



КАДЕМИЯ НАУК СССР

**ТРУДЫ СОВЕЩАНИЯ
ПО ДИНАМИКЕ
ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

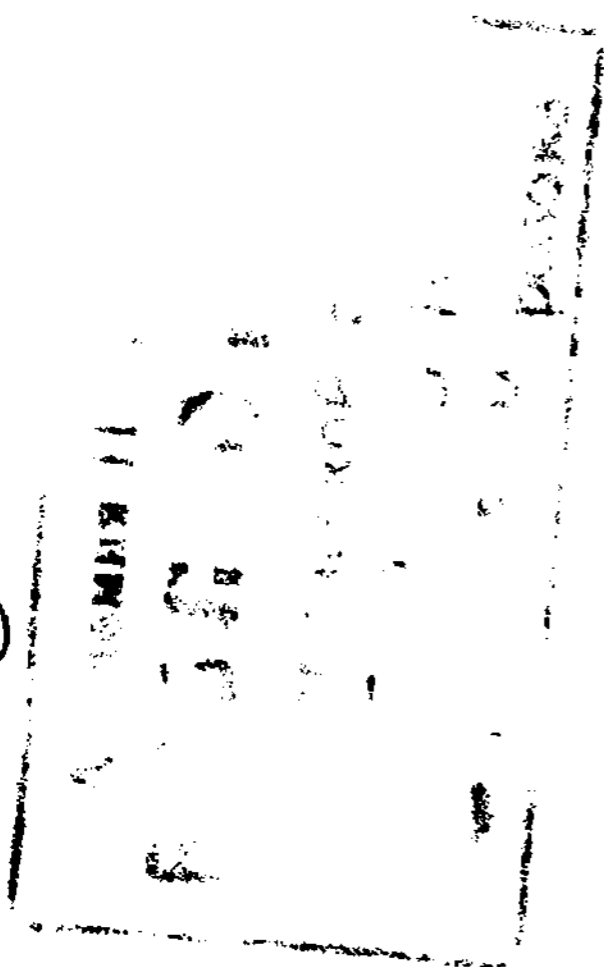
1961

КАДЕМИЯ НАУК СССР
ИХТИОЛОГИЧЕСКАЯ КОМИССИЯ

ТРУДЫ СОВЕЩАНИЙ. ВЫП. 13

ТРУДЫ СОВЕЩАНИЯ ПО ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ

*Проведено Ихтиологической комиссией Академии наук СССР
и Всесоюзным научно-исследовательским институтом
морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) Госплана СССР
в Москве 26—30 января 1960 г.*



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1961

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР
академик Г. Н. ПАВЛОВСКИЙ

РЕДАКТОРЫ ТОМА

академик Академии наук СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ,
профессор П. А. МОИСЕЕВ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Дальнейшее развитие рыбного хозяйства нашей страны требует, чтобы роль науки в его построении становилась все активнее. Для выполнения семилетнего плана добычи рыбы необходимо решить ряд крупных научных проблем. Одной из них является проблема рациональной эксплуатации стад промысловых рыб.

Для того чтобы успешно решить эту проблему, необходимо знать общие закономерности, которым подчиняется динамика стада промысловых рыб.

Этим вопросам и было посвящено созданное Ихтиологической комиссией Академии наук СССР и Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии совещание по проблемам динамики численности рыб, состоявшееся 26—30 января 1960 г.

Настоящий выпуск Трудов совещаний, созываемых Ихтиологической комиссией Академии наук СССР, содержит тексты докладов и решения этого совещания.

Содержащиеся в докладах и решениях совещания материалы показывают, что за последнее десятилетие советскими учеными отраслевых институтов и станций, а также Академии наук и вузов проделана большая плодотворная работа по накоплению новых фактов и по разработке прогрессивной теории динамики стада рыб.

Круг вопросов, рассматриваемых в докладах, включенных в настоящий сборник, весьма широк. Эти вопросы охватывают такие основные звенья процесса динамики стада, как пополнение, рост и убыль популяций.

Несомненно, что публикуемые в настоящем сборнике материалы будут иметь существенное значение для дальнейшей успешной разработки проблем динамики стада рыб и биологических основ рационального рыбного хозяйства.

Эти материалы представляют интерес не только для ихтиологов и других специалистов, работающих в области рыбного хозяйства. Они

несомненно, будут использованы и биологами других специальностей, работающими в области проблемы динамики численности организмов.

Есть основание надеяться, что публикуемые доклады и решения совещания по проблемам динамики численности рыб будут способствовать правильному направлению исследований в области разработки этой столь важной для нашего народного хозяйства проблемы.

Председатель
Нутриологической комиссии Академии наук СССР
академик, генерал-лейтенант медицинской службы

Е. Н. Павловский

ВСТУПИТЕЛЬНОЕ СЛОВО

ПРЕДСЕДАТЕЛЯ ОРГАНИЗАЦИОННОГО КОМИТЕТА СОВЕЩАНИЯ

П. А. Моисеева

Почти десять лет прошло с того времени, когда (в декабре 1951 г.) в Москве была проведена Всесоюзная конференция по вопросам рыбного хозяйства, на которой были подведены итоги работ советских ученых по динамике численности промысловых рыб и намечены задачи дальнейших исследований. За истекший период советское морское и океаническое рыболовство сделало большие шаги по освоению новых промысловых районов и объектов лова, по совершенствованию поиска и лова рыбы. Возрастающие масштабы промысла, повышение его интенсивности, задачи научного обоснования рационального рыбного хозяйства, необходимость правильного перспективного планирования уловов на основе долгосрочной оценки состояния запасов — все это требует дальнейшего совершенствования исследований динамики численности промысловых объектов. Эта проблема представляет одну из важнейших биологических проблем, стоящих перед рыбохозяйственной наукой.

За последнее время как советскими, так и зарубежными учеными выполнена значительная работа по совершенствованию исследований в области динамики популяций рыб. Широко известны многочисленные работы советских ученых (И. Б. Бирмана, Е. Г. Войко, Т. Ф. Дементьевой, М. В. Желтенковой, А. Г. Кагановского, Ф. В. Крогнус, С. К. Крыжановского, А. Г. Кузьмина, Н. А. Маслова, Ю. Ю. Марти, П. А. Моисеева, Г. Н. Монастырского, Г. В. Никольского, А. Н. Пробатова, А. И. Румянцева, А. Н. Световидова, Р. С. Семко, В. С. и Н. П. Танасийчук и многих других), посвященные вопросам динамики численности промысловых рыб.

Значительная интенсификация промысла во многих бассейнах привлекает особенное внимание ученых всех стран к изучению степени и характера воздействия промысла на запасы рыб, к разработке методов определения размеров этого воздействия и соответствующих мероприятий по его регулированию. Вместе с тем, имея в виду сложность вызываемых колебаниями биологических и климатических факторов изменений в численности популяций, необходимо углубить исследования, которые позволят дать оценку величине амплитуды этих колебаний и определить причинные связи, складывающиеся в ходе процесса приспособления этих популяций к условиям существования. Всестороннее исследование указанных факторов позволит более четко подойти к определению степени воздействия промысла, а вместе с этим и к конечной цели, стоящей перед рыбохозяйственной наукой, — к разработке научных оснований рационального рыбного хозяйства.

Для определения степени воздействия промысла проводится сбор специализированных биостатистических материалов и данных промышленной статистики, разрабатываются методы обработки обширных статистических материалов, делаются попытки выяснить некоторые биологические закономерности при помощи математического анализа и выразить их математическими уравнениями. Особенно большое внимание этим вопросам за последнее время уделяет ряд зарубежных ученых, достигших в этом направлении определенных успехов. Наряду с некоторым (подчас весьма значительным) увлечением чисто математическим анализом в отрыве от выявления биологических закономерностей, многие авторы выполнили существенную и весьма ценную работу по установлению факторов, влияющих на колебания численности промысловых рыб, и нахождению способов их выявления и математического выражения. В связи с недостаточным знакомством многих работников рыбохозяйственной науки с такого рода работами Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) предпринял перевод и публикацию ряда соответствующих статей зарубежных авторов, в том числе Вестенберга, Бивертонна, Грехма, Джонса, Парриша, Холта, Риккера, Шефера и многих других исследователей.

С целью возможно подробнее осветить результаты последних советских исследований в области динамики популяций рыб и подвергнуть обсуждению содержание и методы этих исследований ВНИРО и Ихтиологическая комиссия Академии наук СССР признали необходимым созвать настоящее совещание. На совещании предполагается осветить результаты работ советских исследователей в области теории и методики исследований по выявлению факторов и закономерностей, определяющих колебания численности промысловых рыб, рассмотреть методику оценки состояния запасов рыб и способы их изучения по основным водоемам и, наконец, остановиться на некоторых вопросах методики оценки выживаемости поколений, учета молоди, мечения рыб с целью определения интенсивности промысла, сбора и обработки материала по определению промыслового усилия на единицу лова, на вопросах проведения обязательных стандартных наблюдений, разработки единой терминологии и т. д. Таким образом, перед участниками данного совещания стоят разносторонние и весьма ответственные задачи.

Для подготовки настоящего совещания было создано Оргбюро в составе Т. Ф. Дементьевой, Н. И. Кожина, Ю. Е. Лапина, Ю. Ю. Марти, П. А. Моисеева, Г. В. Никольского и Н. И. Чугуновой. Оргбюро просмотрело и систематизировало поступившие доклады и внесло в программу совещания 70 докладов и сообщений.

По предварительным данным, на совещании присутствует около 400 человек, представляющих 60 научных организаций и учреждений Советского Союза.

Нам приятно отметить присутствие на данном совещании зарубежных ученых из Демократической Республики Вьетнам, Китайской Народной Республики, Канады, Объединенной Арабской Республики и Соединенных Штатов Америки.

Позвольте выразить уверенность в успешности предстоящих обсуждений и творческих дискуссий по обсуждаемым вопросам и надеяться, что решения, которые будут приняты нами, послужат программой дальнейших исследований, обеспечивающих научное обоснование рационального рыбного хозяйства.

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

**Т. Ф. Дементьева, Ю. Ю. Мартин, П. А. Мовсесов
и Г. В. Никольский**

(Ихтиологическая комиссия Академии наук СССР
и Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии — ВНИРО)

Быстрое развитие советского рыболовства, осваивающего сырьевые ресурсы различных районов Мирового океана, значительная интенсификация промысла в основных районах рыболовства, необходимость составления прогнозов возможных уловов на ближайший период и дальнюю перспективу и, наконец, обязательность создания рационального рыбного хозяйства как во внутренних водоемах, так и в открытых морях требуют от работников рыбохозяйственной науки развертывания разносторонних и углубленных исследований по изучению состояния сырьевой базы, выявлению причин колебаний численности основных промысловых объектов и установлению закономерностей, определяющих эти колебания. Практическая успешность и теоретическая значимость этих исследований могут быть высокими только в том случае, если исследователи опираются на соответствующую прогрессивную теорию. Закономерности, управляющие динамикой популяции, весьма сложны и многогранны. Для выяснения этих закономерностей требуются комплексные, многосторонние исследования, усилия большого коллектива ученых, широкие творческие дискуссии.

Разработка прогрессивной теории динамики численности и биомассы стада рыб необходима для осуществления рационального рыбного хозяйства во внутренних водоемах, создания основ ведения эффективного и устойчивого рыболовства в водах открытых морей и океанов, а также для совершенствования методики долгосрочных прогнозов и научного планирования развития рыбной промышленности, т. е. разработка такой теории является одной из основных задач рыбохозяйственной науки.

Советская наука исходит из положения о единстве теории и практики, о ведущей роли практики в формировании теории познания и о решающем значении прогрессивной теории в разработке практических проблем.

Основой современной теории динамики стада рыб, а также других организмов должна быть диалектико-материалистическая теория развития, в частности такие ее положения, как представление о единстве организма и среды как диалектического противоречивого единства, о реальности вида, о приспособительном значении всех видовых

признаков и свойств, об этапности развития и ряд других общих положений.

Единство организмов вида и среды представляет собой единую систему приспособительных взаимосвязей организма с его биотическим (межвидовые и внутривидовые связи) и абиотическим окружением. Ведущие связи не остаются постоянными в процессе онтогенеза и могут быть различными у разных популяций одного и того же вида, населяющих различные водоемы или разные участки одного и того же водоема.

Приспособление — это видовое свойство, обеспечивающее сохранение вида в тех условиях, к которым он приспособился в процессе своего становления и развития. Всякое приспособление конкретно, но оно есть и приспособление, и ограничение. Характер приспособлений специфичен для вида и отражает специфику его взаимосвязей со средой.

Основной формой межвидовых отношений у рыб в водоеме являются пищевые взаимосвязи (взаимоотношения на почве питания разных видов сходной пищей, взаимоотношения хищник — жертва и др.). Внутривидовые отношения могут быть весьма разнообразными — взаимоотношения полов, пищевые взаимоотношения и др. Все эти отношения не являются стабильными и часто изменяются; путем ряда приспособлений достигается ослабление напряженности внутривидовых отношений и увеличение обеспеченности популяции пищей. Такими приспособлениями главным образом являются: расхождение спектра питания у рыб разного возраста и разного пола, расширение спектра питания в неблагоприятных условиях, изменение роста особей и др. В силу этого «внутривидовая конкуренция» не имеет ведущего значения в развитии вида и динамике популяций.

Основываясь на этих общих положениях, критически перерабатывая ранее сложившиеся представления и накопленный фактический материал, а также проводя широкие полевые и экспериментальные исследования, советские ихтиологи ведут значительную работу по разработке теории динамики популяций рыб. После Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства 1951 г. был выявлен ряд важнейших закономерностей, определяющих динамику стада рыб в условиях возрастающей интенсивности промысла и многолетних колебаний численности рыб. Все это позволило несколько улучшить методику прогнозирования, повысив степень оправдываемости прогнозов, и подойти к разработке методов управления рядом звеньев процесса динамики стада в целях получения от эксплуатируемых стад промысловых рыб максимальной возможной продукции наиболее высокого качества, а также обеспечения расширенного воспроизводства этих рыб.

Наряду с этим за последние годы в разработке проблемы динамики численности популяций имелись и существенные недочеты. Недостаточное внимание уделялось изучению закономерностей убыли популяции, в первую очередь под влиянием рыболовства, выявлению видовой специфики и приспособительных свойств у разных видов к восстановлению численности в различных условиях, в том числе в условиях рыболовства разной интенсивности. Слабо исследовалось селективное действие рыболовства на популяцию, в частности на ее качественный состав. В крайне ограниченных масштабах применялись математические методы анализа биологических закономерностей. Отставание в разработке этих вопросов тормозило и разработку принципов ведения рационального рыболовства.

В настоящее время уже намечены основы современной прогрессивной теории динамики стада рыб и биологических основ рыболовства.

Элементы этой теории разрабатывались многими нашими учеными, начиная с академика К. М. Бэра. В разработке основ этой теории приняли участие А. Н. Державин, Ф. И. Баранов, Н. М. Клипович, Н. Л. Чугинов, В. И. Мейсер, В. К. Солдатов и многие другие исследователи. В последние два десятилетия особенно большую роль в этом направлении сыграли работы С. А. Северцова, В. В. Васнецова и Г. Н. Монастырского.

В основе современной теории динамики стада рыб лежит прежде всего представление о том, что тип динамики стада, включая и тип нерестовой популяции, является видовым приспособлением, направленным на поддержание численности популяции. Это представление основывается на том, что колебания численности и биомассы стада рыбы есть результат взаимодействия популяции и условий жизни. Продуктивность популяции промысловой рыбы, определяемая по величине выхода хозяйственно ценной продукции, есть результат взаимодействия вида (его приспособительных свойств), его среды и формы хозяйства.

Разработка теории динамики популяций в последние годы значительно усилилась и за рубежом. В настоящее время осуществлен ряд исследований в этой области, в результате которых, в частности, разработаны различные математические модели динамики популяций. При помощи этих моделей делаются попытки выявить взаимодействие факторов, влияющих на ежегодную продукцию промысла, а также на величину запаса, от которой зависит улов на единицу промыслового усилия. Предполагается, что на основании определения взаимной связи основных факторов динамики популяции (роста, смертности и пополнения) и массового мечения рыб можно будет определить величину улова, которую допустимо получать ежегодно, не изменяя уровня запаса.

Применение математического анализа при исследованиях динамики стада рыб целесообразно, но использовать его надо с тщательным учетом биологических закономерностей и особенностей, свойственных данной популяции или виду в целом. Механическое применение математического анализа легко приводит к серьезным ошибкам: выявление биологических закономерностей — причин явлений — в этом случае подменяется установлением лишь формальной внешней связи.

Динамика популяции рыбы, как и любого другого животного, есть результат взаимодействия ряда процессов: пополнения, роста, созревания и убыли. Последующие разделы настоящего доклада посвящены рассмотрению основных закономерностей, определяющих эти процессы. Вскрытие этих закономерностей позволит получить сведения, необходимые для управления указанными процессами в целях получения наибольшего выхода рыбной продукции.

ЗНАЧЕНИЕ В ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ И ВЫЖИВАНИЯ ОСОБЕЙ НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

Рыбы в большинстве случаев обладают высокой плодовитостью, значительно превышающей плодовитость других позвоночных, что обусловлено отсутствием у преобладающей части рыб активной заботы о потомстве. Высокая плодовитость рыб есть приспособительное свойство вида, необходимое при большой величине смертности. Естественно, что изменение внешних условий во время развития икры и личинок, а также изменение биологических свойств производителей и их половых продуктов оказывают существенное влияние на выживание и жизнестойкость потомства.

От выживании (урожайности) икринок и личинок на ранних стадиях развития в значительной степени зависят естественные колебания численности и биомассы стада любой рыбы. Чем больше условия среды удовлетворяют требованиям развивающейся икры и личинок и чем биологически высококачественнее сами икринки и сперма, тем большая часть потомства выживает.

У большинства рыб максимальная и притом сильно колеблющаяся смертность приходится на ранние стадии развития. В этот период большое, а подчас решающее влияние могут оказывать абиотические факторы среды, а также обеспеченность пищей, особенно при переходе с пассивного питания на активное. Кроме того, абиотические факторы нередко определяют размеры площади, пригодной для нереста, а тем самым и численность поколения.

Хорошо известны многочисленные примеры, подтверждающие это положение. Так, можно назвать балтийскую треску, численность которой находится в самой тесной связи с уровнем солености в районах размножения, и сельдь сахалино-хоккайдекого стада, урожайность поколения которой в значительной мере определяется наличием благоприятных условий для питания личинок в период их перехода на активное питание, и много других видов рыб.

Установлено, что решающим моментом, определяющим колебания численности судака Северного Каспия, являются условия размножения и в основном условия жизни молоди на ранних этапах развития, тогда как последующие условия нагула не оказывают столь решающего влияния на численность стада этой рыбы. Это положение, естественно, остается справедливым до тех пор и в тех случаях, пока число производителей не окажется на чрезвычайно низком уровне. Тогда (как это, в частности, наблюдалось в отношении судака в р. Урал в 1941 г., горбуши в 1953 г. на Камчатке и др.), несмотря на относительно хорошие условия размножения, из-за малочисленности производителей были получены весьма низкие по урожайности поколения соответствующих лет.

Важным приспособлением, направленным на увеличение пополнения стада, является порционность икрометания. Порционное созревание икры не только обеспечивает общее увеличение плодовитости самки, но и удлиняет период нереста, позволяя молоди полнее осваивать корма, а также повышает выживаемость популяции при изменчивых условиях среды в период развития икры и личинок. Примером могут служить черноморская и азовская хамсы. Плодовитость азовской хамсы при одних и тех же размерах рыб больше, чем черноморской, а средний коэффициент зрелости также почти вдвое больше. Это показывает, что у азовской хамсы в одной порции икринок больше, чем у черноморской. Нерест азовской хамсы менее продолжителен, так как ее молодь должна успеть подрасти до осеннего охлаждения воды. Поэтому азовская хамса быстро продуцирует большое количество икры, а обилие планктона в Азовском море обеспечивает выкорм массы молоди, появившейся в одно и то же время.

У черноморской хамсы в более теплом, но менее кормном Черном море нерест продолжается дольше (с мая по сентябрь), и в ее гонадах одновременно созревает меньшее количество половых клеток. Этим достигается большая сохранность выметанной икры, так как икра попадает в море более ровными порциями, чем обеспечивается успешный выкорм молоди. Кроме того, иногда наблюдается большая гибель икры черноморской хамсы, доходящая в среднем до 95—98% и особенно увеличивающаяся в штормовую и, по-видимому, более холодную погоду.

Понятно, что при таких условиях только порционность икрометания при относительно небольшой разнице в величине порций позволяет черноморской хамсе обеспечивать высокую численность и быстро восстаивать запасы после временного их снижения. В небольшом и мелководном Азовском море на первое место выступает кратковременность вегетационного периода, определяющая большую величину первой порции икрометания; с этим, возможно, в значительной степени связано то, что уловы азовской хамсы колеблются сильнее, чем черноморской.

В условиях сильных колебаний уровня рек (Дунай, Амур), когда нерестовый субстрат вместе с отложенной на него икрой очень часто может обсыхать, наличие порционного икрометания у фитофильных рыб позволяет обеспечить выживание потомства хотя бы от одной порции. Подобное явление нередко наблюдается у сазана, карася и других рыб.

Порционность икрометания позволяет существовать относительно большей популяции молоди, поскольку она осваивает корма постепенно, и когда молодь, выведшаяся из икры первой порции, переходит на питание новым видом корма, молодь второй порции начинает питаться теми кормами, которыми до этого питалась молодь первой порции. Это наглядно прослежено, например, на представителях подсемейства *Cyprinidae* оз. Ханка.

Существенное значение для обеспечения урожайности имеют качество икры (в первую очередь запас желтка) и успешность ее осеменения. Говоря об этом, мы можем сослаться на исследования, показавшие, что у сазана из икринок с большим запасом желтка получается более высококачественное потомство. Некоторые аналогичные данные получены и в отношении воблы. Однако эти вопросы до настоящего времени еще очень слабо изучены.

В одних и тех же условиях большее количество производителей и большее число выметанной икры дают большее потомство. Однако в природе из-за изменчивости условий среды, в том числе в период размножения и развития, прямой корреляции между числом отложенных икринок и величиной пополнения, как правило, не наблюдается. Так, например, у северокаспийского леща не удается выявить четкой зависимости между числом производителей и величиной потомства. У рыб с малой плодовитостью обычно наблюдается большая корреляция между числом отложенных икринок и пополнением, чем у высокоплодовитых.

ПОПОЛНЕНИЕ СТАДА И ИЗМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПОПУЛЯЦИИ

Рост рыб и пищевая обеспеченность

Рост рыбы имеет важное значение в динамике стада. В связи с изменением темпа роста у рыб той или иной популяции могут изменяться время полового созревания, а следовательно, и темп пополнения, сроки перехода на иное питание и т. д. Размер и упитанность молоди в первый год жизни имеют важное значение для ее выживания (например, в период суровых зим отмечается высокая смертность малоупитанных мальков; самые мелкие особи выедаются хищниками и т. п.).

О связи роста, возраста и времени полового созревания накоплена огромная литература. Можно сослаться хотя бы на серию исследований в росте карповых рыб, время полового созревания которых обычно связано с достижением определенных размеров, а не возраста. Этот

вывод на обширном материале подтвержден и в отношении других групп рыб.

Связь упитанности молоди с ее выживанием во время зимовки особенно детально изучена нашими рыбоведами на примере карпа. На этой основе установлены и определенные стандарты допустимой к посадке на зимовку молоди. Связь выживания личинок с их размерами отмечена у сахалинской сельди.

При уменьшении плотности стада темп роста в большинстве случаев усиливается, что, в свою очередь, приводит к изменению ряда биологических показателей стада, в частности к увеличению индивидуальной плодовитости рыб и ускорению созревания организма. В то же время изменения условий существования и главным образом условий воспроизводства могут приводить к более раннему созреванию организма и достижению половой зрелости при меньших по сравнению с обычными для вида размерах.

Значительное ускорение роста и повышение индивидуальной плодовитости отмечено рядом авторов у сельди южной части Северного моря. То же самое, видимо, наблюдается и у морской камбалы этого района.

Большая плодовитость более быстро растущих особей установлена у нерки, северокаспийской воблы и у многих других рыб.

Наряду с обычной закономерностью, когда быстрый рост сопровождается ранним созреванием при обычных размерах, мы часто сталкиваемся в природе с таким явлением, когда при замедленном росте половая зрелость наступает рано, при уменьшенных по сравнению с обычными размерах, т. е. с образованием карликовых форм. Это явление отмечено у многих рыб (лососи, корюшка, вобла, лещ, сазан, карась и ряд других). Однако механизм этого явления, имеющего важное биологическое и существенное практическое значение, нуждается в дальнейшем детальном исследовании.

Важным моментом, определяющим как рост рыб, так и численность популяции и ее воспроизводительные свойства, является обеспеченность пищей. Под обеспеченностью пищей понимается наличие доступного организму корма и соответствующих условий для его усвоения.

Круг вопросов, связанных с кормовой базой и обеспеченностью пищей рыб, подробно рассматривается в ряде докладов, представленных на данном совещании, поэтому мы на них останавливаться не будем.

Само собой понятно, что кормовые ресурсы водоема всегда больше фактически потребляемого рыбой количества пищи. Ограничение пищевой обеспеченности популяции вызывает уменьшение численности преимущественно на ранних стадиях развития. У молодых и взрослых рыб недостаток корма может вызвать напряжение во внутривидовых отношениях и влиять на рост рыб.

Увеличение численности стада рыб, особенно морских, часто является причиной увеличения протяженности миграций и расширения нугульного ареала. При сокращении численности нередко наблюдается обратное явление. Эти приспособления способствуют сохранению высокой численности популяции и ослаблению напряженности пищевых отношений. Громадные пульсации ареалов и изменения протяженности миграций тихоокеанской сардины, североатлантической сельди и балтийской трески являются хорошими примерами, подтверждающими данное положение.

При разработке мероприятий, направленных на улучшение кормовых условий различных видов рыб с целью увеличения их численности,

следует дифференцированно подходить к оценке и обоснованию пищевой обеспеченности взрослых рыб и их молоди на различных этапах развития.

Линейный и весовой рост рыбы — это сложный приспособительный процесс. Как правило, рост наиболее изменчив до достижения рыбой половой зрелости, когда основные энергетические ресурсы расходуются на белковый рост. Это наглядно можно видеть, сравнивая изменчивость линейного прироста у рыб как в одной и той же популяции, так и в пределах вида в целом. Подобная закономерность отмечена как у морских (треска и др.), так и у пресноводных рыб (карповые и др.).

Анализ роста рыб требует обязательного изучения увеличения рыб не только в длину, но и по весу. Линейный прирост рыб, как правило, снижается к наступлению половой зрелости, а наибольший прирост веса обычно приходится на более старшие возрасты.

По достижении рыбами половой зрелости резко возрастают сезонные колебания веса (в частности, в результате изменения веса половых желез), а также увеличивается относительное количество энергетических ресурсов, расходуемых на жиронакопление. Это хорошо показано рядом авторов у мурманской сельди, трески, аральского леща и некоторых других рыб.

По характеру жиронакопления, качеству и количеству жиров в разных органах рыб можно судить об условиях их жизни: об обеспеченности пищей, подготовленности к миграциям или к зимовке и т. д. Так как интенсивность жиронакопления у рыб тесно связана с характером динамики их стада, все эти процессы должны углубленно изучаться. Показаны, например, связь линейного роста и жиронакопления у мурманской сельди, связь жирности с поведением хамсы. Рыбоводы хорошо знают, насколько успешность зимовки зависит от количества и качества накопленных жиров.

Рядом исследований в последнее время показано, что порядок отложения и сработки жира на разных органах рыбы носит строго закономерный приспособительный характер. Часто по соотношению жиров на разных органах рыбы можно судить о ее состоянии и условиях ее жизни. Жирность рыбы нередко связана с ее плодовитостью. Более жирные рыбы оказываются и более плодовитыми. Это отмечено у сибирского осетра, салаки и, видимо, имеет место у ряда других видов.

Популяция приспосабливается к изменившимся условиям жизни, меняя характер и амплитуду изменчивости своих признаков и свойств. При изучении условий жизни популяции следует учитывать также характер изменчивости признаков и свойств популяции; по этой изменчивости можно судить о тех условиях, в каких популяция находится. Этот вопрос подробно рассматривается в дальнейших докладах, поэтому мы не будем задерживаться на его детальном рассмотрении.

Плодовитость и воспроизводительная способность популяции

Высокая плодовитость характерна не только для рыб, откладывающих икру, но и для некоторых живородящих рыб (морские окуни). Плодовитость может меняться у рыб одной и той же популяции в связи с изменениями условий их жизни. Сложный многовозрастной состав нерестовой популяции является важным приспособлением, направленным на удлинение периода размножения. Это способствует также более высокой выживаемости икры и личинок. Сложная структура нересто-

вой популяции обеспечивает известную стабильность воспроизводительной способности при резких колебаниях пополнения нерестового стада. Впервые достигшие половой зрелости особи обычно подходят к нерестилищам несколько позднее, чем особи более старших возрастных категорий. Есть основания полагать, что потомство рекрутов у многих видов рыб, нерестующих несколько раз в жизни, менее жизнестойко, чем потомство рыб, повторно участвующих в нересте. Изучение этого вопроса имеет важное значение для организации рационального рыболовства.

Абсолютная плодовитость рыб, нерестующих несколько раз в жизни, увеличивается по мере увеличения длины, веса и возраста производителей.

За последнее время как у нас, так и за рубежом значительно усилилось внимание к выяснению закономерностей изменения плодовитости рыб и сделан ряд интересных выводов.

При хорошем питании и повышении интенсивности обмена веществ рост рыб увеличивается, и первое созревание наступает раньше. При значительном и продолжительном увеличении численности популяции темп роста несколько снижается и созревание популяции происходит в течение более длительного ряда лет. Примеры этому нами частично приведены выше. Это явление отмечено у осетровых Азовского моря, воблы и леща Северного Каспия, у дальневосточных лососей, сельди Британской Колумбии и южной части Северного моря, а также у ряда других рыб.

Изменчивость роста особей в одновозрастной популяции вызывает разновременность полового созревания и, следовательно, несколько меньшие изменения размеров пополнения при резких колебаниях урожайности разных лет. В этом можно видеть, в частности, приспособление популяции к наиболее полному и многократному освоению мест нереста, особенно при ухудшении последних.

В условиях изменяющейся кормовой базы темп роста, время созревания и индивидуальная плодовитость особей в популяции также меняются, что является приспособлением вида к изменению кормовой базы. При прочих равных условиях индивидуальная плодовитость особей увеличивается в популяциях, лучше обеспеченных кормом.

Однако указанные приспособления, специфичные для разных видов, лишь в определенных пределах, иногда лишь в небольшой степени могут компенсировать убыль от чрезмерного промысла или массовую гибель от воздействия абиотических и биотических факторов. Это положение особенно относится к видам со сложной структурой популяции и относительно поздней половой зрелостью. Эти приспособления к изменению восстановительной способности популяции изучены еще далеко недостаточно и нуждаются в дальнейшем исследовании.

Приспособления популяции к изменению воспроизводительной способности при разной обеспеченности пищей некоторые исследователи называют приспособлением к «саморегуляции численности».

Как уже указывалось, при равных условиях для выживания молоди большее количество производителей и большее количество выметанной икры дают большее по численности потомство. Однако такие условия в природе редко повторяются в смежные годы.

Имеются некоторые, главным образом косвенные, данные о том, что степень накормленности производителей оказывает влияние на численность и качество потомства следующего года, но это требует дальнейших исследований.

УБЫЛЬ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

Естественная смертность

В природных условиях, вне воздействия человека, убыль популяции происходит из-за различных причин, главным образом от воздействия хищников, паразитов и болезней, от недостатка пищи на ранних стадиях развития, от изменения абиотических условий и от старости в результате нарушения естественного хода обмена веществ.

Абиотические условия (изменения температуры, солености, содержания кислорода, механические воздействия) часто вызывают гибель поколения, особенно если интенсивность воздействия фактора приходится на период ранних стадий, когда развивающийся организм наиболее чувствителен к нему. В некоторых случаях под влиянием различных факторов и стихийных явлений может иметь место массовая смертность и взрослых рыб. Так, известны случаи массовой одновременной гибели саргосов в Аравийском море, минтая в Охотском море, когда погибали сотни тысяч тонн взрослых рыб.

Максимальная смертность у разных видов рыб свойственна ранним этапам жизни, но приходится на разные стадии развития: на стадию икринки, свободного эмбриона, личинки или малька. У многих рыб наибольшая и сильно меняющаяся по годам смертность приходится на этап смешанного питания, т. е. на период перехода с питания желтком на питание внешним кормом. Обеспеченность пищей на этом этапе часто определяет выживание поколения и его численность.

Характер воздействия хищников на популяции разных видов рыб может быть весьма разнообразным. Обычно хищники наиболее интенсивно воздействуют на младшие возрастные группы, начиная от стадии икринки, что приводит иногда к весьма сильному сокращению величины пополнения. Однако и популяции некоторых взрослых рыб, особенно мелких, с коротким жизненным циклом, подвергаются весьма интенсивному воздействию хищников.

Степень и характер воздействия хищников на популяции рыб до последнего времени изучались весьма недостаточно. Однако масштабы воздействия различного рода хищников иногда бывают весьма велики. Так, например, только стадо котилов, обитающих на Прибыловых островах, ежегодно поедает не менее 2 млн. т различных водных объектов. Работами ряда ученых выявлены большие масштабы выедания молодежи тихоокеанских лососей в реках, в результате чего гибель молодежи в реке, как правило, бывает значительно больше, чем в море. Как показано работами советских, шведских и канадских ученых, массы молодежи рыб, в частности атлантических лососей, уничтожаются птицами (крохаль и др.). Вместе с тем в ряде случаев хищники осуществляют своеобразную биологическую мелиорацию, уничтожая недостаточно развитых мальков, а также сорных рыб.

В настоящее время нельзя говорить о рациональном рыбном хозяйстве, не учитывая формы воздействия хищников на рыб. Некоторые аспекты этого вопроса на данном совещании будут рассмотрены в специальных докладах.

Воздействие паразитов на популяцию рыб может быть двояким: паразит уничтожает часть популяции или ослабляет организм хозяина, что делает его более доступным для хищников и замедляет его рост. Степень воздействия паразитов часто усиливается с возрастанием плотности популяции.

Общезвестны случаи массовой гибели рыб в естественных водоемах в результате заболеваний. Можно упомянуть о гибели сельди у берегов Канады, шипа в Аральском море в результате поражения сосальщиком *Nitzschia*, сазана в ряде водоемов (Балхаш и др.) от краснухи, судака в Южном Каспии от фурункулеза.

Особенно существенно значение паразитов и болезней при работах по разведению рыб. Паразитарный фактор совершенно необходимо учитывать также при акклиматизации.

Таким образом, естественная смертность рыб обычно достигает максимума на ранних стадиях развития, а в дальнейшем резко уменьшается. Наименьшая естественная смертность рыб с относительно длительным жизненным циклом наблюдается, по-видимому, по достижении ими половой зрелости, после того, как они выходят из-под воздействия хищников и когда смертность от старости еще невелика.

Регулирование численности хищников и паразитов и защита от них промысловых рыб являются важными методами биологической мелиорации. Но при этом необходимо иметь в виду, что далеко не всегда уничтожение хищников может дать ожидаемый эффект. В большинстве случаев, если это возможно, необходимо оградить ценных рыб от воздействия хищников, переключив последних на питание сорными и малоценными рыбами.

Промысловая смертность

Воздействие человека на стадо рыб проявляется все с большей интенсивностью. Это воздействие носит как прямой (вылов), так и косвенный характер (изменение режима водоемов).

В настоящее время рыболовство в ряде случаев является важнейшим фактором, определяющим изменение численности и структуры популяций промысловых рыб. Чрезмерная интенсивность промысла привела к значительному сокращению численности и изменению структуры стада многих промысловых объектов. Этому способствовало совершенствование рыбопромыслового флота, орудий лова и создание средств обнаружения рыбы, позволяющих определять скопление рыб в толще воды.

Не говоря уже о внутренних водоемах, где влияние промысла отчетливо выявилось давно, сейчас трудно назвать какой-либо промысловый район, в пределах которого еще не ощущалось бы в какой-либо степени воздействия рыболовства. Хорошо известны факты воздействия чрезмерно интенсивного промысла на запасы камбал и наваги Атлантики и Тихого океана, тихоокеанских лососей и др. Но за последнее время накопились достаточно убедительные факты, свидетельствующие о существенном изменении структуры и численности таких исключительно многочисленных объектов, как атлантическая треска, некоторые популяции сельди и морского окуня. Обнаруживаются признаки изменения под воздействием промысла численности даже тунцов, обитателей открытых океанических районов.

Характер динамики численности вида связан со всеми особенностями данного вида. Это есть результирующая всей его экологии: размножения, роста, питания, смертности. Рыбы с коротким жизненным циклом, ранней половой зрелостью, т. е., другими словами, с большой восстановительной способностью, и относительно простой структурой популяции могут переносить большую интенсивность промысла, чем рыбы с длинным жизненным циклом, с поздней половой зрелостью и сложной структурой нерестового стада.

Относительная величина изъятия промыслом в определенных пределах специфична для вида и может быть повышена только путем сокращения естественной смертности или усиления воспроизводства популяции.

Интенсивный вылов, разреживая популяцию, меняет как межвидовые, так и внутривидовые связи.

Часто вылов одного вида приводит к созданию более благоприятных условий питания, а тем самым к увеличению численности другого вида, питающегося сходной пищей. Такие факты известны в отношении как морских, так и пресноводных рыб. Видимо, с этим связано изменение фауны камбал на некоторых банках Тихого океана. Сокращение численности промысловой камбалы по атлантическому побережью США привело к развитию за счет ее кормовой базы одного из мелких видов скатов.

Подобного рода примеры известны и в пресных водах.

Вылов может быть в какой-то степени компенсирован регуляторными приспособлениями популяции, но эта компенсация возможна, как указывалось, лишь в некоторых, часто небольших пределах, специфичных для вида и популяции. Так, советскими и канадскими исследованиями установлено, что горбуша может компенсировать изъятие более 60% половозрелого стада, кета, обладающая более сложной структурой популяции, — около 50%, а вылов таких рыб, как осетровые или акулы, может составлять лишь незначительный процент половозрелого стада. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Вылов, воздействуя на определенную часть популяции, может непосредственно менять ее структуру (возрастной состав, соотношение полов). Часто вылов, воздействуя на возрастную структуру стада, «омолаживает» популяцию. Однако формы воздействия промысла крайне разнообразны и проявляются в сложной взаимосвязи с другими факторами. Эти формы требуют дальнейшего всестороннего изучения и должны рассматриваться без отрыва от естественных условий существования популяции.

Нерациональный промысел воздействует на стадо рыб в двух основных направлениях: с одной стороны, он ведет к уничтожению молоди и неполовозрелых рыб, а тем самым к сокращению пополнения нерестового стада, снижению продуктивности популяции и производительности рыболовства; с другой стороны, он может привести к чрезмерному вылову производителей и к такому состоянию популяции, когда она уже не может обеспечить достаточного пополнения, т. е. к биологическому перелову.

При определении степени влияния промысла на величину и структуру стада следует учитывать воспроизводительную способность популяции (в частности длительность ее жизненного цикла и возраст первого созревания), а также степень уязвимости, или доступности рыбы для промысла на данном уровне развития рыболовства.

Для обеспечения высокой продуктивности популяций промысловых рыб, а следовательно, высоких и устойчивых уловов необходимы правильное установление нормы допустимого вылова в соответствии с видовыми свойствами, численностью и состоянием популяции, а также правильное регулирование рыболовства путем установления размерного и возрастного состава улова, надлежащих размеров ячеи в орудиях лова, сроков и районов рыболовства. При этом должны быть приняты меры к уничтожению или ограничению воздействия хищников и конкуренции как среди рыб, так и других животных.

Огромное влияние на колебания численности рыб оказывает косвенное воздействие человека путем изменения режима водоемов (гидростроительство, сброс сточных вод, загрязнение радиоактивными продуктами, лесосплав и др.). Отрицательные стороны этого воздействия должны быть устранены или компенсированы рациональными формами ведения рыбного хозяйства, регулированием рыболовства, рыбоводными и мелиоративными мероприятиями. Необходимо также обеспечить высокую рыбопродуктивность вновь создаваемых водоемов (водохранилищ, каналов и др.) путем формирования продуктивного состава промысловой фауны, обеспечения высокой кормности этих водоемов, расширенного воспроизводства промысловых видов и их правильной эксплуатации.

Планирование вылова и прогноз возможных уловов должны осуществляться на основе знания биологических особенностей и в первую очередь закономерностей динамики стада объектов промысла. Для прогнозирования возможных уловов необходимо обязательно использовать данные о величине пополнения, степени убыли и качественные показатели особей популяции (темп роста и созревания, плодовитость, жирность, изменчивость и др.), об обеспеченности популяций пищей и о других условиях существования в водоемах.

Рыбопродуктивность любого водоема в значительной степени определяется его кормовыми ресурсами, степенью использования их промысловыми рыбами и формами ведения рыбного хозяйства.

Относительно высокая плодовитость рыб по сравнению с другими классами позвоночных и отсутствие в большинстве случаев у рыб заботы о потомстве обуславливают значительную роль внешних условий во время развития икры и личинок и приводят к резким всплескам численности отдельных поколений у многих видов рыб.

Приспособительные свойства рыб — пульсация ареала, миграции, изменение спектра питания с возрастом, регуляция роста, относительная способность взрослых рыб переносить голод и т. д. — направлены на сохранение популяции.

В одном и том же водоеме, при одних и тех же кормовых ресурсах часто обитают поколения рыб, отличающиеся одно от другого по численности в десятки раз. Часто кормовые ресурсы недоиспользуются в связи с ограниченными возможностями или нарушением нормальных условий размножения рыб.

Общая численность и биомасса популяции рыб устанавливаются в соответствии с обеспеченностью пищей в течение длительного периода времени, охватывающего жизненный цикл многих генераций.

Форма ведения рыбного хозяйства и в первую очередь рыболовства должна обеспечивать наиболее полное использование промысловыми рыбами кормовых ресурсов водоема.

Практика мирового рыболовства свидетельствует об огромном влиянии флуктуаций численности популяций на результативность промысла подавляющего большинства промысловых рыб и убеждает в необходимости тщательного и всестороннего изучения этого явления.

Установление путей и способов рациональной эксплуатации стад промысловых рыб должно быть основано на знании их биологической специфики и является главной задачей дальнейших исследований в области разработки основ рационального рыбного хозяйства и динамики численности рыб. Рациональное рыболовство должно обеспечить вылов рыб такого состояния, размера и возраста, при которых получается максимум рыбной продукции высокого качества и одновременно наи-

более рационально используются кормовые ресурсы водоемов с учетом максимального обеспечения воспроизводительной способности популяции. Промысел должен строиться таким образом, чтобы гарантировалось необходимое пополнение стада, достаточное по количеству и высокое по качеству. Это должно достигаться путем сохранения необходимого количества высококачественных производителей на местах нереста и обеспечения успешного развития и выживания молоди.

Вылов рыбы должен осуществляться в таких местах и в такие сроки, которые позволяют добывать наиболее упитанных и жирных особей. Желательно вести промысел в такое время, когда рыба в основном закончила пагул и наиболее эффективно использовала свою кормовую базу. Естественно, что эти мероприятия должны быть рассмотрены с учетом техно-экономических показателей и что в них, исходя из этих показателей, должны быть внесены соответствующие коррективы. Например, морской лов лосося как в Балтике, так и в Тихом океане должен вестись лишь в таких местах, где концентрируются особи перед началом нерестовой миграции. Вылов же мелких и менее жирных особей наносит серьезный ущерб общей продуктивности стада. Вылов леща в Аральском море желательно осуществлять только в осенний период перед устьями рек, где ловятся жирные, завершившие пагул рыбы. То же относится к осетровым, лов которых необходимо концентрировать в предустьевых районах в период нерестовой миграции.

ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ

Для работников рыбохозяйственной науки важнейшей задачей продолжает оставаться выявление тех основных закономерностей и их количественного выражения, которые определяют пополнение и убыль популяции промысловой рыбы. Необходимо усилить исследования по выяснению соотношения количества и качества производителей и получаемого от них потомства у разных видов.

Необходимо продолжать и расширять исследования по разработке методов количественного учета рыб, в частности молоди, с обязательным накоплением многолетних данных по этим вопросам. Должны продолжаться исследования по выявлению закономерностей развития рыб.

Представляется важным продолжать широкие и организовать новые детальные исследования по выяснению закономерностей обеспеченности рыб пищей на всех этапах развития и в первую очередь на этапе смешанного питания, по изучению внутривидовых и межвидовых пищевых отношений у рыб, а также по изучению закономерностей отношений хищник — жертва. В связи с изложенным обязательно систематическое изучение колебаний кормовых ресурсов водоемов и причин этих колебаний.

Обязательно усиление работ по изучению закономерностей роста рыб (как линейного, так и весового), жирового и белкового обмена и определяющих их факторов.

Необходимо значительно усилить исследования по выяснению форм и масштабов влияния рыболовства различной интенсивности и характера на популяцию промысловой рыбы (на ее качественные и количественные показатели). Особо необходимы широкие исследования по селективности рыболовства.

Изучение закономерностей динамики стада и их количественного выражения требует скорейшего упорядочения промысловой статистики и приведения ее в соответствие с современными требованиями, в частности совершенствования показателей, характеризующих величину и состав уловов на промысловое усилие, и показателей, фиксирующих интенсивность рыболовства.

Поскольку путем мечения промысловых рыб можно решить ряд важных вопросов, имеющих большое рыбохозяйственное значение, в том числе вопросов, связанных с проблемой динамики численности, необходимы дальнейшая разработка методики мечения и осуществление массового мечения основных промысловых рыб.

При проведении исследований в области динамики стада рыб необходимо сочетать полевые наблюдения с экспериментальными работами как в поле, так и в лаборатории. Максимальное использование физических, химических и математических методов анализа, широкое применение современной исследовательской и вычислительной техники должны способствовать выявлению биологических закономерностей. Осуществление этих исследований должно базироваться на марксистской методологии. Мы должны вести повседневную борьбу за чистоту нашей методологии.

Успешное выполнение исследований, связанных с динамикой численности промысловых объектов, возможно лишь при условии развертывания соответствующих океанологических и лимнологических исследований, включающих постоянные и регулярные наблюдения над изменением физико-химических свойств водоема, его гидробиологического режима, условий промысла и состава промысловых стад рыбного населения. Столь же обязательны работы по изучению и совершенствованию поисковых приборов, орудий лова и методов рыболовства.

Динамика численности промысловых объектов является одной из важнейших и наиболее сложных проблем рыбохозяйственной науки. К ее разработке должен быть привлечен широкий круг специалистов, причем непрерывно должна совершенствоваться методика исследований. Ответственные задачи, стоящие перед рыбохозяйственной наукой в связи с проблемой научного обоснования быстрого развития на рациональных началах советского рыболовства в открытых морях и океанах и организации высокопродуктивного рыбного хозяйства на внутренних водоемах, требуют непрерывного расширения наших знаний в области динамики численности рыб. Можно надеяться, что данное совещание будет способствовать развитию и совершенствованию исследований в этом направлении.

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ВОЗДЕЙСТВИЯ РЫБОЛОВСТВА НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ И СВОЙСТВА ОСОБЕЙ ОБЛАВЛИВАЕМОГО СТАДА ПРОМЫСЛОВОЙ РЫБЫ

Г. В. Никольский

(Лаборатория икhtiологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

Рыболовство оказывает все большее и большее влияние на стада промысловых рыб. Оно изменяет численность и биомассу популяции, ее структуру, изменяет как внутривидовые, так и межвидовые связи. Формы и степень воздействия на стадо промысловой рыбы зависят от характера рыболовства и не в меньшей степени от биологических свойств промыслового вида, который облавливается. Каждый вид рыбы в соответствии со своей спецификой, согласно своим приспособительным особенностям реагирует на воздействие рыболовства.

Развитие мировой рыбной промышленности достигло такого уровня, что дальнейшее увеличение уловов не только в континентальных водоемах и внутренних морях, но и в океанских водах в значительных масштабах может быть осуществлено не столько посредством освоения новых районов и объектов рыболовства, сколько путем более рациональной эксплуатации стада промысловых рыб, т. е. при помощи такой организации рыболовства, при которой обеспечивается получение от популяции максимальной продукции наиболее высокого качества, естественно, при обеспечении нормального воспроизводства.

Чтобы организовать рациональную эксплуатацию стада промысловой рыбы, мы должны хорошо знать те закономерности, которым подчиняются изменения, происходящие в популяциях промысловых рыб под влиянием различных форм и различной интенсивности рыболовства.

Еще в 1950 г. мною было показано (Никольский, 1950), что вылов по своему воздействию на популяцию облавливаемой рыбы во многом сходен с воздействием хищников (Фортунова, 1957). Чем к большему и изменчивому воздействию хищников приспособлена популяция после достижения рыбами промысловых размеров (нерестовая популяция), тем больший процент изъятия промыслом она допускает. Рыбы старших возрастов, хорошо защищенные от хищников, — акулы, скаты, осетровые, некоторые карповые (аральский усач, амур), морские ерши и другие — обладают слабой восстановительной способностью, т. е. в малых пределах могут изменять темп воспроизводства популяции и тем

самым компенсировать интенсивный вылов. С другой стороны, те виды промысловых рыб, которые слабо защищены от хищников и обеспечивают сохранение популяции повышенным, лабильным воспроизводством, — такие, как сельди, анчоусы, многие лососевые, корюшковые, карповые и другие, — допускают и большой процент изъятия промыслом, который они могут компенсировать своими регуляторными приспособлениями.

Изучение закономерностей воздействия хищников на популяцию промысловой рыбы совершенно необходимо для правильной организации эксплуатации промысловой рыбы и мелиоративных работ (биотической мелиорации). Положение о том, что промысел по характеру своего воздействия на популяцию промысловой рыбы во многом сходен с воздействием хищников, сейчас широко принято как в нашей, так и в зарубежной литературе (см., например, Шефер, 1957, 1958). Некоторые авторы считают даже возможным математические модели взаимоотношений хищник — жертва, выведенные Лотка (Lotka, 1925), Гаузе (Gause, 1934), Вольтерра и д'Анкона (Volterra a. d'Ancona, 1935), использовать для анализа закономерностей воздействия рыболовства на популяцию (Шефер, 1958). Для советских биологов, мне кажется, более существенна другая сторона этого вопроса — на основе знания приспособительных свойств вида обеспечить такую организацию хозяйства, в первую очередь рыболовства, чтобы оно не нарушало сложившихся связей популяций вида со средой, а чтобы хозяйство само входило элементом среды вида. Только при этом условии мы можем обеспечить высокую продуктивность естественных популяций рыб. Но для осуществления этого мы должны хорошо знать формы воздействия рыболовства на популяцию эксплуатируемого вида рыбы.

В настоящем сообщении я попытаюсь проанализировать некоторые формы воздействия рыболовства на популяцию и формы приспособительного ответа популяции на это воздействие. Кроме того, мне хотелось поставить на обсуждение и некоторые, еще недостаточно ясные, вопросы, чтобы заострить на них внимание исследователей. Естественно, в кратком сообщении невозможно коснуться всех, даже только основных вопросов влияния рыболовства на эксплуатируемые популяции рыб. В частности я совершенно не затрагиваю круга вопросов, касающихся перестройки под воздействием рыболовства межвидовых отношений, и тесно связанного с этим изменения характера естественной смертности под влиянием разрежения популяции в результате вылова. Это — важнейшие вопросы, которые подлежат глубокому изучению. Речь идет как об изучении изменений интенсивности выедания хищниками на всех этапах развития эксплуатируемой популяции промыслового вида рыбы, так и о перестройке пищевых взаимоотношений промысловой рыбы с другими видами на почве питания сходной пищей.

Первый вопрос — это, в сущности, вопрос о «конкуренции» рыболовства и хищников. Поскольку каждый вид приспособлен (естественно, в пределах известной амплитуды, для него специфичной) к определённому проценту изъятия от нерестовой популяции, то, сокращая изъятие хищниками, мы тем самым можем повысить величину изъятия промыслом. Второй вопрос — это противоречивые отношения, возникающие на почве питания сходной пищей у промыслового вида с непромысловыми. Эти отношения оказывают влияние на темп роста особей, и следовательно, и на темп воспроизводства популяции. Естественно, что оба эти вопроса подлежат самому пристальному вниманию исследователей.

Вопрос, который мне хотелось бы рассмотреть в порядке постановки, это характер воздействия неселективного вылова на структуру нерестовой популяции промысловой рыбы. Употребляя термин «неселективное рыболовство», я прекрасно понимаю, что всякое орудие рыболовства в какой-то степени селективно. Как показал Томпсон (Thompson, 1917), даже в отношении кошелькового невода при промысле сельди может иметь место в некоторых случаях известная селективность (более крупные рыбы в большем проценте избегают орудия). То, что рыбы старших возрастов осторожнее молодых, и раньше реагируют на приближение опасности, также, несомненно, имеет определенное селективное значение. В данном случае под термином «неселективный вылов» я понимаю такое рыболовство, когда при облове отцеживающими орудиями или ловушками возрастной, размерный и половой состав изымаемого улова сходен с составом облавливаемой нерестовой популяции, т. е. популяции достигших половой зрелости рыб. Примеры подобного рыболовства общезвестны (кошельковый лов нерестовой сельди, лов ходовых лососей ставными и закидными неводами, многих карповых при нерестовой миграции и т. д.), и я позволю себе их подробно не рассматривать.

Анализ фактического материала, накопленного в современной литературе, показывает, что обычно интенсивный вылов связан со значительным омоложением возрастного состава стада рыб. Подобная картина особенно четко видна при сравнении размерного и возрастного состава уловов в древности с составом современных уловов (Лебедев, 1960). Сходная картина наблюдается и при интенсификации рыболовства после запуска его в морских водоемах в период первой и второй мировых войн.

С другой стороны, известен ряд случаев, когда, несмотря на резко возрастающую интенсивность рыболовства и значительное снижение как общего вылова, так и уловов на рыболовное усилие, при неселективном рыболовстве омоложения возрастного состава стада объекта промысла не происходит, а в некоторых случаях наблюдается даже «старение» среднего возраста популяции.

Как я отмечал в своем докладе на Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства в 1951 г. (Никольский, 1953), среди промысловых рыб мы наблюдаем три группы, различающиеся по характеру реакции популяции на изменение обеспеченности пищей. У первой группы молодь на ранних этапах развития хорошо обеспечена пищей. Обеспеченность пищей рыб, перешедших на питание теми же кормами, что и взрослые рыбы, обычно хуже. В связи с этим уменьшение численности популяции вызывает улучшение обеспеченности пищей и сопровождается ускорением роста особей, увеличением их жирности, более ранним достижением половой зрелости и часто увеличением плодовитости. В качестве примеров можно указать хотя бы леща многих наших озер, донскую тарань и ряд других рыб.

У второй группы рыб изменения обеспеченности пищей отражаются уже на выживании и росте личинок, начиная с первых этапов внешнего питания, но при этом сохраняется и влияние изменений обеспеченности пищей на изменение темпа роста, жирности, времени полового созревания. К этой второй группе рыб, как считает Тестер (Tester, 1955), относятся большинство промысловых рыб, в частности каспийские вобла, лещ и, видимо, судак, арктонон норвежская треска, азовская килька, ряд популяций атлантической и тихоокеанской сельди и многие другие рыбы.

Наконец, третья группа — это рыбы, у которых обеспеченность пищей на ранних этапах развития имеет большое значение для выживания поколения и его роста. Годовички же и более взрослые рыбы оказываются при любой численности стада настолько хорошо обеспеченными пищей, что изменения плотности популяции ощутимо не отражаются на изменении их роста. Если рост и колеблется по годам, то это зависит от увеличения или сокращения продолжительности сезона нагула, а не от изменения концентрации кормов.

Попытаемся проанализировать, как повлияет неселективный вылов разной интенсивности при облове нерестовой популяции на ее структуру. Возьмем два случая: интенсивность облова 10 и 90% (табл. 1 и 2)¹; естественную смертность мы учитываем только в виде гибели особей старшей возрастной группы.

Как видно из приводимых таблиц, в случае изъятия как 10, так и 90% популяции картина изменения возрастного состава облавливаемого стада при одном и том же проценте пополнения оказывается сходной. Если пополнение составляет менее 50% остатка, то при изъятии (неселективном) как 10, так и 90% популяции наблюдается увеличение ее среднего возраста. При пополнении же, превышающем 50% остатка, средний возраст популяции и характер изменчивости, отражаемой средним квадратическим отклонением (σ) и коэффициентом вариации (C), практически остается неизменным.

Таким образом, из этого анализа мы должны сделать вывод, что при неселективном облове нерестовой популяции и при неизменном возрастном составе пополнения омолаживания возрастного состава стада не происходит даже при значительном снижении численности стада в результате вылова. Подобную картину в природе мы наблюдаем, например, на стаде норвежской сельди, возрастной состав которого, несмотря на резкое повышение интенсивности рыболовства, не только не омолодился, но за последние годы обнаруживается даже увеличение среднего возраста нерестовой популяции (Никольский и Беянина, 1959).

Если же пополнение популяции будет непропорционально малым, то она «постареет». Подобное явление как раз и характерно для изменений структуры популяции норвежской сельди, указывая на слабое пополнение ее стада. Но как же тогда объяснить тот математический модельный пример изменения структуры стада в результате облова интенсивностью в 50 и 80%, который приведен Томпсоном (1937) и повторен Вестенбергом (Westenberg, 1955) и В. С. Ивлевым (1958)? Как известно, из цифр Томпсона вытекает, что при интенсивности рыболовства, равной 80%, происходит сокращение возрастного ряда старших возрастных групп. Однако проверка расчета показала, что сокращение возрастного ряда получается в результате «округления» цифр. Так, например, 80% от двух будет 1,6, а принимается 2, т. е. в итоге округления в сторону завышения «ликвидируются» незначительные по абсолютному количеству особи старших возрастов, которые на самом деле будут сохраняться. Омоложение популяции в примере, приводимом Томпсоном, Вестенбергом и Ивлевым, достигается не в результате интенсификации

¹ Приводимые таблицы (1, 2, 3 и 4) построены следующим образом. В основу расчета взято 10 000 рыб при постоянном исходном распределении по возрастным группам. Общее изъятие и в 10 и 90% распределяется пропорционально возрастному составу популяции. В каждый последующий год происходит, естественно, сдвиг возрастного состава остатка на один год вперед. Особи, достигшие восьми лет, из ряда исключаются как погибшие от естественных причин (старости). В табл. 1 и 2 возрастной состав пополнения принимается постоянным, а в табл. 3 и 4 меняется, как указано в тексте.

промысла, а вследствие непропорционально большого пополнения, которое принимается одинаковым (1000 рыб) в случае изъятия как 50, так и 80%. Таким образом, рассмотренный пример Томпсона, Вестенберга и Ишлева не противоречит изложенному выше, а наоборот, его подтверждает. Пример Томпсона сходен в отношении убыли с тем случаем, который описан мною в отношении аральского леща (Никольский, 1958а, б), когда имеет место отбор промыслом более крупных рыб. И в случае Томпсона вылов рыб в возрасте двух — четырех лет составляет 80%, а рыб пяти лет — 100%.

Почему же при неизменной относительной величине пополнения происходит омоложение стада промысловой рыбы, столь часто наблюдаемое при интенсивном рыболовстве? Все проанализированные мною примеры изменения возрастного состава стада разных видов рыб показали, что у этих рыб в результате повышения интенсивности рыболовства изменяется темп роста и, как это показал Н. Л. Чугунов (1928) и подтвердил Г. Н. Монастырский (1940) в отношении воблы Северного Каспия, происходит омоложение ряда впервые созревающих особей. Аналогичные данные получены сейчас и о других рыбах: леще Северного Каспия (Земская, 1958), сельди Британской Колумбии (Tester, 1955), сельди южной части Северного моря (Никольский и Белянина, 1959). Богатейший материал по этому вопросу приведен в капитальной монографии Альма (Alm, 1959). Альм развил и уточнил выдвинутое В. В. Васнецовым (1934, 1947) положение, что половая зрелость особей в пределах популяции коррелируется не с возрастом, а с длиной. Половая зрелость у рыб с разной скоростью роста наступает примерно при одних и тех же размерах рыб. Правда, у наиболее быстро и наиболее медленно растущих особей она наступает при несколько меньших размерах, чем у рыб со средней скоростью роста, но эта разница очень незначительна.

Изложенное может быть наглядно подтверждено модельными примерами (табл. 3 и 4). Табл. 3 и 4 построены так же, как и табл. 1 и 2, с той лишь разницей, что в табл. 1 и 2 возрастной состав пополнения оставался неизменным, а в примерах, приводимых в табл. 3 и 4, происходит постепенное омоложение возрастного состава пополнения.

Приведенные цифры показывают, что в тех случаях, когда пополнение составляет менее 50% от остатка, так же как и при неизменном соотношении возрастных групп в пополнении, наблюдается увеличение среднего возраста популяции и при омоложении пополнения.

Если же пополнение превышает 50% от остатка, при его омоложении происходит с разной скоростью, в зависимости от относительной величины пополнения, омоложение возрастного состава популяции¹.

Естественно, что уменьшение численности нерестовой популяции будет оказывать тем большее влияние на темп созревания пополнения, чем сильнее совпадают места нагула половозрелых и неполовозрелых особей и чем более сходен состав их пищи. У многих рыб, например, у осетровых, трески, многих камбал, шук и других, самые старые особи в нерестовой популяции переходят на питание иными кормами, чем рыбы модальной группы и неполовозрелые, а поэтому мало и главным образом лишь косвенно могут повлиять на изменение темпа роста пополнения. Рыбы же модальной группы нерестовой популяции и подрастающее пополнение многих видов (например, у трески, воблы, леща и др.)

¹ Мне думается, что наряду с биологическим анализом анализ математических моделей популяций разной структуры позволит нам подойти к лучшему пониманию тех процессов, которые происходят в популяции, а тем самым и к прогнозу характера ее динамики.

Таблица 1

Влияние неселективного облова нерестовой популяции на ее возрастную структуру при интенсивности изъятия промыслом, равной 90%.

Год изъ- ятия	Показатель	Возрастная структура нерестовой популяции							М	σ	С	т
		3	4	5	6	7	8					
		1000 10 900	2000 20 1800	3000 30 2700	2000 20 1800	2000 20 1800	10000 100 9000					
1-й	Исходное число рыб шт.	1000	2000	3000	2000	2000	2000	10000	—	—	—	—
	%	10	20	30	20	20	20	100	—	—	—	—
	Изъят промыслом, шт.	900	1800	2700	1800	1800	1800	9000	—	—	—	—
	Остаток после вылова:											
	шт.	100	200	300	200	200	200	1000	—	—	—	—
2-й	% от исходного числа	10	20	30	20	20	20	100	5,20	1,25	24,0	0,13
	Остаток после вылова, %	—	12,5	25,0	37,5	25,0	25,0	100,0	5,75	0,91	15,8	0,09
	То же	—	—	16,6	33,4	50,0	50,0	100,0	6,33	0,75	11,8	0,08
	„ „	—	—	—	33,4	58,6	58,6	100,0	6,66	0,47	7,1	0,05
	Пополнение = 0% от остатка											
1-й	Исходное число рыб, шт.	—	1000	2000	3000	2000	2000	8000	—	—	—	—
	Пополнение, шт.	160	480	160	—	—	—	800	—	—	—	—
	Остаток после вылова:											
	шт.	16	148	216	300	200	200	880	—	—	—	—
	%	1,8	16,8	24,6	34,0	22,8	22,8	100,0	5,59	1,07	19,2	0,11
2-й	Остаток после вылова, %	—	7,5	21,6	28,9	40,1	40,1	100,0	5,98	1,05	17,6	0,11
	То же	—	8,1	13,4	32,7	44,0	44,0	100,0	6,09	1,03	16,9	0,10
	„ „	—	8,3	15,3	21,6	53,0	53,0	100,0	6,16	1,07	17,4	0,11
	Пополнение = 10% от остатка											
	1-й	Исходное число рыб, шт.	—	1000	2000	3000	2000	2000	8000	—	—	—
Пополнение, шт.		800	2400	800	—	—	—	4000	—	—	—	—
Остаток после вылова:												
шт.		80	340	280	300	200	200	1200	—	—	—	—
%		6,6	28,4	23,3	25,0	16,7	16,7	100,0	5,17	1,20	23,3	0,12
2-й	Остаток после вылова, %	—	25,4	29,3	18,7	20,0	20,0	100,0	5,20	1,21	23,3	0,12
	То же	—	25,6	27,8	24,5	15,5	15,5	100,0	5,17	1,17	22,7	0,11
	„ „	—	25,2	26,9	22,0	19,3	19,3	100,0	5,22	1,21	23,1	0,12
	Пополнение = 50% от остатка											

Пополнение — 80% от остатка

Год промысла	Показатель	Возрастная структура нерестовой популяции										М	с	ж
		3	4	5	6	7	7	7	7	7	7			
1-й	Исходное число рыб, шт.	1440	1000	2000	3000	2000	9000							
	Пополнение, шт		4320	1440	—	—	7200							
	Остаток после вылова:													
	шт	144	532	344	300	200	1520							
	%	9,4	35,1	22,6	19,7	13,2	100,0							
2-й	Остаток после вылова, %	9,5	34,3	30,5	13,7	12,0	100,0							
3-й	То же	9,6	34,0	29,8	18,4	8,2	100,0							
4-й	„ „	9,5	33,8	29,1	17,1	10,5	100,0							

Примечание. Пополнение асюту распределяется следующим образом: трехгодовки — 20%, четырехгодовки — 60%, пятигодовки — 20%. Естественная смертность рыб старше семи лет принята равной 100%.

Таблица 2

Влияние селективного облова нерестовой популяции на ее возрастную структуру при интенсивности вылова промышленным, равной 10%

Год промысла	Показатель	Возрастная структура нерестовой популяции										М	с	ж
		3	4	5	6	7	7	7	7	7	7			

Пополнение — 0% от остатка

1-й	Исходное число рыб	1000	2000	3000	2000	2000	10 000							
	шт	10	20	30	20	20	100							
	%	—	—	—	—	—	—							
	Остаток после вылова:													
	шт	900	1800	2700	1800	1800	9000							
	%	10,0	20,0	30,0	20,0	20,0	100,0							
2-й	Остаток после вылова, %	—	12,5	25,0	37,5	25,0	100,0							
3-й	То же	—	—	16,6	33,4	50,0	100,0							
4-й	„ „	—	—	—	33,4	66,6	100,0							

Пополнение — 10% от остатка

1-й	Остаток после вылова, %	1,8	16,8	21,6	34,0	22,8	100,0							
2-й	То же	1,8	7,5	21,6	28,9	40,1	100,0							
3-й	„ „	1,8	8,1	13,4	32,7	44,0	100,0							
4-й	„ „	1,8	8,3	15,3	21,6	53,0	100,0							

Пополнение — 50% от остатка

1-й	Остаток после вылова, %	6,6	28,4	23,3	25,0	16,7	100,0							
2-й	То же	6,6	25,4	29,3	18,7	20,0	100,0							
3-й	„ „	6,6	25,0	27,8	24,5	15,5	100,0							
4-й	„ „	6,6	25,2	26,9	22,0	10,3	100,0							

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Год промысла	Попытка	Возрастная структура нерестовой популяции							М	с	т
		3	4	5	6	7	8	9			
Пополнение — 90% от остатка											
1-й	Остаток после вылова, %	9,4	35,1	22,6	19,7	13,2	100,0	4,92	1,21	24,6	0,12
2-й	То же	9,5	34,3	20,5	13,7	12,0	100,0	4,84	1,15	23,8	0,12
3-й	»	9,6	34,0	20,8	18,4	8,2	100,0	4,82	1,10	22,8	0,11
4-й	»	9,5	33,8	20,1	17,1	10,5	100,0	4,85	1,15	23,7	0,12

Примечание. Пополнение всюду распределяется следующим образом: трехгодовики — 20%, четырехгодовики — 60%, пятигодовики — 20%. Естественная смертность рыб старше семи лет принята равной 100%.

Т а б л и ц а 3
Влияние неселективного облова нерестовой популяции на ее возрастную структуру при интенсивности изъятия промыслом, равной 90%

Год промысла	Показатель	Возрастная структура нерестовой популяции							М	с	т	
		3	4	5	6	7	п					
Пополнение — 10% от остатка												
1-й	Исходное число рыб, шт	—	1000	2000	3000	2000	8000	—	—	—	—	—
	Пополнение, шт	240	400	100	—	—	900	—	—	—	—	—
	Остаток после вылова:											
	шт.	24	140	216	300	200	880	—	—	—	—	—
	%	2,7	15,9	24,5	34,1	22,8	100,0	5,58	1,09	19,6	0,11	0,11
2-й	Остаток после вылова, %	3,6	7,7	19,5	28,8	40,3	100,0	5,95	1,11	19,6	0,11	0,11
3-й	То же	5,5	9,1	11,8	29,6	44,0	100,0	5,98	1,20	20,1	0,12	0,12
Пополнение — 50% от остатка												
1-й	Остаток после вылова, %	10,0	25,0	23,4	25,0	16,6	100,0	5,13	1,24	24,1	0,12	0,12
2-й	То же	13,4	24,6	23,4	18,0	20,0	100,0	5,07	1,34	26,5	0,13	0,13
3-й	»	20,0	24,4	20,5	19,5	15,6	100,0	4,86	1,36	28,0	0,14	0,14
Пополнение — 90% от остатка												
1-й	Остаток после вылова, %	14,2	30,3	22,5	19,8	13,2	100,0	4,88	1,26	25,8	0,13	0,13
2-й	То же	18,9	32,3	23,1	13,7	12,0	100,0	4,88	1,24	26,5	0,12	0,12
3-й	»	28,5	30,3	19,2	13,8	8,2	100,0	4,43	1,26	28,5	0,13	0,13

Примечание. Пополнение распределяется следующим образом:
в 1-й год промысла: трехгодовики — 30%, четырехгодовики — 50%, пятигодовики — 20%;
во 2-й год промысла: трехгодовики — 40%, четырехгодовики — 50%, пятигодовики — 10%;
в 3-й год промысла: трехгодовики — 60%, четырехгодовики — 40%. Естественная смертность рыб старше семи лет принята равной 100%.

имеют весьма сходный спектр питания и в значительной части совпадающие места нагула, что и определяет влияние численности модальной группы или групп нерестовой популяции на темп роста подрастающего пополнения.

Таким образом, омоложение возрастного состава популяции при селективном рыболовстве есть приспособительный ответ популяции на повышенную гибель путем увеличения воспроизводительной способности популяции. Насколько при этом может меняться воспроизводительная способность популяции, можно проиллюстрировать двумя примерами. Плодовитость 100 штук воблы Северного Каспия в 1946 г. изменялась по сравнению с 1912 г. в полтора раза (в 1946 г. — 4900 тыс., а в 1912 г. — 3500 тыс. икринок), а плодовитость 100 штук сельди южной части Северного моря с 1933 по 1956 г. увеличилась с 2100 тыс. до 2800 тыс. икринок.

В обычных условиях рыболовства чаще всего вылавливаются как половозрелые, так — обычно в меньшем проценте — и неполовозрелые рыбы. Выловом неполовозрелых рыб мы снижаем, как хорошо известно, пополнение нерестовой популяции. Таким образом, как это хорошо показал Г. Н. Монастырский (1952), в случае интенсивного вылова молоди через снижение пополнения обычно будет наблюдаться некоторое постарение нерестовой популяции, т. е. сдвигание модальной величины ряда возрастного состава вправо. Правда, при этом надо учесть, что вылов неполовозрелых рыб в большинстве случаев будет приводить к ускорению их роста и полового созревания, а тем самым временно к некоторому увеличению пополнения. Однако при продолжающемся интенсивном облове это увеличение скоро должно будет смениться уменьшением; правда, возрастной состав пополнения будет несколько омоложенным.

Как я уже говорил, в большинстве случаев мы имеем дело с селективным рыболовством, отбирающим из популяции рыб определенного качества.

Как известно, в пределах популяции одного вида формы селективности могут быть весьма разнообразными. Упомянем лишь основные из них, а именно отбор рыб: 1) определенного размера; 2) определенного пола и зрелости; 3) определенной упитанности и жирности; 4) разной накормленности.

Таковы, как мне представляется, основные (но далеко не все) формы селективного действия рыболовства. Попробуем разобраться, как осуществляется отбор в четырех перечисленных случаях.

Литература об отборе рыб определенного размера, пожалуй, наиболее богата. Самым обычным случаем является отбор рыб определенной длины путем применения орудий рыболовства с такой ячеей, которая пропускает рыбу меньше определенных размеров (см., например, Рессель, 1947). В отсеживающих орудиях, как известно, размерами ячеей регулируется левая часть кривой размерного состава улова, а в объеживающих — и левая, и правая (Баранов, 1940). При этом и в объеживающих, и в отсеживающих орудиях размер улавливаемой рыбы в значительной степени связан с ее экстерьером.

Значительно хуже исследован вопрос о селективности рыболовства в результате разного поведения рыб разного размера. Как показали Ю. Е. Мидановский и В. А. Рекубретский (1960), рыбы разного размера по-разному реагируют на один и тот же раздражитель. При появлении раздражителя из кормового скопления сначала уходит более крупные особи, затем средние и потом мелкие. Таким образом, приближающиеся

орудия лова имеет больше возможностей захватить более мелких рыб, чем более крупных.

Эта форма селекции по размерам еще очень плохо изучена, между тем при конструировании орудий рыболовства на нее необходимо обратить самое серьезное внимание.

Таблица 4

Влияние неселективного облова нерестовой популяции на ее возрастную структуру при интенсивности вылова промыслом, равной 10%

Год промысла	Показатель	Возрастная структура нерестовой популяции						M	a	C	m
		3	4	5	6	7	л				

Пополнение = 10% от остатка

1-й	Остаток после вылова, %	2,7	15,9	24,5	34,1	22,8	100,0	5,58	1,09	19,6	0,11
2-й	То же . . .	3,6	7,7	19,5	22,8	40,3	100,0	5,94	1,11	18,6	0,14
3-й	» » . . .	5,5	9,1	11,8	29,6	44,0	100,0	5,98	1,20	20,1	0,11

Пополнение = 50% от остатка

1-й	Остаток после вылова, %	10,0	25,0	23,4	25,0	18,6	100,0	5,13	1,24	24,1	0,12
2-й	То же . . .	13,4	24,6	23,4	18,6	20,0	100,0	5,07	1,34	26,5	0,14
3-й	» » . . .	20,0	24,4	20,5	19,5	15,6	100,0	4,86	1,36	28,0	0,14

Пополнение = 90% от остатка

1-й	Остаток после вылова, %	14,2	30,3	22,5	19,8	13,2	100,0	4,88	1,26	25,8	0,13
2-й	То же . . .	18,9	32,3	23,1	13,7	12,0	100,0	4,68	1,24	26,5	0,12
3-й	» » . . .	28,3	30,3	19,2	13,8	8,4	100,0	4,43	1,26	28,5	0,13

Примечание. Пополнение распределяется следующим образом:

в 1-й год промысла: трехгодовики 30%, четырехгодовики 50%, пятигодовики 20%
 во 2-й » » » 40 » » 50 » » 10 »
 в 3-й » » » 60 » » 40.

Естественная смертность рыб старше семи лет принята равной 100%.

Очень существенным источником отбора рыб определенного размера является их различное распределение, как вертикальное, так и горизонтальное. Как указывает М. Б. Шефер (1958), более крупные особи тунцов держатся глубже, чем мелкие, а поэтому улавливаются обычными орудиями хуже, чем мелкие; в связи с этим для промысла крупных тунцов требуются специальные орудия лова. То же самое относится к треске. Так как крупная треска, как это отмечал еще И. И. Месяцев, в меньшей степени связана с дном, чем мелкая, то тралом она улавливается хуже, чем мелкая. Донные тралы отбирают более мелкую рыбу.

Такое же значение имеет и разница в горизонтальном распределении крупной и мелкой рыбы. На знании мест концентрации молоди палтуса по тихоокеанскому побережью Северной Америки основывается, как известно, установление запретных для рыболовства мест (см. Отчет международной палтусовой комиссии за 1948 г.).

Наконец, в некоторых случаях, когда крупные и мелкие особи одного и того же вида питаются разной пищей, селекция по размерам может получаться при лове на разную наживку.

Еще очень плохо изучено отбирающее действие рыболовства на рыб разного пола. Наиболее обычная форма отбора рыб того или иного

пола обьячающими орудиями связана с разницей в размере самцов и самок. Как известно, сетной лов ходовой воibly в Северном Каспии дает больший процент самок, а сетной лов ходовой нерки в приустьевых районах р. Фрезер — больший процент самцов (Peterson, 1954).

Существенное значение в отборе рыб того или иного пола имеет лов в тех местах, где концентрируются самцы или самки. Так, при промысле ходовых дальневосточных лососей в начале хода в уловах обычно значительно больший процент составляют самцы, а в середине хода — самки. Регламентация лова в тот или иной период хода должна проводиться с очень большой осторожностью, дабы не нарушить необходимого соотношения полов в нерестующем стаде. Яркий пример селекции рыб одного пола у морских окуней (*Sebastes*) Северной Атлантики обнаружил В. П. Сорокин: у обыкновенного морского окуня (*Sebastes marinus* L.) интенсивный облов приходится на момент, когда самки концентрируются в местах вымета личинок. Такой вылов, преимущественно самок, по мнению Сорокина, сказался уже на эффективности размножения этого вида. С другой стороны, у окуня-клявача (*Sebastes mentella* Gravin), наоборот, интенсивный облов ведется на тех местах нагула и в то время, где и когда концентрируются преимущественно самцы. Это также нарушает нормальное соотношение полов у этих, по-видимому, моногамных рыб.

По мнению Альма (Alm, 1959), более длительное пребывание самцов обыкновенного окуня на местах нереста, которые интенсивно облавливаются сетями, и большая подвижность самцов по сравнению с самками приводят к повышенному вылову самцов этого вида.

Практически, по-видимому, при промысле каждого вида рыбы один из полов вылавливается в относительно меньшем количестве, чем другой, но в большинстве случаев эта разница, вероятно, невелика и не отражается на воспроизводстве популяции. Однако в некоторых случаях отбор промыслом в большом количестве особей того или другого пола, несомненно, может нарушить нормальный ход воспроизводства.

Очень существенно селективное действие рыболовства в отношении отбора рыб определенного состояния: упитанности, жирности, с определенным развитием половых желез. В этом отношении особое значение имеет, естественно, лов обьячающими орудиями. Поскольку сети отбирают рыб определенного экстерьера, то может получиться так, что из стада будут отбираться рыбы с наиболее отвисшим брюшком, т. е. имеющие более развитые половые железы. Селективность обьячающих орудий в отношении этого признака отмечает Ле Крен (Le Cren, 1951).

Существенное селективное действие на популяцию оказывает вылов, отбирая рыб определенной упитанности. Как удалось показать Т. Н. Беляниной и мне (Никольский и Белянина, 1959б), из числа особей, размеры которых меньше модальной величины рыб, ловимых сетью с данной ячейей, улавливаются более упитанные, чем рыбы этого размера в популяции. Подобные наблюдения проведены нами на ряде как морских, так и пресноводных рыб.

Видимо, сходная картина получается и с отбором рыб определенной жирности, у которых жир отлагается на внутренностях и вызывает некоторое вздутие брюшка, но подобных данных в литературе я не нашел.

Наконец, необходимо остановиться на рассмотрении селективного действия рыболовства на рыб разной накормленности. Как хорошо знает каждый рыболов-любитель, голодная рыба клюет на удочку, а сытая не клюет. Лов крючниками снастями в период нагула безусловно отби-

рает на нагульного скопления рыб определенной накормленности. Перед окончанием периода нагула, когда более упитанные и жирные рыбы прекращают питаться, а более худые интенсивно кормятся, лов наживными орудиями отбирает из популяции менее упитанных и жирных рыб. Однако селекция более или менее накормленных рыб осуществляется не только при лове на наживку. Как показано на примере ряда хищных рыб (щука, окунь, судак и др.), в облавливающие орудия челюстными костями попадают почти исключительно голодные рыбы. Сытые рыбы обычно осторожнее голодных и лучше избегают орудий лова. Поскольку голодные рыбы ведут себя часто иначе, чем сытые, то, естественно, они могут иначе облавливаться и отцеживающимися орудиями, и ловушками.

Я счел необходимым остановиться на рассмотрении форм селективного действия рыболовства потому, что, как мне представляется, экономическое и биологическое значение этого вопроса очень велико, а закономерности селективного действия рыболовства на популяцию промысловых рыб мы знаем очень плохо. Пока рыболовство не было интенсивным, его отбирающее действие можно было игнорировать. При современной же и все возрастающей интенсивности промысла влияние селективного действия рыболовства на качественный состав облавливаемой популяции игнорировать больше нельзя. Формы этого влияния подлежат изучению как ихтиологами, так и эмбриологами и физиологами. Задачей биологов является также обратить внимание на воздействие искусственного отбора, осуществляемого рыболовством на популяции промысловых рыб. Без знания характера селективного действия рыболовства мы, естественно, не можем и правильно строить рациональное рыболовство.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов Ф. И. 1940. Теория и расчет орудий рыболовства. Пищепромиздат.
- Васнецов В. В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых — Зоол. журн., т. 13, вып. 3.
- Васнецов В. В. 1947. Рост рыб как адаптация. — Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир. (МСИП), вып. 1.
- Земляев К. А. 1958. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXIV.
- Иванов В. С. 1958. Некоторые элементарные положения экологических основ рыболовства. — Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. XII, вып. 2.
- Лебедев В. Д. 1960. Четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. Изд. МГУ.
- Милановский Ю. Е. и Рекубретский В. А. 1960. О методах изучения стайного поведения рыб. — Докл. высш. школы, сер. биол., вып. 4.
- Монастырский Г. Н. 1940. Запасы воibly Северного Каспия и методы их оценки. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XI.
- Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. Труды (ВНИРО), т. XXI.
- Никольский Г. В. 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. — Зоол. журн., т. 27, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб. — Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1959а. О влиянии вылова на структуру популяции промысловой рыбы. — Зоол. журн., т. 35, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1959б. О биологических основах регулирования рыболовства. — Вопр. ихтиол., вып. II.
- Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959а. Об особенностях динамики стада некоторых форм атлантической сельди. — Журн. общ. биол., вып. 3.
- Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959б. Влияние отбирающего действия облавливающих орудий лова на качественный состав облавливаемой популяции рыбы. — Изв. АН СССР, № 6.
- Россель Э. С. 1947. Проблема нерасхода рыбы. М.

- Фортунатова К. Р. 1957. Некоторые данные о влиянии хищников на размерный состав популяции рыб. — Зоол. журн., т. 36, вып. 4.
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района — Труды Астраханск. рыбохоз. степ., т. VI, вып. 4.
- Шефер М. Б. 1957. Типы научной информации, необходимые для разработки мероприятий по охране рыбных запасов, и типы охранных мероприятий, примененные для сохранения рыбных ресурсов. — Мат. Междунар. конфер. по охране запасов рыб. Изд. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Шефер М. Б. 1958. Некоторые вопросы динамики популяций и регулирования промышленного рыболовства. Изд. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Alm G. 1959. Connection between Maturity, Size and Age in Fishes — Inst. Freshwater Res. Drottningholm, Ret. N 40.
- Gause G. 1934. The struggle for existence. Baltimore.
- Le Cren. 1951. The length — weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis* L.) — J. Anim. Ecology, vol. 20.
- Lotka A. I. 1925. Elements of physical biology. Baltimore.
- Peterson A. N. 1954. The selective action of gill nets on Frazer River sockeye salmon — Int. Pac. Salmon. Fish. Comm. Bull. N 5.
- Tester A. L. 1955. Estimation of recruitment and natural mortality rates from age composition and catch data in British Columbia herring populations. — J. Fish. Res. Board Canada, v. 12.
- Thompson W. F. 1917. A contribution to the life history of the Pacific herring, its bearing on the condition and future of the fishery. — Rep. B. C. Comm. Fish. for 1916.
- Thompson W. F. 1937. Theory of the effect of Fishing on the Stock of halibut. — Rep. Int. Comm., vol. 12.
- Volterra V. a. U. d'Ancona. 1935. Les Associations biologiques au point de vue mathématique. — Act. Sci. Industr., 243.
- Westenberg I. 1955. Die Entwicklung der Fisherietheorie — Z. Fischerei, Bd 4. H. 3/4.

ЗНАЧЕНИЕ РЕШАЮЩЕГО ФАКТОРА В СВЕТЕ ГОДОВЫХ И МНОГОЛЕТНИХ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Т. Ф. Дементьева

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии — ВНИРО)

В дополнение к положениям, изложенным в нашем общем с Ю. Ю. Марти, П. А. Монсеевым и Г. В. Никольским докладе об основах динамики численности рыб, необходимо подробнее остановиться на значении решающего фактора, определяющего колебания численности популяции, и рассмотреть пути, которые приводят к выявлению этого фактора.

Чем точнее будут выяснены причины изменений запасов рыб, тем эффективнее окажутся и меры регулирования. Поэтому необходимо, например, не только установить факт влияния рыболовства на состав и численность промыслового стада, но установить также степень его и проанализировать воздействие других причин. Часто высказываются различные взгляды на степень воздействия того или иного фактора на колебания численности рыб. С другой стороны, действительные взаимосвязи иногда вуалируются слишком поспешными выводами, основанными лишь на внешних признаках. Поэтому прежде чем выносить суждение о причине изменения запаса, необходимо дать себе отчет в том, в достаточной ли мере изучен и проверен весь комплекс факторов.

Для определения роли ведущего, или решающего, фактора, обуславливающего численность популяции, большое значение имеет выявление приспособительных свойств популяции и их отношения к изменяющимся условиям внешней среды. Рассмотрение этих свойств и отношений в соответствии с воспроизводительной способностью популяции и условиями ее обитания, специфичными для данного вида, облегчает выявление причин динамики популяции. Однако знать только воспроизводительную способность для этой цели еще недостаточно. Следует учитывать и степень освоения популяцией мест нагула и нереста, также специфичных для вида. Непосредственным или косвенным путем они наравне с воспроизводительной способностью обуславливают численность вида.

Формы приспособительного ответа популяции на изменения среды выражены главным образом через усиление или замедление темпа роста и изменение темпа созревания в зависимости от условий питания, вернее от пищевой обеспеченности. Эти приспособительные свойства

дают возможность определить необходимые условия для поддержания или увеличения численности популяции. Однако приспособительные реакции популяции (организмов) выражены не только к условиям питания. Отношения вида к газовому и температурному режиму, к условиям размножения, в том числе к субстрату, на который откладывает ся икра, и т. д., также характеризуют приспособление организма к изменениям среды и составляют его специфику, выработавшуюся на протяжении исторического развития вида. «Адаптация в природе идет не только по линии кормовой базы, но и по ряду других отношений, на пример отношение к скорости течения, отношение к газовому режиму и др.» (Карзинкин, 1952). Но когда в среде происходят такие изменения, при которых приспособительные свойства видов оказываются недостаточными, тогда возникают резкие колебания численности популяции. Так обосновывает годовые колебания численности Ф. В. Крогнус (1951).

В развитие этого положения мы считаем, что если приспособление организма к какому-либо фактору выражено в пределах узких границ изменчивости этого фактора, то тем значительнее становится его роль как причины, определяющей численность данного организма. Более сильные изменения этого фактора вызывают массовую гибель организмов, если уровень их приспособительных отношений не соответствует тем границам, которые установились историей развития вида. Во взаимоотношении организма к данному фактору среды возникает главное или решающее, противоречие, результатом которого является максимальная гибель особей.

Принимая во внимание все разнообразие категорий отношений организма к среде, важно отметить одно обстоятельство, которое, по нашему мнению, должно учитываться при анализе закономерностей, определяющих динамику численности промысловых рыб. По-видимому, следует различать более и менее устойчивые формы приспособительных отношений. Менее устойчивы биологические свойства организмов ~~изменяющиеся в связи с пищевой обеспеченностью~~. Более устойчивы непосредственные отношения организмов к абиотической среде, определившиеся на протяжении всего времени существования и развития вида. Эти факторы могут быть изменчивыми, но отношение к ним организма на соответствующем этапе развития остается относительно устойчивым. Так, например, вид или популяция может обитать в широких температурных границах, но развитие икринок происходит в значительно более узких температурных рамках, а максимальная выживаемость эмбрионов наблюдается в еще более узких пределах.

Пищевые отношения также складываются на протяжении исторического развития вида и относительно устойчивы. Но все изменения в качественном и количественном составе кормовой базы, а также в численности ее потребителей на базе взаимной обусловленности с абиотическими связями имеют более кратковременный характер и, кроме того, организмы быстро находят тот или иной выход из создавшихся противоречий в условиях питания, как указывалось в общем докладе.

