fishes should be taken into account in catch forecasting and in fisheries regulations.

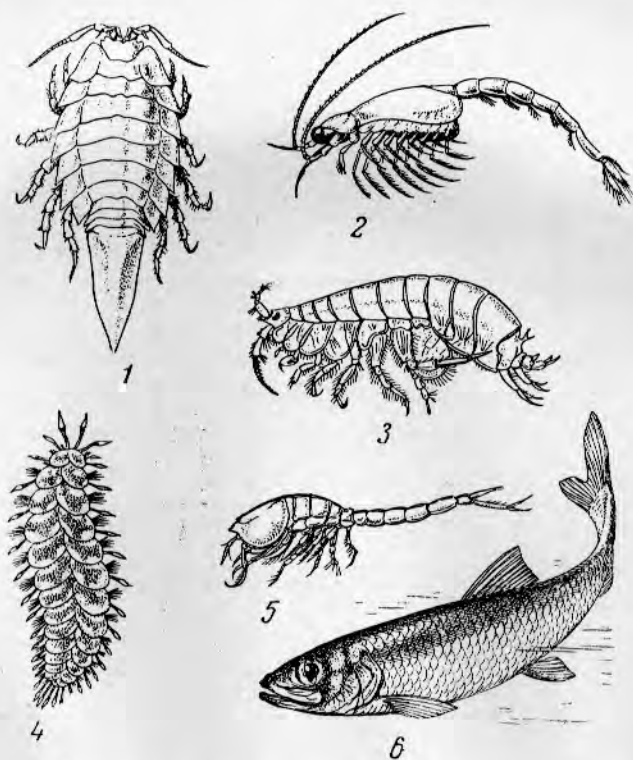
Some terms are discussed in the paper, among them «availability» and «preference» of food organisms; «abundance» and «stock»; «food resources», «feeding», «feeding conditions» and «food supply».

О ПИТАНИИ ТРЕСКИ В БАЛТИЙСКОМ МОРЕ

Канд. биол. наук В. М. НАУМОВ

Данная работа посвящена количественному и качественному изучению питания взрослой трески из траловых уловов.

Полевому анализу было подвергнуто около 15 тыс. желудков трески; подробный лабораторный анализ произведен в отношении 800 желудков.



Главные объекты питания балтийской трески:

1—морской таракан (*Mesidothea entomon* Н. б. 9 см); 2—рачок-мизид (*Macropsis slabberi* Н. б. 3 см); 3—рачок-бокоплав (*Pontoporeia femorata* Н. б. 0,9 см); 4—многощетинковый червь (*Harmothoe sarsi* Н. б. 6,5 см); 5—рачок-диастилис (*Diastylis rathkei* Н. б. 1,9 см); 6—салака (*Clupea harengus membras* Н. б. до 30 см).

Массовый анализ содержимого желудков трески, произведенный непосредственно в море и на береговых наблюдательных пунктах, а также тщательный лабораторный анализ позволили нам выделить несколько видов беспозвоночных и рыб, являющихся основной пищей балтийской трески (см. рис.).

По данным визуальных наблюдений (табл. 1) и лабораторных анализов содержимого желудков (табл. 2), основу пищи балтийской

**Встречаемость различных организмов в желудках трески
(результаты визуальных наблюдений, проведенных в 1948—1950 гг.)**

Месяцы	Морские тараканы		Креветки		Мизиды		Черви		Остатки беспозвоночных		Салака		Треска		Килька		Прочие рыбы		Пустые желудки		Общее количество просмотренных желудков
	п*	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	
Январь . .	5	5,0	15	15,0	—	—	—	—	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40	40,0	100
Февраль . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Март . . .	89	31,9	10	3,6	—	—	—	—	119	42,6	17	6,1	—	—	—	—	—	—	44	15,8	279
Апрель . .	72	11,4	1	0,1	3	0,5	1	0,1	193	30,7	26	4,2	—	—	—	—	28	4,5	305	48,5	629
Май . . .	485	18,4	22	0,8	80	3,0	2	0,1	948	35,9	115	4,4	12	0,5	21	0,8	179	6,4	777	29,4	2641
Июнь . . .	445	21,3	95	4,5	109	5,2	—	—	724	34,5	32	1,5	29	1,4	—	—	38	1,8	626	29,8	2099
Июль . . .	674	29,2	1	0,1	25	1,1	19	0,8	519	22,4	12	0,5	3	0,2	5	0,2	37	1,5	1018	44,0	2313
Август . .	728	41,7	120	6,7	232	13,3	3	0,2	179	10,3	35	2,1	—	—	2	0,1	35	2,1	409	23,5	1743
Сентябрь .	376	28,5	21	1,6	15	1,2	—	—	463	35,5	65	4,9	6	0,5	9	0,7	15	1,2	343	26,0	1318
Октябрь .	251	41,3	19	3,1	13	2,2	—	—	148	24,3	14	2,3	1	0,2	—	—	18	2,9	144	23,7	608
Ноябрь . .	194	35,6	16	3,0	64	11,7	—	—	161	20,6	18	3,3	—	—	—	—	26	4,7	65	12,1	544
Декабрь .	133	15,8	48	5,7	2	0,3	—	—	411	48,8	8	0,9	2	0,3	—	—	101	12,0	136	16,2	841

* п — число желудков.

Пища трески по данным лабораторных анализов¹

Месяцы	Количество желудков, в которых встречены																
	морские тараканы		мизиды		черви		салака		треска		прочие рыбы		остатки рыб		пустые		всего рыб
	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	
Март	13	43,3	11	36,7	—	—	1	3,3	—	—	—	—	1	3,3	4	13,4	30
Апрель	85	46,7	25	13,7	7	3,8	23	12,6	—	—	—	—	6	3,4	36	19,8	182
Май	47	29,5	62	37,6	7	4,2	13	7,9	4	2,4	1	0,6	6	3,7	25	15,1	165
Июнь	74	48,0	33	21,3	7	4,6	6	4,0	5	3,2	—	—	6	4,0	23	14,9	154
Июль	24	63,2	4	10,5	2	5,3	4	10,5	—	—	—	—	—	—	4	10,5	38
Август	35	42,2	22	26,8	10	12,5	9	11,0	1	1,3	—	—	3	3,7	2	2,5	82
Сентябрь	49	46,7	32	30,6	—	—	5	4,8	—	—	9	8,7	5	4,8	5	4,8	105
Октябрь	15	39,4	11	29,0	—	—	—	—	—	—	7	18,4	5	13,2	—	—	38
Всего	342		200		3		61		10		17		32		99		794

¹ Анализ произведен в Латвийском отделении ВНИРО под руководством А. Т. Шурин.

Таблица 3

Интенсивность питания трески

Районы по глубинам	Периоды	Степень наполнения желудков в баллах										Число желудков
		0		1		2		3		4		
		<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	
До 50 м	Март—июнь	602	27,8	704	32,6	532	24,7	320	14,7	4	0,2	2162
	Июль—сентябрь	586	19,1	941	30,5	1021	32,8	500	15,9	46	1,7	3094
	Январь — февраль и октябрь — декабрь . . .	144	12,9	264	23,8	486	43,9	215	19,4	—	—	1109
50 — 100 м	Июль — сентябрь	505	31,7	575	36,1	353	22,0	113	7,0	52	3,3	1598
	Январь — февраль и октябрь — декабрь . . .	62	7,9	167	21,2	347	43,9	213	27,0	—	—	789
100 — 140 м	Март — июнь	1710	39,2	1863	42,7	566	13,0	213	4,9	9	0,2	4361
	Июль — сентябрь	745	48,6	528	34,5	193	12,6	50	3,2	17	1,1	1533
Всего		4354	30,2	5042	34,2	3498	23,8	1624	11,0	128	0,8	14646

трески в течение года составляют морские тараканы. Численность этих ракообразных в Балтийском море весьма велика, но распределение их на дне моря неравномерно. Местами в обычный малый тресковый трал их попадает до 300 кг за полуторачасовое траление (Гданьский залив, на глубине 30 м).

Значительное место в пище трески занимают также мизиды и креветки, причем последние в юго-западной части моря имеют в ее питании большее значение, чем в северо-восточной. Из рыб, которых треска потребляет меньше, чем беспозвоночных, первое место принадлежит салаке, второе — собственно треске, главным образом ее молоди, затем кильке, морскому налиму, бельдюге и другим рыбам.

Пищевой спектр балтийской трески, особенно в части рыбного корма, мало разнообразен. Это объясняется относительно незначительным разнообразием как ихтиофауны, так и фауны беспозвоночных в Балтийском море.

Заметных перерывов в питании у основной массы балтийской трески в течение года не наблюдается. Однако интенсивность питания и качественный состав пищи изменяются в зависимости от биологического состояния рыбы и условий питания. Ракообразными, в том числе и морскими тараканами, она питается главным образом в летний и осенний периоды. Весной и летом некоторое значение в пище трески приобретают черви. Несмотря на то, что группа моллюсков в некоторых районах моря занимает в общей биомассе бентоса большой удельный вес, балтийская треска моллюсками почти не питается.

Преднерестовые и нерестовые весенние скопления салаки и кильки привлекают огромные количества трески. Примерно с марта по июнь в прибрежной полосе юго-восточной части моря основной пищей трески являются салака и килька. В сентябре, по

сравнению с июлем и августом, значение салаки в пище трески снова несколько увеличивается, что объясняется скоплением осенненерестующей салаки у берегов.

Треска, как объект питания, и прочие рыбы (кроме салаки и кильки) чаще всего встречаются в желудках взрослых особей во второй половине года.

В период нереста питание прекращается только у той части трески, у которой развитие гонад достигает максимальной величины, т. е. стадии IV—V и V. Этот период длится, по нашим наблюдениям, не больше двух недель. Имея же сильно развитые гонады, соответствующие III—IV и IV стадиям половой зрелости (по шестибалльной шкале), треска продолжает питаться, оставаясь на местах нереста длительное время, так как созревание и выметывание половых продуктов происходит у нее постепенно. Но интенсивность питания в это время постепенно ослабевает. Из данных, приведенных в табл. 3, видно, что в марте—июне, во время нереста и на глубинах от 100 до 140 м (соответствующих местам нереста) пустых желудков было 39,2%, очень слабо наполненных — 42,7%.

Чаще всего в желудках крупных, только что отнерестовавших рыб длиной от 60 до 80 см можно встретить треску, причем размеры жертвы бывают тоже велики (50 см и более). У трески, преимущественно средних размеров, в районе нереста нередко встречается в желудках салака, а из беспозвоночных преобладают морские тараканы.

Таким образом, пополнив некоторый запас энергии за счет питания еще на местах нереста, отнерестовавшая треска начинает продвигаться к берегам, вступая в стадию длительного откорма.

Кроме причин, к которым следует отнести благоприятные условия размножения и жизни молоди, определяющие урожайность поколения, есть еще другие причины, обуславливающие сохранение высокой численности стада трески. Такими причинами являются отсутствие у взрослой балтийской трески серьезных пищевых конкурентов и благоприятные условия питания вследствие широкого и массового распространения морских тараканов, салаки и кильки.

ВЫВОДЫ

Массовый анализ содержимого желудков трески, произведенный непосредственно в море и на береговых наблюдательных пунктах, а также лабораторный анализ, позволили выделить несколько видов беспозвоночных и рыб, являющихся основной пищей балтийской трески.

Основу питания составляют морские тараканы (*M. entomon*), затем мизиды и другие ракообразные. Из рыб, которых треска потребляет меньше, чем беспозвоночных, первое место принадлежит салаке, второе — молоди трески. Салака и килька потребляются главным образом в период, когда они образуют преднерестовые скопления. Ракообразные являются пищей трески, главным образом летом и осенью; черви — весной и летом. Моллюсками балтийская треска почти не питается. В период нереста питание трески значительно ослабевает. Поддержанию высокой численности стада трески способствует отсутствие у взрослой трески серьезных пищевых конкурентов.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Лавунов Н. Д., Некоторые результаты мечения балтийской трески, Труды Балтийского филиала ВНИРО, вып. 1, Изд. газеты «Калининградская правда», 1955.
2. Анисимова И., Изменение яичников балтийской трески в течение годового цикла половой зрелости, Труды Мосрыбтуза т. VII, Пищепромиздат, 1955.
3. Назвич Л. Г., К вопросу о питании молоди балтийской трески, Труды Балтийского филиала ВНИРО, вып. 1, Изд. газеты «Калининградская правда», 1955.

4. Дементьева Т. Ф., Наумов В. М. и Радаков Д. В., Треска Балтийского моря, Пищепромиздат, 1952.
5. Наумов В. М. и Радаков Д. В., Распределение трески в Балтийском море, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1953.
6. Наумов В. М. и Радаков Д. В., Балтийская треска — основа тралового промысла, «Рыбное хозяйство», 1951, № 3.

ON THE FEEDING OF COD IN THE BALTIC SEA

V. M. NAUMOV

The stomach analyses of about 15 thousand cods conducted both directly at sea and at land observation stations coupled with laboratory analyses indicated several species of shellfish and fish as the principal food items of the diet of the Baltic cod.

The Baltic cod feed mainly on isopods; then come misidae and others crustacea. Fishes make a much lesser contribution to the diet of the Baltic cod, the first in importance being the Baltic herring and the second — the cod itself (its young) and others. The Baltic cod feed on the Baltic herring and sprat at the time when those fishes form prespawning concentrations.

The heaviest consumption of crustaceans by the Baltic cod takes place chiefly in summer and autumn whereas worms are mainly consumed in spring and summer. Molluscs are almost not eaten by the Baltic cod. During spawning the feeding of the Baltic cod becomes considerably less intensive. The high abundance of the Baltic cod stock may be attributed to the fact that adult cod have practically no food competitors as well as to a very wide distribution of isopods, Baltic herring and sprat.

О МНОГОЛЕТНИХ КОЛЕБАНИЯХ ЧИСЛЕННОСТИ БАЛТИЙСКОЙ КИЛЬКИ В СВЯЗИ С КОЛЕБАНИЯМИ ПРОДУКТИВНОСТИ ПЛАНКТОНА

Канд. биол. наук И. И. НИКОЛАЕВ

(Латвийское отделение ВНИРО)

Численность балтийской кильки за последние 50 лет подвержена большим годовым и многолетним колебаниям. Эти колебания у данного вида выражены более резко, чем у других промысловых рыб Балтики, что, по-видимому, следует объяснить очень коротким жизненным циклом кильки при неустойчивости биологического и гидрологического режима этого водоема.

В динамике многолетних колебаний численности кильки обнаруживается большое сходство с другим планктоноядным видом, имеющим также очень короткий жизненный цикл, — снетком — важной промысловой рыбой многих внутренних водоемов балтийского бассейна (и некоторых озер бассейна Волги). Образ жизни кильки и снетка имеет много общего — обе рыбы пелагические, с очень коротким жизненным циклом, питаются зоопланктоном (рачковым планктоном), размножаются весной или в начале лета. Кроме того, в режиме водоемов, которые они населяют, наблюдается почти одинаковый характер изменений температуры, величины речного стока, интенсивности перемешивания водных масс и т. д.

В настоящей работе параллельно с многолетней динамикой численности кильки и ее основных факторов рассматриваются некоторые данные, относящиеся и к многолетней динамике численности снетка. Понятие «многолетней динамики численности кильки и снетка» в данной статье употребляется в относительном значении — по колебаниям уловов, так как более точных показателей многолетней динамики численности вида в настоящее время ни для одной массовой промысловой рыбы нет; непрерывные учетные данные численности молоди или данные по уловам взрослых рыб стандартными орудиями лова за единицу времени имеются лишь для очень немногих рыб и за небольшой ряд лет.

Все цифровые сведения по уловам обеих рыб заимствованы нами из опубликованной литературы¹.

МНОГОЛЕТНИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ БАЛТИЙСКОЙ КИЛЬКИ

Килька является одной из основных промысловых рыб Балтийского моря. За последние 60 лет она занимала в общегодовых уловах по этому водоему всех стран четвертое (после салаки, трески и камбаловых) или третье (после салаки и трески или после салаки и камбаловых), а в некоторые годы даже второе (после салаки) место. В отдельные годы общепольские уловы ее превышали 250 тыс. ц.

Килька распространена по всему Балтийскому морю, включая заливы Рижский, Финский и Ботнический. Размножается килька по всей

¹ Автор выражает благодарность А. И. Ефимовой за апробацию сведений по уловам снетка в Псковско-Чудском водоеме.

**Относительная встречаемость планктонных организмов в пище кильки средней
Балтики**
(по данным Манковского, 1947)

Месяцы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Copepoda-Calan. (Nauplii)	С п о р а д и ч е с к и											
Copepoda-Calan. (Juven)	xx	xx	x	x	x	x	x			x	xxx	xxx
Copepoda-Calan. (Adult)												
Acartia bifilosa	x	x	x	xxx	xx	xx	x		xx	xxx	xx	x
Acartia tonsa									x	xx	xx	
Acartia longiremis		x	x	x					x	x	x	x
Temora longicornis	xxxx	xxxx	xxxx	xxx	xxx	xxx	xx	x	x	xxx	xxx	xxx
Eurytemora sp.	x	x	x	x	x	x	x		x	xx	xx	x
Centropages hamatus			x	x	x	x	xx	x	xx	xx	x	
Pseudocalanus elongatus	x	xxx	x	x					x	x	x	xx
Limnocalanus grimaldii	С п о р а д и ч е с к и											
Copepoda-Cyclopoida	С п о р а д и ч е с к и											
Cladocera												
Evadne Nordmanni			x	x	x		x					
Podon polyphemoides				x	xx		x	x	x			
Podon leuckarti				x	xx		xx					
Podon intermedius							xx	xx	x	xx	x	
Bosmina coregoni maritima				x	x		xx	xxxx	xxxx	x	x	
Chydoridae												
Cyrripedia												
Balanus improvisus (Nauplii)						x	x					
Balanus improvisus (Cypris)						x	x	x				
Mysidae	x	x	xx	xx	xxx			xx				
Mollusca												
Veliger-Lamelibranchiata						xx	x	xx	x			
Veliger-Gastropoda						x						

Условные обозначения: x — встречается очень редко,
 xx — " " " редко,
 xxx — " " " часто,
 xxxx — " " " очень часто

акватории открытого моря, а также в западных районах Рижского и Финского заливов и, по-видимому, в южной части Ботнического залива. Самый интенсивный нерест ее, по данным Казановой [7], Манковского [30] и др., наблюдается в центральной части моря между польским и шведским берегом и в районе Гданьской бухты и южной части Готландской котловины.

Продолжительность жизни кильки 7—8 лет, но в возрасте старше 6 лет в уловах встречается очень редко. Промысловое стадо состоит из двух или одной, в редких случаях трех, возрастных групп, причем в южной Балтике это будут двух-четырёхгодовики, в центральной — двух-трёхгодовики, а в северной, в частности в Финском заливе, — двухгодовики (по данным Борисова в 1951 г. в Финском заливе они составляли 70—80% уловов).

Половой зрелости килька в массе достигает на втором году. Питается в течение всей своей жизни только зоопланктоном и этим резко отличается от другой массовой рыбы Балтики — салаки, которая в возрасте старше двух лет питается преимущественно доннопланктическими ракообразными — мизидами, частью амфиподами. В центральной Балтике главными компонентами питания взрослой кильки являются: темора (*Temora longicornis*), псевдокалянус (*Pseudocalanus elongatus*), акарция (*Acartia bifilosa* и *A. longiremis*) и босмина (*Bosmina coregoni maritima*), причем последняя — только с июля по сентябрь; в Рижском и Финском (тоже, конечно, и в Ботническом, хотя опубликованных данных нет) заливах набор главных пищевых компонентов другой (кроме босмины): эвритемора (*Eurytemora hirundoides*), лимнокалянус (*Limnocalanus grimaldii*), акарция (*Acartia bifilosa*) и босмина (*Bosmina coregoni maritima*) (табл. 1).

Основной промысел балтийской кильки всегда был сосредоточен в южной и юго-восточной Балтике, особенно в районе Гданьской бухты. Со второй половины прошлого века большое развитие этот промысел получил в северо-восточной Балтике, включая западные районы Рижского и Финского заливов. В последние годы добыча кильки у латвийских и эстонских берегов резко повысилась, и этот район по промыслу данной рыбы занял видное место.

Многолетняя динамика численности кильки наиболее четко отражена в статистике германских и польских уловов, общее количество которых до 1938 г. превышало 70% всего балтийского улова этой рыбы.

В табл. 2 приведены статистические данные германских уловов кильки на Балтике (без Кильской бухты) с 1907 по 1938 г. (Мейер, 1942).

Таблица 2
Многолетняя динамика германских уловов кильки в тыс. ц

Периоды	Характеристика уловов	Средний улов	Колебания
(1907)—1908	Очень высокие	68,9	64—78
1909—1914	Очень низкие	2,1	1— 3
1915—1917	Высокие	28,2	16—45
1918—1922	Низкие	6,7	1—13
1923—1924	Умеренные	15,4	13—17
1925—1930	Низкие	7,8	5—12
1931—1936	Очень высокие	43,2	27—66
1937—(1938)	Низкие	6,8	3—10
(1939)—1949	Сведения отсутствуют	—	—
1950—1954	Повышение уловов	Точные цифровые данные отсутствуют	

По польскому промыслу на Балтике мы располагаем сведениями за период с 1927 по 1954 г. (табл. 3). Как видно из этих данных, динамика польских уловов кильки аналогична динамике германских уловов [25].

Таблица 3

Многолетняя динамика польских уловов кильки в тыс. ц

Периоды	Характеристика уловов	Средний улов	Колебания
(1927)—1930	Низкие	7,6	2—14
1931—1936	Очень высокие	80,0	40—150
1938—1949	Очень низкие	2,0	0,5—5
1951—(1956)	Быстрое повышение уловов	32,0	7,5—58,0

Как показывают цифры, приведенные в табл. 3, колебания уловов кильки как по германскому, так и по польскому промыслам наиболее рельефно выражены в тридцатые годы. С 1930 г. уловы этой рыбы в обеих странах очень быстро росли, достигнув максимума в 1936 г., когда годовой улов Германии приближался к рекордному 1908 г. В последующие два года наблюдалось крутое падение уловов этой рыбы во всей южной Балтике. В Польше улов в 1937 г. уменьшился по сравнению с уловом 1936 г. в 6 раз, а улов 1938 г. по сравнению с уловом 1937 г. — в 50 раз, а против 1936 г. в 300 раз (в этом году всего было поймано 500 ц кильки, тогда как в 1936 г. улов ее составил 150 000 ц). Германский улов кильки в южной Балтике уменьшился с 1936 по 1938 г. в 20 раз.