При более устойчивом приспособлении организма к абиотическим факторам он в то же время и более ими ограничен. Как говорит Г. В. Никольский (1953), «всякое приспособление есть в то же время и ограничение». Если условия среды изменяются настолько, что уже не соответствуют их уровню по отношению к организму, то какая-то часть особей гибнет. И, наоборот, если условия среды соответствуют их уровню по отношению к данному виду, то последний достигает чис-

большей численности. Важно лишь определить этот уровень во взаимосвязи данного фактора с численностью популяции и уже только тогда судить о решающем значении той или иной причины, обуславливающей колебания численности данного вида или популяции.

Поскольку вид существует в различных водоемах, где биологические свойства его популяций могут быть несколько различными в зависимости от специфики водоема и его населения, то, говоря о приспособительных свойствах вида, мы прежде всего имеем в виду специфику популяции, обитающей в конкретных условиях данного водоема и его населения. В то же время обобщение отношений разных видов, обитающих в условиях одного водоема, помогает раскрывать формы приспособительных ответов этих видов на изменяющиеся условия среды, а отсюда определять и решающее значение того или иного фактора.

Определение решающего фактора имеет то громадное преимущество, что позволяет вскрыть основной процесс, ведущий к изменению численности данного вида рыб, и выбрать соответствующие мероприятия, необходимые для увеличения численности этого вида. Но, «чтобы действительно знать предмет, надо охватить, изучить все его стороны, все связи и „опосредствования“», — писал В. И. Ленин (Соч., т. 32, стр. 72). Однако в ходе изучения необходимо отбрасывать ряд случайных признаков и моментов, отделять существенные связи от несущественных и уметь обнаруживать глубинную связь, или основной процесс. Пока не достигнуто всестороннее рассмотрение процесса, нельзя говорить о решающем значении какой-либо стороны. Но нельзя и затягивать, так же как и усложнять решение вопроса детализацией второстепенных факторов, рискуя из-за деревьев не увидеть леса. Нужно уметь своевременно обнаружить превалирующее значение какого-либо явления. Этому обычно помогают проверка опытом, практикой и методология рассмотрения явления.

Можно ли считать, что иногда даже малозначимое условие хотя бы временно приобретает важное и даже решающее значение для размножения и выживания животных? По этому вопросу есть разные точки зрения. По мнению многих исследователей, в особенности изучавших динамику стада у млекопитающих, решающий фактор не может быть постоянным, и колебания численности поколения в разные годы возникают в результате воздействия различных причин. Предполагается даже, что расчет на постоянные, «ведущие» факторы приводит к ошибкам и просчетам в прогнозах (Наумов, 1958).

Тем не менее для рыб характерна специфичность популяции в условиях существования в данном водоеме. Этим и обуславливается относительное постоянство тех ведущих причин, от которых зависит выживаемость популяции. Ведущие причины замещаются какими-либо другими лишь тогда, когда в водоеме происходят весьма резкие изменения гидрологического режима и кормовой базы или резко меняются формы и интенсивность промысла. К такому выводу приводит выявление ряда закономерностей, на основании которых можно судить о приспособительных свойствах популяции и составляющих ее особей. Если бы ведущие отношения постоянно менялись, то вряд ли можно было бы выявить эти закономерности.

Среди ведущих причин или факторов необходимо различать факторы, обуславливающие длительные колебания численности популяции, и факторы, вызывающие ежегодные колебания величины поколений. Между ними нельзя провести какой-либо границы, они постоянно связаны друг с другом. Тем не менее для понимания роли каждого из них

как причины, определяющей длительные и кратковременные колебания численности, необходимо дифференцированно относиться к их значению в том и другом случае. Мы не будем перечислять весь комплекс ведущих факторов, тем более что многое об этом уже в достаточной мере известно. Остановимся лишь на некоторых из них. Так, например, условия кормовой обеспеченности на разных стадиях развития молоди и взрослых рыб рассматриваются в их взаимозависимости с численностью, ростом и плодовитостью этих рыб.

Различие точек зрения относительно влияния кормовых условий на численность популяции довольно часто объясняется именно тем, что недоучитывается необходимость анализа причин колебаний видовой численности рыб, а с другой стороны, причин, обуславливающих численность поколений.

Общая видовая численность популяции в данном водоеме определяется условиями этого водоема и устанавливается в зависимости от количества и состава кормовых организмов и их потребителей. В этом случае заключение о преобладающем значении условий откорма в определении общего состояния популяции рыб в водоеме может быть вполне обосновано (Никольский, 1950, 1953; Зенкевич, 1953; Монастырский, 1952 и др.). Более того, бывают случаи, когда возникают какие-либо катастрофические или стихийные явления, быстро нарушающие межвидовые отношения потребителей и кормовых организмов. Тогда новые отношения сказываются в изменении видовой численности тех и других на какой-то относительно длительный период времени. Так, например, было с воблой Северного Каспия в период падения уровня моря. Хотя, надо сказать, уменьшение ее запасов было вызвано одновременно и ухудшением условий размножения (Карпевич, 1952; Монастырский, 1952). Следует отметить, что термин «видовая численность», введенный М. В. Желтенковой, очень удобен для характеристики общей численности популяции, имеющей обычно длительные периоды колебаний в отличие от менее длительных или годовых колебаний.

Однако видовая численность популяции не всегда определяется количеством кормов в водоеме. Довольно часто условия размножения ограничивают видовую численность популяции, несмотря на избыточное количество кормов в водоеме. Так было с лещом Азовского моря, некоторыми видами рыб Аральского моря (Никольский и Морозова, 1946) и др. Наоборот, при улучшении условий размножения численность вида резко возрастает, несмотря на ограниченность кормовых условий. В таких случаях рост взрослых рыб уменьшается. Это можно видеть на примере балтийской трески (Дементьева — Dementjeva, 1959), северокаспийского леща после 1931 г. (Dementjeva, 1952; Земская, 1958) и др.

Таким образом, выясняя зависимость видовой численности от кормовых условий водоема, необходимо в каждом случае учитывать специфику условий обитания вида в водоеме и происходящие изменения ареалов нагула и размножения этого вида.

На фоне изменений видовой численности популяции рыб в водоеме отмечаются ежегодные колебания численности всей популяции. У большинства рыб эти ежегодные колебания зависят от условий выживаемости эмбрионов и пищевой обеспеченности личинок на ранних стадиях развития. Максимальная гибель рыб происходит именно на этих стадиях. Громадная плодовитость рыб является приспособлением к такой гибели для сохранения численности вида. Уменьшение гибели хотя бы на несколько процентов или даже на доли процента при оптимальных

для вида условиях уже ведет к значительному увеличению численности поколения.

() зависимости между количеством планктона и выживаемостью личинок на этапе перехода на активное питание имеется весьма много данных, которые не вызывают сомнения в том, что этот фактор (т. е. пищевые отношения на данной стадии развития), глубокое изучение которого было рекомендовано Всесоюзной конференцией по вопросам рыбного хозяйства в 1951 г., является решающим в определении численности поколения. Это положение подтверждено работами В. С. Танасийчук, А. А. Остроумова, В. И. Владимирова, И. И. Николаева, Д. Н. Лопатинич, С. Г. Крыжановского, Г. Н. Монастырского, Е. Г. Бойко, Р. С. Семко, А. Ф. Коблицкой, Т. К. Небольсиной, А. Г. Кузьмина и многих других ученых.

Отсутствие подходящей пищи или несвоевременное развитие достаточного количества кормовых организмов ведет к массовой гибели личинок. Гибель сеголетков уже не имеет массового характера и обусловлена постоянно действующими факторами. В этот период ее можно принять пропорциональной величине поколения, что и служит основанием для количественного учета молоди в целях дальнейшего определения численности пополнения промыслового стада по этим данным. Все эти положения практически легко доказываются.

Таким образом, подчеркиваем еще раз, что условия выкорма личинок являются основной причиной, определяющей колебания мощности поколений, а кормовые условия водоема необходимо считать определяющими ввиду численности популяции в ее отношении к другим потребителям той же кормовой фауны.

Колебания видовой численности обычно имеют длительные периоды, зависящие от многолетних климатических изменений продуктивности водоема, а колебания численности поколений в большинстве случаев отражают лишь колебания биомассы планктона, совершающиеся на фоне общего увеличения или уменьшения продуктивности водных масс.

Ежегодные колебания мощности поколений не могут определяться недостатком питания взрослых рыб. Если кормов для них мало, то массовой гибели это не вызывает, за исключением катастрофических случаев. Ухудшение условий питания сказывается лишь на замедлении роста, что, в свою очередь, вызывает уменьшение плодовитости. В какой степени плодовитость определяет численность популяций,— это уже другой вопрос, подлежащий отдельному рассмотрению. Здесь отметим только, что изменение плодовитости как приспособительного свойства вида может привести лишь к изменению «видовой численности» на протяжении длительного времени, характеризующегося общим изменением продуктивности водоема. На коротких же отрезках времени оно является относительным и не может определять величину пополнения. С этим положением согласен также Г. В. Никольский (1953 г.), который пишет: «Однако увеличение плодовитости не всегда сказывается на величине пополнения. Очень часто при благоприятном стечении обстоятельств малоплодовитое стадо может дать за счет повышения выживания мощное поколение, а высокоплодовитое стадо при низком выживании может дать слабое поколение».

В этой связи следует рассмотреть вопрос об отношении количества производителей, т. е. количества выметанной икры, к количеству выжившего потомства как фактора, определяющего численность поколения. Принципиальное решение этого вопроса весьма важно для выяс-

нения ряда спорных положений, в том числе вопроса о саморегуляции.

Говоря о величине плодовитости и, следовательно, о количестве выметанной на нерестилищах соответствующим числом производителей икры, мы должны отчетливо представить себе, какое значение это будет иметь для численности потомства, так как от этого зависит разработка мероприятий, направленных на увеличение численности рыб и на регулирование рыболовства. В этих целях нужно определить, какое количество производителей требуется для сохранения численности популяции.

О несоответствии количества производителей величине потомства у рыб мы указывали еще в 1951 г., основываясь на многолетних наблюдениях над северокаспийским лещом и другими рыбами. В дальнейшем К. А. Земская (1958) вновь обнаружила это явление. С. К. Троицкий (1953) и Е. Г. Бойко (1951) показали отсутствие этой зависимости на примере леща и судака Азовского моря. Непосредственные наблюдения Р. С. Семко (1953) над лососевыми установили, что, «чем больше производителей на нерестилище, тем ниже средний выход мальков от одной самки» и т. д.

Прямая зависимость между количеством производителей и величиной потомства может быть обнаружена лишь в годы резкого уменьшения численности (лососевые, судак на Урале) и лишь в создаваемых и контролируемых человеком условиях выращивания молоди рыб во внутренних и малых водоемах.

Таким образом, в оценке плодовитости, а вместе с тем и значения количества производителей следует также соблюдать дифференцированный подход к анализу вопроса о численности потомства. Другими словами, необходимо определять значение этого вопроса в условиях «видовой» численности популяции, т. е. длительного времени и в пределах ежегодного пополнения.

Величина нерестового ареала также может иметь решающее значение. Для различных видов это понятие характеризуется неоднородными признаками. Так, увеличение нерестового ареала может быть связано с увеличением нерестового субстрата и полостей водоемов для выкорма молоди (карповые) или с увеличением количества растворенного в воде кислорода, потребного для развития эмбрионов при соответствующем уровне солености (балтийская треска), и т. д. Из года в год эти показатели могут меняться.

Мы не касаемся здесь вопроса о значении качественного состояния производителей для степени выживания и жизнестойкости потомства, поскольку эти вопросы требуют дальнейшего изучения, но, как показывают предварительные данные, этот фактор не является ведущим.

Весьма важно оценить качественные и количественные изменения популяции рыб, происходящие под влиянием промысла, в свете годовых и длительных колебаний численности, чтобы правильно определить влияние этого фактора на состояние запасов рыб. В этом отношении важное значение имеет комплексное изучение процесса формирования промысловых стад рыб, без чего будет неясной роль вылова в изменениях качественного и количественного состава популяции, т. е. ее величины и состава. Если же при этом останутся не вскрытыми биологические процессы, вызывающие колебания численности популяций, то можно высказать лишь внешнее суждение об изменении плотности или численности популяции. При таком суждении простое «предположение» может быть возведено в степень действительного. Другими

словами, изменения численности популяции часто считают результатом влияния промысла, основываясь лишь на внешних признаках и не анализируя условий, от которых могут зависеть изменения популяции. Наглядным примером может служить трактовка вопроса о связи между интенсивностью промысла и его якобы отражением на уловах балтийской трески.

На рис. 1 приведены средние уловы за час траления и количество судосуток промысла. Между обоими показателями имеется зеркальная зависимость. Казалось бы,

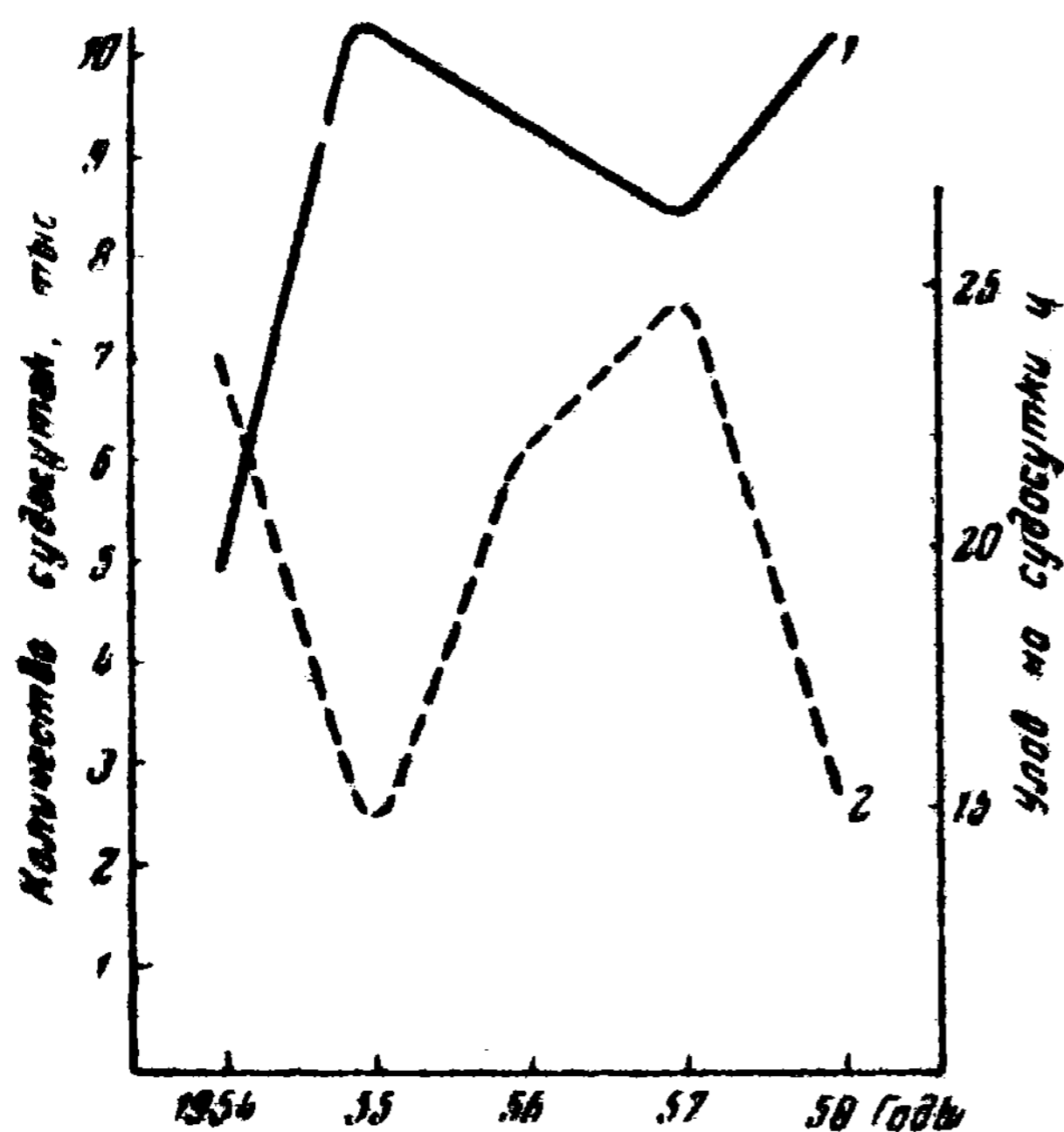


Рис. 1. Количество судосуток (1) и улов трески на судосутки (2) РБ и МБ Латвийской ССР

что с повышением интенсивности промысла снижается улов, и наоборот. Рассмотрим другой график (рис. 2), где показатели на усилие сопоставлены с урожайностью балтийской трески. Между ними есть прямая зависимость, т. е. чем больше поколение, тем больше улов в соответствующий год промысла. Наложим теперь первый график на второй (рис. 3). Оказывается, что, когда после ряда малоуловистых лет было решено увеличить интенсивность промысла, средний улов остался прежним. Так как повышение интенсивности лова не дало достаточного эффекта, число судов на следующий год было снижено. Но в этот год улов на

промысловое усилие (средний улов за час траления) сильно увеличился из-за вступления в промысловое стадо весьма урожайного поколения. Учитывая это обстоятельство, рыбохозяйственные организации снова увеличили число судов, однако улов снова снизился из-за вступления в промысел неурожайного поколения. На следующий год начала уменьшаться и интенсивность промысла, так как плотность запаса, а следовательно, и уловы снизились.

Определение степени влияния промысла кладется в основу планирования рыболовства и регулирующих мероприятий, направленных на сохранение наиболее полного воспроизводства стада. Целесообразность некоторых из этих мероприятий в известной мере зависит от принципиальных позиций, положенных в их обоснование. Эти принципиальные позиции должны быть совершенно отчетливо сформулированы в отношении: 1) форм зависимости между производителями и потомством; 2) предела интенсификации промысла; 3) основных причин, от которых зависит колебание численности популяции рыб; 4) оценки воспроизводительной способности вида, рассматриваемой в свете приспособления популяции к условиям внешней среды, и 5) максимального прироста весового улова.

Чтобы уточнить степень влияния рыболовства как фактора, вызывающего колебания численности рыб, следует прежде всего охарактери-

ривать признаки, свидетельствующие об истощении запаса, в основные формы влияния рыболовства. При определении степени влияния промысла на численность стада необходимо принимать во внимание две формы этого воздействия: 1) чрезмерный вылов молодежи и незрелых рыб, ведущий к уменьшению весового улова и нерентабельности про-

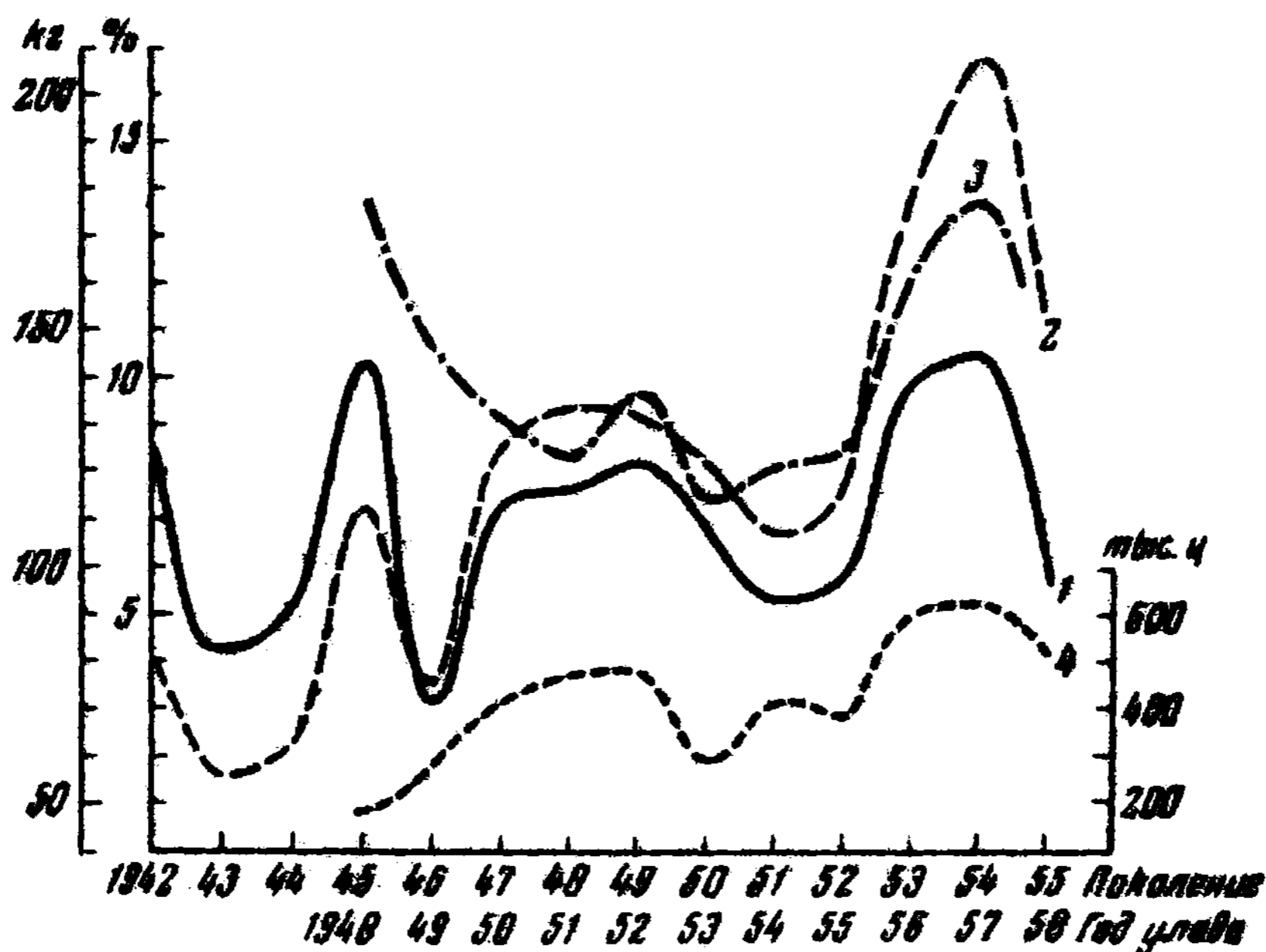


Рис. 2. Колебания среднего и общего улова трески в зависимости от величины поколений

1 — величина поколения по улову на промысловое уклад, %; 2 — то же по общему улову, %; 3 — улов за час траления, кг; 4 — общий улов, тыс. ц

мысла, и 2) вылов производителей свыше допустимого предела, ведущий к истощению популяции. В это время наступает состояние перелома в биологическом понимании, т. е. остается так мало производителей, что они не могут освоить всю площадь нерестилищ и не в состоянии обеспечить воспроизводства популяции до большой ее численности. В соответствии с этим меры регулирования также должны быть разными, причем результат их применения скажется в первом случае быстрее, чем во втором, характеризующемся более длительными периодами колебаний.

Признаками влияния первой формы промысла служит уменьшение взрослой части стада; тем не менее колебания пополнения, соответствующие условиям нереста и выживания молодежи, сохраняются. Признаки влияния второй формы — это устойчивое уменьшение вылова на единицу промыслового усилия и отсутствие пополнения даже при благоприятных условиях нереста и выживания молодежи.

Влияние промысла сказывается преимущественно на взрослой части стада, его численности и структуре, т. е. остатке промыслового стада, и не определяет величины пополнения, за исключением нерационального вылова молодежи.

Наше соображение должно уточнить и решить, над какими вопросами проблемы динамики численности следует в первую очередь работать в дальнейшем. Таким вопросом является главным образом определе-

ние количественных отношений между численностью организмов в популяции, факторами абиотической среды, пищевой обеспеченностью и убылью от промысла. В частности следует установить: 1) коэффициент выживаемости личинок, зависящий от частоты встречаемости послед-

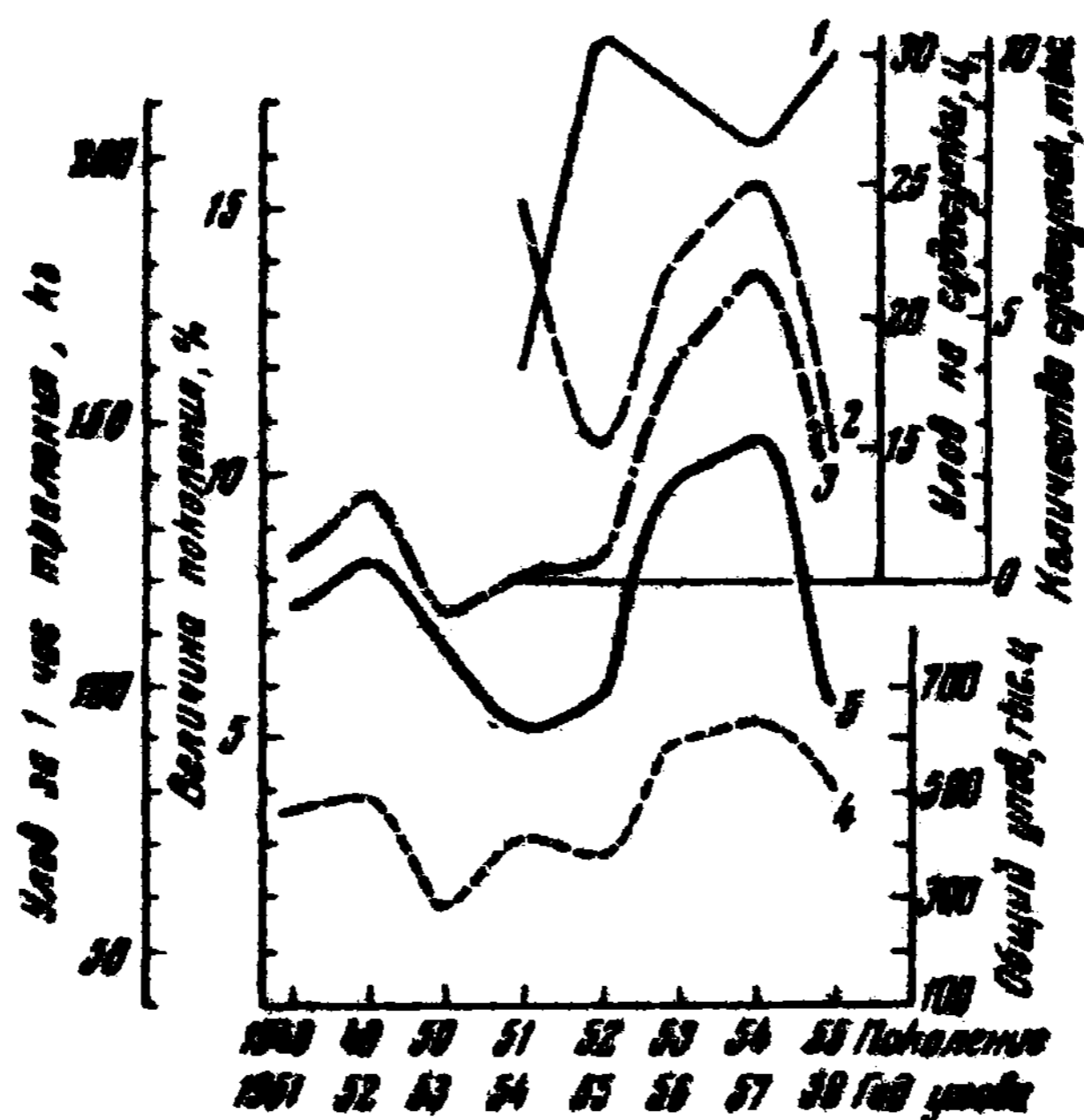


Рис. 3. Колебания уловов и величины поколений трески в сопоставлении с интенсивностью промысла

1 — количество судосутков промысла (по Лаблайке), тыс.; 2 — улов на судосутке, ц; 3 — улов за час траления, кг; 4 — общий улов, тыс. ц; 5 — величина поколений, % (дано на три года)

них с их пищевыми объектами, т. е. от плотности биомассы планктона; 2) количество производителей по отношению к запасу, которое должно обеспечивать численность стада; 3) плотность популяции на разных этапах жизненного цикла, степень использования ее промыслом и др.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойко Е. Г. 1951. Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донских судака и леща — Труды Азовско-Черноморск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзЧерНИРО), вып. 15.
- Дементьева Т. Ф. 1952. Методика составления прогноза улова леща Северного Каспия — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXI.
- Dementieva T. F. 1959. Some data on the Life History and Fishery of Cod in the Central Baltic — Rapp. Proc. Verb., v. 147. Cons. Intern. Explor. de la Mer.
- Земская К. А. 1958. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности. — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXIV.
- Зенкевич Л. А. 1953. Об обеспеченности рыбы в морских водоемах кормовыми ресурсами. — Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат.
- Карпевич А. Ф. 1952. Влияние условий среды на изменение фауны Северного Каспия. «Докл. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО)», вып. 1.
- Крогяус Ф. В. 1951. О динамике численности красной — Изв. Тихоокеанск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (ТНИРО), т. XXV.

- Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб.— Грузин. Вест. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. 441.
- Наумов Н. П. 1958. Некоторые основные вопросы динамики населения животных.— Зоол. журн., т. 37, вып. 5.
- Никольский Г. В. 1950. О динамике численности стада рыб и путях управления численностью стада.— Зоол. журн., т. 29, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1953. О закономерностях динамики численности рыб.— Вест. Московск. ун-та, № 2.
- Никольский Г. В. и Морозова П. Н. 1946. О факторах, определяющих величину поголовья стада промысловых рыб Аральского моря.— Зоол. журн., т. 25, вып. 4.
- Семко Р. С. 1953. О причинах колебания численности тихоокеанских лососей и задачи в области рационального использования запасов.— Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Троицкий С. К. 1935. Материалы к оценке состояния запасов азовско-донского леща.— Работы Дону-Кубанск. научн. рыбохоз. станции, вып. 3.
-

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ВЕДЕНИЯ РЫБОЛОВСТВА

Л. С. Бердичевский

(Ихтиологическая комиссия Академии наук СССР)

Проблема рационального ведения рыболовства весьма обширна и многогранна. Нам представляется необходимым осветить в настоящем докладе лишь некоторые биологические стороны ее, без учета и знания которых нельзя рационально вести промысел и построить рациональное рыбное хозяйство. Сделать это необходимо и потому, что биологическая сущность проблемы, несмотря на то, что она в не малой степени освещена трудами многих исследователей последнего столетия и, казалось бы, должна была служить основой рыболовства, фактически в большинстве случаев не учитывается в практике рыбного хозяйства.

Данными биологической рыбохозяйственной науки довольно хорошо освещена биология основных промысловых видов рыб, но далеко не все полученные знания реализуются рыболовством для рационального использования запасов этих рыб. Наиболее успешно современное рыболовство использует для повышения уловов те знания биологии промысловых рыб, которые освещают сроки и пути нерестовых, кормовых и зимовальных миграций; места и сроки максимальных скоплений рыб; условия, определяющие начало, развитие и конец массового перемещения и скопления промысловых рыб; степень, длительность и характер промысловых концентраций и т. д. Вместе с тем рыболовство, эффективность которого зависит от жизни рыб, их численности и качественного состояния, от общей продуктивности промысловых стад, как правило, ведется без соблюдения основных принципов рационального использования рыбных запасов. Это выражается не только в чрезмерном вылове молоди промысловых видов рыб, в массовом вылове производителей на местах нереста, в применении неограниченного количества орудий лова, очень часто весьма истребительных, но также и в том, что современный промысел базируется преимущественно на молодых возрастных группах промысловых рыб, не достигших ни половой зрелости, ни полной промысловой ценности. Такое ведение рыболовства неизбежно приводит к нарушению естественного воспроизводства запасов промысловых рыб, к сокращению их численности, снижению возможной их рыбопродуктивности и к недониспользованию кормовой базы рыбохозяйственных водоемов. Вот почему нам представляется, что вопросы биологических оснований рационального ведения рыболовства, и в первую очередь рационального использования рыбных запасов, должны

стать предметом всестороннего обсуждения. Немаловажное значение, конечно, имеет и техника рыболовства, но не ей принадлежит главная и решающая роль в организации рационального рыболовства, особенно в условиях социалистического хозяйства.

Главная предпосылка рационального ведения рыболовства вытекает из самой природы планового социалистического хозяйства. Нет необходимости доказывать, что общественный характер нашего социалистического хозяйства и плановость его развития являются главными предпосылками рационального построения всего народного хозяйства и, в частности, рыбного.

Вопросам биологических основ рыбного хозяйства уделяли значительное внимание в последнее столетие почти все крупные исследователи рыбного хозяйства нашей страны, среди которых в первую очередь следует назвать К. М. Бэра (1860, 1861, 1867), Н. Я. Данилевского (1875), затем О. А. Гримма (1898), Н. А. Бородин (1912), В. К. Бражникова (1915), В. А. Кевдина (1915), В. И. Мейснера (1925), Н. Л. Чугунова (1928 и др.), К. А. Киселевича (1919 и др.), Н. М. Книповича (1921 и др.). Из наших современников особенно необходимо отметить работы Ф. И. Баранова (1925, 1946 и др.) и Г. В. Никольского. Труды Г. В. Никольского (1950, 1953, 1956, 1958 и др.) имеют важнейшее значение для разработки биологических основ рационального рыбного хозяйства в наших водоемах.

Биологические основания рационального ведения рыболовства с учетом опыта и знаний, накопленных нашей наукой и рыбохозяйственной практикой, можно свести к двум основным положениям: 1) обеспечение воспроизводства запасов промысловых рыб и 2) обеспечение наиболее полного и эффективного использования рыбных запасов. Из этих основных положений вытекает ряд требований. Так, из первого положения — обеспечение воспроизводства запасов промысловых рыб, под которым надо понимать обеспечение бесперебойного пополнения запасов промысловых рыб в размерах, покрывающих ежегодную убыль как от естественной смертности, так и в результате влияния промысла и хищников, — вытекают следующие требования.

1. Максимальное сохранение естественного размножения, что достигается:

- а) беспрепятственным пропуском производителей на нерестилища;
- б) запрещением лова производителей на нерестилищах и на подходах к ним;
- в) заботой об улучшении нерестилищ и подходов к ним, а также условий размножения.

2. Максимальное сохранение естественного приплода, которое достигается созданием условий для свободного ската народившейся молоди к местам нагула, уничтожением скоплений хищников в местах ската молоди с нерестилищ, спасением молоди из отшнуровавшихся водоемов, запрещением массового вылова подрастающей молоди на местах нагула и зимовки и т. д.

3. Недопущение лова рыб, не достигших половой зрелости. Это осуществляется путем установления минимальных размеров рыб, допустимых к вылову.

Из второго положения — обеспечение наиболее полного и эффективного использования рыбных запасов — вытекают следующие требования.

1. Максимальное использование естественной кормовой базы водоемов для нагула рыб.

2. Получение с водоемов и промысловых стад максимального выхода готовой рыбной продукции наиболее высокого качества.

Если обеспечению естественного нереста и охране рыбных запасов на протяжении всей истории рыболовства уделялось всегда значительное внимание, и эти вопросы составляют основу рыболовного законодательства, то вопросы рационального использования рыбных запасов никакого отражения в правилах рыболовства не получили.

Вопросы биологических основ рыбного хозяйства впервые с достаточно серьезным биологическим обоснованием были освещены академиком К. М. Бэром. Затем они были сформулированы современником и сотрудником Бэра Н. Я. Данилевским. Напомним, что основные положения организации рационального рыбного хозяйства, по Данилевскому, вкратце сводятся к следующему:

1) заботиться о сохранении в местах метания икры тех благоприятных природных условий, которые делают эти места пригодными для нерестования рыб и первоначального возрастания мальков;

2) беспрепятственно пропускать к местам метания икры достаточное для поддержания породы количество рыб;

3) давать большинству молодого подростка время достигать половой зрелости, дабы достаточная часть его могла, в свою очередь, содействовать размножению своей породы.

Как видим, все три положения Данилевского направлены на обеспечение естественного воспроизводства рыбных запасов. Эти положения признавались всеми наиболее крупными ихтиологами нашей страны и признаются современными ихтиологами. На их основе построены были дореволюционные правила рыболовства и все рыболовное законодательство. Даже минимальные размеры на рыб, по правилам рыболовства, предусматривали лишь одну цель — недопущение вылова рыб раньше, чем они достигнут половой зрелости, «дабы достаточная часть их могла в свою очередь содействовать размножению своей породы». Так писал Данилевский, так считали и все последующие ихтиологи. Правильность этих положений признается и сейчас.

Однако указанные положения Бэра — Данилевского решают лишь одну сторону вопроса. Они касаются лишь размножения рыб и воспроизводства их запасов. Но этого недостаточно. Правила рыболовства должны предусматривать такое регулирование лова, при котором обеспечивалось бы не только нормальное воспроизводство рыбных запасов, но также и наиболее рациональное их использование промыслом. Этой последней задачи не решали старые правила рыболовства, не решают их и современные правила рыболовства. Именно в связи с этим Пленум Ихтиологической комиссии Академии наук СССР в своем постановлении (1958 г.) отметил, что «современные правила рыболовства требуют пересмотра на основе накопленных биологических данных» и что «разработку научных обоснований правил рыболовства необходимо рассматривать как одну из наиболее актуальных задач научно-исследовательских организаций».

Известным оправданием авторов дореволюционных правил рыболовства служит то, что эти правила разрабатывались в условиях слабой изученности сырьевой базы, анархического, стихийного развития рыболовства и жестокой конкуренции и борьбы отдельных групп рыбопромышленников. Все это не могло не оказать весьма серьезного влияния на содержание правил рыболовства. Вместе с тем сам факт существования таких правил, их неоднократное пересоставление и совершенствование свидетельствуют о том, что на протяжении всей истории развития

рыболовства признавалось огромное влияние промысла на рыбные запасы. При всем несовершенстве дореволюционных правил рыболовства они несомненно сыграли важную положительную роль в сохранении рыбных запасов. Не меньшее положительное значение имеют и современные правила рыболовства, хотя мы признаем, что они страдают огромными недостатками и требуют коренной переработки.

В дальнейшем изложении мы будем касаться главным образом вопросов, имеющих непосредственное отношение к рациональному использованию рыбных запасов, а не к их воспроизводству.

СПЕЦИФИКА РОСТА РЫБ И СТЕПЕНЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЕЕ ПРОМЫСЛОМ

Для рационального использования запасов промысловых рыб весьма важно знать и учитывать особенности роста рыб. К сожалению, преимущественное внимание до сих пор уделялось изучению линейного роста рыб. Этому вопросу посвящены десятки работ и даже монографий (Васнецов, 1934; Чугунова, 1959). Весовой же рост рыбы изучался совершенно недостаточно. Исследований об этом очень мало (Бойко, 1940, 1955). Между тем вес рыбы, темп весового прироста по возрастам, сезонам, районам и водоемам имеют основное и решающее значение для определения периода наиболее целесообразного использования рыбных запасов и построения рационального рыбного хозяйства.

Длина тела у всех рыб быстро растет в первые годы их жизни, а с возрастом линейный рост рыб резко замедляется. Прирост же веса у большинства рыб, наоборот, с возрастом увеличивается (конечно, до определенного предела, специфичного для каждого вида рыб). Особенно велик весовой прирост рыб после первого нереста. Можно считать установленным, что прирост веса у большинства рыб является наибольшим после первого нереста. Это настолько закономерно, что по весовому приросту можно определять, когда впервые рыба нерестилась. Самый значительный прирост веса с возрастом наблюдается у хищных рыб.

Изучение весового роста показывает, что каждый вид рыбы характеризуется свойственным лишь ему темпом весового прироста. Это биологическое свойство должно всегда учитываться при определении периода наиболее рационального использования рыб того или иного вида.

Для обоснования сказанного можно было бы привести огромный фактический материал. Ограничимся анализом возрастного состава современных уловов лишь некоторых видов рыб с относительно длинным жизненным циклом и повторно нерестующих в сопоставлении со средним весом их по отдельным возрастам. Сопоставление и анализ подобных материалов позволяют установить не только период максимального прироста веса у различных рыб, но также и степень рационального их использования современным рыболовством.

Каспийское море

Судак Северного Каспия (табл. I). Половозрелым в основной массе становится в возрасте трех лет, нерестится ежегодно.

За первые три года жизни он достигает среднего веса 1100 г, за один же четвертый год средний вес судака (1939 г.) почти удваивается; в следующие два (пятый и шестой) года прирост веса также весьма значителен: в среднем 1 кг в год (рис. I). Таким образом, наибольший

Таблица 1

Средний вес и возрастной состав промысловых уловов судака Северного Каспия
(по данным А. Г. Кузьмина, 1952)

Показатель	Возраст, годы				
	2	3	4	5	6
Средний штучный вес, г	508	1101	1939	2919	3900
Возрастной состав современных уловов, %	61,77	33,30	4,63	0,23	0,07

весовой прирост у судака отмечается после трехгодовалого возраста, т. е. после достижения половой зрелости и первого нереста. Трехгодовалый судак весит в среднем 1100 г, а за следующие три года его вес

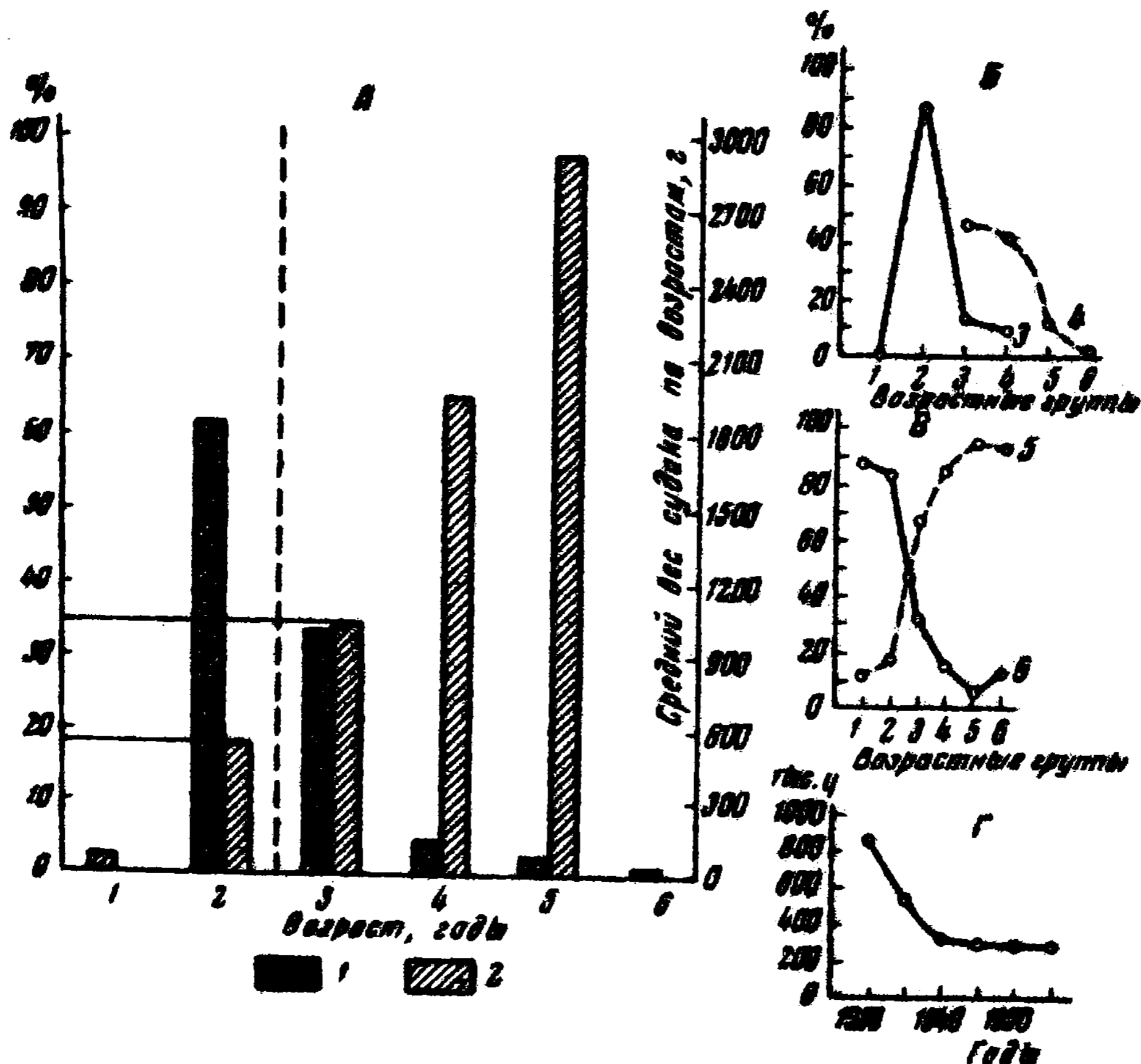


Рис. 1. Уловы и возраст судака Северного Каспия

А — средний вес рыб и возрастной состав уловов за 1931—1943 гг.; Б — соотношение возрастного состава пестрих уловов каспийского судака в 1964 и 1929—1931 гг.; В — соотношение возрастных групп в морских и речных уловах в 1922—1930 гг.; Г — динамика уловов, тыс. д; Д — средний возрастной состав уловов, %; 1 — средний вес судака г, 2 — 1964 г; 3 — 1929—1931 гг.; 4 — в реке; 5 — в море

увеличивается почти в четыре раза. Между тем современный промысел базируется на вылове младших возрастных категорий (двухгодовики 61,77%, трехгодовики 33,3%), что неизбежно приводит к резкому снижению возможных уловов судака. Подсчеты показывают (табл. 2), что путем изменения возрастного состава промысловых уловов в сторону

увеличения процента старших возрастных групп и прекращения лова нецоловозрелых рыб уловы судака при прочих равных условиях могут быть увеличены в 3—3½ раза¹.

Таблица 2

Современный и проектируемый возрастной состав промысловых уловов северокаспийского судака, %

Показатель	Возраст, годы				
	2	3	4	5	6
Возрастной состав современных уловов северокаспийского судака	61,77	33,30	4,63	0,23	0,07
Проектируемый возрастной состав	0	15,0	30,0	50,0	5,0

В прошлом судак вылавливался преимущественно в дельтах рек, где обитают главным образом рыбы крупных размеров и большого веса. По мере развития морского промысла в Северном Каспии, где живут и нагуливаются подрастающие поколения судака, стал усиливаться вылов мелких, большей частью нецоловозрелых рыб. Анализ обширных материалов показывает, что в настоящее время до 95% каждого поколения судака вылавливается до достижения половой зрелости. Столь нерациональное использование запасов судака не только отрицательно сказывается на его воспроизводстве, но приводит к резкому снижению продуктивности стада судака и возможных промысловых уловов.

Лещ Северного Каспия половой зрелости достигает на третьем году жизни (примерно 20% поколения); остальные особи созревают на четвертом — пятом году, а иногда в более старшем возрасте. Весовой прирост леща до шестигодовалого возраста включительно достаточно высокий, но промысел, особенно в море, базируется в основном на вылове маловозрастных рыб (табл. 3). Промысловые уловы нерестового стада состоят в основном из четырех- и пятигодовалых рыб, а в морских уловах преобладают трехгодовники и содержится много особей непромысловых размеров (так называемый незаконник).

Таблица 3

Средний вес и возрастной состав промысловых уловов леща Северного Каспия

Показатель	Возраст, годы									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Средний вес леща, г	11	200	350	470	585	747	823	876	—	—
Возрастной состав промысловых уловов за 1951 г., в %:										
нерестовое стадо	—	0,3	13,8	12,1	64,5	6,5	1,1	0,6	0,8	0,3
морское осеннее стадо	0,2	7,7	49,1	11,0	25,6	4,1	0,8	0,4	0,7	—

Современное рыболовство вылавливает в основном молодого и не достигшего высокой упитанности леща, особенно в море.

¹ В своих расчетах мы не принимаем во внимание естественную смертность, так как речь идет о таких возрастных группах рыб с относительно длительным жизненным циклом, которые практически не подвергаются воздействию хищников и у которых возрастная смертность является наименьшей на протяжении всего их жизненного цикла.

По материалам Каспийского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (КаспНИРО) за 1956 и 1957 гг. из ежегодно вылавливаемых 130 млн. штук судака более 90 млн. составляют не достигшие половой зрелости маломерные рыбы. Подсчеты показывают, что, изменив возрастной состав промысловых уловов в сторону увеличения процента старших возрастных категорий (до шестигодовых включительно) и сокращения процента младших возрастных групп (не считая «незаконной молодежи»), современные уловы можно повысить вдвое.

Вобля Северного Каспия. Половая зрелость у небольшой части воблы наступает в двухгодовалом возрасте, основная же масса воблы становится половозрелой на третьем-четвертом, а иногда на пятом и шестом годах жизни. После первого нереста вобля нерестится ежегодно. Весовой прирост резко увеличивается с возрастом, особенно после первого нереста, современное же рыболовство базируется в основном на младших возрастных категориях (табл. 4).

Таблица 4

Средний вес и возрастной состав промысловых уловов воблы Северного Каспия
(по данным Г. Н. Монастырского, Н. П. Танасийчука и А. И. Сергеевой)

Показатель	Возраст, годы							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Средний вес воблы, г.	6,8	33	70	146	214	297	347	—
Возрастной состав промысловых уловов, %:								
в дельте Волги (средний за 1950—1954 гг.)	—	1,2	33,5	44,4	17,6	2,8	0,4	0,1
ставными неводами	—	28,5	43,8	19,7	5,8	1,9	0,2	0,1
распорными неводами (средний многолетний)	0,2	53,3	40,7	5,8	—	—	—	—

Интересно сопоставить с этими данными качественный состав осенних промысловых уловов воблы (табл. 5).

Таблица 5

Качественный состав осенних промысловых уловов воблы, %
(по данным Н. П. Танасийчука и А. И. Сергеевой)

Рыб. лов	Возраст					
	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Дельта Волги	0,7	16,7	44,3	33,8	4,1	0,4
Северный Каспий (распорные невода)	0,5	51,6	46,3	1,6	—	—

Приведенные данные достаточно наглядно показывают, что рыболовство изымает из промысловых запасов весьма значительный процент молодых рыб. Это не только отрицательно сказывается на воспроизводстве запасов воблы, но и резко снижает продуктивность стада. Так, распорными неводами вылавливалось более 50% двухгодовалых и более 40% трехгодовалых рыб. Ставными неводами вылавливается более 70% воблы в возрасте второго и третьего года. Значительно старше возрастной состав воблы, вылавливаемой в дельте Волги, но и здесь в настоящее время основой промысла являются трех- и четырехгодовалые рыбы. Между тем вес у воблы особенно сильно увеличивается после трехгодовалого возраста, т. е. после начала массового нереста. Боль-

ного весового прироста вобла достигает в четырех, шестигодовалом возрасте. Совершенно очевидно, что современный промысел нерационально использует запасы воблы и резко снижает промысловые уловы.

Вобла Южного Каспия от северокаспийской отличается более высоким темпом роста (табл. 6).

Таблица 6

Рост каспийской воблы
(по Г. Н. Монастырскому)

Район	Показатель	Возраст, годы			
		1	2	3	4
Северный Каспий	Длина, см	7,3	11,9	15,4	19,1
	Вес, г	6,8	33	70	146
р. Кура	Длина, см	7,5	14,3	19,1	21,6
р. Кумбашинка	Вес, г	7,3	56	110	205

Таким образом, южнокаспийская вобла растет значительно быстрее северокаспийской и дает больший прирост веса. Между тем правилами рыболовства установлен единый и весьма заниженный минимальный промысловый размер как северокаспийской, так и южнокаспийской воблы, что приводит к нерациональному использованию их запасов.

Азовское море

Гидростроительство, связанное с регулированием стока Дона, оказало отрицательное влияние на гидрологический режим, кормовую базу и на общую продуктивность Азовского моря. Сократились и ухудшились нерестилища и условия естественного воспроизводства почти всех промысловых рыб бассейна, в результате чего уменьшились запасы и промысловые уловы.

Эти вопросы достаточно хорошо освещены в литературе, и мы на них не будем останавливаться. Наша задача — показать, какое влияние на продуктивность стад промысловых рыб оказывает современное использование их запасов. В качестве примера приведем данные о леще, донском и кубанском судаке.

Лещ. Уловы леща в прошлом превышали 400 тыс. ц, а в настоящее время упали до 50—70 тыс. ц. Такое уменьшение уловов леща объясняется не только отрицательным влиянием общеизвестных изменений, происшедших в Азовском море, но также и тем, что в последние два десятилетия ухудшилось использование запасов леща.

Сравним возрастной состав уловов леща в 1936 и 1956 гг. в штучном и весовом выражении (табл. 7).

Из табл. 7 необходимо сделать следующие выводы

1. За двадцать лет, с 1936 по 1956 г., общие уловы леща в первом полугодии уменьшились по весу в десять раз, а по количеству голов (в штуках) в четыре раза.

2. Уловы 1936 г. базировались на шести возрастных группах леща, преобладающее значение имели старшие возрастные группы — пятигодовики и старше (81,3%); трех- и четырехгодовалые рыбы составляли в улове 18,7%. В 1956 г. промысловые уловы леща состояли из трех групп младших возрастов, главным образом трехгодовиков. Старшие возрастные группы леща (пяти-, восьмигодовики и старше) составили всего лишь 28,5% вместо 81,3% в 1936 г.

Таблица 7

Уловы леща в первом полугодии 1936 и 1956 гг.
(по материалам Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства - АзНИИРХ)

Показатель	Год улова	Возраст, годы						Всего
		3	4	5	6	7	8	
Улов леща:								
тыс. шт.	1936	651	7289	5902	3146	3754	976	21698
	1956	3071	864	1028	11	3	11	4988
%	1936	3,0	33,5	27,2	14,5	17,3	1,5	100,0
	1956	61,60	17,30	20,60	0,22	0,08	0,22	100,0
Средний вес леща, г.	1936	390	541	934	1469	1685	1858	1000
	1956	396	494	607	928	1400	1600	522
Общий вес улова, тыс. ц.	1936	2,6	39,3	55,1	46,2	62,6	18,0	223,8
	1956	12,16	4,27	6,24	0,10	0,04	0,18	22,99
в том числе:								
тыс. ц.	1936	41,9			181,9			223,8
	1956	16,43			6,56			22,9
%	1936	18,7			81,3			100,0
	1956	71,5			28,5			100,0

3. На общей численности леща и на среднем весе рыб отдельных возрастных групп несомненно сказалось отрицательное влияние зарегулирования стока Дона, но омоложение возрастного состава уловов целиком объясняется нерациональным использованием запасов леща.

4. Если бы в 1956 г. при той же общей численности соотношение возрастных групп в уловах сохранилось бы таким, каким оно было в 1936 г., то общий улов леща в 1956 г. составил бы не 22,9 тыс. ц, а 39,5 тыс. ц, т. е. почти вдвое больше. Такой недолов, безусловно, является результатом неправильного регулирования промысла леща. Эффективность рыбного хозяйства при правильном регулировании лова леща могла бы быть гораздо больше указанной, особенно если учесть, что возрастной состав уловов 1936 г. намного ниже возможного и не удовлетворяет требованиям рационального ведения рыболовства.

Омоложение возрастного состава промысловых уловов леща в последние годы характеризуется данными табл. 8.

Таблица 8

Возрастной состав промысловых уловов леща, %
(по материалам АзНИИРХ)

Год	Трех- и четырехгодовки	Семегодовки и старше
1953	12,2	3,2
1954	44,4	3,7
1955	95,6	0
1956	98,0	0
1957	97,9	0
1958	98,7	0

Таблица 9

Сравнительные данные о вылове леща за восьмилетия 1943—1950 и 1951—1958 гг.
(по материалам АзНИИРХ)

Годы	Улов леща	
	тыс. шт.	тыс. ц
1943—1950	77,025	874,4
1951—1958	75,035	496,1

Резко снизился средний вес леща. Так, например, в 1936—1937 гг. он составлял 1200 г., в 1951—1955 гг. — 710 г, а в 1958 г. — 479 г. Такое снижение среднего веса леща является в основном результатом омоложения промысловых уловов.

Омоложение возрастного состава промысловых уловов леща и уменьшение в связи с этим среднего веса выдавливаемых рыб привели к ре-

кому снижению продуктивности стада леща. Весьма показательны в этом отношении сравнительные данные о вылове леща в штучном и ясовом выражении за два восьмилетних периода — 1943—1950 и 1951—1958 гг. (табл. 9).

За восьмилетие 1951—1958 гг. леща выловлено по количеству голов почти столько же, сколько в предыдущие восемь лет (1943—1950 гг.) но по общему весу вдвое меньше.

Таковы потери рыбного хозяйства в результате нерационального использования запасов азовского леща.

Подсчеты показывают, что прекращение лова неполовозрелых рыб и повышение возрастного состава промысловых уловов леща на одну-две возрастные группы может более чем вдвое увеличить современные его уловы при одной и той же численности поголовья.

Кубанский судак. Современный промысел кубанского судака характеризуется преобладанием в уловах молодых возрастных групп. Так, средний возрастной состав уловов кубанского судака за 1955, 1956 и 1957 гг. показывает, что промысел базируется на вылове рыб от двух-до пятилетнего возраста, тогда как наибольший прирост веса судак дает с пятилетнего возраста и старше (табл. 10)

Таблица 10

Возрастной состав промысловых уловов (средний за 1955, 1956 и 1957 гг.) и средний вес кубанского судака по возрастам (по материалам Е. Г. Бойко)

Возрастная группа	Состав улова, %	Средний вес, г	Возрастная группа	Состав улова, %	Средний вес, г
1+	11,1	300	5 и 5+	2,0	2700
2 и 2+	34,7	600	6 и 6+	—	3800
3 и 3+	34,9	1000	7 и 7+	—	4400
4 и 4+	17,3	1700	8 и 8+	—	5000

Примечание. Средний вес кубанского судака в промысловых уловах составлял: в 1932 г. — 2,9 кг, в 1942 г. — 2,4 кг, в 1949 г. — 2 кг и в 1955 г. — 1 кг.

Такое использование запасов судака неизбежно приводит к резкому снижению возможных уловов. В 1949 г. улов кубанского судака составил 7709 тыс. шт. весом 156,6 тыс. ц, а в 1955 г. — 7784 тыс. шт. весом 76,6 тыс. ц, т. е. в 1955 г. судака было выловлено на 75 тыс. шт. больше, а по общему весу вдвое меньше. В 1956 г. улов кубанского судака составил 7600 тыс. шт., т. е. вдвое больше, чем в 1950 г. (3800 тыс. шт.), а по весу был на 10 тыс. ц меньше. Таких примеров можно было бы привести много. Уменьшение общих уловов во всех этих случаях — результат омоложения возрастного состава промысловых уловов.

Подсчеты показывают, что путем прекращения лова неполовозрелых судаков и увеличения возрастного состава промысловых уловов только на две возрастные группы можно почти втрое повысить современные уловы кубанского судака. Следует при этом отметить, что кормовая база в Азовском море не лимитирует откорма на естественных пастбищах, где может нагуливаться во много раз большее количество судака чем в настоящее время.

Донской судак. Современный промысел донского судака базируется на вылове рыб от двухлетнего до пятигодичного возраста включительно; рыбы всех старших возрастных групп в уловах составляют небольшой процент. Между тем, наибольший прирост веса

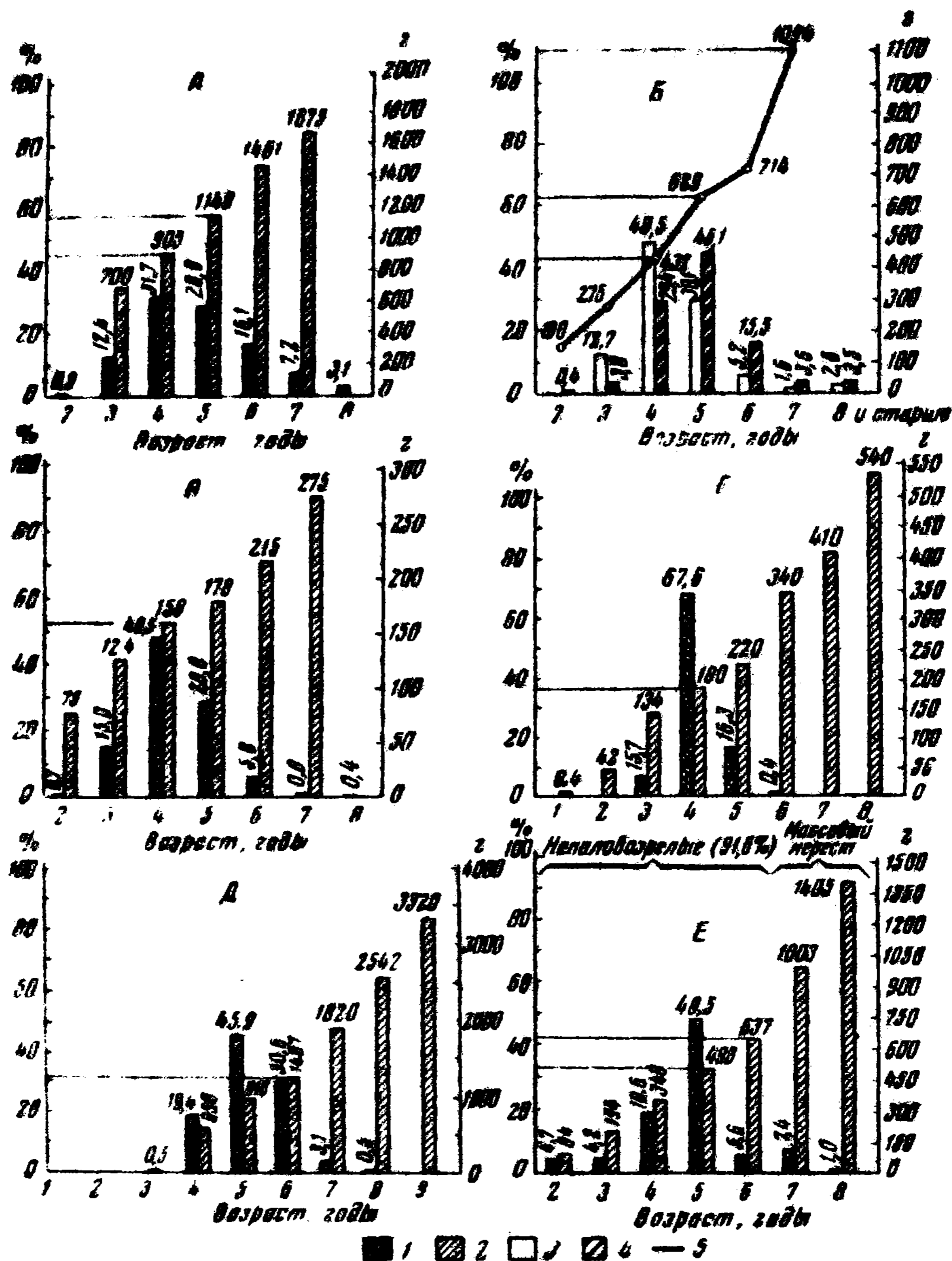


Рис. 2. Возрастной состав промысловых уловов и средний вес промысловых рыб по возрастам

А — сазан аральский, север (среднее за 1950—1955 гг.); Б — лещ аральский, юг (средний вес в весенних уловах, среднее за 1954—1956 гг.); Г — тарань кубанская (возрастной состав уловов в I полугодии 1958 г.); Д — курум (возрастной состав улова в 1956 г.); Е — омуть Обской губы; 1 — возрастной состав уловов, %; 2 — средний вес; 3 — возрастной состав улова на севере; 4 — то же на юге; 5 — средний вес, г.

наблюдается у донского судака в старшем возрасте, от пятигодовалых и старше (табл. II).

Приведенные данные показывают, что в настоящее время запасы донского судака используются нерационально. Разумнее было бы базировать лов донского судака в основном на уже отнерестившихся

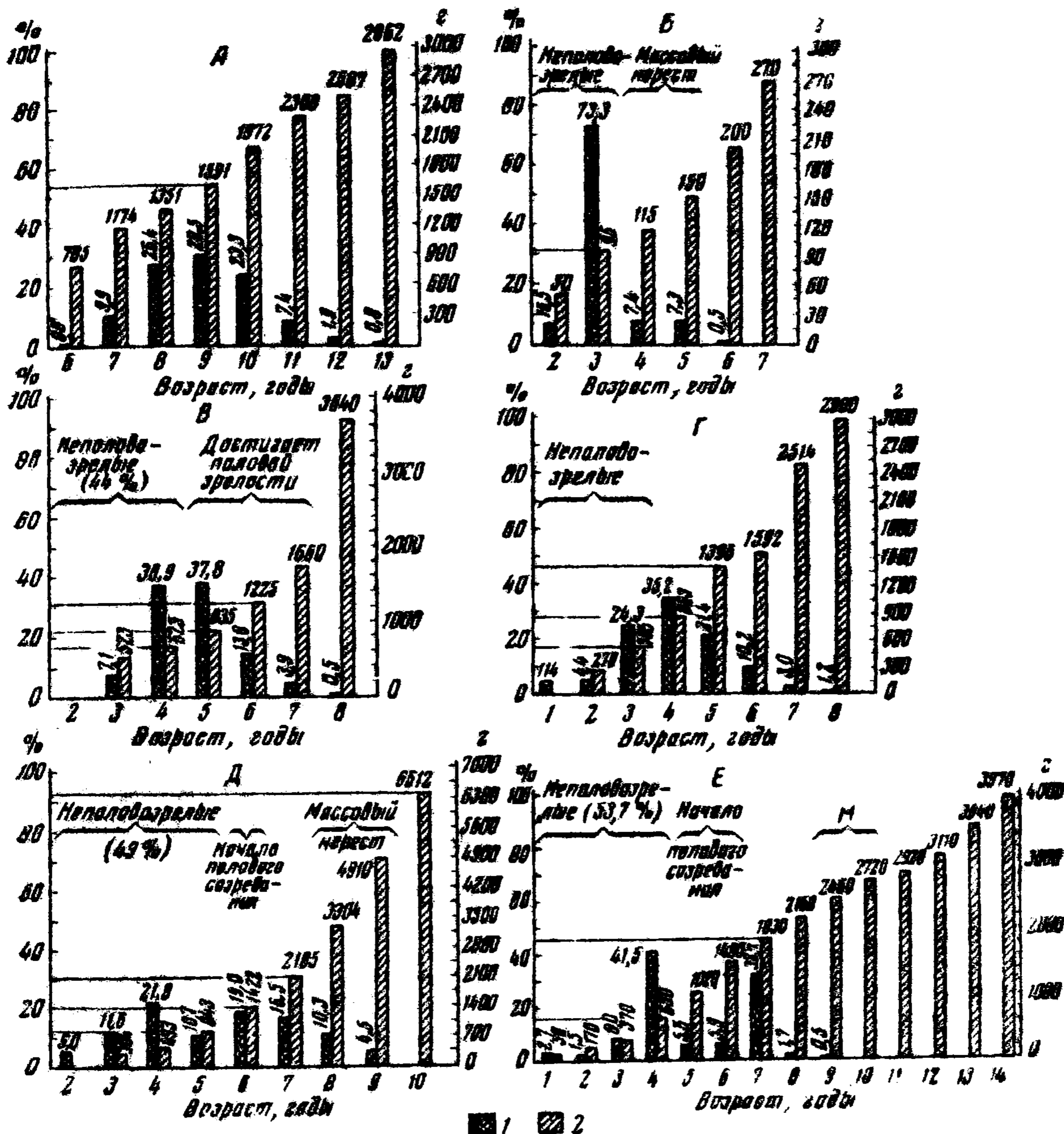


Рис. 3 Возрастной состав промысловых уловов и средний вес промысловых рыб
 А — муксун, Обь (возрастной состав нерестового стада 1957 г.); Б — сибирская ряпушка, Новый Порт (возрастной состав улова 1955 г.); В — чир (шокур), Обь (возрастной состав улова в 1950 г., дельта р. Таз); Г — треска Балтийского моря (возрастной состав уловов за 1946—1956 гг.); Д — треска Баренцева моря (возрастной состав улова в 1957 г.); Е — линь Баренцева моря (возрастной состав улова в 1957 г.); 1 — возрастной состав уловов, %; 2 — средний вес, г; 3 — массовый нерест

пяти- и шестигодовых рыбах, у которых прирост веса резко возрастает. Подсчеты показывают, что прекращение лова неполовозрелых рыб и базирование промысла в основном на пятигодовалых и шестилетних рыбах может повысить современные уловы судака при одной и той же численности его более чем вдвое.

Омолождение возрастного состава стад промысловых рыб характерно не только для Каспийского и Азовского, но также для Аральского.

Таблица 11

Возрастной состав промысловых уловов (средний за 1955, 1956 и 1957 гг.)
и средний вес донского судака по возрастам
(по материалам Е. Г. Бойко)

Возрастная группа	Состав улова, %	Средний вес, г	Возрастная группа	Состав улова, %	Средний вес, г
1+	1,5	150	4 и 4+	20,7	1200
2 и 2+	25,8	441	5 и старше	4,5	1800
3 и 3+	47,5	800	6 и 6+	—	2800

Примечание. Средний вес семи-, девятигодовиков равен 4300 г.

Балтийского и ряда других морей, крупных рек (Енисей, Обь и др.) и озер. В одних водоемах, как Аральское море, запасы промысловых рыб используются лучше, в большинстве же водоемов значительно хуже, но для всех важнейших промысловых видов рыб основных рыбохозяйственных водоемов страны характерно нерациональное использование их запасов. Это можно проиллюстрировать данными о сазане, леще и вобле Аральского моря; тарани Азовского моря; кутуме Каспийского моря; омуте, муксуле, ряпушке и чире (шокуре) бассейна р. Оби; треске Балтийского моря, треске и пикше Баренцева моря (рис. 2 и 3).

Приведенные материалы свидетельствуют о нерациональном использовании запасов промысловых рыб. Промысел, как правило, базируется на лове младших возрастных групп рыб, тогда как наибольшего весового прироста рыбы достигают в более старшем возрасте. Такое ведение рыболовства означает недониспользование естественной кормовой базы водоемов и снижает их промысловую рыбопродуктивность.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ КОРМОВОЙ БАЗЫ

Одной из важнейших задач рационального ведения рыболовства является наиболее полное использование естественной продуктивности водоемов. Эта задача может быть наилучшим образом решена только в том случае, если дать возможность промысловым рыбам максимально использовать естественную кормовую базу водоемов. В этих целях рыболовство необходимо регулировать так, чтобы в водоеме обитали такие промысловые рыбы и такие их возрастные группы, которые могли бы обеспечить наиболее полное использование кормовой базы.

В настоящее время в результате резкого омоложения запасов почти всех промысловых рыб, засорения многих водоемов малоценными и сорными рыбами естественная кормовая база водоемов не используется нерационально и далеко не полностью.

Общезвестно, что состав корма разных возрастных категорий рыб различен, а во многих случаях представлен одними и теми же кормовыми организмами, но различными по размерам. Поэтому омоложение промысловых стад приводит к недониспользованию кормовой базы, обычно потребляемой старшими возрастными группами рыб. Приведем в качестве иллюстрации состав корма различных возрастных групп ряда промысловых рыб

Каспийское море

Вобла (табл. 12).

Таблица 12

Возрастные изменения состава пищи воблы в Северном Каспии, % по весу (по данным А. А. Шорыгина, 1952)

Пищевые организмы	Длина воблы, см		
	11,5—13,5	15,5—17,5	23,5—25,5
Ракообразные	17,9	9,3	1,3
Моллюски	65,0	71,2	79,7

С ростом воблы состав потребляемых ею моллюсков меняется (табл. 13).

Таблица 13

Состав моллюсков, потребляемых воблой, % по весу (по данным М. В. Желтенковой, 1939)

Моллюски	Длина воблы, см	
	12—15	20—23
Дрейссены	65	25
Монодакна	8	45

С возрастом вобла переходит на более крупных моллюсков, обычно обитающих на больших глубинах.

Лещ (табл. 14).

Таблица 14

Возрастные изменения состава пищи леща, % по весу (по данным А. А. Шорыгина, 1952)

Пищевые организмы	Длина леща, см		
	10—15	20—25	35—40
Ракообразные:			
корофииды	30	10	0
кумацеа	19	50	68
Моллюски	4	8	8
Черви	16	6	5

Судак (табл. 15).

Таблица 15

Возрастные изменения состава пищи судака в Северном Каспии, % по весу (по данным А. А. Шорыгина, 1952)

Пищевые организмы	Длина судака, см				
	менее 5	10—15	20—25	40—50	50—60
Ракообразные	95	23	21	0,1	0,0
Рыбы:					
бычки	5	46	41	34	14
сольдамы	—	17	36	15	7
карповые	—	14	2	50	78

Осетр (табл. 16).

Таблица 16

Возрастные изменения состава пищи осетра в Северном, Среднем и Южном Каспии, % по весу (по данным А. А. Шорыгина, 1962)

Питомые организмы	Длина осетра, см				
	до 30	30 - 90	130 - 140	160 - 170	более 180
Ракообразные	94	43	30	11	0
Моллюски	0	9	37	80	95
Рыбы	3	39	27	5	0

Северюга (табл. 17).

Таблица 17

**Возрастные изменения состава пищи северюги в Северном
Каспии, % по весу
(по данным А. А. Шорыгина, 1952)**

Типичные организмы	Длина севрюги, см		
	50—80	100—120	120—140
Рыкообразные	32	62	30
Хирономиды	52	1	0,5
Рыбы	14	36*	48**

* В том числе из %: коньяки 25, бренди 10.
** " " " " " " " " " " " "

Азовское море

Леш (табл. 18).

Таблица 18

Возрастные изменения состава пищи леща, % по весу
(по данным М. В. Желтенковой, 1955)

Гидронимы	Длина ледя, см		
	10-15	20-25	35 и выше
Монодакна	12,0	22,0	57,0
Гиланмола	16,0	16,0	0,6
Осуммода	52,0	26,0	0,1
Нерис	0,4	1,3	30,0

С возрастом у азовского леща так же, как у северокаспийского леща, увеличивается размер потребляемых моллюсков (табл. 19).

Таблица 10

Размеры колодезных, потребляемых лесом различной длины
(по данным М. В. Ждановичевой, 1965)

Породы и размеры	Длина лапы, см		
	10-15	20-25	30 и выше
Монодактил	0,35	0,38	0,50
Дрейссена	0,40	0,50	0,63

У трехгодовалого и семигодовалого леща две трети (66%) всего потребляемого корма составляет корм, не потребляемый другими возрастными (табл. 20).

Таблица 20

Соотношение корма различных возрастных категорий азовского леща
(по данным М. В. Желтенковой, 1956)

Возраст, годы	Длина, см	Средний вес, г	Съедено корма за год		
			всего, г	в том числе не потребляемого другими возрастными	
				г	%
3	25	395	4300	3000	66
7	33	820	13900	9300	66

Донской судак переходит на рыбное питание уже по достижении длины 3—5 см, причем средний размер потребляемых им рыб увеличивается с его ростом. Так, по данным М. В. Желтенковой, судак длиной до 20 см потребляет рыб средним размером 5,2 см, судак длиной от 21 до 40 см потребляет рыб размером 7,4 см и судак длиной свыше 40 см — рыб средним размером 15,1 см.

Тарань (табл. 21).

Таблица 21

Возрастные изменения состава пищи тарани, % по весу
(по данным М. В. Желтенковой, 1955)

Пищевые организмы	Длина тарани, см	
	5—10	25—30
Кардиум	37	57
Гидробиа	42	20
Карбуремна	16	14

Балтийское море

Камбала (табл. 22).

Таблица 22

Возрастные изменения состава пищи камбалы, % по весу
(по данным М. В. Желтенковой, 1955)

Пищевые организмы	Длина камбалы, см			
	до 5	до 10	15—20	и
Копеподы	100			—
Мияиды		90		
Гаммариды			60	
Моллюски				100

Таким образом, старшие и младшие возрастные группы судака, леща, воблы, осетра, севрюги и других рыб большей частью не являются конкурентами по пище. Очень часто различен не только состав кормовых организмов, потребляемых разными возрастными группами, но сильно расходятся и размещение этих групп рыб в водоеме по сезонам

и районам. Омоложение промысловых запасов рыб приводит к недоиспользованию кормовой базы водоемов.

Как показывает изложенное, теория о том, что «интенсивное рыболовство, ведя к омоложению состава рыбного населения, как раз и приближает нас к условиям наилучшего использования производительности водоема» (Баранов, 1925), абсолютно неверна. Омоложение состава рыбного населения приводит к обратному процессу — недоиспользованию кормовой базы и снижению продуктивности водоема.

МИНИМАЛЬНЫЕ РАЗМЕРЫ РЫБ, ДОПУСКАЕМЫЕ К ВЫЛОВУ

Современный нерациональный характер использования запасов промысловых рыб обусловлен многими причинами. Весьма важное значение имеет вопрос о минимальных размерах на рыб, допустимых к вылову. Минимальные размеры на рыб, разрешаемых к вылову, являются основой правил рыболовства в любом водоеме. Дореволюционные правила рыболовства запрещали лов мелкой не достигшей половой зрелости и малоценной рыбы. На некоторые виды рыб (осетр, белуга, севрюга, шип, стерлядь, судак, лещ, сазан, вобла и др.) были установлены минимальные размеры, ниже которых рыба не могла быть объектом промысла и торговли. Однако, судя по обоснованию к проекту правил рыболовства по Каспийскому бассейну, составленному в конце прошлого века, эти минимальные размеры «взяты приблизительно, так как в научной литературе не имеется точных указаний относительно того, при какой длине тела каждая порода русских рыб достигает половой зрелости» (Проект правил, 1897). В свое время эти минимальные размеры на рыб, не имевшие под собой никакого научного обоснования, все же вошли в дореволюционное рыболовное законодательство. Впоследствии они без критического анализа механически переносились в новые правила рыболовства, сохранившись таким образом до нашего времени (табл. 23). Более того, если не считать увеличения на 2 см меры на белорыбцу и лосося, во всех случаях, когда в послереволюционные правила вносились изменения, минимальные размеры допустимых к вылову рыб всегда снижались (судак, сазан, вобла, пузанок).

На основе анализа биологических показателей роста и развития рыб следует признать, что минимальные размеры на рыб в правилах рыболовства (как дореволюционных, так и современных) сильно занижены. Это относится к промысловым рыбам не только Каспийского бассейна, но также Азовского, Аральского, Черного и Балтийского морей, водоемов Сибири (Обь, Енисей и другие реки), Белоруссии, Армении и других республик. Надо полагать, что это явление характерно для всех водоемов страны.

Заниженные в правилах рыболовства минимальные размеры допустимых к вылову рыб повлекли за собой уменьшение ячей во всех орудиях лова и массовый вылов рыб, не достигших половой зрелости и промысловой ценности. В результате всего этого снизилась продуктивность стад промысловых рыб и общая продуктивность водоемов.

В связи с изложенным назрела необходимость как можно быстрее пересмотреть действующие резко заниженные минимальные размеры на рыб и установить новые размеры в полном соответствии с биологическими обоснованиями (Бердичевский, 1958, а, б).

КАЧЕСТВО РЫБ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА (РАЗМЕРА), СЕЗОНА И МЕСТ ПРОМЫСЛА

Одним из основных требований рационального рыболовства является вылов рыб высокого качества. Объективным показателем качества рыб обычно служит их химический состав (содержание жира, белков, воды, общая калорийность). Важное значение при оценке качества рыб имеет содержание в них витаминов. Все эти компоненты обычно и определяют пищевую и товарную ценность различных видов рыб. Наиболее характерным признаком качества рыб является их жирность. Содержание жира в мясе рыбы оказывает большое влияние на калорийность, а следовательно, и на пищевую и питательную ценность рыбы. В связи с этим товарная ценность рыбы часто оценивается, помимо общих вкусовых свойств, также по степени жирности. Вместе с тем жирность является важным показателем биологических особенностей и физиологического состояния того или иного вида рыб.

Биологическое значение содержания жира у рыб общеизвестно. Обычно накопленный в теле рыб жир служит источником энергии для совершения далеких нерестовых миграций, для созревания половых желез и т. д. Вместе с тем жирность характеризует собой известные биологические свойства вида. Так, например, есть типично тощие рыбы (судак, щука, бычки и другие), содержание жира у которых составляет около 1%; есть рыбы средней жирности, у которых содержание жира колеблется от 1 до 5% (вобла, лещ, сазан, жерех и др.); жирные рыбы — от 5 до 15% (белуга, осетр, севрюга, усач и др.) и особо жирные рыбы — с содержанием жира свыше 15% (лосось, минога, угорь, сом и др.)¹ Биологическое значение жирности рыб можно проиллюстрировать на примере пяти видов каспийских сельдей — черноспинки, волжской сельди, каспийского и большеглазого пузанка и долгинской

Таблица 24

Химический состав рыб в зависимости от их размера

(по материалам Астраханской икhtiологической лаборатории)

Виды рыб	Химический состав съедобных частей, %			Калорийность, ккал
	жир	белок	вода	
Лещ				
мелкий	1,56	17,10	1,34	850
средний	3,97	18,24	1,50	1115
крупный	7,85	17,94	1,39	1465
самка 24,5 см (3 лет)	4,85	20,31	0,95	1285
" 27,5 см (5 ")	5,55	22,13	1,03	1420
" 32,5 см (6 ")	7,21	20,91	1,10	1520
" 36,8 см (6 ")	8,14	21,70	1,00	1645
Вобла (самки):				
23 см (6 лет)	1,93	18,92	1,61	955
27 " (7 ")	2,14	18,40	1,71	980
30 " см (8 лет)	2,71	18,56	1,42	1010
32,5 " (9 ")	3,81	17,87	1,40	1060
Судак				
мелкий	0,23	19,20	1,27	810
средний	0,32	19,26	1,17	820
крупный	0,62	19,32	1,43	850

¹ Классификация рыб дана по И. Я. Клейменову (1952).

сельди: даже в пределах такой родственной группы рыб имеются значительные колебания жира в зависимости от их биологии, в частности от протяженности нерестового пути. Однако все указанные особенности содержания жира в теле разных видов рыб имеют значение больше для отнесения их к той или иной качественной категории. Все эти виды рыбы, каждый по-своему ценный, в достаточной мере интенсивно используется промыслом. Качественное их различие не служит основанием для лова одних и неиспользования промыслом других. Для рационального же ведения рыболовства важное значение имеют колебания качества рыбы (жирности, унитанности) у одного и того же вида в течение жизни. Жирность и калорийность рыб закономерно повышаются с ростом и возрастом (табл. 24).

С увеличением размера рыб улучшается их химический состав, повышается процент содержания жира, увеличивается калорийность.

Химический состав рыб меняется также в зависимости от мест и сроков лова (табл. 25).

Таблица 25

Изменения химического состава рыб в зависимости от мест и сроков лова

Вид рыб	Место и время лова	Химический состав, %			Калорийность, ккал
		жир	белок	золь	
Минога	Дельта Волги 27. X 1924 г.	34,7	11,27	0,77	3625
	» » апрель 1921 г.	28,29	11,87	0,73	3310
	Выше Астрахани, февраль 1925 г.	13,28	18,38	1,90	1995
Белорыбница	Перед входом в Волгу				
	ноябрь 1922 г.	21,22	19,25	2,10	2810
	март 1923 г.	26,10	18,35	1,82	3173
	Из Уфы после нереста, октябрь 1926 г.	1,50	15,15	1,14	760
Сельдь-черноспинка	После нереста, скатившаяся в море, март 1923 г.	3,12	17,32	2,0	1000
	При входе в Волгу 12. IV 1921 г.	18,46	17,86	0,90	2455
	У Саратова, 26. V 1921 г.	0,42	17,78	1,69	1325
	То же, 29. V 1921 г.	2,24	17,75	1,88	965
Вобла	Дельта Волги, до нереста, 15. IV 1923 г.	2,14	18,10	1,71	955
	Там же, после нереста, 2. V 1952 г.	0,97	18,00	1,53	828
	Осенью после нагула, октябрь 1918 г.	2,36	18,31	1,92	970
	Из дельты Волги ожиревшая и потерявшая половую способность 15 октября 1923 г.	3,06	19,15	1,52	1125

Осенью и ранней весной химический состав рыб характеризуется высоким содержанием жира. По мере приближения срока нереста и входа рыб в реки для продвижения к местам размножения содержание жира постепенно уменьшается, причем особенно резко в период самого нереста. После нереста, с началом усиленного питания, содержание жира вновь постепенно увеличивается, достигая максимума к концу нагульного периода. Эти явления, т. е. изменения качества рыб в зависимости от степени половой зрелости, длительности и дальности нерестовых миграций, характерны, видимо, для всех видов промысловых рыб, но особенно резко выражены у проходных рыб. Так, в амурской кеты по мере ее продвижения вверх по рекам резко снижается не только содержание жира, но и вес тела.

Изменения качественного состояния наблюдаются не только у проходных и полупроходных, но и у чисто морских рыб, жизнь которых

не связана с миграциями в пресные воды. Это можно видеть на примере каспийской анчоусовидной кильки (табл. 26).

Таблица 26

Качество анчоусовидной кильки по
сезонам лова
(по данным Н. И. Подопалова)

Срок лова	Процент жира	Калорий- ность, ккал
Февраль	2,1	929
Март	1,9	886
Июнь	5,9	1279
Июль	5,4	1285
Август	4,0	1143
Сентябрь	3,5	1072
Октябрь	2,3	997

перного нереста. В продолжение года максимальной упитанности рыбы достигают к концу нагульного периода. У тех рыб, которые зимой не питаются, высокая упитанность практически сохраняется до начала весеннего нерестового периода. В связи с этим качественное состояние рыб, входящих весной в реки на нерест, при начале нерестового хода высокое. По мере продвижения рыб к нерестилищам упитанность их постепенно, а к концу нереста резко снижается. У нерестующих или уже отнерестовавших рыб мясо всегда водянистое, безвкусное и не обладает плотностью, вкусом и достоинствами, характерными для рыб, пойманных после нагула или в ранний период нерестовой миграции.

На основе анализа качества промысловых рыб (содержание жира, белка, воды и золы, калорийность) в течение жизненного и годового циклов следует признать наиболее целесообразным:

а) ориентировать промысел на отлов рыб с относительно длинным жизненным циклом и повторно нерестующих более старшего возраста, но не ранее наступления половой зрелости и завершения первого нереста, после которого рыбы начинают приобретать высокое качество;

б) рекомендовать осуществлять лов рыбы по окончании нагульного периода: проходных и полупроходных рыб — обычно осенью, а также зимой и ранней весной до начала (или в начале) нерестового хода; морских рыб — до начала нерестовой миграции.

ВЫВОДЫ

Современное рыболовство часто нерационально использует рыбные запасы водоемов. Промысел в основном базируется на вылове младших возрастных групп, большей частью не достигших половой зрелости и полной промысловой ценности. Помимо этого, современное рыболовство сопровождается приловом в огромных количествах молоди промысловых рыб — так называемого незаконника, т. е. рыб, по размерам значительно ниже установленных правилами рыболовства минимальных размеров. Действующие правила рыболовства не отвечают принципам рационального использования рыбных запасов. Все это резко снижает возможную продуктивность водоемов и отдельных стад промысловых рыб. Особенно это относится к возможным уловам наиболее ценных видов рыб — осетра, белуги, севрюги, судака, леща, сиговых и др.

Таким образом, качество промысловых рыб (химический состав, калорийность) не остается постоянным и испытывает значительные колебания в течение их жизни в зависимости от роста и возраста, а также в течение года (по сезонам), связанные с нагулом, нерестовыми и зимовальными миграциями. В молодом возрасте, в период максимального роста длины тела, упитанность рыб низкая. Наибольшей упитанности они достигают в старшем возрасте, после наступления половой зрелости и особенно после

В целях обеспечения наиболее полного и эффективного использования рыбных запасов необходимо:

1. Коренным образом переработать действующие правила рыболовства на основе накопленных знаний о рыбохозяйственных качествах водоемов и биологии промысловых рыб. Правила рыболовства должны соответствовать биологическим особенностям рыб и обеспечивать не только естественное воспроизводство запасов промысловых рыб, но и наиболее рациональное их использование промыслом, т. е. резкое повышение продуктивности рыбохозяйственных водоемов и промысловых уловов.

2. Коренным образом перестроить современное использование рыбных запасов промыслом. Необходимо отказаться от лова маловозрастных рыб, подрастающей молодежи, а также производителей на местах нереста и на ближних подходах к нерестилищам. Промысел должен базироваться на лове рыб, достигших не только половой зрелости, но и наибольшей промысловой ценности.

3. Научным биологическим рыбохозяйственным учреждениям необходимо разработать для каждого водоема биологические обоснования правил рыболовства, обеспечивающие правильное регулирование рыболовства и наиболее рациональное использование рыбных запасов.

4. Изучение всех материалов позволяет утверждать, что перестройка рыболовства на основе принципов рационального использования запасов может по меньшей мере удвоить современные уловы без каких-либо специальных затрат.