Крутое падение общих уловов кильки в 1937—1938 гг. было обусловлено резким сокращением плотности ее промысловых скоплений, т. е. сокращением ее численности в основных промысловых районах. Об этом, в частности, свидетельствуют показатели средних уловов на одно орудие лова за единицу времени. Так, например, по данным Мейера (1942), средние уловы одного тук-трала (близнецового трала) за дневной рейс в промысловый осенне-зимний период (с октября по март) в районе Гданьской бухты характеризовались следующими показателями (в кг):

1933 г.	320	1936 г.	717
1934 „	473	1937 „	175
1935 „	503	1938 „	45

Повышение уловов кильки с 1930 по 1936 г. и понижение с 1937 — 1938 гг. наблюдалось и в северных районах Балтики, что отразилось на динамике годовых уловов Латвии, Эстонии и Финляндии; однако эти колебания были выражены не в такой резкой форме, как в южной Балтике.

В последние 5—6 лет уловы кильки по всей Балтике вновь быстро растут.

МНОГОЛЕТНИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ СНЕТКА ПРИБАЛТИЙСКИХ ОЗЕР

Снеток распространен во многих озерах балтийского бассейна и в некоторых из них имеет большое промысловое значение. Самым крупным снетковым водоемом Прибалтики является Псковско-Чудской водоем, в котором снеток давно служит объектом большого промысла, давая в отдельные годы до 60% общего улова рыб в нем. Много ловится снетка в опресненном Курском заливе, в озере Ильмень, в Мазурских озерах и некоторых других водоемах.

Жизненный цикл у снетка еще короче, чем у кильки. Размножается снеток в массе уже на втором году, а промысловое стадо представлено лишь двумя, в некоторые годы почти исключительно одним возрастным классом (одно-двухгодовиками).

Питается планктонными ракообразными, а при недостатке планктона частично переходит на донное питание и изредка даже на хищничество [16, 12]. В табл. 4 приведены данные о динамике уловов снетка за последние 30 лет по Псковско-Чудскому водоему [12, 18].

Таблица 4

Уловы снетка в Псковско-Чудском водоеме в тыс. ц

Периоды	Характеристика уловов	Средний улов	Колебания
(1923—1926)	Средние	37,9	24—52
1927—1930	Сведений нет	—	—
(1931—1937)	Высокие	62,7	29—86
1938—1950	Низкие	8,1	3—14
1951—1953	Средние	34,8	29—28

Падение уловов снетка в Псковско-Чудском водоеме в 1937—1938 гг. было очень резким и совпало с падением в эти годы уловов кильки в основном промысловом районе Балтики. За два указанных года общий улов снетка в Псковско-Чудском водоеме сократился в 7 раз, а улов его в Псковском озере — почти в 10 раз.

Падение уловов снетка в отличие от кильки началось в 1936 г., когда общий улов его по озеру сократился по сравнению с 1935 г. на 22% (максимальный за все годы, по которым имеются статистические сведения).

Снижение уловов снетка в 1937—1939 гг. наблюдалось также и во всех других крупных сетковых водоемах, по которым опубликованы статистические сведения, в том числе в озере Ильмень и в Курском заливе (табл. 5).

Таблица 5

Динамика уловов снетка в 1930—1939 гг. по крупнейшим сетковым водоемам Прибалтики в тыс. ц

Водоем	Г о д ы									
	1930	1931	1932	1933	1934	1935	1936	1937	1938	1939
Псковско-Чудское озеро	—	49,2	58,2	80,6	83,1	91,6	71,9	34,7	11,8	10,0
Курский залив	38,4	42,9	50,4	38,9	54,3	62,3	88,3	39,4	68,0	—
Ильменское озеро	—	—	0,8	—	4,1	5,3	0,8	0,4	1,4	0,5
Мазурские озера	0,3	0,2	0,4	0,6	0,7	0,4	0,7	Сведений нет		

Об уловах снетка в Мазурских озерах имеются опубликованные данные за период с 1895 по 1936 г. [35]; причем колебания уловов этой рыбы в данных озерах имеют большое сходство с колебаниями уловов кильки в южной Балтике за время с 1907 по 1936 г. (табл. 6).

Характерно, что аналогичные колебания уловов в 30-е годы наблюдались и у основной (проходной) формы данного вида рыбы — у корюшки. Наибольшие уловы корюшки в этот период были в Финском

Колебания уловов снетка в Мазурских озерах
(в условных единицах)

Периоды	Характеристика уловов	Средние уловы	Колебания
(1895)—1901	Низкие	61	33—101
1902—1909	Очень высокие	132	90—207
1910—1916	Низкие	61	23—80
1917—1919	Очень высокие	120	99—128
1920—1926	Высокие	83	50—115
1927—1931	Очень низкие	25	10—40
1932—1936	Высокие	87	51—100 (1936 г.)

заливе в 1934 г., в Неве — в 1936 г., в Ладожском и Псковско-Чудском озерах — в 1935 г. В 1938—1939 гг. во всех этих водоемах уловы корюшки заметно сократились.

В литературе имеются сведения о резких колебаниях уловов снетка в прошлом веке в озерах бывшей Новгородской губернии. Так, например, по данным Гримма (1899 г.) и Лебединцева (1908 г.), большое снижение уловов снетка (в некоторых озерах до нуля) наблюдалось в 1860 и в конце 1890 гг.; в 70-е годы, наоборот, уловы были хорошие. Особенно отчетливо эти колебания были выражены в уловах озера Пестово (бассейн озера Ильмень) [1, 10, 20].

По этим работам нам известно, что в 1865 г. в озере Пестово снеток совсем исчез. В 1872 г. он был искусственно разведен там и через несколько лет появился в промысле. В 1885—1892 гг. в этом озере были хорошие уловы снетка, а в 1897 г. он вновь исчез. В 1899 г. снеток был вторично впущен в это озеро и в 1905 г. вновь появился в промысле.

В 1894—1896 гг. снеток исчез также и из некоторых других озер Новгородской губ., в том числе из озера Шлино (1896 г.), озера Давыдовского (1894 г.); около 1900 г. он почти исчез из Псковско-Чудского озера.

ФАКТОРЫ МНОГОЛЕТНИХ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ (УЛОВОВ) КИЛЬКИ И СНЕТКА

О колебаниях уловов кильки и снетка упоминается во многих работах, посвященных биологии или промыслу этих рыб, но каких-либо исследований этого явления и причин его до конца 1930-х годов не было. Положение изменилось с 1937—1938 гг. после катастрофического падения уловов кильки в основных промысловых районах Балтики и снетка в Псковско-Чудском озере.

В эти и последующие годы польскими учеными Морской биологической станции на полуострове Гел были произведены дополнительные исследования биологии и промысла кильки, а советскими учеными (главным образом сотрудниками ВНИОРХа)—биологии и промысла снетка Псковско-Чудского водоема. В опубликованных на основе этих исследований данных обсуждались и причины падения численности кильки [12, 16, 21, 24, 25].

Следует отметить, что ни у одного из авторов не возникло сомнений в том, что крутое снижение уловов кильки и снетка в 1937—1938 гг. связано с падением численности их, а не с уменьшением интенсивности промысла.

Диксон [25] утверждал, что запасы этой рыбы были подорваны крайне интенсивным промыслом на зимних концентрациях в районе

Гданьской бухты, где в период 1927—1936 гг. добывалось в среднем около 60% годового общебалтийского улова ее, причем в течение 4 зимних месяцев (с декабря по март).

Демель [24] считает главной причиной падения уловов кильки у берегов Польши изменение гидрологического режима в этом районе Балтики в связи с изменениями ветрового режима в этот период. Он доказывает, что в 1937—1938 гг. у польских берегов резко преобладают континентальные ветры над морскими, в результате чего понизилась температура воды на глубинах около 40 м, а это нарушило нормальные условия зимовки основной части промыслового стада кильки.

Петров [16] в работе по исследованию снетка Псковско-Чудского водоема высказал мнение, что падение численности снетка в нем произошло под влиянием ухудшения гидрологического режима в связи с падением уровня озера в засушливые 1937—1938 гг. При этом автор ссылается на литературные сведения о том, что периоды снижения уловов снетка в той или иной мере совпадают с периодами понижения уровня озера¹.

Второй причиной, по мнению Петрова, явилось повышение в 1937—1938 гг. численности хищников в этом водоеме, особенно судака, которого в 1938 г. было добыто 1500 ц.

Чумаевская-Световидова [21] основным фактором колебаний численности снетка считает изменчивость условий размножения и развития молоди. В годы многочисленного нерестового стада и хороших условий размножения и развития молоди формируется многочисленное поколение, обеспечивающее через год хороший промысел; в годы плохих условий размножения и роста молоди, например в дождливое и холодное лето 1935 г., наоборот, образуется малочисленное поколение.

Мешков и Сорокин [12] главные причины падения численности снетка с 1935 по 1936 г. объясняют следующими причинами:

1) снижением уровня воды в озере и низким стоянием его, начиная с 1934 и по 1950 г., что привело к ухудшению условий нереста снетка вследствие резкого сокращения нерестовых площадей из-за уменьшения выноса в район «свала» предустоевого пространства растительных организмов (водяного мха), используемого снетком в качестве субстрата при откладке икры;

2) усилившимся воздействием на популяцию снетка (вследствие ее малочисленности) других представителей ихтиофауны: ерша, плотвы, окуни и других хищных рыб, которые в молодых стадиях развития являются, как и снеток, потребителями планктона, а потом переходят сначала к потреблению его икры (ерш, плотва, окунь), а затем и его самого (окунь, щука, судак).

Высказывания авторов по данному вопросу свелись лишь к объяснению причин падения численности вида, причем и эта сторона ими рассматривалась на одном лишь частном случае, относящемся к 1935—1938 гг. Недостаточность и разноречивость таких отрывочных сопоставлений для понимания непериодических колебаний численности рыб совершенно очевидны.

Резкие изменения численности кильки и снетка в 1936—1938 гг. представляют лишь частный случай годовых и многолетних непериодических колебаний численности промыслового стада этих видов, и при анализе причин данных изменений следует исходить из общих закономерностей колебаний численности рыб.

Одним из наиболее общих факторов непериодических колебаний численности рыб является изменчивость пищевой обеспеченности вида. Значение этого фактора в динамике стада рыб теоретически наиболее подробно разработано Г. В. Никольским.

¹ Это было отмечено для Псковского озера и для Ильменя.

В одной из последних работ Г. В. Никольский [15] указывает, что у всех рыб, как это отмечал еще К. М. Бэр, численность стада ограничивается обеспеченностью пищей. У одних видов эта обеспеченность пищей сказывается на динамике стада, уже начиная со стадии малька, перешедшего на питание пищей взрослых рыб; у рыб же со значительными колебаниями условий размножения и величины поколения регуляция численности может происходить уже на первых этапах личиночного развития.

Пищевая обеспеченность кильки и снетка, как рыб планктоноядных, определяется в первую очередь интенсивностью продуцирования в соответствующих водоемах зоопланктона (планктических ракообразных). В настоящее время еще нет достаточных данных о многолетней динамике продуктивности планктона в Балтике или крупных сетковых водоемах, которые можно было бы анализировать, как один из важнейших факторов многолетней динамики численности кильки и снетка; тем не менее имеющиеся сведения указывают на очень большие годовые колебания показателей продуктивности планктона в водоемах Балтийского бассейна. Так, численность планктических ракообразных в Рижском заливе в верхнем (наиболее продуктивном) двадцатиметровом слое в весенне-летний период (с мая по июль) в годы 1954—1953—1952—1951—1950—1949 относились (последовательно), как 1:2, 5:1, 2:2, 1:1, 2:1,7 (табл. 7), а общее количество планктона (в $см^3$ под 1 $м^2$ площади водного зеркала) в озере Пестово, расположенном недалеко от верхнего течения Западной Двины, в период с 1898 по 1905 г., по данным А. А. Лебединцева [10], менялось по годам в весенне-летний период в следующих отношениях: 1:2:1, 2:1, 1:3, 4:1, 3:2, 1:1,3 (табл. 8).

Таблица 7

Годовые колебания численности кормового планктона (Copepoda+Cladocera) в продуктивном слое Рижского залива в весенне-летний период (среднее за май—июль) и колебания стока Западной Двины

Годы	Численность ракообразных в м²				Средний сток Западной Двины в м³/сек	
	общая	в том числе			зимне-весенний (с января по июнь + за ноябрь — декабрь предшествующего года)	паводок (апрель—июнь)
		Copepoda		Cladocera		
		общее коли- чество	в том числе nauplii			
1954	16728	14185	6890	2543	486	1432
1953	39816	36670	27500	3146	1070	3320
1952	18759	17039	10900	(1720)	330	961
1951	30371	29502	20675	869	900	3650
1950	17716	17394	9650	322	570	1870
1949	25035	24315	15300	(651)	651	2190

Значительные колебания численности планктона по годам отмечены также для Псковского озера, причем, как и следовало ожидать, эти колебания достаточно четко отражаются на пищевой обеспеченности снетка. В. В. Петров [16] указывал, что материалы по питанию снетка Псковско-Чудского водоема, обработанные лабораторией гидробиологии ВНИОРХа по сборам 1935 и 1938 гг., свидетельствуют о том, что его питание в 1935 г. основывалось на преимущественном поедании мелких рачков Cladocera (*Bosmina coregoni*—*therestrus*, *Bosmina coregoni* sub. sp. n. и *Chidorus sphaericus*).

Более крупные рачки (*Bythotrephes*) были редкими и случайными компонентами питания снетка.

Динамика продукции планктона озера Пестово за 1898—1905 гг.

Годы Месяцы	1898	1899	1900	1901	1902	1903	1904	1905	1906	1907
Январь	—	—	192	—	—	115	—	87,0	—	235
Февраль	—	—	157	71,3	—	64	—	95,0	—	261
Март	—	—	154	95,0	—	40	—	47,5	—	250
Апрель	—	—	189	39,6	—	56	—	—	—	—
Май	—	—	125	23,8	440	240	301	237,6	—	—
Июнь	247	—	345	483,1	736	—	324,7	222,0	—	—
Июль	152	—	222	190,0	816	—	396	253,2	—	—
Август	152	378	217	110,9	560	—	546,5	206,2	—	—
Сентябрь	—	303	—	617,8	768	—	118,8	150,7	—	—
Октябрь	—	404	—	221,8	768	—	—	31,0	—	—
Ноябрь	—	194	—	301,0	736	—	—	71,3	—	—
Декабрь	—	164	—	87,1	131	—	—	—	346	—
Средние за май—август	184	(378)	227	202	638	(240)	392	230		

Иную картину дали наблюдения 1938 г. Весной питание сетка было скудным; основная пища состояла из *Cyclops* с примесью других представителей зообентоса. Тот же тип питания установлен и для молоди сетка в начале лета. При подрастании сетков, в середине лета, они перешли к употреблению крупных планктонных рачков *Bythotrephes*, *Leptodora*. Осенью главную пищу сетков составляли те же крупные рачки, к которым в относительно большом количестве примешиваются и другие—*Copepoda* и *Cladocera*.

Кроме того, необходимо отметить несколько фактов хищничества сетка. В июльских сборах обнаружено некоторое число крупных сетков (категория 1937 г.), в желудках которых были найдены молодь сетка и молодь окуня. По мнению Б. С. Грезе, это может быть объяснено тем, что зоопланктон летом 1938 г. был более скуден, чем в 1935 г.

Колебания численности планктона отражают не только изменения условий его продуцирования, но и интенсивности выедания (в первую очередь, рыбами), что имеет особенно большое значение для кормового планктона, как указывает Б. П. Мантейфель [11].

Однако мы считаем, что общие колебания продукции планктона за большие периоды времени и для достаточно больших пространств водоема в основном определяются интенсивностью его продуцирования, а не выедания.

Интенсивность развития планктона (в том числе кормового) в большой степени зависит от величины речного стока в соответствующие водоемы. На это указывают многолетние исследования планктона водоемов балтийского бассейна.

Для Черного и Азовского морей соответствующие данные приводит А. П. Кусморская [9], а для Каспия (по фитопланктону) П. И. Усачев [22].

В литературе имеются данные о влиянии колебаний стока также на продуктивность бентоса. Так, в работе В. П. Воробьева [3] указывается, что по наблюдениям 1934—1940 гг. наибольшая остаточная продукция по биомассе во всех биоценозах была в 1935 г., а затем в

1936, 1937, 1938 и 1939 гг. происходило постепенное снижение плотности населения, биомассы и остаточной продукции во всех биоценозах Азовского моря и реликтовых биоценозах Таганрогского залива. Наоборот, плотность населения и биомасса некоторых солоноватоводных биоценозов возросла в 1938 г. за счет внедрения в них азовско-черноморских видов, которые совместно с солоноватоводными видами дали в условиях их обитания более высокую биомассу. Эти явления связаны, по-видимому, с изменением общих климатических условий, вызвавших снижение интенсивности паводка Дона, уменьшение выноса органических веществ и детрита (пища бентоса) и повышение солености залива. На уменьшение количества бентоса повлияло также сильное по-

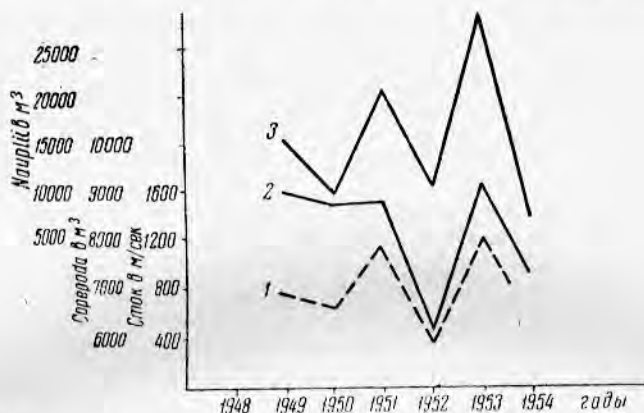


Рис. 1. Колебания высоты паводка реки Даугавы (Западной Двины) и численности ракообразных в планктоне Рижского залива (средние величины за май—июль для слоя 20—0 м) в 1949—1954 гг.:

1—сток; 2—Copepoda Juv. + Adult; 3—Copepoda nauplii.

требление его бентосоядными рыбами, запасы которых в 1936—1938 гг. были особенно велики. По наблюдениям И. Старк над биоценозом митилястера, только во вторую половину 1940 г. намечилось некоторое увеличение его биомассы.

В годы с высоким паводком основного притока Рижского залива—Западной Двины (1949, 1951 и 1953 гг.), которая дает 69% всего стока в залив, наблюдается повышенная численность зоопланктона по сравнению с годами, когда паводок был низкий (1950, 1952 и 1954 гг.) (рис. 1).

Следует отметить, что годы с высоким паводком отличались более интенсивным развитием и фитопланктона. В апреле—мае наблюдалось «цветение воды» диатомовыми, чего не было отмечено в годы с низким паводком. Связь развития фитопланктона с величиной паводка (реки Волги) отмечает также П. И. Усачев [22] для Северного Каспия.

Из табл. 8 также видно, что самый богатый планктон в озере Пестово был в 1902 и 1904 гг., отличавшихся обильными осадками и большим стоком рек.

Количественные изменения планктона озера Пестово были сопоставлены с колебаниями стока Западной Двины в среднем течении у Даугавпилса (рис. 2).

Огромное влияние речного стока на продуктивность планктона (также бентоса и рыб, т. е. на общую биологическую продуктивность водоема) четко выражено в сравнительно океанографическом и сравнительно лимнологическом аспектах. Известно, что моря и морские заливы (то же в отношении озер), получающие относительно величины их вод-

ных масс большой пресноводный сток, отличаются более высокой продуктивностью планктона (также бентоса и рыб), например Азовское море против Черного моря, северный Каспий против среднего и южного Каспия, Рижский и Финский заливы против центральной Балтики и т. д. С другой стороны, малопродуктивный Арал (особенно бедный планктоном) служит хорошей иллюстрацией того, что, если в речной воде содержится мало биогенных соединений (сток горных рек), то и относительно большой речной сток не повышает продуктивности водоема.

Влияние колебаний стока на продуктивность планктона и пелагических рыб нужно рассматривать не как простую механическую пере-

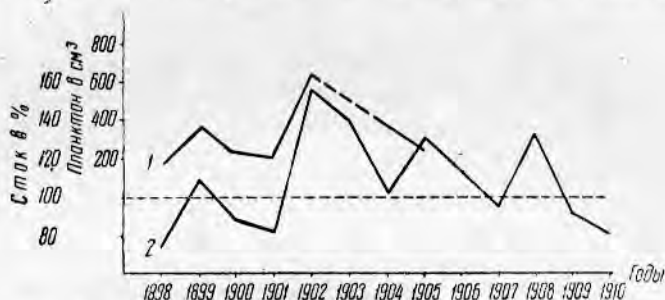


Рис. 2. Годовые колебания стока реки Даугавы (в среднем течении) и общей биомассы планктона озера Пестово (по объему осадка):
1—планктон; 2—сток.

дачу энергетических ресурсов по пищевым цепям пелагиали, что сопровождалось бы пропорциональным повышением или уменьшением численности всех видов, составляющих пищевые цепи.

Колебания стока сопровождаются большими качественными изменениями в развитии отдельных биологических комплексов и отдельных видов планктона. Так, в годы большого паводка в Балтике непропорционально сильно развивается весенний планктон с преобладанием диатомовых; в годы же малого паводка относительно больше развивается менее продуктивный для зоопланктона летний комплекс с преобладанием сине-зеленых водорослей. Это приводит к изменению пищевых ресурсов зоопланктона и рыб не только по количественным показателям (общее обилие пищи), но и по качественному составу ее.

Большой интерес представляют колебания жирности планктона по годам, публикуемые Иенсенем (в *Annales biologiques*) по району Борнхольма. Эти данные относятся ко всему составу планктона, который облавливается сетью Гензена (при облове от дна до поверхности); они основаны на материале из одного района водоема, собираемом примерно в одно время (большая часть проб относится к августу) и поэтому позволяют ориентироваться в изменениях одного из важных качественных показателей корма пелагических рыб — жирности планктона.

Сопоставив колебания жирности планктона с колебаниями суммарного стока главных рек Балтики в соответствующие годы, можно обнаружить очень большое соответствие в динамике этих двух величин: в годы большого стока (1944, 1945) наблюдается высокая жирность планктона, в годы малого стока (1947, 1952) — низкая жирность (рис. 3).

Некоторое исключение составляет 1950 г., но в этом году, в отличие от других годов, главный сток был не в первую половину года (особенно в период паводка), а во вторую (если бы мы составили график стока не суммарный, а за первую половину года, то соответствие было бы более полным).

Балтийская килька и снеток, как планктоноядные рыбы с коротким жизненным циклом, более чутко реагируют колебаниями в численности на годовые и многолетние колебания продуктивности планктона, чем другие рыбы соответствующих водоемов. Но поскольку колебания продуктивности планктона преимущественно определяются колебаниями величины речного стока, можно ожидать соответствия (корреляции)

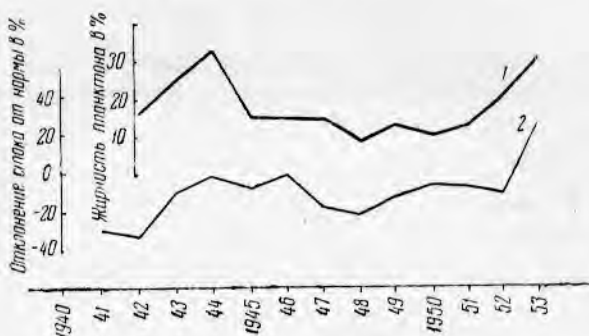


Рис. 3. Годовые колебания жирности планктона: в районе Борнхольма (по Иенсену, 1946—1954 гг.) (1); суммарного стока рек Невы, Нарвы, Даугавы, Немана (2).

колебаний численности балтийской кильки и снетка с колебаниями стока основных рек балтийского бассейна. Такое соответствие достаточно четко выражено по всем водоемам этого бассейна, по которым имеются сведения об уловах этих рыб и о стоке за последние 50—60 лет.

МНОГОЛЕТНИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ (УЛОВОВ) СНЕТКА И КИЛЬКИ ПО ПЕРИОДАМ ВОДОНОСНОСТИ ГЛАВНЫХ РЕК БАЛТИЙСКОГО БАСЕЙНА (НЕВЫ, ЗАПАДНОЙ ДВИНЫ, НЕМАНА И НАРВЫ)

Характеристика многолетних колебаний речного стока Балтийского бассейна нами составлена на основании опубликованных сведений по стоку четырех крупнейших рек этого бассейна: Невы, Западной Двины (Даугавы), Немана и частично Нарвы.

Учитывая, что общий сток этих рек составляет около $\frac{1}{3}$ всего балтийского стока и допуская, что все другие реки, протекающие между бассейнами Невы и Немана, имеют колебания водоносности, соответствующие упомянутым четырем главным рекам, можно считать, что приведенная далее характеристика будет распространяться примерно на 50% общего стока балтийского бассейна.

Колебания стока всех этих рек (а также и рек, расположенных между ними) синхронны, и их бассейны, как указывает в своей работе П. С. Кузин [8], относятся к одному гидросиноптическому району. Следует отметить также, что бассейны этих рек охватывают большую часть ареала снетка: севернее бассейна Невы он не распространяется, а южнее бассейна Немана встречается очень редко.

Основные промысловые концентрации балтийской кильки сосредоточены в южной и центральной Балтике. Эти районы не менее 70% массы стока получают от рек, протекающих на территории СССР, т. е. от четырех перечисленных выше рек. Следовательно, приводимые данные по водоносности рек Невы, Нарвы, Западной Двины и Немана можно считать достаточно репрезентативными для характеристики многолетних колебаний численности (уловов) балтийской кильки и снетка прибалтийских озер в связи с многолетними колебаниями водоносности рек балтийского бассейна в основной зоне распространения этих рыб.

Характеризуя колебания водоносности рек и численности кильки и снетка по многолетним периодам, следует учитывать момент некоторого запаздывания в изменении численности по отношению к воздействию внешнего фактора, в том числе изменчивости продуктивности водоема, связанной с колебаниями речного стока. Величина этого запаздывания меняется в связи с разным сочетанием комплекса других факторов, прямо или косвенно влияющих на численность вида, а также и меняющимся во времени биологическим состоянием последнего.

У кильки и снетка величина этого запаздывания в связи с коротким жизненным циклом и короткой трофической связью (питание планктоном) небольшая, при резких колебаниях стока — не больше 1—2 лет. Условно мы ее принимаем за 2 года для всех многолетних периодов. В связи с этим все многолетние периоды имеют двойную хронологию; периоды по водоносности рек и соответствующие им сдвинутые на два года периоды по численности (уловам) кильки и снетка (годы этих периодов поставлены в скобки).

1887—1898 (1889—1900) гг. — маловодный период. Средний сток Западной Двины (у Даугавпилса) составил 84% многолетней нормы, а реки Немана — 95%. Из 15 лет этого периода по стоку Немана было лишь 3 года с очень незначительным превышением многолетней нормы, а по Западной Двине — ни одного такого года. Особенно маловодными были 1890, 1898, 1889 и 1893 гг. В самый маловодный 1890 г. сток Немана был на 20% ниже нормы, а Западной Двины — на 37%.

По промыслу кильки за этот период опубликованных сведений нам не известно. Промысел снетка в этот период был неблагоприятным. В конце периода (около 1900 г.) в Псковско-Чудском водоеме снеток почти исчез. Исчезла эта рыба в 1890-е годы из нескольких озер бывшей Новгородской губернии, в которых раньше имела промысловое значение: в озере Давыдовском в 1894 г., в озере Шлино в 1896 г. и в озере Пестово в 1897 г. Средние уловы снетка в Мазурских озерах с 1895 по 1902 г. (за более ранние годы сведений нет) были значительно меньше средних многолетних уловов.

1899—1906 (1901—1908) гг. — это короткий, очень многоводный период. Уловы снетка и кильки высокие. Средний сток Немана на 10% выше нормы, Невы — на 14% и Западной Двины — на 27%, Нарвы (сведения с 1903 г.) — на 22%. Особенно многоводными были 1902 и 1903 гг. Сток Западной Двины в 1903 г. был на 40%, а в 1902 г. на 59% выше нормы.

По уловам кильки и снетка этот период был очень благоприятным. Германские уловы кильки в южной Балтике, по данным П. Мейера [32], в 1907 и 1908 гг. (за более ранние годы сведений не имеем) были самыми высокими за последние 50 лет. Уловы снетка в Мазурских озерах, по данным А. Виллера [35], также в этот период были рекордными за сорокалетний период известных нам статистических сведений (1895—1936 гг.).

Сведений по уловам снетка в Псковско-Чудском водоеме за эти годы в литературе нет, но известно, что после почти полного исчезновения снетка в этом озере около 1900 г. через несколько лет уловы его восстановились. Для конца этого периода в работе Н. А. Самсонова [19], посвященной рыбному промыслу на Псковском озере, указано, что весенний лов снетка в 1907 г. был очень обилен. В 1908 г., по его же данным, относящимся к деревням Нос, Казанель, Колки, лов был тоже обильнее, чем в 1910 г.

В 1905 г. снеток появился в промысловых количествах в озере Пестово после его искусственного разведения в 1899 г. в этом озере.

1907—1922 (1909—1924) гг. — нечетко выраженный, маловодный период. Средний сток по Неве был на 6% ниже нормы, по Не-

ману на 3,3%; по Западной Двине и Нарве не было достаточно полных сведений.

Этот период по водности не так резко выделяется, как предыдущий и два последующих. Наряду с резко выраженными маловодными годами (1909, 1910 и особенно 1915 и 1921) были годы со значительным повышением многолетней нормы стока (1914, 1916, 1918); маловодность этого периода более четко проявилась в первые и последние годы.

Уловы кильки по германскому промыслу резко сократились в начале этого периода (1909—1914 гг.). В 1915—1917 гг. уловы кильки повысились. В этот период наблюдалось кратковременное, но интенсивное оживление промысла этой рыбы у берегов Польши (район Гданьской бухты); в конце периода (1918—1922) уловы сократились втрое. При этом следует отметить, что подъем численности (уловов) кильки в середине периода совпал с подъемом стока в 1914—1918 гг.

Имеются указания на снижение уловов кильки в этот период (в первые годы) и в северных районах Балтики. Так, Ергомышев [6] указывает на резкое сокращение килечного промысла у Ревеля (ныне Таллин).

По уловам снетка в Псковско-Чудском водоеме за этот период опубликованных сведений нам не известно.

Уловы снетка в Мазурских озерах с 1909 по 1911 г. резко понизились, с 1915 по 1918 значительно повысились (многоводные годы 1914—1918), а в конце периода вновь понизились.

1923—1936 (1925—1938) гг.—многоводный период по всем рекам. Сток Невы превышает норму более чем на 10%, Западной Двины—на 15% и Нарвы—на 19% (по Неману сведения неполные).

Особенно обильный сток был в 1923, 1924, 1926—1928 и в 1936 гг. Сток ниже нормы по всем рекам был только в 1934 г. В 1925 г. и в 1929 г. сток Западной Двины и Немана был ниже нормы, в 1927 г. по Неве, а в 1930 г. по Неману и Нарве.

Уловы кильки в южной Балтике значительно повысились с 1931 по 1936 г. (особенно в районе Гданьской бухты и южного побережья моря). Бурному росту германских и польских уловов кильки в эти годы значительно содействовало применение в 1932 г. тралового лова по способу близнецового траления (с двух судов).

Общие уловы кильки в Польше в этот период достигли рекордного уровня, а уловы Германии приблизились к рекордному 1908 г. Сравнительно скромные уловы кильки в южной Балтике в 1925—1930 гг., по видимому, следует отнести за счет слабой интенсивности промысла, а не за счет малых концентраций рыбы, о чем свидетельствуют хорошие уловы ее в указанные годы в северной части моря.

Уловы снетка в Псковско-Чудском водоеме в эти годы тоже резко повысились, достигнув к 1935 г. рекордной величины за всю историю промысла. Повышение промысла наблюдалось также в Мазурских озерах, озере Ильмень и в Курском заливе. Характерно, что рекордный улов снетка за 1900—1950 гг. в Курском заливе (158 тыс. ц) был в 1925 г.

1937—1949 (1939—1951) гг.—маловодный период. Водоносность Невы была на 10% ниже нормы, Западной Двины на 12% (на 24% ниже предыдущего периода), а Немана на 9%. Особенно маловодными были первые четыре года, когда наблюдалось падение уровня многих озер Балтийского бассейна, в том числе Псковско-Чудского, Ильменя, Онежского, Везиярви—в Финляндии (Ярви, 1947 г.).

Уловы кильки в южной Балтике—основном промысловом районе этой рыбы, а также уловы снетка в Псковско-Чудском водоеме в 1937—38 гг. катастрофически упали и держались на очень низком уровне до конца периода. О периоде 1939—1945 гг. статистические сведения по уловам или отсутствуют (по кильке) или сильно искажены в связи с

войной (по снетку). В первые послевоенные годы (1945—1950 гг.), несмотря на большую интенсивность промысла, уловы этих рыб были слабыми.

1950—1957 гг. — многоводный период. Данные по водоносности рек пока еще не опубликованы, но мы располагаем достаточно достоверными сведениями о повышенной водоносности основных рек балтийского бассейна за эти годы.

Численность балтийской кильки и снетка в Псковско-Чудском водоеме и Курском заливе, по мнению ихтиологов, а также судя по значительному повышению уловов по сравнению с предшествующим периодом, значительно возросла. Численность этих рыб, судя по уловам, продолжает повышаться.

Из приведенного обзора видно, что многолетние колебания уловов балтийской кильки и снетка крупных шетковых водоемов Прибалтики соответствуют многолетним колебаниям стока крупнейших рек балтийского бассейна (рис. 4).

При наличии более полных сведений о водоносности рек и об уловах кильки и снетка границы некоторых периодов, вероятно, несколько изменятся, а характеристика периодов будет уточнена. Наиболее четко выражены маловодные периоды 1880—1898 и 1936—1949 гг. и многоводные 1899—1906 и 1923—1936 гг.

На фоне общего беспорядочного соответствия многолетних колебаний численности (уловов) балтийской кильки и снетка с водоносностью рек имеются некоторые исключения, частью связанные с действием на численность этих рыб других, не учтенных в этой работе, факторов, а частью с неполным отражением в динамике уловов колебаний численности рыб. Из наиболее крупных исключений выделяются следующие:

1) относительно высокий улов снетка в Мазурских озерах в маловодный период 1919—1922 гг. Средний годовой улов в эти годы по данным озерам был выше средней многолетней величины. Возможно, это следует отнести за счет резкого усиления промысла снетка в экономически трудные для Германии первые послевоенные годы;

2) в Курском заливе минимальный улов снетка за первые три десятилетия этого века был в 1906 г., т. е. в тот год, когда в Мазурских озерах были очень высокие уловы снетка, а в южной Балтике — кильки

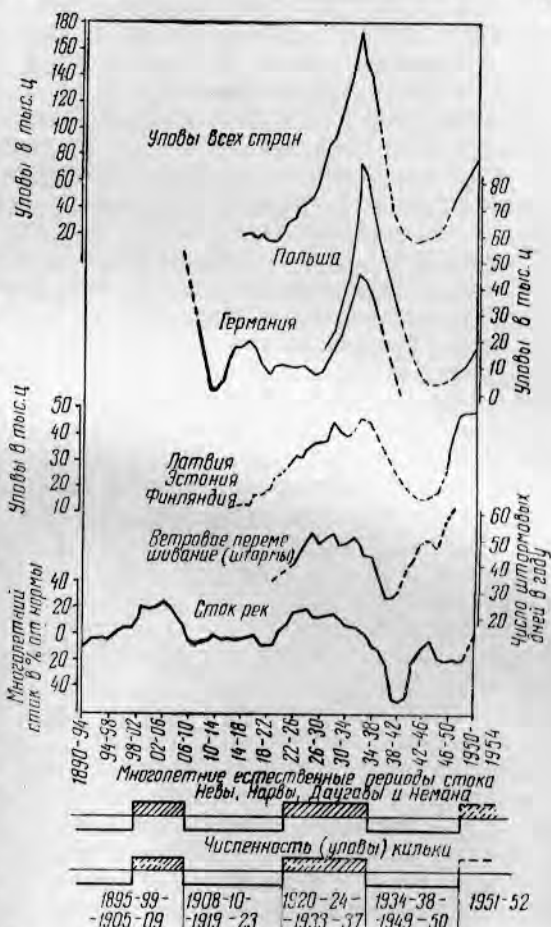


Рис. 4. Уловы кильки, величина суммарного стока рек (Невы, Нарвы, Даугавы и Немана) и интенсивность ветрового перемешивания воды (штормы) за 1900—1955 гг. по скользящим пятилетиям (пунктиром обозначены неполные сведения).

(по другим водоемам сведений нет). Повышение уловов в 1931—36 гг. было выражено заметно слабее, чем в других водоемах. Эти несоответствия в уловах снетка Курского залива отчасти вызваны неравномерной интенсивностью промысла (следует отметить, что немцы ловили снетка преимущественно на откорм свиней), отчасти действием других факторов на его численность (при этом следует принять во внимание специфику режима данного водоема, как опресненного залива моря). Снежок Курского залива отличается от снетка озерного по некоторым биологическим признакам;

3) необычайно крутой подъем добычи кильки в южной Балтике Польшей и Германией в 1930—1936 гг. частично следует отнести за счет широкого внедрения в этот период тралового лова кильки с двух судов. Поэтому можно с уверенностью сказать, что разница в мощности промыслового стада кильки в Южной Балтике в начале и в конце данного периода (1929—1930 и 1935—1936 гг.) не была столь велика, как об этом можно судить по разнице уловов. Значительный рост численности кильки в этот период подтверждается не только общим подъемом уловов, но и быстрым ростом уловов на одно судно за рейс.

Падение промысла кильки в 1937—1938 гг., наоборот, вызвано исключительно резким сокращением ее численности в эти годы. Об этом свидетельствует резкое падение средних уловов на судно. Так, по данным П. Мейера [32], уловы немецких судов в районе Гданьской бухты с 1936 по 1938 г. уменьшились за 1 рейс с 7,2 до 0,4 ц.

Большое значение стока как фактора биологической продуктивности, проявляющегося раньше всего в продуктивности планктона, не нуждается в доказательствах для водоемов с относительно большой величиной стока равнинных рек, в водосборе которых преобладают естественные плодородные или окультуренные почвы. Это относится не только к нашим южным высокопродуктивным морским водоемам (Азовское море, Северный Каспий), но также и ко многим внутренним водоемам Прибалтики, включая большую часть Балтийского моря. Все крупные водоемы Балтийского бассейна, в том числе Балтийское море и крупные озера, в которых распространен снеток, имеют относительно большой сток рек, в водосборе которых преобладают окультуренные почвы средней естественной плодородности.

Непосредственные материалы о количестве биогенных соединений, вносимых реками в какой-либо водоем Балтийского бассейна, нам не известны, но по некоторым косвенным данным можно полагать, что относительная величина биогенного стока в крупные снетковые водоемы (Псковско-Чудское озеро, Ильмень, Курский залив) очень значительна по сравнению даже с таким водоемом, как Азовское море.

Ф. Д. Мордухай-Болтовский [13], сопоставляя содержание биогенов в воде Дона и Волги, пришел к заключению, что общее количество минерального азота и фосфора в донской воде в среднем в два с лишним раза превышает содержание их в волжской воде. Исходя из общей почвенной и ландшафтно-климатической характеристики водосбора рек Прибалтики, можно предполагать, что они еще беднее содержанием биогенов, чем Волга. Однако маловероятно, чтобы разница в содержании биогенов между ними и Волгой была больше разницы между содержанием их в донской и волжской воде, так как большая часть водосбора Волги и главных рек советской Прибалтики расположена в одной почвенно-климатической таежной зоне с более или менее сходным культурным ландшафтом.

Но если допустить, что содержание биогенов в воде прибалтийских рек не в 2, а даже в 5 раз меньше, чем в воде Волги, и, следовательно, в 10—12 раз меньше содержания их в донской воде, то и тогда относительная величина биогенного стока в Псковско-Чудское озеро составит около 40%, а в озеро Ильмень — около 480% биогенного стока Азов-

ского моря, так как относительная величина жидкого стока Псковско-Чудского озера в 4 раза, а в озеро Ильмень в 48 раз больше относительной величины стока Азовского моря (до сооружения Волго-Донского канала).

Показатель величины речного стока Балтики примерно в 5 раз меньше соответствующего показателя величины стока Азовского моря ($1/17$ и $1/8$), а относительная величина биогенного стока составит не более $1/20$ этой величины Азовского моря. Но это средние показатели для всей Балтики; для отдельных же районов моря они будут иметь большие различия. Так, относительная величина стока в Рижский залив составляет около 40% соответствующего показателя стока в Азовское море, и в этом районе Балтики, как уже отмечалось, существует четкая связь годовых колебаний продуктивности планктона с колебаниями стока.

В связи с вопросом о колебаниях численности кильки и соответствия этих колебаний (по многолетним периодам) колебаниям численности снетка важно выяснить влияние речного стока на развитие планктона в центральной Балтике, где происходит размножение и нагул основной части промыслового стада кильки. Исходя из общебалтийской относительно небольшой величины биогенного стока, основная часть которого ассимилируется в заливах и прибрежной зоне моря, можно предполагать, что речной сток не может оказать существенного влияния на интенсивность развития планктона в центральном районе Балтики.

Продуктивность планктона в центральной Балтике значительно ниже, чем в Рижском и других заливах. Причина этого состоит не только в том, что заливы значительно больше пополняются за счет речного стока первичными энергетическими ресурсами для развития планктона, чем открытое море, но и тем, что они, в связи с их относительной мелководностью и отсутствием резко выраженной постоянной вертикальной стратификации водных масс, имеют более интенсивный кругооборот биогенных соединений по сравнению с морем.

В центральной Балтике резко выражена вертикальная стратификация водной толщи, сильно затрудняющая кругооборот биогенных соединений. Это приводит к накоплению в нижнем малоподвижном слое воды довольно значительного «многолетнего фонда» биогенных веществ при явном их дефиците в верхнем слое воды на протяжении 8—9 месяцев в году — с начала апреля (для района Гданьской бухты уже с конца марта) и до конца ноября.

Интенсивность перехода биогенных соединений из зоны аккумуляции в зону фотосинтеза некоторые гидрологи и биологи связывают с изменениями в солевом режиме Балтики; в периоды осолонения моря процесс этот усиливается за счет повышения мощности горизонтального обмена водных масс в связи с усилением подтока более соленых вод, поступающих из Каттегата; в периоды опреснения, наоборот, ослабевает. П. Мейер и К. Калэ [33] доказывают, что первопричиной общего повышения добычи рыбы в Балтике в 1930—1940 гг. (с 1936) является усиление подтока соленых вод из Каттегата с 1934 г. Основываясь на разнице в содержании фосфатов в глубоких слоях Готландской котловины (на глубине более 80 м) в 1931 и 1934 гг., они подсчитали, что за этот период (в 1934 г.) в верхние слои воды поступило из нижних слоев около 90 000 т фосфатов. При этом авторы не придают значения тому факту, что продуктивность Балтики с 1936 г., судя по промысловым данным, росла исключительно за счет хищной рыбы (трески), а не планктоноядных кильки и салаки. Эти соображения в последующие годы были подтверждены явно выраженным осолонением моря и ростом рыбной продукции за счет дальнейшего повышения уловов трески. Очевидно, после 1934 г. (последний год гидрохимических

данных, на которых основывались П. Мейер и К. Калэ) в результате интенсивного осолонения моря (с 1936—1937 гг.) следовало ожидать дальнейшего и притом еще более интенсивного перехода биогенных соединений из глубоких слоев в зону фотосинтеза до полного истощения «многолетнего фонда» биогенов, поскольку уже в 1934 г. содержание фосфатов в нем (в слое от 160 м до дна) понизилось до 32 мг/м³ [14, 30].

Однако гидрохимические данные, опубликованные в более поздний период, не подтвердили этого [31, 36].

Уменьшение фосфатов в нижнем слое до 25 мг/м³ наблюдалось в 1935 и 1936 гг., когда не отмечалось усиление подтока соленых вод в Балтику; в годы же интенсивного осолонения моря (1937 и особенно в 1938 гг.) содержание биогенов в глубоких слоях увеличилось в несколько раз по сравнению с 1934 г. Это дает основание предполагать, что в 1937—1938 гг. пополнение зоны фотосинтеза биогенными соединениями из придонного слоя было резко затруднено, что, конечно, не могло не отразиться отрицательно на развитии планктона в открытом море. Характерно, что именно в эти годы произошло резкое сокращение численности основной планктоноядной рыбы центральной Балтики — кильки (салака преимущественно распространена в заливах и в прибрежной зоне моря; к тому же эта рыба во взрослом состоянии питается главным образом доннопланктическими ракообразными — мизидами и амфиподами).

Гидрохимические данные, полученные за последние годы, указывают на значительные колебания в содержании биогенов в придонном слое Готландской котловины, не связанные с колебаниями продолжающегося общего осолонения Балтики. Эти колебания обусловлены интенсивностью перемешивания водных масс моря под влиянием штормовых ветров.