5. Особое внимание необходимо уделить разработке новой техники рыболовства, позволяющей отлавливать наиболее желательную часть промыслового запаса того или иного вида без нанесения урона другим видам рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов Ф. И. 1925. О наиболее рентабельном размере рыб — Бюлл. рыбн. хоз., № 11.
 Баранов Ф. И. 1946. Американская система рыбного хозяйства. — Рыбн. хоз., № 12.
 Бервальд Э. А. 1956. Воздействие промысла на продуктивность стада леща Азовского моря. — Вопр. ихтиол., вып. 7.
 Бердячевский Л. С. 1952, а. Биологические обоснования регулирования северокаспийского рыболовства. М.
 Бердячевский Л. С. 1958, б. Охрана запасов ценных промысловых рыб Каспийского бассейна. — Природа, № 10.
 Бердячевский Л. С. 1959. Биологические принципы регулирования северокаспийского рыболовства. — Зоол. журн., т. 38, вып. 1.
 Бойко Е. Г. 1940. Некоторые данные о росте и половом созревании азовского судака в связи с прогнозами улова. — Рыбн. хоз., № 2.
 Бойко Е. Г. 1956. Колебания роста судака Азовского моря. — Труды Азовско-Черном. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (АзчерНИРО), вып. 16.
 Бородин Н. А. 1912. Рыболовство. СПб.
 Бражников В. К. 1915. Опыт программы курса экономики рыбного промысла на отделении Рыбоведения. — Вестник рыбн. пром., № 9, XXV год.
 Бэр К. М. 1860, 1861, 1867. Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., т. II—III, IV и V.
 Бэр К. М. 1861. Рыболовство в Каспийском море и в его протоках. Исслед. о сост. рыбол. в России. СПб.
 Васнецов В. В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. — Зоол. журн., т. 13, вып. 3.
 Давилевский Н. Я. 1875. Исследования о состоянии рыболовства в России, т. IX.
 Гримм О. Н. 1898. Каспийско-Волжское рыболовство, СПб.
 Дмитриев Н. А. 1931. Лещ Азовского моря. Биология и промысел. — Труды Азовско-Черном. научно-промысл. эконед., вып. 6.
 Желтежова М. В. 1939. Питание воюлы (*Rutilus rutilus caspiensis* L.) в северной части Каспийского моря. — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. X.

- Желтеникова М. В. 1954. Речная камбала как основной потребитель моллюсков Балтийского моря — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXVI.
- Желтеникова М. В. 1955. Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXI.
- Законы и инструкции по рыболовству, дополняющие устав сельского хозяйства. 1906. СПб.
- Законы и инструкции, действующие в Каспийско-Волжском рыболовном районе, вып. 1. Кевлин В. А. 1915. Современное рыболовство России. М.
- Киселевич К. 1919. К вопросу о рациональном ведении рыбного хозяйства в Астраханском крае — Астрах. рыболовство, № 12 и 13.
- Клейменов И. Я. 1952. Химический и весовой состав основных промысловых рыб. Пищепромиздат.
- Книпович Н. М. 1921. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914—1915 гг. — Труды Касп. экспед. 1914—1915 гг. СПб.
- Кузьмин А. Г. 1947. Методика прогноза уловов волжского судака. — Докл. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), вып. 6.
- Кузьмин А. Г. 1952. Рост и возраст судака Северного Каспия. — Труды Касп. филиала Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XII.
- Мейснер В. И. 1925. Основы рыбного хозяйства, вып. 1. М.
- Москаленко Б. К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. — Труды Обь-Тазовск. отд. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. 1.
- Никольский Г. В. 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. — Зоол. журн., т. 29, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб. — Труды Всес. конфер. по вопросу рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1956. О биологических основаниях рыбного хозяйства на внутренних водоемах. — Труды биол. ст. Борок, вып. 2.
- Никольский Г. В. 1958. О биологических основах регулирования рыболовства. — Вопросы итиол., вып. 11.
- Пищевая и питательная ценность рыб и морских животных. 1927. Астрахань.
- Проект правил Каспийско-Волжских рыбных и тюленьих промыслов, выработанных Министерством земледелия и Государственных имуществ и Проект правил Каспийско-Волжских рыбных и тюленьих промыслов, выработанных С.-Петербургским отделением Императорского общества для содействия русскому торговому мореходству 1897 — Труды С.-Петерб. отделен. импер. об-ва для содейств. русск. торг. мореходству. СПб.
- Проект устройства Каспийского и Волжского рыболовства, составленный Н. Данилевским. Астрахань. 1862.
- Правила производства рыбного промысла в Северо-Каспийском рыболовном районе. 1934. М.
- Правила рыболовства в Среднем и Южном Каспии со впадающими реками. 1937. М.
- Правила рыболовства в северной части Каспийского моря с впадающими реками. 1940. Речиздат.
- Правила рыболовства по водоемам СССР. 1955. М.
- Промысловые рыбы СССР. 1949. Пищепромиздат.
- Сафонов И. Т. 1953. Вопросы охраны рыбных запасов Азовского моря. М.
- Сборник законов и распоряжений по рыбоохране и рыбоводству в водоемах СССР. 1944. Пищепромиздат.
- Свод Законов Российской Империи, дополнение к 2-му изданию Законов и инструкций, действующих в Каспийско-Волжском рыболовном районе. 1912. СПб.
- Танасийчук Н. П. 1956. Изменения в распределении и составе иктиофауны предустьев реки Волги — Рыбн. хоз., № 10.
- Танасийчук Н. П., Б. И. Приходько, А. И. Сергеева, А. Г. Кузьмина. 1951. Запасы основных промысловых рыб в 1954 г. и прогноз на 1956 г. Фонды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Терещенко К. К. 1917. Лес Каспийско-Волжского района, его промысел и биология. Труды Астрах. итиол. лабор., т. IV, вып. 2.
- Тимофеев И. Н. и Е. Г. Бойко. 1956. Состояние запасов и прогноз уловов судака, леща и тарани Азовского моря в 1957 и 1958 гг. — Фонды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молодых промысловых рыб Волго-Каспийского района. — Труды Астрах. научн. рыбохоз. станции, т. VI, вып. 4.
- Чугунов Н. Л. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Изд-во АН СССР.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат.

О КОРМОВОЙ БАЗЕ И ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РЫБ ПИЩЕЙ

Е. В. Боружкая

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

Кроме формы хозяйства (включая промысел) и флуктуаций, одним из основных факторов, определяющих темп роста и величину поголовья стада промысловых рыб, является обеспеченность пищей. Величина популяции вида тем больше, чем больше кормовые ресурсы, которые могут быть использованы видом. Численность вида в нормальных условиях, как правило, лимитируется количеством корма для взрослых особей, а не для молоди (Никольский, 1949); однако урожайность отдельных поколений нередко обуславливается недостатком или даже полным отсутствием соответствующей кормовой базы для молоди на разных этапах развития; в некоторых случаях, например, в эстуарных условиях наших южных рек, это явление, видимо, даже закономерно (Васнецов и др., 1957).

В тех условиях, к которым вид приспособлен, соответствие количества кормящихся особей количеству корма достигается при помощи ряда приспособлений, регулирующих как пополнение, так и смертность. На наличие приспособлений, обеспечивающих регуляцию численности вида в соответствии с кормовой базой водоема, указывал еще К. М. Бэр (1854, стр. 542): «Рыбы может водиться только такое количество, какое может находить себе пропитание. И как скоро наличное число ее будет ниже этого возможного количества от ее собственной жадности или от других причин, то число это будет иметь лучшее пропитание, скорее созреет и будет плодотворнее».

Однако прежние представления о прямой количественной связи потребителя и пищи должны быть изменены. Как отмечает Н. С. Гаевская (1955), представления о кормовой базе как о биомассе всех организмов или как о биомассе пищевых организмов «сменяются представлениями о кормовой базе как о сложном биологическом явлении, в котором животные потребляющие и организмы потребляемые связаны не простой количественной связью, но в первую очередь взаимнопротиворечивыми отношениями добывания и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптаций, исторически выработавшихся у каждой стороны».

В настоящее время обычно выделяются четыре следующих основных понятия, связанных с проблемой питания рыб, которые тесно примыкают одно к другому, но которые необходимо различать:

1. Кормовые ресурсы водоема — это вся совокупность животных и растительных организмов автохтонного и аллохтонного происхождения и продукты их распада, которые имеются в водоеме, независимо от того, используются ли они в настоящее время рыбой или нет (Боруцкий, 1959).

2. Кормовая база рыб водоема — это количество кормовых организмов и продуктов их распада (детрита), которое имелось в водоеме за тот или иной промежуток времени и которое используется непосредственно в качестве пищи наличным видовым и возрастным составом ихтиофауны при условии существующих в водоеме биотических и абиотических отношений. Кормовая база — это часть кормовых ресурсов водоема, которая используется наличным видовым составом рыб. В тех случаях, когда в водоеме наличный видовой состав рыб использует все компоненты кормовых ресурсов водоема, последние соответствуют кормовой базе (Боруцкий, 1959).

3. Кормовость водоема — это фактически используемая рыбами часть кормовой базы (Карзинкин, 1952).

4. Обеспеченность пищей рыб водоема — это не только количество корма, доступного для популяции вида в водоеме, но и условия питания и усвоения пищи, в том числе и обеспеченность нормального хода обмена и построения тела рыбы (Никольский, 1953).

Между кормовыми организмами и потребляющим их рыбным населением водоема существуют весьма сложные взаимоотношения, выражающиеся в системе приспособлений как кормовых организмов для защиты от истребления рыбами, так и рыбного населения для лучшего использования кормовой базы. Система этих приспособлений очень разнообразна. Попробуем кратко изложить наиболее важные из них.

С повышением обеспеченности пищей связан ряд таких приспособлений у рыб, как расхождение в составе пищи на разных этапах развития у молодых и взрослых рыб, у самцов и самок. Эта смена питания, как хорошо показано работами В. В. Васнецова и его учеников, связана с морфобиологическими изменениями рыб на разных этапах развития и с разницей морфобиологических особенностей самцов и самок (Васнецов, 1953; сборник «Морфологические особенности и т. д.», 1948; сборник «Работы по этапности развития костистых рыб», 1957).

Как адаптацию к лучшему использованию кормовой базы следует рассматривать порционное икрометание рыб, позволяющее виду на ранних этапах развития использовать планктон в течение всего теплого времени года (Никольский, 1950, 1953). Острота противоречий пищевых отношений на ранних этапах развития разряжается еще различными сроками нереста разных видов рыб, а следовательно, и разными сроками откорма молодых, а отсюда и различными спектрами питания (Мейен, 1944). К этому следует добавить различие в стадиях обитания молодых разных видов в пределах одного фаунистического комплекса. Кроме того, отметим тенденцию к большей размерной изменчивости популяции рыб при ограниченном количестве корма, что позволяет популяции использовать больший ассортимент кормовых организмов; последнее было отмечено Г. Д. Поляковым (1958, 1960) при изучении приспособительного значения изменчивости признаков и свойств популяций рыб.

Некоторые из перечисленных вопросов подробнее освещаются в других докладах на настоящей конференции.

С повышением обеспеченности пищей связаны и такие приспособления, как эврифагия, стенофагия и расхождение спектров питания видов

одного фаунистического комплекса (Никольский, 1949, 1953а, 1954). С приспособлением к условиям обеспеченности пищей связан характер роста; так, у одних групп рыб (карповые, сиги и др.) при ухудшении условий питания наблюдается замедленный темп роста, что в конечном счете влечет за собой сокращение поголовья стада в соответствии с кормовой базой. У других групп, обладающих меньшей пластичностью роста (тресковые, окуневые и др.), в малокормные годы сокращение численности достигается также переходом особей старших возрастов на питание особями младших возрастов (Никольский, 1949, 1953а; Ключарева, 1956).

С приспособлениями к условиям питания связаны также суточная и сезонная ритмика питания, кормовые миграции рыб (Мантейфель, 1959а) и ряд других особенностей.

Важное значение в пределах вида имеет амплитуда морфофизиолого-экологических приспособлений, связанных с питанием. Это позволяет популяции в условиях ухудшения обеспеченности пищей расширять спектр питания, а в условиях высокой обеспеченности пищей суживать его.

Большую роль в обеспеченности пищей промысловых видов рыб играет характер пищевых взаимоотношений в водоеме: с одной стороны, между промысловыми и непромысловыми видами, с другой — между кормовыми объектами рыб. Что касается первой категории отношений, то многочисленными исследованиями отчетливо выяснена важная роль межвидовых пищевых отношений в обеспеченности пищей промысловых рыб. (Шорыгин, 1952; Желтенкова, 1955; Никольский, 1949, 1953а и др.; Лишев, 1950; Ключарева, 1959; Ивлев, 1955, и др.). Изучению пищевых отношений между кормовыми объектами промысловых рыб внимание стали уделять только в последнее время, но уже полученные данные указывают, что и этот фактор имеет не меньшее, если даже не большее значение для обеспеченности пищей промысловых рыб. Приведем несколько примеров.

По данным М. М. Кожова (1947), на Байкале в некоторые годы сильное количественное развитие циклопов в планктоне влечет за собой уменьшение численности эпишуры, т. е. основной кормовой базы омуля. По данным Б. П. Мантейфеля (1941), некоторые гребневники в Баренцовом море иногда поедают наизуто скопления каланкусы, т. е. основную кормовую базу сельди. Торсон (Thorson, 1958), утверждает, что только 1—2% донных кормовых организмов в Каттегате поедается промысловыми рыбами; остальное же количество уничтожается сорными видами рыб и хищными беспозвоночными. О сильном воздействии хищных беспозвоночных на кормовую базу промысловых рыб как пресных, так и морских водоемов можно судить по исследованиям Н. С. Гаевской и ее учеников, а также ряда других авторов (Гаевская, 1954, 1956, 1958, 1958а; Березина, 1946, 1947, 1951, 1955; Кудринская, 1950; Белявская и Константинов, 1956; Драпкии, 1956, и др.).

Существенное значение для обеспеченности промысловых рыб пищей имеет степень доступности кормовых организмов, которая обуславливается как сложными пищевыми взаимоотношениями между потребителем и кормом, так и абнотическими условиями. Недоступность кормовой базы — это не только возможность для кормовых организмов уйти от преследования в разного рода убежища; недоступность связана и с защитными образованиями, как то: твердые покровы, построение домиков, наличие шипов и колючек, а также с окраской, ядовитостью и пр.

Убежища весьма разнообразных типов широко распространены в морских и в пресноводных водоемах. Сюда относятся как постоянное местобитание кормовых организмов в субстратах (камни, древесина, растения и пр.), где они оказываются почти недоступными, так и разного рода временные убежища, как то: щели, норы, ниши в твердых субстратах, убежища под камнями и корягами, в густых зарослях, в грунтах и пр. Некоторые данные о малодоступности кормовых организмов в убежищах среди коряг и зарослей затопленных лесов Рыбинского и Цимлянского водохранилищ приводят Ц. И. Иоффе (1955) и О. А. Ключарева (1959). О большом значении временных убежищ (нор, щелей, ниш) можно судить по результатам наблюдений И. И. Гирса (1959) за выеданием треской гаммарусов в аквариумах. Оценка эффективности другого типа убежищ — домиков, чехликов, трубок, раковин — проведена В. С. Ивлевым (1955) в опытах кормления карпа, линя и окуня личинками ручейника в домиках и без домиков.

Очень важное значение для обеспеченности промысловых рыб пищей имеет такой тип убежищ, как грунт. Исследованиями вертикального распределения бентоса в толще донных отложений (Боруцкий, 1935, 1939, 1939а; 1940; Дексбах, 1939; Никольский, 1940; Константинов, 1950, 1953, 1959; Носова, 1952; Ленц — Lenz, 1931; К. Берг — Berg, 1938; Кол — Cole, 1953; Стойковски, 1959) и экспериментами С. В. Суетова (1937, 1939, 1951) по выяснению способности озерно-прудовых рыб проникать в поиске корма в грунт разной плотности установлено, что разные виды рыб обладают различной поисковой способностью и что значительная часть инфауны бентоса континентальных водоемов оказывается недоступной для рыб. Эти выводы полностью подтвердились экспериментальными исследованиями непосредственно в водоемах, проведенными А. С. Константиновым (1953) в рыбоводных прудах Саратовской обл. и А. В. Ассман (1958, 1960) в прудах Московской и Белгородской областей и в рыбоводных хозяйствах дельты Волги.

Судя по данным изучения вертикального распределения бентоса в толще донных отложений Курского залива Балтийского моря, значительная часть кормовой базы и в морских водоемах на мягких отложениях оказывается недоступной для рыб. Это в значительной мере относится и к нашим южным морям.

Совершенно иная картина наблюдается на твердых грунтах морской литорали. По исследованиям Моландера (Molander, 1935), в фиордах Швеции кормовая база, находящаяся в слоях глубже 5—6 см от поверхности грунта, составляет всего лишь около 3% всей кормовой базы. Следовательно, в море практически весь кормовой бентос доступен для рыб. Убыль кормовой базы от интенсивного выедания рыбами и хищными беспозвоночными в основном компенсируется высокой плодовитостью морских кормовых организмов. В сохранении же пищевого резерва в морях и океанах играют большую роль защитная окраска, мимикрия, толстостенность раковин, твердость покровов, наличие колючек, шипов, ядовитость и пр.

Много фактов влияния окраски на избирательное поедание хищниками приведено у Котта (1950). Оценка же роли защитной окраски, а также твердости покровов кормовых организмов проведена В. С. Ивлевым (1955) на личинках хирономид и моллюсках (в сериях опытов кормления ими пресноводных промысловых рыб) и отчасти А. П. Андрияшевым (1944) на моллюсках (в опытах с черноморской зеленушкой). Защитную роль колючек, шипов и других вооружений хорошо показали М. Н. Лишев (1950) на рыбах Амура, К. Р. Фортунатова (1959) на рыбах дельты Волги, И. А. Паракецов (1958) на бычках Тихого и

Атлантического океанов; отмечена защитная роль шпилей у байкальских гаммарид (Базикалова и др., 1937; Таллев, 1948).

Раки в период линьки лишаются твердых покровов, вследствие чего становятся доступнее, но, с другой стороны, на время линьки они обычно скрываются в убежища и, следовательно, становятся менее доступными.

Недоступность кормовых организмов связана и со строением органов чувств рыб. Хотя выяснению роли органов чувств в поисках пищи посвящено много работ (Андрияшев, 1955; Грезе, 1939; Вундер — Wunder, 1936; Карзинкин, 1952; Баттль и др. — Battle a. oth., 1936; Капаева, 1956; Дислер, 1950, и др.), но, как правило, в этих работах не приводятся количественные данные о поисковой способности отдельных видов рыб в зависимости от степени развития тех или иных органов чувств. В этом отношении значительный интерес представляют экспериментальные исследования И. И. Гирса (1959) об изменении доступности пищи некоторых пресноводных и морских рыб при разной степени освещенности, а также В. Р. Протасова (1957) и В. Р. Протасова и К. В. Голубцова (1959) о восприятии светового спектра глазами различных видов рыб.

Степень доступности кормовой базы связана с суточными и сезонными миграциями кормовых организмов бентоса и планктона в зоны, недоступные для рыбы из-за глубины, слабой освещенности, неблагоприятного газового, солевого или температурного режима. Это хорошо показано в ряде работ (Кожов, 1947; Николаев, 1950; Боруцкий, 1935, 1951, 1959; Константинов, 1953, и др.), в частности в монографии Б. П. Мантейфеля (1959) о вертикальных миграциях кормового зоопланктона.

Недоступность кормовых организмов связана с возрастным морфологическим соответствием или несоответствием хищника и жертвы и с совпадением или несовпадением в сроках появления пищевого организма и потребителя (Ивлев, 1955; Лишев, 1950; Фортунатова, 1957, и др.), с плотностью кормящейся популяции рыб и с характером распределения кормовых объектов. Недоступность связана и с дисперсностью жертвы и с быстротой ее передвижения, что приводит к большой затрате энергии хищником на ее поиск и делает поимку энергетически невыгодной (Суетов, 1937; Карзинкин, 1952; Ивлев, 1955; Никольский и Кукушкин, 1943; Гирса, 1959, и др.). Недоступность связана, кроме того, с рядом других приспособлений, выводящих кормовые организмы из сферы воздействия рыб.

Для обеспеченности рыб пищей большое значение имеют и абнотические условия. Так, резкие колебания уровня воды, в том числе приливы и отливы, вызывают сокращения кормовых площадей, а следовательно, ухудшение условий питания (Макковеева, 1956; Задульская, 1959). Высокие паводки в континентальных водоемах нередко сопровождаются более или менее значительной гибелью кормовых организмов (Мильков и Ковалев, 1955); подобные «заморы» кормовых организмов наблюдались в Северном Каспии, которые, по мнению Я. А. Бирштейна (1945, 1953), связаны с высокими паводками в Волге. Волнения на долгое время исключают кормовые площади литорали в зависимости от силы и продолжительности шторма. Сезонные увеличения в некоторых водоемах зоны сероводорода или метана вызывают массовую гибель кормовых организмов или миграцию их в более благоприятные по газовому режиму зоны (Боруцкий, 1939, 1939а, 1951). Патогенное влияние как на кормовую базу, так и на самих рыб оказывает

загрязнение континентальных водоемов, а иногда даже и отдельных участков морской литорали нефтепродуктами и сточными водами промышленных предприятий; чтобы уяснить себе весь вред, приносимый этим водным организмам, достаточно ознакомиться хотя бы с «Тезисами докладов по изучению влияния загрязнения водоемов на рыб» (изд. АН СССР, 1956).

Осолонение или опреснение водоемов сопровождается сменой видового состава как ихтиофауны, так и ее кормовой базы, что в настоящее время наблюдается, например, в наших южных морях в связи с гидростроительством на впадающих в них реках (Карпевич, 1953; Мордухай-Болтовской, 1953; Яблонская, 1955, и др.).

Нередко по причине неблагоприятных гидрометеорологических условий получается несовпадение в сроках развития хищника и жертвы. Это влечет за собой сокращение численности хищника из-за отсутствия в водоеме необходимой для него на данном этапе развития кормовой базы. Подобная картина отмечена в отношении черноморской хамсы (Павловская, 1955, 1958, 1958а), сахалинской сельди (Крыжановский, 1955) и других видов промысловых рыб (Крыжановский, 1956; Soleim, 1942; Ревина, 1958, и др.).

Обеспеченность пищей промысловых рыб связана и с гибелью кормовых организмов от эпизоотий, грибковых болезней и пр. Примерами уменьшения кормовой базы вследствие воздействия паразитов на кормовой объект могут служить массовая гибель эпишуры в Байкале от эпизоотии (Кожов, 1947), случаи гибели речных раков от «рачьей чумы» (Бирштейн и Виноградов, 1934), массовая гибель зостеры в течение двух последних десятилетий в Атлантическом океане, Средиземном и Черном морях от поражения ее слизистым грибом — лабирунтулой (Зенкевич, 1951).

Наконец, на обеспеченность пищей сильно влияет характер взаимоотношений между хозяином (в данном случае рыбой) и паразитом. Видовой состав паразитов, их локализация и степень зараженности хозяина отражаются на интенсивности питания зараженных рыб; зараженные паразитами рыбы менее активны в поиске корма, ограничиваются ловлей более доступных кормовых организмов и, таким образом, оказываются менее обеспечены пищей по сравнению со здоровыми рыбами (Боруцкий, 1959).

Одвой из важнейших задач рыбного хозяйства является обеспечение максимальной рыбной продуктивности водоемов, причем эта продуктивность должна возрастать по мере совершенствования техники и организации рыбного хозяйства. Для увеличения рыбной продуктивности водоемов необходимо повысить обеспеченность промысловых рыб пищей. Это в первую очередь достигается наиболее полным превращением кормовых ресурсов в кормовую базу.

Основные методы увеличения рыбопродуктивности водоема путем повышения обеспеченности промысловых рыб пищей при наличии кормовых ресурсов — это, во-первых, создание такого состава промысловой ихтиофауны, который наиболее полно использовал бы кормовые ресурсы, во-вторых, сокращение длины пищевых цепей и, в-третьих, ограничение численности непромысловых рыб и хищных беспозвоночных (Березина, 1956).

Так как с удлинением пищевых цепей в несколько раз уменьшается выход рыбопродукции, то рентабельнее всего обеспечить такой состав промысловой ихтиофауны, при котором наибольшие уловы приходились бы на растительноядных и детритоядных рыб, притом таких видов, ко-

торые обладали бы хорошими пищевыми качествами. Лишь только за счет той части растительности, которая не может быть непосредственно использована промысловыми видами, образовались бы другие, более многочисленные пищевые цепи, конечными звеньями которых были бы животоядные или в крайнем случае хищные рыбы. Такая форма хозяйства, обуславливающая лучшее использование кормовых ресурсов и более полное превращение их в кормовую базу, широко распространена в странах юго-восточной Азии. Как известно, здесь выращивают четыре традиционных вида «домашних рыб» (два вида толстолобиков и два вида амуров); в последние годы количество одновременно выращиваемых в водоеме видов рыб доведено до шести — восьми. Эти виды рыб стали выращивать и у нас в водоемах южных степных и пустынных областей СССР. Хорошим примером превращения кормовых ресурсов в кормовую базу служит акклиматизация кефали в Каспийском море, осуществленная с целью использовать в качестве пищи рыб огромные кормовые ресурсы детрита.

Однако не во всех водоемах и не всегда возможно и целесообразно сократить пищевые цепи; особенно это относится к северным районам, где в некоторых случаях рыбное хозяйство рентабельно строить даже на хищных рыбах.

Второй круг вопросов, связанных с повышением рыбопродуктивности водоемов посредством перестройки пищевых отношений, — это расширение кормовой базы водоемов. Есть несколько путей решения этой задачи, а именно:

1) удобрение водоема в целях воздействия как на рыбу, так и на первые звенья пищевых цепей; как показала И. А. Шеханова (1959), «фосфор, вносимый в водоем как удобрение, действует не только через пищевую цепь, повышая продуктивность кормовых организмов, но и непосредственно воздействует на выращиваемую молодежь, интенсифицируя обмен веществ и стимулируя ее рост и развитие»;

2) акклиматизация новых кормовых для рыб организмов, которые потребляли бы неиспользуемые ресурсы и не вступали бы в противоречивые отношения с другими ценными кормовыми объектами. Работы по акклиматизации кормовых организмов приняты в СССР широкий размах и, как известно, не ограничиваются только прудами, а охватывают также озера, водохранилища и даже моря (Пирожников, 1955; Журавель, 1956; Грандильевская-Дексбах, 1956; Карпенч, 1948; Сборник работ по акклиматизации, 1952, и др.);

3) создание благоприятных условий для развития кормовых организмов местной фауны и флоры; эффективность этих мероприятий для повышения рыбопродуктивности, например, хорошо показана А. С. Константиновым (1959) применительно к личинкам хирономид в прудах;

4) кормление рыб естественными и искусственными кормами.

Наиболее высокая и устойчивая рыбопродукция может быть получена в водоеме, где достигнуто приближение к почти полному равенству: кормовые ресурсы = кормовая база = кормность водоема = обеспеченность пищей; это, конечно, осуществимо лишь в условиях прудового хозяйства. В настоящее время под рыбоводство используются не только плотинные и копаные пруды, но и естественные заливы, рукава, пойменные водоемы рек, озер и водохранилищ; в литорали рек, каналов и озер под разведение или выращивание промысловых рыб отгораживаются отдельные участки; нередко и всю водную площадь межоводных озер перегораживают дамбами и превращают в систему рыбоводных прудов (например в Китае и Вьетнаме). Все большее под выращивание

промысловых морских рыб используют лагуны, лиманы, фиорды, а также отдельные участки морской литорали.

Чем меньше водоем по площади, тем легче управлять в нем гидрохимическими и биологическими процессами и таким образом получать более высокую рыбопродукцию с единицы площади. В конечном итоге во многих случаях даже целесообразно осуществлять переход на своеобразное «стойловое» хозяйство, при котором наиболее полно осуществляется указанное выше равенство: кормовые ресурсы = кормовая база = кормность водоема = обеспеченность пищей.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрюшев А. П. 1944. О биологии питания некоторых хищных рыб Черного моря. — Докл. АН СССР, т. 44, № 7.
- Андрюшев А. П. 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. — Труды Совещ. по метод. изуч. корм. базы и питания рыб. Изд-во АН СССР.
- Асман А. В. 1958. Некоторые данные о выедании бентоса рыбами. — Докл. АН СССР, т. 122, № 5.
- Асман А. В. 1960. Изменение доступности личинок хирономид при выедании рыбами. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.
- Базыкалова А. Я., Калининкова Т. Н., Мухин В. С. и Талнев Д. Н. 1937. Материалы к познанию бычков Байкала. — Труды Байкальск. лимнол. станции, вып. 7.
- Белявская Л. И. и Константинов А. С. 1956. Питание личинок *Procladius chotzeus* Meig. (Chironomidae, Diptera) и ущерб, наносимый ими кормовой базе рыб. — Вопр. иктнол., вып. 7.
- Березина Н. А. 1946. Питание личинок стрекоз. — Зоол. журн., т. 25, вып. 6.
- Березина Н. А. 1947. Питание личинок стрекоз из подотряда Anisoptera. — Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. биол., т. 52.
- Березина Н. А. 1951. Питание водных жуков и их личинок как вредителей и конкурентов молоди рыб. — Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз., вып. 4.
- Березина Н. А. 1955. Питание водных клопов и их личинок как вредителей и конкурентов молоди рыб. — Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз., вып. 5.
- Березина Н. А. 1956. Применение инсектицидов для борьбы с хищными насекомыми-вредителями рыб. — Вопр. иктнол., вып. 7.
- Бирштейн Я. А. 1946. Годовые изменения бентоса Северного Каспия. — Зоол. журн., т. 25, вып. 6.
- Бирштейн Я. А. 1953. Вероятные изменения гидробиологического режима Северного Каспия. — Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 6.
- Бирштейн Я. А. и Виноградов Л. Г. 1934. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение. — Зоол. журн., т. 13, вып. 1.
- Боруцкий Е. В. 1935. Вертикальное распределение бентоса в толще озерных отложений и значение этого фактора в оценке кормности водоема. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 20.
- Боруцкий Е. В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus riposus* профундали Белого озера. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 22.
- Боруцкий Е. В. 1939а. Динамика общей биомассы бентоса профундали Белого озера. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 22.
- Боруцкий Е. В. 1940. Вертикальное распределение биомассы бентоса в толще иловых отложений в некоторых подмосковных озерах. — Зоол. журн., т. 19, вып. 2.
- Боруцкий Е. В. 1951. К вопросу о цикличности и сезонных миграциях планктонных ракообразных в озерах. Цикличность и миграции *Diatomus graciloides* в Белом озере (в Косине). — Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 3.
- Боруцкий Е. В. 1959. О кормовой базе рыб. — Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 13.
- Бэр К. 1854. Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях. — Ученые записки АН, т. II, вып. 4.
- Васнецов В. В. 1963. Этапы развития костистых рыб. — Очерки по общ. вопр. иктнол. Изд-во АН СССР.
- Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф., Лавге Н. О., Дмитриева Е. Н., Брагинская Р. Я. 1957. Этапы развития промысловых подупроходных рыб Волги и Дона — леща, сазана, воблы, тарани и судака. — Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 16.
- Гаевская Н. С. 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди доинных водорослей и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 1. Питание брюхо-

- ногого моллюска *Rissoia splendida* Eichw. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 8.
- Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства — Труды Совещ. по метод. изуч. кормов. базы и питания рыб. Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С. 1956. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 2. Питание брюхоногого моллюска *Cerithium reticulatum* (De Costa) — Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, сер. биол., т. 51, вып. 5.
- Гаевская Н. С. 1958. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 3. Питание брюхоногого моллюска *Gibbula divaricata* (L.) — Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промыш. и хоз., вып. 9.
- Гаевская Н. С. 1958а. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 4. Питание *Idothea baltica* (Pallas) (Isopoda). — Зоол. журн., т. 37, вып. 11.
- Гирса И. И. 1959. Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб. — Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, т. 13.
- Грандильевская-Дексбах М. Л. 1956. Донная фауна безрыбных озер Урала и ее использование. — Научн.-техн. бюлл. Всес. н.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), № 3—4.
- Грезе Б. С. 1939. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком. — Изв. Всес. н.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. 21.
- Дексбах Н. К. 1939. Вертикальное распределение микробентоса в толще иловых отложений некоторых подмосковных водоемов (озер, прудов и заводей рек). — Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. биол., т. 48, вып. 4.
- Дислер Н. Н. 1950. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и ерша. — Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, т. 2.
- Дропкии Е. И. 1956. Нахождение элементов тихоокеанской фауны в Черном море. — Труды проблемы и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 6.
- Желтенкова М. В. 1955. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях. — Труды Совещ. по метод. изуч. кормовой базы и питания рыб, Изд-во АН СССР.
- Журавель П. А. 1956. О вселении в водохранилища и другие водоемы Криворожского бассейна кормовых для рыб ракообразных мизид. — Зоол. журн., т. 35, вып. 8.
- Задульская Е. С. 1959. Питание хищных рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. гос. заповедн., т. 6.
- Зенкевич Л. А. 1951. Моря СССР, их фауна и флора. Учпедгиз.
- Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. — Пищепромиздат.
- Иоффе Ц. И. 1955. Выступление в прениях по докладам. — Труды Совещ. по методике изуч. кормов. базы и питания рыб. Изд-во АН СССР.
- Каньева И. Л. 1956. Суточные изменения в питании азовской перкарпии. — Вопр. ихтиол., вып. 7.
- Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат.
- Карпевич А. Ф. 1948. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР. — Зоол. журн., т. 27, вып. 6.
- Карпевич А. Ф. 1953. Кормовая база южных морей после зарегулирования стока. — Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Ключарева О. А. 1956. О некоторых вопросах внутривидовых отношений у рыб. — Зоол. журн., т. 35, вып. 2.
- Ключарева О. А. 1959. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. — Труды Дарвинск. гос. заповедн., т. 6.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. — Иркутск.
- Константинов А. С. 1950. Хируномиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. — Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. 1.
- Константинов А. С. 1953. Некоторые итоги комплексного рыбохозяйственного обследования выростных прудов Тельновского рыбопитомника. — Труды Саратовск. отд. Каспийск. фил. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. 2.
- Константинов А. С. 1959. Биология хируномид и их разведение. — Труды Саратовск. отд. Всес. н.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. 5.
- Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. — Изд-во ИЛ.
- Крыжановский С. Г. 1955. О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди. — Рыбн. хоз., № 1.
- Крыжановский С. Г. 1956. Материалы по развитию сельди. — Тр. Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 17.

- Кудринская О. Н. 1950. О питании некоторых гидрантарий. — Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 2.
- Линчев М. Н. 1950. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура. — Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. 1.
- Макковцова Н. И. 1956. Питание молоди щуки Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиол., вып. 7.
- Мантейфель Б. П. 1941. Планктон и сельдь в Баренцевом море. — Труды Полярн. и н. ин-та рыбн. хоз. (ПИНРО), вып. 7.
- Мантейфель Б. П. 1959. Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона. — Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 13.
- Мантейфель Б. П. 1959а. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. — Вопр. ихтиол., вып. 13.
- Мейер В. А. 1944. Изменение полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. — Изв. АН СССР, сер. биол. наук, № 2.
- Милков Ф. Н. и Ковалев Н. К. 1955. Сильный ливень и его последствия. — Природа, № 10.
- Мордухай-Болтовский Ф. Д. 1953. Влияние гидротехнической реконструкции Дона на биологию Азовского моря. — Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 5.
- Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития (Сборник). 1948. Изд-во АН СССР.
- Никольский И. И. 1950. Суточные вертикальные миграции планктона и их защитное приспособительное значение. — Зоол. журн., т. 29, вып. 6.
- Никольский Г. В. 1940. Рыбы Аральского моря. Изв. Моск. об-ва испытат. природы.
- Никольский Г. В. 1948. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб. — Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. биол., т. 54, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. — Зоол. журн., т. 29, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1953. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб. — Очерки по общ. вопр. ихтиол. Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1953а. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. — Очерки по общ. вопр. ихтиол. Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1954. Частная ихтиология. Изд-во «Сов. наука».
- Никольский Г. В. 1956. Жилые рыбы Амура. Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. и Кукушкин А. А. 1943. Влияние плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами. — Зоол. журн., т. 22, вып. 2.
- Носова И. А. 1952. Кормовая база некоторых водоемов района государственной лесной пограничной полосы Камышин. — Сталинград и потребление ее золотым карасем. — Сб. Водоемы гос. лесн. пограничн. полосы Камышин. — Сталинград и вопросы из рыболов. освоения. Изд. МГУ.
- Павловская Р. М. 1955. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития. — Труды Азовско-Черном. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзчерНИРО), вып. 16.
- Павловская Р. М. 1958. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности. — Там же, вып. 17.
- Павловская Р. М. 1958а. О выживаемости личинок хамсы в северо-западной части и некоторых других районах Черного моря в 1954—1955 гг. в зависимости от кормовых условий. — Докл. АН СССР, т. 120, № 2.
- Параксцов И. А. 1958. О защитном значении колючек и шипов у рыб. — Журн. общ. биол., т. 19, № 6.
- Поляков Г. Д. 1958. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа. — Зоол. журн., т. 37, вып. 3.
- Поляков Г. Д. 1960. Приспособительные изменения размерно-весовой структуры одно-возрастной популяции рыб в связи с условиями питания. — Вопр. ихтиол., вып. 10.
- Пирожников П. Л. 1955. К вопросу обогащения кормовой фауны озер и водохранилищ. — Зоол. журн., т. 34, вып. 2.
- Протасов В. Р. 1957. Реакция некоторых черноморских рыб на свет. — Вопр. ихтиол., вып. 9.
- Протасов В. Р. и Голубцов К. В. 1959. Некоторые функциональные особенности глаза трески [*Gadus morhua* (L.)] и керчака [*Muscserhinus asotrius* (L.)]. — Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 13.
- Работы по этапности развития костистых рыб (Сборник). 1957. — Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 10.
- Ревина Н. И. 1958. К вопросу о размножении и выживании икры и молоди крупной ставриды в Черном море. — Труды Азовско-Черноморск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзчерНИРО), вып. 17.

- Сборник работ по акклиматизации *Netels zussinez* в Каспийском море 1952. — Мат. к познанию фауны и флоры, нов. сер., отд. зоол., вып. 38 (49).
- Стойновски Трийко. 1959. Квантитативен состав и вертикално распределение на фауната од дното во тиньата на Дојранското езеро. Издания на Зивидот за рибарство на НР Македонија. Скопје (Югославия).
- Суетов С. В. 1937. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 6. Плотность популяции *Stigonotus plumosus* и степень использования его как корма зеркальным карпом. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 21.
- Суетов С. В. 1939. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 7. Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 22.
- Суетов С. В. 1951. Потребление рыбами личинок хирономид в аквариальных условиях. — Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 3.
- Талиев Д. Н. 1948. К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidae*. — Труды Байкальск. лимнол. станции, вып. 12.
- Фортунатова К. Р. 1957. Некоторые данные о влиянии хищников на размерный состав популяции рыб. — Зоол. журн., т. 36, вып. 4.
- Фортунатова К. Р. 1959. Доступность колюшки для питания хищных рыб дельты Волги. — Зоол. журн., т. 38, вып. 11.
- Черновский А. А. 1938. Вертикальное распределение животных в толще ила некоторых озер окрестностей Ленинграда. — Зоол. журн., т. 13, вып. 6.
- Шеханова И. А. 1959. Изучение фосфорного обмена у молоди карповых и осетровых рыб с применением радиоактивного фосфора. Изд. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбы, хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. — Пищепромиздат.
- Яблонская Е. А. 1955. Кормовая база, питание рыб и прогноз их изменений. — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбы, хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. 31.
- Berg K. 1938. Studies on the bottom animals of Esröm Lake. — Mem. Acad. Roy. Sci. et Lett. Danemark, Copenhagen, Sect. Sc., Ser. 9, t. VIII.
- Battle, Huntsman, Jeffers and oth. 1931. Fatness, digestions and food of Pussamaguoddy young herring. — J. Biol. Board of Canada, vol. 2, No. 4.
- Cole A. 1953. Notes on the vertical distribution of organisms in the profundal sediments of Douglas Lake. — Americ. Midland Naturalist, vol. 49, No. 1.
- Lenz Fr. 1931. Untersuchungen über die Verticalverteilung der Bodenfauna im Tiefsediment von Seen. — Verb. Internat. Ver. theor. angew. Limnologie, Bd. 5.
- Molander A. B. 1935. Investigations into the vertical distribution of the fauna of the bottom deposits in the Gullmar fjord. — Svenska Hydrograf. Biol. Kommissionen Skrifter, Ny Serie, Hydrography, vol. 6.
- Soleim P. 1942. Causes of rich and poor year-classes of herring. — Rept. Norw. Fishery Marine Investig., vol. 7, No. 2.
- Thorson C. 1958. Parallel level-bottom communities, their temperature adaptations and their «balance» between predators and food animals. — Union Internat. Sci. biol., Ser. B. (Colloques), No. 27.
- Wunder W. 1936. Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. — Handb. Binnenfischerei Mitteleuropas, Bd. III, B.

МИГРАЦИИ И ПРОБЛЕМА ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ МОРСКИХ РЫБ

Ю. Ю. Мартя

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанологии — ВНИРО)

Формирование идей о том, что рыбный промысел способствует повышению рыбной продуктивности водоемов, неразрывно связано с воззрениями на развитие животного мира, господствовавшими в конце прошлого столетия. Основная мысль сводилась к тому, что рыбная продуктивность лимитируется кормовыми ресурсами водоема. Поэтому рыболовство, разрежая рыбное население, сокращая численность старших возрастных групп, улучшает использование кормовых ресурсов и повышает рыбную продуктивность водоема. Промысел сам создает тот прирост, за счет которого живет. Таковы главные положения теории разрежения, которая длительное время за рубежом и у нас ориентировала на интенсификацию рыболовства. Как известно, основоположниками этих взглядов были за рубежом датский исследователь Петерсон, у нас — В. А. Кевдин и Ф. И. Баранов. Близкие взгляды на обеспеченность рыб пищей и значение ее в формировании рыбных запасов высказаны во многих статьях Г. В. Никольским.

Многие спорные вопросы динамики численности рыб на Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства в 1951 г. преломлялись через призму обеспеченности рыб пищей.

Прежде чем перейти к изложению предмета моего доклада, я считаю необходимым высказать свою точку зрения в отношении особенностей динамики численности рыб как класса позвоночных. К таким особенностям я отношу: 1) очень высокую потенциальную воспроизводительную способность популяций при полном отсутствии у большинства промысловых видов активной заботы о потомстве. Эта особенность приводит к вспышкам численности в годы с особо благоприятными условиями для развития икры и личинок; 2) хорошую обеспеченность рыб пищей в результате большой подвижности и регулярных кормовых миграций у многих видов. Активность передвижений рыб связана с их почти полной невесомостью в водной среде. Благодаря хорошей обеспеченности рыб пищей высокая численность урожайных поколений сохраняется в течение всего жизненного цикла рыб.

В отличие от многих позвоночных, рыбы, несмотря на свои небольшие размеры, созревают поздно и живут долго. Большинство промысловых рыб созревает в возрасте старше трех-четырех лет и живет до десяти лет и дольше.

Высокая интенсивность весового роста и увеличение общей биомассы генерации находит отражение в динамике запасов рыб. Достаточно привести в пример то, что за 55 лет использования промыслом атлантическо-скандинавских сельдей семь особенно многочисленных поколений дали промыслу улов в два с половиной раза больше, чем все остальные поколения этого периода.

Для многих видов рыб характерно периодическое появление урожайных поколений. Эта закономерность обычно трактуется как следствие только периодичности благоприятных условий размножения. По-видимому, у многих видов эта периодичность связана также с состоянием воспроизводительной способности популяции. У трески и сельди все высокоурожайные поколения появлялись в периоды высокой производительной способности нерестовых популяций.

Приведенные особенности динамики численности рыб убеждают в том, что численность и запасы рыб не могут находиться в динамическом соответствии с кормовыми ресурсами водоема.

Противоречия между численностью популяции и обеспеченностью ее пищей разрешаются в результате сложного комплекса приспособлений; из них важнейшее значение имеют миграции, в результате которых популяция может прежде всего изменять область своего откорма. Миграции широко известны в животном мире, но значение их в эволюции класса рыб особенно велико. Часто миграцией начинается жизнь оплодотворенного яйца. Миграцией обычно заканчивается жизнь многих рыб.

Для большинства представителей позвоночных, исключая ластоногих и китообразных, регулярные миграции имеют несравненно меньшее значение, чем для рыб. У наземных млекопитающих миграции скорее можно рассматривать как периодические кочевки. Иммиграция млекопитающих из обычных районов обитания при возрастающей численности популяции, несомненно, направлена на преодоление пищевых затруднений, но, по-видимому, часто такое расселение приводит к гибели значительной части популяции. У птиц миграции объединяют два их ареала — гнездовой и зимовальный. Во время перелетов кормежка имеет спорадический характер, и сами миграции у птиц часто приводят к массовой гибели особей, особенно молодых. У рептилий и земноводных приспособительное значение миграций весьма ограничено.

В жизни рыб одинаково важное значение имеют и активные, и пассивные миграции. Пассивные миграции широко распространены у личинок и мальков, активные миграции — у молодых и особенно взрослых рыб. Регулярное расселение молоди в результате дрейфа ее с водными массами свойственно многим морским животным и, в частности, рыбам. Пассивная миграция молоди дает возможность виду освоить нагульный ареал, во много раз превышающий район размножения.

Пассивное расселение молоди не может приводить к массовой гибели, так как молодь дрейфует с теми водными массами, в которых она появилась на свет и которые изменяются постепенно.

У большинства рыб, размножение которых происходит на ограниченной акватории, наблюдается пассивный дрейф, приводящий к уносу молоди с мест нереста и широкому расселению ее в водоеме. Эта пассивная миграция встречается у рыб во многих вариациях:

- 1) от стадии оплодотворенной икринки (атлантическая треска, шхша, сайда, многие представители семейства камбал);
- 2) от стадии выклюнувшейся личинки (атлантическо-скандинавские сельди, бивковые сельди, морские угри, проходные сельди);
- 3) от стадии выметанной личинки (морские окуни);

4) от стадии малька (проходные рыбы, размножающиеся в полойной системе);

5) от стадии годовалых — двухгодовалых рыбок (лососевые).

Дрейф молоди в дальнейшем часто переходит в активное расселение молодых особей, что еще больше расширяет область нагула популяций. Этот этап жизненного цикла всегда заканчивается возвратной миграцией выросших и созревающих рыб к местам размножения. При этом у большинства рыб с многократным нерестом впервые созревающие особи размножаются ближе к местам нагула, чем у рыб, нерестующих повторно. Этот цикл миграций имеет значение и для морских, и для проходных рыб. Особенно больших масштабов достиг этот тип миграций в бореальной области, где при сравнительно высокой требовательности рыб к условиям среды во время размножения они могли использовать огромные водные просторы в качестве районов регулярного нагула молодых особей и взрослых рыб в период между размножением.

Какое огромное значение имеет расширение района откорма молоди в результате ее дрейфа, можно видеть на примере Баренцева моря. Последнее является одним из наиболее продуктивных на земном шаре: мы знаем годы, когда общий улов в этом море превышал 10 млн. ц. В Баренцевом море не размножаются практически ни треска, ни пикша, и буквально весь улов этого богатейшего района мы получаем в итоге «засева» его молодь с нерестилищ, расположенных за его пределами.

Незначительная разобщенность нерестилищ морских рыб по глубине и срокам размножения определяет разные пути массового дрейфа отдельных видов и в конечном счете часто устраняет возможность массовой межвидовой конкуренции из-за пищи (расселение в Баренцевом море молоди морского окуня, трески, пикши).

Вторым миграционным циклом у рыб являются нагульные и нерестовые миграции. Этот цикл характерен для взрослых рыб и направлен, несомненно, на лучшее обеспечение пищей производителей в периоды между размножением. Начинается он скатом производителей с мест нереста, переходящим в дальнейшем в активную миграцию к местам нагула. Сроки и миграционные пути отнерестовавших производителей и пассивная миграция молоди обычно не совпадают во времени либо в пространстве, что устраняет возможность массового каннибализма. В ряде случаев районы откорма взрослых рыб разобщены с местами выкорма молоди. Наиболее яркий пример такой разобщенности мы находим у атлантическо-скандинавских сельдей (Баренцево море).

Откорм рыб происходит на протяжении всего миграционного пути, однако наиболее богатые в кормовом отношении районы, имеющие особенно важное значение в откорме рыб, часто находятся в конечных точках нагульной миграции. Для рыб бореального комплекса такими районами является область полярного фронта.

Знак миграций меняется в зависимости от условий откорма и изменяющегося в связи с этим физиологического состояния рыб, а также условий окружающей среды.

Нагульно-нерестовый цикл миграций в той или иной мере выражен у большинства видов рыб, но наибольшее значение этот цикл миграций приобрел в бореальной области Атлантического и Тихого океанов. Здесь протяженность нагульных миграций особенно значительна и позволяет отдельным видам рыб использовать кормовые организмы субарктической области (откорм трески сайкой в северных районах Баренцева моря, откорм старших возрастов атлантическо-скандинавских сельдей в полярных водах за счет субарктического комплекса планктона).

Протяженность нагульных миграций не постоянна и связана как с условиями среды, так и с численностью популяций. Ареал трески в Баренцевом море сократился раньше, чем наступило похолодание («отмирание» восточных и северо-восточных районов промысла в Баренцевом море); сокращение ареала наблюдается в последнее время у атлантиско-скандинавских сельдей в связи со значительным уменьшением их запасов.

Резкое расширение ареала под влиянием изменения гидрологических условий наблюдалось в последние 30—35 лет у трески. До двадцатых годов треска на западном побережье Гренландии встречалась единицами. В следующие за этим годы в связи с потеплением районы западной Гренландии стали местом регулярного откорма трески, пришедшей от Исландии. В последние годы в итоге дальнейшего потепления у берегов западной Гренландии образовалось самостоятельное локальное стадо, облов которого давал промыслу до 3 млн. ц в год. В настоящее время отдельные симптомы указывают на ухудшение условий существования трески в этом районе и откочевку ее к юго-восточным берегам Гренландии.

Нагульные миграции у морских рыб в очень большой мере разрешают внутривидовые противоречия из-за пищи между рыбами различного возраста и физиологического состояния. Особенно ярко заметны эти приспособления у рыб с длительным жизненным циклом и большой протяженностью миграций (морские сельди, тресковые). Эти приспособления сводятся к различиям биологического ритма у более старых и более молодых рыб. Старшие первыми заканчивают нерест и первыми начинают нагульную миграцию. В результате более раннего старта и большей скорости передвижения они первыми движутся по миграционным путям и достигают особенно дальних районов. Они раньше откармливаются и раньше начинают миграцию к местам размножения. Более молодые рыбы, позднее начиная нагульную миграцию и передвигаясь с меньшей скоростью, обычно обладают меньшим нагульным ареалом. Это приводит к более полному использованию кормовых ресурсов водоема.

Существенное расхождение спектра питания молодых и старых рыб в результате различий в ритме миграции наблюдается у атлантиско-скандинавских сельдей. Старшие возрасты откармливаются на полях нерестующего калякуса, более молодые — народившейся молодью калякуса.

Значение миграции в проблеме обеспеченности рыб пищей сильнее всего заметно у морских рыб, где явление миграций выражено особенно резко. Несомненно, будущие исследования покажут важную роль подвижности в жизни не только проходных видов, но и видов с ограниченным ареалом в морских или пресных водах.

Современные представления об обеспеченности рыб пищей заставляют критически относиться к теории «разрежения» при ведении рыбного промысла.

Рыбная продуктивность большинства водоемов, включая и внутренние, определяется не кормовыми ресурсами, а степенью использования этих кормовых ресурсов промысловыми видами рыб. Поэтому формы ведения рыболовства должны быть направлены в первую очередь на лучшее использование рыбами имеющихся в водоеме кормовых ресурсов. Высокая рыбная продуктивность водоема может быть достигнута только при плотной и разнокачественной популяции промысловых рыб. Следует полагать, что промысел должен существовать прежде всего за счет всемерного сокращения естественной смертности взрослых рыб путем их интенсивного облова. С этих позиций рыболовство должно быть селективным.

ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ ВИДА, ПОПУЛЯЦИИ И ПОКОЛЕНИЯ У РЫБ

М. В. Желтенкова

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии — ВНИРО)

Одним из факторов, влияющих на численность и запас рыб, является обеспеченность их пищей. У различных видов рыб в разные периоды их жизни влияние обеспеченности пищей сказывается по-разному.

При изучении численности и запасов рыб, как правило, рассматривают колебания численности отдельных поколений; вопрос же о видовой численности рыб и о причинах мощности популяций того или иного вида в конкретных водоемах обычно остается в стороне. Между тем обеспеченностью пищей определяются не только колебания запасов и уловов промысловых рыб, но и мощность самого запаса определяется величиной кормовой базы, освоенной видом. Это показали Вундш (1939) в отношении леща, Мейер (Meuer, 1941) — в отношении камбалы. А. Н. Световидов (1953) считает, что различная мощность запасов планктонных и хищных сельдей объясняется различием запаса их корма. Ю. Ю. Марти (1954 и доклад на настоящем совещании) связывает мощность популяций океанических сельдей и других рыб с протяженностью их миграций и величиной освоенного ими нагульного ареала. П. А. Моисеев (1955) объясняет обилие дальневосточных вод камбалой, треской и навагой богатством этих вод кормом.

Анализ влияния обеспеченности пищей на видовую численность особенно важен в связи с изменением в результате гидростроительства режима ряда водоемов и высокой интенсивностью промысла. Знание видовой специфики использования кормовой базы и влияния обеспеченности пищей на запасы рыб позволяет прогнозировать величину запаса рыб при новых условиях и находить пути наиболее рационального использования природных ресурсов водоемов.

Весьма показателен пример влияния обеспеченности пищей на мощность развития отдельных подвидов и их популяций у вида *Rutilus rutilus* (L.) — плотвы¹.

При изучении питания воблы Северного Каспия в 1935 г. установлено (Желтенкова, 1939), что состав пищи воблам размером крупнее 10 см

¹ Обычно «плотвой» называют как весь вид *Rutilus rutilus* в целом, так и один из его пресноводных подвидов — типичную плотву *R. rutilus rutilus* (L.). В настоящем докладе под «плотвой» подразумевается вид в целом, подвид же *R. rutilus rutilus* (L.) мы называем «типичной плотвой».

очень разнообразен. В зависимости от места и времени основной пищей воблы служили растения, кишечнорастворимые, различные виды донных ракообразных, моллюски и насекомые. Несмотря на разнообразный состав пищи, вобла в 1935 г. была отнесена к типично моллюскоядным рыбам, так как моллюски составляли в среднем около 83% ее пищи. Вместе с тем было предположено, что богатство Северного Каспия воблой объясняется обилием в нем моллюсков, в частности дрейссены. В некоторые годы, однако, значение моллюсков в пище воблы понижалось, и возрастала роль других организмов; в донной же фауне Северного Каспия понижалось значение дрейссены и возрастало значение других моллюсков. Вместе с тем в аквариальных условиях вобла во всех случаях предпочитала моллюскам ракообразных. Возник вопрос, что же является типичной пищей¹ воблы и в чем причина высоких промысловых качеств северо-каспийской воблы. Для выяснения этого были сопоставлены темп роста, промысловое значение и характер питания различных подвигов плотвы и особенности водоемов, в которых они обитают (Желтенкова, 1949). В качестве предпосылки было принято, что особенности подвигов представляют проявление общих свойств вида в конкретных условиях. Это сопоставление дало возможность установить типичные черты вида плотвы и оценить особенности воблы как одного из подвигов этого вида.

Ареал плотвы очень широк и захватывает значительную часть Евразии (Берг, 1932; Правдин, 1915). Этот вид представлен туводными подвидами — типичной и сибирской плотвой — и полупроходными — таранью, каспийской и аральской воблой. Отдельные формы и популяции одного и того же подвида различаются по темпу роста, численности и промысловому значению. В некоторых водоемах плотва считается ценным промысловым объектом, в других — сорной рыбой. То же относится к популяциям одного и того же подвида (например, в одних водоемах типичная плотва относится к промысловым, в других — к сорным рыбам).

Для всех подвигов плотвы, как и для воблы, характерен широкий пищевой спектр. Типичная плотва, например, питается растениями, планктонными и донными ракообразными, моллюсками и воздушными насекомыми и их личинками. В разных водоемах, в зависимости от их кормовых ресурсов, соотношение компонентов в пище типичной плотвы различно. По данным Шименца (Schimenz, 1924), Шильде (Schilde, 1936), Нейгауза (Neuhaus, 1936)² и других исследователей, при хороших кормовых условиях возникает высокоспинная, быстро растущая форма плотвы, при плохих — низкоспинная форма с медленным темпом роста. Пищей, стимулирующей рост плотвы, эти исследователи считают моллюсков; при потреблении планктона и воздушных насекомых плотва, по их данным, растет плохо.

В табл. I показан (по данным разных авторов) рост плотвы в разных водоемах. Наилучшим ростом отличаются тарань Азовского моря и типичная плотва Щетинского залива, наихудшим — типичная плотва Верхней Камы и оз. Штраусс и камышовая вобла оз. Тели-Куль.

На рис. I сопоставлены (по литературным данным) условия оторма и промысловые качества плотвы (Желтенкова, 1949). Промысловое значение плотвы рассматривается как один из показателей ее численности

¹ Под типичной пищей понимается пища, по химическим и механическим данным соответствующая анатомическим и физиологическим особенностям питающегося ею организма и поддерживающая существование популяции в естественных условиях (Желтенкова, 1949).

² Шименц, Шильде, Нейгауз и другие зарубежные исследователи сравнивали отдельные популяции только подвида *R. rutilus rutilus* — типичной плотвы.

и оценивается в баллах. Балл 3 обозначает, что плотва имеет не только местное значение, но является предметом вывоза; основу улова составляют относительно крупные рыбы; балл 2 — плотва составляет основу промысла данного водоема, но значительная часть улова состоит из мелочи (длиной ниже 11 см); балл 1 — плотва играет второстепенную роль в промысле, потребляется местным населением; балл 0 — промысла нет.

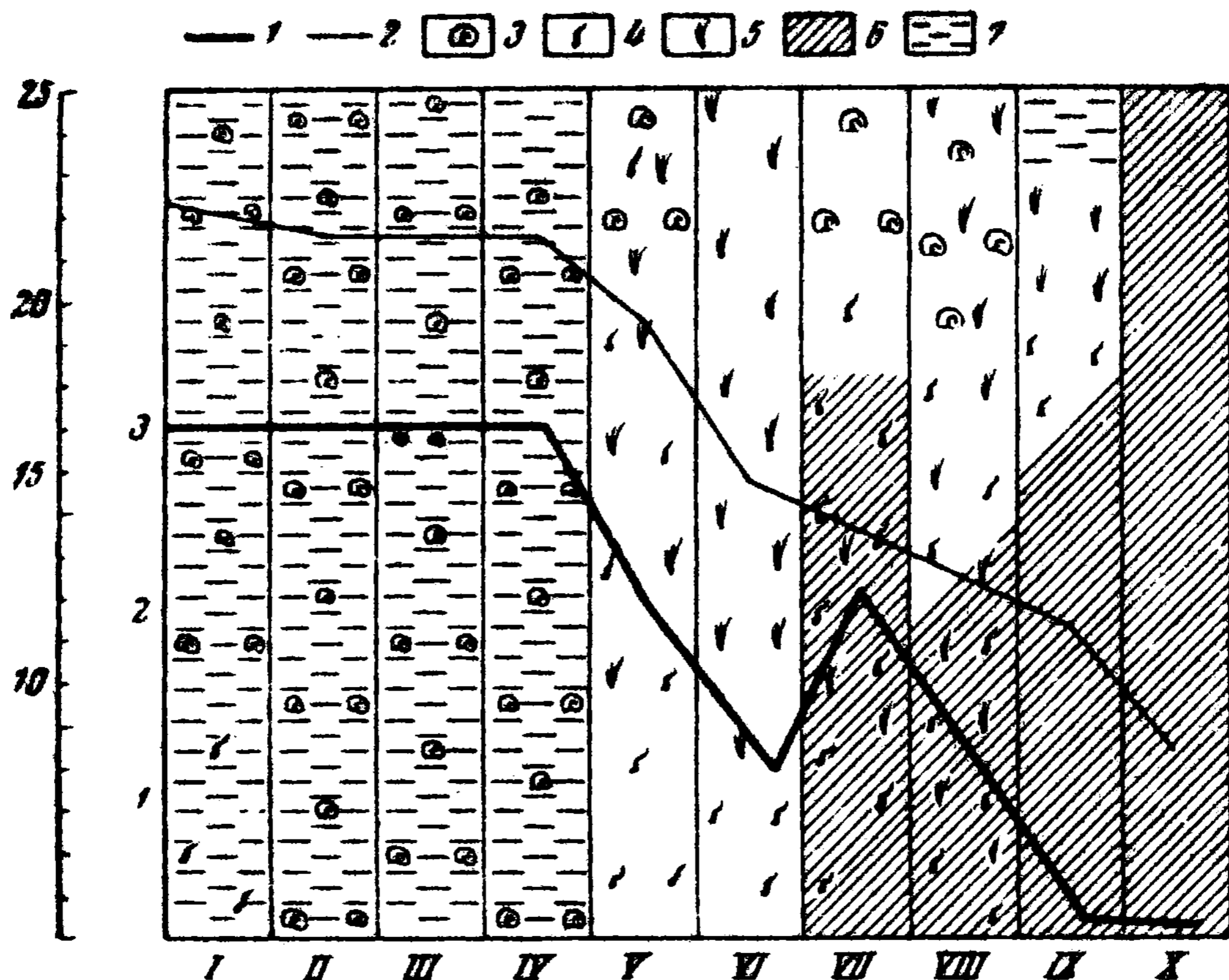


Рис 1 Характер питания, темп роста (см) и промысловое значение разных подвидов и популяций вида *R. rutilus*

I — Аральское море; II — Азовское море; III — Северный Каспий; IV — Щетинский залив; V — оз. Саргала; VI — оз. Мюггел; VII — оз. Чаны; VIII — оз. Селигер; IX — оз. Бисерево; X — оз. Штраусс; 1 — промысловое значение; 2 — длина пятигодовалых см; 3 — моллюски (в донной фауне); 4 — личинки насекомых; 5 — растения; 6 — планктонные ракообразные; 7 — моллюски (в пище *R. rutilus*)

Водоемы расположены по величине пятигодовиков плотвы. В Азовском, Каспийском, Аральском морях, в Щетинском заливе Балтийского моря основой донной фауны являются моллюски, в других водоемах — личинки насекомых. Соответственно этому основу пищи северокаспийской и аральской воблы, тарани и типичной плотвы Щетинского залива составляют моллюски, а в озерах и реках основу пищи типичной и сибирской плотвы составляют растения, личинки насекомых и планктонные ракообразные.

Наиболее быстрый темп роста при высокой численности оказался у типичной плотвы Щетинского залива, тарани и каспийской и аральской воблы. Самым медленным темпом роста при пониженной численности характеризуется типичная плотва из оз. Штраусс. Быстрым темпом роста при высокой численности отличается плотва в опресненных участках наших внутренних морей, т. е. в водоемах, богатых моллю-

Таблица 1

Рост представителей *Rutilus rutilus* в некоторых водоемах, см

Возраст, годы	<i>R. rutilus rutilus</i>			<i>R. rutilus</i> <i>Marchali</i> (Азовское море)	<i>R. rutilus</i> <i>azaleana</i> <i>morpho phragmitet.</i> (оз. Телле Куш)	<i>R. rutilus</i> <i>lanceatus</i> (р. Енисей)
	Щетинский залив	оз. Штраусс	Воронья Кама			
0	4,5	2,6	—	—	—	4,3
1	8,9	3,7	3,0	7,4	5,7	9,6
2	12,6	5,5	5,4	12,1	8,5	10,9
3	14,7	6,6	7,6	15,5	11,5	13,3
4	19,9	8,1	9,5	18,6	—	14,7
5	21,3	9,3	11,1	21,3	—	16,8
6	26,3	—	13,0	23,7	—	19,4
7	28,8	—	15,0	26,9	—	—
8	30,5	—	17,0	27,9	—	—
9	35,0	—	18,6	—	—	—

сками дрейссеной, монодакной, гидробией. В водоемах, где моллюсков мало и плотва вынуждена кормиться планктонными ракообразными и растениями¹, она растет плохо и имеет малое промысловое значение. Стимулирующее влияние питания моллюсками объясняется тем, что этот полноценный белковый корм относительно малодоступен другим рыбам, в частности лещу — другому многочисленному представителю семейства карповых². Плотва имеет сравнительно мощные плоточные зубы, обеспечивающие доступность для нее моллюсков. Вместе с тем плотва отличается малой пищевой активностью и высокой пищевой пластичностью, вследствие чего занимает наиболее свободные ниши водоемов. В опресненных участках внутренних морей — это ниша моллюскоядных рыб, в пресноводных водоемах наших широт — ниша растительноядных рыб.

Способность потреблять моллюсков не случайна ни для всего вида *Rutilus rutilus*, ни для его подвигов и их форм. Можно думать, что приспособленностью к потреблению моллюсков в значительной мере определяются история и биология этого вида, в частности образование полупроходных подвигов. Опресненные участки морей представляют неизмеримо более богатые пастбища, чем река, и освоение их было возможно только при развитии у плотвы способности мигрировать и адаптации к существованию при повышенной солености.

Обеспеченность пищей разных возрастных групп одного вида в одном и том же водоеме может оказаться различной. Так, например, в Енисее сибирская плотва младшего возраста имеет очень хороший рост, старшая растет средне. В Щетинском заливе темп роста трехгодовалой плотвы был хуже, а плотвы старших возрастов лучше, чем у таранн Азовского моря (табл. 1). Объясняется это тем, что состав пищи по мере роста рыб меняется; в разных водоемах, в зависимости от их кормовой базы, обеспеченность пищей разных возрастных групп будет различной. Взрослые особи плотвы лучше всего растут в водоемах, богатых моллюсками. Вместе с тем кормовая база рыб одного и того же

¹ Указываемые в настоящем докладе особенности питания плотвы подтверждаются материалом позднейших исследований (Греге, 1953, Вестфален — Westphalen, 1956, Стангенберг — Stangenberg, 1958).

² Многие особенности откорма воibly Северного Каспия стали понятными при учете ее пищевых отношений с лещом. Можно думать, что многие особенности и других представителей плотвы определяются пищевыми отношениями с лещом как наиболее многочисленным представителем семейства карповых в наших водоемах. В частности весьма вероятной причиной богатого развития сибирской плотвы в сибирских озерах является отсутствие там леща.

водоема подвергается существенным временным и локальным колебаниям. Соответственно этому значительно колеблется и характер питания одной и той же возрастной группы рыб.

Исходя из особенностей вида *Rutilus rutilus*, можно считать, что действительно типичной пищей северокаспийской воблы длиной более 10 см являются моллюски и что высокие промысловые качества этой воблы объясняются богатством Северного Каспия моллюсками. При изменении кормовой базы или напряженности пищевых отношений состав пищи воблы может изменяться.

Изложенные, а также литературные (частично приведенные выше) материалы позволяют считать, что есть видовая и подвидовая специфика питания. Под влиянием режима водоема характер пищи в известных пределах может меняться.

Видовая специфика питания в сочетании с кормовой базой водоема определяет обеспеченность пищей и видовую численность и мощность развития популяций.

Промысловые качества отдельных видов, подвидов и их популяций, а также являются ли они ценными промысловыми объектами или представляют сорную рыбу, с которой следует бороться, — все это в большой мере зависит от обеспеченности пищей.

Колебания обеспеченности пищей влекут за собой колебания численности, весового запаса, а затем и улова промысловых рыб. Колебания обеспеченности пищей по-разному сказываются на разных возрастных группах рыб и на судьбе отдельных поколений. Обеспеченность пищей на ранних стадиях развития в большой мере определяет численность поколения, а обеспеченность пищей рыб промыслового размера — весовой запас и улов промысловых рыб.

Особенно показательный пример влияния обеспеченности пищей на колебание численности поколения представляют рыбы Черного моря. Р. М. Павловская (1958) показала, что есть достаточно полное соответствие между качественным составом и плотностью планктона и интенсивностью питания, ростом и выживанием личинок хамсы. Большой вымет икры может не дать многочисленного потомства из-за гибели личинок вследствие недостатка корма. Аналогичное положение Н. И. Ревина (1958) установила в отношении личинок и молоди ставриды. Т. Ф. Дементьева (доклад на настоящем совещании) указывает, что накопился уже обширный материал о влиянии обеспеченности пищей на выживание и численность личинок и молоди различных видов рыб (сельдевых, карповых, окуневых, трески), а вместе с тем и на численность поколений.

Влияние обеспеченности пищей на темп роста рыб старших возрастных групп общезвестно. А. А. Шорыгин (1952) объясняет различный рост карповых и осетровых рыб Каспийского, Аральского и Азовского морей, а А. Н. Световидов (1957) — различие роста сельдей Черного и Каспийского морей разной обеспеченностью пищей. К. А. Земская (1958) считает, что колебания роста леща Северного Каспия в значительной мере связаны с колебанием биомассы бентоса. Хорошо совпадают колебания размеров леща Азовского моря с колебанием биомассы бентоса на Железинской банке (Желтенкова, 1955).

Влияние условий нагула и обеспеченности пищей очень резко сказывается на темпе роста, а затем на запасах и уловах отдельных поколений воблы Северного Каспия. Улов воблы (рис. 2А), являющийся отражением ее запаса, сильно колеблется по годам; колеблется и ее длина. Был проведен детальный анализ влияния условий нагула на величину

улова воблы за 1934—1940 гг. (Желтенкова, 1940; Карпевич, 1962). В 1937 г. по сравнению с 1936 г. (рис. 2, Б) понизился улов и средний размер трех- и пятилеток воблы (Воеводина, 1939; Монастырский, 1962). Вместе с тем изменился и состав пищи воблы: доля моллюсков с 83%

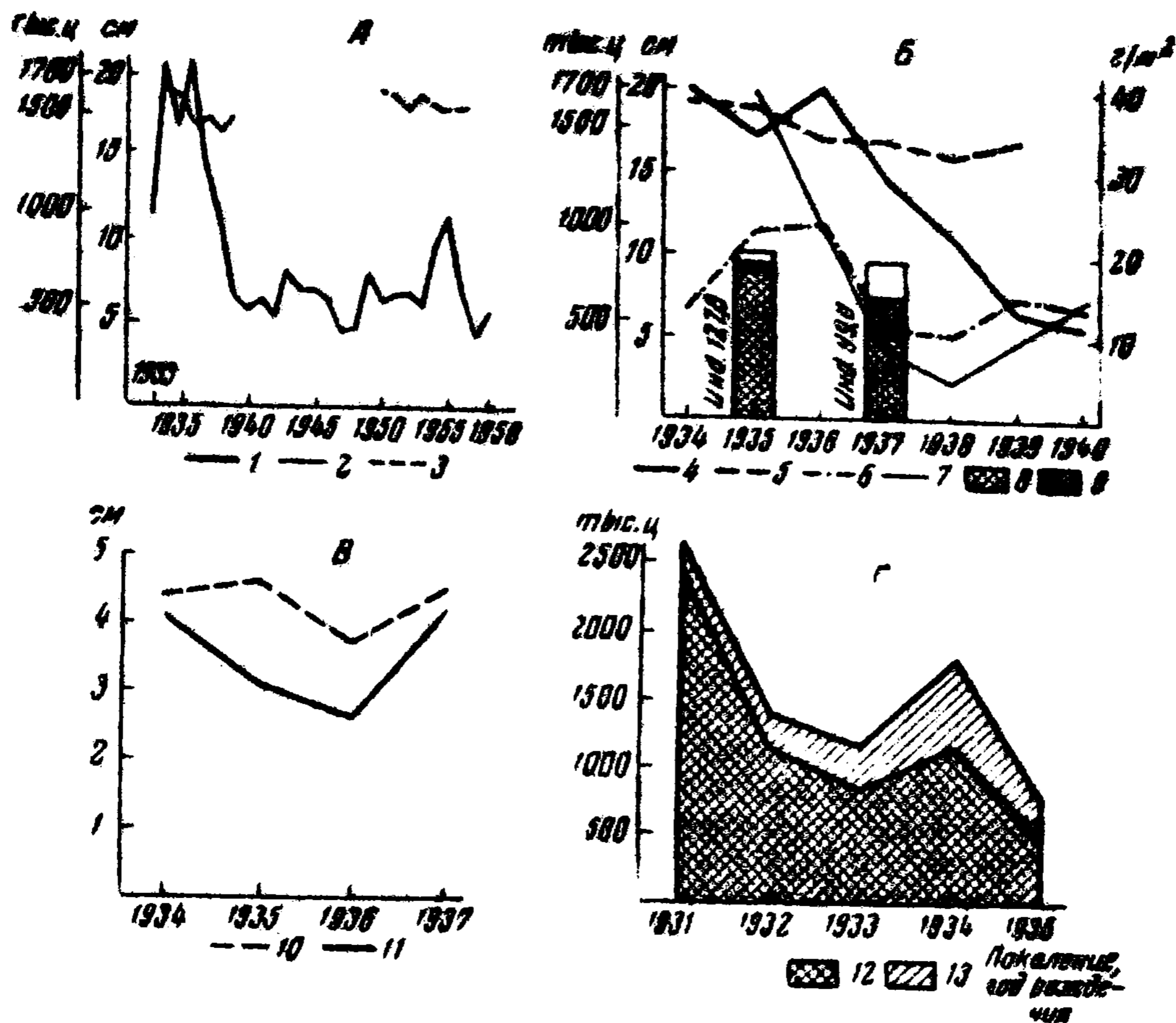


Рис. 2. Обеспеченность пищей, темп роста и численности воблы различных поколений

А — улов и темп роста воблы; Б — обеспеченность пищей и улов воблы, В — приросты трехлеток в четырехлеток воблы (по Чугуновой, 1951), Г — потеря улова воблы в связи с понижением темпа роста; 1 — улов воблы, тыс. ц; 2 — длина четырехлеток воблы, см (по Воеводину, 1939; Монастырскому, 1962 и Сергеевой — доклад на настоящем совещании); 3 — длина четырехгодовиков воблы, см (по тем же данным); 4 — улов воблы, тыс. ц; 5 — длина трех-пятилеток воблы, см (по Воеводину, 1939 и Монастырскому, 1962); 6 — улов леща, тыс. ц; 7 — биомасса бентоса, г/м² (по Бириштейну, 1945, и Шорыгину, 1945); 8 — моллюски в пище воблы, %; 9 — ракообразные в пище воблы, %; 10 — прирост трехлеток воблы, см; 11 — прирост четырехлеток воблы, см; 12 — фактический улов воблы тыс. ц; 13 — возможный улов при хороших условиях роста

в 1935 г. упала до 49% в 1937 г., а доля ракообразных возросла с 5 до 26% (Желтенкова, 1951). Причиной уменьшения доли моллюсков было снижение биомассы бентоса, в частности преснолюбивых моллюсков, с 41 до 8 г/м², вызванное как показали Я. А. Бириштейн (1945) и А. А. Шорыгин (1945), изменением гидрологического режима Северного Каспия. Вместе с тем в 1937 г. резко снизилось количество леща, в результате чего вобла перешла на потребление корма леща — ракообразных (Желтенкова, 1951).

Потребление ракообразных и, как показала Т. Ф. Дементьева (1962), затяжной откорм осенью привели к тому, что темп роста трех- и че-

тырехлесток воблы в 1937 г. оказался относительно высоким; это видно из данных Н. И. Чугуновой (1939), полученных расчетом по чешуе меченой воблы (рис. 2, В).

На рис. 2, Г показаны фактический и возможный уловы отдельных поколений воблы, если бы в течение всей жизни вобла росла так же хорошо, как в 1934 г. Потеря улова, обусловленная понижением темпа роста, составила до 38%. Особенно велика потеря улова поколений, которые дольше росли в плохих кормовых условиях. Так, например, общий вылов поколения 1934 г., составивший фактически 1171 тыс. ц, при хорошем росте равнялся бы 1820 тыс. ц. Таким образом, вследствие падения темпа роста поколения 1934 г. было потеряно 649 тыс. ц улова. В 1946—1948 гг., по Н. И. Чугуновой (1951), темп роста и плодовитость воблы также были связаны с обеспеченностью пищей.

Вопрос о влиянии обеспеченности пищей на колебания численности и весовой запас отдельных поколений промысловых рыб имеют практическое значение для составления прогноза уловов, особенно в измененных гидростроительством условиях.

Видовые особенности питания рыб вместе с прогнозом кормовой базы позволяют получить прогноз условий откорма и величины обеспеченности рыб пищей (Желтенкова, 1957). Определение же влияния обеспеченности пищей на улов представляет самую сложную часть подобного прогноза. Чтобы подойти к этой, наиболее существенной для рыбного хозяйства части прогноза, были поставлены соответствующие исследования рыб Азовского моря.

В 1950—1951 гг., в связи с изменением донной фауны Азовского моря, вызванным понижением стока р. Дона (Старк, 1960), интенсивность питания леща и количество высококалорийных организмов в его пище по сравнению с 1935 г. уменьшились (Желтенкова, 1955). Это привело к снижению среднего веса леща, вследствие чего, по И. Н. Тимофееву (1959), в 1951—1953 гг. было потеряно 30% улова леща. В 1954—1955 гг., когда сток р. Дона увеличился, в Таганрогском заливе возросло количество ракообразных червей (Старк, 1960). Интенсивность питания и количество высококалорийных организмов в пище леща также увеличилось, благодаря чему соответственно повысился средний вес леща.

Аналогичная связь установлена и в отношении тарани. В 1954—1955 гг. интенсивность ее питания по сравнению с 1950 г. понизилась, и основу пищи тарани (80—90%) стала составлять гидробия. По И. Н. Старк (1960), количество гидробии в бентосе Таганрогского залива понизилось с 36 г/м² в 1951 г. до 3 г/м² в 1954—1955 гг. Уменьшение количества гидробии в бентосе и было причиной падения интен-

Таблица 2

Коэффициент использования рыбами Азовского моря донной фауны в 1951 г.

Организмы	Тыс. ц			Коэффициент использования, %
	средняя рыба- ми (наши дан- ные)	биомасса в илов (по Старк, 1960)	продукция за год (по Старк, 1960)	
Моллюски	37830	75530	133064	28
Черви	3262	1240	13067	23
Ракообразные	670	180	3101	22

снжности питания тарани в 1954—1955 гг., вследствие чего средний вес, а следовательно, и улов тарани (по весу) в эти годы упали. По И. Н. Тимофееву (1959), трехгодовики тарани в 1951 г. весили 169 г, в 1955 г. — 138 г. В последние годы средний вес тарани снова увеличился; Тимофеев (1959) связывает это с улучшением условий ее нагула.

В 1951 г., когда велись наиболее широкие исследования питания бентоядных рыб, был подсчитан коэффициент использования рыбами донной фауны (табл. 2).

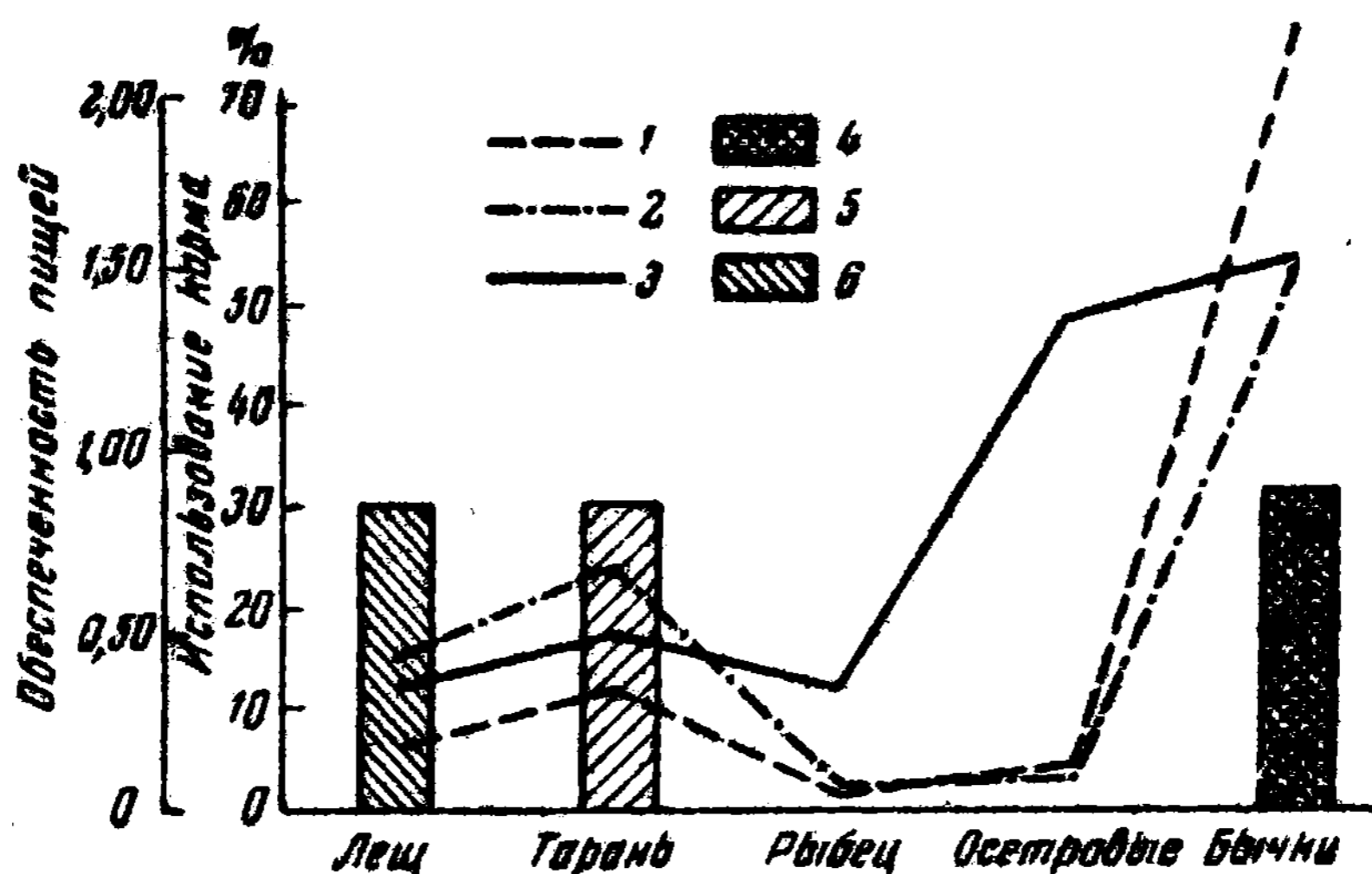


Рис. 3. Обеспеченность пищей и рост некоторых рыб Азовского моря в 1951 г.

1 — использование корма по «разовому потреблению»; 2 — то же по «годовым рационам»; 3 — обеспеченность пищей; 4 — хороший рост; 5 — средний рост; 6 — плохой рост

Коэффициент использования донной фауны в 1951 г. равнялся 28%, а в 1935 г., по Воробьеву (1949), — 38%; это дало основание предполагать, что обеспеченность рыб Азовского моря в 1951 г. была выше, чем в 1935 г. Однако в 1951 г. лещ рос хуже, чем в 1935 г. Это заставило глубже изучить обеспеченность пищей разных видов рыб.

Показателем обеспеченности пищей является отношение потребного корма к фактически потребленному. На рис. 3 представлена (на основании относительных цифр) обеспеченность пищей разных видов: соотношение их доли в использовании кормовой базы по «годовым рационам», т. е. при нормальных условиях, и по «разовому потреблению», т. е. при фактических условиях¹. По «разовому потреблению» доля леща ниже, а доля бычков выше, чем по «годовым рационам». Соответственно этому показатель обеспеченности пищей леща в 1951 г. равнялся 0,3, а у бычков — 1,5; различалось и качество их роста: в 1951 г. лещ рос плохо, бычки (по Костюченко, 1955) росли хорошо, рост тарани был средним.

¹ Величина использования пищи по «годовым рационам» представляет произведение запаса или улова рыб на величину годового рациона, рассчитанного по способу Шерыгина (1952). Эта величина характеризует нормальные, вернее оптимальные условия откорма. Величина использования по «разовому потреблению» представляет произведение запаса или улова рыб на величину индекса наполнения кишечного тракта, т. е. отражает условия откорма в конкретном году. В первом случае получается абсолютное количество пищи, съеденной данным видом рыб за год, во втором — условные единицы

В табл. 3 приведен абсолютный показатель¹ обеспеченности леща пищей в 1951 г. При хороших условиях лещ должен был бы потребить 2 млн ц пищи, фактически же потребил 1,2 млн. ц. Дефицит корма составил 890 тыс. ц. По данным И. Н. Тимофеева (1959), в 1951—1953 гг. вследствие понижения среднего веса леща было потеряно 30% его улова. Исходя из этого, подсчитали дефицит биомассы леща в 1951 г.; он оказался равным 60 тыс. ц. Отношение дефицита корма леща к дефициту биомассы равняется 14,9. Реальность цифры 14,9 как кормового коэффициента у леща при потреблении им моллюсков, червей и ракообразных позволяет считать, что понижение обеспеченности пищей было существенной причиной уменьшения темпа роста и улова леща в 1950—1951 гг.

Таблица 3

Обеспеченность пищей промышленной части популяции леща в 1951 г.

Показатель	Обеспеченность пищей	
	хорошая	в 1951 г.
Потребление лещом корма, тыс. ц	2106	1210
Запас леща, тыс. ц	192	132
«Дефицит» корма, тыс. ц	0	895
Дефицит биомассы леща, тыс. ц	0	60
Кормовой коэффициент	?	14,9

Таким образом, в 1951 г. в Азовском море при, казалось бы, лучших, чем в 1935 г., условиях нагула донных рыб, обеспеченность пищей леща, одного из наиболее важных промысловых объектов, оказалась плохой.

Приведенные данные показывают, что учет влияния обеспеченности пищей позволяет понять причины изменения уловов отдельных видов рыб.

С проблемой обеспеченности рыб пищей связан еще один существенный вопрос, на котором уже останавливался Л. С. Бердичевский (доклад на настоящем совещании).— это вопрос о минимальном промысловом размере рыб. При разработке этого вопроса необходимо учитывать влияние обеспеченности пищей на видовую численность рыб.

Особенности питания рыб являются их видовыми особенностями, выработавшимися в процессе эволюции как самих рыб, так и их кормовых организмов, при наличии постоянно колеблющихся и в свою очередь изменяющихся абнотических факторов. Особенности питания накладывают отпечаток на морфобиологические особенности и в свою очередь, как показал на обширном материале Е. В. Боруцкий (1960 и доклад на настоящем совещании), определяются ими. По мере роста рыб их потребность в пище увеличивается, и они переходят на потребление более крупных, более подвижных либо обладающих более мощными покровами организмов. Так, например, судак Каспийского и Азовского морей переходит на потребление более крупных рыб, лещ Азовского моря и

¹ Схема вычисления этого показателя следующая (Желтенкова, 1955). На основании запаса, распределения состава пищи и вычисленных годовых рационов леща разных возрастных групп было установлено количество корма, требовавшегося всей популяции леща в 1951 г. Введением поправки на величину индекса наполнения кишечника леща разных возрастных групп в разных областях Азовского моря была получена величина фактического потребления пищи. Разница между первой и второй цифрой дала «дефицит» корма, т. е. абсолютный показатель обеспеченности пищей.

камбала Балтийского моря — на потребление более крупных моллюсков (Желтенкова, 1954, 1955). Как показал А. А. Шорыгин (1952), у каждого вида рыб младшие, средние и старшие возрастные группы потребляют каждая преимущественно определенные организмы. У ряда рыб, например у азовского леща (Воробьев, 1938, 1949) и атлантической сельди (Мартин, 1954 и доклад на настоящем совещании) различны не только состав пищи, но и ареал нагула разных возрастных групп.

Считается, что разрежение популяции путем вылова компенсируется увеличением темпа роста остающихся рыб. Это положение недоучитывает различие состава пищи и ареалов нагула рыб различных возрастных групп¹. Чрезмерно низкий минимальный размер остающихся рыб не вызовет их более интенсивного откорма и роста, а в ряде случаев приведет к недоиспользованию кормов и ареалов нагула, освоенных видом в процессе эволюции, т. е. к недоиспользованию природных ресурсов водоемов. Так, например, введение на речную камбалу Средней Балтики минимального размера, меньшего 22—24 см, приведет к недоиспользованию богатых запасов *Masoma baltica* (Желтенкова, 1954). Вероятной причиной сокращения протяженности миграций азовского леща в настоящее время является уменьшение в его популяции рыб старшего возраста.

Минимальный размер на рыбу должен устанавливаться так, чтобы гарантировать оптимальную переработку кормовых ресурсов водоема в рыбный продукт. Мероприятия по воспроизводству и акклиматизации новых для водоемов видов также должны обеспечить наличие в водоеме рыб, способных использовать различные элементы кормовой базы.

Вопросы обеспеченности рыб пищей сложны и могут быть решены лишь объединенными усилиями ихтиологов, гидробиологов, океанографов, увязывающих результаты своих и смежных исследований. Однако в наших работах по прогнозированию состояния запасов промысловых рыб и в математических моделях динамики популяций, разрабатываемых Риккером, Бивертоном, Холтом и другими зарубежными исследователями, данные об обеспеченности пищей по существу не включаются. Считается, что запас корма постоянен, и темп роста находится в обратном соотношении с плотностью популяции. На самом деле не только численность рыб, но и запас их корма колеблется. Это было показано Петерсоном и Блевадом в отношении датских вод и известно в отношении наших внутренних морей, атлантических и тихоокеанских вод. Поэтому во многих случаях при высокой численности рыб наблюдается и высокий темп их роста и, наоборот, при низкой численности — низкий темп роста. Это явление отмечают Блевад (Blegvad, 1932), Г. Н. Монастырский (1952) и Т. Ф. Дементьева (1955). По К. А. Земской (1958), коэффициент корреляции плотности популяции и темпа роста леща равен всего минус 0,53.