Сопоставление опубликованных сведений о содержании фосфатов в Готландской котловине за 1931—1938 гг. с количеством штормовых дней в году (сила ветра более 10 м/сек) в Лиепае указывает на большое соответствие в изменениях обеих величин по годам. В годы продолжительной штормовой погоды содержание фосфатов в нижних слоях низкое (примерно 35 и ниже мг/м³), а в годы непродолжительной штормовой погоды (1937, 1938), наоборот, высокое, достигающее 80 и более мг/м³. Характерно, что резкая смена «штормового периода» 1932—1935 гг. «нештормовым» 1936—1940 гг. сопровождалась запаздыванием в накоплении фосфатов в придонном слое примерно на один год, что относится к 1936 г., когда число штормовых дней резко снизилось по сравнению с 1932—1935 гг.

Нет сомнения в том, что никакие штормы в Балтике не в состоянии вызвать полного перемешивания водных масс до глубины 200 м и более, но усиление динамики водных масс верхних слоев, вызванное ветрами, отражается в какой-то степени на динамике подстилающих, более устойчивых водных масс, способствуя тем самым усилению частичного перемешивания между верхними и нижними слоями воды. Особенно большое действие на усиление динамики глубоких слоев воды оказывает ветер в зимний период, когда стратификация водной толщи по плотности выражена в меньшей степени, чем летом.

Ветровая деятельность и осадки являются сопряженными климатическими факторами и поэтому, если дальнейшие исследования подтвердят значение ветрового перемешивания водных масс как важнейшего фактора продуктивности планктона центральной Балтики, то это даст не менее убедительное объяснение сходству многолетних колебаний численности балтийской кильки и сетка прибалтийских озер, чем в том случае, если будет доказано решающее влияние речного стока

на многолетние изменения в продуктивности планктона центральной Балтики.

В заключение следует отметить, что, акцентируя на колебаниях условий продуктивности планктона, как важнейшем факторе многолетних колебаний численности кильки и снетка, мы не исключаем влияния на эти колебания и других изменений в условиях существования данных видов (размножение, воздействие колебаний численности хищников, изменение гидрологического режима водоема и т. д.), которые в отдельных случаях оказывают решающее влияние на отклонение численности данных видов.

Так, на колебания численности снетка немаловажное влияние оказывает температурный режим в летний период, определяющий длительность вегетационного периода и условия использования пищи, а возможно также и температурный режим в зимний период (степень охлаждения водных масс зимой и связанная с этим продолжительность зимнего голодания).

В годы большого стока, но очень низких температур летом и сокращенного вегетационного периода, снеток обычно отстаёт в росте и имеет плохую упитанность. При неблагоприятной зимовке численность промыслового стада к весне может резко сократиться, хотя предшествующее лето и было обильно кормом.

По-видимому этим следует объяснить значительное сокращение численности (уловов) снетка в Рыбинском водохранилище в 1953 г., когда был большой сток, но холодное короткое лето, вследствие чего снеток в этот год был значительно мельче, чем за три предшествующих года (средний размер 9,0 см против 9,7—9,9 см в 1950—1952 гг., а вес 4,3 г против 6,2—6,7 г в 1950—1951 гг.). В годы высокого стока, но короткого холодного лета и суровой продолжительной зимы, высокая численность промыслового стада снетка, по-видимому, маловероятна.

На формирование молодого поколения кильки, по указаниям Моландера (1949), большое влияние оказывает ветровой режим в период ее нереста. Сильные ветра отрицательно влияют на развитие икры, так как последняя очень чувствительна к механическим сотрясениям при волнении.

Дальнейшие исследования должны определить меру действия этих дополнительных факторов на динамику численности кильки и снетка, что позволит более реально оценить значение стока (и сопряженного с ним ветрового перемешивания водных масс) как одного из важнейших факторов колебаний продуктивности не только планктона и планктоноядных рыб, но и общей биологической продуктивности водоема.

ВЫВОДЫ

Численность балтийской кильки подвержена резко выраженным многолетним колебаниям, на фоне которых выделяются годовые отклонения. Главной причиной флуктуаций численности этого вида является неравномерная продуктивность планктона (составляющего пищу кильки), что связано в основном с колебаниями речного стока и, по-видимому, с неравномерной (по годам) интенсивностью ветрового перемешивания водных масс.

Многолетние колебания численности балтийской кильки имеют много общего с многолетними колебаниями численности снетка, эти виды сходны и по образу жизни.

В течение последних 65 лет выделяются следующие многолетние периоды водоносности крупных притоков Балтики (Невы, Нарвы, Западной Двины и Немана) и периоды численности балтийской кильки и снетка прибалтийских озер (Псковско-Чудского, Мазурских и др.): большого

стока и высокой численности названных рыб 1899—1906 (1903—1908); 1922—1936 (1924—1936); 1950—1957 (1950—1957) гг., малого стока и низкой численности названных рыб 1907—1921 (1909—1923); 1937—1949 (1938—1949)¹.

Особенно резкие колебания численности происходят при смене многоводного периода маловодным, с этим связаны катастрофические падения уловов в 1909—1910 и 1937—1938 гг.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольд И. Н., Планктон озера Пестово, Новгородской губ. в 1902—1903 гг., Из Никольского рыбоводного завода, № 9, 1904.
2. Борисов П. Г., Биологическая характеристика кильки, ловимой у берегов Эстонской ССР, Труды Мосрыбвтуза, вып. 9, Москва, 1951.
3. Воробьев В. П., Бентос Азовского моря, Труды Азчерниро, т. 13, Крымиздат, 1949.
4. Гейнеман Б., Количественное определение плактона оз. Пестово с мая 1904 по май 1905 г. в связи с периодическими колебаниями его в течение предшествующих лет, Из Никольского рыбоводного завода, № 11, 1908.
5. Давыдов Л. К., Водоносность рек СССР, ее колебания и влияние на нее физико-географических факторов, Ленинград, 1947.
6. Ергомышев, Отчет о командировке на русское побережье Финского залива, Вестник рыбопромышленности, 1910.
7. Казанова И. И., Материалы по размножению рыб Балтийского моря, Доклады ВНИРО, вып. 1, Пищепромиздат, 1952.
8. Кузин П. С., Многолетние колебания водоносности рек СССР, Труды Государственного гидрологического института, Ленинград, 1953.
9. Кусморская А. П., Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. 6, Изд. АН СССР, 1955.
10. Лебедянцева А. А., Опыт систематического исследования озер в гидрохимикобиологическом отношении за год, Из Никольского рыбоводного завода, № 10, 1905.
11. Мантейфель Б. П., Планктон и сельдь Баренцева моря, Труды ПИНРО, вып. 7, Пищепромиздат, 1941.
12. Мешков М. М. и Сорокин С. М., Снеток Псковского озера (биология и промысел), Ученые записки Псковского педагогического института, Псков, 1952.
13. Мордухай-Болтовский Ф. Д., Влияние гидротехнических реконструкций Дона на биологию Азовского моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, № 5, Изд. АН СССР, 1953.
14. Николаев И. И., Биологические показатели осолонения Балтийского моря, «Природа», 1950, № 5.
15. Никольский Г. В., О теоретических основах работ по динамике численности рыб, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
16. Петров В. В., Снеток Псковско-Чудского водоема, Известия ВНИОРХа, т. 23, Ленинград, 1940.
17. Петров В. В., Факторы формирования ихтиофауны Псковско-Чудского водоема, Известия ВНИОРХа, т. 26, вып. 1, Ленинград, 1947.
18. Пробатов А. Н., Современное состояние рыбного хозяйства на Псковско-Чудском водоеме, Известия Отдела прикладной ихтиологии, ГИОА, том 7, вып. 2, Ленинград, 1927.
19. Самсонов Н. А., Весенний лов снетка риздами на Лифляндском берегу Чудского озера, Вестник рыбопромышленности, № 2—4, 1910.
20. Скориков А. С., К сведениям о планктоне озера Пестово, Из Никольского рыбоводного завода, № 9, 1904.
21. Чумаевская-Световидова Е. В., Биология и развитие валдайского и псковского снетков, «Зоологический журнал», том XXIV, вып. 6, 1945.
22. Усачев П. И., Колебания численности планктона в Северном Каспии, Труды ИОАН, т. 2, Изд. АН СССР, 1948.
23. Buch K. und Grippenbergh St., Jahreszeitlicher Verlauf der chemischen und biologischen Faktoren im Meerwasser bei Hangö im Jahre 1935, Hausforskningsinstitutes schrift, N. 118, Helsinki, 1938.
24. Demel K., Proba wyjasnienia czynnikami klimatycznymi katastrofalnego braku szprotu w Zatoce Gdanskiej w sezonie zimowym 1937/38, Biuletyn Stacji Morskiej w Hely, N. 3, 1938.
25. Dixon B., O spadku polowow szprotu w sezonie 1937/38, Biuletyn Stacji Morskiej w Hely, N. 3, 1938.

¹ В скобках указаны периоды численности.

26. Dixon B., Mulicki., Badania szprotowe na srodkowym Baltyku w lecie 1938. Biuletyn Morskiego Laboratorium Rybackiego w Gdyni, № 4, 1948.
27. Kalle K., Die grosse Wasserumschichtung im Gotlandtief im Jahre 1933/34, Annales d. Hydrogr., 1943.
28. Kändler R., Die Häufigkeit pelagischer fischeier in der Ostsee als Masstab für die Zu- und Abnahme der Fischbestände Kieler Meeresforschung, Bd. VI, 1949.
29. Mankowski W., Odżywianie się i pokarm szprota (*Clupea sprattus*) Baltyku Srodkowego, Archiwum Hydrobiologii i Rybactwa, 1947.
30. Mankowski W., Zmiany biologiczne w Baltyku w ciagu ostatnich lat piecdziesieciu, Prace Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni, № 6, 1951.
31. Miesis V. un Ozolins J., Hidrografiskie juras petijumi 1935, 1936, 1937 un 1938 gada—Riga, 1940.
32. Meyer P., Die Zeesenfischerei auf Hering und Sprott, ihre Entwicklung, Zeitschr. für Fischerei, Bd. 40, H. 4/5, 1942.
33. Meyer P. und Kalle K., Die biologische Umstimmung der Ostsee in der letzten Jahrzehnten—eine Folge hydrografischer Wasserumschichtungen, Archiv für Fischerei Wissensch, H. 1/2, 1950.
34. Segerströle Sv. Further Notes on the Increase in Salinity of the Inner Baltic and its Influence on the Fauna, Soc. Scient. Fennica, Comment Biologicae, 13, 1953.
35. Willer A., Die Fischerei in den deutschen Binnengewässer im Jahre 1936, Jahresbericht d. deutschen Fischerei, 1936—1937.
36. Zarins E. und Ozolins J., Untersuchungen über die Zusammensetzungen des Meerwassers im Rigaschen Meerbusen, Journ. du Cons. v. 10, H. 3, 1935.

ON THE LONG-TERM FLUCTUATIONS IN THE ABUNDANCE OF BALTIC SPRAT AS RELATED TO THE FLUCTUATION IN THE PRODUCTIVITY OF PLANKTON

I. I. NIKOLAEV

In the abundance of Baltic sprat there seem to be certain very pronounced long-term fluctuations with wellmarked yearly deviations. The fluctuations in the abundance of this species seem to be mainly caused by the irregularity in the productivity of plankton (which serves as food for the sprat) due to the fluctuations in the runoff of the rivers and, probably, due to the annual differences in the intensity of the mixing of water masses due to wind.

The long-term fluctuations in the abundance of Baltic sprat are very similar to those of lake smelt (*Osmerus eperlanus eperlanus morpha spirichus* Pallas) — in fact they are almost synchronous.

In the course of the last 65 years there occurred several durable periods characterised by the abundant flow of the major Baltic streams (Neva, Narva, Western Dvina and Neman) and periods of high abundance of the Baltic sprat and the smelt of the Baltic lakes (Pskovsko-Chudskoye, Mazurskie and other lakes).

Periods of abundant runoff and high abundance of fish: 1899—1906 (1903—1908); 1922—1936 (1924—1936); 1950—1957 (1950—1957)¹.

Periods of poor runoff and low abundance of fish: 1907—1921 (1909—1923); 1937—1949 (1938—1949).

Fluctuations in the abundance of fish are particularly pronounced at the boundary between an abundant and a poor runoff periods; this may account for a sharp decrease in the catches of 1909/10 and 1937/38.

¹ The abundance periods are given in brackets.

НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ САЛАКИ И АТЛАНТИЧЕСКО-СКАНДИНАВСКОЙ СЕЛЬДИ

Канд биол. наук И. И. НИКОЛАЕВ

(Латвийское отделение ВНИРО)

Балтийская сельдь представляет одну из разновидностей атлантической сельди, хорошо приспособившуюся к слабосоленым водам Балтики с неустойчивым гидрологическим режимом, но богатым кормовыми ресурсами для сельдевых — особенно в заливах. Она издавна является самой многочисленной рыбой Балтики, составляющей основу рыбного промысла на этом водоеме и имеющей важное значение в питании другой массовой промысловой рыбы — трески, а также некоторых других хищных рыб и всех четырех видов балтийских тюленей. По сведениям К. К. Бера [3], уже в первой половине XIX века только у побережья Эстонии и частично Латвии ловилось до 300 000 бочек салаки в год. В последние 10 лет западнобалтийской сельди и салаки ловится от 1 до 1,5 млн ц в год, что составляет около половины, а в некоторые годы больше половины годового улова всех рыб в Балтийском море.

Приспособление сельди к неоднородному и неустойчивому режиму Балтики сопровождается интенсивным формообразованием. Процесс этот в пределах Балтики имеет относительно небольшую историю — он начался не ранее первой половины Литториновой трансгрессии, т. е. около 6 тыс. лет назад, и наметившиеся биологические группы не получили еще достаточно четкого морфобиологического обособления.

Систематикой балтийских сельдей никто детально не занимался, и в настоящее время существует большая путаница в определениях, таксономии и названиях биологических групп ее. Это явилось в значительной мере следствием того, что разными исследователями за основу внутривидовой системы балтийской сельди брались разные признаки и соответственно выделялись разного типа, биологически не сопоставимые группы. Так, по скорости роста и среднему числу позвонков выделяются две большие группы: западнобалтийская или рюгенская сельдь и восточнобалтийская сельдь—салака. По времени нереста различают весенненерестующую и осенненерестующую сельдь как среди западнобалтийской, так и среди восточнобалтийской. По величине глаз Е. К. Суворов [12] выделил большеглазую и меньшеглазую салаку. По месту нереста Х. Гессле [25] у шведского побережья различает весеннюю сельдь открытого моря, весеннюю фиордовую сельдь (салаку) средней части моря и ледовую сельдь (салаку) южной части Ботнического залива. Л. А. Раннак [10] различает локальные группы салаки в северо-восточном районе моря (салака Финского залива, салака Рижского залива, салака открытого моря и Моонзундского архипелага).

Неясность внутривидовой системы балтийской сельди мешает изучению ее биологии, а в ряде случаев затрудняет проведение мероприятий большого промыслового значения. Например, промысел салаки в Рижском заливе в настоящее время достиг очень больших размеров, и решение вопроса о возможности дальнейшего развития его здесь без опасения подрыва промысловых запасов этого вида невозможно без достаточного четкого представления о степени биологической обособленности салаки Рижского залива от салаки центральной Балтики.

О незаконченности формообразовательного процесса у балтийской сельди свидетельствует не только большое разнообразие нечетко обособленных биологических групп ее, но также наличие некоторых общих биологических свойств, отличающих все группы балтийских сельдей от сельдей Северного моря и Атлантики. Такими общими биологическими свойствами балтийских сельдей являются: приспособленность к существованию в воде с очень низкой соленостью, замедленный темп роста, ускоренное созревание, меньшая упитанность (жирность) в летне-осенний период, малая плодовитость.

По ряду важнейших биологических свойств все балтийские сельди распадаются на две большие сезонные группы: весенненерестующую и осенненерестующую [33].

Различия в сезонном ритме жизненного цикла этих групп имеют настолько большое значение, что разного рода непериодические отклонения в режиме моря совершенно по-разному отражаются на существовании каждой из них. Это особенно наглядно проявляется на разном ритме хода колебаний их численности.

Колебания численности как весенненерестующей, так и осенненерестующей сельди (салаки) в Балтике очень четко проявились в последние четыре десятилетия. В тепловодный период 1918—1922 гг. численность осенненерестующей сельди была на подъеме, а весенненерестующей — падала. Преобладание осенней сельди в уловах особенно велико было с 1922 по 1927 г. По данным Гессле (1932), в 1925—1927 гг. по всей Балтике до Ботнического залива включительно в уловах сельди господствовала осенняя раса. В эти годы она составляла в уловах 1926 г. от 89,3% в Ботническом заливе до 98,3% в Борнхольмском районе в 1927 г. По мнению Гессле, высокая численность осенней сельди в этот период была обусловлена большой урожайностью ряда предшествующих поколений, из которых особенно выделялись поколения 1917 и 1918 гг. После 1924 г. сильных поколений не было (поколение 1924 г. было умеренным), и общая численность стада этой расы начала снижаться. С 1928 г. резко повысилась численность весенней сельди за счет очень сильного поколения 1925 г. и, по-видимому, довольно многочисленных поколений 1927—1928 гг.

В 1928—1931 гг. промысел в южной и средней Балтике базировался на весенненерестующей сельди.

Так, Андерсен в биологической характеристике шведского промысла сельди на Балтике указывал, что в 1931 г., как и в два предшествующих года, большую часть уловов составляет весенненерестующая сельдь, но поколение 1925 г. в них уже утратило свое значение.

С 1932 по 1933 г. численность осенненерестующей сельди в промысловом стаде начинает сильно повышаться, а весенненерестующей — понижаться. Этот перелом произошел еще во второй половине 1929 г., когда появилось многочисленное поколение осенненерестующей сельди, а численность стада весенненерестующей после 1925 г. многочисленными поколениями не пополнялась и к этому времени уже имело явно выраженную тенденцию сокращения.

Быстрое увеличение численности осенненерестующей сельди и сокращение весенненерестующей сельди наблюдалось до конца 1930-х годов. Во второй половине этого десятилетия и в первые годы следующего

(1940-е годы) осенненерестующая сельдь достигла наибольшей численности за последние 30 лет. Особенно многочисленными были поколения осенней сельди в конце 1930-х годов, из которых поколение 1937 г. выделяется, как самое мощное из наблюдавшихся до настоящего времени для балтийской осенней сельди. Поколение этого года преобладало в уловах сельди в южной Балтике до 1948—1949 гг. Так, Аландер [18] в биологической характеристике промысла в южной Балтике (район Борнхольма) за 1949 г. указывал, что поколение осенненерестующей сельди 1937 г. в 1949 г. все еще играло важную роль в уловах. Не менее 41% сельди в уловах 1949 г. было представлено поколением 1937 г.

В центральной и северной Балтике численность осенней сельди (салаки) в 1930-е годы также была на подъеме. Об этом свидетельствует значительный рост в эти годы латвийских уловов салаки у берегов открытого моря, где промысел базировался преимущественно на осенней сельди (салаке), и сокращение промысла в Рижском заливе, основу которого всегда составляют концентрации весенненерестующей салаки.

Таблица 1

Относительные изменения латвийских уловов салаки в море и в Рижском заливе с 1925 по 1950 г. в %

Годы	В море	В Рижском заливе	Годы	В море	В Рижском заливе
1925—1927	23	77	1935—1937	33	67
1926—1928	17	83	1936—1938	36	64
1927—1929	15	85	1937—1939	37	63
1928—1930	16	84	1938—1940	30	70
1929—1931	16	84			
1930—1932	19	81	1945—1947	Около 15	Около 85
1931—1933	24	76	1946—1948	„ 12	„ 88
1932—1934	27	73	1947—1949	„ 12	„ 88
1933—1935	27	73	1948—1950	„ 0	„ 90
1934—1936	28	72			

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, в 1927—1929 гг. у морского побережья Латвии добывалось 15—16% салаки; в 1933—1934 гг. — 27—28%, а в 1936—1937 гг. — 36—37%. Доля уловов в Рижском заливе соответственно снизилась с 84—85% в 1927—1929 гг. до 72—73% в 1933—1934 гг. и до 63—64% в 1936—1937 гг.; при этом величина общего улова по Латвии заметно не изменилась. Несмотря на то, что промысел салаки у морского побережья по техническим причинам более затруднен, чем в Рижском заливе, процент добычи салаки в море (преимущественно осенненерестующей) с 1927—1929 гг. по 1936—1937 гг. возрос более чем в 3 раза.

В 1940-е годы положение изменилось: численность осенней салаки стала снижаться, а весенней — повышаться. Хотя в уловах южной Балтики до 1944—1945 гг. преобладала еще осенняя сельдь, но это было лишь следствием необычайно многочисленного поколения 1937 г. и довольно мощного поколения 1938 г.

К концу 1940-х годов высокая численность весенней салаки проявилась уже и в составе уловов: в это время соотношение весенней и осенней сельди в уловах на юге Балтики (в районе Борнхольма) было обратным тому, что наблюдалось в 1930-х годах. Характерно, что падение

численности осенней сельди и повышение весенней в эти годы наблюдалось не только в Балтике, но и в датских проливах. Так, А. Иенсен [26], говоря об изменениях в осеннем промысле сельди в западной Балтике, указывает, что осенний промысел сельди в Бельтах и Зунде, а также в Балтике вдоль островов Зеландия, Мёэн, Фальстер и Борнхольм обычно базируется исключительно на осенней сельди. В последние годы в связи с малой численностью этой сельди осеннее рыболовство основывается главным образом на весеннерестующей сельди.

Попель (1950 г.) указывает, что уловы осенней салаки в Польше уменьшились с 334 т в 1945 г. до 66 т в 1948 г., уловы весенней салаки увеличились со 170 т в 1946 г. до 243 т в 1949 г.

Увеличение стада весеннерестующей салаки в 1940-е годы наблюдалось в центральной и северной Балтике; мощные концентрации ее в конце 1940-х и в начале 1950-х годов наблюдаются в Рижском и Финском заливах. В этот период в Балтике наблюдается серия высокоурожайных поколений весеннерестующей сельди: 1944, 1946, 1948 и 1949 гг. [10, 4 и др.]. В уловах салаки Латвийской ССР доля «морской» салаки в 1947—1950 гг. снизилась до 10—15%.

Одним из проявлений образования мощного стада весеннерестующей салаки в конце 1940-х и в начале 1950-х годов являются необычно большие заходы ее на нерест в Висленский залив. Уловы весеннерестующей салаки в Висленском заливе в 1950—1951 гг. более, чем в 100 раз превышали средние уловы ее немцами в бывшем Фришгафе.