Принцип обратной зависимости темпа роста рыбы и плотности их популяций, судя по работам Хэмпеля (Hampel, 1958) и высказываниям М. В. Шефера (1958), ставится под сомнение и зарубежными исследователями, считающими необходимым исследовать влияние на запасы рыб гидрометеорологических условий и условий нагула. На необходимость изучения питания как молодых, так и рыб старших возрастов

¹ При изменении гидрологического режима и кормовой базы состав пищи и ареалы нагула рыб разных возрастных групп могут сильно сбиться, что увеличит напряженность внутривидовых отношений. При возвращении режима водоема в нормальное состояние рыбы различных возрастных групп снова расходятся по свойственным им нишам водоема, и напряженность внутривидовых пищевых отношений понижается.

указал и Риккер (отвечая на вопросы слушателей его лекции, прочитанной на настоящей конференции).

При разработке основной массы моделей динамики популяций рыб считается, что запас рыб и его использование промыслом должны рассматриваться как единая система. На самом деле эта система состоит по крайней мере из трех элементов: особенностей водоема, запаса рыб и промыслового использования водоема.

В управлении динамики популяции рыб должны включаться в виде самостоятельных величин либо входить в состав других элементарных величин данные об обеспеченности рыб пищей и о влиянии обеспеченности пищей на выход рыбной продукции, т. е. на численность и биомассу популяции рыб и на их улов.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.
- Бирштейн Я. А. 1945. Годовые изменения бентоса Северного Каспия.— Зоол. журн., т. 24, вып. 3.
- Воружий Е. В. 1960. О кормовой базе.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 13.
- Воеводин И. Н. 1939. Распространение и состав улова воблы в 1939 г. и перспективы вылова на 1940 г.— Фонды Касп. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (КаспНИРО).
- Воробьев В. П. 1938. Распределение леща в Азовском море.— Труды Азовско-Черноморск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф., (АзчерНИРО), вып. 11.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря.— Там же, вып. 13.
- Грезе Н. Н. 1953. О некоторых закономерностях в питании сибирской плотвы.— Труды Томск. гос. ун-та, т. 125.
- Дементьева Т. Ф. 1952. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности.— Зоол. журн., т. 31, вып. 4.
- Дементьева Т. Ф. 1953. Закономерности колебания численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов.— Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Дементьева Т. Ф. 1955. Изменение в распределении и темпе роста леща в Азовском море перед зарегулированием.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXI.
- Желтенкова М. В. 1939. Питание воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.) в северной части Каспийского моря.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. X.
- Желтенкова М. В. 1940. Влияние изменения кормности Северного Каспия на рост поколений воблы и выход продукции. Фонды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Желтенкова М. В. 1949. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.)— Зоол. журн., т. 28, вып. 3.
- Желтенкова М. В. 1951. О пищевой пластичности воблы.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XVIII.
- Желтенкова М. В. 1954. Речная камбала как основной потребитель моллюсков Балтийского моря.— Там же, т. XXVI.
- Желтенкова М. В. 1955. Питание и использование кормовой базы Азовского моря.— Там же, т. XXXI.
- Желтенкова М. В. 1957. К прогнозу условий откорма рыб в Азовском море.— Вопр. ихтиол., вып. 8.
- Земская К. А. 1958. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXIV.
- Карпачев А. Ф. 1952. Влияние условий среды на изменение фауны Северного Каспия.— Докл. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), вып. 1.
- Костюченко В. А. 1955. Распределение бычка-кругляка в Азовском море в связи с распределением его кормовой базы.— Труды Азовско-Черноморск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзчерНИРО), т. 16.
- Мартин Ю. Ю. 1954. Сельдь Северной Атлантики и Тихого океана. Докт. диссерт. М.
- Моисеев П. А. 1955. Особенности образа жизни и распределение донных и придонных рыб в дальневосточных морях.— Вопр. ихтиол., вып. 3.

- Мояетырский Г. Н. 1962. Динамика численности промысловых рыб — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXI.
- Никольский Г. В. 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб. — Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Павловская Р. М. 1958. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности. — Труды Азовско-Черноморск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзчерНИРО), вып. 17.
- Правдин И. Ф. 1915. Описание некоторых форм русской плотвы. — Мат. к позн. русск. рыболовства, т. IV, вып. 9.
- Ревина Н. И. 1958. К вопросу о размножении и выживании икры и молоди крупной ставриды в Черном море. — Труды Азовско-Черноморск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзчерНИРО), вып. 17.
- Световидов А. Н. 1953. О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдевых. — Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Световидов А. Н. 1957. О причинах различия в росте каспийских и черноморско-азовских сельдевых. — Зоол. журн., т. 36, вып. 2.
- Старк И. Н. 1960. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море (В печати).
- Тимофеев И. Н. 1959. Прогноз запаса и улова азовского леща и кубанской тарани в 1960—1975 гг. — Фонды Азовск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. (АзНИИРХ).
- Чугунова Н. И. 1939. К методике изучения возраста воблы по чешуе (на основании исследования чешуи меченых рыб). — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XI.
- Чугунова Н. И. 1951. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. — Там же, т. XVIII.
- Шефер М. В. 1958. Некоторые вопросы динамики популяции и регулирования промышленного рыболовства. М.
- Шорыгин А. А. 1945. Изменение количества и состава бентоса Северного Каспия. Зоол. журн., т. 24, вып. 3.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат.
- Blegvad H. 1932. On the Flounder (*Pleuronectes flesus* L.) and the Danish Flounder Fishery in the Baltic. — Rapp. et Proces Verbaux du Cons. Intern. pour l'explor. de la mer., vol. LXXVIII.
- Hampel G. 1958. Zur Beziehung zwischen Beshtanddichte und Wachstum in der Schollenbevölkerung der Deutschen Bucht. — Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. (B. XV), H. 2.
- Meyer P. 1941. Untersuchungen über die Flounder in den Hafften, Bodden und Wicken der Ostsee. — Z. Fischerei, Bd. 39, H. 1.
- Neuchaus E. 1936. Studien über das Stettiner Haff und seine Nebengewässer IV. Untersuchungen über die Plötze. — Z. Fischerei, Bd. XXIV, H. 1.
- Schiemenz P. 1924. Die Nahrung unserer Süßwasserfische. — Naturwissenschaften, Bd. 12, H. 26.
- Schilde W. 1936. Das Wachstum der Plötze (*Leuciscus rutilus* L.) in norddeutschen Seen. — Z. Fischerei, Bd. XXIV, H. 4.
- Stangenberg M. 1958. Lethi pokarm ploci (*Rutilus rutilus* L.) Zjeziora a mezotroficzego i dystroficzego. — Polskie arch. hydrobiol., t. IV (XVII).
- Westphalen Fr. J. 1956. Vergleichende Wachstums und Nahrungsuntersuchungen an Plötzen holsteinscher Seen. — Z. Fischerei, Bd. V, N. F., H. 1/2.
- Wundsch H. H. 1939. Das Wachstum des Bleis (*Abramis brama* L.) in den Seen der Oberspree und Dahme. Z. Fischerei, Bd. 37, H. 4.

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РОСТА РЫБ И ИХ ЗНАЧЕНИИ В ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Н. И. Чугунова

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

Рост рыб — это один из основных процессов в их жизни, имеющий большое значение в динамике численности популяций. Рост — одна из сторон развития, это сложное явление, состоящее из многих процессов. В. В. Васнецов (1953) определяет рост организма как накопление его массы при постоянной смене, как результат взаимодействия организма и его среды, осуществляемого через обмен веществ и специфичного для каждого вида.

Мы остановимся только на значении роста в динамике популяций рыб с точки зрения его роли как процесса, имеющего приспособительную сущность и в значительной степени определяющего динамику стада.

При изучении динамики популяций рыб и связанных с нею проблем, так же как и в ряде других исследований, ростом называют увеличение длины и веса рыб, причем под скоростью, или темпом, роста подразумевают увеличение длины и веса за ряд последовательных, обычно равных промежутков времени.

Рассматривают две стороны процесса роста: во-первых, скорость роста в течение года, причем в одних случаях изучают скорость роста по месяцам, в других — по дням, или по сезонам, или по условно взятым промежуткам времени. Во-вторых, рассматривают скорость роста в течение жизни как ряд последовательных годовых приростов длины и веса или как длину и вес рыбы в идущих один за другим возрастах.

Рост рыбы в длину и ее весовой рост являются процессами, идущими одновременно, однако закономерности этих двух сторон роста значительно различаются.

Рост рыбы как в длину, так и по весу находится в тесной связи с накоплением жира. Оба процесса — рост и жиронакопление — являются мобильными свойствами рыб, которыми они отвечают на сезонные изменения среды, в соответствии с физиологическими требованиями организма, неодинаковыми в различное время года.

Закономерности роста и накопления жира в различных возрастах имеют свои особенности, связанные с образом жизни рыб, их поведением и биологическим состоянием, в частности со зрелостью половых продуктов.

Приспособительный характер роста является одним из основных свойств, обеспечивающих существование как отдельных особей, так и популяции и в конечном счете вида рыбы. Для существования рыбы в благоприятной абиотической обстановке необходимы три основных условия: во-первых, возможность добыть достаточно пищи; во-вторых, успешно размножаться и, в-третьих, избегать хищников. В зависимости от изменяющихся условий жизни различных рыб и в разном возрасте, им могут быть полезны в одних случаях большие размеры, а в других малые. Соответствующие примеры приведены в работе В. В. Васнецова (1947). Показано адаптивное значение больших размеров: это — защита от врагов, а у хищных рыб — расширение кормовой базы путем потребления крупной добычи. С другой стороны, малые размеры выгодны для рыб, так как позволяют легко скрываться от врагов; кроме того, мелкие рыбы потребляют на каждую особь меньше пищи, чем крупные, и используют мелкую пищу, которую крупные рыбы часто не берут. В. В. Васнецов приводит ряд примеров и соображений о приспособительном значении скорости роста и ее зависимости от количества пищи, в частности о медленном росте рыб в малокормных водоемах и быстром росте в высококормных. Он отмечает, что при одинаковой кормовой базе численность мелких рыб может быть больше.

К высказываниям В. В. Васнецова, относящимся преимущественно к отдельным особям рыб, следует добавить адаптивное значение стайного поведения, имеющее особенно большое значение для мелких рыб. Стая живет как единое целое, легче отыскивает пищу, чем отдельные рыбки, и легче уходит от врагов.

Хотя теоретически рост рыб продолжается в течение всей жизни, однако существуют наибольшие размеры, а также долговечность, специфичные для вида или его популяций в разных водоемах. Оба эти свойства следует рассматривать как приспособление, связанное со всем строением рыб и их экологией. Действительно, если дать рыбе избыточное количество пищи, она не сможет всю ее использовать, так как имеет ограниченное время и ограниченные возможности пищеварительной системы и обмена веществ. В природных условиях, во взаимодействии с другими организмами (врагами и пищей), вырабатывается тот предельный размер, которого рыба в состоянии достигнуть в рамках своей анатомической и физиологической организации.

По характеру роста рыбы в различном возрасте можно судить об условиях предыдущих лет ее жизни.

Сезонная периодичность роста рыбы находится во взаимодействии с биологическим состоянием рыбы, в первую очередь с ее зрелостью и упитанностью, а также зависит от сезонных изменений внешних условий, в особенности от условий откорма, включая сюда и скорости усвоения пищи.

Сезонный ход роста рыбы связан с быстротой усвоения пищи, со скоростью созревания половых продуктов и интенсивностью накопления жира. У неполовозрелых и половозрелых рыб сезонный рост имеет свои отличительные черты. У неполовозрелых рыб наблюдаются сильное колебание роста и прямая зависимость его от условий откорма; у половозрелых отмечается взаимозависимое влияние созревания (включая нерест) и условий откорма.

Прямое влияние условий откорма на рост неполовозрелых рыб хорошо видно на приведенном В. В. Васнецовым (1950) примере изменений роста рыб в Рыбинском водохранилище в первый год после его

заливания, когда резко увеличилась кормовая база карповых рыб. При этом прирост последнего года у неполовозрелых карповых увеличился в два-три раза по сравнению с приростом в предыдущие годы речной жизни. В то же время у половозрелых карповых увеличения прироста не было или оно было не более чем в полтора раза.

Разница в особенностях роста половозрелых и неполовозрелых рыб отчетливо сказывается на времени начала роста (в новом году) после зимней его остановки, что хорошо регистрируется образованием годового кольца на чешуе. На рис. 1 это показано на примере судака, воблы, леща и каспийского лузана.

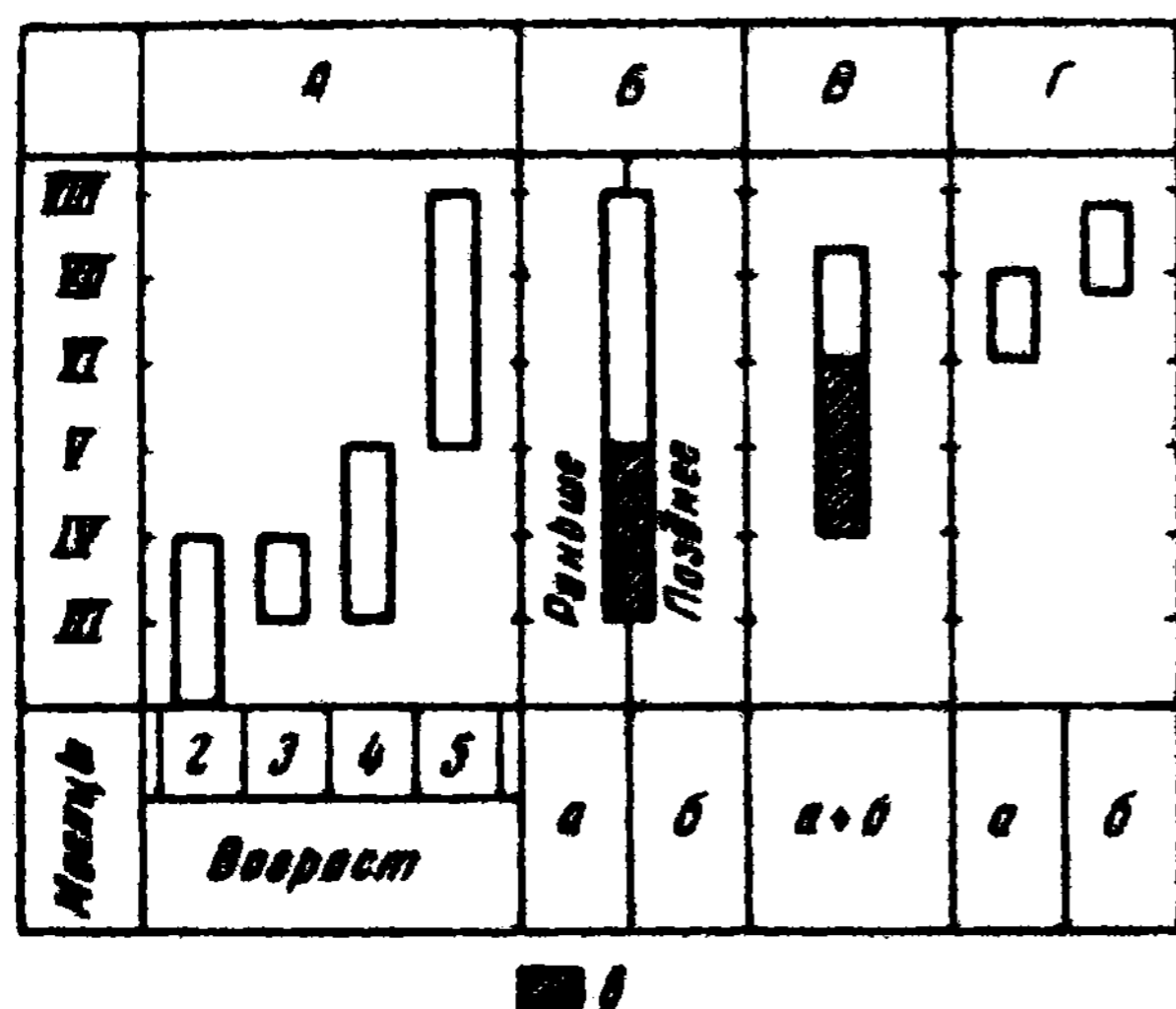


Рис. 1. Время образования годового кольца и начала прироста новой годовой зоны на чешуе (по Чугуновой, 1930, 1959)

А — озёрный судак; Б — каспийский лузанок, В — вобла; Г — лещ финский; а — неполовозрелые; б — половозрелые, в — время образования годового кольца у основной массы рыб

зрелости; период замедленного роста — после полового созревания и особенно в период старения, который В. В. Васнецов в своей последней работе (1957) называет «вторым этапом половой зрелости». Этот этап отмечен пока у немногих рыб, например у леща, пестрого коня (*Hemibarbus maculatus* Bleeker), серебряного карася. У хищных рыб периоды роста могут быть не выражены. Показателями роста по периодам являются, как известно, «константа роста» И. И. Шмальгаузена (1935) и «характеристика роста» В. В. Васнецова (1934). Эти показатели, являясь относительными величинами, позволяют сравнивать между собой рост разных видов рыб и устанавливать связь между ростом и другими сторонами экологии видов, как это показано В. В. Васнецовым (1957) на амурских рыбах и частично, по его данным, изображено на рис. 2.

Бывают случаи, когда у озерно-речных карповых в реках, где пищи для молоди мало, характеристика роста неполовозрелых рыб меньше, чем у половозрелых.

Весовой рост рыб отличается от роста рыб в длину тем, что нарастание веса идет быстрее и продолжается ежегодно (осенью) дольше, чем линейный рост и, в противоположность росту в длину, не уменьшается после наступления половой зрелости, а увеличивается со значительной интенсивностью длительное время и в старших возрастах.

На основании теории этапности развития (Васнецов, 1953; Крыжановский, 1949), в которой подробнее сообщит в своем докладе Е. Ф. Еремеева, В. В. Васнецовым выявлены в жизни рыб следующие периоды, характеризующиеся различной скоростью роста в длину и тесно связанные с созреванием рыбы и изменением ее жизненных потребностей: период быстрого роста — до половой

зрелости; период замедленного роста — после полового созревания и особенно в период старения, который В. В. Васнецов в своей последней работе (1957) называет «вторым этапом половой зрелости». Этот этап отмечен пока у немногих рыб, например у леща, пестрого коня (*Hemibarbus maculatus* Bleeker), серебряного карася. У хищных рыб периоды роста могут быть не выражены. Показателями роста по периодам являются, как известно, «константа роста» И. И. Шмальгаузена (1935) и «характеристика роста» В. В. Васнецова (1934). Эти показатели, являясь относительными величинами, позволяют сравнивать между собой рост разных видов рыб и устанавливать связь между ростом и другими сторонами экологии видов, как это показано В. В. Васнецовым (1957) на амурских рыбах и частично, по его данным, изображено на рис. 2.

Примеры показаны на рис. 3 на азовском осетре и на треске. Такое увеличение веса рыб имеет большое промысловое значение, в особенности у видов с длительной жизнью и многократным в течение жизни нерестом, например, у трески, атлантической сельди, осетровых и других.

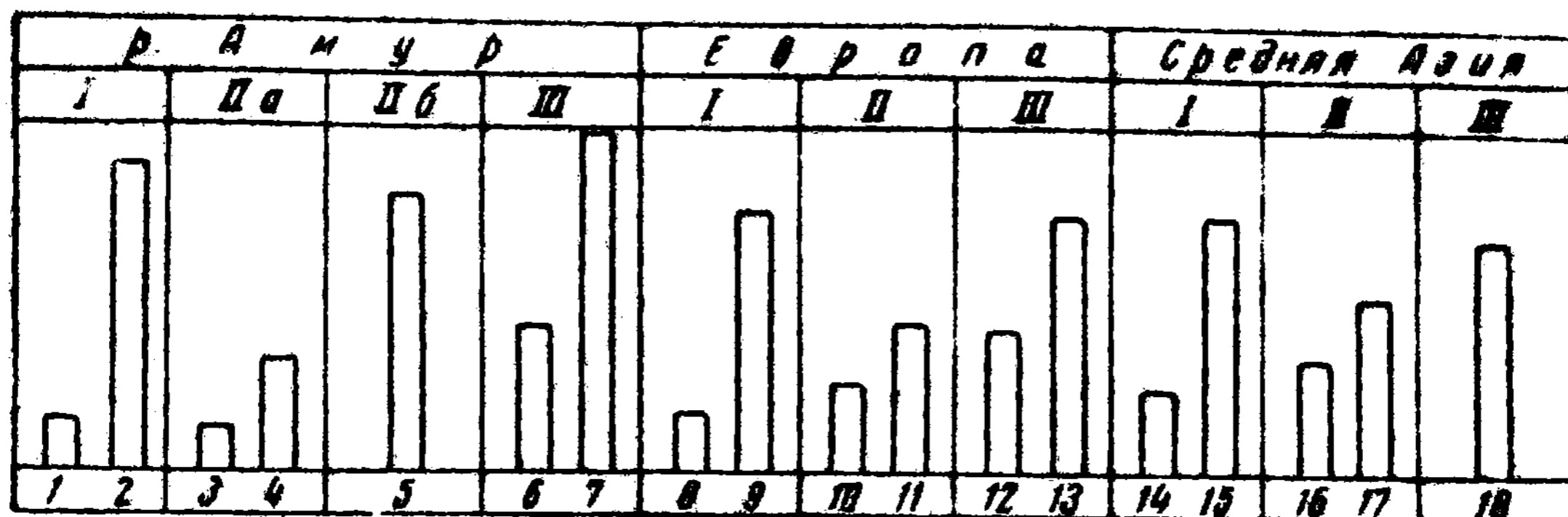


Рис. 2. «Характеристика роста» до половой зрелости (минимум и максимум) рыб с различным питанием (по Васнецову, 1957)

I — бентос; II — планктон; IIa — зоопланктон; IIb — фитопланктон; III — рыба;
 1 — желескарь [*Pseudogobio rivularis* (Bashlewsky)]; 2 — черный амур [*Mylopharyngodon piceus* (Rich.)]; 3 — чебачок [*Pseudorasbora parva* (Schlegel)]; 4 — корейская востробрюшка [*Hemiculter leuciscus* (Bashlewsky)]; 5 — толстолобик [*Hypophthalmichthys molitrix* (Valetskiy)]; 6 — плескоголовый жерех [*Pseudaspius leptocephalus* (Pallas)]; 7 — змееролов [*Ophiocephalus argus vargachowski* Berg]; 8 — плотва [*Rutilus rutilus* (Linné)]; 9 — карась [*Cyprinus carpio* Linné]; 10 — уклей [*Alburnus alburnus* (Linné)]; 11 — чехонь [*Pelecus cultratus* (Linné)]; 12 — окунь [*Perca fluviatilis* Linné]; 13 — судак [*Lucioperca lucioperca* (Linné)]; 14 — остролучка [*Carassius kushakewitschi* (Kessler)]; 15 — усач [*Barbus brachycephalus* Kessler]; 16 — шеман [*Chalcalburnus chalcalbus* (Güldenstädt)]; 17 — чехонь [*Pelecus cultratus* (Linné)]; 18 — амур [*Amur* (Kessler)]

Вследствие особенностей весового роста рыбы в течение ее жизни, имеющего большое промысловое значение, нельзя ограничиваться изучением только линейного роста рыб, как это делают многие ихтологи (Монастырский, 1952; Дементьева, 1952; Земская, 1958). Весовым приростам уделяется минимальное внимание, тогда как именно они в первую очередь определяют товарную ценность продукта. Н. Л. Чугунов (1928) показал, что при повышении средней длины основной в промысловых уловах возрастной группы воблы на 1 см промысел только в результате увеличения общего веса этой возрастной группы получает полезный прирост в 126 тыс. ц в год, т. е. не менее 10% среднего годового улова двадцатых годов нашего столетия. Если же учесть и другие возрастные группы, то прирост повысится до 15—18%.

Во избежание ошибочных выводов при исследованиях динамики численности рыб следует в дальнейших работах обращать больше внимания на исследование весового роста.

На изменения в обеспеченности пищей рыба быстро и отчетливо реагирует изменением веса. Изменчивость веса рыбы гораздо больше изменчивости длины, особенно в старших возрастах, после достижения половой зрелости. Кроме того, возможно не только увеличение, но и значительное уменьшение веса одного и того же экземпляра или группы рыб. Такое колебание веса имеет важное значение при изучении роста рыб, в частности для установления возраста и сезона их наибольшей товарной ценности.

В качестве примера напомним вычисления Э. А. Вервальда (1956), относящиеся к аральскому лещу: если прекратить лов аральского леща

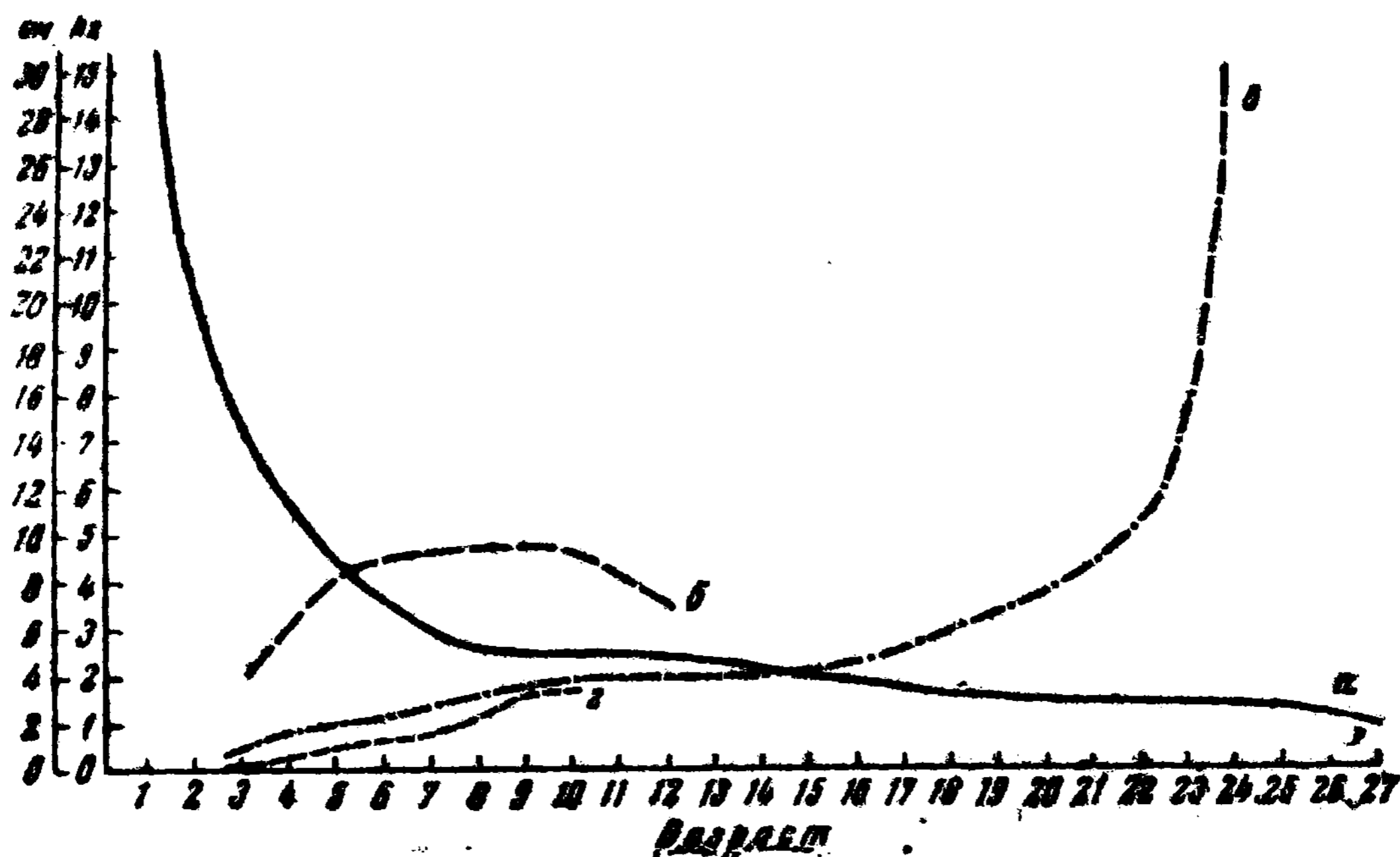


Рис. 3. Сравнение весового роста рыбы (кг) и ее роста в длину (см)

а — приросты длины осетра; б — приросты длины трески; в — приросты веса осетра; г — приросты веса трески (осетр — по Чугуновой, 1940; треска — по Маслову, 1944)

во II квартале и усилить соответственно его промысел в IV квартале, то общий годовой улов повысится на 14,5 тыс. ц.

По сравнению с весом колебания длины рыбы выражены менее резко, что обнаруживается при изучении роста как одного экземпляра, так и роста рыб в популяции. Изменение идет главным образом в сторону увеличения длины исследуемой особи, хотя возможно и временное небольшое ее уменьшение.

Помимо абсолютных значений веса и длины в различных возрастах, при изучении роста в ряде случаев пользуются относительными величинами — так называемой удельной скоростью роста или относительной скоростью роста. Показатель относительной скорости роста особенно полезен при изучении роста рыб в течение первого года жизни, когда за короткое время в абсолютных величинах рыба вырастает мало, но нередко в несколько раз превышает размер, который она имела в начале условного промежутка времени. По показателям относительной скорости роста можно сравнивать рост различных видов или более мелких систематических форм. Однако в большинстве работ о взрослых рыбах не пользуются относительными величинами, так как при изучении рыбы как объекта промысла интерес представляют в первую очередь абсолютные величины ее длины и веса, характеризующие ее товарную ценность.

Интересные данные получаются при одновременном изучении роста рыбы и накопления ею жира, так как эти процессы взаимно связаны. Особенно важно изучение сезонной периодичности этих процессов (Константинова, 1958; Шубников, 1959; Шульман, 1959; Кривобок и Тарковская, 1957; Боттеш — Bottesch, 1958). Сезонная периодичность накопления жира является приспособлением рыбы к использованию отложенных запасных веществ в сезоны, требующие большой затраты

энергии при ослабленном питании, например во время миграций и зимовке. Хорошее накопление жира осенью, по окончании летнего роста в длину, способствует благоприятной зимовке; характерно накопление жира перед нерестовыми миграциями и израсходование жира мышц в период нереста, а, кроме того, использование его для созревания половых продуктов.

Характер накопления жира в течение жизни изменяется: у молодых, неполовозрелых рыб накопление жира меньше, чем у половозрелых. У взрослых рыб скорость роста в длину уменьшается, но одновременно с этим нередко увеличиваются возможности откорма вследствие увеличения быстроты движения и скорости поиска пищи. Питательные вещества, получаемые в большом количестве с пищей, откладываются в виде жировых отложений, что у многих рыб является приспособлением к длительным нерестовым или зимовальным миграциям и зимовке, сопряженным с недоеданием или голодовкой.

Исследование динамики распределения жира в различных частях тела, органах и тканях показывает взаимозависимость их жирового обмена и позволяет глубже понять роль тех или иных жировых отложений рыбы (Юданова, 1940; Люман — Lūman, 1953; Морава — Morawa, 1957). Наиболее отчетливо проявляется затрата жира на созревание гонад, особенно хорошо заметная вследствие плохого питания рыб в это время. Удаётся проследить постепенное потребление жира не только внутренностей, но и мышц для обеспечения необходимой жирности гонад. Описанная сезонная динамика накопления жира в связи с особенностями биологии хорошо известна, например, у каспийских сельдей, воблы и многих других рыб. Соответствующие данные об аральском леще приведены у Н. А. Константиновой (1958).

Для подтверждения ряда отмеченных закономерностей роста рыб во взаимной связи с накоплением жира нами проведены в 1956 и 1957 гг. эксперименты с половозрелыми сазанами, которых содержали с мая по август в больших (7×5 м) садках в рыбоводных хозяйствах дельты Волги. Рост изучали при помощи мечения и восьми — девяти повторных ловов и измерений. Прослежено появление на чешуе нерестовых отметок, с которыми у нерестовавшего сазана совпадают годовые кольца. На девяти сериях чешуи, собранной с одной и той же рыбы с мая по август по два раза в месяц, прослеживается постепенное образование нерестовой отметки; она сходна с нерестовой отметкой у каспийских сельдей, т. е. края по бокам чешуи сильно повреждаются, постепенно обламываются, а после нереста снова восстанавливаются, что совпадает с начавшимся откормом. У молодых рыб повреждается по пять — восемь склеритов, а у старых рыб часто обламывается по бокам весь небольшой прирост одного предыдущего года, а иногда и двух. В результате этого невозможно сосчитать годовые кольца и измерить годовые приросты. На передней части чешуи годовые кольца у старых рыб выражены слабо или неразличимы. Вследствие этого определения возраста и обратные расчисления длины крупных сазанов в ряде случаев приходится проводить по срезам лучей плавников.

Образование нерестовой отметки совпадает с изменением формы тела в результате выброса половых продуктов и с уменьшением в связи с этим поверхности тела с чешуйным покровом, а позднее — с восстановлением прежней формы при посленерестовом откорме. Таким образом, нерестовая отметка также должна рассматриваться как приспособление рыбы к условиям существования.

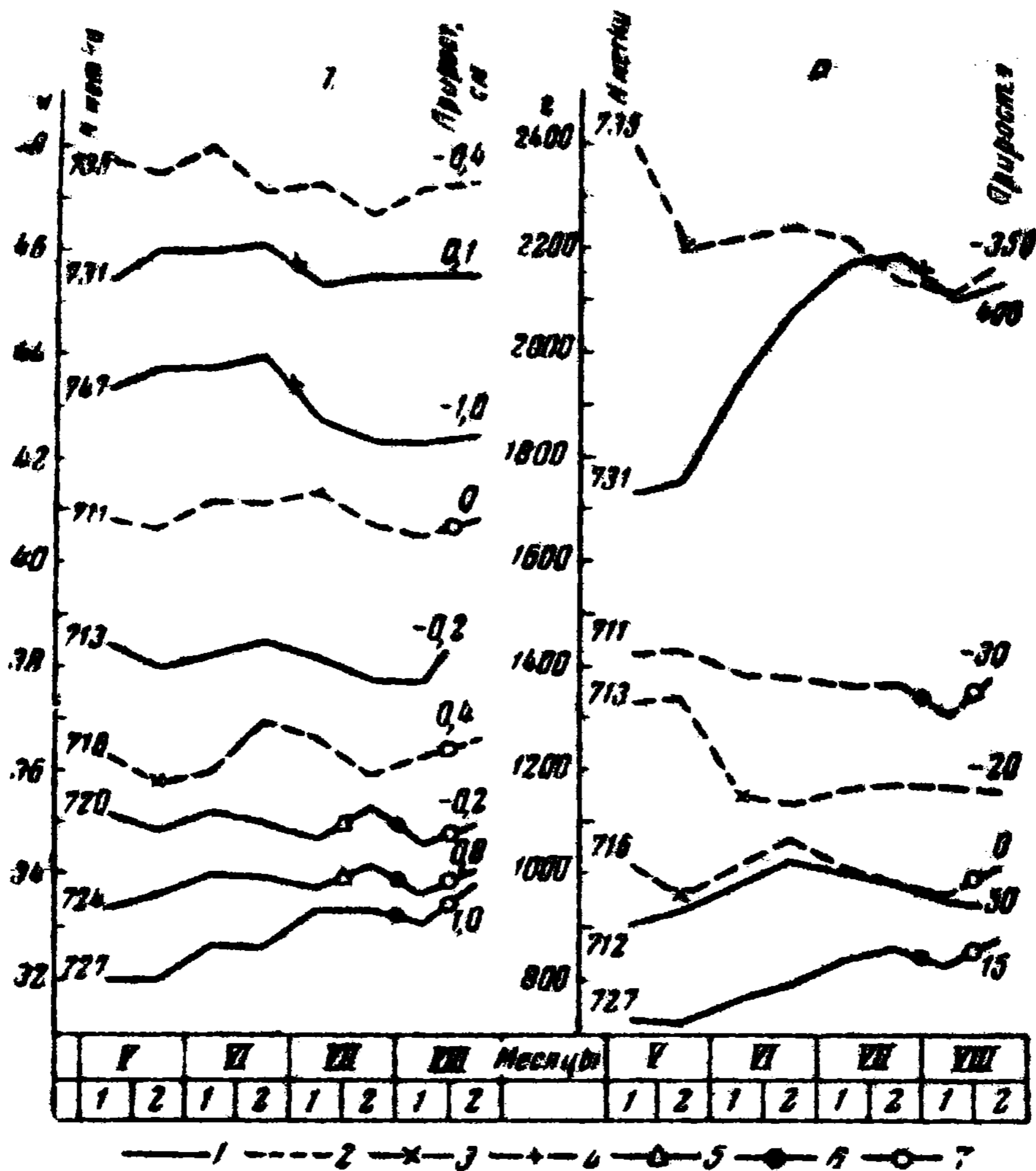


Рис. 4. Индивидуальные кривые роста сазана в длину (l) и по весу (P) в экспериментальных садках в дельте Волги

1 — самки; 2 — самцы; 3 — нерест; 4 — болезнь; 5 — выздоровление; 6 — очень высокая температура; 7 — снижение температуры воды, откорм

Физиологически резорбция краев чешуи, по новейшим исследованиям Уоллина (Wallin, 1957), связана с недостатком витамина D.

Лидер (Lieder, 1959) описывает резорбцию краев чешуи сазана, карася и их гибрида, связывая это явление с изменением формы тела при скудном питании зимой и с недостатком витамина D (по Уоллину) и ничего не говорит о влиянии нереста. Однако наш материал, показывающий постепенную резорбцию чешуи во время нереста, а затем ее восстановление, подтверждает существование у сазана нерестовой отметки.

Нашими экспериментальными исследованиями установлены различия в скорости роста сазана (в длину и по весу) в зависимости от условий откорма, взаимосвязанных с биологическим состоянием рыбы, а также ее поведением и гидрометеорологическими условиями, в частности паводком. Прослежен индивидуальный рост сазана, причем выяснилось, что и вес и длина могут неоднократно в течение лета то увеличиваться, то уменьшаться, отвечая на изменения условий существования. Колебания длины не велики, в пределах 1—2 см, а уменьшение — до 1,7 см. Колебания веса самцов от -400 до +400 г, вес самок

уменьшается в среднем на 157 г в связи с выметом икры. На рис. 4 показаны индивидуальные кривые длины и веса несильных сазанов. Анализируя их, можно каждое уменьшение или увеличение длины и веса связать с конкретными факторами среды или биологическим состоянием рыбы — нерестом, болезнью краснухой, выздоровлением, очень высокой температурой воды и т. п. (обозначения показаны на рис. 4).

Длина рыбы уменьшается, по-видимому, в результате изменения изгиба ее позвоночника, увеличения его крутизны при ухудшении жизненных условий.

Отмеченные колебания длины и веса в течение лета, которыми сазан отвечает на изменения условий существования, должны отражаться и на его чешуе, так как поверхность рыбы, покрытая чешуей, должна соответственно то увеличиваться, то сокращаться. Подобным образованием являются описанные нами нерестовые отметки.

Сазан в рыбоводном хозяйстве рос немного лучше, чем в садках. Прирост длины в садках в среднем был 0,2 см, а в рыбоводном хозяйстве за то же время 0,7 см. По-видимому, условия жизни в садках, несмотря на близость к природным, не смогли их заменить.

Во время наших экспериментальных работ Н. П. Макарова установила противоположность динамики накопления жира в весенне-летний период в гонадах сазана, с одной стороны, и в мышцах и внутренностях (без гонад) — с другой. Кроме того, оказалось, что количество жира в гонадах подвержено меньшим изменениям даже в неблагоприятных условиях, так как в таких случаях необходимый для них жир поступает из других частей тела. Более подробно об этом доложит сама Н. П. Макарова.

Судить о жирности тела рыб нередко пытаются по коэффициенту упитанности, вычисленному по Кларку. При этом могут получаться большие ошибки в выводах. Весовой рост рыбы зависит от увеличения в ее теле не только жировых веществ, но также белковых и других и, кроме того, от оводнения тканей организма, причем соотношение этих составных частей по сезонам и возрастам изменяется. Вследствие этого упитанность, в формулу которой входит вес рыбы, не всегда согласуется с ее жирностью. Пример показан на рис. 5, составленном на основании наших данных о сазане.

Теоретическая и практическая важность обратных расчетов длины при изучении динамики популяций рыб требует правильной методики, основанной на зависимости между длиной рыбы и радиусом чешуи или других объектов, по которым определяется возраст, т. е. отолитов и различных костей. Такое соотношение, кратко называемое «тело — чешуя», у большинства видов рыб криволинейно, вследствие чего обратные расчеты по формуле прямой пропорциональности



Рис. 5. Соотношение жирности (% на сырое вещество) и упитанности (по Кларку) сазана

1 — самки; 2 — самцы

Э. Леа у многих рыб дают ошибочные величины. В Советском Союзе новейшие способы обратных расчислений предложены Ф. И. Вовком (1956) и В. Л. Брюзгиным (1955) на основании эмпирических кривых «тело — чешуя». За границей практикуется преимущественно установление математических зависимостей «тело — чешуя» с использованием формул обратных расчислений. Оба приема — и математические формулы и эмпирические кривые — в равной степени могут применяться в работе и дают величины, близкие к фактическим (Чугунова, 1959).

Утверждение Ф. И. Вовка, что соотношение «тело — чешуя» является видовым признаком, требует дополнительного разъяснения. Вероятно, кривая «тело — чешуя», сохраняя в общем одинаковую форму, характеризуется более или менее значительной изменчивостью и может различаться в разных популяциях одного и того же вида. Кроме того, соотношение «тело — чешуя», установленное у какой-либо популяции того или иного вида, следует проверять в годы, сильно отличающиеся по условиям существования исследуемой рыбы.

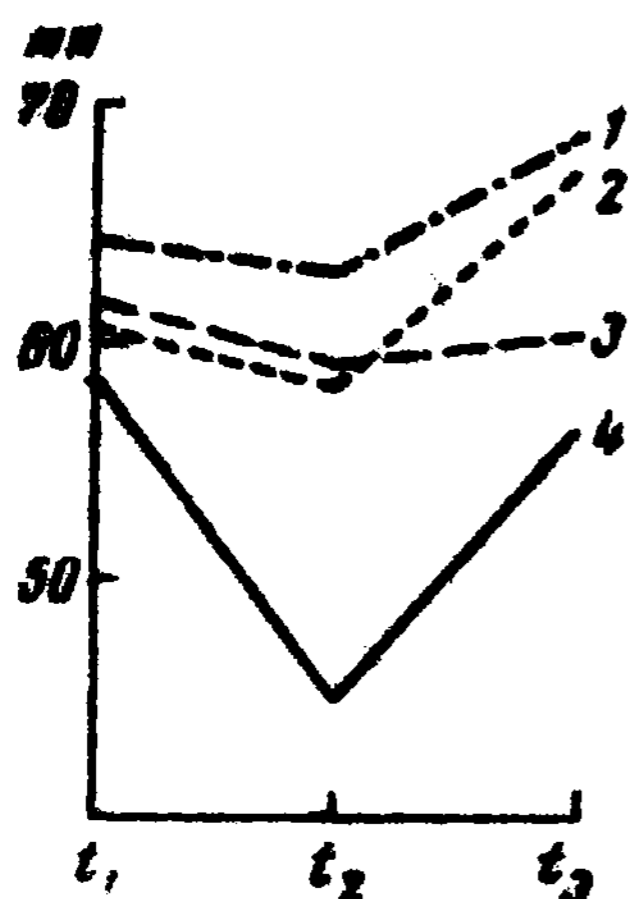


Рис. 6. Влияние прироста воблы в течение первого года жизни на приросты ее в следующие годы жизни

1 — биологическая группировка «20,5»; 2 — группировка «19,5»; 3 — группировка «18,5»; 4 — группировка «15,5» (по Чугуновой, 1951)

но, кривая «тело — чешуя», сохраняя в общем одинаковую форму, характеризуется более или менее значительной изменчивостью и может различаться в разных популяциях одного и того же вида. Кроме того, соотношение «тело — чешуя», установленное у какой-либо популяции того или иного вида, следует проверять в годы, сильно отличающиеся по условиям существования исследуемой рыбы.

При обратных расчислениях в ряде случаев наблюдается так называемый феномен Розы Ли, т. е. уменьшение длины годовиков по мере увеличения возраста тех рыб, по чешуе которых проводятся расчисления. В одних случаях он объясняется ошибкой метода, когда было применено неправильное соотношение «тело — чешуя», а в других — попаданием в промысловое стадо быстрорастущих половозрелых молодых рыб, тогда как медленно растущие созревают и приходят в ареал промысла позднее. Это наблюдали у сельдей и описали Леа (Lea, 1913) и К. А. Киселевич (1923). По нашим данным и по исследованиям И. И. Куличенко, феномен Ли хотя и наблюдается, например, у воблы и каспийского пузанка в промысловых уловах дельты Волги, но на местах откорма воблы в Северном Каспии и на местах зимовки каспийского пузанка в Южном Каспии такого отбора рыб по темпу роста и зрелости нет. Там встречаются молодые рыбы как с маленькими, так и с большими приростами первого года, т. е. феномен Ли не наблюдается.

Мы не можем согласиться с ревизией понятия «феномен Ли» В. В. Кузнецовым (1957), который объясняет его быстрым вымиранием рыб, росших хорошо на первом году, вследствие того, что они жили в благоприятных условиях и будто бы не приобрели жизненной устойчивости. Такое явление, может быть, и происходит в немногих случаях при каких-то исключительных обстоятельствах, но обычно в природе быстрый рост на первом году благоприятен для хорошего роста и в следующие годы. Это мы наблюдали, например, на северокаспийской вобле (Чугунова, 1951), что показано на рис. 6.

Обратные расчисления веса ведутся по кривым и формулам, выражающим зависимость между длиной и весом рыбы или непосредственно между радиусом чешуи и весом рыбы (Тюрин, 1927; Померанцев, 1949). Весовой рост рыб, полученный способом обратных расчислений, может сильно отклоняться от фактического среднего веса рыб равной

длины, так как вес рыбы сильно меняется по сезонам и в зависимости от условий откорма. Вследствие этого и обратные расчисления при изучении весового роста прибегают реже, чем при исследовании роста в длину.

Вследствие климатической специфики сезонной периодичности роста рыб замедление роста в тропических и субтропических странах связывается не с зимним похолоданием, а с периодами года, ухудшающими кормовые условия, например, с засушливыми месяцами, с муссонами (Сешаппа и Бхимахер — Seshappa and Bhimachar, 1954), иногда с перестом (Менон — Menon, 1953). Однако сезонная периодичность роста у них сохраняется. По исследованиям Т. С. Расса (1959) и Е. Б. Куликовой (1957), наблюдается она и у глубоководных рыб, связанных в отношении питания с миграциями вниз организмов верхних слоев и так называемым дождем трупов, причем оба процесса периодичны.

Рассматривая рост рыб как одно из основных звеньев динамики их численности, необходимо коснуться приспособительной реакции роста рыб на изменения условий среды во взаимной связи с их созреванием, откормом и во многих случаях с динамикой численности популяций. На уровне современных знаний удастся выделить два типа такой приспособительной реакции роста, как это неоднократно отмечалось Г. В. Никольским и В. В. Васнецовым, а также рассматривается в работе Альма (Alm, 1959). Первый тип, наиболее распространенный и изученный, это ускорение роста и созревания рыбы в более молодом возрасте, что осуществляется при улучшении условий откорма, которое часто (но не всегда) связано с уменьшением численности популяции; и наоборот, замедление роста и более позднее созревание — при ухудшении условий откорма, в частности при увеличении численности популяции. При ухудшении условий откорма такое изменение роста и вместе с тем созревания является приспособлением к количеству пищи, которым располагает популяция, и препятствует перенаселению. Оно отмечается у тех популяций, которые в значительной степени осваивают нерестовый и нагульный ареалы. На рис. 7 показан пример изменения темпа роста и созревания воблы в Северном Каспии в 1934—1937 гг., в связи с изменением кормовой базы (Монастырский, 1940, 1952). Такая же связь явлений показана на том же рисунке у сельдей Северного моря в связи с уменьшением численности вследствие интенсификации промысла. Материалы о сельди заимствованы мной у Г. В. Никольского и Т. Н. Беляниной (1959).

При резких изменениях условий существования возможно выявление другой стороны той же закономерности. Так, например, при сильном уменьшении кормовой базы воблы (в пять раз) в связи с падением уровня Каспийского моря в 1935—1940 гг. одновременно уменьшились и численность, и рост этой рыбы. Подобное явление отмечено А. А. Махмудбековым (1958) на каспийском пузанке. При большой численности в 1931—1934 гг. рост пузанка был быстрым и не подчинялся, таким образом, обратной закономерности связи между ростом и численностью. Это объясняется большим количеством зоопланктона, которого было достаточно для всего запаса пузанка. В связи с падением уровня Каспия численность каспийского пузанка и его кормовая база уменьшились, вследствие чего темп роста его стал изменяться в обратном соотношении с численностью, как и у многих других рыб.

Морской сельдь, пищевая база которой, по Г. В. Никольскому и Т. Н. Беляниной (1959), очень велика, также не реагирует изменением роста на изменение численности.

Второй тип приспособления роста рыб к изменению условий их среды — это образование карликовых форм в результате особенно сильного замедления роста и созревания при малых размерах; это возникает главным образом при плохой обеспеченности пищей и является приспособлением к сохранению популяции в неблагоприятных условиях жизни.

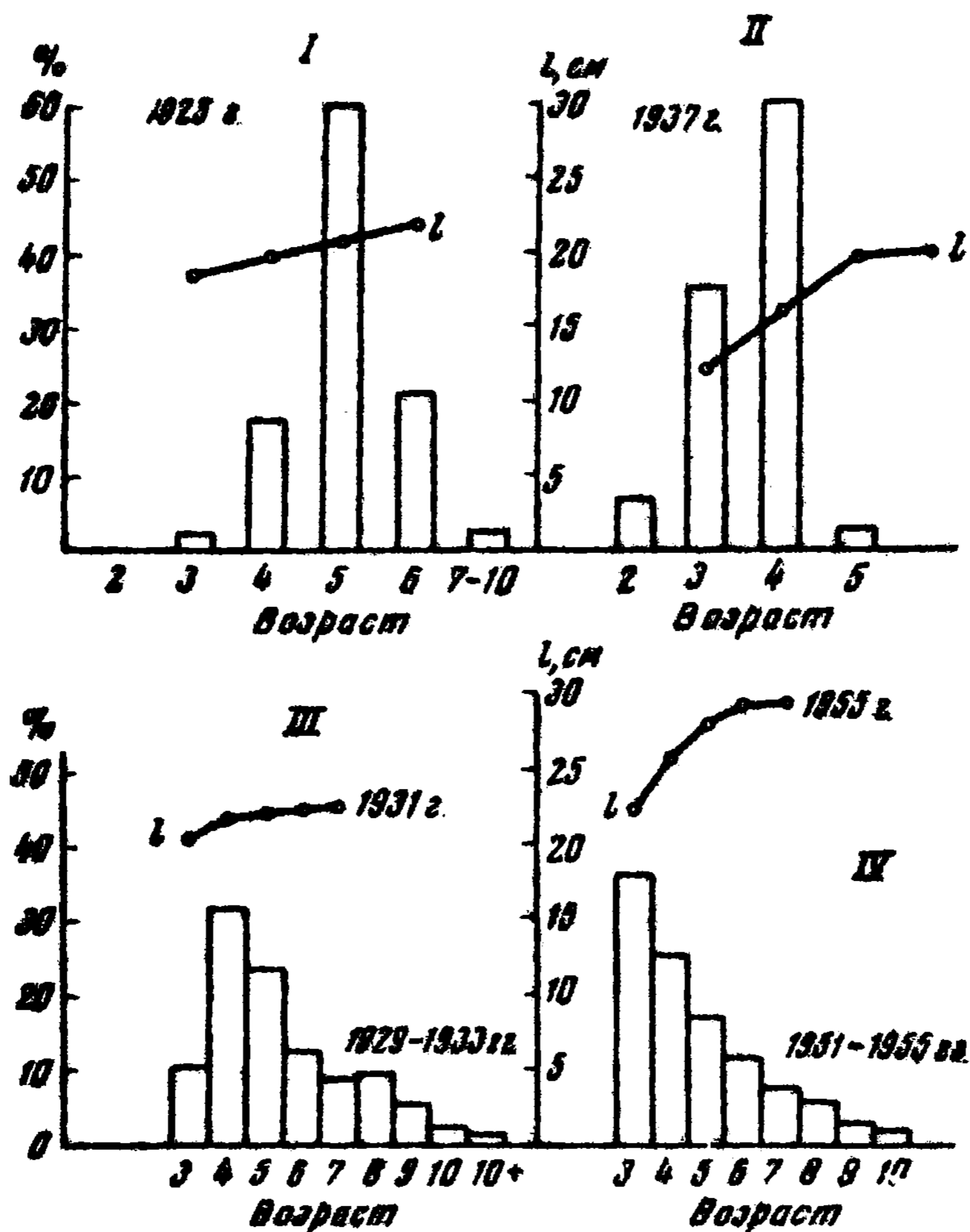


Рис. 7. Изменение темпа роста, возрастного состава и скорости созревания в зависимости от кормовой базы

Вверху — каспийская вошь; внизу — сельдь Северного моря; I — кормовая база большая; II — кормовая база уменьшилась; III — интенсивность вылова средняя (корма мало); IV — интенсивность вылова очень большая (корма больше); L — длина рыбы, см.

Примерами такого рода приспособления могут служить мелкий карась в бедных водоемах, карликовые самцы лосося, снеток — пресноводная форма корюшки с коротким жизненным циклом (Лапин, 1956), карликовые формы воблы и густеры, образовавшиеся на наших глазах в дельте Волги.

Оба типа приспособительной реакции роста в равной степени важны для сохранения жизни популяции и вида, но с точки зрения рыбного промысла образование карликовых форм невыгодно, так как часто сопряжено с сокращением биомассы популяции рыбы и уменьшением

ее товарной ценности. Увеличение численности при малых размерах рыб позволяет популяции вследствие разнокачественности особей приспособляться к условиям среды и выживать в условиях, неблагоприятных для жизни тех же рыб, имеющих обычный рост.

Некоторые исследователи занимаются вопросом о компенсационном росте, находя обратную зависимость между ростом главным образом в течение первого и второго года жизни, реже и в последующие годы (Форд — Ford, 1928; Бородатова, 1928; Билый, 1950; Кузнецов, 1957).

Н. Л. Чугунов (1928) на материале о пяти видах рыб показал, что компенсационный рост не является общим свойством рыб. Н. Л. Чугунов считает, что компенсационный рост может проявляться или отсутствовать в некоторые годы и у некоторых поколений рыб, в зависимости от различного сочетания внешних условий периода роста, например растянутости нереста, несовпадения выхода из икры личинок с массовым развитием планктона и т. п., но нет оснований считать его «некоторой постоянной и независимой от внешних условий роста закономерностью», как это делают некоторые исследователи.

Сейчас, более чем через 30 лет после этих высказываний Н. Л. Чугунова, компенсационный рост по-прежнему продолжают трактовать «как независимую от внешних условий закономерность», хотя и называя ее иногда другими словами. Так, М. Д. Билый (1950) объясняет компенсационный рост, исходя из представления о борьбе внутренних и внешних факторов, влияющих на рост. Внутренние факторы, по его представлению, тормозят рост, причем у рыб меньшего размера внутренние факторы, задерживающие рост, действуют слабее, чем у крупных рыб.

Мы предлагаем подойти к вопросу о компенсационном росте несколько с другой стороны и рассматривать его как результат приспособительной реакции рыбы на изменение экологических условий и анализировать его, исходя из биологии организма в конкретных условиях его среды.

Пример биологического объяснения компенсационного роста мы с А. А. Майоровой попытались показать на черноморской хамсе, у которой подмечена типичная компенсация роста. Было установлено, что разница в росте зависит от времени выхода молоди хамсы из икры. Хамса, появившаяся на свет в мае — июне, за лето успевает хорошо вырасти и нерестится в начале следующего лета; прирост ее после нереста невелик. Те экземпляры хамсы, которые вывелись из икры осенью, успевают вырасти за первый вегетационный период очень немного. Вследствие этого на следующее лето они хорошо питаются и быстро растут, а нерестятся только в конце лета. Их прирост значительно больше, чем группы годовиков, нерестившихся в начале лета. На этом примере видно, что необходимость в поисках неясных внутренних причин так называемого компенсационного роста отпадает, а может быть, следовало бы даже и отказаться от этого термина.

Изучение роста рыб и вскрытие его приспособительных свойств позволяют правильно подходить к вопросу о движении населения рыб в водоеме и вследствие этого имеют большое значение для рыбного хозяйства, давая необходимые сведения для оценки запасов рыбы и составления прогнозов уловов, а также для рыбоводства и акклиматизации.

ЛИТЕРАТУРА

- Бервальд Э. А. 1956. Воздействие промысла на продуктивность стада леща Аральского моря — *Вопр. ихтиол.*, вып. 7.
- Білий М. Д. 1950. Загальні закономірності росту риби. Київ.
- Бородатова З. А. 1928. Сельдь вседневного промысла в районе Сороки в 1927 г. — *Труды Научн. ин-та рыбы. хоз.*, т. III, вып. 2.
- Брюзгин В. Л. 1955. «Обчислювальний столик» (Новий прилад для вивчення темпу росту риби по лусці, кістках та отолітах). — *Наукові записки Херс. держ. пед. інст. ім. Н. К. Крупської*, вып. 5.
- Васнецов В. В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых — *Зool. журн.*, т. 13, вып. 3.
- Васнецов В. В. 1947. Рост рыб как адаптация. — *Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы (МОИП)*, т. 52 (1).
- Васнецов В. В. 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища. — *Труды биол. станции «Борок» АН СССР*, вып. 1.
- Васнецов В. В. 1953. Этапы развития костистых рыб. Очерки по общ. вопр. ихтиол. Изд-во АН СССР.
- Васнецов В. В. 1957. Опыт анализа роста рыб реки Амура. — *Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг.* т. IV.
- Вовк Ф. И. 1956. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. — *Труды биол. станции «Борок» АН СССР*, вып. 2.
- Дементьева Т. Ф. 1952. Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия — *Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбы. хоз. и океанограф. (ВНИРО)*, т. XXI.
- Земская К. А. 1958. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности. — *Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбы. хоз. и океанограф. (ВНИРО)*, т. XXXIV.
- Киселевич К. А. 1923. Возраст и темп роста проходных рыб Волго-Каспийского района. — В сб. «*Рыбн. хоз.*», кн. III.
- Константинова Н. А. 1958. Динамика основных биологических показателей леща Аральского моря. — *Вопр. ихтиол.*, вып. 10.
- Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. 1957. Связь между созреванием половых продуктов салаки и количеством жира в ее теле. — *Тр. Латвийск. отд. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбы. хоз. и океанограф. (ВНИРО)*, т. II.
- Крыжановской С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. (*Cyprinidae* и *Siluridae*). — *Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР*, т. I.
- Кузнецов В. В. 1957. О так называемом феномене Ля. — *Вопр. ихтиол.*, вып. 8.
- Кулякова Е. Б. 1957. Рост и возраст глубоководных рыб. — *Труды Ин-та океанол. АН СССР*, т. XX.
- Лапин Ю. Е. 1956. О методике определения возраста снетка. — *Труды биол. станции «Борок» АН СССР*, вып. 2.
- Маслов Н. А. 1944. Донные рыбы Баренцева моря и их промысел. — *Труды Полярн. н.-н. ин-та рыбы. хоз. и океанограф. (ПИРО)*, вып. 8.
- Махмудбеков А. А. 1958. Характеристика состояния запасов каспийского пузанка и прогноз возможного улова на 1956 г. — *Аннот. к работам, выполн. Азербайджанск. научно-исслед. рыбохоз. лабор. Управл. рыбы. промысл. Совнархоза АзССР в 1954—1957 гг.* Баку.
- Монастырский Г. Н. 1940. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки. — *Тр. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбы. хоз. и океанограф. (ВНИРО)*, т. XI.
- Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб. Там же, т. XXI.
- Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959. Об особенностях динамики стада некоторых форм атлантической сельди. — *Журн. общ. биол.*, т. XX, № 3.
- Померанцев Г. П. 1949. К методике обратного расчета длины и весов рыбы. — *Труды Уральск. отд. Всес. н.-н. ин-та озера. и речн. рыбы. хоз. (ВНИОРХ)*, т. IV.
- Расс Т. С. 1959. Глубоководные рыбы. — В сб. «*Итоги науки*». Достижения океанологии, вып. I. Успехи в изучении океанических глубин.
- Тюрин П. В. 1927. О зависимости между длиной рыбы и ее весом. — *Труды Сибирск. ихтиол. лабор.* т. II, вып. 3.
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молодежи промысловых рыб Волго-Каспийского района (к изучению биологических основ рыбного хозяйства). — *Труды Астраханск. научн. рыбохоз. станции*, т. VI, вып. 4.
- Чугунова Н. И. 1931. Биология судака Азовского моря. *Труды Азовско-Черноморск. научно-промысл. экспед.*, вып. 9.
- Чугунова Н. И. 1940. Рост осетровых Азовского моря. — *Рыбн. хоз.*, № 5.

- Чугунова Н. И. 1951. Рост и созревание лобли Северного Каспия в зависимости от условий откорма.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф (ВНИРО), т. XVIII.
- Чугунова Н. И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В сб.: «Рост животных», Биомедгиз.
- Шубников Д. А. 1959. О применении данных анализов жирности и крови рыб в промышленной разведке атлантическо-скандинавской сельди в летний период.— Рыбн. хоз., № 3.
- Шульман Г. Е. 1959. Химический состав азовской хамсы в преднерестовый и предмиграционный периоды годового жизненного цикла.— Вopr. ихтиол., вып. 13.
- Юданова О. 1940. Химический состав мурманской сельди.— Рыбн. хоз., № 7.
- Ålm Gunnar, 1959. Connection between maturity, size, and age in fishes.— Inst. freshwater research Drottningholm. Report, No. 40. Fishery Board of Sweden.
- Bottesch A. 1958. Variații cantitative și calitative ale grăsimii crapului de cultură în timpul undui an.— Bul. Inst. Cercetări Piscicole, Anul. XXII, N° 3.
- Ford E. 1928. Herring investigations at Plymouth. I. Methode of collection and treatment of data.— J. Mar. Biol. Assoc., vol. XV, № 1.
- Lea E. 1913. Further studies concerning the methods of calculations the growth of herrings.— Publ. Circonstance du Cons. Perm. Int. pour l'Expl. de la Mer, № 66.
- Lieder U. 1959. Über Jahresmarken und Störungzonen auf den Schuppen der Teichsepriniden.— Z. Fischerei, Bd. VIII, N. F., H. 1—3.
- Lümann M. 1953. Über die Fettspeicherung bei Ostseeheringen und ihre Beziehung zum Fortpflanzungszyklus.— Kieler Meeresforsch. Bd. 9, № 2.
- Menon M. 1953. The determination of age and growth of fishes of tropical and sub-tropical waters.— J. Bombay Nat. Hist. Soc., vol. 51 (3).
- Morawa F. W. F. 1957. Fettgehalts und Gewichtsschwankungen bei Fischen (Kurze Zusammenfassung des Vorgetragenen).— Z. Fischerei, Bd. V, № 7, Berlin.
- Sechappa G. a. Bhimachar B. S. 1954. Studies on the age and growth of the Malabar sole, *Cynoglossus semifasciatus* Day.— Indian J. Fish., vol. I, № 1—2.
- Wallin O. 1957. On the growth structure and developmental physiology on the scale of fishes.— Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, vol. 38.

О ХАРАКТЕРЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ХИЩНЫХ РЫБ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ

К. Р. Фортукатова

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

В своем докладе Г. В. Никольский дал анализ воздействия рыболовства на структуру популяции промысловых рыб. Мы остановимся на другой стороне вопроса — на влиянии хищных рыб на структуру популяции потребляемых ими рыб. До самого последнего времени этому вопросу уделяли крайне мало внимания. Этот вопрос не получил должного отражения в тематических планах научно-промысловых учреждений. Немногочисленные данные о значении хищных рыб собраны, как правило, попутно с разработкой другой тематики и носят обычно отрывочный характер. Между тем этот вопрос требует серьезного изучения.

В настоящем выступлении мы хотели бы поделиться результатами, полученными нами на основании многолетнего изучения питания хищных рыб Каспийского и Черного морей. Помимо личных наблюдений, нами использованы также литературные данные. На основании указанных материалов можно наметить некоторые закономерности во взаимоотношениях хищных рыб и тех видов, которыми в основном откармливаются хищники. Из сложной проблемы взаимодействия хищника и жертвы мы выделяем один вопрос: воздействие хищников на структуру популяции потребляемых рыб. На этом конкретном вопросе мы и хотим остановить внимание совещания.

Влияние хищных рыб на состав и численность ихтиофауны водоема может осуществляться двумя путями:

а) через потребление производителей, т. е. взрослой, половозрелой части популяции. В этом случае влияние хищников на популяцию будет в той или иной степени сходно с влиянием промысла, изымающего из водоема часть половозрелых рыб;

б) через потребление молоди рыб, т. е. нового пополнения популяции.

Характер воздействия хищных рыб будет определяться, с одной стороны, структурой потребляемой популяции, с другой — строением и поведением хищника.

Остановимся на рассмотрении воздействия хищников на взрослую половозрелую часть популяции рыб.

Воздействие хищных рыб на популяцию промысловых рыб, как указывает Г. В. Никольский (1950, 1953, 1958), сходно по характеру с воздействием вылова. Но в зависимости от того, будут ли хищники потреблять мелкие формы с коротким жизненным циклом, отличающиеся высокой восстановительной способностью, или рыб крупных размеров с более длительным жизненным циклом и относительно медленным восстановлением стада, — воздействие хищных рыб и промысла на популяцию будет различно.

Вторым определяющим моментом воздействия хищников на взрослую часть популяции рыб является строение самих хищников, их поведение, способы добывания пищи, что взаимосвязано с видовым и размерным составом потребляемой пищи. Большинство хищных рыб заглатывают свою добычу целиком, что естественно лимитирует размеры потребляемой добычи. Крупные рыбы с длительным жизненным циклом, например осетровые, в пище хищников не встречаются. В противоположность промыслу, хищники не воздействуют на взрослую часть популяции осетровых рыб.

В Каспийском, Черном и Азовском морях основной пищей хищных рыб являются мелкие формы с коротким жизненным циклом, отличающиеся высокой восстановительной способностью, — килька, мелкие формы бычков, хамса, шпрот, тюлька и т. д. Влияние хищников на структуру популяции этих мелких форм сходно с влиянием промысла. И хищники и промысел изымают из водоема наиболее крупную, лучшую часть популяции.

При питании более крупными формами с относительно более длительным жизненным циклом воздействие хищников будет отличаться от воздействия промысла: хищники будут изымать из водоема более мелких особей, чем промысел. Чем интенсивнее промысел, тем сильнее различия в размерах рыб, добываемых промыслом и поедаемых хищниками.

На рис. 1 показаны линейные размеры воблы и красноперки в промысловых уловах и в рационе хищных рыб. Красноперка слабо используется промыслом, вобла — интенсивно. Соответственно этому различны и длины этих двух видов в питании хищников; размеры воблы, потребляемой хищниками, значительно меньше, чем красноперки.

Если ежегодно, регулярно наблюдать за питанием хищных рыб, то обнаруживается, что размеры потребляемых рыб одного и того же вида меняются, причем эти изменения соответствуют увеличению или уменьшению размеров рыб того же вида и в уловах. При небольшом снижении численности старших возрастов жертвы хищники переходят на потребление рыб младших возрастов, т. е. на часть популяции, еще не затронутую промыслом. Примером такого «смещения» могут служить размеры воблы за два года наблюдений — 1949 и 1953 гг. Такие изменения в размерах определяют и качество изымаемой хищниками популяции воблы. В противоположность промыслу, который, как указывал еще Г. Н. Монастырский (1940), обладает тенденцией отбирать более крупные и качественно лучшие особи воблы, хищные рыбы, даже такие различные по морфологии и биологии, как судак, сом и щука, отбирают в основном мелких самцов и тугорослых самок, т. е. изымают из водоема худшую часть нерестового стада воблы. Вследствие этого в стабильных условиях воздействие хищных рыб на

основную и качественно лучшую часть запасов потребляемой популяции ослабляется.

На рис. 1 размерный состав воблы показан в процентах и, естественно, не отражает весового соотношения изъятия из водоема половозрелой воблы. Зная годовой рацион разных видов хищных рыб долю в нем взрослой воблы, ее размерный состав и вес, можно рассчитать фактический вес съеденной хищниками воблы (рис. 2). По промышленным данным, в 1953 г. было поймано 880 тыс. ц воблы

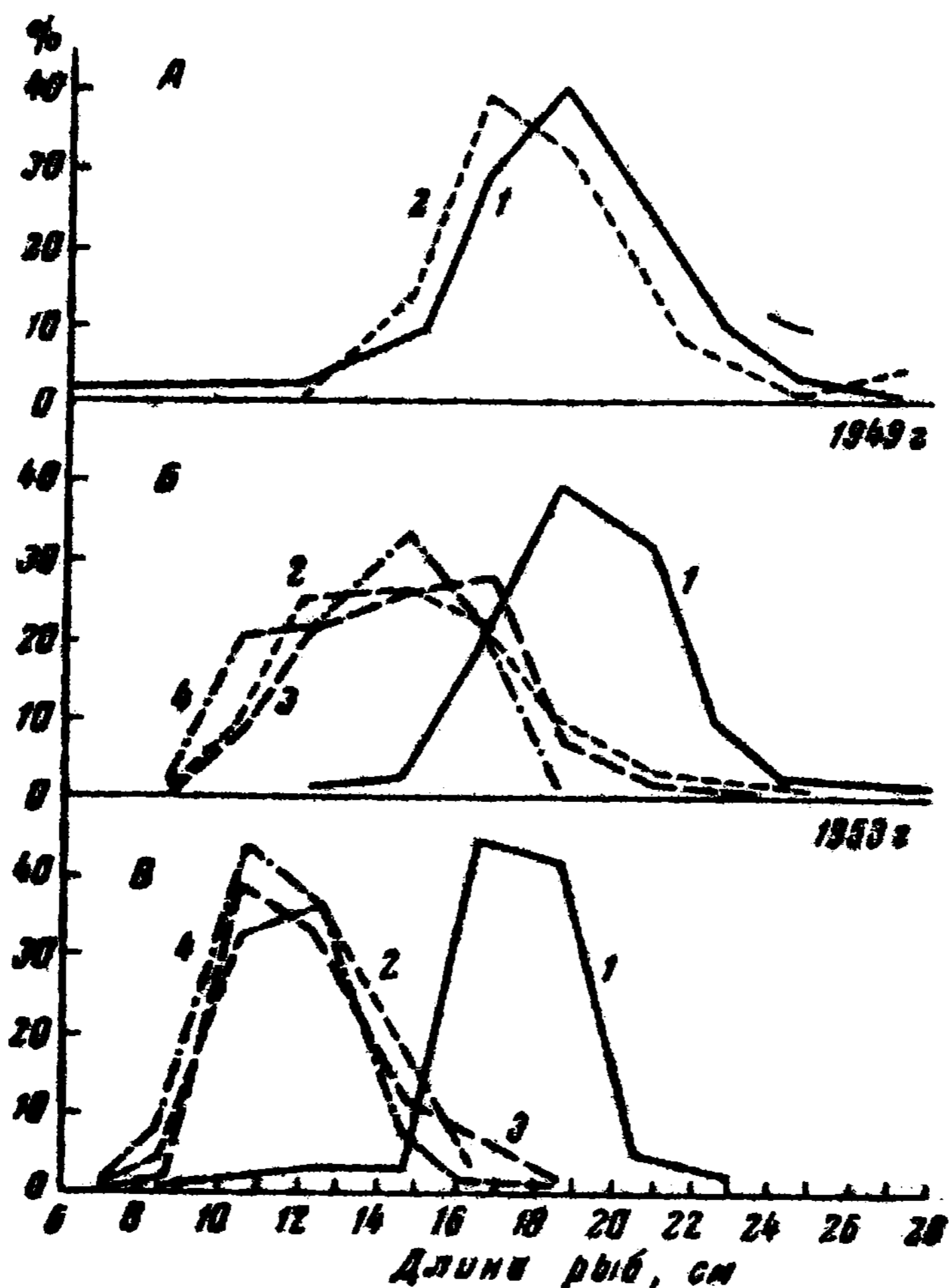


Рис. 1. Длина половозрелой воблы и красноперки в уловах и в рационе хищных рыб (в процентах от общего количества за 1949 и 1953 гг.)

А — длина красноперки; Б — длина воблы в 1949 г.; Б — то же в 1953 г.; 1 — в уловах; 2 — в питании сома; 3 — в питании щуки; 4 — в питании судака

Группой же хищных рыб (судаком, сомом, щукой) за тот же период было съедено, по нашим расчетам, 447 тыс. ц воблы. Большая часть этого количества (307 тыс. ц) съедена судаком, который является самым многочисленным и подвижным из хищников. В пище взрослого судака (крупнее 36 см) вобла составляет от 60 (Фортунатова, 1954) до 75% (Шорыгин, 1952) рациона.

На основании проведенных на Каспии наблюдений можно предположить, что в случае сокращения численности половозрелой части популяции хищники перейдут либо на потребление неполовозрелой ее

части, т. е. молоди, либо на питании другими видами рыб, в данный момент более многочисленными и, следовательно, более доступными для хищника. Проверить это предположение не удалось, так как в время наших работ численность ни одного из потребляемых хищниками видов в Каспийском море не снизилась столь резко.

В 1955—1958 гг. опубликован ряд статей о состоянии запасов та называемой крупной ставриды и черноморской хамсы в Черном море (Майорова, 1956, 1958; Лонгвинович, 1956, 1958; Павловская, 1958).

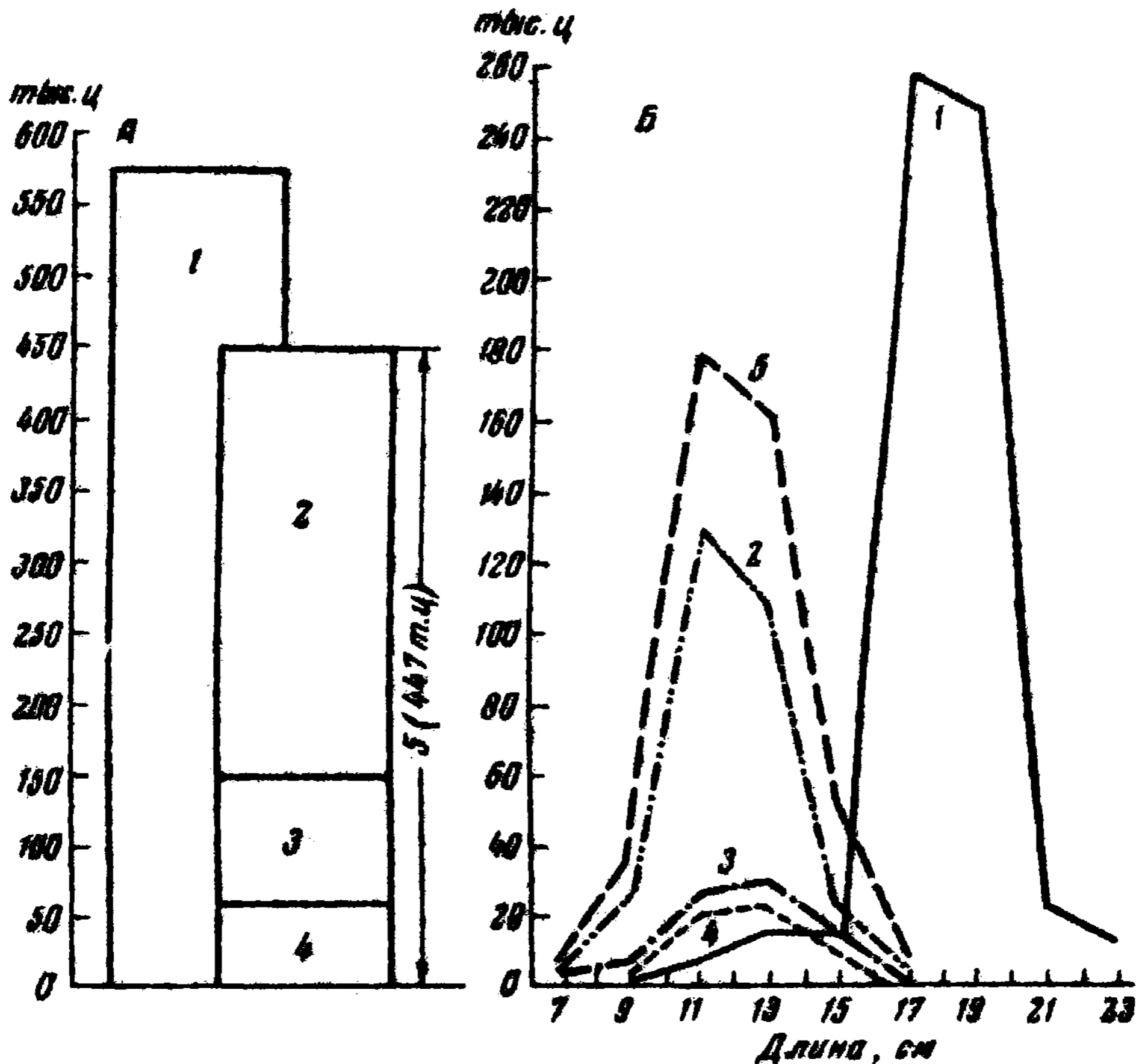


Рис. 2. Сопоставление количества воблы, добытой промыслом и потребленной хищными рыбами Северного Каспия в 1953 г

А — количество добытой и потребленной хищниками воблы, тыс. шт.; Б — размерный состав изымаемой из водоема воблы; 1 — в уловах; 2 — в питании судака; 3 — в питании щуки; 4 — в питании сома; 5 — в питании сома, щуки и судака (суммарно)

Тихонов, 1958; Тихонов и Паракецов, 1955, и др.). Эти материалы показывают, что в питании крупной ставриды по мере снижения численности основного объекта ее питания — взрослой хамсы — появляются сначала молодь хамсы, а затем и другие мелкие формы литорали Черного моря: мелкая черноморская ставрида, барабуля, пикша и т. д. которые не были отмечены в пище крупной ставриды раньше. В отчет за 1955 г. Д. Н. Лонгвинович (1956) пишет, что численность старших поколений хамсы в 1955 г. была не велика и не могла обеспечить потребность крупной ставриды. В 1955 г. был хороший урожай хамсы и крупная ставрида уже с июля стала питаться молодь нового урожая. Говоря о потреблении мелкой черноморской ставриды, Д. Н. Лонгвинович указывает, что численность хамсы в районе распространения

крупной стаиры была мала, тогда как мелкой черноморской стаиры было относительно много. Следовательно, и при питании такими мелкими формами, как хамсы, хищники сохраняют свойство переходить в случае снижения численности старших возрастных групп на потребление их молоди, а затем и других, более доступных видов.

Таким образом, размерный и видовой состав рыб в питании хищников может рассматриваться как определенный показатель состояния запасов потребляемой популяции в водоеме и может быть использован при составлении прогноза ее вылова.

Остановимся на потреблении хищниками молоди промысловых рыб. Молодь в пище хищных рыб может появиться в тех случаях, когда значительно снижается численность половозрелой части популяции. Этот переход на питание молодью имеет вынужденный и временный характер. При восстановлении численности половозрелой части популяции хищники снова перейдут на потребление взрослых особей.

Иной характер имеет ежегодно наблюдаемое потребление молоди промысловых рыб в дельте р. Волги. Время потребления — период ската молоди с обширных нерестовых площадей в средней зоне дельты, со второй декады июня и весь июль. Главными потребителями молоди промысловых рыб являются молодь и младшие возрасты хищных рыб. Основной объект питания — сазан. Интенсивнее всего молодь промысловых рыб потребляется непосредственно вблизи нерестилищ, в небольших узких протоках средней (луговой) зоны дельты. Рассредотачиваясь по огромной, залитой весенним паводком акватории дельты, скатывающаяся молодь становится мало доступной для хищника. По мере приближения к морю воздействие хищников на скатывающуюся молодь резко ослабевает. Эта закономерность относится не только к полупроходным рыбам Северного Каспия, нерестующим в дельте Волги, но и к проходным, размножающимся в районах выше дельты. К этим видам относятся в первую очередь осетровые. По данным, любезно сообщенным В. С. Танасийчук, сеголетки осетра и севрюги были обнаружены ею в питании хищных рыб в районе выше Замьян, в начале их ската с нерестилищ в реку. В дельте Волги хищные рыбы практически молодью осетровых рыб не питаются.

Регулярное ежегодное потребление хищниками молоди сазана в средней зоне дельты не принималось в расчет при изучении колебаний его численности. Молодь остальных промысловых рыб, особенно леща, такого влияния хищных рыб не испытывает.

При стабильных, исторически сложившихся отношениях в водоеме, где промысел мало интенсивен, влияние относительно малочисленных хищников на состав и численность рыб трудно поддается учету. Это и давало основание некоторым исследователям считать, что вообще хищные рыбы не способны влиять на состав и численность ихтиофауны. При нарушении стабильных условий, т. е. при значительном усилении промысла и в случаях резких изменений экологических условий, которые не соответствуют естественному требованию вида, могут существенно измениться взаимоотношения хищников и рыб, составляющих их кормовую базу. В этих случаях хищники могут стать одним из факторов, усугубляющих неблагоприятно сложившиеся для популяции условия.

За последние годы изменились условия существования рыб в Каспийском и Черном морях. Гидростроительство на Волге и зарегулирование ее стока не могли не отразиться на условиях нереста

промысловых рыб Северного Каспия. Эти изменения, естественно, нарушат сложившиеся взаимоотношения хищников и потребляемых ими рыб как в самой дельте, так и в прилегающем к ней районе Северного Каспия. В зависимости от характера расширения ареала нереста промысловых рыб в предустьевом пространстве и возможного изменения в распределении видового и возрастного состава хищных рыб определяются роль и значение хищных рыб в новых экологических условиях. Показателем вновь сложившихся взаимоотношений и степени влияния хищников на ихтиофауну водоема будет видовой и размерный состав популяции потребляемых рыб.

На Черном море большое количество крупной ставриды, появившейся в уловах в 1947 г., нарушило существовавшие ранее пищевые взаимоотношения, повлияв в первую очередь на численность основного кормового объекта — хамсы. Однако уменьшение численности хамсы нельзя рассматривать только как результат воздействия одного фактора — выедания хищниками (крупной ставридой и пеламидой). Как указывает А. А. Майорова (1958), в те же годы наблюдалось ухудшение и кормовых условий для хамсы, что сказалось на урожайности молоди и на темпе роста взрослых рыб. Плохие кормовые условия хамсы явились следствием неблагоприятного гидрометеорологического режима и позднего развития зоопланктона. Несовпадение между максимальным развитием кормового зоопланктона и массового выклева личинок хамсы, по наблюдениям Р. М. Павловской (1958), вызвало большую гибель личинок хамсы и уменьшение ее численности. Относительная численность хищников и рыб, которыми они питаются, определяет значение хищных рыб в водоеме.

Обратимся к динамике уловов некоторых типичных хищников и тех видов жертв, которыми откармливаются хищные рыбы в Северном Каспии и на Черном море (рис. 3).

На Северном Каспии наблюдается очень близкое по характеру колебание уловов воблы и хищных рыб со значительным преобладанием численности воблы. Сходный характер колебания величины вылова говорит о том, что оно обусловлено однородными условиями существования и в первую очередь условиями, определяющими урожайность поколения воблы и основного вида хищника — судака. По данным В. С. Танасийчук (1957), оба эти вида относятся к одной группе рыб, урожайность которых определяется характером водности реки. Соотношение уловов черноморской хамсы, крупной ставриды и пеламиды в Черном море до 1953 г. включительно существенно не отличалось от соотношения уловов воблы и группы хищных рыб в Северном Каспии. Как на Каспии, так и на Черном море вылов основного вида жертвы значительно превышал вылов хищных рыб. В 1954 г. крупная ставрида заняла ведущее место в черноморском рыболовстве. Ее вылов сравнялся с выловом черноморской хамсы. Если считать, что вылов в той или иной степени отражает состояние запасов рыб в водоеме, то указанное соотношение жертвы и хищника нельзя признать нормальным. Оно сказалось в первую очередь на структуре популяции, а затем и на численности черноморской хамсы. В следующие (1955—1958) годы уловы хищных рыб стали значительно выше уловов хамсы, запасы которой не могут восстановиться при таком колоссальном влиянии хищников. В 1953 г. количество воблы, съеденной хищными рыбами, составляло 77% ее вылова. За шесть лет наших наблюдений (с 1948 по 1953 г.) количество съеденной воблы колебалось от 72 до 93% ее промыслового вылова.

Данных о годовом потреблении крупной ставриды и пеламиды в настоящее время нет. Сопоставлять годовое потребление пищи этими видами с питанием мелкой ставриды нельзя. Мелкая ставрида является факультативным хищником, охотно питающимся мелкими беспозвоночными организмами. И скорость переваривания пищи, и

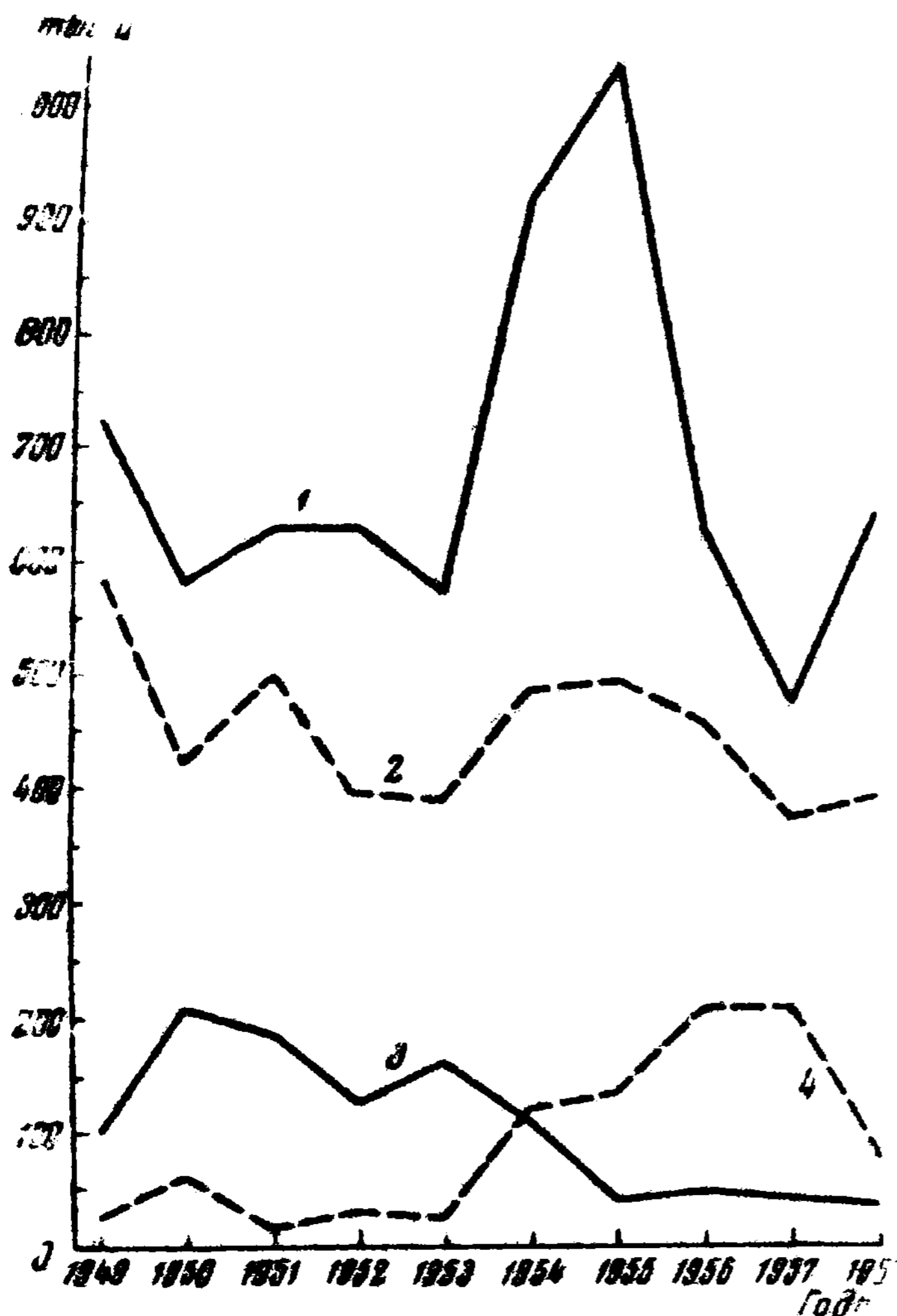


Рис. 3. Динамика уловов хищных рыб и основного вида их жертвы в Северном Каспии и на Черном море за 1949—1958 гг.