В 1952—1955 гг. наблюдается некоторое понижение численности весенней и повышение осенней салаки. Хотя общие уловы весенней салаки продолжают расти (особенно советские уловы), но это достигается широким применением новых, более совершенных способов лова (ставные невода, тралы); уловы же на одно орудие или на одно судно не только не растут (несмотря на повышение квалификации рыбаков), но имеют тенденцию снижаться.

Так, в 1953—1955 гг. в Рижском заливе зимние концентрации салаки были значительно слабее, чем в 1951 г.; уловы ставными неводами по всему побережью снизились; уловы тральщиков, несмотря на приобретенный опыт рыбаков (ловить тралами начали в 1951 г.), не увеличились.

Снижение уловов на один ставной невод особенно резко выражено в Пярнуской бухте (табл. 2), причем это связано не только с тенден-

Таблица 2

Средний улов ставного невода в районе Пярнуского залива в 1947—1953 гг. в ц

(данные Л. А. Раннак)

Год	Количество ставных неводов в штуках	Общий улов ставных неводов		Средний улов на один ставной невод	
		в ц	в %	в ц	в %
1947	44	32208	100	732	100
1948	80	44800	136	560	77,7
1949	120	61200	190	510	69,6
1950	145	74385	231	513	70,0
1951	198	85162	264	430	58,7
1952	247	90896	282	368	50,3
1953	272	71808	223	264	36,0
1954	340	85000	264	250	34,1

цией снижения численности весенней салаки, но и с чрезмерной и все возрастающей плотностью расстановки неводов, на что справедливо обратили внимание Л. А. Раннак и другие ихтиологи.

Показательно уменьшение весенних нерестовых концентраций в районе Клайпеды, где впервые в 1951 г. были применены для облова салаки ставные невода, и в первый же год уловы были очень высокими; в последующие 4 года, несмотря на то, что рыбаки приобрели опыт эксплуатации этого орудия лова и лучше изучили особенности подхода салаки к берегу, уловы заметно снижались.

По-видимому, с уменьшением стада весенней сельди (салаки) за последние годы связано сильное падение уловов ее в Висленском заливе, где улов в 1953 г. был в два, а в 1955 г. в 5 раз меньше, чем в 1950 г.¹ По данным Субклева (1956), с 1951 г. наблюдается падение уловов весенненерестующей сельди также в районе острова Рюгена (табл. 3).

Таблица 3

Динамика уловов салаки в Висленском заливе и в районе острова Рюгена в послевоенный период²

Г о д	В тыс. ц		В % к 1950 г.	
	Висленский залив	Район Рюгена	Висленский залив	Район Рюгена
1948	—	11,5	—	30
1949	63,6	23,0	36	60
1950	177,3	38,8	100	100
1951	176,6	23,9	99	87
1952	138,9	31,3	78	80
1953	88,0	—	44	—
1954	106,2	—	60	—
1955	38,9	—	22	—
1956	19,3	—	11	—

Большой интерес представляют данные Н. П. Бирюкова о тенденции в изменении соотношений весенней и осенней салаки в промысловом стаде Гданьской бухты в период 1951—1955 гг. и его соображения о причинах резкого сокращения захода (весенненерестующей) салаки в Висленский залив в этот период. В промысловом стаде салаки в Гданьской бухте по анализам траловых уловов в 1951 г. было еще большое преобладание весенней расы (77,3%), но уже в 1953 г. она составляла лишь половину промыслового стада (50,3%) (табл. 4).

Таблица 4

Соотношение весенне-и осенненерестующей салаки в Гданьской бухте в % (по данным Бирюкова, 1955).

Салака	1951	1952	1953	1954	1955
Весенняя	77,3	78,5	50,3	Данных нет	62,1
Осенняя	22,7	21,5	49,7		37,9

¹ На сокращение заходов нерестовой салаки в Висленский залив в последние годы по-видимому также оказало влияние увеличение стока промышленных и бытовых вод в этот залив.

² Данные по району острова Рюгена (район Грейфсвальдербодден) относятся к весенненерестующей сельди и заимствованы из работы Субклева [39].

Н. П. Бирюков указывает на постоянное снижение уловов салаки в Висленском заливе, начиная с 1950 г., которое нельзя объяснить одними гидрометеорологическими причинами, складывающимися в период путины.

Многолетние колебания численности весенней и осенней салаки в Балтике в последние три десятилетия имели такую последовательность:

- 1925—1930/31 гг. — численность весеннерестующей сельди (салаки) растет, а осеннерестующей понижается;
 1930/31—1938/39 гг. — численность весенней салаки понижается, а осенней растет;
 1939/40—1950/51 гг. — численность весенней салаки растет, а осенней понижается;
 1951/52—1955 гг. — численность весенней салаки понижается, а осенней растет.

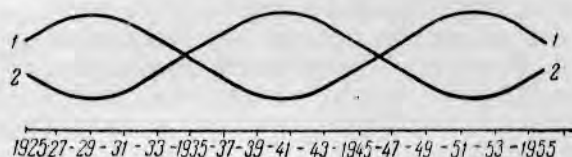


Рис. 1. Схема многолетних колебаний численности:
 1—весенней и 2—осенней салаки в период 1925—1955 гг.

Схема этих изменений указана на рис. 1. Следует отметить, что указанные колебания численности балтийской сельди особенно четко выражены в южной Балтике.

ФАКТОРЫ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ БАЛТИЙСКОЙ СЕЛДИ (САЛАКИ)

Наиболее общим выводом при анализе динамики численности весенне- и осеннерестующей сельди (салаки) является разноритмичный ход многолетних колебаний численности этих двух групп: в годы повышения численности весеннерестующей сельди наблюдается снижение численности осеннерестующей и наоборот. Это свойство можно рассматривать как следствие глубоких различий в образе жизни биологических групп вида и связанного с этим разного отношения каждой из них к изменениям режима водоема.

Нам хорошо известно, что весенне- и осеннерестующие сельди Балтики отличаются временем нереста и связанным с этим сезонным ритмом физиологического состояния рыб и формированием поколений, экологией размножения, распределением в пределах моря (осеннерестующая размножается на банках и у открытых берегов; весеннерестующая — преимущественно в заливах моря, на меньших глубинах и в более опресненной воде). Осенняя сельдь Балтики экологически и по распространению является более морской, а весенняя — более солоноватоводная, в массе размножающаяся и распространенная в заливах моря.

В анализе колебаний численности двух основных групп балтийской сельди следует обратить особое внимание на колебания условий пищевой обеспеченности их, так как этот фактор чаще всего оказывает решающее влияние на колебания численности видов. Как весенняя, так и осенняя сельдь в молодом возрасте — до 1—1,5 года (до достижения 10—11 см) питаются только зоопланктоном.

Состав зоопланктона

в центральной Балтике

Pseudocalanus elongatus
Temora longicornis
Acartia longiremis
Acartia bifilosa
Eurytemora hirundoides
Bosmina maritima
Evadne nordmanni

в заливах Рижском, Финском
 и Ботническом

Limnocalanus grimaldii
Eurytemora hirundoides
Bosmina maritima
Acartia bifilosa
Evadne nordmanni
Podon leuckarti

Такой же состав питания имеет и балтийская килька. На этом основании мы можем заключить, что если бы колебания численности балтийской сельди (салаки) определялись пищевой обеспеченностью в раннем возрасте, то у обеих биологических групп этого вида ход колебаний численности должен был быть сходным с соответствующими колебаниями численности кильки. Однако динамика многолетних колебаний кильки, весенней и осенней сельди (салаки) не обнаруживает такого сходства¹. Следовательно, пищевая обеспеченность влияет на колебания численности лишь взрослого состава популяции, так как основная пища сельди (салаки) в возрасте старше двух лет совершенно иная, чем у кильки.

Основу пищи салаки в возрасте старше двух лет (при размере более 11 см) в основной зоне ее ареала — в северной Балтике, включая заливы Рижский, Финский и Ботнический, составляют:

Limnocalanus grimaldii, *Mysis oculata* var. *relicta*, *Mysis mixta*, *Pontoporeia affinis* и *Pontoporeia lemorata* (двумя последними видами салака питается преимущественно в осенне-зимний период).

Эти виды относятся к характерному для данного водоема холодноводному реликтовому комплексу арктического происхождения. Холодноводная природа этих видов сказывается как на вертикальном, так и горизонтальном их распределении. Так, четыре первых вида наиболее многочисленны в северной части моря, в том числе в Рижском, Финском и Ботническом заливах, причем два из них — *Mys. oculata* и *Limnocalanus* в центральной части моря встречаются редко, а в южной и западной спорадически и в питании рыб никакого значения не имеют. Три последних вида достигают значительной численности в центральной и даже в южной Балтике, но встречаются здесь только в зоне холодной воды, преимущественно глубже 50—60 м.

Следует отметить, что Балтика для всех видов арктического фаунистического комплекса представляет южный предел ареала распространения; даже в Северном и Норвежском морях эти виды или отсутствуют, или очень малочисленны.

В период гидрологической зимы и начала гидрологической весны, что в среднем продолжается в центральной и южной части моря с января по апрель, а в северной Балтике и в заливах Рижском, Финском и Ботническом — с декабря по май, значительная часть моря замерзает, а незамерзающие воды охлаждаются до 2—3° (только водные массы, подстилающие гомогалинный слой в Готландской котловине глубже 60—70 м, в течение всего года удерживают сравнительно постоянную температуру около 4—5°). В это время виды холодноводного комплекса имеют нормальные гидрологические условия арктического режима, если не во всей Балтике, то в северной части моря и особенно в заливах Рижском, Финском и Ботническом. Эти виды наиболее интенсивно размножаются зимой или весной и распространены в этот период на всех глубинах. Летом, в связи с прогревом верхнего слоя воды, они смещаются на средние и большие глубины, где температура воды не превышает 5—6°, а в некоторых местах бывает менее 2°.

Температурный режим Балтики в зимний период (как и в другие сезоны) подвергается большим колебаниям. Общая площадь покрытия Балтики льдом в очень мягкие зимы составляет 60—70 тыс., в среднесуровые — около 200 тыс. и в суровые — более 400 тыс. км². В теплые зимы лед отсутствует во всем центральном бассейне моря, Рижском заливе, в западной части Финского и центральной части Ботнического заливов; в эти зимы лед образуется только в прибрежной части северного района центрального бассейна, в восточной половине Финского

¹ Автор не располагает достаточным материалом по этому вопросу и его мнение приводится в статье в дискуссионном порядке.

залива, вдоль всего Финского побережья, в северной части Ботнического залива и у островов; в умеренные зимы замерзают все заливы Балтики (не полностью замерзает только центральная часть Рижского залива) и лед образуется на значительном расстоянии от берегов в северной части центрального бассейна; в суровые зимы замерзает все Балтийское море, а также все датские проливы до Каттегата включительно (рис. 2).

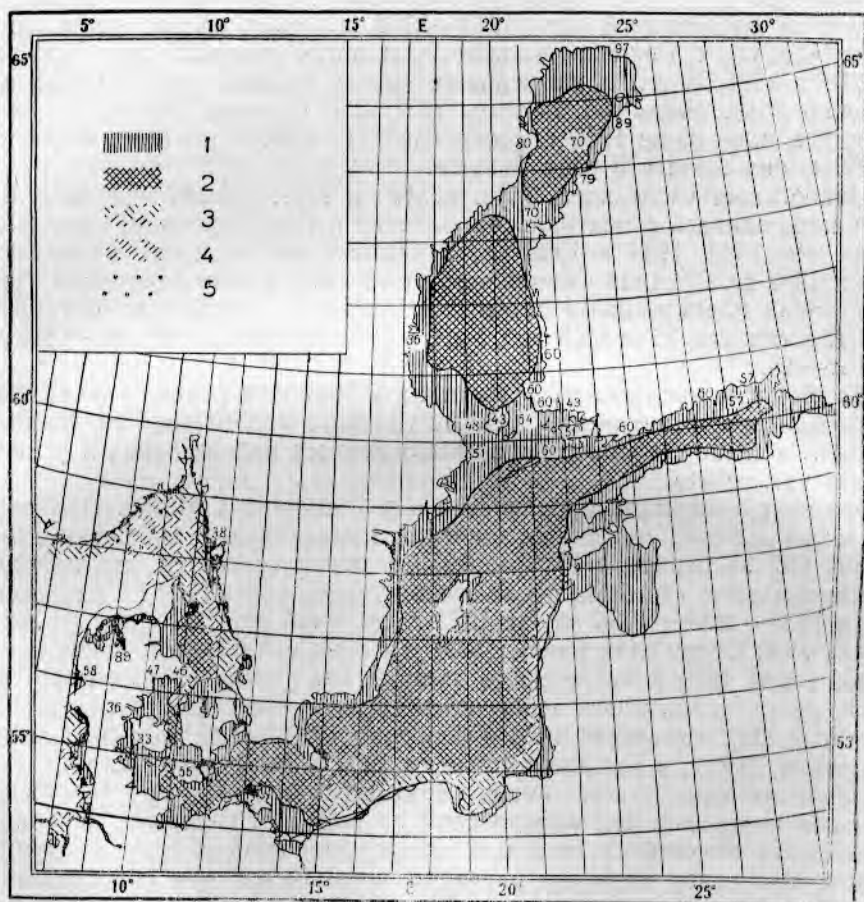


Рис. 2. Пример полного замерзания Балтики в феврале 1942 г. (по данным Палосу [36]):

1—5—различные плотности льда.

За последние 55 лет наиболее суровые зимы были в 1940, 1942, 1947, 1941, 1929, 1917 и 1956 гг., причем особенно суровы были зимы 1947, 1940, 1942 и 1929 гг. Очень теплые зимы были в 1949, 1944, 1939, 1938, 1930, 1925, 1910, 1906 и 1903 гг., из них самыми теплыми были первые 5 зим.

Суровые зимы отличаются от мягких не только большей площадью замерзаемости моря, но и продолжительностью зимнего режима и большей глубиной охлаждения водных масс Балтики. Если взять за показатель зимнего гидрологического режима Рижского залива температуру воды в средней его части менее 2° , то теплая гидрологическая зима длится в нем 2—2,5 месяца (с февраля до середины апреля), а суровая — 4—4,5 месяца (с начала января до конца апреля, или до первой половины мая).

Столь резкие колебания в зимнем гидрологическом режиме в разной степени и по-разному отражаются на жизни разных эколого-фаунистических и флористических комплексов Балтики. Выясняется, что зимний гидрологический режим непосредственно или через сопряженные с ним процессы оказывает настолько глубокое воздействие на существование арктических видов, что вызывает колебания их численности, причем после суровых зим численность их повышается, а после мягких — понижается.

Так, за последние 8 лет (1948—1956 гг.) наибольшая численность лимнокалянуса в Рижском заливе была после суровых зим 1953/54, 1947/48 и 1955/56 гг., а наименьшая — после мягкой зимы 1950/51 г. и особенно после очень теплой зимы 1951/52 г. Средняя численность этого вида в мае—июне 1956 г. составила 1112 особей на 1 м³, тогда как в 1952 г. она была в 3 раза меньше.

Наибольшая численность *Mys. mixta* и *Mys. oculata* за последние 9 лет наблюдалась в центральной Балтике и Рижском заливе после суровых зим 1947, 1954 и 1956 гг., а наименьшая — после мягких зим 1949 и 1952 гг. Средняя численность этого вида в результативных (ночных) ловах планктонными сетями в период с апреля по октябрь в 1947 г. составила 76 особей под 1 м², в 1954 г. — 119, в 1956 г. — 130, а в 1949 г. — 25.

На высокую численность *Mys. mixta* в 1947 г. в районе южной Балтики указывает Манковский (1950). Сходные колебания численности по годам в связи с суровостью зимнего режима наблюдались и у *Mysis oculata* var. *relicta*.

Эта закономерность проявляется и у *Pontoporeia affinis*. При сопоставлении средних численных значений этого рачка у побережья Финляндии [36] за период с 1928 по 1935 г. обнаруживается, что наибольшая численность его была после очень суровой зимы 1929 г., а наименьшая в 1933—1934 и 1935 гг. (за 1932 г. сведений нет), т. е. в годы очень мягких зим. Среди этих данных имеется одно исключение: после самой теплой зимы 1930 г. численность данного вида была сравнительно высокой, но здесь сказалось необычно многочисленное, как указывает Сегерстрале [38], поколение 1928 и особенно 1929 годов; молодых особей поколения 1930 г. в составе популяции 1930 г. было очень мало.

Следовательно, у всех видов арктическо-балтийского комплекса, данными о которых мы располагаем за ряд лет, годовые колебания численности связаны со степенью охлаждения водных масс в зимний период. Эта связь особенно наглядно проявляется при сопоставлении численности указанных видов по годам с таким показателем относительной суровости зим для всей Балтики, как площадь покрытия моря льдом (рис. 3).

Таким образом, в годы с суровыми зимами кормовая обеспеченность взрослой салаки при прочих равных условиях (прежде всего при одинаковой численности ее стада) лучше, чем в годы с мягкими зимами, причем это должно особенно резко проявляться по отношению к весеннерестующей салаке в северной части моря, основу пищи которой составляют арктические виды. Следовательно, в многолетние периоды с более суровым гидрологическим режимом кормовые ресурсы обеспечивают пищей более многочисленное стадо взрослой салаки, чем в периоды с мягкими зимами.

Салака, как разновидность сельди, не относится по экологической природе к чисто арктическому виду и поэтому значительное понижение температуры воды зимой действует на нее отрицательно. При температуре менее 1° взрослая салака полностью перестает питаться. При этом особенно чувствительными к охлаждению вод должны быть ранние стадии салаки (личинки и мальки). Весеннерестующая салака значительно лучше приспособлена, чем осеннерестующая, так как пер-

вую зимовку поколение весенней сельди (салаки) проводит уже достаточно подросшей сформированной рыбкой, достигшей размера 7—8 см, а поколение осенней салаки — личинкой или очень малой величины мальком размером не более 3—4 см. По-видимому, этим объясняется, что обильные кормовые ресурсы пелагиали северных морей (северной Атлантики, Баренцева, Белого, Охотского и других морей) могут осваивать только весенненерестующие формы сельдей.

Осенние сельди распространены в более теплых водах, в частности из морей северной Атлантики они наиболее многочисленны в Северном море, Скагерраке и южной Балтике. По экологии и ареалу распространения осенненерестующие сельди можно отнести к типичному бореальному фаунистическому комплексу, в то время как весенненерестующие — к бореально-арктическому.

Очень показательно, что многочисленные поколения осенненерестующей салаки в Балтике наблюдаются только в годы теплых зим.

За последние 40 лет на Балтике зарегистрированы многочисленные поколения осенней салаки в следующие годы: 1903, 1910, 1913, 1924, 1929, 1937, 1943 и 1951 (все эти годы заканчивались теплой зимой). Положительные аномалии температуры воздуха по Вентспилсу (пункту, расположенному примерно против средней части Балтики) в соответствующие зимы за период с декабря по апрель составили от 1° в 1951/52 г. до 3,1° в 1924/25 г. (табл. 5).

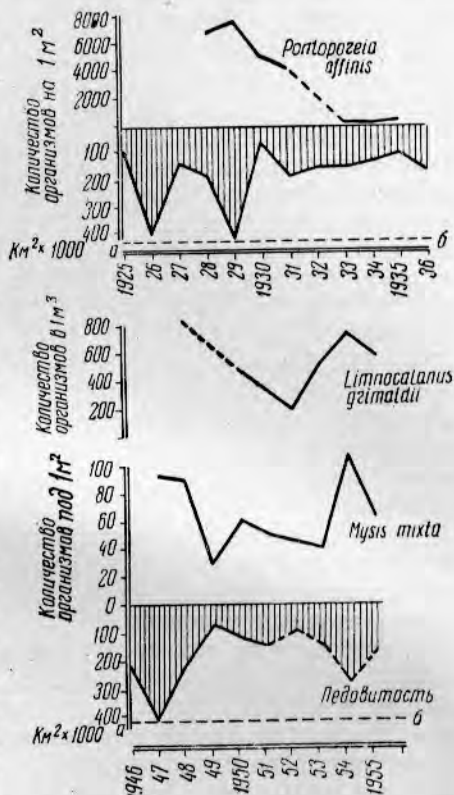


Рис. 3. Годовые изменения ледового покрова Балтики (по данным Палосу [36]) и колебание численности массовых видов ракообразных арктическо-балтийского комплекса (по Сергерстрале [38]).

Таблица 5

Положительные аномалии температур воздуха по Вентспилсу в первую осень и первую зиму многочисленных поколений осенненерестующей сельди (салаки) Балтики

Год многочисленных поколений	Первая осень	Первая зима	Положительные отклонения от среднего многолетнего за период (в градусах)	
			октябрь — апрель	декабрь — апрель
1913	1913	1913/14	1,6	2,0
1924	1924	1924/25	2,7	3,1
1929	1929	1929/30	2,2	2,7
1937	1937	1937/38	1,1	1,9
1943	1943	1943/44	1,9	2,0
1951	1951	1951/52	—	1,0

По продолжительности ледового периода в датских проливах с 1912 по 1939 г. (за более позднее время данные не приведены) самая теплая зима наблюдалась в районе западной Балтики в 1924/25 г. (половина дня), затем следуют (в порядке увеличения ледового периода) зимы 1920/21, 1926/27, 1929/30, 1933/34, 1937/38 и 1913/14 (6 дней) [24]. За 27-летний период (1912—1938 гг.) в течение трех малоледовитых зим в датских проливах формировались многочисленные поколения осенней сельди (салаки) в Балтике.

Еще более реальным показателем суровости зимнего режима в Балтике является ледовитость моря. В работе Палосу [36] приводится диаграмма площадей максимального покрытия льдом Балтики в течение каждой зимы за время с 1770 по 1951 г. (численные данные не приведены). На диаграмме видно, что самые малоледовитые (т. е. самые теплые) зимы в период с 1913 по 1951 г. (с площадью покрытия менее 80 тыс. кв. км) были в 1925 (1924/25), 1930 (1929/30), 1938 (1937/38), 1939 (1938/39), 1943 (1942/43), 1944 (1943/44) и 1949 (1948/49). Первую зимовку многочисленные поколения осенней сельди проводили в 1925, 1930, 1938 и 1944 гг.; пятое многочисленное поколение за этот период (поколение 1913 г.) зимовало также в мягкую зиму, ледовитость которой хотя и была в 1,5—2 раза больше, чем в упомянутые выше самые теплые зимы, но все же ниже средней многолетней величины.

Формирование многочисленных поколений осенней сельди (салаки) в теплые или очень теплые осени и зимы свидетельствует о том, что теплая первая зима и осень являются бесспорно необходимым, но еще не достаточным условием.

Оказывает ли температурный режим (степень охлаждения воды) в зимний период непосредственное влияние на выживаемость осенней сельди в первый год ее существования или это влияние косвенное, нам неизвестно, но внешне связь этих двух природных явлений выражена настолько отчетливо, что уже теперь представляется вполне реальным использовать ее для прогнозирования относительной численности отдельных поколений осенней сельди (салаки) как одну из важнейших закономерностей. Для этой цели можно указать и более конкретные формы проявления этой зависимости. Так, очень суровые зимы (1940, 1942 и 1947 гг.) полностью исключают формирование поколения не только высокой, но даже средней численности. В умеренные зимы (1946, 1948 и 1918 гг.) более вероятно формирование малочисленного поколения. В очень теплые зимы (1930, 1949 и 1925 гг.) за редким исключением формировались самые многочисленные поколения; за последние 50 лет из 9 многочисленных поколений 7 формировались в очень теплые зимы и 2 поколения в умеренно теплые. Поколения особенно высокой численности (например, 1937 и 1930 гг.) формировались только в очень теплые зимы.

Несмотря на большую чувствительность к зимнему режиму, осенне-нерестующая сельдь в Балтике очень многочисленна. В южной части моря-она, как правило, является даже более многочисленной, чем весенняя сельдь. Этот факт позволяет предполагать, что вредное влияние зимнего охлаждения вод (особенно в первый год жизни) компенсируется значительными выгодами для ее существования в другие сезоны. Размножение сельди в осенний период позволяет ей полнее использовать кормовые ресурсы пелагиали весной и летом (в период наибольшего развития планктона) по сравнению с сельдями, размножающимися весной и в начале лета, так как в период размножения питание как весенней, так и осенней сельди (салаки) резко сокращается.

Весенне-нерестующая сельдь по сроку размножения значительно лучше приспособлена к суровым зимним условиям Балтики, так как ее молодь успевает за лето и осень подрасти в достаточно большого и

окрепшего малька. Это важное биологическое свойство позволяет им хорошо использовать богатые кормовые ресурсы северной Балтики, в частности заливов Ботнического, Финского и Рижского, где развиваются в большом количестве крупные холодноводные ракообразные планктона и нектобентоса (лимнокалянус, мизис окулата, мизис микста, понтопорей фемората и понтопорей аффинис). Вследствие этого весенняя сельдь (салака) достигает огромной численности во всей северной Балтике, включая указанные заливы, а также район Аландского архипелага и почти все восточное побережье Швеции. На этом пространстве весенняя сельдь является более многочисленной, чем осенняя (салака) даже в наиболее тепловодные (по зимнему режиму) периоды, как например 1930-е годы. В периоды суровых зим весенняя сельдь (салака) занимает господствующее положение по всей Балтике, в то время как осенняя сельдь даже в самые тепловодные периоды господствует только в южной части моря. В общепалтийских уловах сельди на долю весенненерестующей приходится в среднем не менее 70%.

Поскольку кормовые ресурсы взрослой салаки за счет видов арктического комплекса в годы после суровых зим повышаются и весенненерестующая салака лучше приспособлена к низким температурам воды, чем осенненерестующая, то в периоды более суровых зим численность весенненерестующей салаки должна повышаться, а осенненерестующей (как менее приспособленной к низким температурам) — понижаться. В периоды с теплыми зимами, наоборот, численность весенненерестующей салаки должна падать, а осенненерестующей — расти (табл. 6).

Таблица 6

Естественные многолетние периоды суровости зимнего сезона и колебаний относительной численности весенней и осенней сельди (салаки) в Балтике

Периоды	Годы	Площадь максимальной замерзаемости Балтики в тыс. кв. км		Тенденции изменений относительной численности сельди	
		средняя (для периода)	колебания	весенней	осенней
Теплый	1903—1915	140	81—235	Понижение	Повышение
Холодный	1916—1929	237	89—400	Повышение	Понижение
Очень теплый	1930—1939	117	58—175	Понижение	Повышение
Холодный	1940—1947	263	64—420	Повышение	Понижение
Теплый	1948—1955	153	62—272	Понижение	Повышение

Колебания численности этих двух групп салаки (и западнобалтийской сельди) в последние 50 лет были выражены очень резко, что находится в полном соответствии с резкими колебаниями температурного режима в соответствующий период зимнего сезона.

Если бы статистика промысла разделяла осеннюю и весеннюю салаку, то мы имели бы больше данных для доказательства разноритмичности колебаний численности двух главных сезонных биологических групп салаки и западнобалтийской сельди.

На соответствие колебаний уловов сельди в районе Борнхольма с суровостью температурного режима в зимние месяцы (январь, февраль, март) указывает А. Иенсен [26].

Весенненерестующая сельдь Балтики по жизненному циклу, размножению вблизи берегов, питанию наиболее крупными из массовых планктических ракообразных и по ряду других биологических особенностей очень близка к атлантическо-скандинавской сельди (от которой она и происходит). Это обстоятельство позволяет предполагать наличие некоторых общих свойств у данных сельдей и в динамике численности. В связи с этим были рассмотрены некоторые особенности колебаний

численности атлантическо-скандинавской сельди с той же теоретической позиции, с которой было проанализировано это явление и у балтийских сельдей (численность вида в основном определяется обеспеченностью пищей взрослых особей и выживаемостью молоди, причем первое зависит главным образом от годовых колебаний продуктивности массовых компонентов пищи, а выживаемость на ранних этапах развития — от жизнеспособности формирующегося организма и изменчивости режима). Очень важным свойством для выживаемости формирующегося поколения является жизнеспособность организмов на ранних стадиях развития (их способность противостоять вредным воздействиям среды) в разные годы. Эти различия должны быть связаны с условиями нагула производителей, следовательно, в первую очередь с обеспеченностью пищей взрослых (половозрелых) особей. Из этого следует, что если колебания численности весеннерестующей сельди в Балтике определяются в основном колебаниями продуктивности массовых и наиболее ценных компонентов пищи взрослого состава популяции этого вида — лимнокалянуса и мизид, то колебания численности атлантическо-скандинавской сельди должны определяться в первую очередь колебаниями численности калануса.

Из гидрологических условий, оказывающих влияние на выживаемость формирующегося поколения весеннерестующих сельдей, особенно большое значение должна иметь интенсивность прогрева воды в первые недели и месяцы существования поколения, поскольку в условиях достаточной обеспеченности молоди кормом температурный режим среды определяет скорость развития организмов на самых ранних стадиях и тем самым скорость выхода их из-под влияния вредных воздействий среды, на которые подросшие особи реагируют слабее или от воздействия которых они в состоянии уходить в другую зону водоема.

НЕКОТОРЫЕ СВОЙСТВА И ФАКТОРЫ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ АТЛАНТИЧЕСКО-СКАНДИНАВСКОЙ СЕЛЬДИ

По исследованию биологии атлантическо-скандинавских сельдей имеется много опубликованных работ. Практика освоения промыслом богатейших запасов сельди на больших просторах северо-восточной Атлантики ставила перед наукой на первый план проблему распределения сельдей. Это и определило главное направление и основные результаты исследований.

Многие исследователи занимались изучением численности этой сельди, причем были применены разные методы выяснения основных закономерностей колебаний численности и высказаны разные теории о их причинах. Наиболее существенными результатами исследований является концепция Иорта о флюктуациях численности рыб.

О причинах колебаний численности достаточно обоснованных мнений не высказано. В новейшей сводке о биологии этой сельди, составленной Ю. Ю. Марти и опубликованной в сокращенном виде в 1956 г., о причинах колебаний численности сельди ничего не сказано. В связи с вопросом использования этих сельдей промыслом Ю. Ю. Марти [8] констатирует, что атлантическо-скандинавские сельди представляют собой наиболее многочисленное стадо среди всех сельдей мирового океана. Высокая численность их определяется чрезвычайно широким нагульным ареалом, охватывающим почти всю boreальную область северо-восточной Атлантики. Атлантическо-скандинавские сельди используют наиболее продуктивную зону этого бассейна — область полярного фронта, где в результате интенсивной вертикальной циркуляции водных масс создаются благоприятные условия для развития планктона. Но это не исключает того, что важнейшим фактором колебаний численности поколений и у нее, как и у других разновидностей этого вида, может быть неравномерная пищевая обеспеченность по годам, связанная в основ-

ном с разногодичными колебаниями продуктивности планктона в области северо-восточной Атлантики (включая придаточные водоемы) и даже в области собственно полярного фронта.

В настоящее время еще отсутствуют (по крайней мере в литературе) количественные данные по планктону какого-либо района северо-восточной Атлантики за достаточно большой непрерывный период времени (хотя бы за 15—20 лет), которые можно было бы подвергнуть непосредственному анализу в связи с проблемой колебаний численности сельди. Но те немногочетные серии непрерывных количественных сведений, которые нам известны из литературы, указывают на большие колебания в продуктивности планктона по годам. Приведем некоторые из них.

По данным Б. П. Мантейфеля [7], в 1930—1938 гг. биомасса планктона в Баренцевом море имела большие годовые колебания. Так, в районе устья Мотовского залива наибольшие средние значения продукции планктона в июне (1934 и 1937 гг.) превышали наименьшие (1930, 1935) в 3 и более раз, а по отношению к показателю крайне бедного планктоном 1938 г.—в 80—90 раз.

Годы	Биомасса в мг/м ³
1930	100
1931	300
1932	135
1933	Много
1934	350
1935	100
1936	320
1937	360
1938	4

На большие колебания в продуктивности планктона в водах у западного и северо-западного побережья Норвегии указывает К. Виборг [40], причем характерно, что годовые отклонения оказались однозначными для всей исследованной области (от южной до северной Норвегии). Во всех районах за период 1949—1951 гг. наименьшая продуктивность была в 1949 г., а наибольшая в 1951 г.

Средние показатели объема планктона в мл [40]

	Апрель	Август
1949	5,7	8,8
1950	11,3	33,2
1951	21,3	35,1

Автор указывает на большие годовые колебания в продуктивности планктона. Так, средняя биомасса в 1927—1939 гг. была значительно ниже, чем в 1949—1951 гг., что отражают показатели объемов вертикальных ловов сетью Нансена от дна до поверхности (табл. 7) в разные месяцы.

Таблица 7
Колебания биомассы планктона по данным К. Виборга

Годы	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1927—1939	—	—	1,2	3,1	17,0	—	9,4	1,4	1,7	2,8	3,7	1,8
Число наблюдений	—	—	4	4	1	—	6	2	1	3	1	1
1949—1951	1,3	1,2	1,1	5,0	38,4	33,5	50,2	13,1	7,6	6,1	2,6	3,4
Число наблюдений	4	3	5	6	7	6	4	6	5	3	4	3

О значительных изменениях в продуктивности планктона по годам свидетельствуют и показатели колебаний жирности его. Так, по данным Уимпenni [41], в Северном море содержание жира в планктоне, собранном сетью Гензена в 1947—1952 гг., характеризовалось следующими показателями.

Год	Сырой вес планктона в мг/м ³	Содержание жира в мг/м ³
1947	55	15
1948	46	12
1949	44	9
1950	43	11
1951	43	8
1952	97	20

Большие колебания в продуктивности планктона по годам не могли не отразиться на условиях питания сельди. В связи с этим большой интерес представляют данные Б. П. Мантейфеля, изложенные в той же работе, и Г. В. Болдовского [2]. Как уже говорилось, по данным Б. П. Мантейфеля, в период с 1930 по 1938 г. самый бедный планктон в Баренцевом море был в 1930, 1935 и особенно в 1938 гг. В 1935 и 1938 гг. (по 1930 г. сведения не приводятся) наблюдался и очень плохой откорм сельди. Планктон был очень обеднен и не мог полностью обеспечить потребность в питании колоссальных количеств сельди в южной части Баренцева моря.

Имеются указания, что осенью 1935 г. сельдь была значительно менее жирной, чем в 1934 г. Фактические данные о жирности сельди в этой работе приводятся за три года (1937—1939), причем, как и следовало ожидать, наибольшая жирность оказалась в год наиболее продуктивного планктона (1937), а наименьшая — в год (1938) самого бедного планктона (табл. 8).

Таблица 8

Средняя жирность сельди (мурманской) в процентах от сырого веса тела по размерам в августе и сентябре 1937—1939 гг.

Год	Месяц	Длина сельди в см							
		17	18	19	20	21	22	23	24
1937	Август	11,28	—	18,06	—	—	22,62	—	25,26
	Сентябрь	9,25	—	12,06	13,98	—	—	20,54	—
1938	Август	—	—	—	11,67	14,06	17,39	—	19,20
	Сентябрь	—	—	14,22	13,34	16,36	17,30	—	—
1939	Август	14,85	16,95	—	—	20,46	18,50	—	20,42
	Сентябрь	15,36	17,80	—	—	—	—	18,93	—

Поскольку прямых данных по показателям нагула (жирности) сельди и по условиям ее откорма (планктону) за большой период не имеется, мы лишены возможности непосредственно проанализировать влияние этого фактора на воспроизводство сельди и определить его роль в колебаниях численности последней. Поэтому пришлось прибегнуть к косвенному анализу. С этой целью мы обратились к факторам гидрологического режима, обуславливающим годовые колебания продуктивности планктона.

Не подлежит сомнению, что непосредственной причиной колебаний продуктивности планктона в водах северо-восточной Атлантики, как и в других водоемах, являются колебания в обогащении биогенами верхнего слоя воды (зоны фотосинтеза). Так как обилие биогенов в водах

северо-восточной Атлантики определяется более интенсивной, чем во многих других районах мирового океана, вертикальной циркуляцией воды, можно предполагать, что первопричиной колебаний продуктивности планктона должны быть годовые различия в интенсивности вертикального перемешивания вод. Учитывая, что обогащение верхних слоев биогенами сильнее всего выражено в зимний период и обусловлено наибольшей в этот сезон глубиной конвективного перемешивания вод, что связано с охлаждением поверхностных слоев и уменьшением градиента плотности по вертикали, можно считать, что годовые различия в обогащении продуктивного слоя моря биогенами в основном будут определяться разной степенью зимнего охлаждения воды, т. е. суровостью зим. Следовательно, и годовые колебания интенсивности развития планктона должны определяться глубиной зимнего конвективного перемешивания вод.

Следует отметить, что обогащение биогенами поверхностных слоев воды в глубоких водоемах умеренных и высоких широт в зимний период за счет конвективного перемешивания вод давно известно, но этому явлению не придавалось должного внимания в объяснении годовых колебаний биологической продуктивности водоемов. Физическая характеристика вертикальной зимней циркуляции морских вод (особенно северных водоемов) обстоятельно разработана Н. Н. Зубовым [6] еще в 1930-х годах.

Большая связь в обогащении верхних слоев воды биогенами с интенсивностью (глубиной) зимнего конвективного перемешивания вод может быть иллюстрирована рядом фактических данных.

Так, в работе Л. Купера [21] опубликованы колебания фосфатов зимой в Ламанше за 12 лет (1924—1937 с пропуском 1928 и 1930 гг.). Сопоставляя эти колебания с колебаниями средней ледовитости в немецких бухтах от Одера до Эмса за соответствующие годы, по данным Ф. Нуссера [34], можно наблюдать большое соответствие в изменчивости этих величин (рис. 4). В годы с суровыми зимами (1924, 1929 и 1926) содержание фосфатов зимой было больше средней величины, а в годы с мягкими зимами, кроме 1925 г., наоборот, — ниже средней. Купер [21] сопоставил эти колебания фосфатов с колебаниями численности личинок рыб и тоже обнаружил четкую корреляцию.

В. А. Егорова [5] обращает внимание на большое влияние зимне-весеннего конвективного перемешивания вод Черного моря на динамику биогенов. Она указывает, что наиболее низкое содержание фосфатов на глубине 200 м в весеннее время наблюдалось в 1954 г., после наиболее суровой зимы, когда температура воды на глубине 75 м понижалась до 5,57°, в то время как минимальная температура в 1953 г.

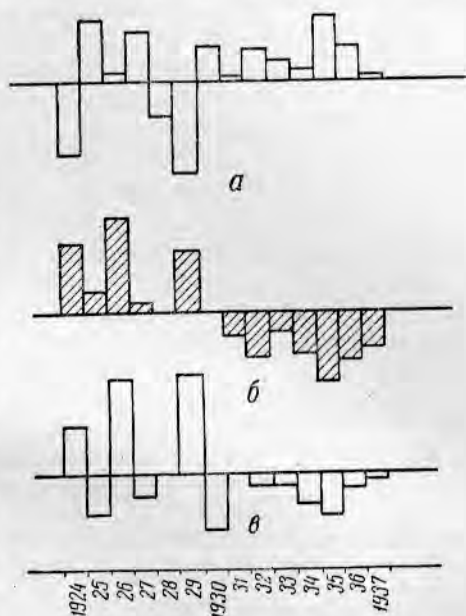


Рис. 4. Колебания в содержании фосфатов в воде Северного моря (район Ламанша) в зимы разной суровости в период 1924—1937 гг.:

а—средняя зимняя температура воды в районе Гельгольанда в отклонениях от средней за 1924—1937 гг. (декабрь—апрель), по данным Гедеке [22]; б—содержание фосфатов в отклонениях от средней величины за 1924—1937 гг. (по данным Купера [21]); в—максимальная ледовитость Балтики в соответствующие зимы в отклонениях от средней за 1924—1937 гг. (по данным Палосу [36]).

была $6,85^{\circ}$, а в 1952 г. $7,14^{\circ}$. По-видимому, характер вертикального распределения фосфатов в значительной мере зависит от интенсивности конвекционного перемешивания, наиболее резко выраженного в весенние месяцы (февраль — апрель), когда плотность поверхностного слоя воды наибольшая.

В классической работе Е. Крепса и Н. Вержбинской по содержанию биогенов в Баренцевом море [29] приводятся данные о распределении фосфатов по Кольскому меридиану в конце летнего сезона (сентябрь) 1929 и 1930 гг. в слое 0—200 м, которые указывают на значительно

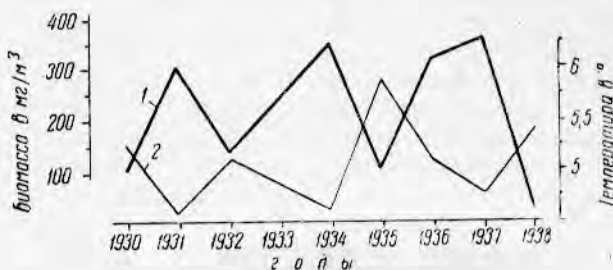


Рис. 5. Годовые отклонения средней биомассы планктона:

1—Баренцева моря (район устья Мотовского залива) в июле (данные Мантейфеля [7]) и 2—температуры в зимний период (с января по апрель + декабрь предшествующего года) у поверхности воды в районе Гельгоlanda (данные Гедике [22]).

большее обогащение воды этим элементом в 1929 г. по сравнению с 1930 г. (на 30%). При этом следует отметить, что зима в 1929 г. была очень суровой.

Влияние зимнего режима на интенсивность обогащения биогенами поверхностных вод северо-восточной Атлантики и прилегающих морей может осуществляться и за счет выноса в эти водоемы очень насыщенных биогенами вод Арктического бассейна. По этой причине в суровые зимы следует ожидать большего пополнения биогенами вод северо-восточной Атлантики, чем в теплые. Эта гипотеза была высказана Хелланд-Хансенom и Нансенom еще в 1909 г. и ее разделяет Е. А. Павш-тикс (1956 г.) в объяснении причин годовых колебаний продуктивности планктона в Норвежском и Гренландском морях. В настоящее время трудно сказать, через какой механизм зимний режим Арктики и северо-восточной Атлантики оказывает решающее влияние на обогащение вод Норвежского, Северного и прилегающих водоемов — через вертикальное перемешивание или через вынос арктических вод, но для нас важен факт функциональной связи годовых колебаний насыщения вод этих водоемов биогенами с суровостью зимнего режима. Подтверждением такой связи являются факты биологического характера, например, интенсивность развития планктона в разные годы.

Не располагая гидрологическими данными, чтобы сопоставить колебания биомассы зоопланктона в Баренцевом море за 1930—38 гг. с температурным режимом в северо-восточной Атлантике и Баренцевым морем в зимний период, воспользуемся сведениями из работы Е. Гедике [22] о температурном режиме зимнего периода (с декабря по апрель) Северного моря (по Гельголандскому рейду). Как показывает график (рис. 5), колебания биомассы планктона связаны с колебаниями температурного режима зимой, причем в годы с пониженной зимней температурой планктон обильнее, чем в годы с более теплой зимой.

Биомасса зоопланктона в Северном море, по данным Ж. Кэттли [20], в период с 1946 по 1953 г. также подвергалась колебаниям. Так, содержание зоопланктона в 1946 г. было примерно на среднем или несколько ниже среднего уровне; 1947 г. был самым продуктивным за весь ряд лет; в 1948 г. наблюдалось снижение в содержании зоопланктона; 1949 г. был самым малопродуктивным за весь ряд лет; в 1950 и 1951 гг. произошло повышение; в 1952 г. содержание планктона снизилось почти до уровня 1949 г. и в 1953 г. снова произошло повышение.

За 1947—1949 гг. приведены сравнительные данные не только по количеству зоопланктона, но и по его жирности, причем оказалось, что чем выше сырой вес зоопланктона, тем выше и его жирность,

	1947	1948	1949
Средний сырой вес	55	46	44
Средняя жирность в %	18	12	9

У западного побережья Норвегии, по Виборгу, как уже упоминалось, продуктивность зоопланктона в 1949—1951 гг. (по другим годам сведения не приведены) имела тот же характер годовых отклонений, что и в Северном море: самая низкая была в 1949 г., а самая высокая (за эти три года) — в 1951 г.

Это может служить еще одним доказательством того, что общегодовые отклонения в продуктивности планктона сходны на очень больших пространствах морей и что первопричиной годовых отклонений продуктивности планктона являются природные процессы, общие для весьма обширных акваторий.

Для характеристики степени зимнего охлаждения вод Северного моря мы приведем данные о средних температурах у поверхности в районе Гельголанда с декабря предшествующего года по апрель [22], среднюю продолжительность ледового периода (в днях) для 20 пунктов в бухтах немецкого побережья Северного моря и Балтики [34] и относительную суровость зимнего режима в Балтике [36]¹ (табл. 9).

Т а б л и ц а 9
Ледовитость отдельных районов Северного моря и Балтики

Годы	Средняя температура за декабрь—апрель	Ледовитость немецких бухт в днях	Ледовитость Балтики (площадь, покрытая льдом, в тыс. км ²)
1946	5,1	8,3	215
1947	2,04	88	420 (все море покрыто льдом)
1948	5,24	6,7	201
1949	5,56	8,8	62
1950	5,68	—	113
1951	—	—	149
1952	—	2,85	120
1953	—	—	153

Из приведенных в табл. 9 показателей суровости зимнего гидрологического режима Северного моря и Балтики в 1946—1953 гг. можно вывести следующую сравнительную характеристику степени охлаждения вод

¹ Пользуемся случаем выразить благодарность доктору Палосу за предоставление данных о ледовитости Балтики.