1 — уловы северноткачевой рыбы; 2 — уловы судака, щуки и сома (суммарно); 3 — уловы черноморской хамсы; 4 — уловы крупной ставриды и пеламиды (суммарно)

ва. Начиная же с 1954 г. численность потребляемой хищниками хамсы превышает ее промысловый вылов в три—пять раз и более. Как ни велика ошибка в сделанных нами допущениях, все же есть основание утверждать, что такое интенсивное уничтожение хамсы хищниками не могло не сказаться на ее запасах. Приведенные данные могут быть также использованы как дополнительный контрольный метод определения запасов промысловых рыб в водоеме.

Сказанное позволяет сделать следующие практические выводы. В тех случаях, когда соотношение численности различных по своей

ритм ее потребления, и головой рацион у «мелкой» и «крупной» ставриды весьма различны. Типично хищные рыбы в зависимости от степени своей подвижности и длительности периода интенсивного питания в течение года потребляют, по нашим наблюдениям (Фортунатова 1949, 1954), количество пищи, равное двух-четыре-кратному весу своего тела. Учитывая большую подвижность крупной ставриды и то, что она интенсивно питается большую часть года, мы грубо ориентировочно считаем годовое количество потребляемой ею пищи равным ее пятикратному весу. Предположим, что хамса в годовом рационе крупной ставриды составляет 60%. Эти величины безусловно занижены. Но и при таком допущении количество потребляемой за последние годы хамсы в Черном море будет огромным.

В 1953 г., при нормальном соотношении численности жертвы и хищников, количество съеденной крупной ставридой хамсы составляло 46% промыслового уло-

биологии рыб в водоеме нарушается и при этом увеличивается численность хищных рыб, последнюю нужно ограничить путем интенсивного вылова. В местах нереста полупроходных и проходных рыб необходимы не временные, а регулярные мелиоративные мероприятия как гидрологического, так и биологического характера и, в первую очередь, отлов скапливающейся в этих районах хищной и сорной рыбы. На это мы указывали неоднократно (Фортунатова, 1951, 1954, 1957). Но, планируя ограничение численности хищных рыб, не следует, однако, стремиться без достаточных биологических оснований к их «уничтожению». Приходится учитывать, что в ряде случаев такое «уничтожение» повело бы к резкому увеличению численности сорных рыб, запасы которых совершенно не затрагиваются промыслом. Во многих водоемах хищные рыбы являются необходимым звеном в пищевых цепях, воздействуя на численность сорных рыб. Так, в приморской части дельты Волги хищники в основном питаются сорной рыбой, широко распространенной в этой мелководной зоне. Питаясь такими видами, как мелкие бычки, щиповка, колюшка, хищники освобождают водоем от сорных рыб, являющихся конкурентами промысловых рыб (Фортунатова, 1959). В отличие от промысла, хищные рыбы не изымают, а превращают биомассу часто малоценных рыб в продукцию более высокого качества.

Нам всем понятно, что для планирования рыбного хозяйства нужно знать динамику биологических взаимоотношений организмов в водоеме. Определить эти взаимоотношения без правильной оценки значения хищных рыб в водоемах с различными экологическими условиями невозможно. Не сомневаюсь, что в ближайшее время изучение характера воздействия хищников на популяцию рыб будет развернуто в ряде водоемов. Ввиду этого разрешите сделать несколько практических замечаний относительно методики сбора материала по питанию хищных рыб.

Для правильного суждения о значении хищных рыб нужно широкое комплексное исследование существующих в водоеме взаимоотношений с одновременным изучением биологии как потребителя-хищника, так и рыб, которыми он питается. Наблюдения должны охватывать полный годовой цикл, так как у многих хищников интенсивный жор продолжается недолго, однако определяет в основном годовое потребление. Проведя наблюдения в течение одного годового цикла, далее уже можно изучать питание хищников лишь в определенные, наиболее показательные периоды. Нельзя не учитывать и скорость переваривания, которая у хищников гораздо продолжительнее, чем у других рыб. Не располагая перечисленными данными, можно сделать опрометчивые выводы и необоснованным вмешательством не улучшить, а ухудшить сложные пищевые взаимоотношения в водоеме.

ЛИТЕРАТУРА

- Лонгвинович Д. Н. 1956. Питание и обеспеченность крупной ставриды пищей. Аннот. к работ., выполнен. Всес. н.-и. ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1955 г.
- Лонгвинович Д. Н. 1958. Питание хищных рыб и их влияние на численность хамсы. — Аннот. к работ., выполнен. Всес. н.-и. ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1956 г.
- Майорова А. А. 1956. Характеристика состояния запасов основных промысловых рыб Черного моря в 1955 г. и прогноз возможного улова на 1956—1957 гг. —

- Аннот. к работ., выполнен. Всес. н.-и. ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1955 г.
- Майорова А. А. 1958. Характеристика состояния запасов черноморской хамсы, условия ее миграции, нереста, нагула и промысла в 1956 г. — Аннот. к работ., выполнен. Всес. н.-и. ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1958 г.
- Монастырский Г. Н. 1940. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XI.
- Николевский Г. В. 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. — Зоол. журн., т. 29, вып. 1.
- Николевский Г. В. 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб — Труды конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- ✓ Николевский Г. В. 1959. О влиянии вылова на структуру популяции промысловых рыб. — Зоол. журн., т. 37, вып. 1.
- Павловская Р. М. 1956. Условия размножения и оценка эффективности нереста хамсы в Черном море в 1956 г. — Аннот. к работ., выполнен. Всес. н.-и. ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1956 г.
- Танасийчук В. С. 1967. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб. — Труды Касп. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (КаспНИРО), т. XIII.
- Тихонов В. Н. 1958. О миграции и поведении крупной ставриды в Черном море. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXV.
- Тихонов В. Н. и Паракецов И. А. 1955. Материалы к познанию образа жизни крупной ставриды Черного моря. — Труды Азовско-Черноморск. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (АзчерНИРО), вып. 16.
- Фортунатова К. Р. 1949. Биология питания морского ерша. — Труды Севастоп. биол. станции АН СССР, т. VII.
- Фортунатова К. Р. 1951. Методика изучения питания хищных рыб. — Зоол. журн., т. 30, вып. 6.
- Фортунатова К. Р. 1954. Методика изучения питания хищных рыб. — Труды Совещ. по метод. изуч. кормов. баз и питан. рыб. Изд-во АН СССР.
- Фортунатова К. Р. 1957. Некоторые данные о влиянии хищников на размерный состав популяции рыб. — Зоол. журн., т. 36, вып. 4.
- Фортунатова К. Р. 1959. Доступность колюшки для питания хищных рыб дельты р. Волги. — Зоол. журн., т. 38, вып. 2.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые отношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат.

СОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ И ИХ ОСНОВНЫЕ ПРИЧИНЫ

Р. С. Семко

(Камчатское отделение Тихоокеанского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии)

Специальные научные исследования, которые помогли бы правильно объяснить причины колебаний запасов тихоокеанских лососей, а также обосновать пути сохранения и более рационального их использования ведутся Тихоокеанским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) и его отделениями уже свыше тридцати лет. Результаты этих исследований наряду с промысловыми данными положены в основу настоящего доклада.

В результате развернутого Японией в северо-западной части Тихого океана широкого дрефтерного промысла интенсивность лова лососей за последние пять лет резко возросла, а технические средства промысла стали более разнообразными. В связи с этим сильно увеличилось изъятие рыб из популяций лососей, а это повлекло за собой быстрое сокращение масштабов воспроизводства запасов. Состояние запасов лососей уже сейчас ухудшилось до такой степени, что, несмотря на известные ограничения промысла, принятые Советско-Японской рыболовной конвенцией, действующей с 1957 г., дальнейшее существование крупного лососевого промысла оказалось под угрозой. В этом заключается наиболее существенная черта современных этапов эксплуатации и динамики численности стад дальневосточных лососей.

Мы еще не можем сказать, что хорошо знаем весь жизненный цикл лососей. Подробно изучены ранние стадии их развития, протекающие в пресных водах. Что касается жизни лососей в открытом море, то систематические исследования в этом направлении начаты советскими ихтиологами лишь с 1956 г. За это время сложились первые представления не только об общем районе распространения дальневосточных лососей в северо-западной части Тихого океана, но и об ареалах нагула и миграций отдельных видов. Если же учесть результаты исследований, проведенных в последние годы в северных районах Тихого океана США, Канадой и Японией, то можно сказать, что начинает выясняться также вопрос о взаимодействии североамериканских и азиатских стад лососей.

В динамике численности лососей велика роль природных условий, в особенности на пресноводных этапах жизненного цикла. Выяснено, что чем больше покатной молодки выживает в нерестовых реках, тем более гарантирован обильный возврат взрослых рыб данного поколения. Эта закономерность, важная для правильного регулирования промысла и обоснования рыбоводных мер, более четко проявляется у тех лососей, которые не менее года после рождения проводят в пресных водах до выхода для нагула на морские просторы (красная, кижуч, чавыча). Сложнее проявляется рассматриваемая зависимость у кеты и горбуши, которые с нерестилищ попадают в море еще малоокрепшими мальками или сеголетками. Но и здесь не остается сомнений в том, что хорошее пополнение запасов прямо зависит от массовости нереста материнского стада. Само собой разумеется, что для лососей, икра и личинки которых в холодное время года медленно развиваются на мелководных нерестовых участках рек и озер, очень большое значение имеют степень суровости зим, общий гидрометеорологический режим и гидробиологическая обстановка в нерестовых водоемах. Поэтому в системе научно-технического контроля над ежегодным естественным воспроизводством в реках новых поколений лососей, который наряду с ТИНРО осуществляется дальневосточными управлениями Главгосрыбвода, большое место отводится наблюдениям над климатическими факторами и их изменениями.

ОСНОВЫ ПРОМЫСЛА ЛОСОСЕЙ

Теоретические основы промысла дальневосточных лососей разрабатываются с учетом развиваемой в нашей стране прогрессивной теории динамики численности рыбных стад и рационального промысла, основные положения которой изложены в коллективном докладе П. А. Моисеева, Т. Ф. Деметьевой, Г. В. Никольского и Ю. Ю. Марти. Попытаюсь кратко изложить положения, принимаемые нами в настоящее время в качестве основных.

Состояние запасов лососей определяется динамичным соотношением между убылью стада, вызываемой как промысловым ловом, так и факторами естественной смертности, и пополнением. Уместно напомнить, что нерестовые популяции тихоокеанских лососей не имеют остатка рыб, уже нерестовавших в прежние годы, и ежегодно целиком состоят из нового пополнения. Пополнение начинает формироваться в нерестовых реках и окончательно складывается на морских этапах нагула и миграций лососей. Убыль и пополнение стада неразрывно связаны с условиями среды, которые на отдельных этапах жизни каждого поколения лососей бывают различны.

Промысел всегда повышает в популяциях лососей смертность, которая является более или менее существенным добавлением к природным отходам. В начале организации промысла и на этапах его постепенного становления природные факторы убыли были если не единственной, то во всяком случае решающей причиной ежегодных изменений численности стад лососей. По мере развития промысла положение изменилось. При особенно высоком уровне интенсивности промысла решающая степень воздействия на ресурсы неминуемо переходит к нему.

Сказанное можно подтвердить следующим примером. Стадо красной р. Озерной (западное побережье Камчатки) полностью учитывается. Поэтому можно точно определить величину изъятия из подошед-

шей к берегу популяции этого лосося. Интенсивность лова (при одном и том же промысловом вооружении) может значительно меняться в зависимости от численности подошедшего к берегам стада красной. Данные об уловах и пропусках рыб в реку приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Степень промыслового использования стада красной бассейна р. Озерной *

При высоком уровне численности					При низком уровне численности				
год	подшло из моря, млн. шт.	добыто		прошло на нерест, млн. шт.	год	подшло из моря, млн. шт.	добыто		прошло на нерест, млн. шт.
		млн. шт.	% от стада				млн. шт.	% от стада	
1943	6,94	3,54	51,0	3,40	1940	3,19	2,54	79,5	0,65
1945	6,24	2,05	32,8	4,19	1941	1,79	1,29	72,0	0,50
1947	4,80	1,60	32,6	3,20	1942	3,33	2,83	85,0	0,50
1949	7,60	3,40	44,8	4,20	1944	3,50	2,65	75,7	0,85
1952	6,00	3,65	61,0	2,35	1948	2,75	2,00	73,0	0,75
					1950	3,91	2,97	76,0	0,94
					1954	1,72	1,40	82,0	0,32
					1955	1,29	0,80	62,0	0,49
Среднее	6,32	2,85	40,5	—	—	2,68	2,06	77,0	—
Размах колебаний . . .			32,6—61,0	—	—	—	—	72—85	—

* С момента подхода рыб к району устья р. Озерной. Красная, вылавливавшаяся в открытом море и Северных Курильских островов, в данном случае не учтена.

С 1940 по 1955 г. из озерновской популяции красной, подошедшей к берегам в зону прибрежного промысла, извлекалось от 33 до 85, а в среднем 57% всего стада. В годы обильных подходов изъятие относительно сокращалось и составляло 40% стада, а в годы низкой численности доходило в среднем до 77%. В действительности эти показатели выше, так как много красной дополнительно вылавливалось в открытом море.

Как видно, степень использования стада была очень высока. Однако она стала явно чрезмерной после возобновления Японией в 1952 г. широкого морского лова дальневосточных лососей. Японский промысел быстро привел стада некоторых видов лососей к глубокому упадку.

Высокопродуктивный лососевый промысел существовал длительное время благодаря рациональным масштабам эксплуатации ресурсов и способности популяций лососей восстанавливать свою изреживаемую численность. Эта способность обеспечивается наличием у лососей, как и у других промысловых животных, биологической компенсаторной системы. Сущность ее состоит в том, что с сокращением численности стада лососей сохранившиеся производители обычно более усиленно размножаются. Это становится возможным в результате того, что с уменьшением численности популяции лососей ряд биологических показателей у составляющих ее особей изменяется. В этих случаях чаще всего ускоряется рост особей, в связи с чем увеличиваются абсолютная плодовитость и продуктивность нереста каждой самки; в известных пределах изменяется поведение рыб (они становятся осторожнее), малочисленные особи избирают лучшие условия среды. Если же численность стада увеличивается, то перечисленные биологические качественные признаки особей перестраиваются в обратном направлении.

Обратное соотношение между обилием особей и темпом роста особенно четко проявляется у горбуши, популяции которой одновозрастны (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение численности стада и средней величины тела
большеречской горбуши

Уровень численности стада	Возраст	Улов, мил. шт.	Длина тела, см	Вес рыбы, кг
Самый высокий (семь сезонов)	1+	18,8	45,3	1,000
Самый низкий (четыре сезона)	1+	4,2	51,0	1,620

Особи малочисленной популяции горбуши, как правило, крупнее и плодовитее.

Что касается прочих видов лососей, у которых нерестовые популяции формируются из нескольких генераций, то соотношения между численностью особей и темпом роста у них гораздо сложнее.

Другим свойством, направленным на усиленное размножение слабых поколений горбуши, является то, что особи малочисленных популяций не поднимаются для нереста очень высоко по рекам. В массе они откладывают икру на более близких к устью участках водоемов. Вследствие сокращения протяженности ската мальков по реке их смертность уменьшается.

Известное повышение продуктивности нереста самок горбуши в годы низкой численности популяций обеспечивается тем, что рыбы могут легко найти и занять наилучшие участки для нереста, а икру более сильные самки откладывают в несколько гнезд, нередко расположенных далеко одно от другого; в годы изобилия рыб каждая самка откладывает икру на одном месте. Следовательно, в условиях недостатка производителей горбуша использует избыточный в этом случае нерестовый ареал возможно полнее.

Возможности компенсаторной системы, которую иначе называют восстановительной способностью вида, имеют предел. Если смертность (включая вызываемую промыслом) в ряде последовательных поколений оказывается выше, чем возможности для вида восстановить свою численность при данных внешних условиях, то популяция лососей переходит на новый, пониженный, уровень численности. Вокруг этого нового среднего уровня численности устанавливаются новые диапазоны ежегодных колебаний численности.

Количественные показатели компенсаторной системы демонстрируются расчетами, основанными на многолетних наблюдениях над естественным воспроизводством горбуши и других лососей. Полученные оценки отдельных этапов цикла развития одного поколения горбуши сведены в табл. 3. Первая колонка цифр табл. 3 показывает, как складывается поколение высокой мощности, которое доживает до взрослого состояния в количестве, равном родительскому стаду (3000 единиц). Вторая колонка цифр показывает, как выживало бы поколение горбуши низкой численности, которое обладалось бы (как обычно) более интенсивно и обладало бы по этапам жизненного цикла такими же коэффициентами смертности, как и обильное. Как видно, это слабое поколение неминуемо шло бы к упадку и могло сохраниться на каком-то устойчивом низком уровне лишь в случае существенного ограничения промысла.

Таблица 3

Ориентировочная оценка компенсаторной способности популяции горбуши

Этап воспроизводства поколения	Показатель воспроизводства для выскокого уровня численности	Случай понижения тех же показателей при низком уровне численности	Действительный показатель воспроизводства при низком уровне численности
Подшло из моря в прибрежную зону, шт.	3000	300	300
Добыто промыслом, шт.	1000 (33%)	200 (65%)	200
Прошло на нерест в реку, шт.	2000	100	100
в том числе самок, шт.	1000	50	50
Индивидуальная плодовитость, икринок	1200	1200	1400
Количество икринок во всех самках, шт.	1 200 000	50 000	70 000
Процент выживания до стадии малька	10	10	30
Количество выживших мальков, шт.	120 000	6000	21 000
Процент смертности мальков при скате (выедание и по другим причинам)	17	17	30
Абсолютный отход мальков при скате, шт.	20 000	1000	6300
Выжило мальков и ушло в море, шт.	100 000	5000	14 700
Процент возврата взрослых рыб на нерест	3	3	3
Вернулось взрослых рыб, шт.	3000	150	440

Однако в природе обычно наблюдается, что слабые поколения, однажды возникнув, затем при достаточно рациональных формах промысла и сохранении жизненных условий на ареале в том или ином темпе восстанавливаются. Пример восстановительного процесса иллюстрируется третьей колонкой цифр табл. 3. Восстановление происходит благодаря компенсаторной системе, которая может обеспечить рост поголовья стада даже при сохранении довольно сильного воздействия промысла. Но численность стада горбуши поднимается быстрее, если в нужный период разумно ограничивать промысел.

Приведенный пример позволяет ориентировочно оценить значение компенсаторной системы. Как видно, при понижении уровня запасов она в среднем обеспечивает четырех-пятикратное увеличение численности очередного поколения по сравнению с нерестовавшим исходным поголовьем, а может быть, и большее; это зависит от степени благоприятности природных условий, в которые попадает данное поколение, и мер по ограничению промысла.

С большей степенью достоверности процесс восполнения поголовья стада может быть показан на примере красной (нерки) Курильского озера, численность которой в улове и при заходе на нерестилища уже длительное время полностью учитывается. По наблюдениям Грибанова, Азбелева и Егоровой, имеется хорошо выраженная зависимость между количеством прошедших на нерест производителей красной, скатившейся в море молоди и численностью взрослых рыб производного поколения. На основании этих наблюдений за десятью циклами размножения нами построена кривая воспроизводства озерного стада красной (рис. 1).

Выявляются следующие теоретически интересные и практически важные особенности воспроизводства стада красной. При сравнительно малых заходах производителей на нерестилища (0,5—1,0 млн. шт.) компенсаторная способность проявляется наиболее сильно. Возвращается в четыре-пять раз, а иногда и в восемь раз больше рыб, чем нерестовало. Но абсолютное поголовье (2,7—4,6 мл. рыб) и промысловые возможности (2,2—3,6 млн. рыб) далеко не достигают максимальных значений. Наибольшая численность стада озерной крас-

пой (7,5—8,0 млн. рыб) и максимальные промысловые его части (4,3—4,8 млн. рыб), возможные для безболезненного изъятия, получались в результате достаточно большого пропуска рыб на нерестилища, т. е. от 2,5 до 3,5, а в среднем от 3 млн. производителей. Этот

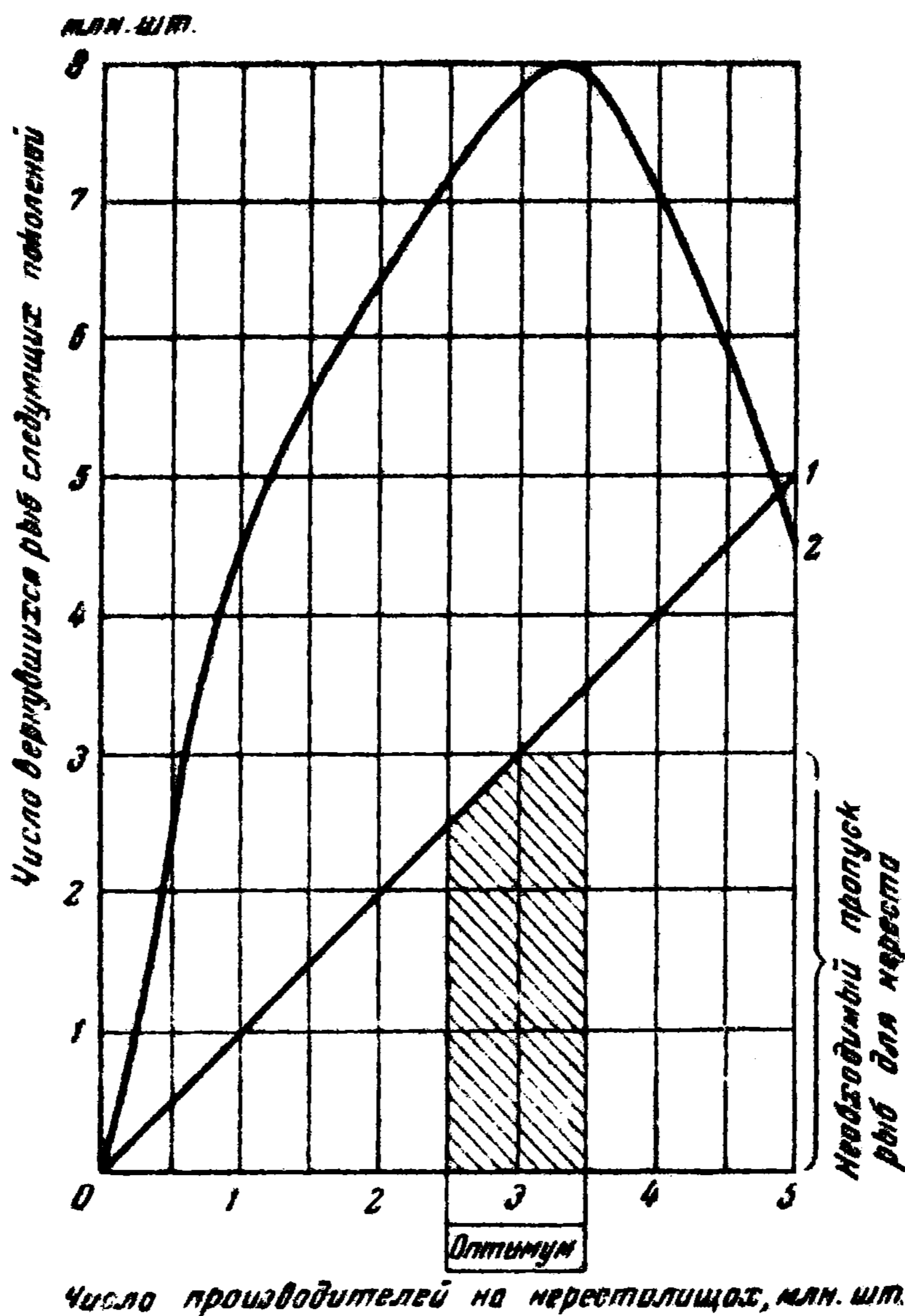


Рис. 1. Соотношение между числом производителей красной р. Озерной и вернувшихся рыб следующих поколений

1 — возвраты, равные числу производителей, 2 — фактические возвраты

максимальный хозяйственный эффект получался в случаях, когда возврат превышал исходное количество производителей в 2,4—2,6 раза.

Таким образом устанавливается, что в Курильское озеро необходимо ежегодно пропускать не менее 2,5—3,0 млн. производителей красной, чтобы обеспечивать максимальную продуктивность стада.

Установлено, что коэффициенты выживания икры и мальков лосося на предпозитных и позитных стадиях, а также молодых рыб на местах нагула в океане значительно колеблются в зависимости от изменяющихся факторов среды, отчего восстановительная способность популяции реализуется по отдельным поколениям не одинаково. Мо-

жет быть такое положение, что при очень высокой интенсивности лова и осложненных экологических, в частности, биоценологических условиях на местах обитания вида компенсаторные возможности популяции будут полностью подавляться. Подобные случаи встречаются не очень редко. В табл. 4 приведены два примера, характерные для последних лет.

Таблица 4

Резкие изменения численности популяции горбуши р. Большой и красной Дальнего озера

Показатель	Численность	Годы	Среднее	Колесания
Уловы большеротой горбуши	Нормальная	1946—1953 (8 лет)	200	46—343
(западное побережье Камчатки), тыс. ц	Низкая	1954—1959 (6 лет)	26	3—52
Пропуск красной в Дальнее озеро . . .	Нормальная	1935—1951 (17 лет)	50	11—140
(восточное побережье Камчатки), тыс. шт.	Низкая	1952—1958 (7 лет)	10	1—20

Крупнейшее в недавнем прошлом стадо горбуши р. Большой под влиянием чрезмерного отлова в открытом море после 1953 г. не может восстановить свою численность. Оно потеряло прежнее промысловое значение, сократилось минимум в восемь раз и уже долго находится в исключительно подавленном состоянии. Точно так же стадо красной Дальнего озера уменьшилось в пять раз и по той же причине пока не обнаруживает признаков восстановления.

Возможны особо неблагоприятные воздействия на популяции лососей, когда смертность в течение длительного времени будет значительно выше фактических пополнений. В таких условиях не исключено полное уничтожение ценнейших промысловых популяций лососей.

Рациональное ведение рыбного хозяйства на Дальнем Востоке должно основываться на обстоятельных знаниях природной компенсаторной способности популяций лососей, которую нужно всемерно усиливать рыбоохранными и рыбоводно-мелиоративными мерами. Таким путем изложенные теоретические представления увязываются с практическими задачами по сохранению и правильной промысловой эксплуатации запасов лососей.

Не касаясь многих региональных особенностей, связанных с различным составом видов лососей и их разными в отдельных районах количественными соотношениями, рассмотрим наиболее важные общие черты динамики численности дальневосточных лососей.

На протяжении последних тридцати четырех лет в промысле лососей северо-западной части Тихого океана выделяется четыре специфических этапа. Эти этапы существенно различаются не только по масштабам и интенсивности промыслового лова лососей, но и по технике добычи рыб (табл. 5).

Динамика общих уловов лососей и разных видов в отдельности представлена на рис. 2—5.

На рис. 2 показана динамика уловов лососей за 34 года по охарактеризованным в табл. 5 этапам. Здесь отражено также доленое участие советского и японского промысла в эксплуатации запасов

Таблица 3

Основные этапы промысла лососей в северо-западной части Тихого океана

Общее число лет	Основные орудия лова	Средний годовой улов, тыс. ц
	1926 — 1933 гг.	
8	1. Прибрежные морские ставные невода (преобладающий тип орудий лова) 2. Ограниченное количество закидных неводов в низовьях рек	2100
	1934 — 1943 гг.	
10	1. Прибрежные морские ставные невода в возросшем количестве (резко преобладающий тип орудий лова) 2. Ограниченное количество закидных неводов в низовьях рек 3. Ограниченное количество дрефтерных сетей в море	3800
	1944 — 1951 гг.	
8	1. Прибрежные морские ставные невода (преобладающий тип орудий лова) 2. Ограниченное количество закидных неводов в низовьях рек	1900
	1952 — 1959 гг.	
8	1. Уменьшенное число морских ставных неводов 2. Дрефтерные сети в огромных количествах (преобладающий тип орудий лова) 3. Значительное количество пелagicеских переметов	2500

лососей северо-западной части Тихого океана на протяжении всех четырех этапов.

На первом этапе запасы лососей во всех прибрежных районах распространения этих рыб эксплуатировались уже довольно полно, а воспроизводство стад было в достаточной мере обеспеченным. Убыль в популяциях лососей от воздействия промысла компенсировалась возможностями размножения рыб. Промысловый лов велся только отцеживающими орудиями лова — морскими ставными неводами и отчасти закидными неводами, которые не травмируют рыб и не вызывают бесполезной потери части уловов, как это наблюдается при других формах промысла.

На втором этапе масштабы промысла лососей резко возросли вследствие расширения Японией лова этих рыб у северных островов Курильской гряды и в открытом море и превысили допустимые пределы. В начале этого этапа уловы быстро нарастали и в то же время сокращалось число рыб, достигавших нерестилищ. Этот недопустимо интенсивный промысел быстро отразился на состоянии запасов, а тем самым и на дальнейшей динамике общих уловов, которые, несмотря на сохранение и даже некоторое увеличение прежних масштабов и интенсивности промысла, начали неуклонно сокращаться.

К концу второго этапа создалась реальная угроза подрыва запасов дальневосточных лососей, поскольку недостаточное число производителей, дошедших до нерестилищ, в некоторых районах уже не могло компенсировать огромную убыль, причинявшуюся промыслом в дополнение к естественной смертности.

Интенсификация промысла шла путем увеличения числа морских ставных неводов, а отчасти ввода в эксплуатацию значительного количества дрефтерных сетей, изготовленных из растительного волокна, которые не травмировали очень большого количества рыб, вырвавшихся из сетей.

На третьем этапе массовый лов лососей в открытом море в результате второй мировой войны и обстановки, сложившейся после ее окончания, был прекращен; на нерестилища стало заходить гораздо больше производителей, и запасы лососей успели в значительной мере

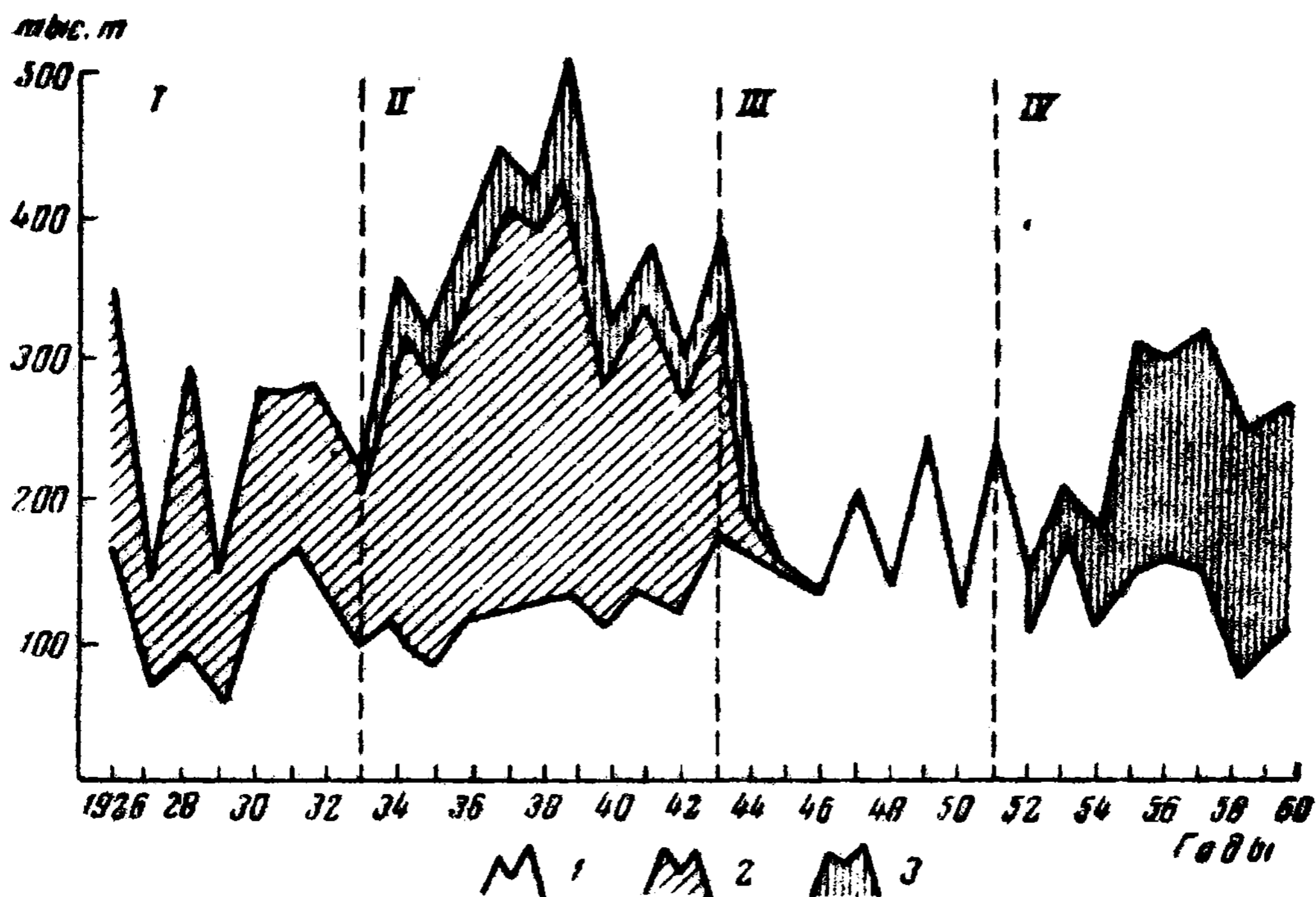


Рис. 2. Динамика общих уловов лососей в северо-западной части Тихого океана
1 — советские уловы; 2 — уловы японских прибрежных неводов; 3 — уловы японских дрефтерных сетей и крючковых снастей; I—IV — этапы промысла (см. табл. 5)

восстановиться. В этот период применялись лишь отцеживающие орудия лова, количество которых сократилось приблизительно в полтора раза по сравнению с предыдущим этапом.

Четвертый этап, продолжающийся до настоящего времени, ознаменован возобновлением массового лова лососей японскими судами в открытом море и новым подъемом общего улова лососей в северо-западной части Тихого океана. Промысел интенсифицировался путем введения в эксплуатацию японскими рыбопромышленниками в открытом море огромного количества дрефтерных сетей, изготовленных из синтетического волокна. Эти тонконитные сети весьма уловисты, но глубоко врезаются в кожные покровы рыбы, причиняя тяжелые ранения той немалой части лососей, которым все же удается вырваться из сети. Кроме того, в ряде районов открытого моря японские рыбаки стали ловить лососей в массовом количестве крючковыми снастями.

Чтобы уяснить степень тех изменений, которые произошли в состоянии запасов и величине уловов дальневосточных лососей, следует обратиться к рис. 3, 4 и 5, отражающим динамику уловов наиболее

важных промысловых лососей — кеты, красной и горбуши. На этих рисунках, помимо основных кривых, показывающих динамику уловов каждого вида дальневосточных лососей за длительный период, нанесены средние уловы по указанным в табл. 5 этапам на Камчатке как главном районе промысла и воспроизводства запасов лососей на советском Дальнем Востоке.

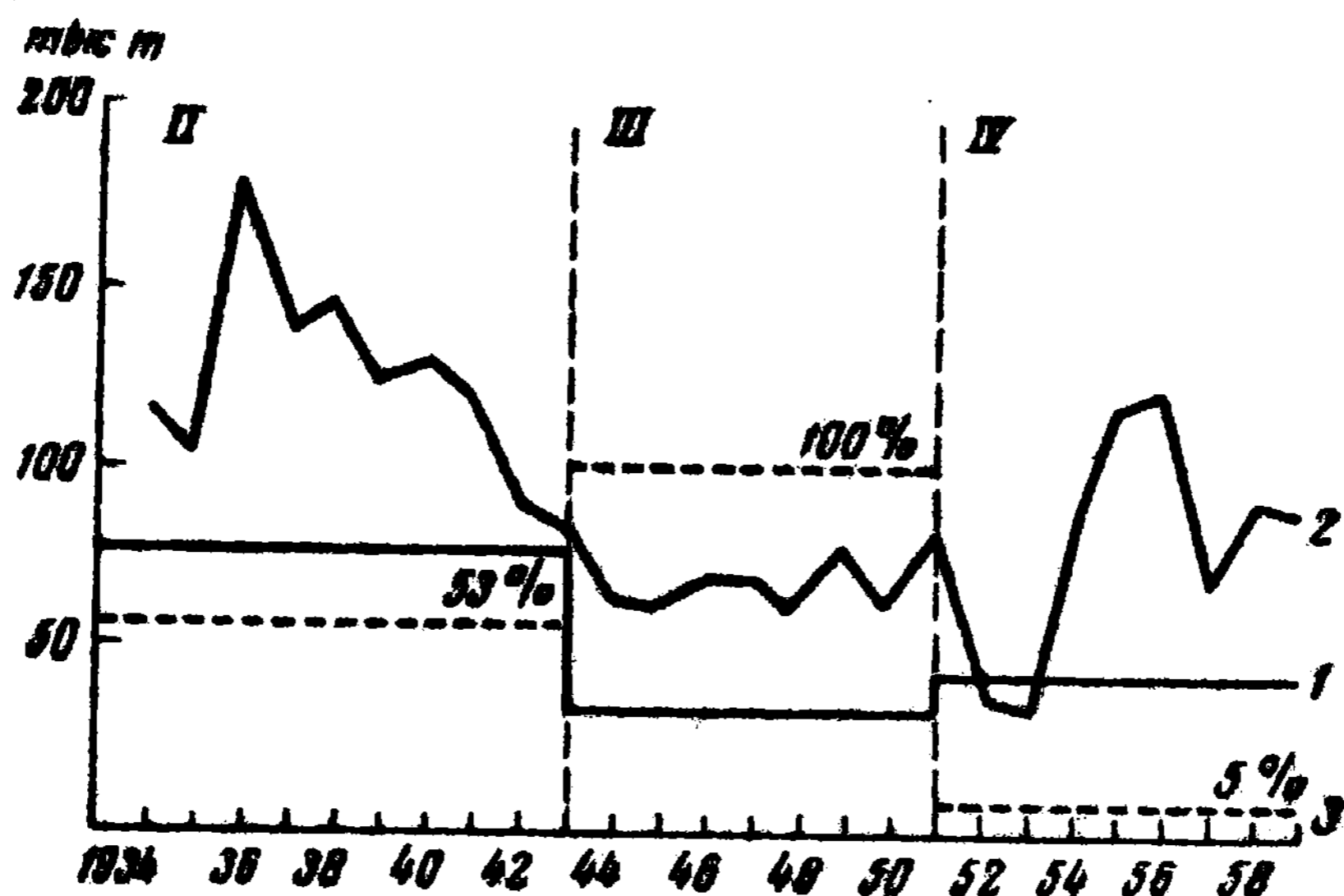


Рис. 3. Динамика уловов кеты в северо-западной части Тихого океана

1 — средний улов камчатского стада; 2 — ежегодный улов на Дальнем Востоке; 3 — заполнение нерестилищ в р. Большой, % от III этапа; II—IV — этапы промысла (см. табл. 5)

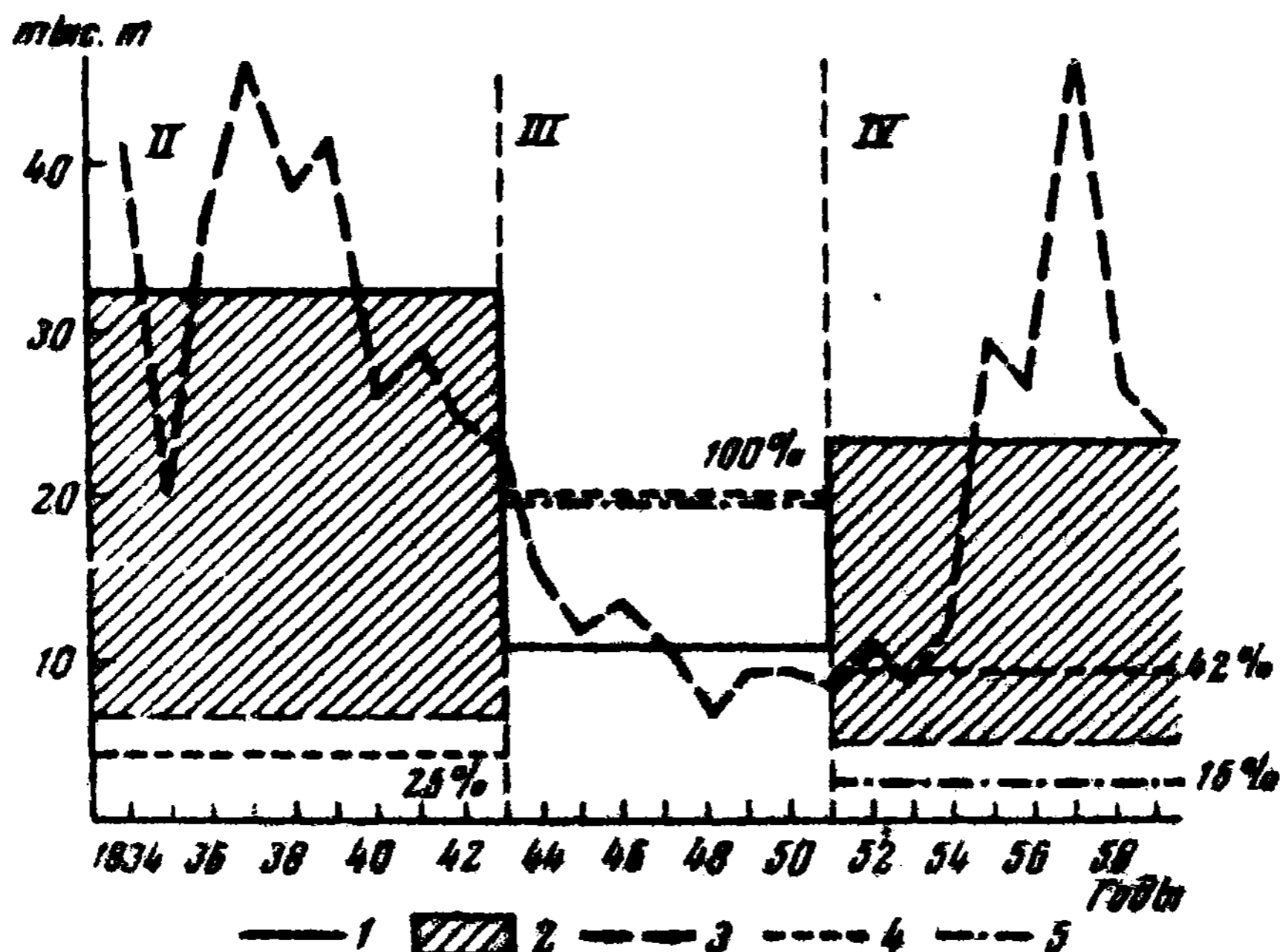


Рис. 4. Динамика уловов красной в северо-западной части Тихого океана

1 — средний улов, 2 — в том числе явочный, 3 — ежегодный улов; 4 — заполнение нерестилищ в р. Озерной, %; 5 — заполнение нерестилищ в других западнокамчатских реках. II—IV — этапы промысла (см. табл. 5)

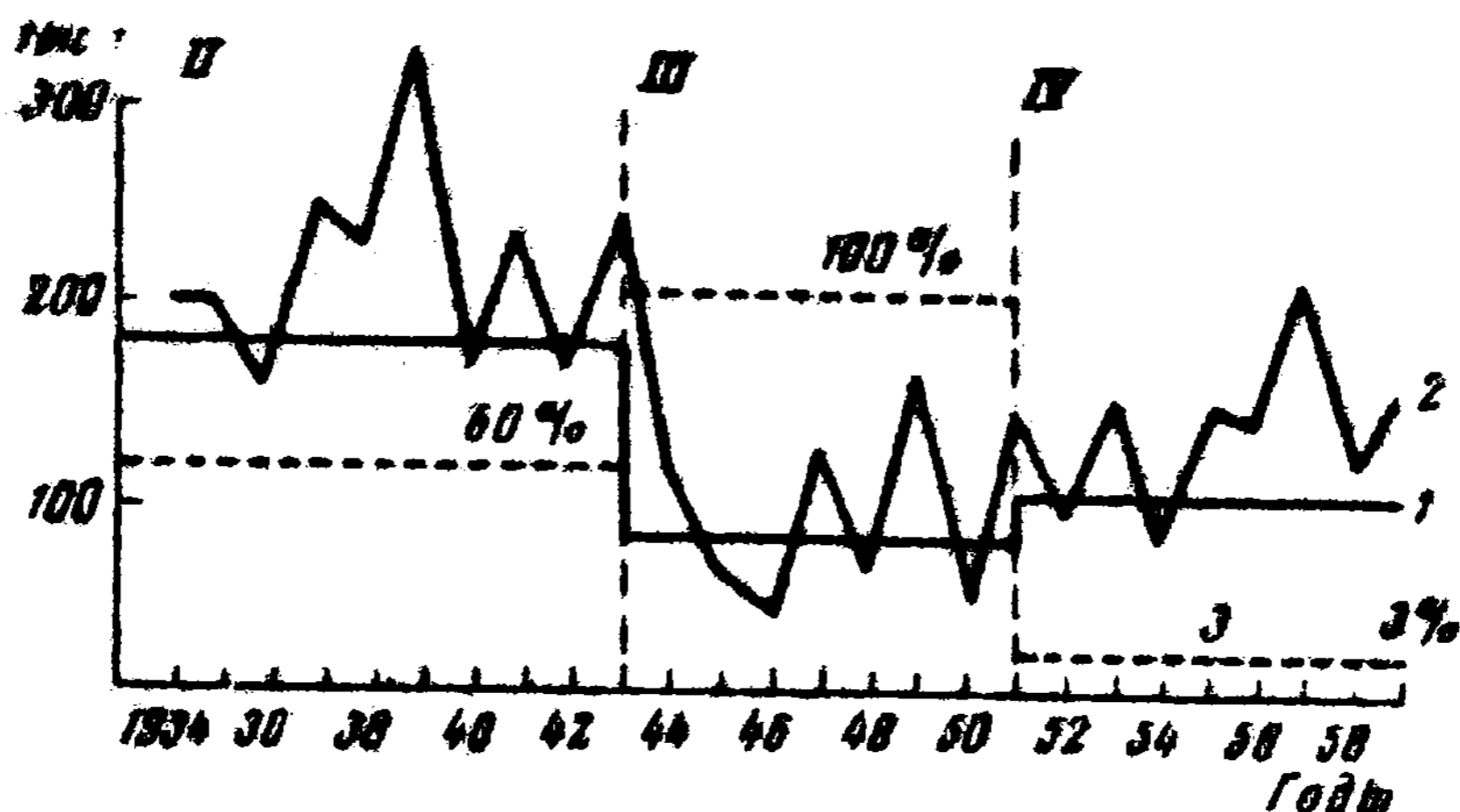


Рис. 5. Динамика уловов горбуши в северо-западной части Тихого океана
1 — средний улов камчатского стада; 2 — ежегодный улов на Дальнем Востоке; 3 — заполнение нерестилищ в р. Большой; II—IV — этапы промысла (см. табл. 5)

Каждому этапу свойствен определенный средний уровень уловов, связанный с состоянием запасов лососей и интенсивностью лова. Обращает на себя внимание, что в последние годы на советских предприятиях уловы лососей очень быстро сокращаются, а количество производителей, доходящих до нерестилищ, уменьшается в еще большей степени. Ряд соответствующих показателей по отдельным этапам развития промысла приведен в табл. 6.

Таблица 6

Численность лососей, учтенных на длительно контролируемых типичных нерестилищах в реках Камчатки, % и количеству рыб на III этапе промысла

Вид лососей	Месторасположение нерестилищ	II этап	III этап	IV этап
		(1934—1943 гг.)	(1944—1951 гг.)	(1952—1958 гг.)
Кета Красная	р. Большая	53,0	100,0	5,0
	р. Озерная	25,0	100,0	42,0
	От р. Большой до р. Круто- горовой	нет сведений	100,0	15,0
Горбуша	Западное побережье	64,0	100,0	3,0

Особого внимания заслуживает тот факт, что на втором этапе уловы лососей были в полтора раза выше, чем на наиболее сопоставимом по размаху и технике промысла четвертом этапе. Однако столь малого подхода рыб на нерестилища, как на современном этапе, в те годы не наблюдалось. Это объясняется не только повышением общей интенсивности промысла лососей на его современном этапе в северо-западной части Тихого океана. Здесь сказываются также вредные последствия применяемых методов лова лососей в открытом море.

Как известно, флюктуация у лососей происходила и происходит под сильным влиянием разнообразных абиотических и биотических факторов, постоянно действующих на нагульном и нерестовом ареалах. Следует особо подчеркнуть, что эти естественные факторы

оказывают в одних случаях положительное, в других — отрицательное воздействие на выживаемость отдельных поколений, тем самым существенно влияя на размеры ежегодного пополнения запасов лососей. Таким образом, временами образуются весьма обильные или слабые подходы лососей к районам воспроизводства. Улов же обыкновенно действует под отрицательным знаком, так или иначе сокращая численность популяций лососей в периоды нагула или нерестовой миграции и ограничивая возможности воспроизводства.

В дальневосточных водоемах систематически ведутся гидрометеорологические наблюдения. Их анализу и обобщению уделяется неослабное внимание. Не касаясь подробно климатических изменений в зоне распространения дальневосточных лососей, отмечу лишь, что таких сдвигов в климатических характеристиках, которые могли бы вызвать наблюдающееся сокращение численности лососей, пока не обнаруживается. Это еще более подтверждает, что в настоящее время размах и интенсивность промысла лососей представляют основной фактор сокращения выживаемости этих рыб.

Послевоенный японский морской промысел лососей явился очень большой нагрузкой на запасы лососей в дополнение к той, которую они испытывали со стороны уже ранее широко развитого прибрежного отечественного промысла. Масштабы и методы этого промысла не согласуются с действительными сырьевыми возможностями и не учитывают изменений в состоянии запасов лососей, а популяции отдельных районов Дальнего Востока в открытом море облавливаются очень неравномерно.

Японский морской промысел характеризуется, кроме того, рядом особых отрицательных сторон, вызывающих сильное сокращение запасов лососей. Он использует очень много мелкой подрастающей кеты и красной, средний вес которых вдвое меньше веса половозрелых рыб, вылавливая таких рыб (в штучном исчислении) во многих случаях даже больше, чем крупных половозрелых особей, а именно 60—70% общего улова, а иногда и более. В связи с этим надо сказать, что современные уловы лососей качественно отличны от уловов лососей в прошлые годы. Для добычи одной тонны лососей в открытом море теперь извлекается из водоема в полтора-два раза больше рыб — потенциальных производителей, — чем прежде. Поэтому нельзя безоговорочно сопоставлять весовые показатели современных уловов с прошлыми.

Наряду с этим отрицательным обстоятельством японский промысел лососей допускает крупные потери сырьевых ресурсов вследствие травмирования сетями и крючковыми снастями значительного числа лососей, которые выпадают из сетей, срываются с крючков и гибнут в море. Работами советских научно-исследовательских судов установлено, что около 10—12% лососей выпадает из ячей при выборке сетей на судно. Наличие этих потерь подтверждается также опубликованными сообщениями наблюдателей США на японских судах-матках, а также изучением травмирования рыб сетями, в результате которого до прибрежных районов СССР доходит только часть выравнившихся из сетей лососей. Следовательно, помимо рыб, выпадающих при выборке сетей, погибает много лососей, уходящих из сетей и с переметов с тяжелыми ранениями или дошедших до крайней степени изнурения от долгих попыток освободиться. Все указанные потери в совокупности оцениваются величиной не менее 25—30% общего японского улова лососей.

Анализ научных и промысловых данных показывает, что приблизительно 400—500 тыс. лососей ежегодно гибнет в результате массового травмирования японскими орудиями лова и простого вынадевания из сетей задохнувшихся рыб, обыкновенно наиболее крупных (не застревающих глубоко в ячее).

Вследствие селективности сетей японский промысел нарушает нормальное соотношение полов в популяциях лососей, в частности горбуши, вылавливая преимущественно более крупных самцов (до 65—60%, а иногда и более). Тем самым резко ухудшаются биологические условия нормального размножения горбуши.

В свете приведенных данных становится понятнее, почему на современном этапе промысла, при меньшем, чем на втором этапе, весе вырешении уловов численность стад лососей и в особенности производителей на нерестилищах резко падает.

Кратко изложенные нами материалы о современном промысле лососей не только объясняют основные причины происходящих на наших глазах изменений численности дальневосточных лососей, но и позволяют обосновывать практические действия, направленные на сохранение лососевых ресурсов.

Осенью 1956 г. вступила в действие Советско-Японская рыболовная конвенция, главной целью которой является сохранение и рациональное использование лососевых ресурсов северо-западной части Тихого океана. В соответствии с этой конвенцией уже приняты некоторые ограничения японского промысла, направленные на обеспечение воспроизводства запасов лососей. Однако система этих ограничительных мер еще далека от совершенства. Об этом свидетельствуют приведенные выше материалы и тот факт, что в современных условиях советские прибрежные предприятия в ряде районов Дальнего Востока, например на Камчатке, уже не обеспечиваются лососевым сырьем, вследствие прекращения промысловых подходов лососей. Это обстоятельство весьма тяжело отзывается на их экономике.

Для коренного улучшения создавшегося положения необходимо действовать в двух направлениях:

1. Существенно расширить разносторонние работы по изучению воспроизводства лососевых в нынешних сложных условиях, полнее охватив этими работами различные районы Дальнего Востока. Параллельно необходимо усилить изучение морского распространения и миграций лососей в северо-западной части Тихого океана.

2. На основе принципов Советско-Японской рыболовной конвенции необходимо усовершенствовать систему регулирования промысла лососей в открытом море. Главными промыслово-биологическими задачами в этой области должны быть: а) обеспечение более свободного подхода нерестовых популяций лососей к берегам и в реки каждого района воспроизводства и б) устранение массового травмирования и гибели раненых рыб, а также прекращение прилова в открытом море огромного количества мелких, как правило, неполовозрелых лососей.

Положительное решение этих задач в ближайшее время совершенно необходимо. Только оно может создать условия для восстановления численности лососей Камчатки и других важных рыбопромысловых районов Дальнего Востока и обеспечить рациональное использование запасов этих ценных рыб.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

(Тезисы доклада)

П. А. Моисеев

(Институт морфологии животных Академии наук СССР)

1. Специфические особенности состава и происхождения ихтиофауны, исторического прошлого бассейна и условий обитания большинства промысловых объектов северо-западной части Тихого океана являются одними из важнейших причин, приведших к выработке у них ряда приспособительных свойств, направленных на поддержание высокого уровня численности, но в то же время обуславливающих широкие амплитуды колебаний численности многих объектов.

2. Многочисленность обособленных, локальных стад, приуроченность нереста к ограниченным по площади и преимущественно к прибрежным районам с определенным комплексом условий, характерных сравнительно узким диапазоном колебаний их показателей, сильная изменчивость океанологических условий (и в первую очередь обеспеченности пищей) в период развития личинок и мальков, интенсивное выедание молоди весьма многочисленными хищниками и прочее — все это являлось причиной значительных колебаний численности отдельных поколений и популяций в целом основных промысловых объектов дальневосточных морей.

3. Особенно значительны колебания численности отдельных поколений (нередко почти стократные) у активных мигрантов, развитие икры, личинок и молоди которых происходит в районах, характерных сильными колебаниями абиотических и биотических условий (сельдь, сардина, скумбрия, лососи и др.).

4. В то же время численность ряда промысловых объектов с ограниченной способностью к протяженным миграциям и со сравнительно более стабильным пополнением в результате относительно меньшей амплитуды изменений условий развития личинок и молоди колеблется значительно меньше как у отдельных поколений, так и их популяций (камбала, треска, навага и др.).

5. Первой группе промысловых объектов в периоды высокой численности особенно свойственно значительное расширение ареала, активное освоение новых районов (даже с относительно малоблагоприятными гидрологическими условиями) с целью обеспечения популяции доста-

точным количеством корма. В этих случаях протяженность кормовых миграций резко увеличивается. В периоды же низкой численности ареалы и протяженность миграций значительно сокращаются (тихоокеанская сардина, япономорская скумбрия, охотоморская и сахалино-хокайская сельдь, горбуша).

6. Промысел, базирующийся на первой группе объектов, должен быть соответственно подготовлен к возможности многократных изменений размеров уловов и существенного изменения районов лова рыб в нагульный период, обусловленной значительными колебаниями численности под воздействием естественных факторов. Однако вследствие упомянутых особенностей промысловые объекты этой группы весьма подвержены воздействию интенсивного и нерационального промысла. В периоды низкой численности это воздействие еще более усиливается. Этим с особой остротой диктуется необходимость эффективных мер по регулированию промысла указанных объектов.

7. Промысел, базирующийся на второй группе промысловых объектов, имеет более устойчивый характер. При условии рационального ведения лова и соблюдения допустимого уровня уловов этот промысел может оставаться на относительно стабильном уровне в течение длительного периода. Однако сравнительно ограниченные районы обитания, малая протяженность миграционных путей и относительно постоянный объем пополнения делают эти объекты весьма подверженными воздействию чрезмерно интенсивного промысла, изымающего недопустимо большую часть стада, что в свою очередь быстро приводит к перелову и к снижению рыбопродуктивности популяции. Все это требует установления строгих мер регулирования промысла и в первую очередь определения допустимого размера вылова.

8. Изложенное свидетельствует о том, что биологи подавляющего большинства промысловых рыб, обитающих в окраинных морях северо-западной части Тихого океана, свойствен ряд особенностей, направленных на поддержание высокой численности; эти особенности должны тщательно учитываться при планировании уловов и организации рационального рыболовства.

О СВЯЗЯХ ТЕМПА РОСТА И ЧИСЛЕННОСТИ КРАСНОЙ

Ф. В. Крогнус

(Камчатское отделение Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии)

Связи между изменениями темпа роста и колебаниями численности рыб, а также важное биологическое значение этих связей выяснены давно. Адаптивное значение роста рыб всесторонне рассмотрел В. В. Васнецов (1947, 1953). При недостатке корма, по Васнецову, не только замедляется рост, но и сокращается темп размножения, т. е. численность рыб и их рост являются факторами, регулируемыми друг друга. Однако установленные закономерности относятся к морским и пресноводным рыбам. Рост тихоокеанских лососей изучен очень слабо; еще менее изучены связи между колебаниями численности лососей и темпом их роста. Между тем тихоокеанские лососи, рыбы проходные и нерестующие однажды в жизни, благодаря этим особенностям коренным образом отличаются по биологии как от морских, так и от пресноводных рыб.

Обычно молодь растет быстро, а с возрастом рыбы ее рост замедляется. Молодь лососей в пресных водах растет медленнее, чем во время нагула в море. Условия нагула и темп роста лососей в течение этих двух периодов настолько различны, что связи между численностью лососей и темпом их роста могут быть также совершенно иными.

Следствием однократного нереста является отсутствие возврата в море и накапливания отнерестовавших рыб в стадах тихоокеанских лососей. В сочетании с более или менее коротким жизненным циклом это придает большое своеобразие возрастной структуре их стад и не может не сказываться на связях между численностью и темпом роста рыб.

Если лососи облавливаются только береговым промыслом, то возможность вылова незрелых рыб исключается; поэтому береговой лов не может быть фактором, разреживающим нагуливающееся стадо лососей. Активный промысел тихоокеанских лососей, если он ведется на путях миграций, хотя и вылавливает некоторое количество неполовозрелых рыб, но обычно не более, чем за год до их нерестовой миграции; поэтому активный лов тоже не может рассматриваться как фактор, вызывающий путем разреживания стада повышение темпа роста и ускорение созревания лососей и оборачиваемости их стад. Активный лов тихоокеанских лососей в море на путях миграций может путем разрежи-

важня стада вызывать некоторое ускорение роста только в период миграции.

По продолжительности жизненного цикла красная стоит на втором после чавычи месте среди представителей рода *Opsoglypheus*; она остается в море в течение двух, трех, иногда четырех лет, а молодь ее живет в пресных водах дольше, чем молодь других видов этого рода. Фактор роста и скорость созревания красной весьма существенны как для оборачиваемости стада, так и для формирования косяков и нерестовых стад. Поэтому выяснение связей между численностью красной и темпом ее роста не только представляет большой теоретический интерес, но ведет к разрешению весьма важных практических задач.

У красной есть еще одна особенность. Из лососей рода *Opsoglypheus* только красная размножается в озерах. Во многих из них (Курильское, Азабачье, Паланское, Карлук и ряд других азиатских и американских озер) воспроизводятся очень большие по численности стада красной. Обычно в озерах молодь живет больше, чем в реках, и поэтому интересные нас связи в этих случаях существеннее.

Из разных нерестово-выростных водоемов молодь красной скатывается в неодинаковом возрасте: из ключей и рек обычно в возрасте одного года, из озер — как годовалой, так и двух- и трехгодовалой. Преобладающий возраст покатной молоди обычно типичен для данного стада красной, хотя в некоторые годы могут наблюдаться и значительные изменения в возрастном составе покатной молоди.

Сравнение средних длин и весов покатной молоди из разных водоемов (табл. 1) и количеств планктона в некоторых из них показывает,

Таблица 1

Средние длина и вес покатной молоди красной из разных водоемов

Водоем	Длина, см			Вес, г			Возраст покатной молоди, годы	Биомасса планктонных ракообразных, мг/л
	1+	2+	3+	1+	2+	3+		
оз. Дальнее . . .	11,5	15,6	19,1	15,5	39,1	69,2	1,2,3	2,98, средняя годовая (в 1931—1946 гг.)
оз. Аччён	—	15,7	17,2	—	34,3	41,5	2,3	9,4, летом (1953 г.)
оз. Курильское	—	9,0	10,9	—	18,0	11,0	2,3	0,82, средняя годовая (в 1942—43 гг.)
оз. Азабачье	10,0	—	—	9,3	—	—	1,2	—
р. Паратунка (ключи)	6,0	—	—	—	—	—	1	—
Ключ Карымай	7,1—9,4	—	—	—	—	—	1	—
оз. Култус . . .	8,5	12,0	—	6,3	15,8	—	1,2	0,2, средняя годовая (в 1928—1929, 1932—35 гг.)
оз. Карлук . . .	11,1	13,3	13,8	—	21,9	25,3	1,2,3,4	—

что размеры и вес покатной молоди находятся в прямой связи с обилием планктона в озерах. Из рассмотренных водоемов наиболее крупная молодь скатывается из озер Дальнего, Аччён, Карлук, где биомасса планктонных ракообразных составляет 2—3 мг/л и выше. Более мелкая молодь скатывается из озер Курильского и Култус, где биомасса планктонных ракообразных в среднем меньше 1 мг/л.

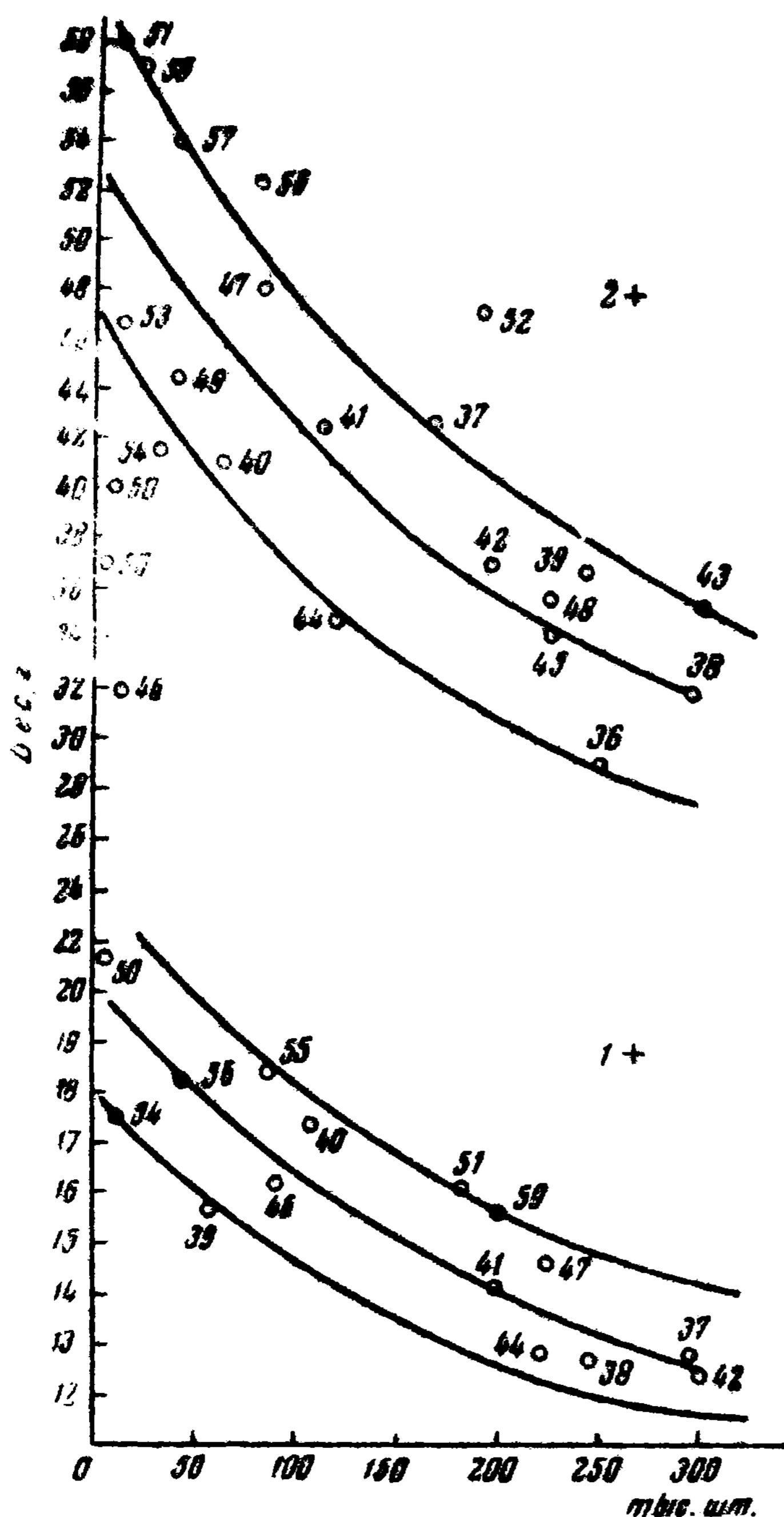


Рис. 1. Связь между весом годовалой и двухгодовалой поклатной молоди красной и ее численностью в поколениях (оз. Дальнее)

мощь между этими величинами (коэффициент корреляции $r = -0,815$).

Темп роста молоди может меняться не только в связи с изменениями ее численности, но и под влиянием других факторов (например темпе-

В настоящем сообщении будет проведено сравнение между молодью красной из озёр Курильского¹, Дальнего², Карлук³ и Култус⁴.

Многолетние данные о росте молоди в озёрах очень скудны. На рис. 1 представлена зависимость между ростом и численностью молоди красной из оз. Дальнего. О годовиках нанесены следующие данные: на абсциссе — сумма поклатных годовиков в году N и поклатных двухгодовиков в году $N+1$; на ординате — вес поклатных годовиков в году N . О двухгодовалой молоди нанесены следующие данные: на абсциссе — сумма поклатных годовиков в году $N-1$ и двухгодовиков в скате в году N ; на ординате — вес двухгодовиков в скате в году N . Кривые показывают, что между изменениями темпа роста молоди и колебаниями численности существует обратная, хотя и не прямолинейная зависимость.

Риккер (Ricker, 1937) нашел, что обратная зависимость между ростом и численностью молоди красной из оз. Култус проявляется лишь в крайних случаях. Однако позднее Фёрстер (Foerster, 1944) получил ясно выраженную обратную зависи-

¹ До 1949 г. по данным В. В. Азбелева (1949), а позднее — по данным Т. В. Егоровой (1955, 1957, 1969).

² По данным Е. М. Крохина и кашиным

³ По данным Роунсфелла (Rounsell, 1956).

⁴ По данным Фёрстера (Foerster, 1936, 1944).

ратуры или увеличения количества конкурентных рыб), что нарушает правильность связи между ростом молоди и ее численностью, осуществляемой через кормовые условия. Именно этим объясняется сильное уклонение некоторых точек на рис. 1, особенно у двухгодовиков.

Взаимосвязи между темпом роста молоди красной, ее численностью и кормовыми условиями в озере могут значительно меняться, что хорошо видно на примере оз. Дальнего. Количество молоди, выкармливающейся в этом озере, резко сократилось после 1943 г. и в дальнейшем достигало прежних величин лишь в некоторые годы. Одновременно в озере резко возросло количество колюшек; поэтому потребление планктона не уменьшилось, и снижение численности молоди не сопровождалось ускорением темпа ее роста; после 1947 г. численность колюшки вновь упала.

В оз. Дальнем, как и во многих других озерах (Карлук, Култук и др.) есть красная, созревающая без ската в море, называемая нами «карликовой», а Риккером «остаточной» (residual).

За период наблюдений в нескольких поколениях бывало очень много карликовой красной (примерно до 30 тыс. шт.), что составляло около 40% по численности и 150% по весу скатившейся молоди. Поскольку она созревает на третьем или четвертом году и вес ее в среднем около 170—180 г., общая масса ее может составлять около 5,3 т; она питается еще и во время нереста и потребляет большое количество корма в озере.

С 1948 г. резко сократилось количество красной, возвращающейся на нерест в оз. Дальнее. Е. М. Крохин (1959) показал, что сокращение численности нерестующих производителей красной привело к не менее резкому снижению содержания фосфатов в воде Дальнего озера, так как трупы отнерестовавших рыб являются для озера своеобразным удобрением и важным элементом биогенного баланса. Однако количе-

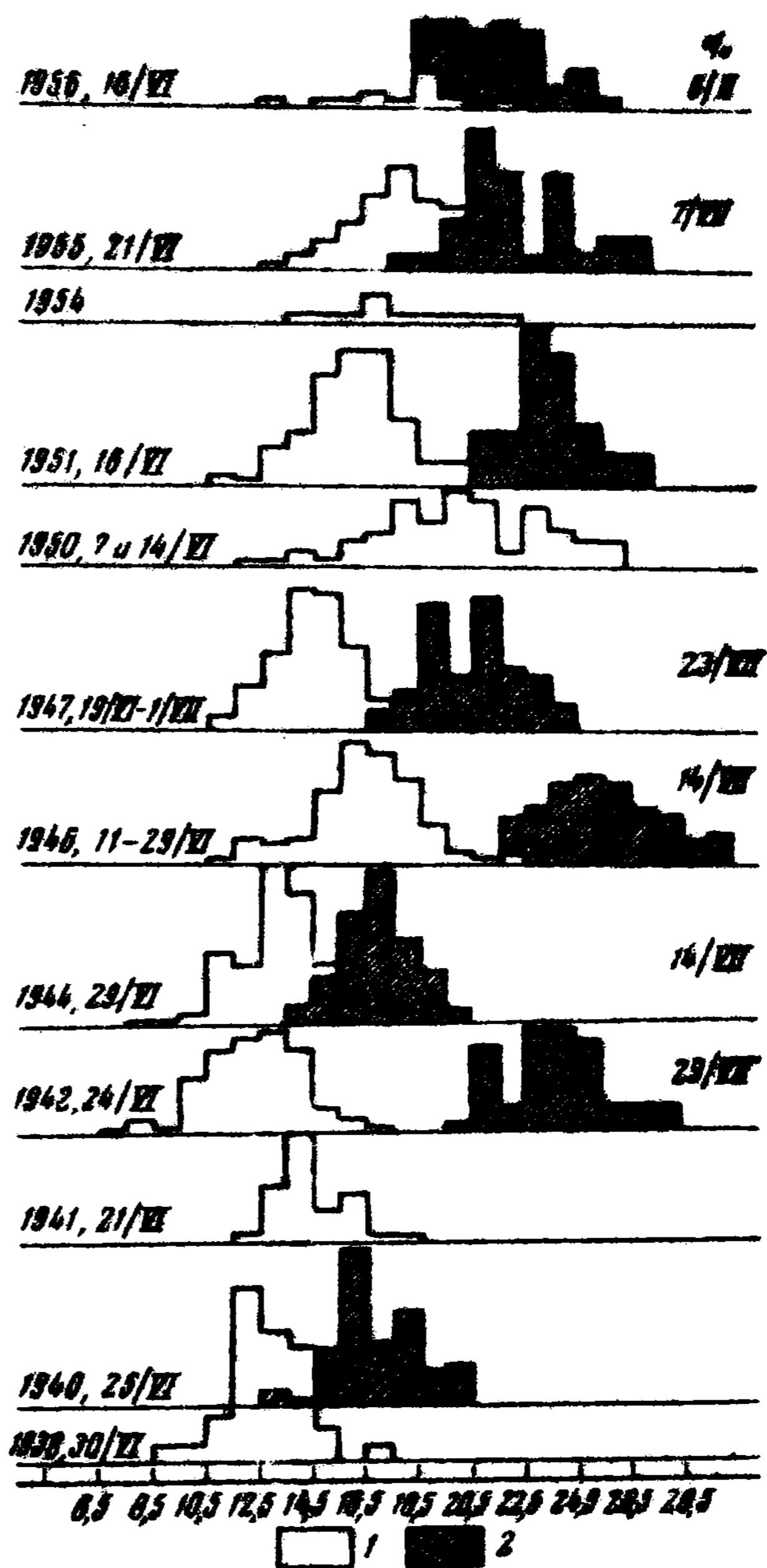


Рис. 2. Изменения веса годовиков красной, скатывающихся из оз. Дальнего

1 — скат по 1 июля; 2 — скат после 1 июля

ство кормового зоопланктона в озере, судя по ловам планктонными сетями, не уменьшилось. Вероятно, средняя годовая биомасса планктонных ракообразных мало изменилась вследствие того, что сокращение потребления планктона молодью уравнивалось уменьшением продукции планктона. Кормовые условия в озере, по-видимому, скорее даже несколько улучшились, чем ухудшились, и на экземпляр молоди стало приходится больше ракообразных.

Одновременно с сокращением количества молоди в ней произошли существенные изменения. Рост ее ускорился; ее линейные и весовые размеры, видимо, стали приближаться к предельно возможным, так как даже значительное увеличение количества планктона на 1 экз. молоди перестало сопровождаться увеличением веса покатников. Значительно расширились пределы колебаний длины и веса молоди, особенно двухгодовиков (рис. 2 и 3). Аналогичное явление наблюдалось и в оз. Култус: в годы большой численности молоди ряды по длине и особенно по весу были более компактными (Фёрстер, 1944). Это показывает, что при большей дисперсности молоди в озере темп ее роста не только увеличивается, но становится менее однородным. В данном случае увеличение изменчивости веса молоди не свидетельствует об ухудшении условий питания, как это наблюдал Г. Д. Поляков (1958), так как изменения веса не связаны с переходом молоди на другие объекты питания.

Описанное явление хорошо иллюстрирует высказанные Г. В. Никольским (1955) положения о том, что индивидуальная изменчивость находится под влиянием условий среды, и чем они разнообразнее для популяции, тем шире амплитуда изменчивости свойств, являющихся приспособлениями к этим условиям, а также о том, что индивидуальная изменчивость — и закономерное, и случайное явление.

Вместе с тем увеличилась длительность пребывания молоди в озере. Раньше большинство молоди скатывалось годовалой. Начиная с поколения 1943 г., годовалая молодь скатывается даже не ежегодно; большая часть молоди скатывается двухгодовалой, часть — трехгодовалой и значительное количество, как уже сказано, созревает в озере без ската в море.

Динамика численности красной, размножающейся в оз. Дальнем, типична для стада из других нерестовых водоемов восточной части Камчатского полуострова (в частности для стада красной из р. Камчатки) и очень сходна с динамикой численности красной из оз. Карлук. Роунсфелл (Rounsfell, 1958) сообщает об аналогичных изменениях в оз. Карлук и нагуливающейся в нем молоди красной. После сокращения численности нерестующей в озере красной и количества нагуливающейся молоди увеличилась численность колюшки, молодь красной стала дольше задерживаться в озере. Роунсфелл (1958) и Барнаби (Barnaby, 1944) считают, что обратной зависимости между темпом роста и численностью молоди красной в оз. Карлук нет.

У красной из р. Озерной рассматриваемая зависимость сложнее. Как показал Е. М. Крохин (1959), в оз. Курильском существует прямая связь между количеством отнерестовавших производителей красной и изменениями количества науплиусов *Cyclops strenuus*. Кроме того, в озерном стаде красной есть прямая зависимость между количеством производителей и численностью происшедшего от их нереста поколения, т. е. колебания численности выкармливающейся в озере молоди сопровождаются одинаково направленными колебаниями количества ракообразных в озере. Поскольку эти две величины противоположно влияют на рост молоди, то связь последнего с колебаниями

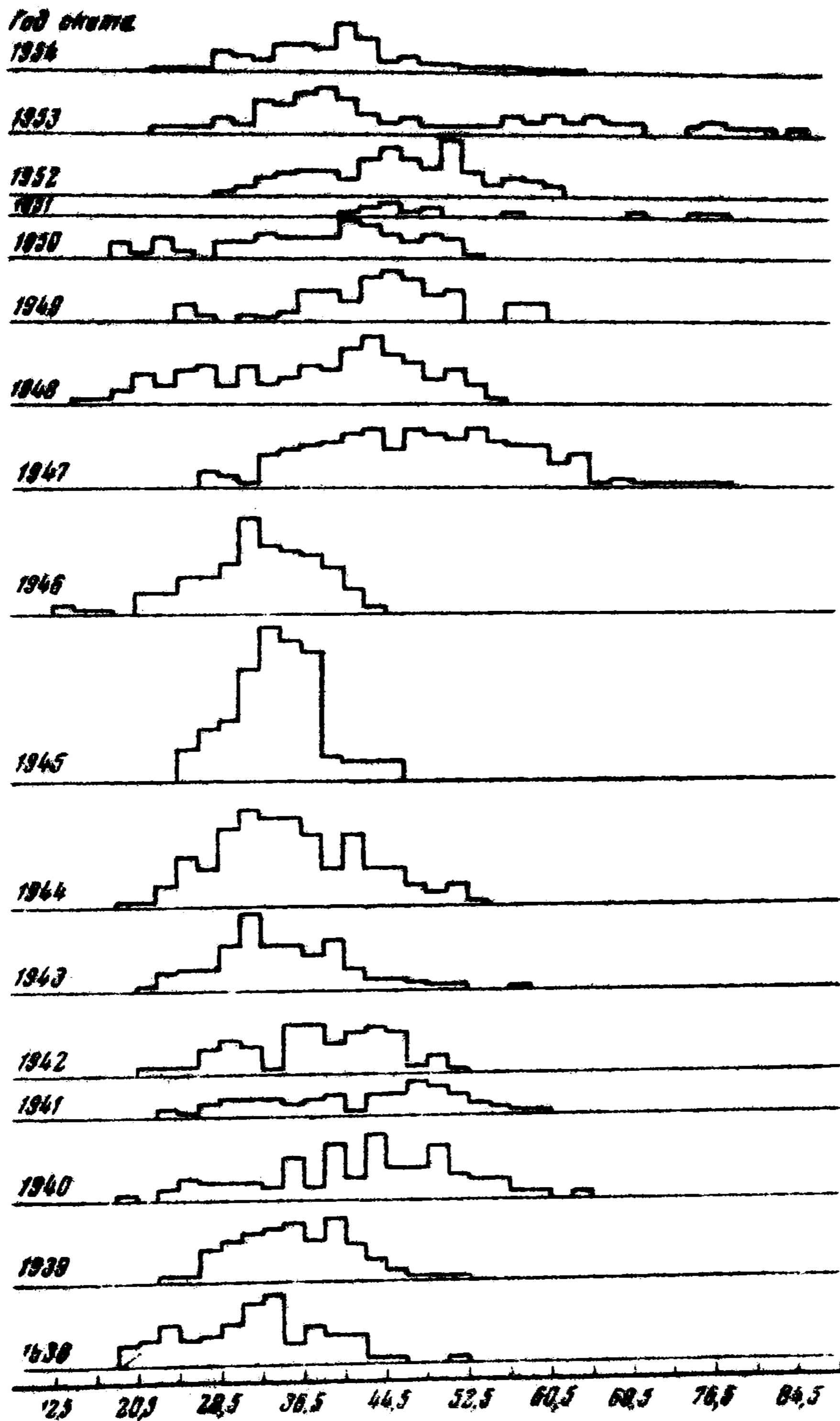


Рис. 3. Изменения веса двухгодовалков красной, скатывающихся из оз. Дальнего

ее численности выявляется лишь в тех случаях, когда колебания количества ракообразных в озере и численности молоди нецелостно согласованы между собой.

В начале сороковых годов, при существовании интенсивного японского промысла красной как у берегов, так и в открытом море, в оз. Курильское проходило мало производителей красной (0,5 млн. шт.) и были невелики количества как науплиусов, так и молоди красной в озере; в этот период молодь достигала максимальных из наблюдавшихся длины и веса (9—10 г). В дальнейшем, до начала пятидесятых годов, когда возобновился японский лов лососей в открытом море, количество производителей красной, проходивших в оз. Курильское, возросло; соответственно увеличивались количества науплиусов и молоди красной в озере. Так, в средних по численности поколениях (при средних количествах науплиусов) молодь весила в среднем 6,7—7,7 г; когда численность поколений достигла 10 млн. шт., при среднем количестве науплиусов во время нагула молоди в озере, средний вес покатной двухгодовалой молоди упал до минимальной наблюдавшейся величины — 6,2 г; вместе с тем в другом поколении такой же мощности, но при максимальном наблюдавшемся количестве науплиусов средний вес молоди достигал 7,9 г. В поколениях 1954 и 1955 гг., происшедших соответственно от 0,3 до 0,5 млн. шт. производителей красной, молодь весила выше среднего (8,3 и 8,6 г).

Эти данные показывают, что сокращение количества производителей, проходящих на нерест, не только непосредственно сказывается на уменьшении численности воспроизводимых стад лососей, но и вызывает глубочайшие изменения в нерестовом озере, в кормовых условиях для молоди и в самой молоди красной, что еще усугубляет колебания ее численности.

Обычно из одного поколения красной в более раннем возрасте скатывается молодь с лучшим темпом роста. Это наблюдается всюду, где возраст покатной молоди неоднороден (озера Курильское, Дальнее, Карлук, Чилко — Азбелев, 1949; Егорова, 1957; Rounsfall, 1958; Foerster, 1944; Clutter a. Whitset, 1956), и подтверждается не только данными обратного расчисления, но и фактическими наблюдениями. Так, годовалая молодь, пойманная в Дальнем озере после преобразования ската, по длине и весу всегда была мельче покатной молоди того же возраста.

По-видимому, продолжительность пребывания молоди красной в озере может увеличиваться по разным причинам, и биологическое значение и результаты этого могут быть принципиально противоположными.

Иногда темп роста замедляется очень сильно, и к возрасту, в котором она обычно скатывается, молодь красной достигает очень небольших размеров и веса; в этих случаях часто возрастает процент молоди, остающейся в озере еще на год, и покатная молодь бывает сравнительно мелкой. Иногда это замедление роста связано с высокой численностью нагуливающейся в озере молоди, как это было у красной из оз. Култус в обильных поколениях 1927 и 1931 гг. или у красной из р. Озерной в поколениях 1949, 1950 и 1951 гг. В других случаях увеличение процента молоди, остающейся на лишний год в озере, связано с изменениями других условий. В оз. Култус не раз большой процент молоди задерживался в малочисленных поколениях. По наблюдениям В. В. Азбелева (1949), значительная часть молоди красной оставалась на третий год в Курильском озере в те годы, когда озеро не покрывалось льдом и поэтому сильно охлаждалось.

Однако молодь в озере может задерживаться и по другим причинам. При сокращении численности воспроизводящегося в озере стада красной пищевая ниша ее молоди оказывается полностью занятой. В таких случаях она либо занимается конкурентами молоди — обычно трехиглой колюшкой, как это было в оз. Дальнем и, по-видимому, в оз. Карлук (Greenbank а. Nelson, 1959), или корюшкой, как это сложилось в оз. Азабачьем — либо сама красная стремится использовать освободившиеся кормовые ресурсы и остается в озере на более долгий, чем обычно, срок, обнаруживая при этом очень быстрый рост; в предельном случае, будучи в силу своего происхождения приспособленной к размножению в пресной воде, молодь проходной красной может превратиться в жилую карликовую форму («residual» Риккера). При этих обстоятельствах для восстановления численности красной необходимо любыми способами увеличивать количество молоди в озерах.

Хорошим показателем степени использования кормовых ресурсов озера является соотношение между биомассой и численностью покатной молоди. На рис. 4 представлено это соотношение у молоди красной в оз. Дальнем. Почти все точки, нанесенные на этом рисунке, расположены в пределах клинообразной полосы, ограниченной двумя выпуклыми кривыми, поднимающимися от начала координат в верхний правый угол рисунка. Проведя посередине полосы линию в каждой точке, равноотстоящую от крайних кривых, мы произведем графическое осреднение зависимости между численностью молоди и ее биомассой. Все точки, лежащие вверх и влево от средней кривой, будут соответствовать условиям, при которых кормовые ресурсы недоиспользуются молодью; наоборот, точки, расположенные вниз и вправо от этой кривой, будут относиться к условиям полного использования или даже некоторой недостатка кормовых ресурсов. Первый случай характеризуется крупными размерами молоди в озере, скатом ее преимущественно в двухгодовалом возрасте и возникновением карликовой формы. Во втором случае молодь скатывается главным образом в годовалом возрасте, размеры ее малы, карликовая форма отсутствует.

В табл. 2 приведены площади и объемы четырех озер, являющихся местами воспроизводства красной, а также показаны численность и биомасса скатывающейся из них молоди. Количество молоди красной из озер Курильского и Карлук рассчитано по численности возвращающихся

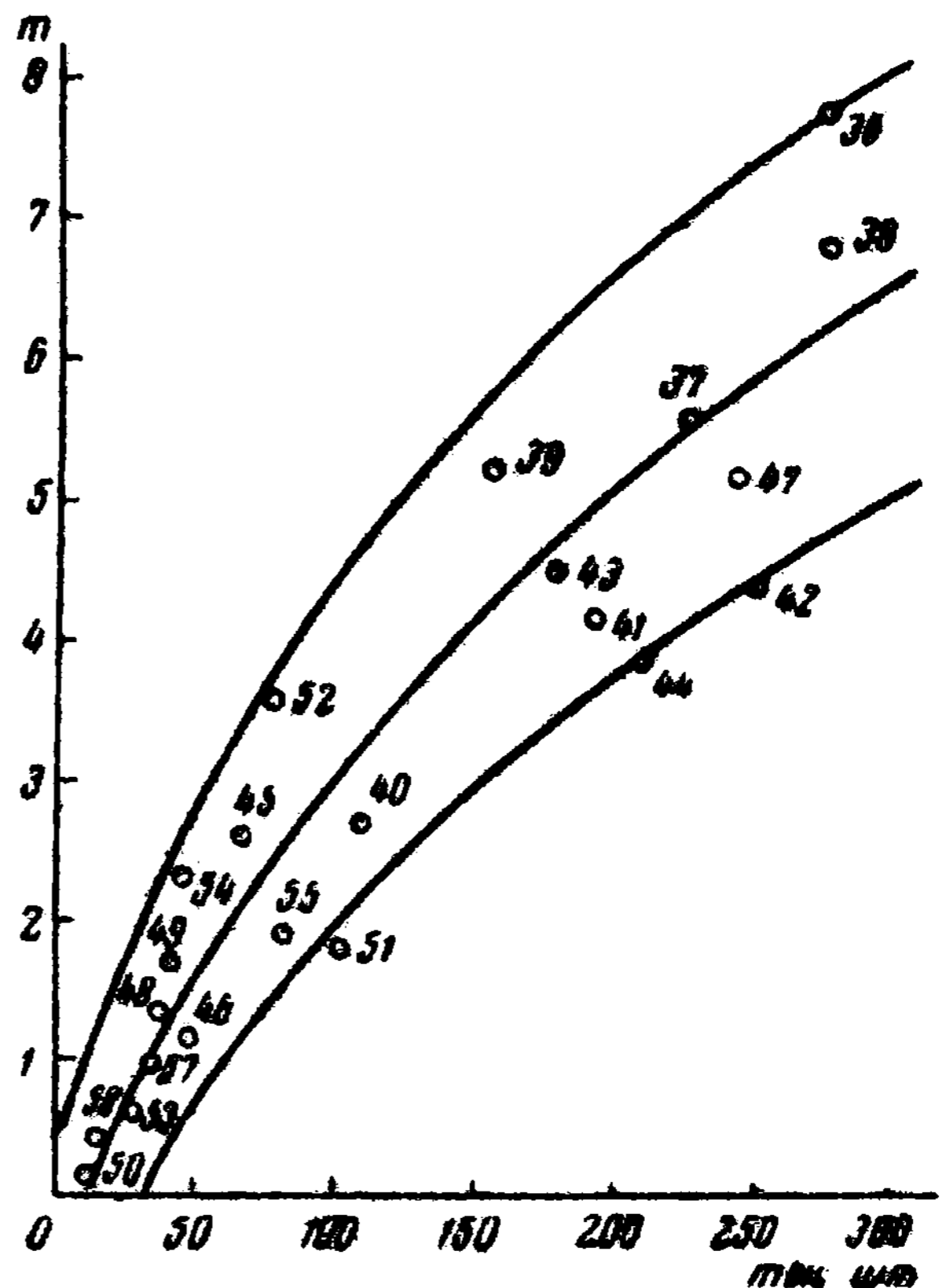


Рис. 4. Количество молоди красной (тыс. шт) скатывающейся из оз. Дальнего, и ее биомасса (т)

Таблица 2

Сравнение численности и биомассы покатной молоди красной по разным озерам

Озеро	Площадь, га	Объем, млн. м ³	Среднее количество скатывающейся молоди		Количество молоди на 1 га	
			млн. шт.	т	кг	шт.
Курильское	7490	13160	60,0	416,0	56	8000
Карлук	3950	1920	8,5	193,7	49	2000
Култус	626	201	1,2	6,8	11	1900
Дальнее	136	43	0,115	3,1	23	850

на нерест рыб. Расчет по оз. Карлук заимствован у Роунсфелла (1958), который на основании данных Барнаби (Barnaby, 1944) о мечении молоди принял возврат равным 17,4% от двухгодовалой и 25,3% от трехгодовалой молоди. Возврат красной из оз. Курильского нами принят равным 10% скатившейся молоди. Основанием для этого послужило то, что размеры и вес покатной молоди из озера Курильского и Култуса очень близки. По Ферстеру (1936) количество возвращающихся рыб находится в прямой зависимости от размеров скатившейся молоди и у красной из оз. Култуса оно близко к 10%.