Северного моря зимой по годам (в порядке уменьшения охлаждения): 1947, 1946, 1948, 1953, 1951, 1950, 1952, 1949.

Примерно в таком же порядке располагаются эти годы и по степени продуктивности планктона. Это соответствие в колебаниях биомассы планктона со степенью охлаждения вод зимой особенно четко выражается при совмещении тенденций изменений обеих величин из года в год (табл. 10).

Т а б л и ц а 10

Степень охлаждения воды и биомассы планктона

Годы	Степень охлаждения воды (по ледовитости)	Продуктивность планктона
1946	Выше средней	Средняя
1947	Увеличение	Увеличение
1948	Уменьшение	Уменьшение
1949	"	"
1950	Увеличение	Увеличение
1951	" по Балтике	"
1952	Уменьшение " "	Уменьшение
1953	Увеличение " "	Увеличение

На основании изложенного можно заключить, что приведенные фактические данные хорошо подтверждают теоретические положения о взаимосвязи природных процессов, динамика которых свидетельствует о неравномерной обеспеченности сельди пищей по годам: степень зимнего охлаждения поверхности вод → глубина зимнего конвективного перемешивания → степень обогащения верхнего слоя биогенами → интенсивность развития фитопланктона (величина весенней вспышки) → интенсивность развития зоопланктона (величина весенне-летней вспышки) → обеспеченность сельди пищей.

В годовых колебаниях обеспеченности пищей сельди эти связи проявляются в том, что чем больше зимнее охлаждение воды, тем интенсивнее развитие планктона весной и летом, тем лучше обеспечена сельдь пищей¹.

Основываясь на этой связи, можно попытаться определить влияние пищевой обеспеченности сельди на колебания ее численности, так как мы располагаем данными о зимнем температурном режиме и об относительной численности поколений сельди в одном из районов северо-восточной Атлантики за 50 лет. За первые три десятилетия численность сельди указывалась не так детально (в смысле характеристики относительной численности каждого поколения), как за последние 20 лет, но все же и в тот период выдающиеся по численности поколения были выявлены с достаточно большой достоверностью и их роль в уловах прослежена на протяжении многих лет.

Характеристику относительной численности поколений за последние 20 лет мы приводим по данным Ю. Ю. Марти [8] с дополнением таблицы поколениями высокой (1913, 1918 гг.) и выдающейся численности (1904, 1925 гг.) за предшествующий период по другим литературным данным. Характеристика суровости зим северо-восточной Атлантики приводится по показателям среднемесячных температур у по-

¹ В дополнение к приведенным фактическим данным можно указать на известный в литературе факт плохого нагула норвежской сельди в 1906 г. после очень теплой зимы 1905/06 г.

верхности воды на Гельголандском рейде [22] и по средней продолжительности ледового периода в 20 пунктах немецкого побережья [34], причем, по нашему мнению, фактор ледовитости более реально отражает степень сравнительного охлаждения вод в северо-восточной Атлантике, чем показатели температуры воды у Гельголанда.

При совмещении показателей относительной численности поколений с показателями охлаждения вод мы обнаруживаем следующие характерные свойства условий формирования поколений.

1. Очень многочисленные поколения повторяются не чаще, чем через 4 года, а в некоторых случаях через 9 лет.

2. Многочисленные поколения бывают только в годы с мягкими или очень мягкими зимами, но не во все эти зимы поколения многочисленны. Мягкая зима — условие необходимое, но недостаточное для формирования поколений высокой численности. Это убеждает нас в том, что формирование многочисленных поколений происходит в условиях пониженной продуктивности планктона, но при повышенной (по отношению к норме) температуре воды в зимний и ранневесенний период (до апреля включительно).

3. Многочисленные поколения формируются, как правило, на следующий год после холодноводного года (с суровой зимой), следовательно на следующий год или через год хорошего развития планктона. Исключение составляют 1934 и 1938 гг., однако и в эти годы многочисленные поколения сформировались после относительно холодных годов (1933 и 1937 гг.). Очень характерно, что три особенно многочисленных поколения сформировались в конце холодноводных многолетних периодов: поколение 1904 г. после окончания холодноводного периода 1892—1902 гг., поколение 1930 г. — сразу после окончания холодноводного 1922—1929 гг., поколение 1950 г. — по окончании холодноводного периода 1940—1948 гг.

4. Очень малочисленные поколения зарегистрированы как в годы мягких, так и суровых зим; за редким исключением, году малочисленного поколения предшествует год с более мягкой зимой.

5. Малочисленные поколения могут быть по 2—3 года подряд, тогда как многочисленные поколения обычно встречаются не более, чем по 2 года подряд.

Таким образом, мы приходим к выводу, что формирование многочисленного поколения обеспечивается в основном сочетанием условий благоприятного нагула стада производителей в предшествующий год и повышенной температуры в год формирования поколения (в зимневесенний период). Противоположное этому сочетание условий, как правило, определяет малочисленное поколение.

Если сопоставить температурные условия зимнего времени в последние годы нагула производителей и в первые годы формирования поколений (от них), то средние отклонения температурных показателей от многолетней нормы для поколений разной численности будут очень показательны, особенно если их представить графически (рис. 6).

Насколько нам известно, литературные данные о влиянии температурного режима на колебание численности сельдей северо-восточной Атлантики и прилегающих морей отсутствуют. Для сельдей Тихого океана А. Н. Световидов [16, 17] привел факты, иллюстрирующие хорошо выраженную связь между изменениями ареала и колебаниями уловов южносахалинской сельди и динамикой температурного режима по годам.

Характерно, что особенно многочисленные поколения весеннерестующей сельди в Балтике, как правило, также бывают после суровых зим, причем значительная часть этих поколений совпадает во вре-

мени с многочисленными поколениями атлантическо-скандинавской сельди: 1913, 1918, 1925, 1930, 1943, 1948 гг. (рис. 7).

Все это приводит нас к выводу, что колебание пищевой обеспеченности сельди оказывает большое влияние на изменение ее численности, причем механизм воздействия этого фактора на численность не

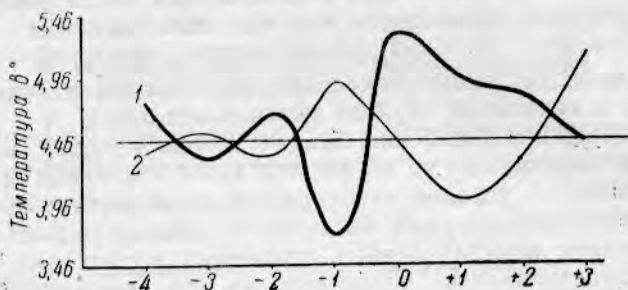


Рис. 6. Аномалии средних зимних температур (с января по апрель + декабрь предшествующего года) на поверхности воды у Гельгоlanda (данные Гедеке [22]) в годы формирования:

1—многочисленных и 2—малочисленных поколений атлантическо-скандинавской сельди: 0, +1, +2, +3, а также в годы, предшествующие им, -1, -2, -3, -4.

соответствует существующим представлениям ихтиологов; выживаемость формирующегося поколения определяется не столько колебаниями пищевой обеспеченности личинок и мальков (многочисленные

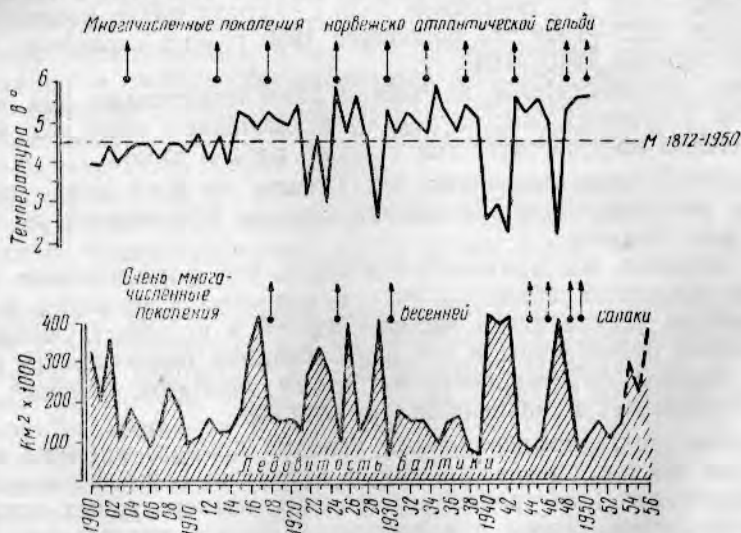


Рис. 7. Годы формирования многочисленных поколений весенней салаки и атлантическо-скандинавской сельди на фоне годовых колебаний температурного режима в зимний период.

поколения формируются в годы сравнительно слабого развития планктона), сколько жизнеспособностью и темпом развития их. Эти свойства (особенно первое) в основном связаны с пищевой обеспеченностью производителей в год, предшествующий формированию поколения.

Воспроизводительная способность весеннерестующих сельдей (как балтийской, так и норвежской) больше зависит от условий нагула производителей в предшествующий год, чем осенних. Последние в связи с размножением осенью имеют больше преимуществ в исполь-

зовании кормовых ресурсов (планктона) в весенне-летний период и их воспроизводительная способность значительно меньше лимитируется годовыми колебаниями в продуктивности планктона, но зато формирование поколения (жизнь молоди в первое полугодие) у осенних сельдей проходит в значительно более суровых (зимних) условиях, чем у весенних.

Режим Балтики (значительные понижения температуры воды зимой) весьма суров для существования осенней сельди и поэтому годовые колебания температурных условий в зимний период оказывают решающее влияние на выживаемость ее поколений, а многолетние температурные отклонения оказываются главной причиной многолетних колебаний численности всей этой расы.

Колебания численности весенней сельди, обусловленные в основном кормовой обеспеченностью производящего состава популяции вида, являются частным случаем очень широко распространенного в природе явления. Эта закономерность в колебании численности вида уже давно и очень подробно показана на многих наземных животных (на грызунах таежной зоны, песцах, лисах и т. д.). Обширная литература по этому вопросу приводится в известной сводке Формозова [15]; из более поздних работ можно указать доклады II и III Всесоюзных экологических конференций (1951, 1954).

Таким образом, в литературе о наземных животных приводится множество фактов о решающем влиянии на численность поколений обеспеченности пищей взрослых особей. Но имеется немало данных и такого рода, когда вид на всех стадиях развития располагает огромными неиспользованными кормовыми ресурсами (и в достаточной концентрации) и колебания продукции корма заметного влияния на численность вида не оказывают, так как выживаемость поколений лимитируется вредным влиянием одного или нескольких факторов внешней среды, не имеющих прямого отношения к продуцированию пищи.

Такое явление встречается и у рыб, в частности, как было показано в данной работе, численность осенней сельди (салаки) Балтики в основном лимитируется температурными условиями выживаемости поколения в зимний период на первом году жизни. Предполагается, что численность балтийской трески лимитируется в основном колебаниями солености воды.

Признавая это, мы в то же время не можем не отметить, что в проблеме колебаний численности рыб фактору кормовой обеспеченности вида (в частности, взрослых особей) до последнего времени должного внимания не уделялось.

ВЫВОДЫ

1. Численность весенней и осенней салаки (балтийской сельди) колеблется в противоположных фазах, причем численность весенней салаки растет в холодноводные (по зимнему режиму) периоды—1926—1930 и 1940—1950 гг.—и понижается в тепловодные — 1931—1939 и 1951—1957, а численность осенней, наоборот, растет в тепловодные периоды и понижается в холодноводные. Это соответствует и географическому распространению данных групп и вообще весенних и осенних рас сельди: весенние сельди преобладают в субарктических водах Норвежского, Баренцева и Белого морей, а также в северной Балтике, осенние же — в бореальных водах Северного моря и в южной Балтике. Главная причина этих различий состоит в том, что биологическая специфика (особенно сезон размножения) позволяет весенним сельдям лучше использовать кормовые ресурсы более холодных, а осенним — более теплых вод.

2. Многочисленные поколения атлантическо-скандинавской сельди, как правило, формируются на следующий год или через год после суровых зим в северо-восточной Атлантике, т. е. на следующий год или через год после хорошего нагула маточного стада, так как в годы холодных зим в районе Норвежского и Баренцева морей развивается более обильный планктон. Поколения особенно высокой численности формируются сразу или через 1—2 года после холодноводного периода: 1904 г. — после холодноводного периода 1892—1902 гг., 1930 г. — после холодноводного периода 1922—1929 гг. и 1950 г. — после холодноводного периода 1940—1948 гг.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бокова Е. Н., Питание молоди промысловых рыб Балтийского моря, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
2. Болдовский Г. В., Пища и питание сельдей Баренцева моря, Труды ПИНРО, т. VII, Пищепромиздат, 1941.
3. Бэр К. К., Материалы для истории рыболовства в России и принадлежащих ей морях, Ученые записки Академии наук, вып. 4, 1854.
4. Дементьева Т. Ф., О состоянии запасов трески и салаки в Балтийском море, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
5. Егорова В. А., О динамике распределения фосфатов в прибрежном районе Черного моря, Доклады АН СССР, т. 102, № 5, 1955.
6. Зубов Н. Н., Морские воды и льды, Гидрометиздат, 1938.
7. Мантейфель Б. П., Планктон и сельдь Баренцева моря, Труды ПИНРО, т. VII, Пищепромиздат, 1941.
8. Марти Ю. Ю., Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей, «Рыбное хозяйство», 1956.
9. Николаев И. И., О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями продуктивности планктона (напечатано в этом сборнике).
10. Раниак Л. А., Нерестовые ареалы, нерест и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
11. Соколов Е. А., Охотничьи животные, вып. 1, Корма и питание промысловых зверей и птиц, М., 1949.
12. Суворов Е. К., К ихтиофауне Балтийского моря, Труды Балтийской экспедиции, вып. 2, Петербург, 1913.
13. Суворов Е. К., Работы Балтийской экспедиции, Труды Балтийской экспедиции, вып. 1, Петербург, 1910.
14. Сушкина А. П., Питание салаки Балтийского моря и Рижского залива, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
15. Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, М.—Л., 1935.
16. Световидов А. Н., Колебание уловов южносахалинской сельди и его причины, «Зоологический журнал», т. XXXI, вып. 6, 1952.
17. Световидов А. Н., О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдевых, Труды Всесоюзной Конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
18. Alander H., Baltic Herring, *Annal. Biolog.*, v. VI, 1950.
19. Andersson K. A., Fluctuations in the Abundance in the Stock of Herring in the Baltic and the Sound, *Rapp. Proc. Verb.*, LXXXI, 1932, Copenhagen.
20. Cattley J. C., Zoo-and Phytoplankton of the Flamborough Line 1946—49, *Annal. Biol.*, Vol. VI, 1950, 1950—53, *Annal. Biol.*, Vol. X., 1954, Copenhagen.
21. Cooper L. H., Chemical constituents of the English Channel, *Journ. Marit. Biol. Assoc.*, 18, № 3, 1938.
22. Gaedecke E., Das Verhalten der Oberflächentemperatur in der Deutschen Bucht während der Jahre 1872—1950 und der Zusammenhang mit dem der nordwest-europäischen Meere, *Berichte d. deutschen Wissensch. Kommiss. f. Meeresforsch.*, NF. Bd. 13, H. 1—2, 1952, Stuttgart.
23. Gisler N., Om Strömmings fiskets beskaffet i Norrbotten, *Kongl. Svensk. Vetenskaps Akademiens Handlingar för Ar 1748*, Vol. IX.
24. Hellevaara, Undersökningar rörande strömmingen i sydvästra Finland, *Finlands Fiskerier*, Bd. 1, Helsinki, 1912.
25. Hesse Chr., The Herrings along the Baltic Coast of Sweden, *Publ. d. Girs.*, № 89, 1925.
26. Jensen A., The Influence of Hydrographical Factors on Fish Stocks and Fisheries in the Transition Area, especially on their Fluctuations from Year to Year, *Rapp. et Proc. Verb.*, 131, Copenhagen, 1952.

27. Jespersen, P., The food of the Herring in the Waters round Bornholm, Medd. f. Kommiss. for Danmark, Fiskeri og Havundersogsl., serie: Plankton, Bd. III Copenhagen, 1936.

28. Kändler, R., Über die Erneuerung der Heringsbestände und das Wachstum der Frühjahr—und Herbstheringe in der westlichen Ostsee, Monatsch. f. Fisch., N. F. H. 2, 1942.

29. Krepš E. and Verjbinskaja N., The Consumption of Nutrient Salt in the Barents Sea, Journ. du Conseil, Vol. VII, № 1, Copenhagen, 1932.

30. Mankowski Wl., Badania planktonowe południowego Bałtyku w roku 1950. Prace Morsk. Inst. Rybac. w Gdyni, № 7 1954.

31. Mankowski Wl., Makroplankton Bałtyku południowego w roku 1949, Prace Morsk. Inst. Ryb. w Gdyni, N 6, 1951.

32. Mankowski Wl., Makroplankton Zatoki Gdanskiej w 1947, Biuletyn Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni, № 5, 1950.

33. Meyer P. F., Die Zeesenfischerei auf Hering und Sprott, ihre Entwicklung und Bedeutung für die Ostseefischerei und ihre Auswirkung auf den Blankfischbestand der Ostsee, Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 40, H. 4/5, 1942.

34. Nusser F., Die Eisverhältnisse des Winters 1949/50 an den deutschen Küsten zwischen Ems und Oder, Deutsche hydrograph. Zeitschrift, Bd. 3, Heft 5/6, 1950.

35. Nusser F., Die Eisverhältnisse des Winters 1951/52 an den deutschen Küsten zwischen Ems und Trave, Deutsche hydrograph. Zeitschrift, Bd. 6, H. 2, 1953.

36. Palosuo E., A Treatise on Service Ice Conditions in the Central Baltic, Fennia 77, 1953.

37. Popiel J., Skład stada sledzi wiosennych zatoki gdanskiej w latach 1946—1949, Biuletyn Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni, № 5, 1950.

38. Segerströle Sven G., Studien über die Bodentierwelt in südfinländischen Küstengewässern III, Societ. Scient. Fennica. Comment. Biolog., VII, 1, 1937.

39. Subklew H. J., Der Greifswalder Bodden, fischereibiologisch und fischereiwirtschaftlich betrachtet, Zeitschrift für Fischerei, Bd. IV, NF № 7/8, 1956.

40. Wiborg K. F., Investigations on Zooplankton in Coastal and Offshore Waters of Western and Northwestern Norwa.—Fiskeridirektorates skrifter, Vol. XI, № 1, 1954.

41. Wimpenny R. S., The Dry-Weight and Fat Content of Plankton with Estimates from Flagellate Counts, Annal. Biol. v. IX, Copenhagen, 1953.

SOME FACTORS DETERMINING FLUCTUATIONS IN THE ABUNDANCE OF BALTIC HERRING AND ATLANTO-SCANDIAN HERRING

I. I. NIKOLAEV

The abundances of the spring and autumn Baltic herrings seem to fluctuate within different ranges, the abundance of the spring herring increasing during cold-water periods (according to the winter regime) (1926—1930) and decreasing during warm-water periods (1931—1939 and 1951—1957), the abundance of the autumn herring, on the contrary, increasing during warm-water and decreasing during cold-water periods. This fact seems to agree with the geographical distribution of these particular herrings and of all spring and autumn herring races in general. The spring herrings prevail in the subarctic waters of the Norwegian, Barents and White Seas as well as in the Northern Baltic whereas the autumn herrings mostly occur in the boreal waters of the North Sea and in the southern Baltic. The main cause of these differences seems to lie in the fact that the biological peculiarities (particularly the spawning season) make for a better utilization of the feeding resources of colder waters by the spring herring and of warmer waters by the autumn herring.

The abundant broods of the Atlanto-Scandian herring usually form the following year or a year after severe winters in northeastern Atlantic, i. e. the following year or a year after the food supply for spawners has been particularly rich, for it is in years with severe winters that the abundance of plankton in the Norwegian and Barents Seas reaches its highest levels. Herring broods of the highest abundance seem to form shortly afterwards or 1—2 years after a cold water period; the rich generations of 1904, 1930 and 1950 after the cold-water periods of 1892—1902, 1922—1929 and 1940—1948 respectively.

РАЗЛИЧИЕ И СХОДСТВО БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ БЕЛОМОРСКИХ СЕЛЬДЕЙ И БАЛТИЙСКОЙ САЛАКИ

Проф. Н. А. ДМИТРИЕВ

Известно, что океанические сельди, используемые в рыболовстве СССР (вид *Clupea harengus*), распадаются на две группы. В состав первой группы (*Clupea harengus* L.) входят атлантические сельди, а в состав второй (*Clupea harengus pallasii* val.) — тихоокеанские сельди.

Эти сельди различаются между собой по количеству позвонков. Так, атлантические сельди, имеющие обычно 56—58 позвонков, носят название многопозвонковых, а тихоокеанские, имеющие 54—56 позвонков, относятся к малопозвонковым сельдям. Кроме того, обе эти группы различны по расположению килевых чешуек и по развитию зубов на сошнике. У атлантических многопозвонковых сельдей килевые чешуйки бывают более или менее развитыми как позади, так и впереди брюшных плавников, тогда как у тихоокеанских сельдей они развиты только позади брюшных плавников.

Тихоокеанские сельди обладают также менее многочисленными и более слабо развитыми зубами на сошнике.

Обе группы сельдей различаются между собой и по биологическим признакам, причем основное различие у них проявляется в характере икрометания. Атлантические многопозвонковые сельди откладывают икру на грунт на больших глубинах, обычно вдали от берегов, тогда как тихоокеанские малопозвонковые сельди нерестятся на растительности в узкой прибрежной зоне.

Нерест атлантических сельдей происходит при положительных температурах и при высоких соленостях на глубинах, не превышающих 200—300 м. Тихоокеанские сельди нерестятся в полуопресненных районах близко к береговой линии (от уреза воды до глубины 5—10 м).

Тихоокеанские сельди значительно больше связаны с прибрежными и опресненными водами, чем атлантические. Помимо того, что они часто заходят в опресненные заливы и устья рек, они могут образовывать местные формы. Эти сельди в пределах нашего дальневосточного побережья постоянно зимуют и нерестятся в озерах-лагунах, к числу которых относятся: озера Халыгер и Нерпичье на Камчатке, озеро Тонной на Сахалине, озера на острове Хондо и др.

Способностью образовывать расы или локальные стада отличаются также и атлантические сельди, среди которых насчитывается много различных форм.

Настоящая работа посвящена сравнению биологических признаков двух форм малопозвонковых и многопозвонковых сельдей, встречающихся в наших водах (беломорской сельди и балтийской салаки).

Беломорская сельдь (*Clupea harengus pallasii natio maris albi* Berg) является эндемичной формой, с узким ареалом распространения. Она встречается только в пределах Белого моря и его заливов. Это типичный представитель малопозвонковых сельдей с характерными для них биологическими свойствами.

Балтийская сельдь или салака (*Clupea harengus membras* L.) является представителем многопозвонковых сельдей. От океанической сельди салака отличается меньшими размерами и несколько меньшим числом позвонков. Она также относится к эндемичным формам, с ареалом распространения преимущественно в восточной половине Балтийского моря и в его заливах.

В Белом море встречается несколько локальных стад сельдей, которые различаются между собой не так по морфологическим признакам, как по биологическим особенностям (размеры, темп роста, время наступления половой зрелости и т. д.). Все эти локальные стада могут быть объединены в две группы — крупные и мелкие беломорские сельди.

Крупные сельди распространены главным образом в центральной части Белого моря (районы Поньгама, Шуерецкого, Соловецких островов), в Канда拉克шском заливе; заходят они также в Двинский и Онежский заливы. Мелкие сельди распространены по всему морю, придерживаясь преимущественно кутовых и мелководных частей его.

На Балтике встречаются также несколько стад балтийской сельди или салаки. В частности Л. А. Раннак [9] делит салаку эстонских вод Балтийского моря на три локальных стада, различающихся между собой по возрастному составу, средним размерам (длина, вес), темпу роста, скорости полового созревания и другим признакам. Эти стада обитают в пределах Мухувийна, Пярнуского и Финского заливов. Предположение, что косяки салаки из различных заливов являются изолированными, высказал в свое время и А. И. Рабинерсон [8].

Балтийская салака, так же как и беломорские сельди, образует крупные и мелкие формы. Известно, что крупная или так называемая «гигантская» салака (*Riesenströmlinge* — у немцев, *iattesströmmingar* — у шведов и *silli* — у финнов) достигает длины 37,5 см. Примерно таких же размеров достигают крупные беломорские сельди.

Еще А. И. Рабинерсон установил у беломорских сельдей две расы (var. α и var. β), различающиеся как по морфологическим, так и по биологическим признакам [7]. Более поздние авторы (С. В. Аверинцев, Н. А. Дмитриев и др.) подтвердили наличие этих двух рас [1, 5].

В нашей сводке по биологии и промыслу сельди в Белом море [5] мы обозначаем крупную форму как *Clupea harengus pallasi maris—albi major* и мелкую — как *C. h. p. maris—albi minor*.

Как показали исследования разных авторов, мелкие беломорские сельди (*forma minor*) отличаются от крупных (*forma major*) рядом ювенильных признаков (большой головой и глазом, более длинными парными плавниками, а также более коротким жизненным циклом и ранней половой зрелостью).

Более коротким жизненным циклом и другими биологическими признаками отличается также от гигантской салаки и обычная мелкая салака.

Большое сходство наблюдается в образе жизни крупных беломорских сельдей и гигантской салаки. Обе эти формы являются сельдями открытого моря и лишь периодически заходят в заливы. Так, например, в Канда拉克шском заливе (в районе Кибринского берега) крупная беломорская сельдь встречается в промысловых количествах только в период нереста, который в основном протекает в июне. В прочие месяцы крупная сельдь в пределах прибрежных районов залива встречается периодически. Аналогичная картина наблюдается на Балтике, где крупная салака обитает преимущественно в водах открытого моря.

Наряду со сходством имеется и существенное различие в распределении беломорских сельдей и балтийской салаки в зависимости от условий среды. Беломорские сельди встречаются по всему морю, вы-

держивая значительные колебания солености. Отдельные стада мелких сельдей («устьянка» или «покровка») обитают в сильно опресненных кутовых частях Двинского и Онежского заливов, тогда как кандалакшская сельдь распространена в осолоненных районах (с соленостью до 28,0—30,0‰).

Зимой мелкие сельди Двинского и Онежского заливов сосредотачиваются в предустьевых пространствах Северной Двины и Онеги, где температура воды в это время бывает выше, чем в прилегающих более осолоненных районах. Иное положение наблюдается в Кандалакшском заливе, где мелкая сельдь в зимнее время опускается в нижележащие более теплые слои воды. Эти слои расположены обычно на глубине 25—50 м и имеют температуру несколько выше 0°. Таким образом, беломорские сельди являются эвригалинными и эвритермными формами, выдерживающими широкие колебания солености и температуры.

Иную картину мы наблюдаем в распределении салаки на Балтике. Последняя также является морской формой, однако живет и размножается она в воде с пониженным содержанием солей.

Как и беломорские сельди, географически салака представляет собой обособленную форму, приспособившуюся к условиям существования в Балтийском море.

В противоположность распределению сельдей в Белом море, салака распространена не по всей Балтике. Она обитает преимущественно к востоку от линии, проходящей к западу от южной оконечности острова Эланд (Карлсруна) и Данцигской бухты в Ботнический залив на север до самого конца его, в Финском заливе на востоке до Сестрорецка, заходит в Нарвскую, Лужскую и Капорскую губы. Салака является менее эвригалинной рыбой по сравнению с беломорскими сельдями и не выносит широких колебаний солености, хотя и выдерживает значительное опреснение.

Зимой салака в открытых частях Балтики опускается в придонные слои с глубинами до 70 и свыше м.

Таким образом, беломорская сельдь и салака являются наиболее ответвившимися формами мало- и многопозвонковых сельдей, типичными эндемиками окраинных полузакрытых водоемов.

Несмотря на происхождение салаки от атлантической многопозвонковой сельди, поведение ее во время нереста резко отличается от поведения многопозвонковых сельдей открытых морских пространств. Мы уже упоминали, что атлантические многопозвонковые сельди мечут икру вдали от берегов на больших глубинах, между тем как икрометание салаки происходит в прибрежной зоне на глубинах до 10—15 м. В этом отношении салака более сходна с беломорскими сельдями, которые откладывают икру близко от берега, преимущественно на глубинах от 1 до 5 м.

Известно, что в пределах Балтийского моря различают две расы салаки: весеннюю, мечущую икру в мае — июне, и осеннюю, мечущую икру в августе — сентябре.

Нерест сельдей в Белом море происходит только в весенний (стада мелких сельдей) или в летний (крупные сельди) периоды. Осеннего нереста сельдей в Белом море не существует, хотя в свое время Н. Я. Данилевский отмечал, что нерест сорокских сельдей (мелкая сельдь Онежского залива) бывает и в начале зимы [4].

Сроки нереста беломорских сельдей колеблются. Раньше других нерестится мелкая сельдь Кандалакшского залива. Нерест ее протекает еще при наличии в заливе ледяного покрова и падает на апрель — начало мая. Позднее нерестится мелкая сельдь Онежского залива. Ее нерест происходит по открытой воде в мае. В Двинском заливе мелкая сельдь нерестится в мае.

Крупные беломорские сельди нерестятся значительно позже. В Кандалакшском заливе (в районе Кибринского берега) крупная сельдь нерестится обычно во второй декаде июня. В районе Поньгамы (центральная часть Белого моря) крупная сельдь со зрелыми половыми продуктами также встречается в июне.

Места нереста мелкой кандалакшской сельди расположены вдоль юго-западных берегов Кандалакшского залива, а также во многих губах и бухтах. В Онежском заливе основные нерестилища мелкой сельди сосредоточены в восточной части в предустьевом пространстве Онеги, вблизи сел Покровского и Ворзогор, а также в губах Конюховой и Пушлахотской. Кроме того, мелкая онежская сельдь нерестится и вдоль западного берега, в частности в районе г. Беломорска.

Мелкая двинская сельдь мечет икру в низовьях дельты Северной Двины, главным образом у острова Ягры в Яндовой губе и далее к востоку, в предустьевых частях рек Летнего берега (Солзы, Сюзьмы и др., впадающих в Унскую губу).

Нерест беломорских малопозвонковых сельдей происходит в разнообразных термических условиях. Мелкая кандалакшская сельдь начинает метать икру при температуре, близкой к 0° , когда губы еще бывают покрыты льдом. Онежская и двинская мелкие сельди мечут икру при положительных температурах (преимущественно при $4-6^{\circ}$).

Крупная беломорская сельдь также нерестится при положительных температурах, причем нерест ее протекает позже, чем у мелких сельдей.

Беломорские сельди откладывают икру на небольших глубинах (2—5 м, чаще 2—3 м), на подводной растительности, к которой относятся zostера и в меньших количествах фукус, кладофора и филлофора.

Как мы уже упоминали, салака нерестится также на небольших глубинах, чем она резко отличается от атлантических сельдей. По данным Л. А. Раннак [9], в районе залива Пярну икра салаки была обнаружена на глубинах 3,8—10,1 м. Наиболее же раннее икротетание весенней салаки происходит на глубинах 4—6 м.

Икра салаки, как и беломорских сельдей, демерсальная, прилипающая к подводной растительности. Чаще всего она обнаруживается на багряных (*Ceramium* и *Polysiphonia*) и на бурых водорослях (*Fucus vesiculosus*) и на морской траве (*Zostera marina*).

Таким образом, по характеру икротетания, расположению нерестилищ, прикреплению икринок к подводной растительности между салакой и малопозвонковыми беломорскими сельдями существует заметное сходство. Такое же сходство существует и в температурных условиях нереста. Та же Л. А. Раннак отмечает [9], что в районе Пярнуского залива температура воды в 1947 г. на местах лова первых икринок была $2,4^{\circ}$, причем икринки находились в IV стадии развития.

Однако в процессе дальнейшего развития икринок и личинок салаки и беломорской сельди температурные условия различаются. Развитие салаки происходит при более высокой температуре и при значительных ее колебаниях.

Различия имеются и в характере инкубации искусственно оплодотворенных икринок салаки и беломорской сельди. Наблюдения на острове Кихну (Эстонская ССР) показали, что развитие эмбриона весенней салаки при средней температуре $14,2^{\circ}$ продолжается с момента оплодотворения икринок до выклева 132 часа, а развитие эмбриона осенней салаки при средней температуре $10,7^{\circ}$ колеблется от 168 до 216 часов. Развитие икры крупной беломорской сельди Кандалакшского залива, по данным К. А. Алтухова [2], продолжается от 10 до 21 дня в зависимости от температуры воды.

Икра беломорских сельдей развивается при очень широких колебаниях солености. Наблюдения Ю. Н. Каринского показали, что неболь-

шой процент икринок выживает при очень большой солености (43—46‰), однако повышение температуры воды при этом ускоряет гибель икринок [6].

Икра беломорской сельди развивается и в воде с малым содержанием солей (5‰), а также в почти совсем пресной. Однако развитие икры в пресной воде проходит только до середины стадии гастрюляции.

Известно, что амплитуда колебаний солености в Балтийском море значительно меньше, чем в Белом море, где соленость колеблется в разных местах от 0 до 28—30‰. В связи с этим развивающиеся икринки балтийской салаки приспособлены к меньшей солености.

Сравнивая плодовитость беломорских сельдей и салаки, легко заметить у них существенные различия. По данным Л. А. Раннак, количество икринок у салаки, так же как и у других рыб, зависит от ее длины и колеблется в пределах от 3315 до 87501 штуки. Среднее количество икринок определяется в 21 890 штук [9].

У мелких беломорских сельдей, с которыми мы сравниваем салаку, колебания числа икринок также достигают широких пределов. Так, у мелкой кандалакшской сельди число икринок колеблется от 4,0 до 13,1 тыс. и у мелкой онежской сельди — от 2,3 до 21,4 тыс. Средняя плодовитость этих сельдей соответственно выражается в 7,6 и 6,9 тыс. икринок [3].

Таким образом, средняя плодовитость салаки значительно больше плодовитости мелких беломорских сельдей, что важно учесть при рассмотрении сырьевых ресурсов сельдяного промысла в Белом море и на Балтике.

Значительные различия в биологических признаках беломорских сельдей и салаки наблюдаются в характере и темпе их роста. Мы знаем, что отдельные расы или стада беломорских сельдей различаются между собой по темпу роста. Наиболее медленно растет мелкая двинская сельдь и наиболее интенсивно — крупная кандалакшская сельдь, которая по своим биологическим признакам ближе стоит к так называемому гигантскому стремлингу, обитающему в открытых частях Балтики.

Для сравнения характера и темпа роста беломорских сельдей и салаки лучше всего использовать соответствующие данные о росте весенней салаки и наиболее быстро растущей из всех мелких беломорских сельдей мелкой кандалакшской сельди.

Начиная с первого года салака обгоняет в росте мелкую кандалакшскую сельдь. Различие в росте продолжает оставаться и в последующие годы.

Основной причиной расхождения в темпе роста этих двух форм являются различные условия существования. Существование салаки протекает на Балтике в более благоприятных температурных условиях, чем кандалакшской сельди, приспособившейся к жизни в таком своеобразном, обладающем арктическими свойствами водоеме, как Белое море.

Признаки сходства и различия у беломорских сельдей и салаки проявляются в характере их поведения.

Как уже указывалось, разные расы беломорских сельдей ведут себя неодинаково в зимнее время, когда наблюдается резкое охлаждение поверхностных слоев воды. Двинские и онежские мелкие сельди заходят в этот период в опресненные части заливов, где сток пресной воды из рек (Двина, Онега) способствует отоплению всей водной толщи.

Кандалакшская мелкая сельдь, из-за слабого влияния стока рек на зимний тепловой режим Кандалакшского залива, опускается зимой в глубокие слои воды, температура которых превышает температуру вышележащих слоев.

В этом отношении салака обладает сходством с кандалакшской мелкой сельдью и также опускается зимой в открытых частях Балтики в придонные слои на глубины 70—80 м.

Сырьевые ресурсы салаки в Балтийском море и сельдей в Белом море значительно различаются по количественному составу. Салака является более жизнестойкой формой, находящейся в более благоприятных условиях существования, особенно в зимний период, когда на Балтике обычно отсутствует сильное охлаждение всей толщи водных масс, которое мы наблюдаем на Белом море и которое определяет резкое количественное различие в развитии кормовых организмов планктона в этих водоемах.

Эффективность нереста салаки обеспечивается характером ее икрометания, проходящего не в такой узкой прибрежной полосе, как у малопозвонковых сельдей. Высокие температуры во время нереста способствуют быстрому развитию икры и личинок салаки и обеспечению их пищей за счет обильно развивающихся планктонных организмов.

Условия существования беломорских сельдей определяются характером водоема. Особенно проявляются эти свойства зимой, когда температура воды почти по всему Белому морю опускается ниже нуля.

Икрометание беломорских сельдей происходит преимущественно ранней весной, иногда еще под льдом (мелкая кандалакшская сельдь), в узкой прибрежной зоне. Эффективность его часто снижается под влиянием ряда неблагоприятных факторов (гибель икры из-за обсыхания, позднее развитие планктонных организмов, служащих пищей личинкам и малькам и т. д.). Кроме того, промысел беломорских сельдей в основном, как известно, осуществляется на нерестилищах в период икрометания. Все это отражается на запасах беломорских сельдей, которые во много раз ниже запасов балтийской салаки.

Если промысел салаки на Балтике непрерывно возрастает, то промысел беломорских сельдей на протяжении ряда лет свидетельствует о снижении уловов. Особенно сильно сократились уловы мелкой кандалакшской сельди, вследствие чего лов ее временно был прекращен.

Различия в запасах беломорских сельдей и салаки заставляют нас по-разному подходить к регулированию их промысла.

Современное состояние сырьевой базы салаки дает возможность развивать ее промысел, особенно за счет активного рыболовства в открытых частях Балтики. Если в прибрежном промысле, в частности в Рижском заливе, где обитают молодые поколения, возникает вопрос о необходимости регулирования вылова салаки путем установления меры на рыбу, размера ячеи и мест облова, то этого нельзя сказать про открытые части Балтийского моря, в которых нет еще необходимости в регулировании вылова.

По-другому обстоит вопрос с промыслом беломорских сельдей. Общие запасы их в водоеме находятся на значительно более низком уровне вследствие целого ряда неблагоприятных факторов, о которых было упомянуто выше. Особенно низкого уровня запасы беломорских сельдей (и в частности кандалакшской сельди) достигли за последние годы, причем одной из основных причин этого была нерациональная организация промысла (на нерестилищах в период икрометания).

Последнее обстоятельство обуславливает необходимость проведения еще более эффективных мероприятий по регулированию промысла беломорских сельдей, в частности по охране нерестилищ, установлению запретных сроков и повышению промысловой меры на рыбу.

ВЫВОДЫ

Беломорские сельди и балтийская салака, являющиеся наиболее ответившимися формами мало- и многопозвонковых сельдей и типич-

ными эндемиками окраинных полузакрытых водоемов, имеют между собой значительно больше сходных биологических признаков, чем тихоокеанские и атлантические сельди. Сходные биологические признаки определяются характером поведения беломорских сельдей и балтийской салаки, условиями их нереста и т. д. В то же время имеются и существенные различия в биологических признаках обеих этих форм: в частности, рост балтийской салаки происходит более интенсивно, чем мелких беломорских сельдей. Кроме того, она обладает более высокой плодовитостью.

Сырьевые ресурсы салаки в Балтийском море и сельдей в Белом море отличаются по количественному составу, что связано с условиями существования этих рыб. Салака находится в более благоприятных условиях существования, особенно в зимний период, когда на Балтике обычно отсутствует значительное охлаждение всей толщи воды, тогда как в Белом море вся водная масса подвергается охлаждению.

Современное состояние сырьевой базы салаки дает возможность развивать ее промысел, особенно за счет активного рыболовства в открытых частях Балтики. Что касается запасов беломорских сельдей, то они находятся на значительно более низком уровне по сравнению с запасами салаки, вследствие чего в целях рационального их использования необходимо проводить ряд мероприятий, регулирующих промысел.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Аверинцев С. В., Сельди Белого моря, части 1, 2 и 3. Труды научного института рыбного хозяйства, т. II, вып. 1, 1927; т. III, вып. 4, 1928, Москва.
2. Алтухов К. А., Опыт искусственного оплодотворения беломорской сельди, «Рыбное хозяйство», 1936, № 4.
3. Безрукова Е. А., Плодовитость беломорских сельдей, «Зоологический журнал», т. XVII, вып. 1, 1938.
4. Данилевский Н. Я., Исследования о состоянии рыболовства в России, СПб., т. VI, 1862.
5. Дмитриев Н. А., Биология и промысел сельди в Белом море, Пищепромиздат, 1946.
6. Каринский Ю. Н., Некоторые особенности эмбрионального развития беломорской сельди. Труды Мосрыбвтуза, вып. 1, Москва, 1938.
7. Робинерсон А. И., Материалы по исследованию беломорской сельди, Труды научно-исследовательского института по изучению Севера, вып. 25, Москва, 1925.
8. Рабинерсон А. И., К познанию сельди Финского залива, Известия отдела прикладной ихтиологии, ГИОА, т. III, вып. 2, Ленинград, 1925.
9. Раннак Л. А., Нерестовые ареалы, нерест и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1953.

THE DISTINCTION AND THE SIMILARITY IN THE BIOLOGICAL CHARACTERS OF THE WHITE SEA HERRING AND THE BALTIC HERRING

N. A. DMITRIEV

Both subspecies under consideration—the White Sea herring and the Baltic herring—are branched off forms of herrings with a high and a low number of vertebrae, the typical endemic forms of extreme, semi-losed water bodies.

There are two Baltic herring races within the Baltic Sea—the spring spawning and the autumn spawning Baltic herrings. The spawning of herrings in the White Sea takes place only in spring (small herring) and summer (large herring).

There is a rather noticeable similarity between the Baltic herring and the White Sea herrings with a low number of vertebrae in the character of spawning, place of spawning grounds, attachment of eggs to underwater plants and temperature conditions of spawning. However the further development of the Baltic herring takes place at a higher and considerably varying temperature. The average fecundity of the Baltic herring is much higher than that of small White Sea herrings. The stock of the Baltic herring is several times that of the White Sea herrings.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Л. А. Раннак, Количественный учет эмбрионов и личинок салаки в северной части Рижского залива и основные факторы, обуславливающие их выживаемость	7
М. М. Тоом, Опыты по инкубации икры балтийской салаки	19
Т. Ф. Дементьева, Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы	30
К. А. Земская, Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности	63
А. Г. Кузьмин, О колебаниях численности судака в Северном Каспии	87
А. Г. Кузьмин, Состав нерестовых популяций волжского и уральского судака в связи с биологическими особенностями этих рыб	96
М. В. Желтенкова, О влиянии условий откорма на популяцию рыб	102
В. М. Наумов, О питании трески в Балтийском море	127
И. И. Николаев, О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями продуктивности планктона	133
И. И. Николаев, Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки и атлантическо-скандинавской сельди	154
Н. А. Дмитриев, Различие и сходство биологических признаков беломорских сельдей и балтийской салаки	178

CONTENTS

L. A. Rannak, Quantitative Study of the Baltic Herring Eggs and Larvae in the Northern Part of the Gulf of Riga and Principal Factors Determining their Survival	7
M. M. Toom, Experiments on Incubation of the Baltic Herring Eggs	19
T. F. Dementjeva, Methods of Studying the Effect of Environmental Factors the Fluctuations in the Abundance of the Azov Anchovy	30
K. A. Zemskaya, Growth and Sexual Maturity of Northern Caspian Bream as Related to Changes in its Abundance	63
A. G. Kuzmin, On the Fluctuations in the Abundance of Pike-perch in Northern Caspian Sea	87
A. G. Kuzmin, Composition of the Volga and the Ural Pike-perch Spawning Populations as Related to the Biological Peculiarities of these Fishes	96
M. V. Zheltenkova, On the Effect of Feeding Conditions on a Fish Population	102
1 V. M. Naumov, On the Feeding of Cod in the Baltic Sea	127
2 I. I. Nikolaev, On the long-term Fluctuations in the Abundance of Baltic Sprat as Related to the Fluctuation in the Productivity of Plankton	133
3 I. I. Nikolaev, Some Factors Determining Fluctuations in the Abundance of Baltic Herring and Atlanto-Scandian Herring	154
4 N. A. Dmitriev, The Distinction and the Similarity in the Biological Characters of the White Sea Herring and the Baltic Herring	178

Редактор Н. Л. Семенова

Техн. редактор Е. И. Кисина

Корректор С. Л. Климкина

Т-02278

Сдано в набор 11/XII-57 г.

Подписано к печати 15/III-58 г.

Формат 70×108/16 Объем 11,5 п. л. = 15,75 усл. п. л. (в т. ч. 1 вкл.) Уч.-изд. л. 15,79

Изд. 869

Тир. 1000 экз.

Цена 17 р.

Заказ 1357

Типография Московской Картонажн. ф-ки, Павелецкая набережная, дом 8