Соотношение количеств молоди и ее биомасс в разных озерах не одинаково вследствие разницы в весах покатной молоди. Так, размеры и вес молоди из озера Дальнего и Карлука наиболее сходны (хотя вес молоди, скатывающейся из оз. Дальнего, все же значительно больше); поэтому соотношение между численностями покатной молоди из обоих озер и их биомассами близки (в Дальнем озере численность меньше, чем в оз. Карлук, в 75 раз, а биомассы — в 65 раз).

Близки также веса покатной молоди во второй паре озер — Курильском и Култусе; соответственно сходны в них и соотношения численности покатной молоди и биомассы: в оз. Култусе численность молоди в 50 раз, а биомассы в 60 раз меньше, чем в оз. Курильском. Наоборот, если сравнивать количества покатной молоди и ее биомассы в озерах Курильском и Карлук или в Култусе и Дальнем, то соотношение количества молоди в обоих случаях окажется равным примерно 10, а соотношение биомасс составит около 2. Это показывает, что в озерах Дальнем и Карлук кормовая база используется в меньшей степени, чем в озерах Култусе и Курильском, и задержка в них молоди, вероятно, связана с ее стремлением использовать свободные кормовые ресурсы.

Очень близки к нашим взгляды Роунсфелла (1958). По его мнению, покатная миграция молоди обуславливается не только размерами и весом, но и численностью молоди. В таком случае размерный порог для возникновения покатной миграции будет изменяться в обратной зависимости от биомассы молоди. Если бы размерный порог не зависел от численности, то в годы обилия молоди она совсем не скатывалась бы и, наоборот, в годы ее малочисленности скатывалась бы вся годовалой.

Если высказанная теория верна, то она, по Роунсфеллу, объяснит как задержку в пресных водах молоди слабых поколений, так и увеличение продолжительности пребывания молоди в озере после общего снижения численности стада красной. Подобное комбинированное воздействие численности и размеров способствует стабилизации численности как слабых, так и мощных поколений. Становится ясным, что

для исправления положения следует повышать количество молоди в озере путем увеличения пропуска производителей или повышением выживания молоди (Rounsfell, 1958).

Таким образом, практический конечный вывод у Роунсфелла и у нас одинаков: в случае депрессивного состояния стада красной для повышения ее численности следует любыми способами добиваться увеличения количества молоди в выростном водоеме.

Как видно из рассмотренных данных, в пресных водах темп роста молоди изменчив, и средние размеры и вес, каких достигает молодь к скату, далеко не одинаковы в разные годы; во многих случаях рост молоди находится в обратной связи с ее численностью.

Таблица 3

Пределы многолетних колебаний среднего веса красной из оз. Дальнего и р. Озерной

Пол и период жизни	оз. Дальнее				р. Озерная			
	Вес*		Разница		Вес*		Разница	
	наиболь- ший	наимень- ший	абс.	%	наиболь- ший	наимень- ший	абс.	%
$3_1 + \text{и } 4_1 + (\text{среднее})$								
Самцы	2,65	1,74	0,91	34,2	2,37	1,78	0,59	25,0
Самки	1,45	1,06	0,51	28,0	2,13	1,61	0,52	24,5
$4_1 + \text{и } 5_1 + (\text{среднее})$								
Самцы	2,90	1,88	1,02	35,0	3,59	2,47	1,12	33,0
Самки	1,56	2,42	0,86	35,6	2,82	2,22	0,60	21,4
$1 +$								
Пресноводный	20,9	12,5	8,4	40,0	10,1	6,2	3,9	38,7
$2 +$								
	57,3	28,8	28,5	50,4	15,1	9,4	5,7	38,0
$2 +$								
	57,3	28,8	28,5	50,4	15,1	9,4	5,7	38,0

* Вес рыб старших возрастных групп указан в килограммах; вес рыб в пресноводный период жизни — в граммах.

Связи между темпом роста и численностью красной могут быть неодинаковы в течение пресноводного и морского периодов жизни. В табл. 3 указаны пределы колебаний среднего веса красной разных возрастных групп из Дальнего озера за 25 лет и из р. Озерной за 18 лет. Разница между этими величинами выражена в процентах наибольшего среднего веса. Все данные о рыбах, остававшихся в море два и три года, осреднены.

Приведенные величины показывают, что колебания средних весов по годам весьма значительны, но относительно несколько меньше, чем в течение пресноводного периода.

Существует ли связь между изменениями темпа роста красной в море и колебаниями численности в ее стадах?

На рис. 5 и 6 представлены средние веса рыб разных возрастных групп в нерестовых стадах красной, мигрирующих в р. Озерную и в оз. Дальнее. Эти данные показывают следующее:

1) веса рыб всех возрастных групп изменяются, за редкими исключениями, единообразно;

2) у красной из р. Озерной наблюдаются правильные изменения среднего веса через год, причем в нечетные годы средний вес красной

меньше, а в четные годы больше. Такие же замещения в некоторые периоды наблюдаются и у красной из оз. Дальнего;

3) корреляция между изменениями среднего веса и численности у красной из оз. Дальнего отсутствует, и, наоборот, существует почти правильная обратная зависимость между этими величинами у красной из р. Озерной.

И. Б. Бирман (1959) установил связь между изменениями скорости созревания озерновской красной (процентом рано созревших рыб — $4_2 +$) и колебаниями величины озерновского стада горбуши. Влияние колебаний численности горбуши в многочисленном стаде (амурском)

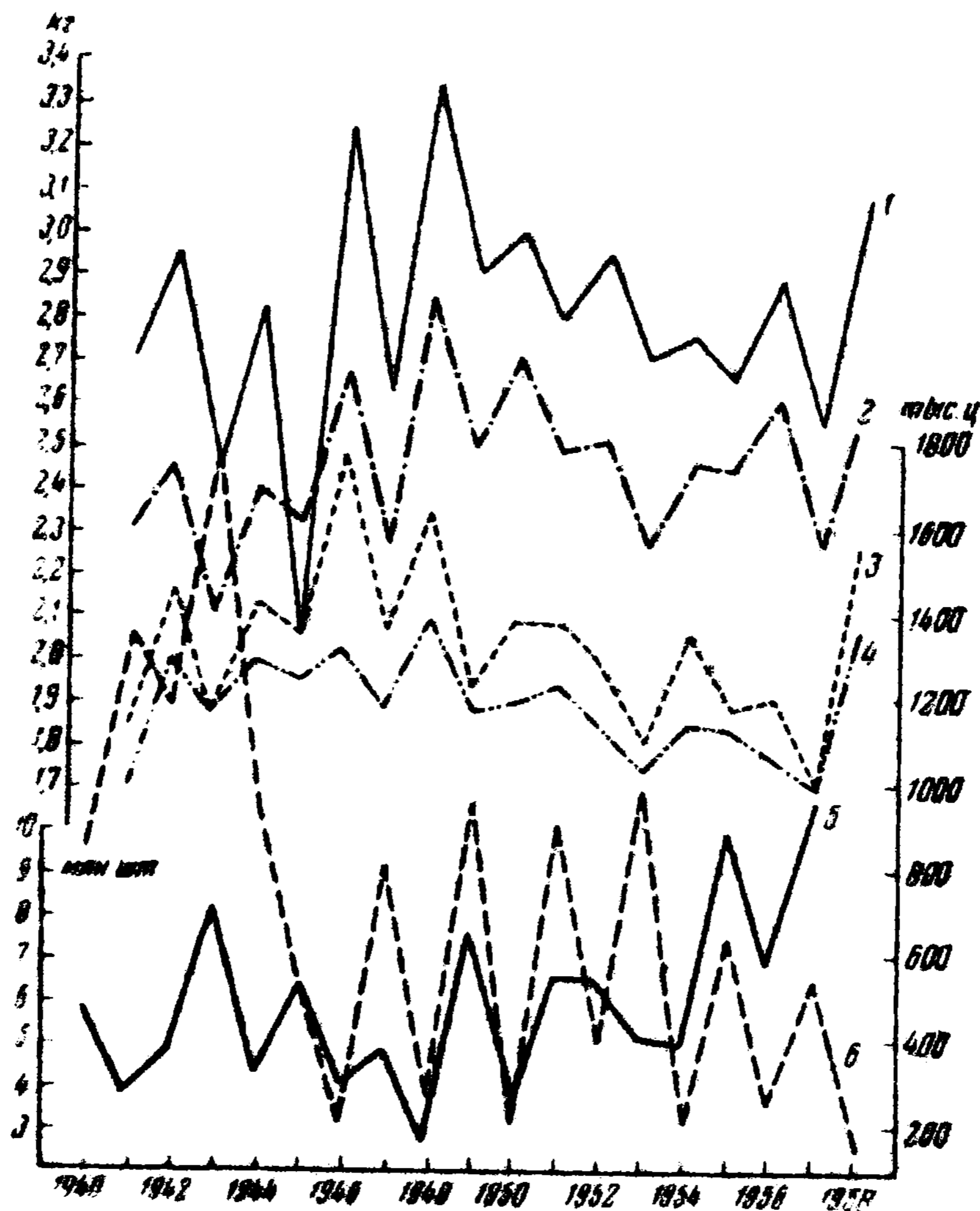


Рис. 5. Средний вес озерновской красной из возрастных групп $4_2 + 5_2 +$ (кг), ее численность (млн. шт.) и уловы западнокавказской горбуши (тыс. ц)

1 — средний вес самцов в возрасте $5_2 +$; 2 — то же самок; 3 — то же самцов в возрасте $4_2 +$; 4 — то же самок; 5 — численность красной; 6 — уловы горбуши

на рост горбуши в соседнем небольшом стаде (япономорском) показало И. Б. Бирманом (1956) раньше. Влияние колебаний численности горбуши на рост красной вполне возможно, так как питание красной в море наиболее сходно с питанием горбуши (Андреевская, 1958).

На рис. 5 нанесены колебания уловов западнокавказской горбуши (идентичных с колебаниями озерновской горбуши). Невозможно выяс-

нить, с чем больше связаны изменения роста озерновской красной: с колебаниями численности самой красной или западнокамчатской горбуши, так как последние почти полностью совпадают с первыми. Следует иметь в виду, что на рис. 5 показана численность озерной красной (т. е. уловы береговые и в открытом море и пропуск красной на нерестилища), а в отношении горбуши показаны только размеры береговых

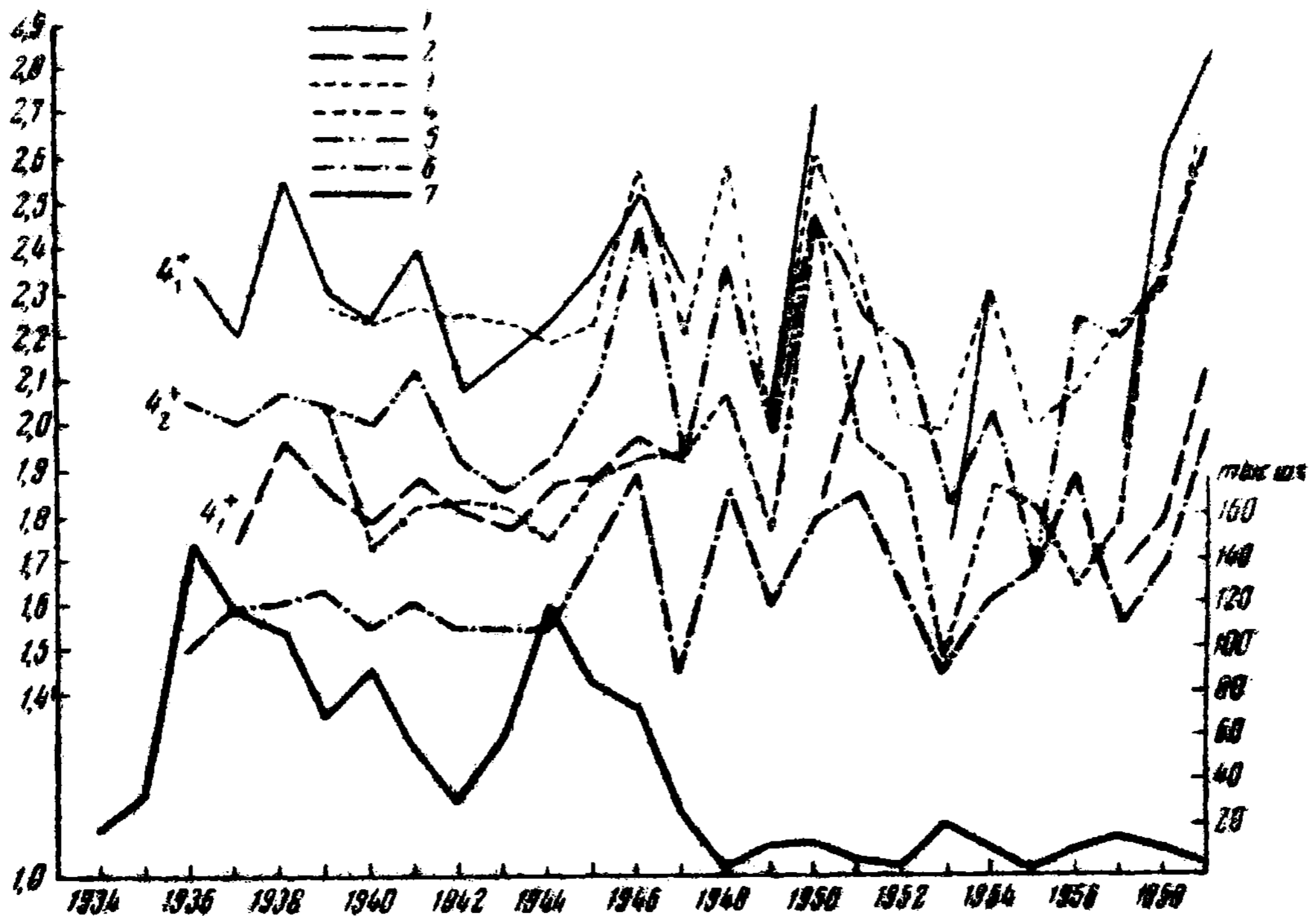


Рис. 6. Средний вес (кг) красной из оз. Дальнего из возрастных групп 4_1+ , 4_2+ и 5_2+ и ее численность (тыс. шт.)

1 — вес самцов в возрасте 4_1+ ; 2 — то же самок; 3 — то же самцов в возрасте 4_2+ ; 4 — то же самок; 5 — то же самцов в возрасте 5_2+ ; 6 — то же самок; 7 — численность

уловов (до 1944 г. советских и японских); японский вылов западнокамчатской горбуши в море не вошел в приведенные уловы.

На рис. 5 видно, что, помимо ежегодных колебаний величин нерестовых стад озерновской красной и западнокамчатской горбуши, существуют колебания с многолетней периодичностью. В середине сороковых годов наблюдался минимум численности, в начале сороковых и в середине пятидесятых годов численность озерновской красной была выше. Вместе с тем максимальный вес озерновской красной и наибольшие амплитуды его колебаний наблюдались также в середине сороковых годов. Таким образом, кривые веса озерновской красной являются зеркальным отражением не только ежегодных, но и многолетних колебаний ее численности, а также численности западнокамчатской горбуши. После 1957 г. наметилось снижение численности озерновской красной. В 1959 г. ее численность по сравнению с предыдущим четным годом, как это обычно бывает, не повысилась. Вместе с тем вместо обычного снижения веса¹ в нечетный год произошло дальнейшее уве-

¹ Это снижение вполне соответствует долгосрочному прогнозу, составленному Камчатским отделением ТИНРО еще в 1963 г.

лишение веса, который достиг максимальной величины, отмеченной только в 1948 г.

Сравнение рис. 5 и 6 показывает, что в колебаниях веса красной из оз. Дальнего и из р. Озерной есть много общего. Долголетние колебания почти полностью совпадают. Максимальный вес и наибольшие колебания у красной из оз. Дальнего наблюдались, как и у озерновской красной, в сороковые годы и в 1958 и 1959 гг.; с 1946 по 1951 г. также отмечены колебания веса красной через год; они сохраняются и в дальнейшем, но временами правильность их нарушена. В настоящее время совпадение колебаний темпа роста у красной из р. Озерной и у красной из оз. Дальнего не находят достаточно обоснованного объяснения.

Рассмотрение линейного роста красной из оз. Дальнего и р. Озерной (Крогнус, 1960) показало, что у рыб быстрорастущих и рано созревающих (возрастные группы 3_1+ и 4_2+) такие же колебания темпа роста есть с первого года жизни в море, а у рыб, медленно растущих и поздно созревающих, — со второго года жизни в море.

Описанные колебания темпа роста и веса, достигнутого ко времени захода в реки на нерест, наблюдаются не во всех стадах красной. У красной из р. Камчатки колебания веса весьма значительны, но не удается обнаружить их связи с колебаниями численности этого стада красной и нет колебаний по четным и нечетным годам.

У красной, размножающейся в реках Канады (реки Риверс, Иилет, Скина, Насс; Клеменс — Clemens, 1938), колебания веса не так значительны, не связаны с колебаниями численности красной в этих стадах и не обнаруживают какой-либо периодичности.

Таким образом, в настоящее время описанные колебания темпа роста представляются специфичными для красной из стад, размножающихся в озерах южной части Камчатки. Несомненно, что для этих стад временами складывались суровые кормовые условия, связанные, по-видимому, с большой численностью горбуши, мигрирующей к рекам западной части Камчатки, и с численностью озерновской красной. Следовательно, наблюдаемые снижения темпа роста являлись ответной реакцией красной на временное ухудшение кормовых условий, связанных с увеличением общей численности лососевых стад. Они ни в коем случае не дают повода предполагать критические для нагула красной условия в море.

Замедление роста красной не доходило до пределов, вызывающих излишнее снижение воспроизводительной способности красной и сокращение ее численности. Об этом свидетельствует сохраняющаяся прямая связь между количеством нерестующих производителей и численностью их поколений.

Мы уже отметили, что вследствие различий темпа роста в пресной воде молодь одного поколения скатывается неодновременно. В море происходит дальнейшее расщепление на рыб быстро- и медленно растущих и соответственно рано- и поздносозревающих. Каждая возрастная группа молодежи дает в основном по две группы рыб: созревающих через два и через три года пребывания в море.

Вследствие различного темпа роста из озер ежегодно уходит и поступает в море молодь в основном из двух поколений, а уходит из моря и заполняет нерестилища красная из трех поколений, происходящая из молодежи, скатившейся в два смежных года. При более сложном возрастном составе покатной молодежи и дальнейшем ее делении возрастная структура стад красной еще более усложняется. Совершенно

понятно, какое огромное значение для регулирования численности на каждом жизненном этапе имеют расщепления и объединения групп красной, зависящие от темпа роста. При больших колебаниях численности таким путем в значительной степени регулируется количество красной, поступающей в море и выкармливающейся в нем. Особенно существенно, что этим регулируется количество рыб, заполняющих нерестилища, что крайне важно для эффективного воспроизводства. Нам представляется, что в этом заключается наибольшее адаптивное значение различий в темпе роста рыб отдельных групп красной.

Таким образом, решающим в поддержании численности красной остается процесс воспроизводства, протекающий в пресных водах, а не нагул в море. Пример стад красной из озер Дальнего и Карлук показывает, что для сохранения численности стад красной, размножающихся в озерах, необходимо обеспечение нагула большого количества молоди в выростных озерах, для чего при естественном воспроизводстве нужно пропускать на нерестилища достаточно производителей.

ВЫВОДЫ

1. Размеры и вес покатной молоди красной находятся в прямой связи с обилием планктона в озерах, в которых молодь нагуливается.

2. Во многих озерах наблюдается обратная зависимость между численностью и ростом молоди; эти связи изменчивы и усложняются влиянием других факторов на рост молоди.

3. Сокращение количества производителей красной, заходящих в озеро, снижает воспроизводство не только прямо (уменьшение отложенной икры), но и косвенно, через уменьшение количества биогенных элементов, вносимых в озеро с трупами отнерестовавших рыб, что в свою очередь ухудшает условия развития планктона.

4. Сокращение численности нагуливающейся молоди может сопровождаться увеличением количества сорных рыб (конкурентов молоди красной), колюшек и корюшки, а также увеличением продолжительности пребывания молоди в озере, ускорением ее роста, большим варьированием ее размеров и веса.

5. Хорошим показателем степени использования кормовых ресурсов является соотношение биомассы и численности покатной молоди. Величины выше средних указывают на недоиспользование кормовых ресурсов и, наоборот, величины ниже средних указывают на напряженность пищевых взаимоотношений для молоди красной.

6. При сокращении численности воспроизводимой молоди необходимо любыми способами восстанавливать ее количество в озерах; к аналогичному выводу пришел Роунсфелл на основании исследований красной в оз. Карлук.

7. Вес красной при возвращении в реки (достигнутый, в основном, за морской период жизни) весьма изменчив, но многолетние колебания весов, выраженные в процентах наибольшего веса, все же меньше, чем у покатной молоди.

8. В стадах красной, размножающихся в водоемах южной Камчатки (р. Озерная, р. Большая, оз. Дальнее), наблюдаются периодические изменения веса рыб, обратные колебаниям численности западнокамчатской горбуши и озерновской красной: в нечетные годы вес красной меньше, а численность указанных рыб больше, чем в четные годы. Подобные колебания веса красной отмечаются не повсеместно: у красной из р. Камчатки и из рек Британской Колумбии их нет.

9. Указанные замедления роста красной не доходят до пределов, приводящих к излишнему снижению воспроизводительной способности красной и сокращению ее численности. Об этом свидетельствует сохраняющаяся связь между количеством нерестующих производителей и численностью их поколений. Таким образом, решающим в поддержании численности красной является процесс воспроизводства, протекающий в пресных водах, а не нагул в море.

ЛИТЕРАТУРА

- Азбелев В. В. 1949. Отчет об исследованиях красной Курильского озера. — Фонды Камчатск. отдел Тихоокеанск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф.
- Андриановская Л. Д. 1958. Материалы по биологии морского периода жизни лососей — Сб. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Бирман И. Б. 1956. О причинах одной особенности японской горбуши [*O. gorbuscha* (Walb.)]. — Зоол. журн., т. 35, вып. 2.
- Бирман И. Б. 1959. О влиянии численности горбуши [*O. gorbuscha* (Walb.)] на рост и созревание лососей других видов. — Фонды Камчатск. отдел. Тихоокеанск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф.
- Васнецов В. В. 1947. Рост рыб как адаптация. — Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир., отд. биол., т. V, II, вып. 1.
- Васнецов В. В. 1953. О закономерностях роста рыб. — Очерки по общим вопросам ихтиол. Изд-во АН СССР.
- Егорова Т. В. 1955, 1957, 1959. Биология размножения и динамика численности нерки р. Озерной из оз. Курильского. — Фонды Камчатск. отдел. Тихоокеанск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф.
- Крогяус Ф. В. 1960. Темп роста и возрастные группировки красной в море. — Вопр. ихтиол., вып. 16.
- Крозин Е. М. 1959. О влиянии количества отнерестовавших в озере производителей красной [*O. nerka* (Walb.)] на режим биогенных элементов. — Докл. АН СССР, т. 126, № 3.
- Крозин Е. М. 1959. Колебания кормности Курильского озера в связи с изменениями численности нерестующей в нем красной. — Технич.-экон. бюлл. Камчатск. совнархоза, № 6.
- Никольский Г. В. 1955. Об изменчивости организмов. — Зоол. журн., т. 34, вып. 4.
- Поляков Г. Д. 1958. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа. — Зоол. журн., т. 37, вып. 3.
- Varney J. T. 1944. Fluctuations in Abundance of the Red Salmon (*O. nerka*) of the Karluk River, Alaska. U. S. Fish and Wildlife Service. — Fish. Bull., vol. 50, № 39.
- Clemens W. A. 1938. Contributions to the Life History of the Sockeye Salmon. Rep. B. C. Fish. Dep.
- Clutter R. I. and Whittell L. E. 1956. Collection and Interpretation of Sockeye Salmon Scales — Int. Pac. Salmon Fish. Comm., Bull., IX.
- Foerster R. E. 1936. The Return from the Sea of the Sockeye Salmon (*O. nerka*) with Special Reference to Percentage Survival, Sex Proportion and progress of Migration — J. Fish. Res. Board Canada, vol. 3, № 1.
- Foerster R. E. 1954. The Relation of the Lake Population Density to Size of Young Sockeye Salmon (*O. nerka*) — J. Fish. Res. Board Canada, vol. 6, № 3.
- Foerster R. E. 1954. On Relation of Adult Sockeye Salmon (*O. nerka*) Returns to Known Smolt Seaward Migration. — J. Fish. Res. Board Canada, vol. 2, № 4.
- Greenbank J. and Nelson P. K. 1959. Life History of the Three Spine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Karluk Lake and Bare Lake, Kodiak Island, Alaska. — Fish. Bull., vol. 59.
- Ricker W. E. 1937. The Food Supply of Sockeye Salmon (*O. nerka*) in Cultus Lake, B. C. — J. Fish. Res. Board Canada, vol. 8, № 5.
- Rounsfell G. A. 1958. Factors Causing Decline in Sockeye Salmon of Karluk River, Alaska. — Fish. Bull. Fish. and Wildlife Service, vol. 58, Bull. 130.

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ КОЛЕБАНИЯ ЗАПАСА ЧАСТИКОВЫХ И ОСЕТРОВЫХ РЫБ АЗОВСКОГО МОРЯ

Е. Г. Бойко

(Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства — АзНИИРХ)

Основной задачей нашего доклада является показать на фактическом материале значение главнейших факторов, определяющих колебания численности азовских частиковых и осетровых рыб. Поэтому на рассмотрение современного уровня запаса этих рыб и перспективах в этом отношении мы не останавливаемся.

Чем в основном обусловлены колебания промыслового запаса азовских полупроходных рыб? (К промысловому запасу мы относим запас рыбы дозволенных к вылову размеров и возраста).

До самого последнего времени промысловый запас этих рыб использовался весьма интенсивно (за год вылавливалось 65—70% запаса частиковых и более). При таком положении колебания запаса определялись его пополнением: если убыль от вылова покрывалась многочисленными поколениями, запас был велик; при вступлении немногочисленных поколений «неурожайных лет» он уменьшался и тем сильнее, чем малочисленнее были пополнявшие поколения и чем чаще такие поколения следовали одно за другим.

Общезвестно, что колебания численности отдельных поколений азовских рыб очень велики (рис. 1 и 2). Особый интерес представляют исключительные по численности поколения «очень урожайных» лет. Такие поколения являются основой благополучия промысла в течение долгого времени. Например, поколения 1932 и 1933 гг. кубанского судака вылавливались в большом количестве в течение 8—9 лет, а поколение 1939 г. донского судака — 11—12 лет и даже в возрасте 14—15 лет оно весьма заметно выделялось среди прочих поколений. Именно на многочисленных поколениях удается наиболее отчетливо выявить роль основных — решающих — факторов колебания численности рыб. К сожалению, такие поколения очень редки.

Многолетние данные приводят к заключению, что решающее значение в колебаниях численности имеют условия размножения. Условия выживания приплода в море играют в этом отношении второстепенную, подчиненную роль. Существует прямая зависимость промыслового возврата поколения от урожая молоди. Как правило, чем выше численность покатых сеголетков в море, тем больше промысловый возврат данного поколения (рис. 4).

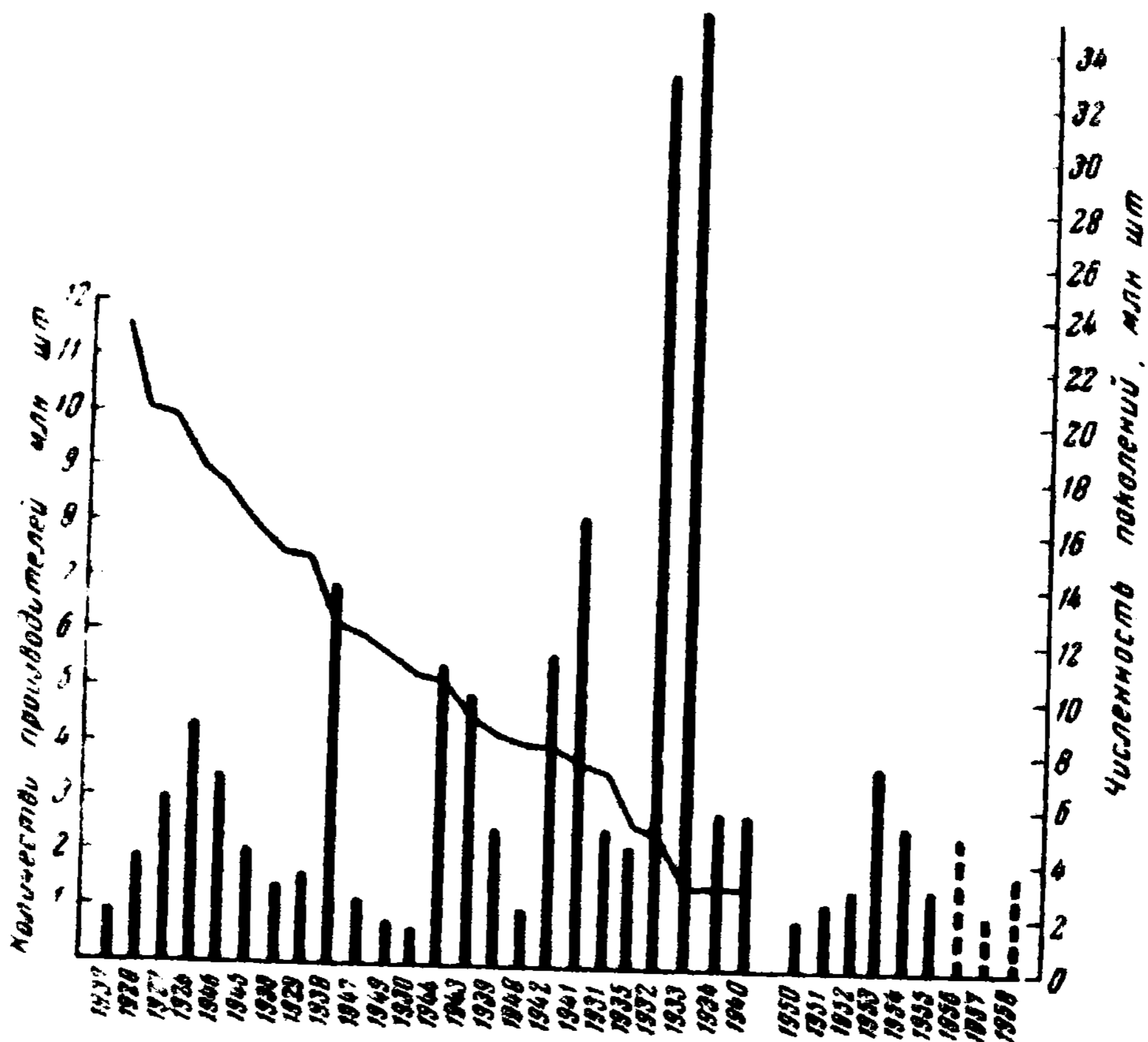


Рис. 1 Численность поколений и количество производителей кубанского судака

Столбик — промысловый возраст поколения, кривая — количество производителей. Годы расположены в порядке убывания количества производителей

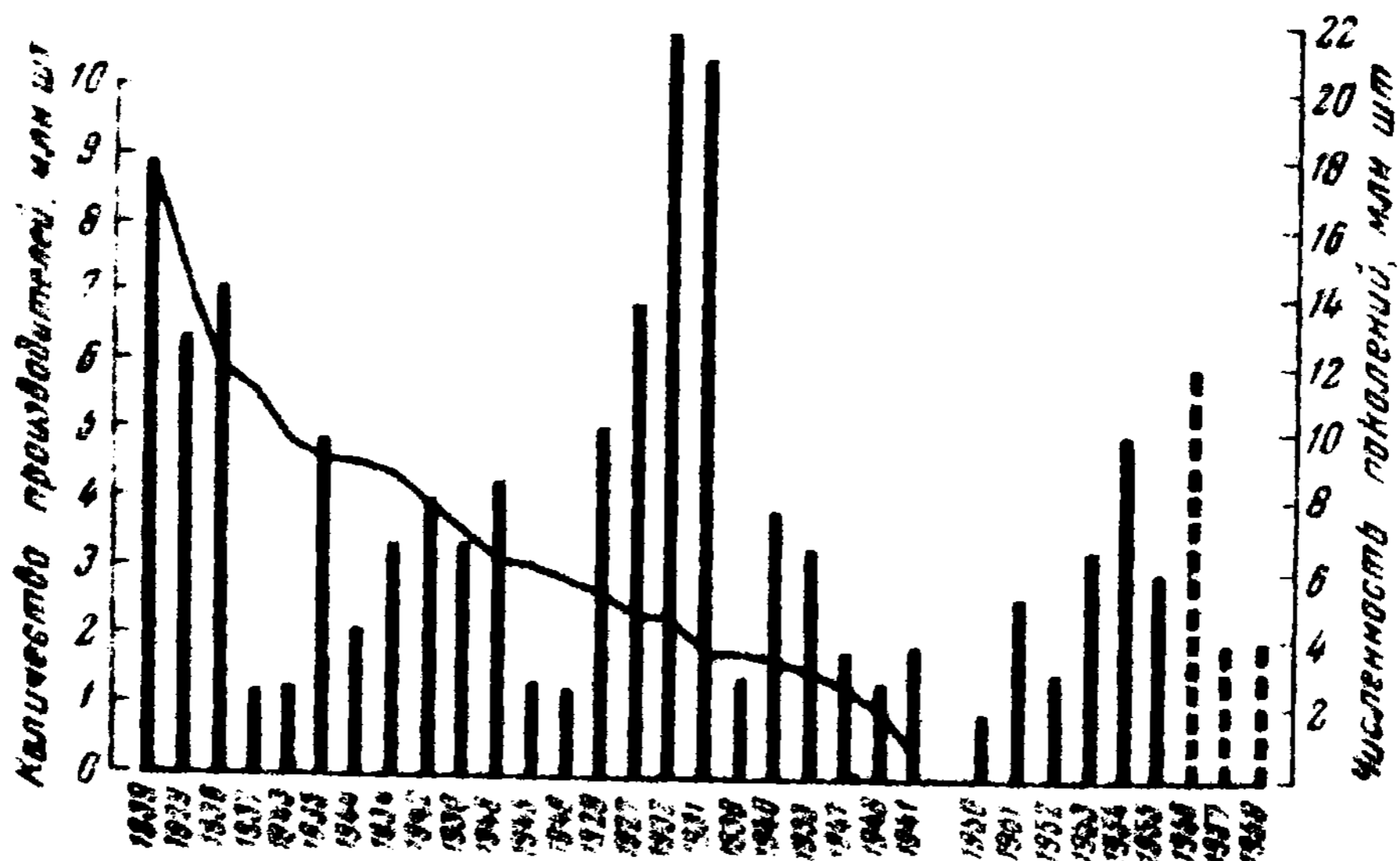


Рис. 2 Численность поколений и количество производителей донского судака

Обозначения те же, что и на рис. 1

Прогноз промыслового запаса в конечном итоге сводится к оценке вероятного промыслового возврата поколений, вновь вступающих в запас, и остатка поколений, ранее обловливавшихся промыслом. Предварительная оценка вероятного промыслового возврата каждого поколения делается на основании учета покатных сеголетков в море (лампарой в августе, тралами в октябре и апреле). Потом эта оценка каждым годом уточняется.

За численностью поколения ведутся наблюдения на протяжении всей его жизни, с момента рождения и до полного вылова его промыслом.

Корреляции между величиной приплода и численностью производителей у рассматриваемых рыб в подавляющем большинстве случаев не наблюдается. (рис. 1—3). Этот фактор, как правило, не является решающим. Количество производителей, если только оно резко не отклоняется в ту или другую сторону, обычно не определяет величины приплода. Так, например, огромный приплод молоди судака в Цимлянском водохранилище в 1952 г. (первый год существования водохранилища) был получен, когда на 5—10 га нерестовой площади приходилось не более одного судака. Очень обильные приплоды судака в Веселовском водохранилище получались при сравнительно небольшом количестве взрослого судака в этом водохранилище, а в последнее время, с увеличением здесь численности взрослого судака, приплод молоди уменьшился.

Приплоды донской сельди после зарегулирования стока Дона также были тем меньше, чем больше сельди заходило к местам нереста. Обратная зависимость между приплодом и численностью производителей на местах нереста наблюдается после зарегулирования стока Дона и в донской чехони.

Анализ тридцатилетнего материала показывает, что величина приплода молоди в большинстве случаев в основном определяется эффективностью размножения. За показатель эффективности размножения мы принимаем величину приплода (промысловый возврат поколения или численность покатных сеголетков, что одно и то же) на одного производителя. Показатель эффективности размножения судака, например, колеблется более чем в 100 раз. Приплод судака (в промысловом возрасте) относится к численности стада производителей, оставши-

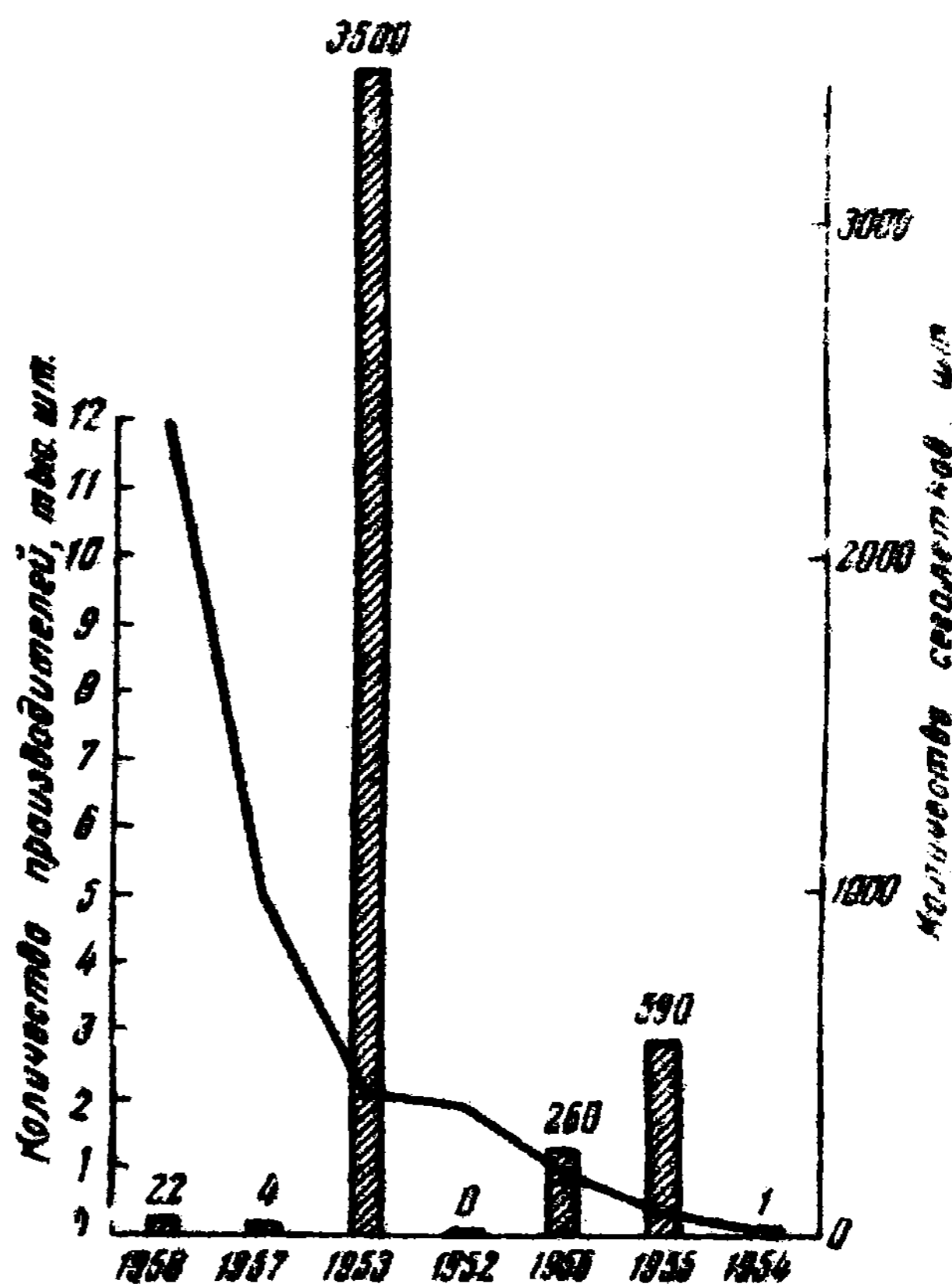


Рис. 3. Количество производителей и урожай сеголетков донской севрюги

Столбиками показан улов сеголетков за 100 граммов в р. Дон; кривая — количество производителей

ших этот приплод, в отдельных случаях как 23:1, в среднем 3,5:1, а нередко 1:1 и даже 0,2:1.

Высокая эффективность естественного размножения — исключительное явление. Обычно она низкая; она обеспечивает существование вида при отсутствии промысла или при слабом лове, но недостаточна для поддержания высокой численности его в условиях интенсивного рыболовства. Высокая эффективность размножения азовского судака в подавляющем большинстве случаев наблюдается лишь при хорошей обеспеченности пищей и, следовательно, при хорошей выживаемости личинок судака в период их перехода на активное питание. Когда на нерестилищах судака имеются большие биомассы кормового (для личинок) зоопланктона и когда там мало посторонней рыбы, поедающей планктон (и самих личинок судака), приплоды молоди судака всегда велики. Когда планктона в период выклева личинок судака на нерестилищах недостаточно или когда нерестилища насыщены различной планктоядной рыбой, приплоды судака всегда незначительны.

Указанные благоприятные для размножения условия создаются у кубанского судака в период его размножения в только что опресненных лиманах, а у донского судака — при размножении на донских займищах в теплые многоводные годы. Во всех остальных случаях при размножении кубанского судака в постоянно пресноводных кубанских лиманах, где планктон беден, а посторонней рыбы очень много, или при нересте донского судака в маловодные годы, когда он нерестится не на займищах, а в русле реки и в других постоянных водоемах — ериках, пойменных озерах — или в дельте Дона, изобилующих посторонней рыбой, эффективность размножения судака всегда оказывается очень низкой.

Увеличение приплодов судака при опреснении значительных площадей кубанских лиманов, находившихся перед этим в состоянии сильного осолонения, или при заливании займищ, т. е. поймы Дона, обусловлено отнюдь не расширением нерестовой площади, а исключительно повышением эффективности нереста. Последний в этих случаях протекает на качественно иных — высокопродуктивных, обильных планктоном и лишенных посторонней рыбы — нерестовых площадях.

Кубанские лиманы, находящиеся в состоянии длительного опреснения, со временем утрачивают свои положительные качества, и нерест судака здесь становится неэффективным. В последние полтора десятилетия все кубанские лиманы были пресноводными и тем не менее приплоды судака в них были очень незначительны.

Исключительно высокая эффективность размножения судака в Цимлянском водохранилище в первый год его существования также обусловлена тем, что тогда по своим условиям это водохранилище приближалось к донским займищам. Раннее заливание, теплая ранняя весна при отсутствии планктоядной рыбы обусловили развитие обильного весеннего планктона и тем самым высокую эффективность нереста судака в водохранилище в 1952 г.

Большие биомассы весеннего зоопланктона при относительной малочисленности планктоядных рыб в Веселовском водохранилище после пуска в него кубанской воды через Невинномысский канал обеспечивают весьма высокую эффективность нереста судака и в этом водохранилище.

Донской лещ в прошлом размножался в тех же местах, что и судак, и одновременно с ним. Поэтому колебания урожаев молоди леща в общем были синхронны с колебаниями урожая молоди донского суда-

ка (рис. 4). Синхронны в общем также колебания урожаев кубанской тарани и кубанского судака. Периодическое опреснение кубанских лиманов в прошлом повышало эффективность размножения не только кубанского судака, но и кубанской тарани.

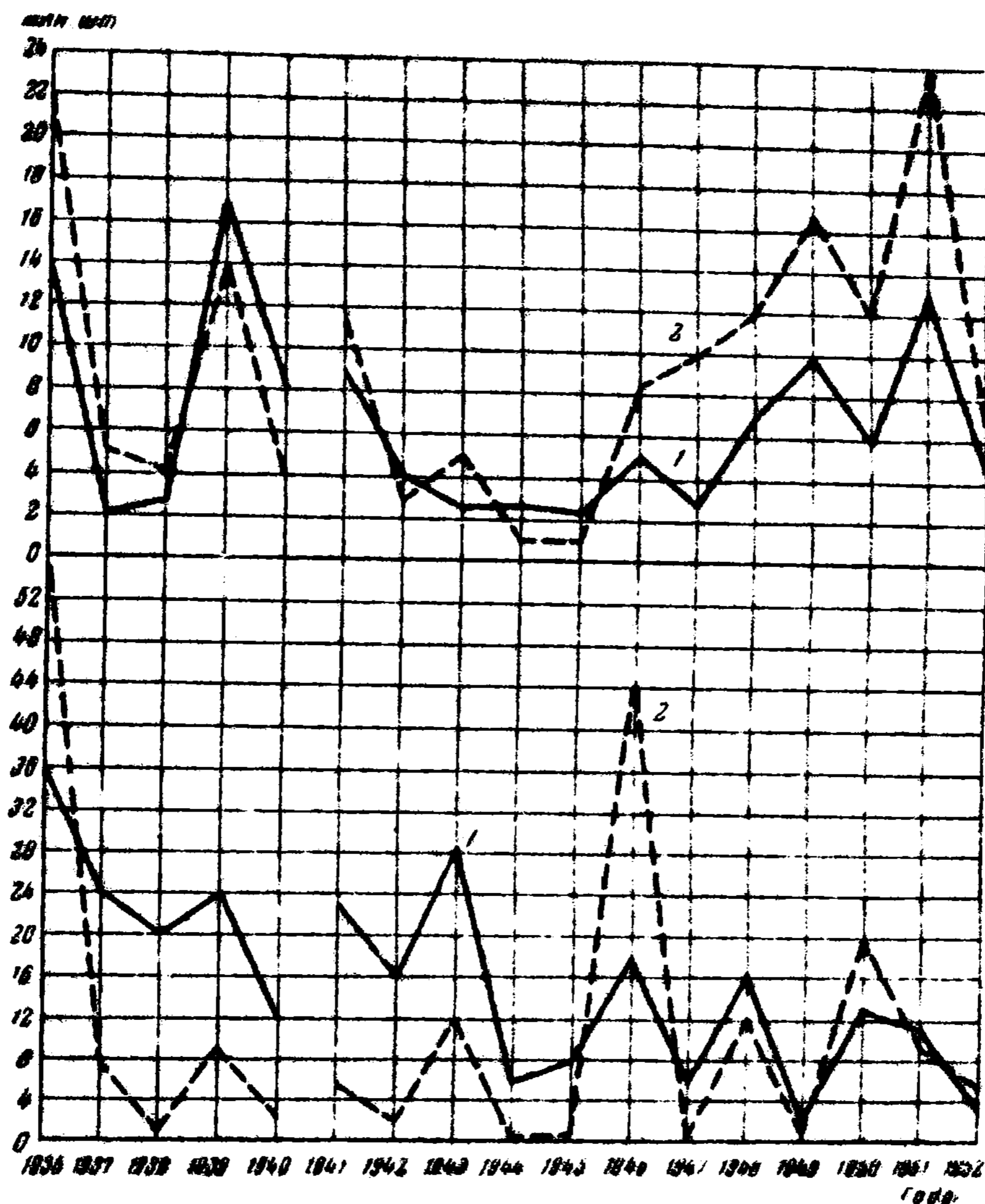


Рис. 4. Урожай молоди и промысловый возврат поколений донских судака (вверху) и леща (внизу)

1 — промысловый возврат поколений, 2 — численность сеголетков в Таганрогском заливе

Однако не только опреснение лиманов повышает эффективность нереста кубанских рыб. В очень суровые зимы (например в 1953—1954 гг.), когда лиманы промерзают и вся рыба в них погибает, эффективность нереста судака и тарани в лиманах также резко повышается. Это вполне понятно, так как выживаемость приплода указанных рыб, как сказано, определяется условиями питания личинок, в зависимости от биомасс весеннего зоопланктона, а рыбы, выедая планктон, тем самым снижают темп его продуцирования. Кроме того, они выедают и самих личинок судака и тарани.

Зарегулирование стока Дона Цимлянской плотинной коренным образом ухудшило условия естественного воспроизводства ряда донских

рыб, в частности судака и леща. Донские займища в течение пяти лет из восьми (1952—1959 гг.) вовсе не заливались, а в трех случаях заливание их было непродолжительным, несвоевременным, прерывистым и незначительным по площади. Приплоды судака и леща в эти годы на собственно донских нерестилищах были очень невелики, что и привело к небывалому падению запаса донского леща. Его улов, доходивший в прошлом до 460 тыс. ц, держится на уровне 20—30 тыс. ц. Воспроизводство донского судака в этот период осуществлялось главным образом в Веселовском водохранилище, где сложились весьма благоприятные условия размножения судака, а на собственно донских нерестилищах приплодов судака не было.

Дельта Дона как в прошлом, так и в условиях зарегулирования стока не играет существенной роли в воспроизводстве судака, хотя последний нерестится в дельте в очень большом количестве. Это объясняется массовым вымыванием личинок судака с нерестилищ дельты Дона в Таганрогский залив, где условия их выживания крайне неблагоприятны. Последнее опять-таки связано с тем, что весной не только сама дельта, но и придельтовые участки Таганрогского залива бедны зоопланктоном и, кроме того, изобилуют различной планктонной рыбой — тюлькой, мелодью перкаринны, бычком Киповича и многими другими.

Вымывание приплода на ранних этапах развития (личинки и эмбрионы) в район дельты и в Таганрогский залив является также одной из причин безрезультатности размножения донских осетра и белуги. После постройки Цимлянской плотины эти два вида вынуждены нереститься ниже плотины, в 200—300 км от устья Дона, тогда как в прошлом нерестилища их были расположены значительно выше. В изменившейся обстановке усилилось вымывание личинок осетра и белуги в дельту и в море, где условия их выживания на ранних этапах развития неблагоприятны. Дело в том, что эмбрионы осетра и белуги некоторое время после выхода из икры ведут полупелагический образ жизни и лишь по прошествии некоторого времени, специфичного для различных видов осетровых и зависящего от температуры воды, опускаются на дно и только тогда окончательно переходят к придонному образу жизни.

После постройки Цимлянской плотины в Нижнем Дону создались условия, в силу которых эмбрионы осетра и белуги прежде, чем оседут на дно, вымываются током воды в дельту Дона и в Таганрогский залив, вследствие чего размножение этих рыб оказывается сейчас неэффективным.

Оформившаяся пократная молодь белуги и осетра, несмотря на проход большого количества производителей этих рыб к местам размножения, после зарегулирования стока в Дону отсутствует, тогда как в прошлом скат этой молоди был значительным. В настоящее же время 99% приплода осетра и белуги смывается в дельту на этапе эмбрионального развития.

Усилившееся вымывание эмбрионов осетра и белуги обусловлено тем, что эти виды нерестятся теперь значительно ближе к морю, вследствие чего их приплод (эмбрионы) «не успевает» закончить полупелагического этапа существования за время продвижения от мест нереста к морю. К тому же скорости течений на местах нереста осетровых теперь выше, чем были в прошлом. Указанное вымывание эмбрионов связано также с тем, что температура воды в Нижнем Дону, при существовании Цимлянского водохранилища, весной и летом гораздо

ниже, чем была в прошлом; вследствие этого период развития эмбрионов (до рассасывания желточного мешка и оседания на дно) затягивается.

У молоди донской севрюги период полупелагического существования короче, поэтому отрицательные факторы сказываются на величине ее приплода слабее, чем на приплоде осетра и белуги. В условиях зарегулированного стока в некоторые годы в Дону были значительные и даже большие приплоды севрюги. Это объясняется еще и тем, что в прошлом основные места нереста севрюги были расположены ниже того места, где находится Цимлянская плотина. Однако повысившиеся скорости течения и общее понижение температуры воды в Дону в весенне-летний период привели к снижению эффективности нереста, т. е. к большему вымыванию эмбрионов также и донской севрюги. До зарегулирования стока Дона в стадии личинок вымывался только 1%, а сейчас — 17% приплода севрюги.

После сооружения Цимлянской плотины значительно повысилась прозрачность воды в приплотинном (100—150 км) участке Нижнего Дона, т. е. на местах нереста осетровых, а это способствует выеданию рыбами личинок и икры осетровых. К тому же количество рыб (в частности чехони и сельди) в приплотинном участке Дона сильно увеличилось.

Выедание личинок, очевидно, и является главнейшей причиной резкого снижения эффективности нереста севрюги с 1953 до 1958 г. Массовое выедание эмбрионов севрюги донской сельдью подтверждено непосредственными наблюдениями. По мере возрастания количества сельди и чехони на нерестилищах осетровых приплоды севрюги падали (см. таблицу).

В 1953 г., когда сельди и чехони на нерестилищах было мало, приплод молоди севрюги был настолько велик, что от него возможен был промысловый возврат порядка 25—30 тыс. ц, а в 1958 г. при массовом скоплении сельди и чехони на местах нереста севрюги последняя почти не дала приплода, и промысловый возврат этого поколения донской севрюги едва ли превысит несколько сотен центнеров.

Повышение численности сельди и чехони в верхних участках Нижнего Дона, тяготеющих к Цимлянской плотине, не только отрицательно сказалось на воспроизводстве осетровых, но и снизило эффективность размножения самих сельди и чехони. Приплоды этих двух видов при одновременном увеличении их численности на местах нереста в последние годы падали.

Другие неблагоприятные факторы, связанные с сооружением Цимлянской плотины (повысившиеся скорости течения в летний период и низкие температуры в весенне-летнее время) также отрицательно сказываются на размножении сельди и чехони. Это объясняется тем, что их приплод теперь вымывается в дельту и в Таганрогский залив в возрасте личинок или даже на стадии незаконченной эмбриональной стадии развития икры, тогда как в прошлом молодь сельди и чехони в основном скатывалась в море в возрасте оформившегося малька.

Приплоды молоди севрюги и количество сельди и чехони на нерестилищах донских осетровых

Год	Улов сеголетков севрюги за 100 тралений в Дону, шт	Количество сельди и чехони,	
		млн. шт.	тыс. ц
1953	3500	3,5	6,9
1955	590	6,9	10,9
1956	260	10,3	17,4
1957	4	12,4	17,2
1958	22	14,1	22,7
1959	17	8,9	15,5

Условия нагула в море в прошлом не лимитировали численности стад азовских полупроходных рыб. Их промысловый запас тогда определялся главным образом урожаем поклатной молодежи, т. е. в конечном счете эффективностью размножения. Только в некоторых случаях в результате исключительно высокой эффективности нереста запас азовских рыб увеличивался до небывалых размеров, обеспечивших рекордные уловы: судака — 719—715 тыс. ц (1936—1937 гг.), леща — 464 тыс. ц (1936 г.), тарани — 235 тыс. ц (1935 г.), осетровых — до 65—73 тыс. ц (1936—1937 гг.). В остальные годы как до зарегулирования стока Дона, так и в настоящее время кормовые ресурсы Азовского моря вследствие малочисленности стад частиковых и осетровых рыб недоиспользовались.

В результате вызванного зарегулированием стока Дона осолонения моря, а также маловодья рек в годы, предшествовавшие зарегулированию, ареалы нагула ряда рыб резко уменьшились: у судака — с 32 (максимальный) до 22 тыс. км²; у леща — с 22 до 5 тыс. км²; у чехони — с 12 до 5 тыс. км² (ареал нагула азовских осетровых не уменьшился, а условия существования их в море в связи с изменениями режима моря не ухудшились). В годы повышенной солености моря (1952—1955) лещ обитал только в Таганрогском заливе, а в самом море почти не водился. Это резко ухудшило возможность его нагула и привело к значительному (на 40% ниже среднего) падению темпа роста.

Вообще говоря, наблюдается следующая зависимость между колебаниями ареала обитания и темпом весового роста леща: при сокращении ареала нагула в связи с осолонением моря (при уменьшении стока Дона) темп роста взрослого леща падает, а при расширении ареала (повышении стока Дона) увеличивается. В самые последние годы, в связи с некоторым улучшением режима моря, темп роста леща улучшился.

Колебания темпа весового роста судака велики, но они не были связаны с изменениями режима Азовского моря и в основном определялись условиями питания судака, зависевшими от колебания осенне-зимних температур. В теплую затяжную осень темп весового роста судака значительно выше, чем при раннем похолодании и при суровой зиме, когда продолжительность нагула сокращается. В годы после зарегулирования стока Дона темп весового роста судака был в среднем на 40% больше, чем до зарегулирования, потому что в этот период преобладали годы с затяжной теплой осенью.

Запас пищи никогда (за период наблюдений) не ограничивал темпа роста взрослого судака в море, так как рыб, которыми он питается (бычки, тюлька, хамса, перкарпия и др.), в Азовском море всегда достаточно. Однако резкая задержка темпа роста молодежи — сеголетков судака в Цимлянском и Веселовском водохранилищах — в связи с недостатком соответствующей пищи, особенно при больших урожаях молодежи, на протяжении последних лет неоднократно приводила к массовой элиминации довольно крупных (5—10 см) сеголетков судака. Они погибали в этих случаях непосредственно от голодания (Цимлянское водохранилище в 1952 г. и в некоторые другие годы) или от выедания хищниками (Веселовское водохранилище). Это обстоятельство оказывало решающее влияние на численность приплода судака в море.

Ежегодные колебания весового роста взрослых судака и леща в море очень велики. Они учитываются при прогнозах промыслового запаса этих рыб.

Азовское рыболовство на протяжении последних четырех десятилетий, исключая несколько лет периода Великой Отечественной войны, было очень интенсивным. В среднем ежегодно вылавливалось около 65—70, а в ряде случаев более 80% промыслового запаса судака и 43, а иногда 78% запаса леща и 65% тарани. К пятигодовалому возрасту раньше использовалось около 90—95% общей численности (промыслового возврата) поколения судака.

Ясно, что при таком положении естественная смертность взрослого судака, вообще доживающего до 16—17-летнего возраста, не могла быть значительной.

Сделанные расчеты показывают, что наибольший промысловый эффект, если его оценивать за 15-летний промежуток времени, получается в том случае, если судак вылавливается не ранее четырехгодовалого возраста и если от его промыслового запаса ежегодно берется не более 50%. При более интенсивном использовании запаса (60% и выше) или при более раннем вылове судака, например начиная с трех лет, общий вылов судака за 15-летний период оказывается значительно меньше, причем эти потери объясняются недониспользованием естественных весовых приростов. При менее интенсивном промысле (использование 40% запаса четырехгодовалых судаков и старше) общий улов судака за 15 лет также оказывается меньше, чем при использовании 50% запаса, так как при этом условии увеличиваются потери от естественной смертности.

Высокая интенсивность азовского рыболовства подтверждается и данными мечения. Например, от общего количества (6709 шт.) помеченной в 1940 г. тарани менее чем за год было выловлено 27,3% меченых рыб. Из 396 шт. судака, помеченных в августе 1958 г., за 10—12 месяцев было выловлено 17,4%, причем 10% их были выловлены до конца 1958 г., т. е. за три-четыре месяца. Из 297 лещей, помеченных в р. Дон весной 1959 г., было выловлено до конца того же года 28%, а половина этого количества была поймана рыбаками-любителями и браконьерами, т. е. официальной статистикой не учтена. Из 800 экз. крупных сеголетков донских осетровых, помеченных в р. Дон летом 1959 г., было выловлено до конца года в качестве прилова речными неводами в Дону и ставными сетями в Таганрогском заливе 13%.

Вылов молоди ценных рыб Азовского моря, как известно, в течение долгого времени был весьма велик. Так, промысел распорными неводами, широко распространенный в начале тридцатых годов и запрещенный в 1938 г., почти целиком (на 80%) основывался на вылове маломерного двух-трехгодовалого леща. Этот промысел существенно подорвал запас азовского леща, уменьшив промысловый возврат некоторых из существовавших в то время высокоурожайных поколений леща на 20—68%, в среднем на 43%. Общие потери улова взрослого леща за восемь лет существования распорного промысла составили свыше 1 млн. ц.

Значительные потери улова ценных рыб промысел понес в результате вылова их молоди хамсово-тюлечными ставными неводами. Особенно сильно страдали от этого лова сельдь, тарань, чехонь, рыбец. Ежегодные потери улова этих рыб от тюлечного промысла исчислялись от 17 до 40 тыс. ц (1935—1947 гг.). В период обильных приловов судака (1952—1954 гг.) наблюдались очень большой прилов и его молоди в тюлечных ставниках. Запрещение тюлечного промысла в 1955 г. благотворно сказалось на состоянии запаса ряда рыб и в первую очередь сельди и тарани.

Долгое время нерационально использовался запас азовских осетровых. Поэтому сначала (в 1938 г.) был запрещен промысел этих пород в западных частях Азовского моря на местах зимовки и скоплений неполовозрелых и яловых осетровых. В дальнейшем был запрещен лов осетровых самоловными крючьями, а затем какой бы то ни было лов их в море. Эти меры также существенно улучшили состояние запаса осетровых.

Интенсивный лов полупроходных азовских рыб в условиях, когда их естественное воспроизводство вследствие неудовлетворительного состояния нерестилищ не было обеспечено, привел к тому, что промысел стал основываться на младших возрастах. Так, улов леща в 1956 г. на 82% состоял из трех-четырёхгодовиков, тогда как в прошлом лещ вылавливался главным образом в возрасте шести лет и старше. В уловах судака в 1955 г. вместо четырёхгодовиков и старших возрастов стали резко преобладать трех- и двухлетки (93%), причем двухлеток было 67%.

Переход на использование младших возрастов был обусловлен не только чрезмерной интенсивностью промысла и незначительной величиной естественных приплодов полупроходных рыб, но в известной мере связан с изменениями режима водоемов, а следовательно, и изменением поведения и распределения рыб. Так, уменьшение в запасе и уловах старших возрастов леща объясняется еще и тем, что после зарегулирования стока Дона весь лещ обитал только в Таганрогском заливе, где интенсивность промысла велика, тогда как в прошлом старшие возрастные группы леща (четырёхгодовалые и старше) вне периодов нерестового хода постоянно находились в открытом Азовском море, где интенсивность лова гораздо ниже.

Повышение температуры воды в Дону в позднеосеннее и зимнее время, связанное с созданием Цимлянского водохранилища, привело к относительно большому по сравнению с прошлым скоплению младших возрастов леща в дельте Дона, а отсюда и к увеличению вылова здесь этого леща в указанные сроки.

Ряд ограничений промысла, осуществленных на протяжении последних лет, а также контингентирование вылова основных частиковых и осетровых рыб в Азовском бассейне, проводимое с 1957 г., положительно сказались на составе промыслового стада этих рыб. В результате общего снижения интенсивности и рационализации рыболовства произошло накопление старших возрастов, а следовательно, и заметно увеличился промысловый запас судака, леща, тарани, осетровых. Однако это увеличение запаса все же не имеет устойчивого характера, поскольку воспроизводство этих рыб вследствие неудовлетворительного состояния их нерестилищ и недостаточных масштабов рыбоводства по-прежнему остается необеспеченным.

Вместе с тем выявился и ряд существенных недостатков системы лимитирования вылова. Впрочем, их предвидели и ранее. В частности очень большие, по существу почти непреодолимые трудности возникли в связи с тем, что почти все промысловые рыбы, улов которых лимитируется, а также многие из тех, вылов которых не ограничен, как правило, добываются одновременно в одних и тех же местах и к тому же одними и теми же орудиями лова. При таком положении исчерпание лимита вылова одной или нескольких пород, особенно тех, лимит вылова которых в силу необходимости невелик, исключает возможность продолжения лова других пород, лимит вылова которых значительно больше и потому еще не выполнен, или пород, вылов которых вообще не ли-

митируется. В таких случаях порода, лимит вылова которой близок к завершению или уже исчерпан, не спасется рыбаками на рыбоприемные пункты, хотя в уловах она имеется. Указанное обстоятельство является главнейшей причиной чрезмерно возросшей за последние годы «утечки» рыбы на сторону. Необходимо преодолеть это затруднение.

В заключение, разрешите обратить внимание Совещания на положение с кубанской таранью (рис. 5). Величины промыслового возврата ее поколений, численность ее сеголетков в море (по уловам лампарой в августе) и количество ее молоди, выращенной кубанскими рыбхозами (главным образом на мелнорированном Бейсугском нерестилище) за 1950—1957 гг. колеблются вполне согласованно. Следовательно, чем больше выпускалось молоди тарани из нерестовых хозяйств, тем больше ее было в море и тем выше оказывался промысловый возврат данного поколения. Это свидетельствует о том, что осуществляемые рыбоводно-мелиоративные мероприятия не безрезультатны. Какая-то

часть приплода тарани, конечно, получена и от размножения на естественных нерестилищах, но, очевидно, она не велика, так как кривая численности сеголетков в море совпадает с кривой рыбоводной продукции. Отсюда можно подойти к оценке величины промыслового возврата молоди тарани, если считать, что весь ее приплод получен в результате рыбоводных мероприятий.

У поколений 1950—1955 гг. промысловый возврат колеблется от 2 до 9% и в среднем составляет 4,7%. В 1956—1957 гг. он увеличился до 13,6—24,4%. Однако эти поколения учтены еще не точно и, возможно, численность их преувеличена.

Таким образом, рыбоводно-мелиоративные мероприятия — это еще один из факторов, способных изменять численность стад промысловых рыб Азовского моря. Укажем, например, что молодь белуги и осетра в Дону после его зарегулирования не встречалась, а с тех пор, как стали действовать осетроводные заводы, она появилась в качестве прилова в большом количестве.

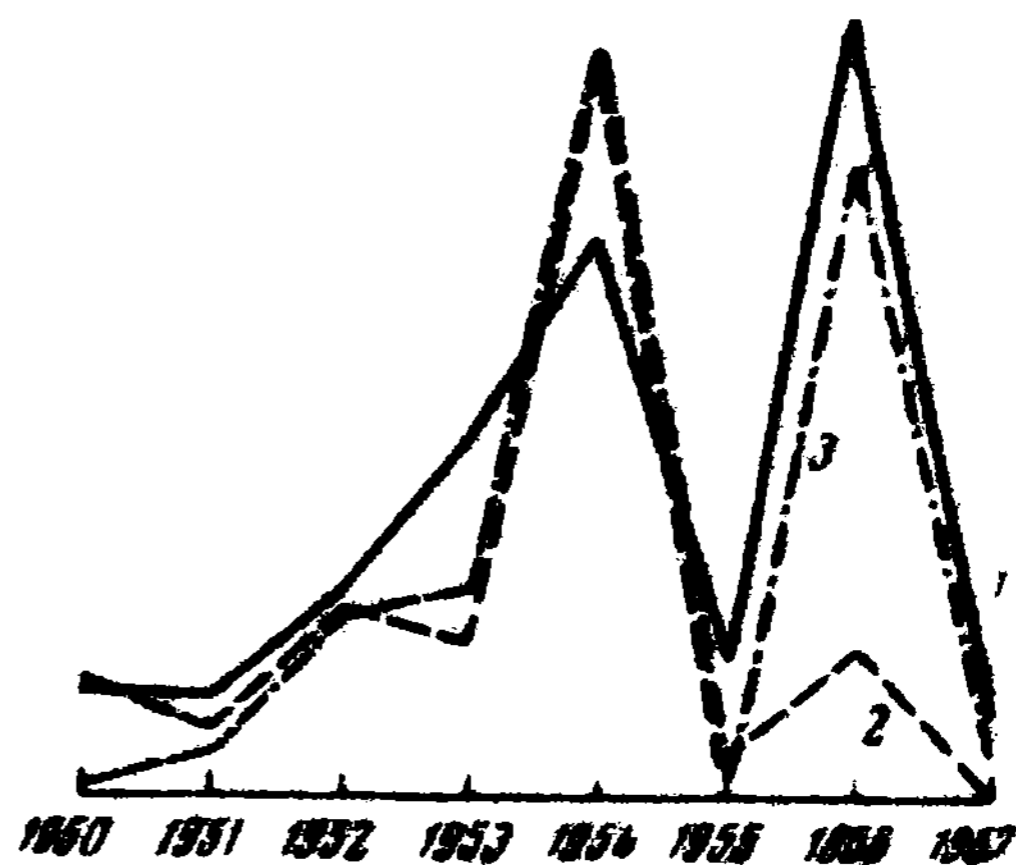


Рис. 5. Показатели численности кубанской тарани

- 1 — промысловый возврат поколения, млн. шт.
2 — количество молоди, выращенной в нерестово-выростных хозяйствах и на мелнорированных нерестилищах, млн. шт.
3 — численность сеголетков в море (уловы лампарой в августе, шт.)

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ И СВОЙСТВ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

Г. Д. Поляков

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

Изменчивость, или разнокачественность, состава популяций, выраженная количественными, а иногда и качественными различиями одних и тех же признаков у разных особей, является важнейшим групповым свойством организмов. Это свойство присуще всем без исключения популяциям животных, в том числе и таким, которые представляют собой одновозрастное потомство одних родителей. Неудивительно, что это свойство с той или иной полнотой рассматривается в большинстве старых и новых работ по экологии разных видов животных.

Сведения об изменчивости некоторых признаков наряду с данными об их средних значениях содержатся и во многих ихтиологических работах, посвященных отдельным популяциям или другим группировкам рыб (включая вид в целом). В частности подобные сведения почти всегда можно найти в исследованиях по проблеме динамики численности рыб. Однако авторы названных ихтиологических работ в подавляющем большинстве случаев используют сведения об изменчивости совсем по-другому, чем данные о средних (или типичных) значениях соответствующих признаков и свойств рыб. Так, например, данные о среднем весе и среднем размере рыб, в совокупности с данными о средних значениях некоторых других признаков, обычно привлекаются для решения основных вопросов исследования в качестве важнейших показателей биологического состояния изучаемой популяции и его изменений во времени и пространстве в связи с изменениями условий жизни.

С другой стороны, сведения об изменчивости этих же (как и любых других) признаков чаще всего используются, во-первых, в значительно более ограниченном масштабе и, во-вторых, что особенно важно подчеркнуть, — лишь для выяснения какой-нибудь неоднородности популяции, устраняемой не иначе как путем исключения из ее состава определенной группы особей.

Для пояснения сказанного можно сослаться, например, на работы, в которых характеристика изменчивости размера или веса рыб представлена в форме данных о размерной (или весовой) структуре популяции, т. е. о распределении рыб по разным размерным или весовым классам. Как правило, подобные данные используются ихтиологами для обоснования выводов о возрастном составе популяции, о ее на-

следственной неоднородности и аналогичных особенностях, которые если и могут изменяться с изменением условий жизни, то исключительно вследствие выборочной гибели одной части рыб и преимущественного выживания другой части.

До самого последнего времени почти никто из ихтиологов не предпринимал серьезных попыток исследовать размерную (или весовую) структуру с точки зрения ее непосредственного приспособительного значения для популяций, в том числе для однородных популяций, которые представлены рыбами одинакового возраста. Почти никто не пытался дать четких, хорошо обоснованных фактическим материалом ответов на вопросы о том, претерпевает ли изменения размерная структура популяций рыб в связи с их условиями жизни, в чем выражаются эти изменения и каким образом они осуществляются. Наконец, почти никто не пытался использовать данные о размерной и весовой структуре в качестве прямых показателей условий жизни и биологического состояния исследуемых популяций рыб.

С точки зрения многих биологов, подобное использование данных об изменчивости размера, веса, как и любого другого признака или свойства организмов, вообще невозможно и притом не из-за каких-то непреодолимых трудностей практического характера, а по принципиальным соображениям. Речь идет о тех биологах, которые были и остаются последовательными сторонниками идеи о неопределенной индивидуальной изменчивости организмов. Длительное, почти безраздельное господство этой идеи и привело к тому, что одно из важнейших свойств любой популяции — изменчивость, или разнокачественность, организмов — оказалось поставленным в совершенно особое положение. Изучение и использование данных об этом свойстве с тех же позиций, с каких изучались и использовались данные о всех остальных признаках или свойствах организмов, было, по существу говоря, исключено, что заметно суживало возможности экологического исследования.

В настоящее время идея о неопределенной индивидуальной изменчивости организмов уже в значительной степени утратила господствующее положение в науке. В современной биологической литературе содержится много убедительных работ, направленных против этой идеи и связанных с нею представлений. Из последних работ такого рода особое значение для экологов имеют статьи Г. В. Никольского (1956) и Г. В. Никольского и А. В. Пикулевой (1958). В названных статьях наряду с развернутым критическим обзором прежних воззрений выдвигается новое представление о некоторых важных сторонах проблемы изменчивости организмов. Сущность этого нового представления можно свести к двум основным выводам:

1. Изменчивость отдельной популяции или какой-нибудь другой группировки организмов (в том числе вида в целом) непосредственно связана с их условиями жизни; в соответствии с изменениями этих условий меняется направленность и величина самой изменчивости.

2. Наравне со всеми остальными признаками и свойствами организмов их изменчивость, а также изменения величины и направленности самой изменчивости являются по своей биологической сущности приспособлениями популяции (вида) к условиям жизни¹.

¹ Г. В. Никольский пишет об изменениях и приспособительном значении амплитуды изменчивости, но из текста статей следует, что он имеет в виду именно величину изменчивости, которую он сам всегда, где только возможно, выражает не амплитудой, а другими, несравненно более точными показателями (средним квадратическим отклонением, коэффициентом вариации).

Вывод о прямой приспособительной взаимосвязи изменчивости с условиями жизни организмов действительно является принципиально новым лишь в отношении той формы проявления изменчивости, которую иначе можно называть разнокачественностью состава популяции (вида). Такая изменчивость, будучи обычным групповым свойством организмов, выражается одновременно — существующими различиями одних и тех же признаков (свойств) у разных особей, причем эти различия, сколь бы значительными они ни были, все же не выходят за границы, определяющие принадлежность особей к соответствующему виду.

В настоящем докладе мы рассматриваем именно этот тип изменчивости, почти не касаясь вопросов, относящихся к изменчивости как фактору возникновения новых форм организмов, например, новых рас, подвидов, видов. В то же время мы убеждены, что оба названных типа изменчивости неразрывно связаны между собой и в определенных условиях переходят один в другой. Можно было бы показать, что признание непосредственной взаимосвязи между условиями жизни и изменчивостью (или разнокачественностью) как обычным свойством любой популяции неизбежно должно повлечь за собой признание такой же взаимосвязи между этими условиями и изменчивостью как фактором возникновения новых форм организмов. К сожалению, мы не имеем возможности более подробно рассматривать здесь этот важнейший вопрос, который, несомненно, заслуживает специального исследования. Добавим лишь, что Г. В. Никольский в упомянутых статьях рассматривает изменчивость значительно шире чем мы, не расчлняя этого понятия, а следовательно, имея в виду оба типа изменчивости. Однако в той части, в какой вывод о прямой взаимосвязи с условиями жизни относится к изменчивости как фактору формообразования, данный вывод уже не может считаться новым. В этом отношении Г. В. Никольский лишь развивает взгляды, высказанные задолго до него другими учеными.

Представление о приспособительной роли изменчивости, несомненно, открывает новые разносторонние возможности углубленного изучения взаимосвязи организмов с условиями их жизни. Одной из попыток использовать хотя бы небольшую часть этих возможностей и явилось исследование, результаты которого изложены в данном докладе.

Приступая к этому исследованию, мы предполагали ограничиться рассмотрением с новых позиций изменчивости размера и веса молоди рыб. Однако в процессе работы удалось дополнительно выявить отдельные закономерности изменчивости и некоторых других признаков, в частности унитанности молоди в разных стадах прудовых рыб, плодовитости самок в нерестовых популяциях рыб из естественных водоемов и т. д.

В результате исследования мы рассчитывали получить ответы на следующие основные вопросы:

1) действительно ли изменчивость размера, веса и некоторых других признаков молоди рыб является одним из важных приспособлений популяции к условиям жизни;

2) действительно ли изменчивость названных признаков находится в прямой взаимосвязи с условиями жизни популяции;

3) какими конкретными материальными причинами обусловлена эта взаимосвязь;

4) какое значение могут иметь выявленные закономерности для дальнейших исследований теоретического и прикладного характера и в первую очередь для исследований по проблеме динамики численности рыб.

В качестве исходных данных на первом этапе работы мы использовали собственные материалы по выращиванию сеголетков карпа в

прудах опытного Загорского рыбоводного хозяйства. Дополнительно были обработаны аналогичные данные, любезно переданные нам (специально для этой цели) другими исследователями.

На втором этапе работы использованы лишь те материалы, которые содержались в уже опубликованных статьях и монографиях разных авторов. Это было сделано умышленно: во-первых, для того, чтобы убедиться в общем значении обнаруженных закономерностей, и во-вторых, для того, чтобы определить, может ли изучение новых закономерностей в какой-то степени углубить и расширить результаты ихтиологических исследований.

На примере с сеголетками карпа нам удалось показать, что изменчивость размера и веса особей в одновозрастных популяциях молоди рыб тесно связана с их условиями питания (Поляков, 1958). Оказалось, что при изменении условий питания от очень хороших, обеспечивающих выращивание исключительно крупных сеголетков карпа товарного веса (в среднем 200 г и больше) до вполне удовлетворительных, обеспечивающих выращивание нормально упитанных и вполне жизнестойких сеголетков со средним весом преимущественно не ниже 25—30 г, изменчивость веса рыб хотя и усиливается, но усиливается неровно и в общем незначительно. Зато при дальнейшем ухудшении условий питания до явно неудовлетворительных, при которых выращиваются сеголетки карпа небольшого среднего веса (обычно меньше 25 г), с плохой упитанностью и пониженной жизнестойкостью, в основной части стада изменчивость их веса начинает усиливаться быстро и резко. Коэффициент вариации веса при этом возрастает до 30—40% и больше вместо 14—25% в «хороших» прудах. В самых «плохих» прудах коэффициент вариации иногда превышает 60%.

К аналогичным результатам приводит и изучение изменчивости размера (длины тела) сеголетков карпа из прудов с различными условиями питания рыбы.

Приведенные данные и другие результаты исследования, опускаемые в настоящем изложении, позволяют сделать некоторые общие выводы.

Карп и его дикий родич — сазан, — а также многие другие виды рыб часто заселяют водоемы с очень неравноценными и к тому же крайне неустойчивыми условиями питания; следовательно, названные рыбы должны быть хорошо приспособленными к быстрым и резким изменениям этих условий. В частности им необходимо обладать приспособительными свойствами, обеспечивающими поддержание высокой численности популяции при внезапном и резком ухудшении условий питания. Но и наоборот, при резком улучшении условий питания приспособительные свойства этих рыб должны обеспечивать возможно более полное использование возросших запасов пищи и быстрее увеличение общего размера популяции. Поясним, что по нашему мнению, увеличение размера популяции может быть достигнуто не только повышением численности особей, но частично и повышением их среднего веса. В последнем случае увеличивается общий вес, или общая биомасса особей, слагающих данную популяцию, а это тоже следует считать увеличением ее размера, или объема.

Важнейшим из приспособлений к резким изменениям условий питания у молоди карпа и ряда других рыб является их способность изменять скорость роста, что приводит к быстрому уменьшению или увеличению среднего веса и среднего размера особей из популяций, особенно плохо или особенно хорошо обеспеченных пищей, по сравнению с одновозрастными особями из нормально питающейся популяции.

ления скорости роста рыб, связанные с устойчивыми изменениями питания, имеют для популяции не только непосредственное, но и косвенное приспособительное значение, на что уже обращали внимание многие исследователи, в частности Г. В. Никольский. Дело в том, что скорость роста и интенсивность нагула в значительной степени зависят от сроков созревания производителей и плодовитость самок; от них зависит общая воспроизводительная способность популяции, а в конечном счете и ее численность.

Способность популяций сеголетков карпа снижать скорость роста, следовательно, уменьшать размер и вес одновозрастных рыб популяций приспособлением к ухудшению условий питания определенной границы, так как чрезмерное уменьшение среднестатистической массы (например ниже 15—20 г) обычно сопровождается ухудшением общего биологического состояния основной массы рыб и снижением их жизнестойкости. Но именно с этой границы и начинает заметно усиливаться изменчивость размера и веса сеголетков. Эта изменчивость несомненно способствует более полному и более эффективному использованию популяцией пищевых запасов водоема, рыбы, которые сильно отличаются одна от другой по весу или возрасту, заметно различаются между собой и по характеру питания, по величине и другим особенностям наиболее подходящих для питания организмов.

Таким образом, усиление изменчивости веса или размера сеголетков приносит популяции определенную пользу, частично компенсируя ухудшение условий питания путем более полного и эффективного использования наличного запаса пищи. В этом, несомненно, и заключается приспособительное значение выявленной задержки.

Из того, что даже сравнительно небольшое усиление изменчивости веса сеголетков карпа полезно для популяции, а следовательно, и для нее приспособительное значение, мы попытались проверить другим способом — на основании данных о биологическом состоянии выращенных в одном пруду, но относящихся к разным размерно-весовым классам.

Анализ конкретных кривых размерной и весовой структуры отдельных групп сеголетков карпа доказывает, что изменчивость размера (веса) рыб в прудах с плохими условиями питания усиливается не столько в результате расширения ее амплитуды, сколько вследствие более равномерного распределения особей по разным размерным (весовым) классам, вследствие уменьшения самого многочисленного (модального) размерного (или весового) класса и соответствующего увеличения числа рыб, размеры которых заметно отклоняются от наиболее обычной величины.

Из того, что усиление изменчивости размера рыб вследствие уменьшения численности модального размерного класса и увеличения численности остальных размерных классов может принести пользу популяции в том случае, если условия жизни (в данном случае условия питания) рыб из разных размерных классов неодинаковы и при том для них численности.

Более благоприятными должны быть условия питания и условия

е в том случае, когда популяция в целом испытывает значительный недостаток пищи.

Для выявления различий в условиях питания сеголетков карпа, обитавших в одном пруду, но относящихся к разным размерным классам исследовали некоторые показатели биологического состояния выращенной рыбы. В качестве одного из таких показателей в первую очередь был взят коэффициент упитанности рыб (по Фультону). Оказалось, что в прудах с особенно плохими условиями питания коэффициент упитанности сеголетков карпа действительно снижается по мере увеличения размерных классов и повышается по мере уменьшения размерности, причем возрастание коэффициента упитанности наблюдается как у наиболее крупных, так и у наиболее мелких рыб.

Такая же закономерность иногда обнаруживается и у некоторых других видов рыб, например у днепровской чехони, о чем можно судить из примера, приведенным в книге К. С. Бугая (1959). Напротив, в пруду с хорошими условиями питания коэффициент упитанности сеголетков карпа из модалного и близких к нему размерных классов оказывается несколько выше, чем у самых мелких и самых крупных сеголетков. Однако относительное снижение коэффициента упитанности в крайних размерном или весовом классах при общем ухудшении условий

питания популяции молоди рыб наблюдается далеко не всегда. Поэтому не приходится удивляться, если учесть, что всякие изменения условий питания изменяют в первую очередь не упитанность, а скорость роста молоди рыб. Поэтому для суждения об условиях питания разных размерных классов сеголетков карпа необходимо прежде всего исследовать различие в их скорости роста. Выражаясь точнее, необходимо установить, в какой степени замедляется скорость роста разных размерных классов молоди рыб при общем замедлении скорости роста всей популяции, если замедление вызвано резким ухудшением условий питания популяции. Задача эта не такая трудная, как представляется с первого взгляда, и ее решение подсказывается внимательным анализом кривых размерной структуры разных популяций сеголетков карпа из прудов с хорошими и плохими условиями питания. Оказывается, что кривые размерной, а также весовой структуры сеголетков карпа из прудов с хорошими и плохими условиями питания существенно различаются между собой. В прудах с хорошими условиями питания такие кривые имеют более или менее обычный вид: они одноветвевые, почти симметричны и т. д. Зато в прудах с плохими условиями питания рыбы кривые размерной или весовой структуры стад сеголетков карпа сильно уклоняются от обычных. Они явно асимметричны, наблюдается так называемая положительная асимметрия: правая ветвь более развита сильнее левой, а левая ветвь сильно укорочена; модалное значение, расположенное значительно левее медианы и средней величины. В некоторых случаях в правой ветви кривой (соответствующей крупным размерным классам больше модалного) появляются дополнительные ветви, а иногда эта ветвь даже разрывается на несколько частей.

Не трудно показать на математических моделях, что обычная симметричная кривая приобретает все эти особенности в том случае, когда условия питания разных размерных классов оказываются неравномерными. Чем меньше всего изменяются модалный и близкие к нему классы, тем сильнее выражено развитие асимметрии кривой размерной структуры сеголетков карпа. На примере с прудом с плохими условиями питания объясняется

Мы попытались отдельно установить скорость роста или, выражаясь точнее, абсолютные и относительные приросты каждого размерного класса сеголетков карпа за период с середины лета до осени. До середины лета условия питания рыб во всех прудах были вполне удовлетворительными; в соответствии с этим исходные кривые размерной структуры разных стад сеголетков оказались почти точно симметричными и вообще имели самый обычный вид.

Абсолютный (в см) и относительный (в % к среднему за период исследования размеру) приросты каждого размерного класса определяли путем количественного сопоставления исходного и конечного размерных рядов, представляющих относительный (т. е. выраженный в процентах) состав популяций в начале и в конце периода исследования. Было сделано следующее допущение: размерные классы исходного ряда переходят в размерные классы конечного ряда, не меняя своего порядка. Например, минимальный размерный класс исходного ряда переходит в минимальный же размерный класс конечного ряда; если последний оказывается меньше первого, то излишек состава минимального класса исходного ряда переходит в следующий за минимальным размерный класс конечного ряда, и т. д. Средний прирост каждого размерного класса исходного ряда определяется как средняя взвешенная величина в зависимости от того, в какой или какие размерные классы конечного ряда он переходит.

Допустим, например, что в исходном ряду численность минимального размерного класса «8—9 см» составляла 30% от всего состава популяции. Допустим, далее, что третья часть численности этого класса (т. е. 10%) оказалась в классе «10—11 см», а две трети (20%) в классе «11—12 см» конечного ряда. Значит, прирост одной третьей части рассматриваемого класса составил 2 см (разность между серединами классов «8—9» и «10—11» см), а прирост двух третей — 3 см (разность между серединами классов «8—9» и «11—12» см). В этом случае средний абсолютный прирост рассматриваемого класса, определенный как средневзвешенная величина приростов двух его частей ($\frac{1}{3}$ и $\frac{2}{3}$) составит 0,67, или $\frac{2}{3}$ см.

Произведя подобные вычисления (не столько сложные, сколько громоздкие), мы убедились в том, что во всех случаях, когда условия питания стада сеголетков карпа можно было уверенно охарактеризовать как плохие, абсолютный или относительный приросты (а чаще всего тот и другой) оказывались наименьшими именно у модальной размерной группы сеголетков.

Такие же результаты получены и при исследовании в е с о в о й структуры стад сеголетков карпа из разных прудов.

В прудах с хорошими условиями питания замедления скорости роста в модальном размерном или весовом классе рыб не наблюдается. В этом случае абсолютные приросты всех размерных классов оказываются примерно одинаковыми, а их относительные приросты немного снижаются по мере увеличения размера или веса рыб.

Приведенные данные позволяют в схематическом виде представить непосредственные причины или, если можно так выразиться, «механизм» приспособительной взаимосвязи изменчивости размера и веса сеголетков карпа с их условиями питания. Пока условия питания популяции остаются хорошими или, по крайней мере, удовлетворительными, изменчивость размера и веса держится на минимальном уровне. В этом случае размерно-весовая структура популяции характеризуется обычной симметричной вариационной кривой с вершиной (модой), почти совпадаю-

ной со средним размером или весом, и крутопадающими ветвями. Скорость роста разных размерно-весовых классов в полном соответствии с известной физиологической закономерностью равномерно понижается от самых мелких рыб к наиболее крупным. Общее биологическое состояние модального и близкого к нему размерных классов оказывается ничуть не хуже, а если судить по коэффициенту упитанности, то, пожалуй, даже несколько лучше, чем у остальных рыб (особенно у самых мелких). Зато при общем для всей популяции и к тому же достаточно сильном ухудшении условий питания положение резко меняется потому, что воздействие общего ухудшения условий на разные по численности размерные классы рыб оказывается далеко не одинаковым. В наибольшей степени ухудшаются условия питания у модального размерного (или весового) класса, т. е. у рыб преобладающего размера (или веса), в наименьшей степени — у малочисленных крайних классов, т. е. у самых крупных и самых мелких рыб.

Неодинаковое ухудшение условий питания у разных размерных классов сеголетков карпа вызывает и неравномерное изменение скорости их роста. При замедлении средней скорости роста у всего стада сеголетков сильнее всего замедляется рост у рыб преобладающего размера и в наименьшей степени у самых крупных и самых мелких рыб. Это приводит к быстрому увеличению разрыва в размерах основной массы рыб и тех сравнительно малочисленных сеголетков, которые с самого начала были немного крупнее остальных. Задержка роста рыб из основной части стада как бы «отодвигает» их от наиболее крупных сеголетков, последние как бы «отрываются» от первых, что в свою очередь еще более увеличивает различия в характере их питания. В конечном счете эти различия становятся столь значительными, что пищевые организмы, потребляемые крупными сеголетками карпа, оказываются вообще недоступными основной массе рыб. Иными словами, наиболее крупные особи, составляющие очень небольшую часть стада сеголетков карпа, уходят из-под влияния на условия их питания более мелких особей, составляющих основную, несравненно более многочисленную часть стада. Условия питания крупных особей становятся вполне удовлетворительными, а иногда даже лучшими, чем у близких по размеру особей из малочисленного стада сеголетков карпа, которое в целом хорошо обеспечено пищей. В последнем случае изменчивость размера рыб невелика, и все размерные классы сеголетков карпа взаимно влияют на условия питания друг друга. Поэтому условия питания крупных сеголетков из стада, хорошо обеспеченного пищей, всегда связаны с общей численностью стада, тогда как условия питания группы наиболее крупных рыб из стада, плохо обеспеченного пищей, могут оказаться связанными в основном лишь с численностью одной этой группы; последняя же нередко включает значительно меньше особей, чем все стадо, хорошо обеспеченное пищей.

Приведенное объяснение непосредственных причин и хода изменений размерной структуры разных стад сеголетков карпа, конечно, сильно схематизировано. На практике эта схема обычно осложняется многими привходящими обстоятельствами, но мы убеждены, что в целом она все же дает правильное представление о сущности дела. В частности принятая схема легко объясняет тот удивительный на первый взгляд факт, что в сильно перенаселенных мальками карпа прудах, в которых выращены очень мелкие, слабо упитанные в основной массе сеголетки, нередко удается обнаружить немногочисленных крупных рыб, превосходящих по размеру и весу всех сеголет-

ков из хороших, высококормных прудов с нормальной плотностью посадки мальков.

Основные закономерности перестройки размерно-весовой структуры популяций молоди рыб, свойственные, как это удалось выяснить позже, многим видам рыб из разнообразных водоемов, первоначально были обнаружены на сеголетках карпа, выращенных в рыбоводных прудах, т. е. в условиях, полностью контролируемых и управляемых человеком. Если бы для выявления этих закономерностей с самого начала использовались лишь те данные, которые относятся к рыбам, обитающим в естественных водоемах, поставленная задача была бы крайне осложнена разнообразными побочными факторами и, возможно, осталась бы вообще нерешенной.

Какими бы скромными ни были результаты данного исследования, они во всяком случае наглядно подтверждают справедливость того вывода, что разработка ряда вопросов ихтиологии требует постановки экспериментов с рыбами в управляемых и контролируемых человеком условиях, в частности в небольших водоемах типа рыбоводных прудов. Но, разумеется, подобные эксперименты окажутся полезными лишь в том случае, если они будут правильно сочетаться с исследованиями соответствующих видов рыб в природных условиях (реках, озерах, морях и т. д.)

Учитывая необходимость такого сочетания, мы по ходу нашего исследования на сеголетках карпа из рыбоводных прудов подбирали, обрабатывали и анализировали соответствующие данные, относящиеся к рыбам из природных водоемов, в том числе из морей. Результаты обработки всех этих данных позволяют утверждать, что обнаруженные закономерности изменений размерно-весовой структуры популяций имеют весьма общий характер. Преимущественное ухудшение условий в модалном размерном классе при общем ухудшении условий питания популяции и, как обычное следствие этого, — развитие «положительной» асимметрии кривых размерно-весовой структуры популяции наблюдается не только у сеголетков карпа, но и молоди многих других видов рыб. Это утверждение можно подкрепить обширным фактическим материалом. Ограничимся краткой ссылкой на два-три характерных примера.

На основании соответствующей статистической обработки данных М. А. Летичевского (1953) о ходе и результатах выращивания молоди воблы и сазана в рыбоводном хозяйстве «Горелый» нам удалось установить, что размерная структура популяций этих рыб изменяется с изменениями условий питания точно так же, как и у сеголетков карпа. Исключительно большая изменчивость размера и веса, а также резкая положительная асимметрия кривой размерного состава сеголетков сазана, выращенных в хозяйстве «Горелый», явно связана с сильным недостатком пищи и не может быть объяснена лишь растянутостью сроков нереста производителей, как это пытается объяснить сам М. А. Летичевский. Достаточно сказать, что возрастание изменчивости размера и веса, а также развитие положительной асимметрии кривых размерного состава сеголетков сазана начинает наблюдаться лишь с момента сильного ухудшения условий питания рыбы, сопровождающегося резким снижением средней скорости роста популяции. Происходит же все это значительно позже завершения нереста всех производителей.

Еще более характерные результаты были получены на основании обработки данных М. А. Летичевского, относящихся к молоди воблы. Было обнаружено, что существует обратная зависимость между сред-

ней скоростью роста популяции воблы и величиной асимметрии кривых ее размерной структуры (рис. 1). Когда данные контрольных ловов показывают снижение абсолютного и относительного приростов средней длины тела рыбы, тогда положительная асимметрия кривых размерной структуры популяции возрастает; напротив, повышение средних приростов длины сопровождается уменьшением положительной асимметрии этих кривых, а иногда даже развитием отрицательной

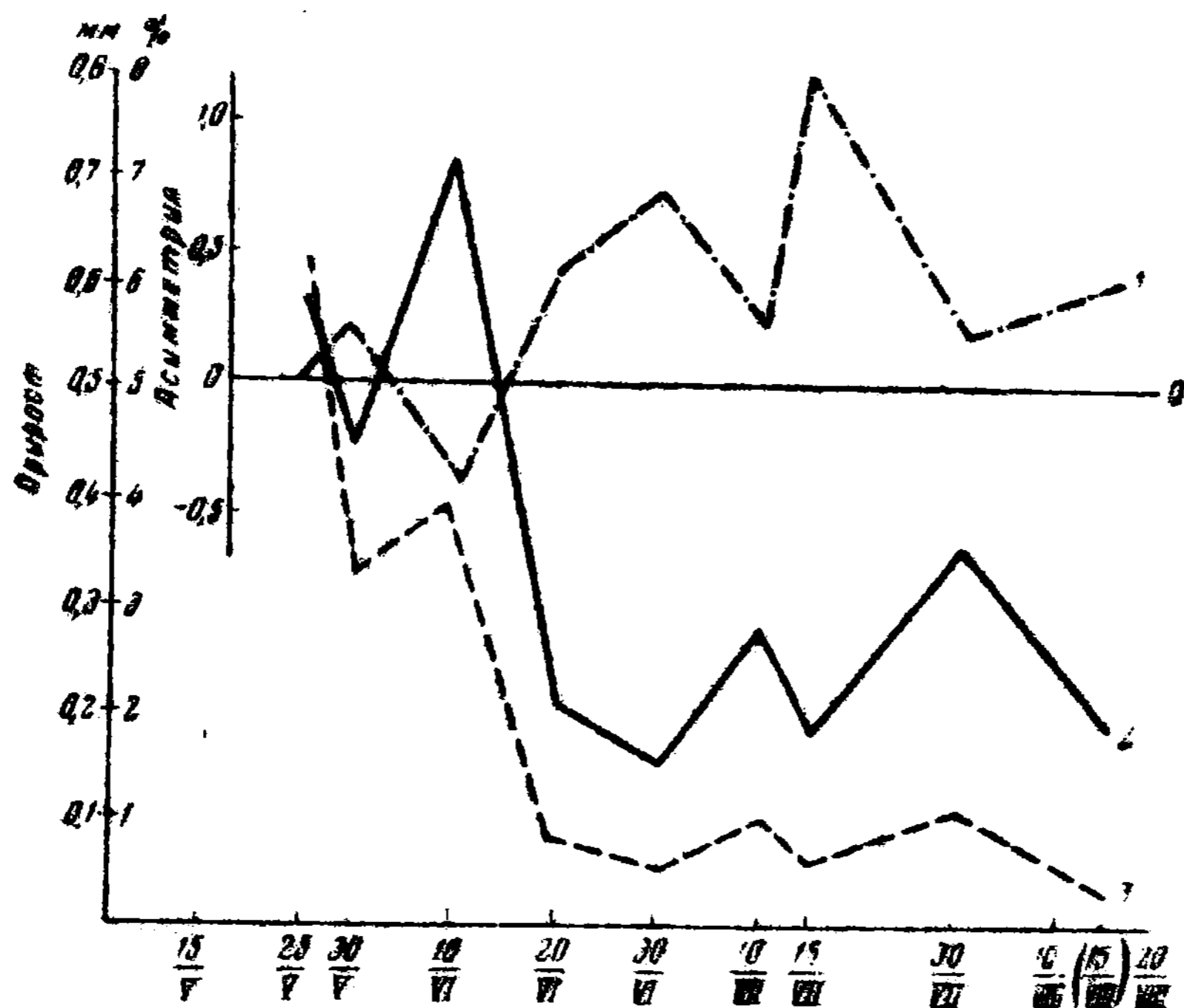


Рис. 1. Изменения скорости роста и величины асимметрии кривых размерного состава молоди воблы в рыбноводном хозяйстве «Горелый» (по данным М. А. Летичевского)

1 — величина асимметрии; 2 — абсолютный прирост за период между двумя контрольными ловами, мм за сутки; 3 — относительный прирост за период между двумя контрольными ловами, % среднего размера

(«левой») асимметрии¹. Подобная взаимосвязь скорости роста и асимметрии кривых размерной структуры популяции свидетельствует о том, что ухудшение условий питания, снижая среднюю скорость роста всей популяции, сильнее всего замедляет рост модального и близкого к ним размерных классов молоди воблы.

В работе Р. М. Павловской (1958), посвященной биологии размножения и развития черноморской хамсы, приведен ряд кривых размерного состава молоди хамсы в разных районах и в разные месяцы вегетационных периодов 1955 и 1956 гг. Из числа этих кривых наиболее резко выраженную положительную асимметрию имеют кривые размерного состава молоди хамсы в Керченском предпроливе и в Восточном районе (Новороссийск — Батуми) в июле и августе 1955 г., т. е. именно там и именно тогда, где и когда молодь хамсы была хуже всего обеспечена пищей (зоопланктоном).

¹ В соответствии с правилами статистики величина асимметрии вариационных кривых (или рядов) определялась как отношение момента третьей степени от средней величины к среднему квадратическому отклонению от средней величины.

тоящее время мы закончили обработку многолетних материалов американских исследователей (Фелли и Филиппс — Felip y. Phillips, размерном и возрастном составе тихоокеанской сардины. Выяснено обнаруженные закономерности изменений размерной структуры рыб в связи с изменениями их условий питания распространения стада молоди (сеголетков) тихоокеанской сардины. На ухудшение условий питания и максимальное замедление роста у самых многочисленных размерных классов при общем ухудшении условий и уменьшении средней скорости роста всей популяции наблюдается не только у сеголетков, но также и в промысловом ливне, которое включает все возрастные группы, начиная с сеголетков (иногда в это стадо переходит и небольшое число быстро-сеголетков). Однако характер изменений размерной структуры возрастного класса в отдельности и всей многовозрастной популяции в целом оказывается совсем иным, чем характер изменений возрастной молоди рыб. Это объясняется взаимовлиянием размера, но разного возраста и прежде всего влиянием разнородных групп высокоурожайного поколения на близкие возрастные группы предшествующего ему и следующего за ним поколений.

Более вопрос о взаимосвязи с условиями питания размерной структуры многовозрастной популяции рыб мы предположим рассмотреть в отдельной работе.

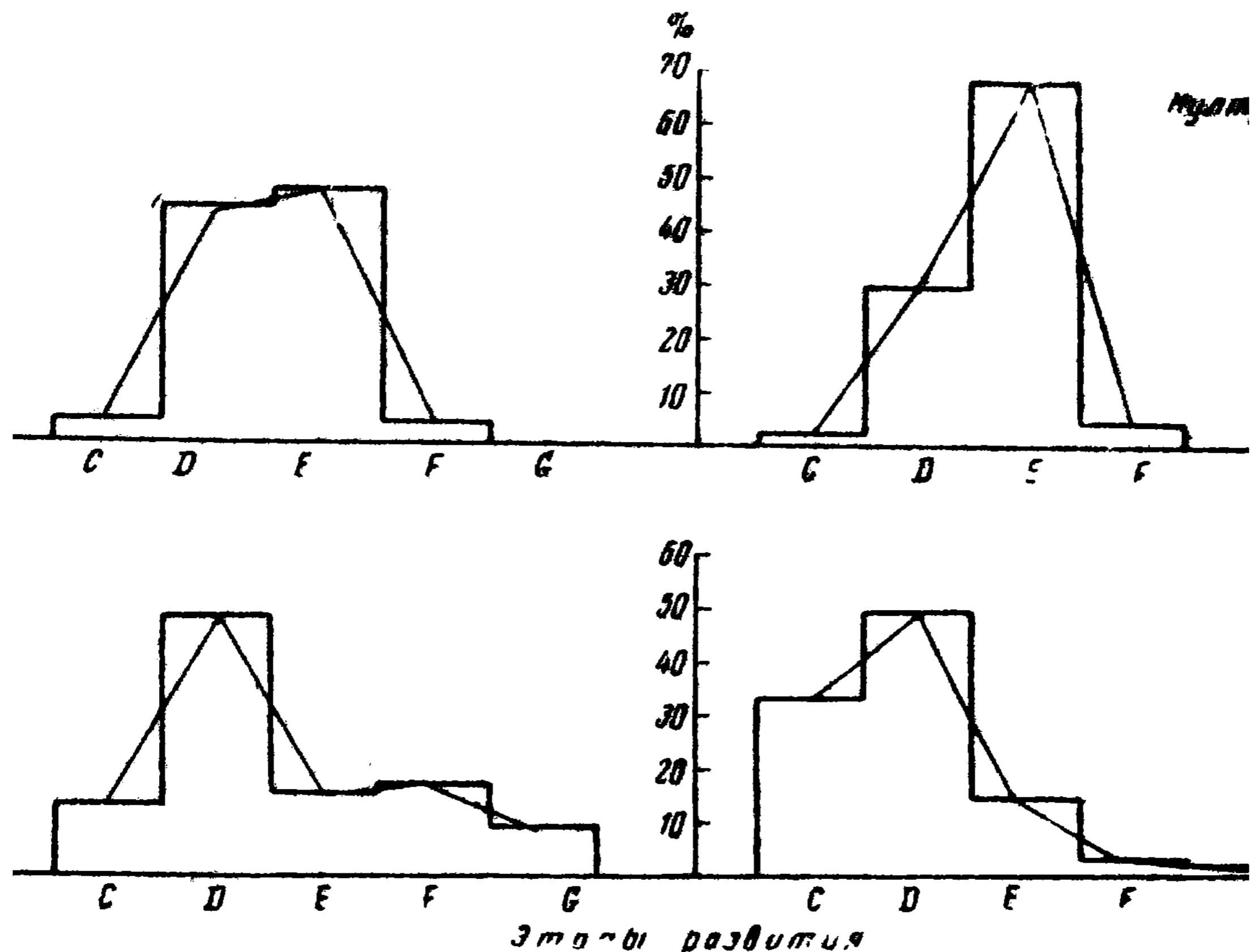
Поскольку рост организма является одной из важных сторон его жизни, постольку данные об изменчивости размера или веса рыб по возрасту обычно позволяют судить и о степени различий развития. Однако вполне точное и законченное представление о развитии популяции в отношении степени развития отдельных групп молоди рыб можно получить, лишь выяснив распределение по разным этапам развития.

Понятие этапности развития рыб, выдвинутое В. В. Васнецовым, усваивается рядом исследователей, о чем свидетельствует доклад Е. Ф. Еремеевой на настоящем совещании. К сожалению в большинстве работ, содержащих данные об этапах развития видов рыб, отсутствуют другие сведения, без которых исследование нами этих данных оказывается невозможным. Но уже накопление с немногими работами, которые все же содержат необходимые сведения, позволяет думать, что распределение молоди по разным этапам развития подчиняется таким же закономерностям, и распределение их по разным размерным или весовым классам свидетельствуют, в частности, данные А. Ф. Коблицкой о этапах развития молоди воблы в разных участках низовья Волги в годы с низким паводком, плохими условиями питания, медленным ростом рыб (1954 г.) и высоким паводком, хорошими условиями питания, ускоренным ростом (1953 г.).

Вам пришлось подвергать данные А. Ф. Коблицкой какой-либо специальной обработке. Достаточно было изобразить эти данные в виде графиков (рис. 2), чтобы сразу же обнаружилось их полное соответствие с соответствующими данными об изменениях размерной (или структурной) популяций рыб в связи с изменениями условий питания. Когда условия питания хорошие кривые распределения молоди

масса рыб оказывается на относительно поздних этапах развития. При ухудшении условий питания немедленно сопровождается появлением «положительной» асимметрии кривых: модальный класс перемещается в левую сторону, и основная масса рыб оказывается на одних и тех же ранних этапах развития; правая часть кривой вытягивается, на ней иногда появляется дополнительная вершина. Общая задержка развития основной массы рыб сопровождается, как и в случае с

Ильмень



2. Распределение молоди воблы из дельты Волги по этапам развития в первой половине июня (по данным А. Ф. Коблицкой)

Верхний ряд — распределение по этапам развития в год с высоким уровнем паводка и хорошими условиями питания (1963 г.); нижний ряд — распределение по этапам развития в год с низким уровнем паводка и плохими условиями питания (1964 г.)

ной структурой молоди, появлением некоторых мальков воблы, развитие которых продвинуто вперед более значительно, чем развитие основной массы. Исключения рыб из популяции с удовлетворительными условиями питания.

Подобные изменения в распределении молоди рыб по разным этапам развития, несомненно, вызываются теми же причинами, что и ранее описанная перестройка размерной или весовой структуры популяции. Как известно, в одном и том же этапе развития объединяются рыбы со сходными морфологическими, физиологическими и экологическими особенностями, причем особое значение имеет сходство в характере питания этих рыб. Неудивительно, что при резком ухудшении условий питания для рыб, развивающихся в популяции, характерной для

занным особенностям кривых распределения молоди рыб по разным этапам развития.

На ряде примеров с сеголетками карпа, а также молодью других видов рыб из искусственных и естественных водоемов было показано, что при резких изменениях средних величин некоторых признаков и свойств у популяции (стада) в целом степень изменений этих признаков и свойств у разных по численности групп особей внутри популяции (например у разных размерных классов рыб) обычно оказывается далеко не одинаковой.

Исследованные признаки являются более или менее обобщенными показателями биологического состояния рыб. Изменения подобных показателей и в первую очередь скорости роста достаточно точно отображают соответствующие изменения условий жизни и прежде всего условий питания молоди рыб. В отношении популяции (или стада) в целом эти выводы нам обычно удавалось подтвердить и прямыми данными, а именно результатами исследований кормовой базы водоема, содержимого кишечника рыб и т. п. Зато выводы о неодинаковых изменениях условий питания у разных групп молоди рыб внутри популяций (стада) в подавляющем большинстве случаев обосновывались только косвенными данными, т. е. различиями скорости роста или других показателей биологического состояния каждой из этих групп¹.

Мы убеждены в том, что подобный способ выявления различий в условиях питания разных групп особей из одной популяции (стада) дает вполне надежные результаты, если, конечно, его применять с соблюдением известных правил и учетом многих оговорок и ограничений. Но все же нам представлялось весьма желательным получить и прямые подтверждения вывода о преимущественном ухудшении условий питания в модальном размерном или весовом классе популяции рыб. Одним из таких подтверждений могут служить данные о рационе питания щук разного размера, приведенные О. А. Поповой в докладе на настоящем совещании. График, составленный нами по этим данным (рис. 3), убедительно свидетельствует о том, что за два летних месяца (июнь-июль) наименьшее количество пищи в пересчете на единицу веса потребляется щуками преобладающего размера (размерный класс 20—30 см). По сообщению К. Р. Фортунатовой (доклад на настоящем совещании), некоторое увеличение рациона у малочисленных хищников из крайних (наиболее крупных) размерных классов является скорее правилом, чем исключением.

Все приведенные здесь факты, а также многие другие данные позволяют думать, что обнаруженная закономерность — неравномерное изменение условий жизни у разных по численности групп рыб одной популяции (при резком изменении условий жизни этой популяции в целом) — является общей закономерностью, присущей большинству популяций рыб, а может быть, и не только рыб. Однако показателем такой неравномерности ухудшения условий жизни далеко не всегда будут изменения размерной (или весовой) структуры популяции, как это наблюдается у молоди рыб. Например, можно ожидать, что при общем ухудшении условий питания какой-нибудь нерестовой популяции рыб неравномерность ухудшения этих условий для разных по численности размерных (весовых) классов рыб отразится в первую очередь на признаках, связанных с их воспроизводительной способностью. Пред-

¹ Имеются в виду различия средних (для каждой группы) величин признаков, служащих показателями биологического состояния рыб

варительное ознакомление с рядом литературных источников заставляет думать, что, по-видимому, так и происходит в действительности. Обработка данных, приведенных в названных источниках, доказывает, что в результате сильного и достаточно длительного ухудшения условий питания рыбы наибольшее снижение относительной плодовитости чаще всего наблюдается именно у самок из модального размерного (весового) класса нерестовой популяции. Было бы очень интересно исследовать и ряд других признаков в разных размерных классах рыб старшего возраста, например жирность, число янторических придатков и другие признаки, связанные с питанием.

Выявленные изменения размерной (весовой) структуры популяций молоди рыб при ухудшении условий питания, несомненно, имеют для них существенное приспособительное значение. Иными словами, независимо от непосредственных причин («механизма») возникновения этих изменений, они по своей биологической сущности являются приспособлениями популяции к условиям жизни. Во-первых, усиление изменчивости популяции по таким признакам, как размер или вес рыб, безусловно улучшает использование популяцией общих пищевых ресурсов водоема, что в какой-то степени компенсирует ухудшение условий. Во-вторых, в популяции выделяется группа рыб (наиболее крупных), которая при любом ухудшении условий питания достигает к осени кондиций, характеризующих биологически полноценную (в частности зимнестойкую) молодь; это обеспечивает сохранение популяции и новое увеличение ее численности, когда условия опять станут хорошими.

Изменения размерной (весовой) структуры популяций в зависимости от условий питания необходимо учитывать при изучении динамики численности промысловых рыб. Асимметрия кривых размерно-весовой структуры и другие особенности строения популяций, отражающие ухудшение условий питания, могут служить надежным критерием этих условий.

В некоторых случаях описанные особенности, вероятно, помогут выявить причины и направление изменений численности отдельных стад промысловых рыб.

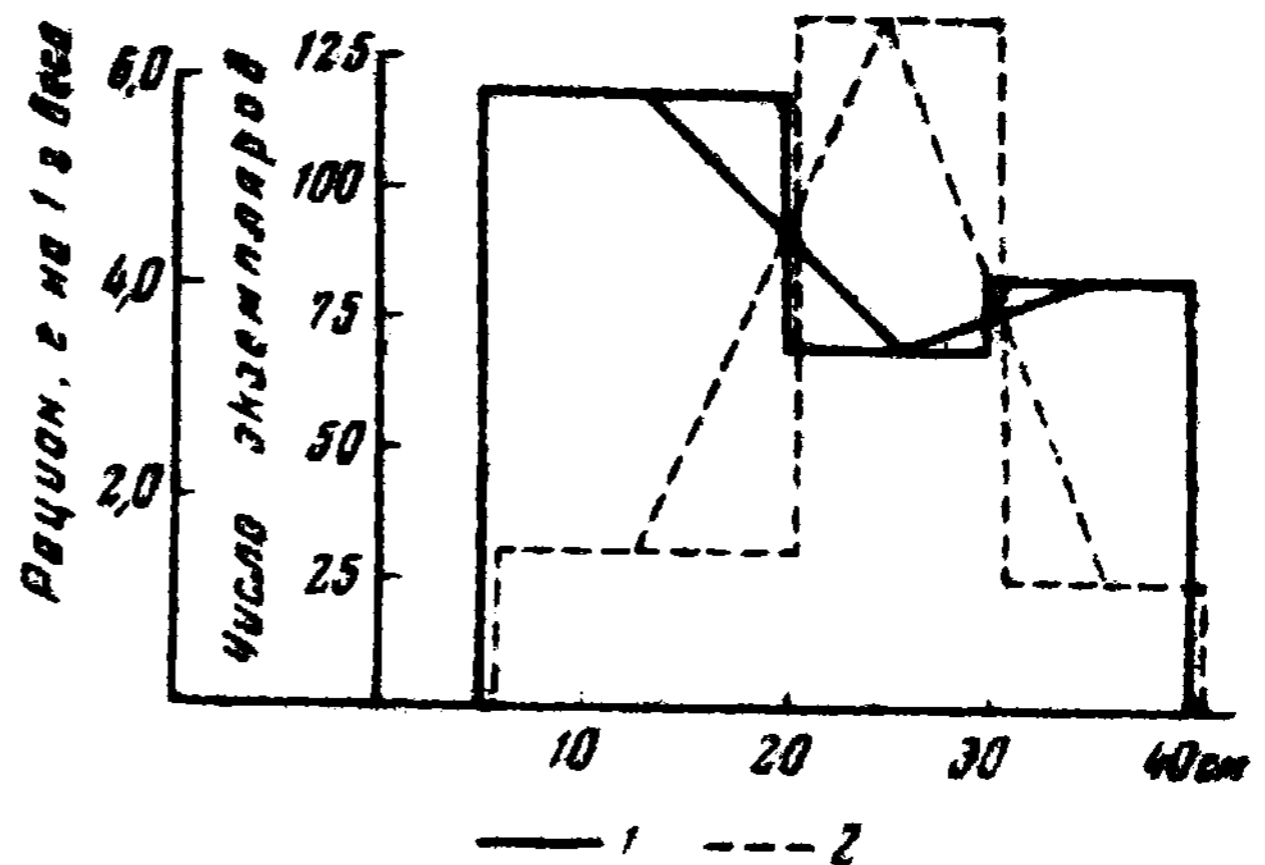


Рис. 3. Величина рациона и численность двух разного размера в дельте Волги за период ската (по данным О. А. Поповой)

1 — рациона за два месяца, г на 1 г веса личинки. 2 — число экземпляров хищника в каждом размерном классе (в пересчете на класс в 10 см)

ЛИТЕРАТУРА

- Бугай К. С. 1959. Дніпровська чехоня. Вн дзвіництво Академіи наук Української РСР. Київ.
Коблицкая А. Ф. 1958. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока. Тр. Астраханск запед. ун-та. IV.

- Летичевский М. А. 1953. Опыт выращивания молоди лоблы в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги. Тр. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр. (ВНИРО). т. XXIV.
- Никольский Г. В. 1955. Об изменчивости организмов. — Зоол. журн., т. 34, вып. 4.
- Никольский Г. В. и Пикuleва В. А. 1958. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов. — Зоол. журн., т. 37, вып. 7.
- Патловская Р. М. 1958. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности. — Тр. Аз.-Черн. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр. (Аз.ЧерНИРО), вып. 17.
- Поляков Г. Д. 1988. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа. — Зоол. журн., т. 37, вып. 3.
- Fellin F. E. and Phillips J. B. 1948. Age and Length Composition of the Sardine Catch off the Pacific Coast of the United States and Canada, 1941—42 through 1946—47. — Fish Bull., N 69, Bureau of Marine Fisher. California.
-

**ВОЗДЕЙСТВИЕ ПРОМЫСЛА
НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РЫБ**
(по археологическим материалам)

В. Д. Лебедев

(Кафедра палеонтологии Московского государственного университета)

Рыболовство наряду с охотой является древнейшим занятием человека. Исследование остеологических материалов из палеолитических поселений человека показывает, что рыболовство возникло в верхнем палеолите. Однако в эпоху палеолита рыболовство развито было мало и воздействие человека на ихтиофауну было незначительным. В эпоху раннего неолита рыболовство получает значительное развитие, начинает играть большую роль в жизни человека и в некоторых случаях становится основным занятием. Иногда чешуя и кости рыб в поселениях залегают целыми слоями. В неолите появляются сети, остроги, гарпуны, особые наконечники стрел для охоты за рыбой, костяные крючки, костяные и каменные блесны. Несмотря на значительное развитие рыболовства в неолите, воздействие человека на ихтиофауну все еще было незначительным.

В эпоху металла рыболовство развивается еще больше. Об этом свидетельствуют многочисленные остатки рыб и предметов рыболовства, находимые почти во всех поселениях этой эпохи. В это время орудия рыболовства становятся разнообразнее. Появляются невода, совершенствуются сети; видимо, появляются плавные сети. В поселениях встречается много крючков различных размеров, вплоть до очень крупных, вероятно, для ловли сомов. Часто встречаются остроги и гарпуны.

Обилие озер и рек на Русской равнине способствовало развитию рыболовства. Славянские племена издавна славились своим искусством в рыбном промысле. Остатки рыб и орудия рыболовства встречаются во всех славянских поселениях и городах. Много остатков рыб в Старой Рязани, Старой Ладоге, Древнем Пскове, Древнем Новгороде и других городах, городищах и поселениях. Рыба играла большую роль в питании населения России. Особенно много ее потребляли во время религиозных постов. Павел Алеппский (1896, кн. III), посетивший Россию во второй половине XVII в., пишет: «В стране волохов во время заговений оставляют мясо и закупают рыбу, которую мерзлую носят охапками».

Приблизительно ко второй половине XVIII в. наметились все основные рыбопромысловые районы на территории Европейской части СССР. Они были расположены в низовьях крупных южных рек и по берегам

северных морей (Мурман и Белое море); использовались и все внутренние озерные и речные воды.

В эпоху капитализма морское рыболовство в России в основном базировалось на прибрежном лове. Только после Великой Октябрьской социалистической революции и особенно с 30-х годов и после второй мировой войны Советский Союз начал осваивать промысел в открытом море и в отдаленных районах.

Анализ остатков рыб из археологических памятников позволяет установить характер ихтиофауны до воздействия на нее интенсивного промысла. Удастся восстановить соотношение видов в промысле, размеры добывавшихся рыб, возраст, темп роста и т. д. Сравнение этих показателей с современными позволяет проследить те изменения, которые произошли в ихтиофауне под влиянием хозяйственной деятельности человека, в том числе под воздействием вылова. В настоящее время в нашем распоряжении имеются материалы более чем из 30 коллекций остатков рыб из древних поселений человека.

Таблица 1

Максимальные размеры (L) и возраст* некоторых ископаемых и современных рыб

Виды рыб	Максимальная длина, см		Максимальный возраст	
	ископаемых	современных	ископаемых	современных
Шип	83	180	—	30
Стерлядь	113	100	—	22
Осетр	184	233	16	48
Балтийский осетр	370	350	48	—
Севрюга	190	190	—	21
Лосось	90—100	150	7	8
Сиг волховский	—	54,5	12	8+
Щука	182**	150	18	33
Плотва	42	44	11	19
Тарань	68	50 и больше	—	—
Вырзуб	86	80—80	—	—
Язь	68	100	—	—
Жерех	112	80 и больше	17	—
Линь	62	63,5	—	—
Лещ	74	75	20	—
Синец	45	45	17	—
Чехонь	60	60	—	9+
Карась	52	50 и больше	—	—
Сазан	78	100 и больше	—	—
Сом	500	500	34	30
Судак	127	130	14	15
Окуль	60	51	17	—

* Мы не всегда могли привести «пределенные» возраст и размеры современных рыб; указываем наиболее часто встречающиеся максимальные величины.

** Л. С. Берг (1948—1949, стр. 49) указывает на ошибку в нижнем течении Днепра щуки весом 65 кг; видимо, длина подобной щуки была около 2 м.

Анализ остатков промысловых рыб показал, что максимальные размеры и возраст рыб из поселений древнего человека, как правило, близки или незначительно отличаются от максимальных размеров и возраста современных рыб (табл. 1).

Наблюдающиеся в некоторых случаях различия в максимальных размерах (а также возрасте) ископаемых и современных рыб большей

частью можно объяснить, по нашему мнению, малым количеством ископаемого материала или недостаточностью данных о современных рыбах.

В водоемах, находящихся под воздействием промысла, крупные рыбы стали встречаться значительно реже, что отразилось на средних размерах ряда промысловых рыб. Как правило, во всех древних поселениях средние размеры промысловых рыб больше, чем в настоящее время. Так, например, в Псковском озере и Волхове, где существует интенсивный промысел, средние размеры промысловых рыб значительно уменьшились (табл. 2).

Таблица 2

Средние размеры некоторых рыб в уловах из Древнего Пскова (I—VIII вв. н. э.) и современного Псковского озера, см

Вид рыб	Древний Псков (I—VIII вв.)	Современное Псковское озеро (1951 г.)	Старая Ладога (VII—IX вв., р. Волхов)	оз. Ильмень (1926 г.)
Щука	89,2	54,5	—	—
Густера	28,5	15,0	—	—
Лещ	39,0	33,1	42,4	30,5
Окунь	29,08	15,36	—	—
Судак	—	—	43,5	26,6

В промысле Древнего Пскова, Старой Ладоги и других поселений преобладали более крупные группы рыб, чем в современных уловах. Например, в Древнем Пскове 55,8% улова составляли лещи длиной от 31 до 49 см, в городище Камно (близ Пскова) — от 32 до 40 см (59,8%), в современных же уловах в Псковском озере (1951 г.) 86,9% улова составляли лещи длиной от 28 до 40 см. В Старой Ладоге уловы судака на 68% состояли из рыб длиной от 35 до 48 см, а в 1926 г. в оз. Ильмень (Домрачев и Правдин, 1926) в уловах преобладали (52,3%), судаки длиной от 26 до 36 см, а 28,6% приходилось на долю молоди (длиной от 4 до 20 см).

Такая же закономерность наблюдается и у других видов рыб, подверженных интенсивному вылову.

Размеры рыб, незначительно используемых современным промыслом, мало отличаются от размеров рыб, добывавшихся в древних поселениях. Так, длина леща в уловах городища Камно (I—X вв.) варьировала от 17 до 58 см, причем преобладали рыбы от 32 до 40 см длиной (65,2%). В Рыбинском водохранилище (1950—1951 гг.), где лещ используется относительно мало, вылавливались рыбы длиной от 23 до 42 см, главным образом от 29 до 38 см. Средние размеры леща из городища Камно — 36,0 см, из Рыбинского водохранилища — 33,3 см и из Древнего Пскова — 37 см.

В тех водоемах, где нет интенсивного промысла, средние размеры рыб из древних поселений также очень близки или даже одинаковы со средними размерами этих рыб в нынешних условиях в этих водоемах. Так, средние размеры язя, сома, сазана из неолитической стоянки Джанбас-Кала на Аму-Дарье (Никольский, Радаков и Лебедев, 1952) почти такие же, как в наше время.

Приведенные примеры показывают, что в результате воздействия интенсивного промысла средние размеры рыб в современных уловах уменьшились по сравнению со средним размером рыб в уловах жителей древних поселений.

Аналогичным образом изменился возрастной состав рыб в промысловых водоемах. в уловах увеличился процент более молодых рыб. Так, например, в Древнем Пскове (I—XIII вв.) в уловах преобладали 7—14-летние щуки и 7—10-летние лещи, а в наше время в Псковском озере вылавливаются преимущественно 3—6-летние щуки (1929 г.) и 6—9-летние лещи (1951 г.). В Древнем Пскове вылавливались окуни в возрасте от 3 до 16 лет, в Камно — от 6 до 17 лет, причем в уловах преобладали рыбы: в Древнем Пскове — от 3 до 12 лет (83,7%) и в Камно — от 6 до 11 лет (83,4%). Данных о возрастном составе окуня в Псковском озере в литературе нет; по нашим же наблюдениям, в 1950 г. в дельте р. Великой ловились преимущественно двух-трехлетние окуни. В Старой Ладозе возраст лещей в уловах варьировал от 5 до 17 лет, преобладали лещи от 8 до 13 лет. Данных о возрастном составе лещей в Волхове нет, а в оз. Ильмень в значительном количестве попадают 5—7-летние и более молодые лещи, составляющие так называемую щеберку (Домрачев и Правдин, 1926).

Изменение состава популяции рыб под влиянием промысла отразилось и на темпе роста рыб. В водоемах с интенсивным промыслом темп роста промысловых рыб в настоящее время обычно выше, чем в прошлом (табл.3).

Таблица 3

Темп роста леща из Старой Ладозы, Древнего Пскова и современных Волхова и Псковского озера

Возраст леща, годы	Длина лещей данного возраста, см		Возраст леща, годы	Длина лещей данного возраста, см	
	Старая Ладога (VII—IX вв.)	Волхов (по Домрачеву и Правдину, 1926)		Древний Псков, (IV—VIII вв.)	Псковское озеро (по Мо- розовой, 1952)
1	8,7	6,6	1	7,5	6,5
2	12,6	12,5	2	11,7	12,9
3	16,9	17,5	3	16,1	17,2
4	20,5	22,1	4	18,0	21,7
5	22,3	26,3	5	20,7	25,6
6	24,8	30,0	6	23,8	29,2
7	27,3	33,7	7	26,8	32,2
8	31,3	37,1	8	29,8	35,9
9	33,8	39,8	9	31,3	38,6
10	36,6	42,4	10	33,6	41,1
11	38,1	44,6	11	34,2	42,8
12	39,5	46,5	12	35,2	—
			13	36,2	—
			14	38,3	—
			15	40,0	—

Более медленный темп роста рыб в водоемах, не затронутых или слабо затронутых промыслом, видимо, объясняется тем, что популяция рыб в них хуже обеспечена пищей, чем в водоемах с интенсивным промыслом. В последних часть популяции рыб, избежавшая вылова, лучше обеспечена пищей и растет быстрее. Подобное воздействие на темп роста рыб оказывает и современный промысел.

Таков характер изменений биологических показателей ихтиофауны, происшедших под влиянием промысла и других видов хозяйственной деятельности человека. Но воздействие человека на ихтиофауну ска-

ывается не только в изменении размеров, возраста и темпа роста рыб. Значительно изменилось и соотношение видов. Некоторые виды, бывшие основным объектом промысла (например балтийский осетр, волховский сиг в Старой Ладоге), утратили всякое экономическое значение.

Сократились ареалы проходных видов рыб — белуги, осетра, севрюги, вырезуба и других. Еще в XVIII—XIX столетиях белуга и русский осетр поднимались до Твери, Калуги, Ржева и Вишеры. Севрюга изредка попадалась у Ржева и Киева. Каспийский лосось еще в начале XX в. изредка поднимался до устья Камы, белорыбца в XVIII и XIX столетиях по Оке поднималась до Калуги, по Волге до Ржева и Твери. В X—XIV вв. проходные осетровые добывались жителями Роданова городища (в верхнем течении Камы, в 50 км ниже современного города Березинки). Севрюга занимала второе место (15,6%) после стерляди, а осетр четвертое место (8,7%) после щуки в уловах жителей этого городища.

Изменения промыслового значения различных рыб можно проследить на примере Псковского озера. Обильный остеологический материал из Древнего Пскова (более 5000 остатков) и городища Камно (более 11 000 остатков) позволил достаточно полно установить характер промысла в бассейне Псковского озера с I по X в. до н. э. и до XVII в. н. э. (табл. 4).

Таблица 4

Значение различных рыб в промысле Древнего Пскова, городища Камно и современном Псковском озере, %

Вид рыб	Древний Псков (I—X вв. до н. э., XVII в. н. э.)	Городище Камно (I—X вв. н. э.)	Псковский водоем (1949) *
Щука	37,80	13,30	2,2
Окунь	24,17	12,20	—
Лещ	18,82	67,50	2,1
Синец	12,20	3,60	Не ловится
Жерех	5,60	0,90	—
Плотва	0,40	0,30	—
Голавль	0,08	0,10	—
Язь	0,10	0,10	—
Красноперка	0,05	0,05	—
Линь	0,18	0,60	—
Густера	0,14	0,10	—
Сырть	0,13	0,04	—
Карась	0,05	0,20	—
Сом	0,18	0,70	—
Судак	0,02	—	1,1
Налим	0,08	0,01	0,8
Чудский сиг	—	—	1,0
Европейская ряпушка	—	—	12,2
Снеток	—	—	30,4
Мелочь:			
I группа **	—	—	2,9
II " "	—	—	13,5
III " "	—	—	33,7
Всего	100	100	100

* По данным Псковского треста местного рыболовства за 1949 г.
 ** К мелочи I группы относятся линь, язь, окунь, и мелочи II группы — плотва, ерш, и мелочи III группы — различные рыбы весом менее 30 г.

Основу древнего промысла на Псковском озере составляли щука, окунь, лещ, синец. При этом добывались крупные рыбы: остатки мелких рыб, как правило, не встречаются. Видимо, мелкую рыбу не добывали или просто не брали. Это подтверждается и этнографическими наблюдениями. В промысле Древнего Пскова первое место занимали хищники окунь и щука, составлявшие вместе 62%; на втором месте стоял лещ (18,8%), затем синец (12,2%) и жерех (5,6% всего улова). Остальные рыбы играли в промысле ничтожную роль, составляя 1,4% всего улова. В городище Камно на первом месте по добыче стоял лещ (67,5%), затем щука (13,3%), окунь (12,2%) и синец (3,6%). Остальные рыбы вместе составляли 3,4% всего улова.

Современный промысел в Псковском водоеме имеет иной характер: в нем главную роль играют мелкие виды рыб. В 1949 г. снеток и ряпушка вместе составляли 42,6% всего улова, «мелочь III группы» — 13,5%. В состав последней, по нашим наблюдениям в 1950 г., входит молодь различных рыб, в том числе ценных промысловых — судака, леща, щуки и т. д. Третье место занимала мелочь II группы (13,5%), куда входят плотва и ерш. В Древнем Пскове и городище Камно плотва вылавливалась в ничтожном количестве, а остатки ерша вообще не обнаружены. Мелочь I группы, куда входят линь, язь и окунь, составляла 2,9%, тогда как только один окунь в Древнем Пскове составлял 24,2% и в городище Камно 12,2% улова. Такие крупные рыбы, как щука, лещ, судак и налим, в современном промысле составляют 6,3%, между тем только щука и лещ в промысле Древнего Пскова составляли почти 57% и в промысле городища Камно — свыше 80%.

Характер промысла изменился относительно недавно. Еще в конце XVIII и начале XIX в. в Псковско-Чудском водоеме во множестве водилась крупная рыба — лещ, жерехи и др. (Бэр, 1860). Уловы крупной рыбы стали уменьшаться со второй половины XIX в. и особенно упали к началу XX в. Промысел перешел на лов мелочи разных пород, на добычу окуньков, ершей и снетка (Кузнецов, 1912). Изменение характера промысла связано с ростом населения и увеличением спроса на рыбу. Возникает промысел снетка, ряпушки и другой относительно дешевой рыбы. Появляются мелкочейные орудия лова. В конце XVIII — начале XIX в. начинается вылов молоди рыб, который к середине XIX в. приводит к серьезному подрыву запасов ценных промысловых рыб.

Значительный интерес представляют данные о роли хищных рыб в промысле жителей древних поселений. В Старой Ладогe, судя по слоям VII—X вв., щука и судак были главными объектами промысла, в Древнем Пскове на долю хищных рыб приходилось 67,8%, в городище Камно 27,1% общего улова. В современном промысле в Псковском озере (1949 г.) на долю хищных рыб приходится 4,2%. В древней крепости Гродно (VIII—XIV вв.) хищные рыбы составляли 83,1% общего улова.

Преобладание в промысле хищных рыб характерно для многих других древних поселений. Интересно, что анализ остатков рыб, не связанных с поселениями человека, также свидетельствует о преобладании в пресноводных континентальных водоемах хищных рыб. Так, в хозарских отложениях Нижнего Дона остатки хищных рыб составляли 68,8% общего количества остатков. В миоценовых отложениях Зайсанской впадины (восточная часть Казахской ССР) остатки хищных ильных рыб — зайсанского судака, щуки — очень обильны.

Из приведенных примеров (а их можно значительно умножить)

следует, что в фауне континентальных пресноводных водоемов, не затронутых интенсивным промыслом, хищные рыбы преобладали. Под воздействием промысла количество хищных рыб в современных водоемах уменьшается. В результате развивается много малоценной и сорной рыбы. Все попытки бороться с этой рыбой путем вылова мелкоячеистыми орудиями лова, уничтожением икры и т. д. не достигают цели. Игнорирование роли хищных рыб в водоеме и попытки изменить структуру видового состава рыб без учета исторически сложившихся связей приводят к бесцельной трате средств и сил на борьбу с нежелательными видами рыб и фактически снижают продуктивность водоема.

Многие хищные рыбы — судак, щука, сом, жерех и другие — дают ценный пищевой продукт и пользуются спросом среди населения. Несмотря на более длинные пищевые цепи, хищные рыбы, используя малоценных и сорных рыб, практически повышают рыбопродуктивность водоема.

Интересно, что в древнем промысле обычно преобладали два-три вида рыб; остальные добывались в очень незначительном количестве. Нам кажется, что и современные континентальные водоемы следовало бы «специализировать» на двух-трех видах рыб, наиболее пригодных и ценных в данных конкретных условиях. Например, в водоемах средней полосы можно культивировать щуку, судака, леща; в более южных — сома, судака, сазана, леща и т. д.

Приведенные материалы показывают, что промысловая ихтиофауна пресноводных континентальных водоемов СССР за последнее тысячелетие претерпела существенные изменения. Наиболее значительно она изменилась за последние 200—300 лет. Однако наиболее резко и часто в нежелательном направлении ихтиофауна меняется в наши дни. Несомненно, настало время наладить охрану, воспроизводство и рациональное использование ихтиофауны водоемов Советского Союза.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеппский Павел. 1896. Путешествие Антиохийского патриарха Макария в Россию в половине XVII в., вып. 1, кн. I—III, М.
- Берг Л. С. 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1—3. Изд-во АН СССР.
- Бэр К. 1860. Рыболовство в Чудском и Псковском озерах и Балтийском море. — Исслед. о сост. рыболовства в России, т. I, СПб.
- Домрачев П. Ф. и Правдин И. Ф. 1926. Рыбы озера Ильмень и реки Волхова и их хозяйственное значение. — Мат. по исслед. р. Волхова и его бассейна, I полутом, ч. 2, Л.
- Кузнецов И. Д. 1912. Рыболовство на Псковском водоеме. — Ежегодн. Глав. Упр. Землеустр. и Земледел. по Департ. Землед. СПб.
- Морозова П. Н. 1952. Лещ Аральского моря. — Изв. Всес. н.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., т. 30.
- Никольский Г. В., Радаков Д. В. и Лебедев В. Д. 1952. Рыбы из неолитической стоянки Джанбас-Кала. — Труды Хорезмской экспед., т. I.

ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ

Е. Ф. Еремеева

(Ихтиологическая комиссия Академии наук СССР и Всесоюзный научно-исследовательский институт)

Теория этапности развития рыб, в наиболее полной форме изложенная В. В. Васнецовым в 1953 г. в «Очерках по общим вопросам ихтиологии», в последнее десятилетие интенсивно разрабатывалась и совершенствовалась. Было показано, что изменения, происходящие в течение этапа развития, имеют глубокий характер, так как рыба в каждый момент существования находится в определенных отношениях со средой — питается, дышит, спасается от врагов и т. п. Выявлены периоды развития и показано, что они находятся в таких отношениях к этапам развития, как этапы развития к стадиям развития. Изучены переходы от этапа к этапу развития отдельной рыбы и стаи рыб; это позволило понять, как возникают в природе разнокачественные группы рыб. Выяснено, что размеры рыб на каждом этапе развития колеблются в определенном диапазоне, специфичном для данного вида. При этом возникающая в развитии разнокачественность рыб приводит к тому, что рыба более поздних этапов развития может быть мельче рыбы более ранних этапов развития. Поэтому характеризовать этап только размером рыбы недостаточно; требуется более разносторонняя характеристика этапа развития.

Показано, что различные экологические группы рыб проходят разное число этапов развития, и содержание этапов также различно. У щуки три личиночных этапа развития, у литофилов четыре, у фитофилов шесть. У литофильных лососевых рыб личиночный период развития по существу может рассматриваться как затянувшийся этап смешанного питания — питания собственным желтком и внешней пищей. У фитофильных карповых этот этап очень короткий — в течение почти всего личиночного периода молодь питается внешней пищей.

Стало очевидным общебиологическое значение теории этапности развития: этапы развития изучаются в СССР и за рубежом не только на рыбах, но и на других организмах, до человека включительно. Этапы развития, в частности рыб, исследуются в Китае, Польше, Чехословакии, Швейцарии. Интересные данные представила Жир (Gir, 1957), работающая в Швейцарии. Не зная о теории этапности развития, она самостоятельно выявила в развитии щуки те же этапы, которые были установлены ученицей В. В. Васнецова — И. П. Шамординой.

Теория этапности развития рассматривает жизнь животного от зарождения и до смерти как последовательный ряд этапов, каждый из которых отличается особенностями строения, физиологии и экологии животного. На каждом из этапов развития организм находится в определенных отношениях со средой, специфичных для данного вида. Поэтому, если идет речь о водоеме и обитающем в нем виде рыбы, то популяция рыбы изменяется в специфичных для данного вида пределах на каждом этапе развития. Численность популяции может уменьшаться вследствие гибели от самых различных причин (голода, болезней, сильного прибоя, губящего молодь, и т. п.) или увеличиваться, например в результате раннего полового созревания или увеличения плодовитости. Каждое изменение популяции на каждом этапе развития неизбежно отражается на составе промыслового стада. Между тем в рыбохозяйственной науке принято, решая вопросы динамики численности рыб, концентрировать внимание преимущественно на взрослой рыбе. Развитие рыбы до половой зрелости рассматривается только как подготовка к полноценному взрослому состоянию. При этом взрослая рыба, т. е. поздние этапы существования рыбы, включая этап старости, рассматриваются как один этап, начинающийся с момента достижения рыбой половой зрелости. По-видимому, это воззрение явилось следствием длительного господства сохраняющейся в значительной степени и в настоящее время точки зрения, рассматривающей период жизни животного до половой зрелости как дофункциональный период, определяющийся автогенетическим процессом развития.

Теория этапности развития базируется на диалектико-материалистическом представлении о единстве организма и среды. Она рассматривает организм в процессе развития как единство всех моментов развития, поэтому признание неполноценности какого-либо интервала развития для нее неприемлемо. Наша сегодняшняя задача — подтвердить это положение конкретными результатами работ, выполнявшихся с позиций теории этапности развития не только лабораторией морфологии позвоночных Института морфологии животных, которую я здесь представляю, но и в других учреждениях.

Изучение развития одного и того же вида рыбы в условиях различных водоемов, в частности дельт Волги, Дона, Кубани, Рыбинского водохранилища и Глубокого озера, и в различных частях одного и того же водоема показало, что число и последовательность этапов развития рыбы при всех условиях сохраняются, но изменяется длительность отдельных этапов развития. Причина этого изменения заключается в наличии или отсутствии необходимой для рыбы пищи и в метеорологических условиях данного года, действующих на молодь рыб непосредственно или косвенно — на тех животных, которыми питается молодь рыбы, заставляя их прятаться и становиться недосыгаемыми для рыбы, которая вынуждена голодать. В результате получается задержка в развитии всей молоди водоема или ее части. У полупроходных рыб, в частности, такая задержка приводит к тому, что часть молоди не успевает вовремя достичь покатного этапа и уйти из водоема, что влечет за собой возможную гибель рыбы или ее измельчание (работы Института морфологии животных, кафедры ихтиологии Московского университета, Азчеррыбвода, Института биологии водохранилищ в Борке).

Изучение зародышевых и личиночных этапов развития лососевых рыб, в частности осенней кеты, в искусственных и природных условиях позволило выяснить причины возникновения в определенных формах уродств и гибели молоди этой ценной рыбы. Оказалось, что от положе-

ния икры на субстрате зависит положение жировой капли желточного мешка, которая может смещаться и сдавливать просвет кишечника. Кроме того, тело зародышей деформируется, их плавательный пузырь неправильно наполняется воздухом и т. д. (работы Института морфологии животных).

Методом точных дозировок температуры и кислорода выявлены нормы режимов, за пределами которых возникают уродства и наблюдается гибель молоди на зародышевых этапах развития. Опыты проведены на ряде промысловых рыб (работы Института морфологии животных).

Наблюдения особенностей развития икры в различных условиях тех же режимов в природе подтверждают эти данные (работы Института биологии водохранилищ в Борке).

Изучение голодания молоди рыб на этапе смешанного питания — питания собственным желтком и одновременно внешней пищей — позволило выявить пределы длительности голодания, за которыми изменения под влиянием голода становятся необратимыми и приводят молодь к гибели. Исследован ряд видов рыб. Выявлены и изменения строения молоди, возникающие в результате голодания (работы Института морфологии животных и кафедры ихтиологии Московского университета).

Многие авторы обращали внимание на этап смешанного питания у рыб и переход от этого этапа развития к следующему этапу — питания только внешней пищей у разных рыб (сельдевых, осетровых, карповых). Еще малоподвижные личинки этого этапа развития могут выжить только при наличии большого количества планктона вокруг них, притом настолько мелкого, чтобы они могли его схватывать. На примере сельдей, в частности сахалинской сельди, особенно ясно показано, как численность взрослых рыб зависит от наличия необходимой определенной пищи на этапе смешанного питания (работы Института морфологии животных).

Выяснено, что половое созревание у одного и того же вида рыбы может наступать раньше или позже, на более раннем или более позднем этапе развития рыбы, в зависимости от условий существования. Худшие условия существования приводят к более раннему созреванию рыбы, увеличению ее плодовитости, но и к измельчению популяции. В качестве особенно выразительного в этом отношении примера можно привести созревание красноперки на Балканах в водоеме со средней температурой 40° (Müller, 1958). Эта красноперка созревает при 37 мм длины, еще сеголетком. Численность промыслового стада в таком случае увеличивается, но его товарное качество снижается (работы Института морфологии животных). Вместе с тем известно, что иногда при ухудшении условий развития половое созревание задерживается.

Вначале мы упоминали о том, что знание этапов развития рыбы и происходящих в течение их изменений позволило понять, как возникает разнокачественность популяции рыб. На материале, полученном в результате изучения развития одного и того же вида рыбы в условиях различных водоемов, показана зависимость этой разнокачественности от особенностей среды, в которой протекает развитие. Причиной возникновения разнокачественности вскрываются также исследованиями влияния на развитие рыбы различных режимов инкубации икры, которые с большой точностью выявляют диапазон приспособлений к каждому из анализируемых условий среды.

В развитии популяции вида рыбы неизбежным оказывается отставание в развитии части молоди, которое приводит к тому, что эта молодь

позже переходит на следующий этап развития, иногда задерживаясь настолько, что ее сверстники обгоняют ее на несколько этапов развития. В результате в одновозрастной популяции возникает разноразмерность. Это приводит к тому, что одновозрастная популяция оказывается состоящей из разнокачественных групп рыб, находящихся в различных отношениях с окружающей средой, что в свою очередь усиливает эту разнокачественность в самых различных отношениях. Возникает разноразмерность, разноупитанность и т. п.

Упомянувшееся перемещение в онтогенезе момента полового созревания на более ранние и более поздние этапы развития также говорит о существовании разнокачественности и в этом отношении на поздних этапах развития.

Изучение влияния голодания на развитие вскрывает причины проявления в развитии рыб различной их разнокачественности и не только разной степени упитанности, но и различных изменений в строении рыбы, обусловленных голоданием.

Разнокачественность популяции рыб — это, по В. В. Васнецову, биологическое приспособление, позволяющее виду использовать все существующее в водоеме разнообразие условий, следствием чего является выживание огромного количества особей, т. е. разнокачественность популяций — это один из основных факторов, определяющих численность вида. В то же время разнокачественность популяции не может рассматриваться вне представления о качестве промыслового стада рыб. В последнее время в связи с развитием гидростроительства получается все больше данных о возникновении новых «экологических форм», как их удачно назвала Г. Х. Шапошникова (1948). В качестве примеров можно привести различные экологические формы судака, обнаруженные в Рыбинском водохранилище. Они возникли вследствие того, что ежегодно не хватает рыбного питания для всей популяции молоди этого вида, и часть популяции в течение первого года жизни питается исключительно планктоном, обильно развивающимся в Рыбинском водохранилище. Остальной судак питается рыбой, начиная с определенного этапа развития (работы Института биологии водохранилищ в Борке).

Общезвестны экологические формы окуня, утратившие промысловое значение. Нам приходилось наблюдать, как полупроходные рыбы, не успевшие достичь покатного этапа и оставшиеся зимовать в небольшом малокормном водоеме (одном из кубанских лиманов), обратились в карликовые формы. Да и вообще карликовые формы известны у ряда видов рыб. Возникают они под влиянием различных условий. Не только степень обеспеченности пищей создает карликовые формы. Известно, что сима и нерка мельчают под влиянием плохих условий дыхания (работа кафедры ихтиологии Московского университета).

Несомненно, что возникновение карликовых форм в какой-то доле популяции всегда имеет место, отчего фактически уменьшается промысловое стадо. В природе наблюдается и обратный процесс: рыбы, выросшие в благоприятных условиях, увеличивают промысловое стадо. Вопрос о возможности нивелировать отставание в развитии и измельчание и связанные с ними изменения строения рыбы еще не получил достаточного научного обоснования.

Из всего сказанного ясно, что разнокачественность популяций рыб имеет прямое отношение к динамике их численности, а корни возникновения такой разнокачественности кроются в развитии рыбы. Отсюда следует, что полноценное решение вопросов динамики численности рыб

возможно только при учете особенностей развития изучаемого стада рыбы, популяции или вида.

Теория этапности развития указывает пути направления соответствующих исследований. В каждый момент существования рыба находится в определенных отношениях со средой, что и формирует ее особенности на каждом этапе развития. Для рыбы в целом все эти особенности одинаково важны.

Теория экологических групп рыб, основываясь на теории этапности развития, в то же время освещает новую сторону развития рыбы как вида — экологическую специфику вида в целом, давая материал для понимания отношений различных экологических групп в природе.

Теория саморегуляции численности популяций вида говорит о третьей стороне развития. Она освещалась на настоящем совещании, поэтому скажу вкратце, что эта теория вскрывает закономерности изменений популяций преимущественно половозрелых рыб.

Все три теории выражают разные стороны представления о единстве организма и среды, которое должно быть положено в основу правильного понимания динамики численности рыб, такого понимания, которое позволяло бы давать биологические обоснования важнейшим рыбохозяйственным мероприятиям.

ЛИТЕРАТУРА

- Шапошников Г. Х. 1948. Лещ и перспективы его существования в водохранилищах на Волге. — Труды Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 3.
Gibb M. 1947. Zur Entwicklung des Hechtes. — Rev. suisse Zool., vol. 54.
Müller G. I. 1958. Scardinius n. sp. (Pisces, Cyprinidae), eine reliktläre Rotfeder aus Westrumänien. — Senckenberg biol. vol. 39, № 3—4.

ПРИНЦИП МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ПРОМЫСЛОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

В. С. Нелов

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

Проблема динамики численности промысловых рыб, представляющая большой теоретический интерес, в настоящее время разрабатывается главным образом с позиций прикладного значения, поскольку организация рационального рыбного хозяйства уже невозможна без достаточно точных представлений о состоянии и изменениях промыслового запаса эксплуатируемых видов рыб. Интенсивность промысла сначала на внутренних водоемах, а затем в открытых океанических пространствах достигла такого уровня, что превратилась в мощный, иногда решающий фактор динамики численности облавливаемых популяций. Отсюда при разработке данной проблемы в более конкретной и органичной форме, чем во многих других, взаимообусловленность теоретического и прикладного аспектов является обязательной предпосылкой исследований, определяя их характер и направленность.

Стремление найти наиболее точные и объективные пути изучения динамики численности рыб заставило обратиться к различным приемам и методам исследований. Выяснилось, что значительную помощь в этом случае, как и в изучении других биологических проблем количественного характера, может оказать широкое использование математических методов, в частности математическое моделирование природных явлений. Эти методы, впервые примененные в нашей стране для анализа динамики численности рыб Ф. И. Барановым (1918), затем получили широкое распространение в зарубежных исследованиях, проводимых главным образом в Англии, Канаде, Японии и США, где в настоящее время являются основой для выводов большого теоретического и прикладного значения.

Рыбохозяйственная важность данной проблемы определяет необходимость построения не только общих, абстрактных схем, но и их конкретного численного анализа. Это обстоятельство наложило отчетливый отпечаток на выбор путей математической обработки фактических материалов, а также на методы получения исходных данных. Такими данными являются:

1) количественные материалы, предоставляемые промысловой статистикой;

2) специальные исследования, организуемые как путем изучения промысловых уловов (возрастной, размерный, половой состав рыб

и пр.), так и дополнительные пробы и результаты специализированных опытов (мечение, количественный учет икры и личинок, характеристика внешних условий и т. д.).

Следовательно, математические модели, создаваемые для решения вопросов динамики численности рыб, предусматривают конкретный количественный анализ данного процесса и не являются, как это иногда представляется, набором отвлеченных математических формул.

Каждая модель представляет некоторую схематизацию изучаемого явления. Следует хорошо понять, что любая создаваемая схема, если она достаточно грамотно построена, является не искажением действительности, но приведением последней в состояние, доступное для анализа. «Но благодаря этой схематизации, — говорит И. П. Павлов — мы можем идти вперед в объективном изучении предмета — и в этом ее оправдание и смысл»¹.

В настоящем докладе невозможно даже в самой краткой форме представить современное состояние данного вопроса. В последнее время он относительно полно освещен в обширных сводках и руководствах, например в книгах Бивертон и Холта (Beverton and Holt, 1957) и Риккера (Ricker, 1958). Учитывая, что методы математического подхода к данной проблеме еще мало используются советскими ихтиологами, мы считаем необходимым изложить основные понятия и принципы математического моделирования, считая, что достаточно осведомленные в данной области специалисты могут пользоваться литературными источниками более специального и углубленного характера.

Рассмотрим предельно упрощенные модели популяций Томпсона (Thompson, 1937), широко цитируемые во многих работах.

Простейшим примером является случай, когда весной в водоем помещают 1000 рыб, которых затем вылавливают осенью. Естественно, что такая операция повторяется ежегодно и имеет строго циклический характер. Заметим, что даже эта предельно упрощенная модель имеет практическую аналогию: если отрешиться от естественной смертности, то подобная ситуация возникает при зарыблении любого рыбноводного пруда.

Можно несколько усложнить задачу, приняв, что в водоем ежегодно помещают по 1000 рыб, но вылавливают осенью не всех, но лишь некоторую их часть. Очевидно, что в таком случае популяция будет состоять из рыб разного возраста, причем, если каждую возрастную группу вылавливать пропорционально, то старшие возрасты будут представлены меньшим числом особей, чем молодые. В табл. 1 даны цифры, характеризующие в двух вариантах динамику такой гипотетической популяции.

В первом случае (левая часть таблицы) ежегодно вылавливается 80% общего стада. При данном уровне рыболовства численность популяции, состоящей из рыб разного возраста, в сумме составит 1250 экз., причем самыми «старыми» рыбами будут пятилетки. Общий ежегодный улов при создавшемся равновесии, естественно, будет равен величине пополнения, т. е. 1000 рыб. Второй вариант дает представление о составе и численности популяции при ежегодном вылове 50% рыб (правая часть таблицы). Как видно, в этом случае стадо будет равно 2000 экз., предельный возраст увеличивается до 11 лет при той же величине вылова, определяемого размером пополнения.

¹ И. П. Павлов. 1950. Полное собр. соч., т. 8, кн. 1, стр. 55.

Таблица 1

Динамика гипотетической популяции рыб

Возраст, годы	Популяция, шт.	Вылов при интенсивности ~80%	Популяция, шт.	Вылов при интенсивности ~50%
1	1000	—	1000	—
2	200	800	500	500
3	40	160	250	250
4	8	32	125	125
5	2	6	63	63
6	—	2	31	31
7	—	—	16	16
8	—	—	8	8
9	—	—	4	4
10	—	—	2	2
11	—	—	1	1
Всего	1250	1000	2000	1030

Полученная закономерность может быть написана в общей форме. Если ежегодное пополнение стада равно R и вылавливается часть популяции m , то из данного пополнения к концу года останется $(1-m)R$ рыб. В предыдущем году было то же положение и, следовательно, от рыб старшего на один год возраста останется $(1-m)^2R$ экземпляров. Рыб еще на один год старше соответственно будет $(1-m)^3R$ и т. д.

Как видно, уменьшение численности каждой возрастной группы при постоянной интенсивности рыболовства будет следовать убывающей геометрической прогрессии. Отсюда общая численность популяции (N) перед началом каждого промыслового периода будет равна:

$$N = R + (1-m)R + (1-m)^2R + (1-m)^3R + \dots = R/m.$$

Другими словами, численность популяции в данном случае будет обратно пропорциональна ежегодно вылавливаемой части m , т. е. интенсивности рыболовства. Ежегодная же величина улова (C) будет равна пополнению, поскольку $C = mN = R$ независимо от интенсивности лова.

Рассмотренная схема также имеет аналогию в рыбохозяйственной практике. Примерно таким образом ведется работа в озерных хозяйствах, когда водоемы ежегодно зарыбляются «на нагул» и облавливаются с изъятием лишь части рыб данного возраста.

Предположим далее, что интенсивность промысла через некоторое время изменяется и ежегодно начинает вылавливаться иная часть популяции. В табл. 2 даны цифры, характеризующие следующую ситуацию: первые три года интенсивность промысла определялась ежегодным выловом 50% рыб; с четвертого года эта интенсивность была существенно увеличена и доведена до 80%. Как видно, более интенсивный промысел привел к немедленному увеличению уловов, которые затем стали быстро снижаться и на пятый год достигли исходного объема, равного величине пополнения. Многочисленные случаи увеличения уловов вследствие «запуска» рыболовства и их быстрое снижение при восстановлении промысла являются хорошими иллюстрациями данной модели.

Таким образом, при всей их схематичности гипотетические популяции Томпсона помогают увидеть некоторые общие закономерности влияния интенсивности рыболовства на величину и состав облавливаемой

Таблица 2

Динамика гипотетической популяции рыб при меняющейся интенсивности промысла

Возраст, годы	Год промысла							
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
1	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000
2	500	500	500	200	200	200	200	200
3	250	250	250	100	40	40	40	40
4	125	125	125	50	20	8	8	8
5	63	63	63	25	10	4	2	2
6	31	31	31	12	5	2	1	—
7	16	16	16	7	2	1	—	—
8	8	8	8	3	1	—	—	—
9	4	4	4	2	—	—	—	—
10	2	2	2	1	—	—	—	—
11	1	1	1	—	—	—	—	—
Интенсивность лова	50%				80%			
Популяция, шт.	2000	2000	2000	1400	1280	1256	1251	1250
Улов, шт.	1000	1000	1000	1600	1120	1024	1004	1000

популяции рыб. Их искусственность заключается главным образом в том, что не учитывается естественная смертность рыб, неизбежно сопутствующая существованию любой популяции рыб в любом водоеме. Отсюда определение величин смертности представляет одну из главных задач при изучении динамики популяций. Относящиеся сюда представления мы рассмотрим ниже, кратко изложив сначала некоторые общие положения динамики популяций животных.

Известны многочисленные примеры, когда рост популяции хорошо описывается логистической функцией Фергюльст-Пирла, имеющей следующий вид (Gause, 1934):

$$\frac{dN}{dt} = aN \cdot b(A - N),$$

где N — численность популяции в данный момент; A — максимальная численность этой популяции, достигшей равновесного состояния; t — время; a и b — коэффициенты пропорциональности.

Интегрируя данное выражение, получаем:

$$N = \frac{A}{1 + e^{a+bt}}.$$

Кривая, выражающая последнее уравнение, имеет симметричный S-образный вид, где асимптотой является величина A и точка перегиба соответствует максимальному значению первой производной dN/dt , т. е. $N = A/2$.

Грэхем (Graham, 1939), а также Норт и соавторами (Njort, Jahn и Ottestad, 1953) попытались применить данную общую закономерность к анализу динамики облавливаемых популяций рыб. Рассуждали они при этом примерно следующим образом.

Предположим, что вследствие каких-либо причин популяция рыб начинает расти от незначительной исходной величины. Следуя логистической функции, наступит момент, когда величины ежегодных приростов такой популяции достигнут максимума. Очевидно, что этот момент

будет соответствовать точке перегиба, при численности популяции $N = A/2$. Следовательно, вылавливая этот ежегодный прирост, можно поддерживать численность популяции на уровне, когда она дает максимальную и устойчивую продукцию.

Эти рассуждения представляются безукоризненными по своей простоте и логичности. Однако для реального использования данная схема оказалась мало пригодной, поскольку практически определить величину A , а также приросты, соответствующие точке перегиба $A/2$, невозможно. Далее весьма вероятно, что рост популяций рыб подобно некоторым другим примерам будет выражаться асимметричной кривой с точкой перегиба при $N < A/2$ (Gause, 1934). Наконец, как правильно указывает Вестенберг (Westenberg, 1955), популяция, поддерживаемая на некотором уровне в результате систематического промысла, неизбежно будет иметь иные типы динамики и возрастной состав, чем свободно живущая популяция, хотя и достигшая той же численности.

Эти соображения заставляют искать иные аспекты проблемы численности промысловых рыб.

Еще в 1931 г. Рассел (Russell) сформулировал простое правило о четырех факторах, определяющих тотальную величину облавливаемой популяции рыб, выражая эту величину в весовых единицах. Если обозначить:

P — вес популяции в конце года;

P_0 — вес ее же в начале года;

$R\omega$ — весовой прирост популяции от пополнения;

$(\omega - \omega_0)N$ — весовой прирост в результате индивидуального роста;

ωB — уменьшение веса в результате естественной смертности;

Y — уменьшение веса, обусловленное выловом, то:

$$P = P_0 + R\omega + (\omega - \omega_0)N - \omega B - Y.$$

Если популяция достаточно длительное время облавливается с одинаковой интенсивностью и находится в силу этого в относительно устойчивом состоянии, то очевидно, что суммарный эффект положительных факторов уравнивается совокупным действием отрицательных причин. Следовательно, мы будем иметь:

$$R\omega + (\omega - \omega_0)N = \omega B + Y.$$

Конкретное определение данных величин встречает значительные трудности. Проще всего оценить значение Y , поскольку уловы регистрируются промысловой статистикой. Путем специальных наблюдений за возрастным и размерным составом популяции можно найти величины весовых приростов. Выразить же в конкретных числах естественную смертность наиболее трудно, поскольку прямые наблюдения не дают количественной характеристики этого важного элемента динамики популяции. Это обстоятельство вновь возвращает нас к моделям, где анализируются различные формы смертности рыб.

Очевидно, что наиболее объективной и показательной мерой какого либо процесса, протекающего во времени, является его скорость. Эта скорость может быть выражена в конечных величинах за более или менее длительный отрезок времени, а также в виде первой производной, что иногда называется мгновенной скоростью. Отличительной особенностью показателей мгновенной скорости смертности является то, что они не зависят от гибели рыб, обусловленной другими причинами.

Предполагается, что при постоянной интенсивности промысла величина скорости промысловой смертности (равная вылову) пропорциональна численности облавливаемой популяции в данный момент. Следовательно,

$$\frac{dC}{dt} = FN_t,$$

где: C — улов; F — показатель мгновенной промысловой смертности.

Очевидно, что и естественная смертность подчиняется той же закономерности, или:

$$\frac{dB}{dt} = MN_t,$$

где: B — число рыб, погибших от естественных причин, и M — показатель мгновенной естественной смертности.

Отсюда скорость общей смертности рыб данной популяции будет равна сумме скоростей промысловой и естественной смертности и может быть выражена в виде одного общего показателя:

$$\frac{dG}{dt} = \frac{dC}{dt} + \frac{dB}{dt} = (F + M)N_t = ZN_t,$$

где: $Z = F + M$ — показатель общей смертности; G — число рыб, погибших от всех причин.

Таким образом, если известна величина общей смертности, то путем вычитания показателей промысловой смертности, определяемых по данным промысловых уловов, находят коэффициенты естественной смертности.

Как указано, приведенные соображения справедливы для случаев, когда показатели промысловой и естественной смертности взаимно независимы. Вместе с тем, не исключена возможность того, что эти два процесса в какой-то степени влияют один на другой. При такой ситуации простое суммирование показателей отдельных форм смертности не будет адекватной мерой общей смертности. Данное затруднение может быть преодолено следующим образом.

Предположим, что в продолжение промыслового сезона или данного года было выловлено c рыб из популяции, которая в начале этого сезона состояла из N особей. Если смертность при этом вызывалась только рыболовством, то получаем:

$$m = c/N,$$

где: m — интенсивность (скорость) рыболовства.

Соответственно, если вся смертность будет обуславливаться только естественными причинами, можно написать:

$$p = b/N,$$

где: b — число погибших рыб и p — показатель естественной смертности.

Наконец, можно представить такое положение, когда показатели смертности не будут ограничены никакими привходящими условиями. Тогда мы, очевидно, получим, что частное от деления числа выловленных рыб (при наличии естественной смертности) на численность популяции в начале промысла будет характеризовать скорость, или интенсивность, последнего (u), т. е. $u = C/N$.

Аналогичное положение будет иметь место и для естественной смертности (v) при наличии промысла, или $v = B/N$. Отсюда скорость общей смертности для данных условий (a) оказывается равной:

$$a = G/N, \text{ где } G = C + B.$$

Естественно возникает вопрос о формах связи между приведенными, достаточно многообразными показателями смертности. Задача заключается в том, чтобы величины взаимозависимых форм скоростей смертности выразить через мгновенные (независимые) показатели.

Из приведенных выше отношений следует, что общая смертность G является интегральной величиной, складывающейся за определенный отрезок времени из показателей мгновенной скорости общей смертности Z . При стабильных условиях общее число погибших рыб будет некоторой частью исходной величины популяции перед началом промыслового сезона. Данная часть, как показано, равна a , откуда:

$$\frac{dG}{dt} = ZN_t = Z(N - G_t)$$

или

$$\frac{dG}{N - G_t} = Z(dt).$$

Если мгновенная скорость общей смертности остается постоянной в продолжение отрезка времени, равного t , то:

$$Z_t = \int_0^t \frac{dG}{N - G_t}.$$

Сделав соответствующие преобразования, получаем:

$$e^{-Zt} = (N - G_t) K,$$

где: K — постоянная интегрирования.

Поскольку при $t=0$ $e^{-Zt} = 1$ и $G_t = 0$, то $K = 1/N$.

Подставляя это значение константы, получаем:

$$e^{-Zt} = (N - G_t) 1/N, \text{ или } G_t = N(1 - e^{-Zt}).$$

Вместе с тем $a_t = G_t/N$; следовательно, $a_t = 1 - e^{-Zt}$.

Таким образом, получено уравнение, позволяющее при знании коэффициентов общей смертности определить численность популяции в каждый данный момент. Действительно, раз эта численность равна исходной величине популяции за вычетом погибших в дальнейшем рыб, то при условии, что Z постоянно в течение времени t , мы будем иметь:

$$N_t = N - G_t = Ne^{-Zt}.$$

Аналогичным путем могут быть определены соотношения других величин. Например, если оценивать только промысловую смертность, то, как показано выше, мы имеем:

$$\frac{dC}{dt} = FN.$$

Приняв же, что интенсивность промысла, характеризуемая показателем F , не меняется в продолжение времени t , получим:

$$C = N(1 - e^{-Zt}).$$

причем весь ход рассуждений остается таким же, как и при определении величины общей смертности G .

Таким образом, получено очень простое и надежное соотношение величины вылова и скоростей мгновенной промысловой смертности, выражаемое уравнением:

$$F = \frac{1}{N_t} \cdot \frac{dC}{dt}.$$

Остановимся кратко еще на одном аспекте анализа динамики численности промысловых рыб. Выше величина F определялась как часть популяции, выловленная в момент времени при использовании некоторого промыслового усилия f . Допустим, что промысел организован таким образом, что отдельные усилия не конкурируют друг с другом, суда и орудия лова не создают взаимных помех и что чем больше единичных промысловых усилий, тем прямо пропорционально выше улов. Следовательно, величина F соответствует некоторому стандартному промысловому усилию, причем мерой данного соответствия будет величина Q ; откуда:

$$F = Q \cdot f.$$

Очевидно, что показатели Q , представляющие отношения величин вылова на единицу промыслового усилия к плотности популяции рыб в данный момент, могут быть широко использованы при сравнительной оценке нескольких усилий. Например, могут быть сопоставлены уловы судна, в течение некоторого времени ведущего промысел в условиях постоянной плотности облавливаемой популяции. Если величины Q постоянны, легко показать, как будет меняться интенсивность промысла в зависимости от величины усилий. Последнее обстоятельство достаточно важно, поскольку на его основе можно анализировать ход промысла в прошлом, равно как и составлять промысловые прогнозы на будущее.

Переход от общей формы различных показателей к их численному выражению, как отмечено выше, встречает значительные трудности. В частности обязательно знать абсолютную численность промыслового стада рыб до начала его эксплуатации, т. е. в момент, предшествующий промысловому сезону. Для определения этой исходной численности имеются различные методы, не свободные, однако, от погрешностей разного рода и достаточно трудоемкие. Укажем два таких метода.

1. Вылавливаются, метятся и вновь выпускаются рыбы, составляющие часть некоторой популяции, численность которой надлежит определить. Обозначим число помеченных рыб как N_b при искомой численности, равной N .

В процессе последующего лова учитывается количество пойманных помеченных и непомеченных рыб. Допуская, что помеченные рыбы равномерно распределились в популяции среди непомеченных и что соотношение тех и других в уловах равно соотношению их в популяции, а также, что процесс мечения не привел к повышенной смертности, можно легко вычислить численность популяции в начальный момент. Если C — количество всех выловленных рыб после мечения и C_m — количество вновь пойманных помеченных рыб, будем иметь:

$$\frac{C}{C_m} = \frac{N}{N_b}.$$

откуда:

$$N = \frac{C \cdot N_m}{C_m}$$

Заметим, что метод мечення одновременно позволяет определить еще одну важную величину — скорость роста за данный период.

2. Численность нерестового стада видов рыб, обладающих пелагической икрой, может быть оценена путем серийных ловов икорной сеткой икры и личинок на данной нерестовой акватории. Зная среднюю индивидуальную плодовитость самок и половой состав нерестового стада, можно с известным приближением определить численность нерестовой популяции.

В настоящем докладе мы могли в самой краткой форме коснуться лишь некоторых элементарных положений современного состояния проблемы динамики численности рыб. Можно пожелать быстрее использования уже разработанных методов математического анализа данной проблемы, а также всемерного их совершенствования, что несомненно поможет организации советского рационального рыбного хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов Ф. И. 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства. — Изв. отд. рыбоводства и научно-промыш. исследов., № 1.
- Beverton R. J. a. Holt S. J. 1957. On the dynamics exploited fish populations. London.
- Gause G. F. 1934. The struggle for existence. Baltimore.
- Graham M. 1939. The sigmoid curve and the overfishing problem — Rep. Proc. Verb. Reun. Cons. Perm. Intern. L'explor. mer., vol. 110.
- Hjort J., Jahn G. a. Ottestad P. 1953. The optimum catch Hvalraad. — Skrifter., N 7.
- Ricker W. E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. — Publ. Fish. Res. Board Canada, Bull. No 119. Ottawa.
- Russel E. S. 1931. Some theoretical considerations on the «overfishing» problem. — J. Cons. Perm. Intern. L'explor. mer., vol. 6, No. 1.
- Thompson W. F. 1937. Theory of the effect of fishing on the stock of halibut — Rep. Intern. Comm., vol. 12. Seattle.
- Westenberg J. 1955. Die Entwicklung der Fischereitheorie — Z. Fischerei, Bil 4, No F, 3/4.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ВЕСОВОГО И ЛИНЕЙНОГО ПРИРОСТА РЫБ

В. А. Абскупов

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанологии — ВНИРО)

В исследованиях по динамике численности популяций все отчетливее проявляется тенденция к количественной оценке как отдельных факторов, обуславливающих колебания численности популяции, так и всего явления в целом. Важным этапом в этом направлении является математическое моделирование. Определенные успехи достигнуты здесь рядом ученых и прежде всего Бивертоном и Холтом (Beverton a. Holt, 1957).

Правильная количественная оценка различных факторов, определяющих численность популяции, позволит не только составлять точные прогнозы уловов, но и управлять численностью популяции, вести рациональное рыболовство. Но даже тогда, когда будет известна количественная сторона явления, прогнозирование уловов и управление численностью различных популяций в различных водоемах будет довольно сложной задачей, ибо на численность популяции влияет много факторов, специфично проявляющихся по отношению к каждому виду в каждом водоеме.

Решение этой задачи значительно облегчит пользование вычислительными машинами. На основании математических моделей популяций, разработанных Бивертоном и Холтом, можно не только составить алгоритмы, но и подойти к оценке качества алгоритмизации, т. е. алгоритмического описания процесса. Правда, алгоритмы получаются пока далеко не эквивалентными реальным процессам. Одной из причин этого является чрезмерная схематизация процессов, управляющих численностью популяций. Некоторые иностранные ученые (Уоймут, Мак-Миллин, Рич — Weymouth, McMillin a. Rich, 1931, и др.), увлекшись возможностью количественной оценки различных факторов, влияющих на численность популяции, и не уделяя достаточного внимания углубленному изучению качественной стороны явления, подменяют анализ сложного биологического явления анализом математических формул, не отражающих сущности этого явления, и поэтому приходят к неправильным выводам. От поспешного, необоснованного применения математических формул к сложнейшим биологическим явлениям предостерегал выдающийся советский ученый, академик В. П. Горячкин, показавший, в частности, несостоятельность «закона» Митчерлиха, согласно которому

урожай (Y) возрастает с увеличением фактора роста (X света, удобрения и т. д.) пропорционально количеству урожая, недостающему до наивысшего (A), возможного при избытке данного фактора, т. е.

$$\frac{dY}{dX} = (A - Y).$$

Именно путем схематизации, подменой совершающихся в действительности сложных процессов упрощенными формулами, были созданы в свое время такие реакционные «законы», как «законы» Мальтуса, Гессен-Ланг и им подобные (Горьких, 1940). Разрабатывая методику количественной оценки факторов, определяющих урожай или численность популяции, необходимо критически подходить к тому, что создано в этом направлении, правильно понимать природу возможных ошибок.

Важное значение в динамике стада рыб имеет их рост. Через изменение темпа роста популяция может менять время полового созревания, а тем самым и темп пополнения. Уменьшение плотности стада, как правило, ускоряет темп роста, вследствие чего изменяется ряд биологических показателей стада. Анализ весового роста рыб позволяет правильное понимать проблему обеспеченности рыб пищей. Изменение в обеспеченности пищей приводит к изменению как весового, так и линейного роста, но особенно отчетливо сказывается именно на весовом росте. Без знания закономерностей весового роста рыб невозможно рациональное ведение рыболовства. В. В. Васнецов (1947) указывал, что анализ роста рыб может дать многое для понимания биологии и вскрыть такие отношения, которые ускользают при других методах исследования. Результаты всестороннего изучения закономерностей роста рыб подтверждают правильность высказанной В. В. Васнецовым мысли.

Важное значение изучению скорости и ускорения роста рыб придавал Г. Н. Монастырский. Он писал: «ускорение роста обуславливает сокращение срока созревания поколения, усиливая обновление стада; наоборот, снижение скорости роста рыб сопровождается удлинением срока созревания поколения и ослаблением обновления стада зрелой рыбой» (Монастырский, 1953, стр. 299). Изменение скорости роста может рассматриваться как приспособительный ответ популяции на изменение условий среды. Изучение их в связи с воспроизводительной способностью популяции и условиями ее обитания, специфичными для данного вида, позволяет правильное понимать причины колебаний численности популяции.

При изучении роста рыб большое значение имеет анализ количественных закономерностей роста, так как рост рыб внешним образом выражается в постепенном увеличении их линейных размеров и веса. К сожалению, методика изучения количественных закономерностей роста рыб разработана далеко не полно. При изучении этих закономерностей одни исследователи вычисляют константы (Шмальгаузен, 1935) или характеристики роста (Васнецов, 1934), другие прибегают к построению суммарных кривых роста или прироста. Оба первых показателя (константа роста и характеристика роста) имеют свои недостатки. Константа роста, как справедливо отметил В. В. Васнецов, не характеризует интенсивности роста и не позволяет сравнивать напряженность роста по периодам у рыб одного и того же возраста, взятых из различных водоемов. Нельзя не согласиться и с Н. Н. Шмальгаузенем в том, что характеристика роста по существу представляет обыкновенную величину арифметического прироста, полученную в результате замены сложных математических преобразований (вычисления логарифмического прироста, деления на модуль и умножения на длину рыбы), тогда

как величина прироста гораздо проще определяется простым вычитанием последовательных величин. В результате критики со стороны И. И. Шмальгаузена В. В. Васнецов (1937) сам признал, что числовая величина характеристики роста весьма близка к величине абсолютного прироста. Общим существенным недостатком константы и характеристики роста является то, что они — величины статические и не могут характеризовать рост как процесс.

Закономерность многих процессов лучше всего обнаруживается при графическом их изображении. Составление графика не только подготавливает условия для дальнейших исследований взаимосвязей, но непосредственно служит практике, давая наглядное представление о собранном материале. Изучение количественных закономерностей роста рыб при помощи составления суммарных кривых роста или прироста недостаточно показательно и полно. Сравнительный анализ суммарных кривых роста различных видов рыб показал, что в наиболее общем виде они имеют S-образную форму. Это послужило многим исследователям основанием рассматривать логистическую кривую как специфическую кривую роста. Логистическая кривая, или кривая роста Пирла — Риды (названная так по имени ученых Реймонда Пирла и Джона Риды, широко пользовавшихся ею в своих демографических работах), выражает модифицированную геометрическую прогрессию, в которой возрастание затухает по мере приближения к некоторому определенному пределу. Кривая Пирла—Риды более сходна со специфической кривой роста рыб, чем кривая Гомперца, отражающая кумулятивное возрастание к некоторому максимальному значению, но и она не может быть принята за типичную кривую роста рыб. Логистическая кривая симметрична, тогда как суммарная кривая роста рыб имеет четко выраженную асимметрию.

Ценный вклад в разработку методов изучения закономерностей роста организмов сделали В. П. Горячкин и его ученик В. А. Желиговский. К сожалению, разработанный ими метод долго не находил должного применения в ихтиологических исследованиях, а между тем он может быть применен с равным успехом как при анализе закономерностей роста рыб, так и при изучении количественных закономерностей динамики численности популяций.

В. А. Желиговский (1946) установил, что рост различных организмов наиболее полно характеризуется в каждый данный момент совокупностью трех взаимообусловленных показателей: накопленным результатом (длина, вес и т. п.), скоростью изменения данной величины (длины, веса) и ускорением изменения этой величины. Следовательно, весь ход количественной стороны роста за полный цикл его развития можно наглядно характеризовать совокупностью трех кривых: кривой роста, кривой прироста и кривой скорости прироста. Для построения этих кривых достаточно знать размеры различных возрастных групп, так как кривая скорости роста являет собою первую производную суммарной кривой роста, а кривая ускорения роста — первую производную кривой скорости роста или вторую производную суммарной кривой роста. Иначе говоря, если известны размеры возрастных групп, то путем последовательного дифференцирования можно получить остальные два показателя, характеризующие процесс роста рыбы.

Размеры возрастных групп, полученные любым из известных методов исследований, отличаются от истинных, так как в большей или меньшей степени искажены ошибками наблюдений: ошибками, возникающими непосредственно в процессе измерений, и ошибками, обусловленными случайными особенностями материала. Дифференцирование

кривой, основанное на разностях двух последовательных чисел, при не достаточной точности чисел приводит к зигзагообразной линии, по которой трудно сделать какие-либо выводы. Происходит это оттого, что ошибка разности двух чисел равна сумме их ошибок. Поэтому, прежде чем продифференцировать эмпирический ряд размеров рыб, его нужно выравнять. Однако далеко не все известные методы выравнивания могут быть применены здесь с достаточным основанием. Так, например широко распространенные методы выравнивания Спенсера, Харди, Шепарда, Вульхэуза и им подобные в данном случае не могут быть признаны удовлетворительными в связи с тем, что каждый из них содержит элементы произвольные или эмпирические, введение которых не является логически необходимым. Так как в данном случае цель выравнивания заключается в получении наиболее вероятных значений средних размеров возрастных групп, а не в получении плавной кривой, то следует пользоваться методами выравнивания, основанными на теории вероятностей, например методом, подробно разработанным Унттекером.

Кривые прироста и скорости прироста можно построить по значениям тангенса угла наклона касательной к кривой роста в различных ее точках на основании известной теоремы о том, что тангенс угла между положительным направлением оси абсцисс и касательной, проведенной к кривой $y=f(x)$ в некоторой ее точке, равен значению производной $f'(x)$ в той же точке. При построении кривой скорости прироста вполне достаточна точность, которую дает применение зеркальной линейки.

Совместный анализ трех кривых — роста, прироста и скорости прироста — позволяет составить полное представление о ходе роста за весь жизненный цикл рыбы и о характере роста на любом году ее жизни. Уолфорд (Wolford, 1946), Форд (Ford, 1933) и другие ученые, пользовавшиеся методами графического анализа при изучении количественных закономерностей роста рыб, не рассматривали кривую скорости прироста. Поэтому они не могли вскрыть сущности процесса роста, а видели лишь его внешнее проявление. Именно кривая скорости прироста является показателем характера и интенсивности влияния всей совокупности действующих факторов. В. А. Желиговский (1949) установил, что численное значение и знак ускорения роста меняются одновременно с изменением интенсивности и направления действия факторов, влияющих на рост.

На рис. 1 представлен графический анализ роста рыб. За исходную взята кривая весового роста рыб Берталанфи (Bertalanffy, 1934, 1938, 1949) как наиболее общая и характерная для многих видов промысловых рыб. Суммарная кривая роста изображена на этом рисунке в арифметическом (натуральном) масштабе. Однако есть основания и для применения полулогарифмической шкалы, или шкалы пропорций, так как в данном случае величина абсолютного прироста зависит от вели-

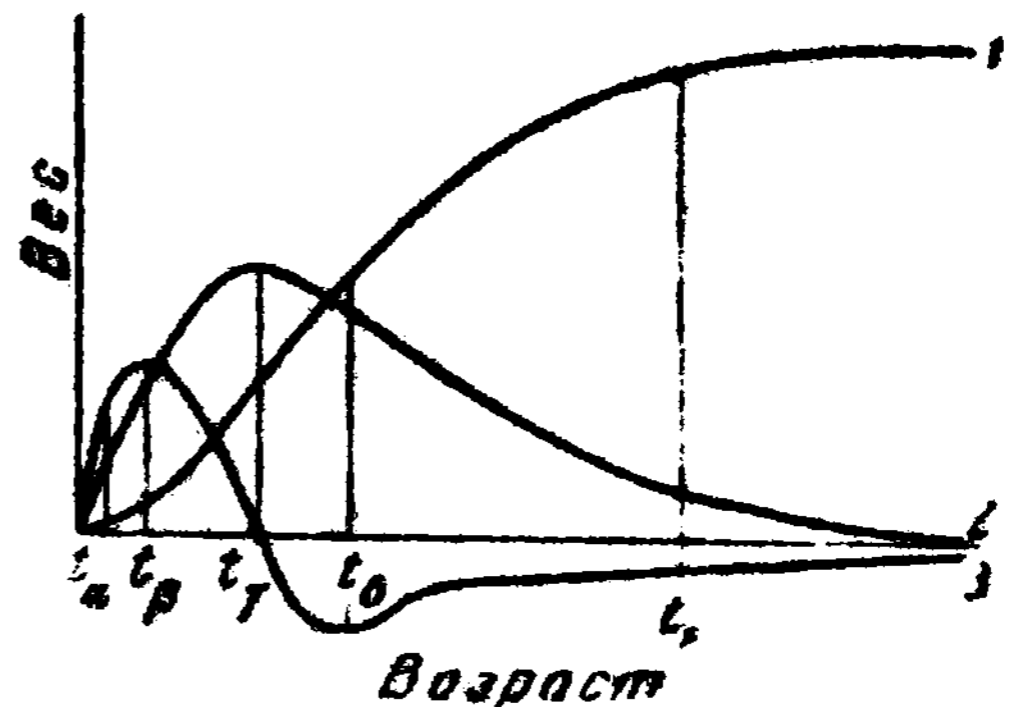


Рис. 1 Схема роста рыб

1 — кривая роста; 2 — кривая прироста; 3 — кривая ускорения роста. Горизонтальный масштаб — 1 : м; вертикальные масштабы: 1 — 1 : n; 2 — 1 : n/6; 3 — 1 : n/10

чины основания, к которому определяется прирост. Возможности применения логарифмических масштабов в ихтиологических исследованиях в настоящее время подробно разрабатываются Д. И. Оливинным (1957, а, б).

Рассматривая рис. 1, можно заключить, что в возрасте t_1 вес рыбы достиг W_1 и продолжал увеличиваться. Приросты и их скорость также увеличивались. Следовательно, усиливалось действие суммы факторов, от которых зависит процесс роста рыбы. Процесс находился в стадии положительного развития. В возрасте t_2 скорость роста была такой же, как и в возрасте t_1 , но при этом она не увеличивалась, а уменьшалась. Процесс роста рыбы в возрасте t_2 явно находился в стадии затухания.

В возрасте t_3 скорость приростов достигла кульминационного значения и в дальнейшем стала уменьшаться. Кривая роста указывает на продолжавшееся увеличение размеров;

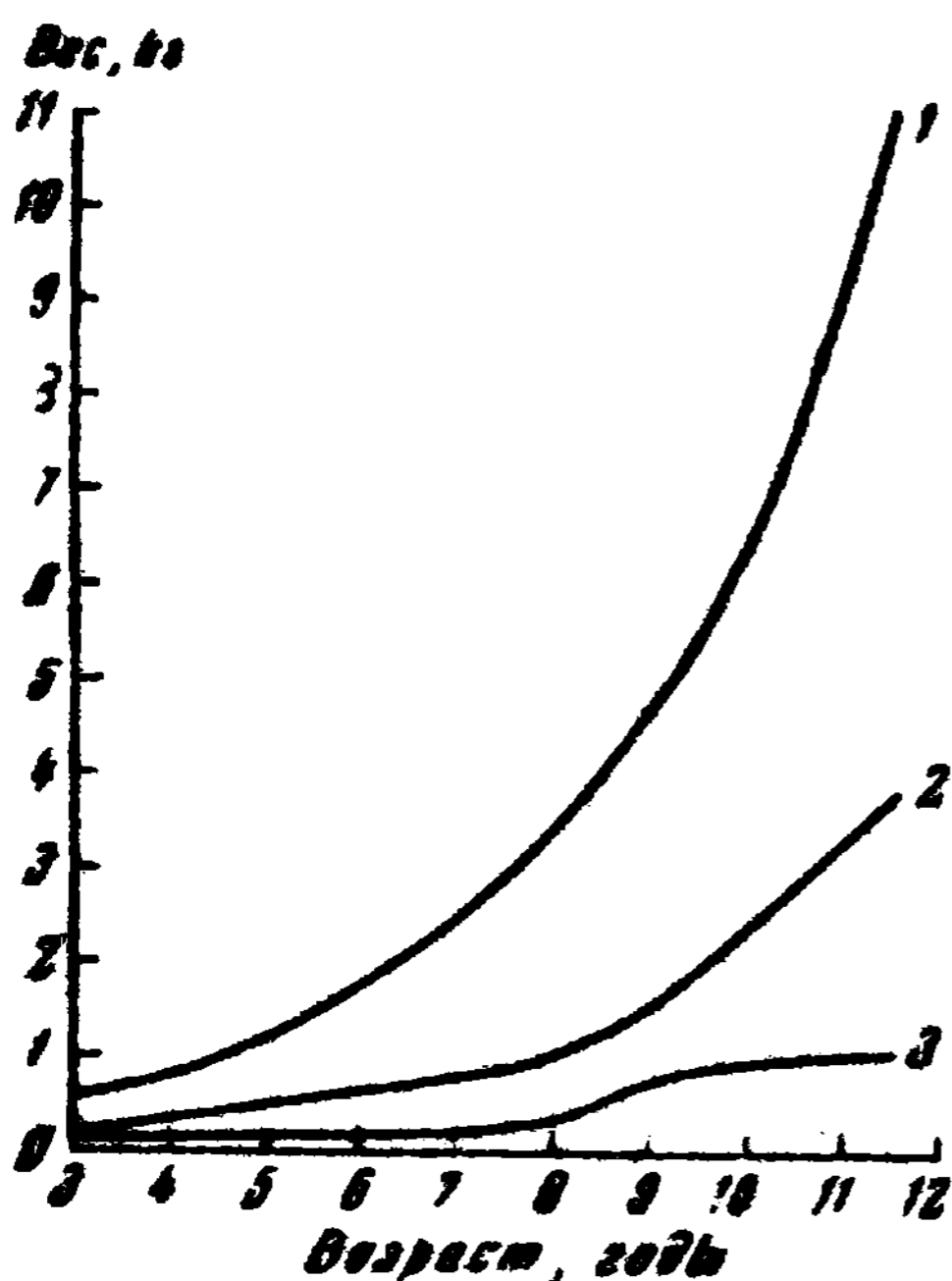


Рис. 2. Весовой рост атлантической трески

1 — кривая роста; 2 — кривая прироста;
3 — кривая ускорения роста

кривая приростов показывает, что скорость роста продолжает возрастать, и только кривая скорости приростов указывает на глубокий качественный перелом, происшедший в росте организма. Кривая скорости приростов показывает, что от 0 до t_3 положительные факторы роста преобладали над отрицательными, и поэтому процесс роста ускорялся. В возрасте t_3+1 скорость прироста, оставаясь положительной стала падать; скорость роста начала замедляться.

В возрасте t_4 , когда рыба достигла приблизительно $1/3$ своего максимального веса, скорость приростов становится равной нулю. Скорость роста достигла кульминационной точки и перестала увеличиваться. Факторы, развивающие явление, уравнились отрицательным действием факторов, тормозящих рост. Рост продолжается, что называется, полным ходом, но его интенсивность уже не повышается. У более старших возрастных групп ускорение роста имеет отрицательное значение, численное выражение которого

увеличивается следовательно, интенсивность действия суммы отрицательных факторов возрастает. Величина приростов уменьшается из года в год все быстрее и быстрее.

В возрасте t_5 отрицательное ускорение роста достигает максимального численного значения. Действие суммы отрицательных факторов становится наиболее интенсивным. Приросты уменьшаются особенно резко. У еще более старших возрастных групп все процессы, связанные с ростом, затухают. Приросты продолжают уменьшаться, но все медленнее и медленнее. Абсолютная величина приростов практически становится равной нулю. Кривая весового роста асимптотически приближается к максимальному весу, достигаемому рыбой. Кривые приростов и скорости приростов асимптотически приближаются к оси абсцисс.

кривая приростов — в области положительных координат, кривая скорости приростов — в области отрицательных координат. Процесс роста практически приостанавливается.

На примере кривой Берталанфи продемонстрирована методика графического анализа количественных закономерностей роста рыб. Но каждый вид имеет свои специфические особенности индивидуального роста рыб, для выявления которых в каждом конкретном случае, естественно, следует анализировать не схематическую кривую роста Берталанфи, а специфические кривые роста изучаемых видов рыб в непосредственной связи с факторами окружающей среды и их специфического влияния на рост. В конкретных случаях рассматриваемые кривые (суммарная, скоростная и ускорительная) редко получают такой правильный вид, как изображенные на рис. 1. Но их сопоставление в значительной степени углубляет понимание изучаемых явлений. Особенно сложную форму имеют кривые, характеризующие рост проходных рыб, например семги (*Salmo salar* L.), что связано с различными условиями существования в реке и море.

На рис. 2 показан весовой рост некоторых возрастных групп атлантической трески (*Gadus morhua morhua* L.). На первый взгляд все три кривые, характеризующие ее весовой рост (суммарная кривая роста, кривая прироста и кривая скорости прироста) существенно отличаются от соответствующих кривых на рис. 1. Это объясняется тем, что на рис. 1 представлен полный цикл роста рыбы, а на рис. 2 — лишь его небольшая часть.

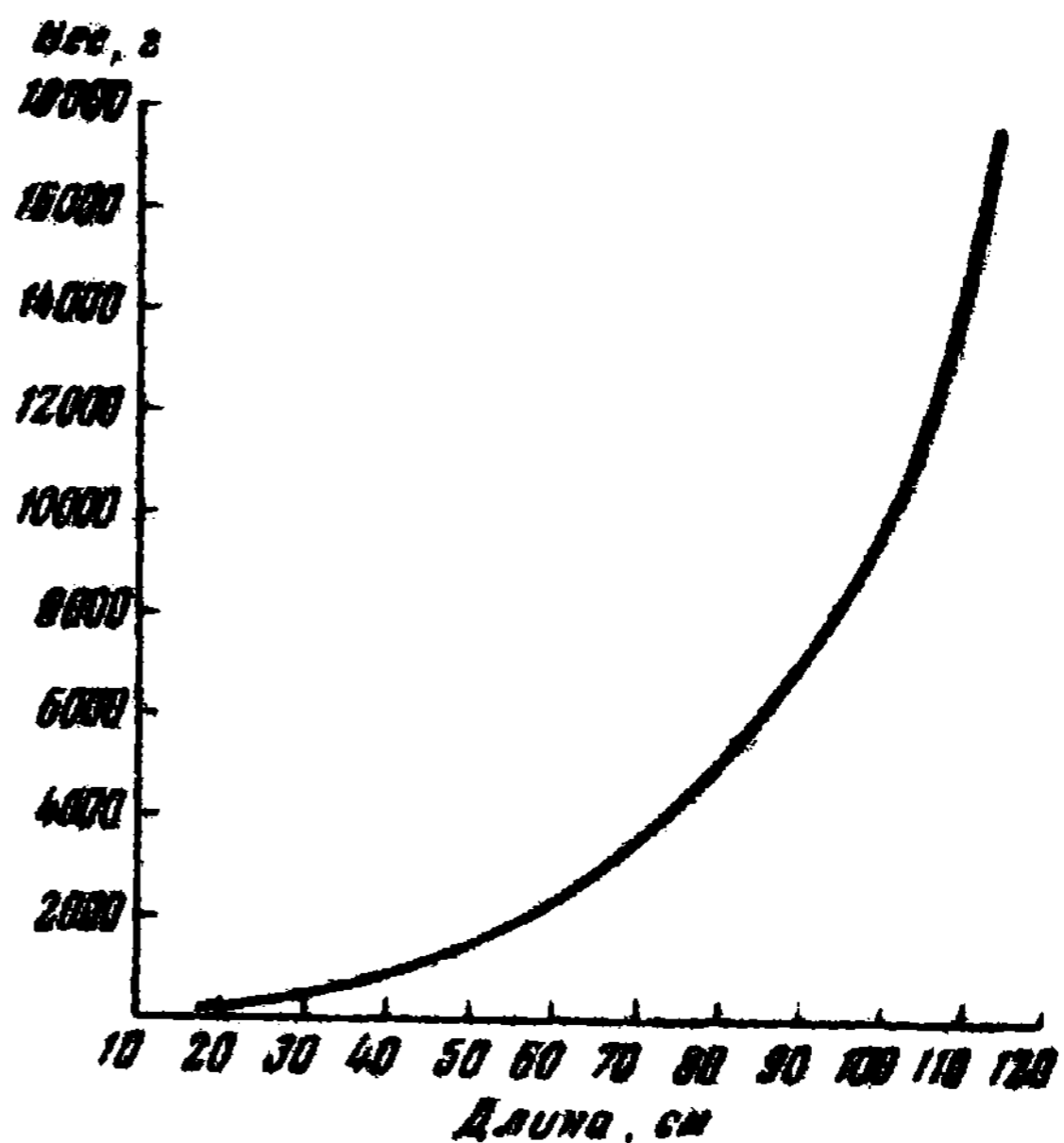


Рис. 3. Зависимость между длиной и весом атлантической трески

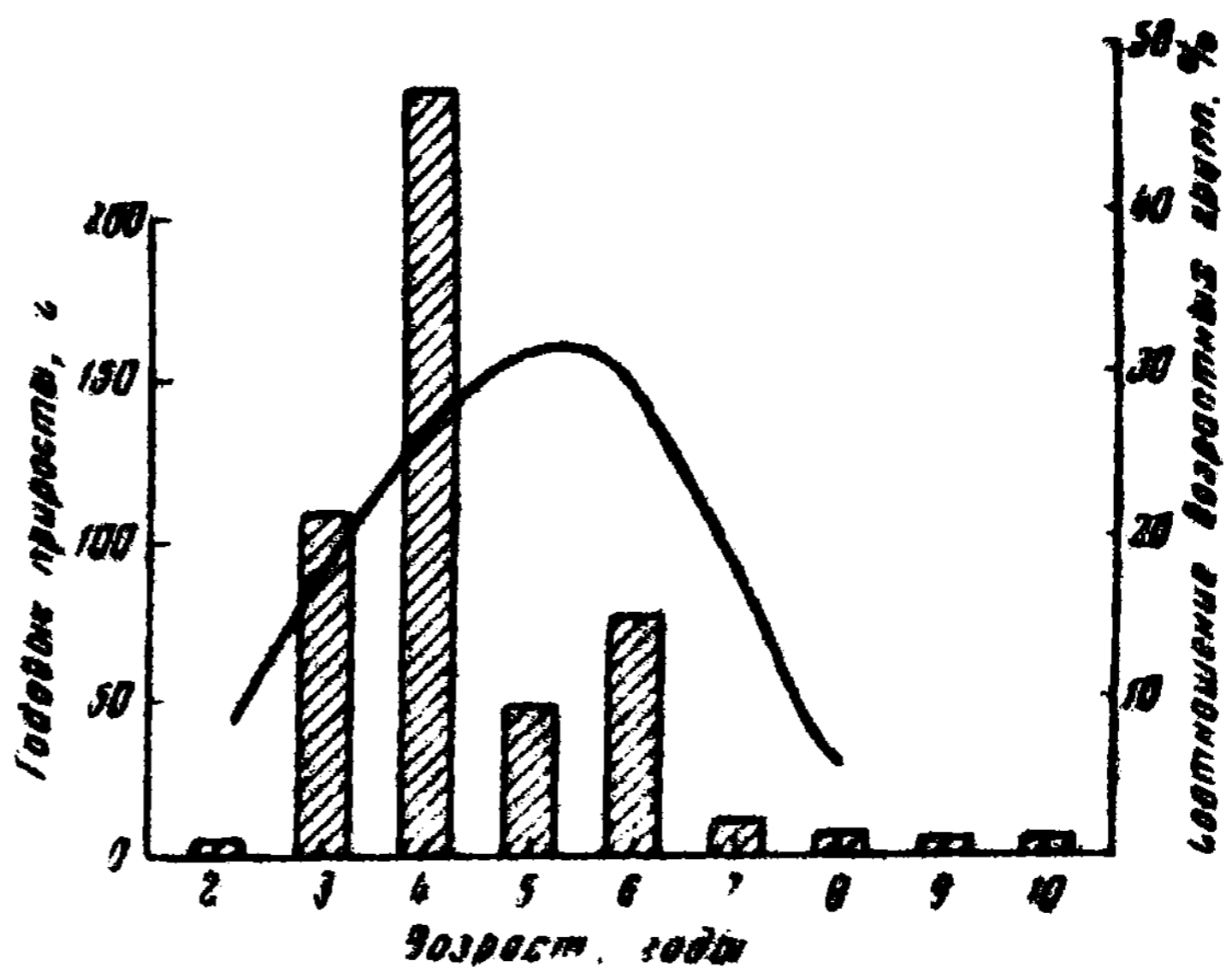


Рис. 4. Скорость весового роста северокаспийского леща (кривая) и возрастной состав его уловов (столбики)

Скорость роста рыб доходит до кульминационного значения тогда, когда рыба достигает приблизительно $\frac{1}{2}$ своего максимального веса. На рис. 2 прослежен весовой рост трески до 11 кг, что меньше $\frac{1}{2}$ максимального известного веса, который превышает 40 кг. Поэтому в рассматриваемый период роста не только кривая приростов, но и кривая скорости приростов не достигают кульминационного значения. Все, что было отмечено при анализе первой трети суммарной кривой роста, изображенной на рис. 1, в полной мере может быть отнесено ко всей кривой роста трески. В рассматриваемый период роста каждая старшая возрастная группа отличается от младшей не только большим абсолютным весом, но и большими скоростями приростов. Все это указывает на то, что в этом возрасте рост трески находится в стадии положительного развития. Интенсивность суммы положительных факторов, обуславливающих рост, неуклонно повышается с увеличением возраста рыбы.

Совместное изучение кривых роста, прироста и скорости прироста позволяет сделать важные практические выводы, в частности определить момент наиболее рационального использования рыбы с точки зрения прироста массы ее тела. Очевидно, что в этом случае необходимо изучать прежде всего весовой рост.

Изучение весового роста необходимо и для решения вопроса об обеспеченности рыбы пищей. К сожалению, большинство исследователей ограничивается изучением линейного роста рыб и не уделяет достаточного внимания изучению весового роста. Закономерности линейного и весового роста рыб существенно различаются между собой. У большинства исследованных в этом направлении рыб максимальный весовой прирост наступает после достижения рыбой половой зрелости. В линейном росте рыб, как известно, существует иная зависимость. На рис. 3, например, показано соотношение между линейным и весовым ростом атлантической трески. Сходная зависимость между линейным и весовым ростом отмечается и у других видов рыб (Марти, 1939).

На рис. 4 сопоставлены скорость весового роста северокаспийского леща с возрастным составом его уловов. Основная масса северокаспийского леща вылавливается в возрасте, когда лещ еще не достиг максимальной скорости весового роста. Показанные на рис. 4 данные о возрастном составе уловов леща относятся к началу пятидесятых годов. В последующие годы спектр возрастного состава уловов еще больше сместился в левую сторону.

Задачи, стоящие перед рыбным хозяйством, обязывают ихтиологов глубже изучать закономерности роста рыб, ибо без знания этих закономерностей невозможно рациональное ведение рыболовства.

ЛИТЕРАТУРА

- Васнецов В. В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. — Зоол. журн., т. 13, вып. 3.
 Васнецов В. В. 1937. К сравнительной характеристике роста рыб (По поводу статьи академика И. И. Шмальгаузена). — Зоол. журн., т. 16, вып. 3.
 Васнецов В. В. 1947. Рост рыб как адаптация. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., т. 52, вып. 1.
 Горячкин В. П. 1940. Собрание сочинений. Сельхозгиз.
 Желиговский В. А. 1946. Применение принципа акад. В. П. Горячкина к изучению природных явлений. — Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, вып. 1.
 Желиговский В. А. 1949. Обработка числовых данных при изучении природных явлений и процессов. — Доклады Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, вып. 8.
 Марти Ю. Ю. 1939. Материалы к биологии черноморской камбалы калкана (*Rhombus meoticus* Pallas). — Сб. посвящ. научн. деят. Н. К. Килтовича (1885—1939). М.

- Монастырский Г. Н. 1953. О типах нерестовых популяций у рыб.— Очерки по общ. вопр. ихтиол. Изд-во АН СССР.
- Опарин Д. И. 1937, а. Корреляционные исчисления в логарифмах в методике изтиологических исследований.— Труды Моск. техн. ин-та рыбы, промысла и кол. (Мос. рыбхоза), вып. 8.
- Опарин Д. И. 1937, б. Применение логарифмических масштабов в рыбохозяйственной и ихтиологической статистике. Там же.
- Шмальгаузен И. И. 1935. К вопросу о методике сравнительного анализа роста рыб.— Зоол. журн., т. 14, вып. 4.
- Bertalanffy L. 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. I Teil. Allgemeine Grundlagen der Theorie; mathematische und physiologische Gesetzmäßigkeiten des Wachstums bei Wassertieren.— Archiv. Entwicklungsmech., Bd. 131.
- Bertalanffy L. 1938. A Quantitative Theory of Organic Growth (Inquiries on Growth Laws. II).— Human Biology, vol. 10, № 2.
- Bertalanffy L. 1949. Problems of organic growth.— Nature, vol. 163.
- Beverton R. a. Holt S. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations.— Fish. Invest. S. II, vol. XX.
- Ford E. 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924—1933.— J. Marine Biol. Assoc. N. S. vol. 19.
- Weymouth F. W., McMillin H. C. a. Rich. W. H. 1931. Latitude and Relative Growth in the Razor Siligua patula.— J. Exp. Biol., vol. 8 (3).
- Wolford L. A. 1946. A new Graphic Method of Describing the Growth of Animals.— Biol. Bull., vol. 90, № 2.
-

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ СОЗРЕВАНИЯ И ДИНАМИКИ ПЛОДОВИТОСТИ У РЫБ¹

Ю. Г. Юровицкий

(Институт морфологии животных Академии наук СССР)

1. У разных популяций одного и того же вида рыб особи достигают половой зрелости не при одинаковых размерах. В пределах вида рыбы характеризуются сильной изменчивостью размеров впервые нерестующих особей.

2. В каждой популяции соотношение между ростом и созреванием будет зависеть от конкретных условий. В пределах этого соотношения в популяции имеет место прямая зависимость скорости полового созревания от скорости роста.

3. Значительное разнообразие размеров впервые нерестующих рыб в пределах одного вида не служит основанием для отрицания закономерностей саморегуляции. Прямая зависимость созревания от скорости роста характерна не для вида в целом, а для его отдельных популяций.

4. Динамика плодовитости рыб зависит от скороспелости особей популяции. Плодовитость регулируется через изменение основных биологических показателей (рост, линейные размеры, возраст, созревание), определяющихся условиями среды, в которой популяция обитает.

5. Явление ускорения или замедления полового созревания при одном и том же изменении обеспеченности популяции пищей обусловлено внутренней противоречивостью процесса динамики численности. С одной стороны, численность рыб приводится в соответствие с обеспеченностью популяции пищей; с другой — уменьшение численности особей усиливает воспроизводительную способность популяции.

6. Ухудшение обеспеченности популяции пищей до некоторых пределов вызывает уменьшение ихтиомассы в ее прежнем качественном состоянии. Уменьшение же обеспеченности пищей ниже некоторых пределов вызывает уже качественное изменение — измельчание особей.

7. Исследование динамики созревания и плодовитости у рыб как адаптивного процесса имеет значение для оценки тенденций в динамике стада, а следовательно, для его рационального хозяйственного использования.

¹ См. Ю. Е. Лавин и Ю. Г. Юровицкий. 1960. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб. — Журн. общ. биол., т. 20, № 6.

**О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ
ПОПУЛЯЦИИ РЫБ
С КОРОТКИМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ
(тезисы доклада)¹**

Ю. Е. Лопин

(Институт морфологии животных Академии наук СССР)

1. Популяции рыб с малой продолжительностью жизни характеризуются быстрой сменой нерестующих поколений, быстрым обновлением стада. У такой популяции пополнение значительно больше остатка или нерестовое стадо целиком состоит из пополнения, из рыб, нерестующих один раз в жизни.

2. Популяция этих рыб претерпевает значительные изменения, выражающиеся в периодическом упрощении или усложнении ее структуры. Так, в условиях Псковско-Чудского водоема подъем численности (уловов) снетка сопровождается уменьшением возраста и размеров нерестующих особей, а падение численности — увеличением возраста и размеров особей.

3. Процесс пополнения нерестового стада включает выживание, рост, созревание потомства. Величина пополнения стада рыб с малой продолжительностью жизни зависит в значительной мере от скорости роста и, следовательно, от скорости созревания (скорости или темпа пополнения), так как эти рыбы не выходят из-под воздействия хищников в течение всей жизни и поэтому величина истребления особей данной генерации в существенной степени зависит от продолжительности воздействия на нее хищников.

4. Мы выделяем два главных случая в нарушении процесса пополнения:

а) из-за невозможности отметать икру или вследствие гибели личинок выпадает генерация данного года; пополнения фактически нет; нерестовая популяция состоит из тех особей рождения предыдущих лет, которые задержались в своем росте и развитии;

б) нерест может быть достаточно эффективным, но рост особей замедлен, половое созревание запаздывает, и нерестовое стадо лишается рекрутов обычного возраста.

5. Уменьшение продолжительности жизни и быстрая смена производителей — это следствие и адаптивный ответ популяции на высокую

¹ Основные положения доклада опубликованы в статье автора «Особенности динамики численности рыб с коротким жизненным циклом на примере снетка» (Зоол. журн., т. 30, вып. 9).

смертность особей во взрослом состоянии при стабильном (регулярном) пополнении. Удлинение жизненного цикла особей нерестовой популяции, увеличение числа возрастных групп — это следствие нестабильного (нерегулярного) пополнения. Популяция рыб с малой продолжительностью жизни приспособлена к высокой смертности и изъятию промыслом лишь при достаточном пополнении, иначе промысел может резко понизить численность популяции.

6. Такой характер приспособления у популяций короткоцикловых рыб не является универсальным. У беломорской сельди высокие уловы обеспечивались в течение ряда лет каким-либо одним урожайным поколением. По исчерпанию урожайного поколения ему на смену выступало новое урожайное поколение. С уменьшением численности беломорской сельди (падением уловов) стабилизировался возраст популяции, и промысел в течение ряда лет базировался на одной возрастной группе половозрелой сельди — трехгодовиках.

7. Мы полагаем, что изменение структуры популяции (возраста и размеров нерестующей сельди) вызвано изменением мощности (величины) генераций. При рождении многочисленной генерации в условиях повышенной плотности и различия в сроках рождения сверстников в данном году (растянутый нерест) рост и созревание замедляются. Особи многочисленной генерации (урожайного поколения) вступают в промысел в течение ряда лет (растянутость сроков полового созревания), обеспечивая высокие уловы. Малоурожайное поколение в условиях малой плотности и достаточной обеспеченности пищей характеризуется меньшей изменчивостью в росте и в сроках созревания, определяя тем самым постоянный возраст и размеры нерестующих особей.

8. Первый тип пополнения (растянутое во времени пополнение высокоурожайной генерации) является приспособлением к резко колеблющимся условиям размножения и выживания особей на начальных стадиях. Из нескольких нерестовых сезонов лишь один будет благоприятным и нерест результативным.

9. Второй тип пополнения (разовое пополнение) в колеблющихся условиях размножения и выживания потомства определяет резкие изменения численности популяции. Здесь наблюдается тесная связь условий нереста и выживания потомства с величиной пополнения и, таким образом, численностью стада.

10. Изменение структуры популяций рыб с малой продолжительностью жизни отражает изменения в условиях воспроизводства (пополнения) стада. Упрощение структуры отражает стабилизацию пополнения, усложнение структуры — нерегулярность пополнения. В одном случае (пресноводная корюшка) упрощение структуры связано с увеличением численности, в другом (беломорская сельдь) — с ее снижением. В обоих случаях воспроизводительная способность стада достаточно велика, но, если у многочисленного поколения пресноводной корюшки пища, по-видимому, не является лимитирующим фактором (особи хорошо растут и созревают), то у беломорской сельди пища имеет лимитирующее значение: малочисленная генерация растет и созревает быстро, многочисленная — медленно.

11. В промысловом рыболовстве следует учитывать приспособительные возможности популяции к изъятию промыслом и регулировать его интенсивность в зависимости от состояния стада.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПЛАНКТОЯДНЫХ РЫБ АЗОВСКОГО МОРЯ

В. Н. Майский

(Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства — АзНИИРХ)

Закономерности динамики численности рыб — это существенные отношения и взаимозависимости популяций рыб с явлениями окружающей их среды, определяющие направление и степень развития количественных и качественных изменений этих популяций. Основной закономерностью наличия очень большой численности планктоядных рыб в Азовском море является высокая продукция кормового зоопланктона, которая создает весьма благоприятную обстановку для размножения, питания, роста и нагула как постоянно живущих в этом море планктоядных рыб (тюльки и др.), так и многочисленных сезонных вселенцев-планктофагов из Черного моря (азовской и черноморской хамсы, атерины, азовской и донской сельдей, пузанка, барабули, ставриды и других). Динамика численности планктоядных рыб в рассматриваемом водоеме тесно связана с сезонными и годовыми изменениями его температурного, солевого и газового режима, а также с изменениями состава и биомассы зоопланктона. Изменения этих факторов в свою очередь сильно зависят от колебаний климатических условий в бассейне Азовского моря.

Тюлька и хамса — самые многочисленные рыбы — составляют 80—90% количества всех планктоядных рыб Азовского моря и являются основными потребителями зоопланктона. Численность и биомасса тюльки и хамсы испытывают очень сильные сезонные и годовые колебания, вызываемые, с одной стороны, пополнением их популяций молодь в результате размножения и роста, а с другой стороны — убылью от выедания их хищниками, а также от заморов, естественной смертности и промысла.

Нами обработаны многолетние материалы, собранные рядом исследователей (В. Н. Майским, А. Н. Смирновым, А. Н. Новожиловой, Р. А. Костюченко, А. А. Михайловской, В. Н. Корниловой, Н. Ф. Тараненко и др.), позволяющие установить основные закономерности динамики численности азовских тюльки и хамсы с 1931 по 1941 и с 1946 по 1959 гг. Рассмотрим сначала закономерности убыли из популяций.

Наибольшее значение в последние годы имеет убыль от естественной смертности и выедания хищниками. Мы не можем проиллюстрировать это исчерпывающими цифрами из-за неполноты исследований.

В 1937—1940 и 1948 гг. убыль тюльки от выедания судаком и другими хищниками доходила до 1—1,5 млн. ц в год, т. е. иногда до 30—40% всей ее биомассы; убыль от естественной смертности тюльки зимой составляла до 10—17% и нередко больше. Убыль хамсы от выедания судаком в Азовском море и другими хищниками (рыбами, дельфином и птицами) в Черном и Азовском морях вместе с естественной смертностью и промысловым выловом может составлять к началу лета до 90% численности популяции хамсы, находившейся предыдущей осенью в Азовском море. Убыль тюльки и хамсы от промысла составляла в некоторые годы (1938 и 1951) до 1700—1800 тыс. ц, достигая иногда 30% промыслового запаса этих рыб, но в большинстве случаев ежегодный вылов составлял в среднем 10—15%.

Закономерности убыли тюльки и хамсы на популяций, особенно от выедания хищниками и смертности, действуют постоянно. Однако значение этих закономерностей в динамике численности в разные периоды и при разных условиях различно. Иногда главной причиной становится убыль от заморов, достигающая огромных размеров, иногда — промысел, обычно играющие второстепенную роль в падении численности.

Решающее значение в динамике численности и биомассы тюльки и хамсы имеют, несомненно, закономерности пополнения (размножение и рост), которые действуют лишь часть года — с весны до осени.

Величина ежегодного пополнения популяций тюльки и хамсы колеблется в очень широких пределах (табл. 1 и 2).

Основным условием хорошего выживания молоди этих рыб является обеспеченность их личинок массой кормового зоопланктона (личинок тюльки в Таганрогском заливе, личинок хамсы в собственно Азовском море). Установлению этой зависимости много помогли работы Д. Н. Логвинювич, Е. Н. Боковой, Т. Ф. Дементьевой и в последние годы — П. И. Грудинина.

Количество кормового зоопланктона, особенно копепод, является решающим условием пополнения численности и биомассы тюльки и хамсы также на следующих этапах их жизни. Колебания биомассы зоопланктона и копепод и показателей численности сеголетков, а также средней длины и среднего веса возрастных групп тюльки и хамсы синхронны. Это говорит о прямой зависимости численности рассматриваемых рыб от кормовой базы (табл. 1—4).

В июле 1937 г. зоопланктона в собственно Азовском море было 379 тыс. т, в том числе 178 тыс. т копепод, а суточное потребление его тюлькой и хамсой составляло 22 тыс. т, т. е. биомасса зоопланктона была в 17 раз больше потребления. В июле 1955 г. зоопланктона было 16 тыс. т, в том числе копепод 8 тыс. т, и наличие корма не удовлетворяло даже суточной потребности тюльки и хамсы. Примерно такое же положение было летом 1954 и 1957 гг. и в июне 1959 г.

Сильное уменьшение биомассы зоопланктона и копепод в 1954, 1957 и особенно в 1955 гг. вызвало резкое падение урожайности сеголетков хамсы и тюльки, уменьшение средней длины и среднего веса во всех возрастных группах тюльки, приостановку роста и созревания тюльки в 1955 г., снижение ее плодовитости. Некоторое увеличение биомассы зоопланктона в собственно Азовском море летом 1956, 1958 и 1959 гг. обусловило улучшение показателей роста и среднего веса и увеличение запасов крупной хамсы и тюльки. В 1956 и 1958 гг. в связи с улучшением в июле кормовой базы личинок хамсы урожай ее сеголетков по сравнению с 1954, 1955, 1957 и 1959 гг. увеличился во много раз.

Таблица 1

Показатели численности и запасов азовской тюльки в конце августа
и ее использования промыслом

Год	Относительная численность на I зачетных парях в среднем, шт.			Биомасса тюльки, тыс. г		Средняя масса тюльки, тыс. г	Общий улов тюльки, тыс. г	Число стальных тунцовых неводов	Средний улов на 1 стальной невод
	сего-летки	стар-шие возра-сты	всего	мелкая (до 55 мм)	крупная (более 55 мм)				
1930	?	?	?	?	?	?	148	68	2242
1931	1080	1958	3048	600	5000	5600	240	208	1154
1932	550	1080	1630	300	3400	3700	355	384	924
1933	1320	3438	4758	400	5100	5500	558	685	840
1934	2850	2260	5110	1300	3700	5000	808	781	1050
1935	1660	5472	7132	1200	4800	6000	897	795	1053
1936	1130	2504	3634	900	5100	6000	832	914	910
1937	685	1945	2630	300	3700	4000	749	1000	740
1938	664	1527	2191	400	2100	2500	794	1100	722
1939	1650	380	2030	1100	1600	2700	685	1650	415
1940	1309	5424	6733	900	4600	5500	514	1211	424
Среднее в 30-х гг.	1290	2599	3889	740	3910	4650	503	798	951
1945	?	?	?	?	?	?	319	630	308
1946	596	554	1150	300	2000	2300	158	838	548
1947	1820	2539	4359	1000	2200	3200	711	1300	549
1948	2946	2634	5580	2000	3000	5000	683	1400	488
1949	2012	1574	3586	1800	5300	7100	732	1500	488
1950	716	1360	2076	600	4100	4700	915	1200	726
1951	1015	2418	3433	1000	4200	5200	1038	1465	708
Среднее до за-регулирова-ния Дона	1375	2317	3692	881	3744	4025	694	1199	573
1952	282	907	1189	300	3300	3600	953	1600	596
1953	1438	681	2119	1400	2200	3600	1050	1746	600
1954	1862	2966	4628	3300	1900	5200	818	1950	420
1955	394	2388	2782	1380	1870	3250	421	1400	300
1956	1425	554	1979	800	1500	2300	100	400	250
1957	737	1738	2475	1300	3000	4300	Тюльчаные невода за-прещены		
1958	740	2208	2948	500	6100	6600			
1959	73	2925	2998	70	8800	8870			

Динамика численности популяций тюльки и хамсы несколько асинхронна (например, в 1937—1940 и 1948 гг.) Это объясняется тем, что эти два вида являются конкурентами в питании. В годы сильного падения биомассы зоопланктона наступает острая нехватка кормов, в первую очередь отрицательно отражающаяся на выживаемости личинок хамсы, а затем на росте и среднем весе тюльки, ее созревании и плодовитости. Хамса в такие годы выходит из конкуренции благодаря переходу на питание формами зообентоса и фитопланктона.

Приведенные факты подтверждают, что продукция зоопланктона и обеспеченность пищей планктонных рыб в Азовском море иногда бывают недостаточными для расширенного воспроизводства стада этих рыб и что нехватка планктонного корма является нередко основной причиной уменьшения численности молоди, падения показателей линейного и весового роста, уменьшения упитанности и жирности и т. д.

Таблица 2

Показатели численности и запасов азовской тюльки в конце августа
и ее использования промыслом

Год	Относительная численность на 1 зачет лампы, шт.			Возраста тюльки, тыс. ц		Общий запас, тыс. ц	Общий улов, тыс. ц	Число хвостовых кочевников на 1000 доп
	сеголетки	старшие возрасты	всего	мелкая (до 70 мм)	крупная (более 70 мм)			
1932	200	113	313	800	600	1400	383	45
1933	100	259	359	240	920	1160	398	56
1934	139	151	290	300	860	1160	412	93
1935	623	111	734	1000	320	1320	146	88
1936	519	192	711	700	840	1540	383	94
1937	932	2319	3251	840	1600	2440	576	124
1938	177	1539	1716	540	2340	2880	831	167
1939	385	900	1285	680	1860	2540	699	177
1940	310	609	919	460	1680	2140	628	198
Среднее 30-х гг.	376	688	1064	618	1224	1842	484	116
1946	165	46	211	560	550	1110	305	65
1947	485	1056	1541	400	3500	3900	412	104
1948	207	141	348	600	1900	2500	124	128
1949	452	152	604	1400	1900	3300	765	169
1950	319	125	444	550	260	810	517	206
1951	110	862	972	220	4000	4220	805	229
Среднее до за- регулирова- ния Дона	341	572	913	619	1542	2162	515	130
1952	67	207	364	110	2080	2200	592	277
1953	392	117	509	500	800	1300	357	267
1954	42	344	386	65	1400	1465	181	204
1955	32	62	94	70	400	470	35	—
1956	222	18	240	160	160	320	51	91
1957	8	93	101	15	650	665	145	66
1958	276	80	356	500	570	1070	224	110
1959	36	106	142	100	950	1050	351	196

В связи с полным прекращением с 1957 г. промысла тюльки в ее популяции несколько увеличилась численность старших возрастов (четырех- и пятилетков), однако тип динамики возрастного состава популяции остался прежний. Запас крупной тюльки в Азовском море по весу в 1959 г. увеличился примерно втрое по сравнению с 1957 г., достигнув 8,8 млн. ц (табл. 1). Популяция тюльки реагировала на ухудшение кормовых условий в 1955, 1957, 1958 и 1959 гг. снижением воспроизводительной способности. Однако в целом популяция тюльки более приспособлена к условиям существования в Азовском море, чем популяция хамсы, ввиду большей выносливости и более благоприятных кормовых условий для ее личинок в Таганрогском заливе в период размножения.

В рыбохозяйственном отношении хамса выгоднее тюльки, так как ловить ее можно в районах, где легче избежать прилова молодых ценных рыб, т. е. в Керченском проливе и Черном море. Кроме того, хамса удобнее для обработки и дает продукт более высокого качества. Поэтому,

Таблица 3

Относительная численность тюльки и хамсы всех возрастов, средняя длина их тела и средний вес в августе

Год	Численность на 1 зачет лампы, шт			Средняя длина тела мм				Средний вес тюльки в августе г
	тюлька	хамса	всего	тюлька			сеголетки хамсы	
				сеголетки	2-летки	3-летки		
1931	3048	—	—	51,9	64,5	72,9	—	—
1932	1630	313	1943	49,9	63,5	71,5	—	—
1933	4758	359	5117	48,0	62,0	69,2	—	—
1934	5110	290	5400	47,2	58,5	68,8	—	—
1935	7132	734	7866	47,7	60,9	67,7	—	—
1936	3634	711	4345	49,6	61,9	64,4	—	—
1937	2630	3251	5881	43,8	62,1	67,8	58	—
1938	2191	1716	3907	49,5	64,2	71,3	59	—
1939	2030	1285	3315	48,2	64,0	70,9	63	—
1940	6733	819	7652	48,5	62,7	71,7	38	—
Среднее в 30-х гг.	3889	1064	4953	48,4	62,4	69,7	59,5	—
1946	1150	211	1361	48,8	61,5	65,2	61	—
1947	4359	1541	5900	49,3	60,9	66,0	58	2,34
1948	5580	348	5928	48,3	58,7	66,6	56	2,18
1949	3586	604	4190	49,1	60,7	66,8	62	2,47
1950	2076	444	2520	46,4	62,5	68,7	54	2,52
1951	3433	372	4405	48,5	62,5	70,3	54	2,71
Среднее до заре- гулирования Дона	3692	913	4605	48,4	61,6	67,3	57,5	2,44
1952	1189	364	1553	39,7	63,3	67,6	58	2,77
1953	2119	509	2628	—	—	—	55	2,77
1954	4628	386	5014	41,9	50,8	56,6	53	2,06
1955	2782	94	2876	33,2	52,8	58,7	55	1,70
1956	1979	240	2219	41,8	57,0	65,0	52	1,40
1957	2475	101	2576	44,0	57,0	66,8	64	2,12
1958	2048	356	3404	41,0	57,9	64,2	62	2,25
1959	2998	142	3140	51,3	62,3	65,8	64	2,53

изучая закономерности численности тюльки и хамсы, мы должны помнить о разработке путей и способов активного воздействия на популяции этих рыб в направлении создания лучших условий для размножения и воспроизводства запасов хамсы и уменьшения численности тюльки.

Радикальной мерой борьбы с чрезмерным размножением тюльки является увеличение количества хищников (судака, сельдей и др.), потребляющих тюльку, и, в частности, акклиматизация в Азовском море долгинской и аграханской сельдей из Каспия, которые в основном кормятся килькой. Массовый же отлов тюльки не дает необходимого эффекта, так как воспроизводительная способность популяции тюльки в результате разрежения ее популяции вновь усилится. Восстановление интенсивного промысла азовской тюльки в прежнем виде (ставные невода) ни в коем случае недопустимо, ибо снова будет сопровождаться массовым истреблением молоди ценных рыб. Необходима дальнейшая научно-техническая и биологическая разработка таких способов това

Таблица 4

Биомасса копепода и всего зоопланктона в собственно Азовском море в июле
и в Таганрогском заливе в мае

Год	Азовское море (июль)				Таганрогский залив (май), мг/м³	
	мг/м³		тыс. т		весь зоо- планктон	копепода
	весь зоо- планктон	копепода	весь зоо- планктон	копепода		
1937	1284	604	379	178	2334	1581
1938	463	—	—	—	—	—
1939	532	—	—	—	—	—
1940	315	—	—	—	—	—
1941	942	—	—	—	—	—
1947	573	528	169	158	—	—
1949	833	662	246	195	1882	564
1950	493	430	145	127	543	285
1951	483	297	142	88	3069	3016
1952	784	692	231	204	495	338
1953	517	446	152	132	677	557
1954	120	75	35	22	1406	955
1955	54	28	16	8	1331	1238
1956	245	203	72	50	533	313
1957	182	53	54	16	1379	922
1958	282	118	83	35	1581	1465
1959	355	258	105	76	488	129

тюльки, которые не причиняли бы вреда восстановлению запасов ценных рыб, были рентабельны для рыбной промышленности и позволяли в известной мере управлять численностью мелких сорных и вредных рыб в Азовском море.

**КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ТЕОРИИ
ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ
В СТРАНАХ ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЫ И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ**

Уильям Э. Ринер

(Рыбохозяйственная станция «Нанаймо», Канада)

Для того чтобы с пользой обсуждать проблемы динамики численности стада, прежде всего необходимо знать, что такое численность. Рыбаку численность представляется в виде количества рыб, которое он вылавливает в час или в день. Такая относительная мера численности была в раннем периоде принята и учеными. Обычно мы называем ее «улов на единицу усилия». Несмотря на все ее несовершенства, она все еще остается стандартным мериллом (или методом) для биолога-рыбохозяйственника. Эта мера составляет основу многих методов, используемых для определения абсолютной численности.

Потребовалось бы отдельное исследование, чтобы описать возможные источники ошибок при использовании улова на единицу усилия в качестве меры для измерения численности. Ограничимся лишь несколькими примерами:

1) улов на час траления, например, может изменяться из дня в день и из года в год в зависимости от погоды;

2) наличие рыб, доступных облову, может также меняться от года к году: в один год, например, стада сельди могут приблизиться к берегу, а на следующий уйти от берегов; поэтому улов небольших судов, базирующихся на берег, может изменяться из года в год;

3) при ярусном лове на наживку, допустим трески, улов на единицу усилия может изменяться в связи с изменениями численности других рыб или беспозвоночных, поедающих наживку с крючков;

4) разные размеры рыб (одного и того же вида) делают их в различной степени уязвимым промыслом, поэтому с изменением возрастного состава стада улов (по весу на единицу усилия) не может точно отражать истинного размера стада на местах промысла.

Что касается исторического развития применения этого индекса, то нам не приходилось заниматься изучением его происхождения. Известно, однако, что уже в 1909 г. он был широко распространен. Именно в этом году норвежский ученый Хелланд-Хансен представил подробный анализ ситуации, в которой стадо существует в различных районах и имеет различную плотность, для которой можно получить общий индекс численности при таких условиях. Полезность и ограничения меры улова

на единицу усилия были также рассмотрены Янсеном и Аллином на примере исследований сардины района Калифорнии в тридцатых годах; позднее эта мера была более тщательно исследована такими учеными, как Уидриг, Гулланд, Бивертон, Холт, Мэрфи и др.

Измерения улова на единицу усилия были также проведены и в отношении морских рыб на ранних стадиях развития (икра, личинки), добывавшихся при помощи буксируемых планктонных сетей. Пользуясь этим методом, сначала надеялись получить абсолютную величину численности, однако это оказалось недостижимым. Тем не менее у берегов Калифорнии до сих пор проводится систематический сбор проб икры сардины, скумбрии и анчоуса. В Канаде Уилдер осуществляет ежегодный сбор личинок омаров в проливе Нортумберланд (зая. Св. Лаврентия) с целью получить меру для измерения «мощности» (численности) каждого годового класса за два года перед тем, как он достигнет промысловых размеров. В озерах Британской Колумбии оказалось даже возможным получить при помощи буксировки сетки во время сумерек молодь нерки. Таким путем Джонсон оценивает мощность годового класса до ската молоди в море.

Переходя к оценке абсолютной численности рыб, следует упомянуть, что еще в 1896 г. датский биолог Петерсен применил метод мечения — повторного вылова. Этот метод был в Норвегии использован Далем для оценки популяций форели и постепенно завоевал популярность и у других ученых. Этот же метод в модифицированной форме применил Шнабель (США) в 1938 г. для ситуации, где мечение и повторный вылов совпадали по времени. Американский ученый Шэфер применил этот метод к так называемым порционным пробам. В недавнем прошлом статистические аспекты этого метода были детально обсуждены в работах Де Люри (Канада), Чапмена (США) и других ученых.

Другой метод подсчета абсолютной численности основан на предположении, что улов на единицу усилия пропорционален размеру популяций. Если, например, вы изымаете из стада 10 000 т и находите, что численность стада сократилась наполовину, в этом случае первоначальный размер стада можно оценить в 20 000 т. Этот метод сравнительно недавно (в 1939 г.) предложил в Англии Лесли; впервые по отношению к рыбам его применил Де Люри (1947). На пути практического использования этого метода встречаются, конечно, различные затруднения и опасности.

Следующий метод заключается в подсчете в облавливаемых частях популяции каждого годового класса на основании данных об улове и возрастном составе за ряд лет. Этот метод был применен Державиным в 1922 г. по отношению к севрюге и наиболее известен в Америке из работ Фрая (Канада) об озерном гольце.

Наконец, еще одна группа методов связывает улов на единицу усилия с выживаемостью: полагают, что промысловое усилие прямо пропорционально темпам мгновенной промысловой смертности в стаде. Этот метод ведет начало с работ Силлимэна (США) в 1943 г.; его продолжили, распространив на более широкий круг данных, Бивертон и Холт (Англия).

От определения возраста рыб в популяции зависят два аспекта динамики ее численности. Знание возраста позволяет прежде всего подсчитать темпы роста рыб в популяции. У некоторых стад изменения в темпах роста являются ценным указателем изменений в численности и состоянии стада. Во-вторых, определение возраста по репрезентативной

пробе дает нам сведения об относительной численности годового класса. Если позволяют условия, путем определения возраста можно также установить степень выживаемости и темпы общей смертности по каждому возрасту. Такая методика, введенная в начале нынешнего столетия, была, по-видимому, впервые широко применена при изучении стада камбалы в Северном море, например, Хейнике (Германия) и Уоллесом (Англия). В недавнем прошлом Роллефсену (Норвегия) удалось различить нерестовые отметки на отолитах трески, что дало ему возможность детальнее проанализировать нерестовые стада этого вида рыбы.

До сих пор мы говорили о том, что касается основных данных, по которым можно подсчитать численность стада. Прежде чем перейти к дальнейшему обсуждению, полезно было бы задать вопрос: что же такое динамика численности популяции? По нашему мнению, ее можно определить как попытку связать изменения в числе, возрасте, темпах роста, распределении и других характеристиках стада с изменениями условий окружающей среды или с изменениями степени эксплуатации этого стада человеком. Другими словами, мы обнаруживаем изменения в стаде и затем ищем причину этих изменений в условиях окружающей среды или в промысловом усилии. Или же мы можем наблюдать изменение, скажем, температуры воды, либо снижение или увеличение уловов и затем изучить состояние стада, чтобы посмотреть, повлияли ли на него эти изменения. Однако в конце концов мы все же сталкиваемся с той вечной проблемой, когда в последовательности явлений не обязательно чередуются причина и следствие. Статистики могли бы нам посоветовать, какое полезное применение можно найти данным такого рода, однако нам, в общем, необходимо предпринять дальнейшие шаги, чтобы убедиться в значимости этих данных. Одним из способов было бы установить фактическое, биологическое или физиологическое влияние изменений среды на изучаемую рыбу. Другим способом является построение числовых моделей того, что происходит со стадом при увеличении или уменьшении пополнения, усилении или ослаблении эксплуатации либо при изменении от года к году естественной смертности.

При биологическом подходе нам сильно мешает недостаточное количество данных о фактическом влиянии факторов среды на рыб, хотя за последнее время и предпринимаются шаги, чтобы заполнить этот пробел в отношении наиболее ценных промысловых видов. Нам наиболее известны работы Фрая и его коллег в Торонто (Канада) по приспособляемости различных видов к высоким и низким температурам, малому содержанию кислорода и другим факторам. Канадский ученый Мак Лиз исследовал совместное влияние температуры, насыщения кислородом и солености на выживаемость омаров.

В разных странах много работ посвящено воздействию на рыб загрязнений воды химикалиями, включая случаи активного воздействия органическими средствами борьбы с насекомыми. Другое направление исследований касается влияния физических факторов на активность рыб; обычно исследуется максимальная устойчивая скорость плавания, как это было в работах Бретта и его коллег на станции Намаймо. Можно было также изучать «предпочитаемую» каждым видом температуру. Все эти проблемы интересны сами по себе, а некоторые из них имеют и практическое значение. Однако, с точки зрения динамики популяций, изучение этих вопросов только начинается и пока затрагивает лишь поверхность того, что следует изучить. Нам необходимо знать влияние каждого фактора среды на рыбу в течение всех стадий ее развития.

начиная от самых ранних, — задача грандиозная, и тем не менее мы должны смело взяться за ее решение, приложив максимум усилий.

Другим способом выяснения значения наблюдаемых корреляций являются математические построения, отражающие влияние данных изменений в условиях среды или промысла. Именно в этой области на ученых-рыбохозяйственников западных стран оказала сильное влияние работа профессора Баранова. Известно, что некоторые работы профессора Баранова вызвали в СССР много споров. Здесь, возможно, проявилась и тенденция ссылаться на его работу как на единую унифицированную теорию эксплуатации рыбных запасов. За границей ее больше оценивают как весьма полезный набор методов и как демонстрацию отдельных форм реакции стада на эксплуатацию. Возможно, наиболее интересна демонстрация прогрессирующего изменения возрастной структуры стада после начала промысла и того, как стадо, наконец, подходит к новому уровню равновесия для каждого уровня эксплуатации. В Северном море, например, происходило снижение среднего возраста стада камбалы до 1918 г. Объяснить этот факт оказалось возможным только после опубликования работы Баранова. Это хорошо иллюстрирует основную роль математических и числовых моделей в совершенствовании нашего понимания природы.

Случилось так, что за пределами Советского Союза о сделанном профессором Барановым анализе не знали до 1934 г., т. е. до того времени, пока Томпсон и Белл (США) не применили его к стадам тихоокеанского палтуса. Еще любопытнее то, что такого рода анализ был независимо открыт и опубликован в краткой форме в 1918 г. в первом номере Бюллетеня Правления биологических исследований Канады. В этом бюллетене содержался в популярной форме отчет о положении с камбалой (*Hypoglossoides*). И хотя в этом случае не было препятствий со стороны понимания языка, эта работа Хантсмана оставалась более надежно похороненной, чем работы Баранова; нам лишь случайно удалось натолкнуться на нее четыре-пять лет тому назад.

Возвращаясь, однако, к нашему предмету, заметим, что анализ Томпсона и Белла в отношении ситуации, сложившейся с палтусом, заметно активизировал изучение влияния промысла на запасы рыбы. Вдобавок к изменениям в возрастной структуре было нетрудно показать, что при начале эксплуатации любого стада необходимо наличие большого количества крупных рыб старших возрастов, которые могут обеспечить отличный промысел на несколько лет. Когда количество таких рыб начинает сокращаться, ежегодный улов становится зависимым от размера ежегодного пополнения и от равновесия между темпами роста и естественной смертности. Такие данные были объединены различными способами, с тем чтобы указать наилучшие темпы ведения промысла стада, которые обеспечили бы максимальный устойчивый улов в ситуации, когда рост и пополнение не изменяются с темпами промысла. Исчерпывающий анализ подобной ситуации дан в последней большой работе Бивертон и Холта (1957).

Необходимо помнить в то же время, что два указанных условия очень важны. У некоторых стад, особенно многочисленных пресноводных видов рыб, заметно увеличиваются темпы роста с повышением интенсивности промысла. С другой стороны, у некоторых стад наблюдается изменение темпа пополнения в зависимости от плотности или возрастного состава. Последнее обстоятельство — величину пополнения — бывает трудно определить путем наблюдений, поэтому несколько лет назад мы пытались собрать имевшиеся в то время данные из раз-

личных источников. Вместе с тем предметом теоретических исследований явились результаты различных возможных взаимосвязей стада и пополнения. Выяснялось, что в одном случае такая взаимосвязь не была устойчивой, т. е. она вызывала постоянные колебания в популяции рыбы. Было бы ошибочным придавать такому предположению слишком серьезное значение до тех пор, пока можно будет показать, что оно способно объяснить один или несколько наблюдаемых примеров флюктуаций в природе; меня не раз критиковали, иногда справедливо, как в СССР, так и в Америке за то, что я в своих работах отводил им слишком выдающееся место. Как бы там ни было, нам необходимо получить более подробные сведения о пополнении возможно большего числа стад, прежде чем окажется возможным получить более ясное представление о значимости этого фактора в динамике популяций. Нам представляется правильным шагом в этом направлении классификация рыб профессором Монастырским по типам размножения.

В заключение необходимо упомянуть о попытках связать потенциальный урожай стада в целом с его размером и с размером промыслового усилия, без анализа внутренних изменений. На Западе такие попытки начались с работ Йорта и других норвежских ученых о китах. Что же касается рыб, то первой последовательной попыткой в этом направлении можно считать работу Грэхэма (Англия, 1935). Грэхэм принял в качестве первого приближения параболическую зависимость между размером стада и урожаем; он применил данные о лонных рыбах Северного моря к такого рода графику и по нему высчитал положение, соответствующее максимальному устойчивому улову. Недавно Шэфер (США) применил подобный подход к изучению тунцов в тропических водах. Наше отношение к таким попыткам должно быть одновременно и внимательным, и осторожным. Возможно, пройдет еще немало лет, прежде чем будут получены подробные статистические данные об этих стадах, а пока такой «скоропалительный» анализ дает единственный ключ к пониманию того, что происходит.

ЛИТЕРАТУРА

- Державин А. Н. 1922. Севрюга. Баку.
 Никольский Г. В. 1964. Частная икhtiология. Изд-во «Сов. наука».
 Beverton R. J. H. a. Holt S. J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. — Fish. Invest. ser. II, vol. XIX.
 De Lury D. B. 1947. On the estimation of biological population. — Biometrics, vol. 3.
 Graham M. 1935. Modern theory of exploiting a fishery and application to North Sea trawling. — J. Council explorat. mer., vol. 10.
 Leslie P. H. a. Davis D. H. C. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. — J. Animal Ecology, vol. 8.
 Ricker W. E. 1950. Stock and recruitment. — J. Fish. Res. Board Canada, vol. 11, No 5.
 Schnabel Z. E. 1938. The estimation of the total fish population of lake. Amer. Math. Monthly, vol. 45, N 6.
 Silliman R. P. 1943. Studies on the Pacific pilchard or sardine (*Sardinops caerulea*) 5. A method of computing mortalities and replacements. — U. S. Fish and Wildlife Serv., Special Sci. Rept., No 24.
 Silliman R. P. 1948. Estimation of the troll catch of Columbia River chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. — U. S. Fish and Wildlife Serv., Special Sci. Rept., No 50.
 Thompson W. F. a. Bell F. H. 1934. Biological statistics of the Pacific halibut fishery. 2. Effect of changes in intensity upon total yield and yield per unit of gear. Rept. Int. Fish. Com., No 8.

МНОГОЛЕТНИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ СЕЛЬДИ И ДРУГИЕ ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В БЕЛОМ МОРЕ

В. В. Кузнецов

(Беломорская биологическая станция Академии наук СССР)

Сравнительно недавно Ю.Ю. Марти (1956) выступил с обзорной статьей, в которой еще раз повторил, что современное длительное снижение численности и уловов беломорской сельди обусловлено слишком интенсивным промыслом на нерестилищах, достигавшим максимального напряжения в конце 20-х — начале 30-х годов текущего столетия. Применявшиеся ставные ловушки не только вылавливали большое количество производителей, но и уничтожали массу выметанной икры.

Мысль о том, что решающими причинами современного депрессивного состояния беломорского сельдяного промысла были применение ставных ловушек, промысел на нерестилищах и вообще хозяйственная деятельность человека — далеко не новая; в последние годы она высказывалась неоднократно (Алтухов, 1953; Марти, 1952; Михайловская, 1956 и др.). Но, чтобы признать ее справедливой, необходимо доказать правильность ряда положений, которые сторонниками этой точки зрения обычно просто игнорируются.

Прежде всего необходимо доказать, что современное бедственное состояние беломорского сельдяного промысла представляет исключительное явление, не имеющее прецедента в прошлом, так как ставные невода применялись только в 20-х и 30-х годах текущего столетия. В действительности дело обстоит совсем не так, об этом свидетельствуют многочисленные факты. Например, в 80-х годах XVIII в. на земном шаре закончился очередной период потепления климата и началось похолодание, продолжавшееся до 20-х годов XIX в. Начало периода похолодания совпало с резким сокращением рыбного промысла в Белом море (Крестинин, 1784). В «Трудах Вольного Экономического общества» за 1793 г. безымянный автор (возможно, это был А. И. Фомин) в статье «Известия о рыболовстве Беломорских сельдей» писал, что истребление промыслом нерестовой популяции, «...препятствуемое размножение сельдей, причиняет по временам в сем большом заливе Северного Океана, великое оскудение (разрядка моя. — В. К.) в количестве и в промысле изрядная сей рыбы» (стр. 66). Следующее за «великим оскудением» восстановление численности и промысла сельди автор объяснял так: «...возраждающиеся изобилие сельдей наше

Белое море из недр Северного океана почерпает; где огромные киты, страшные пожиратели и неприятели сельдей, принуждают сию рыбу бежать, искать своей безопасности в разных малых морях» (стр. 67)

Можно соглашаться или не соглашаться с таким объяснением причины падения и путей восстановления численности беломорской сельди, но несомненно одно: уже в конце XVIII в. были хорошо известны периодические и резкие колебания численности и промысловых уловов сельди в Белом море. К этому можно еще добавить, что значительное снижение сельдяного промысла наблюдалось и в начале 60-х годов XVIII в., но на этот раз оно объяснялось специалистами-рыбопромышленниками того времени усиленным истреблением китов у берегов Мурмана, в результате чего будто бы некому стало загонять сельдь в Белое море. Подобное положение повторилось в 1879—1880 гг., когда большая группа судовладельцев и рыбопромышленников Кеми, Сороки и Сумского Посада обратились к правительству с просьбой ввести запрет на бой китов у берегов Мурмана (Веберман, 1914). Уже в начале текущего столетия продолжавшаяся депрессия промысла послужила основанием для нового кодатайства, на этот раз о введении запрета на бой гренландского тюленя в Горле, который будто бы также загоняет сельдь в Белое море.

В середине XIX в. максимальные годовые уловы беломорской сельди были выше минимальных по крайней мере в десять раз (Сидоров, 1870), в начале XX в. — в 62 раза, в течение следующих 30 лет — в восемь — десять раз.

Сказанное может служить первым достаточно надежным свидетельством того, что современное нам депрессивное состояние сельдяного промысла ни в коем случае нельзя считать явлением исключительным, четко обозначившимся только в 30-х годах текущего столетия, после «рокового» использования ставных неводов.

Анализ весьма многочисленных литературных источников дает возможность схематически представить динамику колебаний беломорского сельдяного промысла на протяжении последних двух столетий следующим образом:

Уловы

Начало 60-х годов XVIII в	Минимальные
70-е и 80-е годы XVIII в	Максимальные
С 90-х годов XVIII в. до конца	
первой четверти XIX в	Минимальные
30—40-е годы XIX в	Максимальные
50-е » XIX в	Минимальные
60-е » XIX в. (до 1867 г.)	Максимальные
С 80-х годов XIX в. до начала XX в	Минимальные
20-е годы XX в	Максимальные
С 30-х годов XX в. до настоящего времени	Минимальные

Таким образом, на протяжении последних двухсот лет было по меньшей мере четыре периода высоких и пять периодов низких уловов беломорской сельди. За недостатком статистических данных нельзя даже ориентировочно определить продолжительность каждого из этих периодов. Можно лишь отметить, что, как показывает сравнение этих периодов колебаний промысла с так называемыми Брюкнеровскими периодами колебаний климата на Белом море (Брюкнер — Brückner, 1890) с современными представлениями по этому вопросу, максимальные уловы приходились на весь теплый период (если он был кратковременным) или только на его первую половину. Минимальные же уловы падали на

годы похолодания или на вторую половину периода потепления. Так, например, в конце прошлого столетия, когда заканчивался очередной период резкого похолодания, А. Г. Слезкинский (1896) сообщал, что уловы беломорской сельди низки и сокращаются из года в год. Он же указывал, что уже десятки лет сельдь вовсе не заходит в губу у дер. Малошуйки, и промысел здесь прекратился.

Детальный анализ более позднего статистического материала показывает, что изменения размеров беломорского сельдяного промысла за последние 50 лет можно графически изобразить в виде волнообразной кривой с дилательным понижением в конце прошлого — начале текущего столетий и таким же понижением с 30-х годов XX в. Это обстоятельство уже ни в коей мере не согласуется с представлением о том, что численность беломорской сельди в настоящее время подорвана только промыслом на нерестилищах при помощи ставных неводов, так как в таком случае необъяснимым остается дилательный период депрессии промысла в конце прошлого — начале текущего столетий.

Уловы беломорской сельди в течение первых десятилетий XX в. увеличивались не равномерно, а скачками, годы резкого подъема нередко сменялись годами глубокого падения. Самые низкие уловы (от 1,2 до 9,7 тыс. ц) были в 1904, 1908, 1909 и 1920 гг., т. е. не после применения ставных неводов, а до этого. Самые высокие уловы (более 50 тыс. ц) имели место в 1910, 1923, 1924, 1927, 1928 и 1929 гг., т. е. в значительной части опять-таки до применения ставных неводов. Поэтому есть все основания считать, что указанные колебания уловов обусловлены главным образом не характером, интенсивностью или способом ведения промысла, а соответствующими изменениями численности. К этому следует добавить, что в 30—40-х годах прошлого столетия ежегодно добывалось до 328 тыс. ц сельди, хотя промысел велся примитивными средствами.

Заслуживает внимания и тот несомненный факт, что в предшествующий период минимума, когда ставные ловушки совсем не применялись, общий уровень беломорского сельдяного промысла не был выше современного, якобы обусловленного губительным действием этих орудий лова. Это еще раз свидетельствует о том, что в изменениях численности и уловов беломорской сельди значение характера и интенсивности промысла не играет ведущей роли.

Если интенсивный промысел на нерестилищах считать единственной или решающей причиной современного депрессивного состояния беломорского сельдяного рыболовства, совершенно необходимо допустить, что такое явление имеет место только в тех участках водоема, где такой промысел проводился. Между тем хорошо известно, что в южной части Онежского залива в конце прошлого столетия в наиболее благоприятные годы вылавливалось около 20 тыс. ц «покровки»; такие же уловы бывали и в первом десятилетии текущего столетия. Во втором десятилетии максимальные уловы здесь не превышали 10 тыс. ц, в третьем — 0,8 тыс. ц, в четвертом — 3,5 тыс. ц и в пятом — 0,9 тыс. ц. Как видно, в течение последних пятидесяти лет в этом участке Белого моря шло почти неуклонное падение промысла, хотя ставные невода здесь и не применялись. Нечто подобное наблюдалось здесь и в прошлом столетии. Например, Н. Я. Данилевский (1862) сообщал, что сельдь в южной части Онежского залива совершенно отсутствовала в течение сорока пяти лет и в массовом количестве вновь появилась лишь в 1859 г. Напомним, что промысла на нерестилищах здесь не было и ставные невода не применялись.

В Двинском заливе в начале прошлого столетия в Сухом море и по Никольскому руслу Северной Двины ежегодно добывалось около 12 тыс. ц сельди-«устьянки». В настоящее же время численность «устьянки» резко сократилась, и ее промысловое значение стало ничтожным. В этой связи можно указать, что во всем Двинском заливе в течение 1933—1941 гг. в среднем за год добывалось 5,4 тыс. ц.

Весьма резки и нерегулярны годовые колебания уловов. Например, в губе Сорокской, бывшей не так давно (еще в XVIII—XIX вв.) центром беломорского сельдяного промысла, в 1907 и 1908 гг. добывалось 0,6—0,8 тыс. ц, а в 1910 г. улов внезапно увеличился до 41 тыс. ц (причем невозможность своевременной обработки рыбы вынуждала неоднократно прекращать промысел в период подходов сельди, и поэтому действительные промысловые возможности в 1910 г. были неизмеримо выше); но в 1911 г. улов снова снизился до 4,3 тыс. ц.

Еще пять — семь столетий назад основным центром беломорского рыбного промысла были Соловецкие острова, где летом сосредоточивалась основная масса рыбаков. Интересно, что сооружение в 1429 г. Соловецкого монастыря преследовало в числе других совершенно определенные меркантильные цели. У историка В. О. Ключевского (1867) про одного из основателей этого монастыря говорится: «Еще на Валааме Саватию рассказывали, что на Соловецком острове, удаленном на два дня пути от земли, от жилых мест, много озер, богатых рыбой, вокруг этого острова много рыбных ловищ... Раскащики добавляли, что остров добр и благодарен к сожитию человечества по всему» (стр. 2).

В середине XVI в. С. Герберштейн (1866) в своих «Записках о Московии» писал про беломорскую сельдь: «Она на некоторых беломорских берегах бывает нарочито крупна, по мере приближения к свежим водам становится мельчайшей. Она около Анзерского острова, где находится тучный корм, вылавливается жирной и вкуснейшей из всех беломорских промыслов» (стр. 26). Заметим, что Герберштейн говорит о промысле сельди около Анзерского, а не Соловецкого острова. По-видимому, сельдь у берегов собственно Соловецкого острова ловили и тогда, но промысловым центром была губа Троицкая на Анзерском острове. В начале второй половины прошлого столетия около всех Соловецких островов ежегодно добывалось от 82 до 246 ц, в среднем 140 ц (Пошман, 1866). Несколько позднее уловы повысились до 820 ц и более в год (Пиге, 1873). В конце XIX уловы колебались от 131 до 326 ц в год, но из-за отсутствия рыбы в некоторые годы промысел не велся вовсе (Тарпани, 1891). В 20-х годах текущего столетия уловы сельди около Соловецкого острова колебались от 155 до 526 ц в год, но в губе Троицкой на Анзерском острове сельди, очевидно, не было вовсе, и ее там не промыслили (Бородатова, 1928). В последующие годы сельдь у Соловецких островов не ловилась и численность ее, по-видимому, была ничтожной. Во всех случаях промысел велся здесь обычно тягловыми неводами и только летом.

К сказанному добавим, что известны случаи полного исчезновения сельди в некоторых губах Поморского берега и южной части Онежского залива, где промысла на нерестилищах также не было и ставные орудия не применялись.

Таким образом, совершенно очевидно, что численность сельди в Белом море снижалась не только в Кандалакшском заливе, где в 20-х и 30-х годах текущего столетия применялись ставные неводы на нерестилищах; это явление известно и во всех других участках водоема и неоднократно наблюдалось в прошлом.

Считается (Марты, 1956), что в результате истребительного воздействия слишком интенсивного промысла на нерестилищах за последние годы не только снизилась численность, но уменьшились возраст и размеры добываемых рыб. Такой вывод, подкрепленный соответствующими цифровыми данными, кажется весьма убедительным. Несомненно, конечно, что промысел может оказать и действительно оказывает такого рода влияние на изменения биологических свойств промыслового стада беломорской сельди. Однако абсолютное или решающее значение промысла в данном случае можно будет считать доказанным лишь при условии, что у других беломорских животных, не эксплуатируемых промыслом, подобных изменений не происходит и не происходило. В действительности же, как удалось установить на основании сборов и наблюдений в течение 1947—1952 и 1957—1959 гг. и изучения материалов Зоологического института Академии наук СССР, собранных за период с 40-х годов XIX в. до начала XX в., фауна Белого моря претерпела существенные изменения в отношении как качественного состава, так и биологических свойств отдельных видов.

У большинства беспозвоночных Белого моря подобно тому, как это наблюдается у сельди, есть «урожайные» и «неурожайные» поколения. Классическим примером может служить один из самых массовых представителей литоральной фауны — усоногий рак *Balanus balanoides* L. С 1945 по 1950 г. в Кандалакшском заливе «урожайными» оказались лишь поколения 1945, 1946 и 1950 гг.; в остальные годы молодь этого вида не появлялась вовсе или появлялась в очень ограниченном количестве. По материалам М. Н. Русановой, с 1951 по 1959 г. в устьевой части губы Чупы (южный берег Кандалакшского залива) особенно «урожайными» были поколения 1951, 1955 и 1959 гг., крайне малочисленными оказались здесь поколения 1956, 1957 и 1958 гг. Интересно, что с 1945 по 1957 г. у кандалакшской сельди «высокоурожайными» были лишь два поколения — 1948 и 1953 гг. Очевидно, природа факторов, определяющих размеры поколений этих двух видов, совершенно различна, и поэтому колебания их численности асинхронны. Таким образом, как у эксплуатируемой промыслом сельди, так и у совершенно неиспользуемого человеком балануса наблюдается одно и то же явление — периодические колебания численности.

Чередование «урожайных» и «малоурожайных» поколений в настоящее время установлено в Белом море у моллюсков *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Littorina littorina* L., *L. obtusata* L., *L. saxatilis* (Oliv.), у морской звезды *Asterias rubens* L., бокоплава *Hyperoche medusarum* Müller, медузы *Cyanea arctica* Peron et Lesueur и др. Годовые колебания численности поколений у каждого из этих видов идут в своей индивидуальной последовательности и какой-либо общей закономерности в этом отношении пока не обнаружено. Но несомненно, что в самом ближайшем будущем такие закономерности будут выявлены, и тогда представится возможным подразделить фауну Белого моря на биологические группы, в каждой из которых изменения численности будут протекать вполне синхронно. Поскольку в основе колебаний численности животных лежат изменения условий среды, подобная классификация позволит ближе подойти к пониманию подлинной экологической структуры фауны морского водоема. Сейчас же остается ограничиться лишь предположением, что периодические колебания численности являются основной формой существования природной популяции. Добавим, что периодические колебания плотности взрослых, скорости роста, интенсивности и результативности размножения замечены и у беломорских макрофитов.

У некоторых видов моллюсков и усонетих раков Белого моря, имеющих длительный жизненный цикл (более трех—пяти лет) и населяющих верхние слои воды (т. е. зону сезонной вертикальной циркуляции), за последние несколько десятилетий замечены следующие изменения: 1) сократились площади, занимаемые поселениями этих видов; 2) замедлился рост животных в тех местах, где поселения их еще сохранились; 3) уменьшилась продолжительность жизни и произошло измельчение особей. Кроме того, за тот же период из фауны донных беспозвоночных беломорских мелководий полностью исчезло по крайней мере 20—25 видов и одновременно с этим Белое море обогатилось значительной группой других видов, среди которых господствующее положение занимают выходцы из бореальной области (Кузнецов, 1957). Известно также, что это обогащение беломорской фауны относится не только к беспозвоночным: появились и рыбы, которые, как не без оснований считалось раньше, здесь не обитают. Например, в 20-х годах текущего столетия в Белом море обнаружены пикша, макрель, сайда и морской окунь (Берг, 1935). Интересно, что морской окунь в новом для себя водоеме нашел достаточно благоприятные условия, размножился и в настоящее время уже не является редкостью.

Едва ли можно согласовать все эти фаунистические и биологические изменения в Белом море, происходящие, конечно, без какого-либо вмешательства человека, с представлением о том, что подобные же изменения у сельди обусловлены только или главным образом промысловой деятельностью человека.

Известно, что введение охранных мероприятий в тех случаях, когда решающим фактором численности служит слишком интенсивный промысел, приводит к неуклонному и быстрому ее восстановлению. В западной части Кандалакшского залива весенний промысел на нерестилищах запрещен с 1950 г. с целью оградить от вылова особо урожайное поколение 1948 г. Ход рассуждений при этом был элементарно прост: высокоурожайное поколение 1948 г., достигая половой зрелости в 1950 г., даст еще более урожайное поколение, которое по достижении половой зрелости вместе с целиком сохранившимися поколениями предшествующих лет даст многочисленное поколение и доведет численность сельди почти до предельно высокого уровня. Вслед за этим благодаря резко возросшей плодовитости популяции урожайные поколения будут следовать одно за другим и общая численность сельди будет неуклонно увеличиваться. Действительность не подтвердила столь наивных представлений: за истекшее с введения запрета десятилетие только поколения 1953 и 1958 гг. оказались высокоурожайными, а численность сельди продолжает находиться в крайне депрессивном состоянии.

Правда, следствием запрета явились накопление в популяции рыб старших возрастных групп¹ и общее увеличение плодовитости, но уве-

¹ Уместно заметить, что современными специалистами забыты следующие слова С. В. Аверинцева (1927), крупнейшего знатока биологии и промысла сельдей: «Наилучшие уловы базируются на более молодых возрастах. Так, например, в годы хороших уловов главная масса сельдей состоит из трех- и четырехлетних особей, в период упадка промысла мы таких особей встречаем мало, главная же масса улова состоит из пяти- и даже шестилетних сельдей» (стр. 30). Это утверждение С. В. Аверинцева до сих пор никем не опровергалось, но, как это очевидно, оно прямо противоположно представлению о том, что накопление в популяции рыб старших возрастных групп следует считать главным положительным результатом охранных мероприятий. Кандакш был об успешном восстановлении численности сельди может свидетельствовать все возрастающее количество именно младших возрастных групп, но этого то как раз и не наблюдается.

личения численности, ради чего запрет и вводился, не произошло. Это хорошо видно при анализе динамики промысла. Например, в губе Чупе и в прилегающем к ней районе сельдь локального стада не образует и представляет собой часть общего стада мелких кандалакшских сельдей. Поэтому запрещение здесь весеннего промысла с некоторым опозданием (с 1956 г.) не может помешать получению правильного представления о его результатах.

С 1933 по 1958 г. высокие уловы (более 2 тыс. ц) приходились на 1933, 1936, 1944, 1955 и 1956 гг. (табл. 1). Интересно, что в 1956 г., сразу же после многовекового промысла на нерестилищах, несмотря на прекращение этого вида «губительного» лова, рыбы добыто почти столько же, сколько в 1933 г., когда промысел ничем не ограничивался. С 1957 г. промысел сельди, ведущийся в те же сроки, что и в 1956 г., неизменно стоит на крайне низком уровне.

Таблица 1

Годовые уловы сельди в губе Чупе и в прилегающем к ней районе
(по материалам Лоукского рыбокомбината)

Год	Улов, тыс. ц	Год	Улов, тыс. ц	Год	Улов, тыс. ц	Год	Улов, тыс. ц
1933	6,0	1940	1,4	1947	0,8	1954	0,8
1934	0,6	1941	0,7	1948	0,5	1955	2,3
1935	1,1	1942	0,8	1949	0,6	1956	5,0
1936	2,5	1943	1,4	1950	0,6	1957	1,8
1937	0,9	1944	2,5	1951	1,1	1958	0,8
1938	1,3	1945	0,7	1952	?		
1939	1,3	1946	0,6	1953	0,9		

Конечно, величина улова не может считаться точным отражением численности рыбы в водоеме, так как определяется еще и интенсивностью подхода рыбы к промысловым участкам. Прежде чем рассмотреть вопрос о взаимосвязи между численностью и размером промысла, необходимо кратко остановиться на возможных причинах колебаний численности.

Ю. Ю. Марти (1956) лишь вскользь упоминает о значении для численности беломорской сельди особо благоприятных условий развития икры и выживаемости молоди, полагая, что главная роль принадлежит интенсивности промысла. Эта точка зрения не оригинальна, она впервые высказана более ста шестидесяти лет назад и с тех пор неоднократно опровергалась и опровергается действительностью. Между тем есть неоднократные высказывания и о том, что наблюдаемые изменения уловов и численности беломорской сельди обусловлены биологическими и физико-географическими причинами (Аверинцев, 1927, 1934; Бородатова, 1928; Рабинерсон, 1928; Тамбовцев, 1947; Кузнецов, 1953, 1954).

Особый интерес представляет мнение Б. М. Тамбовцева (1947) о том, что современное снижение численности сельди вызвано потеплением Арктики. К сожалению, Б. М. Тамбовцев не подкрепил эту точку зрения фактическими доказательствами и, возможно, поэтому его статья не привлекла к себе должного внимания. Восполняя этот пробел, приведем сравнение температурных условий формирования «урожайных» поколений кандалакшской сельди (табл. 2).

Таблица 2

Температурные условия формирования «урожайных» и «неурожайных» поколений кандалакшской сельди
(температура воды °C)

Показатель	«Урожайные» поколения (1940, 1949, 1943, 1946 гг.)	«Неурожайные» поколения (1944, 1945, 1947 гг.)	Разность температур в «неурожайные» годы по сравнению с «урожайными»
Средняя температура поверхности воды за период I—IV	—0,54	—0,17	+0,37
Амплитуда колебаний средних месячных температур за период I—IV	0,7	0,5	—0,2
Средняя температура за период V	0,30	0,47	+0,17
Амплитуда средних месячных за период V в разные годы	1,3	0,1	—1,2
Средняя температура за период VI—VIII	11,14	12,01	+0,87
Амплитуда средних месячных температур за период VI—VIII (наибольшая в одном году)	9,4	9,0	—0,4
Средняя температура за период IX—XI	3,97	4,60	+0,63
Амплитуда средних месячных температур за период IX—XI (наибольшая в одном году)	10,9	9,5	—1,4
Наибольшая годовая амплитуда колебаний средних месячных температур	14,7	15,7	+1,0
Средняя годовая температура	3,43	4,10	+0,67

Вполне возможно полагать, что современная низкая численность сельди связана с периодом потепления климата, начавшимся еще на исходе прошлого столетия и продолжающимся до настоящего времени. Приведенное в табл. 2 сравнение температурных условий формирования «урожайных» и «неурожайных» поколений позволяет сделать следующие выводы:

1. Весь процесс развития половых продуктов, из которых формируются «урожайные» поколения, протекает при сравнительно более низких и более изменчивых температурах.

2. Инкубация «урожайных» поколений протекает при сравнительно более низких и более изменчивых температурах.

3. Первое лето жизни «урожайных» поколений протекает при сравнительно более низких и более изменчивых температурах.

4. Первая зимовка «урожайных» поколений протекает при сравнительно меньших амплитудах колебаний температуры.

5. В течение всего первого года жизни «урожайные» поколения живут при сравнительно более низких температурах.

Такая зависимость урожайности поколений сельди от температуры воды и степени ее изменчивости представляется вполне закономерной и пригодной в качестве рабочей гипотезы, определяющей направление дальнейших, более углубленных и точных наблюдений.

Естественно возникает вопрос о конкретных путях воздействия температуры на численность сельди.

Известно, что обитатели Белого моря живут при сравнительно неблагоприятном кислородном режиме (Зенкевич, 1947). Это проявляется как в сравнительно небольшом количестве растворенного в воде кислорода (чаще всего ниже нормы насыщения), так и в резких суточных и сезонных колебаниях этого количества. Изучая материалы Г. С. Гураича и Е. С. Соколовой (1939) о Кандалакшском заливе, легко обнаружить, что количество растворенного в воде кислорода

особенно уменьшается в «теплые» годы. Нечто подобное наблюдается и в период весеннего прогрева (Кузнецов, 1958). Если в течение значительной части года, когда насыщенность воды кислородом обычно не превышает 85—90%, абсолютное количество его колеблется от 8,5 до 9,5 см³/л, то по мере прогревания воды, при наступившем «перенасыщении», это количество снижается до 6,9—7,0 см³/л. Таким образом, возрастание степени насыщенности воды кислородом часто сопровождается не увеличением, а уменьшением его абсолютного количества. Иными словами, так называемое перенасыщение обуславливается здесь исключительно повышением температуры воды. Очевидно, что уменьшение абсолютного количества кислорода вызывается резко возрастающим потреблением его на биохимические и биологические процессы, ускоряющиеся под воздействием повышенной температуры.

Повышение температуры воды, способствуя ускорению обмена веществ у животных, неизменно сопровождается и возрастающей потребностью в кислороде. Таким образом, повышение температуры воды служит причиной двух противоречивых явлений: возрастание потребности в кислороде сопровождается уменьшением его количества в воде. Этот факт может дать ключ к пониманию взаимосвязи между численностью сельди и температурой воды: икра и личинки сельди, весьма чувствительные к кислородному режиму, в «теплые» годы могут отягчаться повышенной смертностью и поэтому независимо от размеров «плодовитости популяции» не могут обеспечить формирование многочисленного поколения.

Связь между температурой воды и численностью поколений сельди может иметь и другой характер.

Хорошо известно (Полянский, 1950а, б, 1951, 1953, 1955; Шкорба-тов, 1950а, б, 1951, 1953), что способность водных животных безболезненно для выживаемости переносить неблагоприятные внешние условия (низкие или сильно изменчивые температуры) создается в результате воздействия на них таких же условий на ранних стадиях онтогенеза. Если это так, то те поколения кандалакшской сельди, которые формируются в «холодные» годы, при отрицательных и более изменчивых температурах весной, становятся более жизнестойкими в неизбежно наступающих ежегодно суровых условиях беломорской осени, зимы и ранней весны. В отличие от них, поколения, сформировавшиеся в «теплые» годы, оказываются неприспособленными к перенесению низких и изменчивых температур и поэтому менее жизнестойки; весьма возможно, что многие особи при этом погибают, что еще более снижает и без того пониженную численность поколения. Этим, по-видимому, объясняется отсутствие прямой корреляции между численностью поколений и количеством выметанной на нерестилищах икры.

Такого же рода причины лежат, наверное, и в основе до сих пор необъяснимой малой численности «ивановской» сельди. Икра этих сельдей выметывается и развивается в сравнительно теплое время года и всегда при температуре значительно выше нуля; молодь не имеет возможности выработать в себе способность к нормальной жизнедеятельности в суровых условиях осени, зимы и ранней весны, и поэтому основная масса ее погибает в течение первого же года жизни, независимо от численности поколения. В связи с этим интересно напомнить, что несколько столетий назад, когда гидрометеорологический режим Белого моря, возможно, был менее континентальным (Кузнецов, 1957), численность крупной расы беломорских сельдей, судя по

замечаниям Герберштейна (1866), была выше, а занимаемый ею ареал значительно обширнее.

В заключение рассмотрим вопрос о возможном характере связи между численностью сельди и размерами ее промысловых уловов.

Известно, что интенсивность нереста, а также размеры и плотность нерестовых скоплений и вообще подходов сельди к берегам тем больше, чем интенсивнее идет весеннее прогревание воды (Аверинцов, 1934), и наоборот, низкие температуры воды вызывают более позднее созревание, растянутость нереста и снижение плотности нерестовых и кормовых скоплений. В соответствии с этим изменяется, конечно, и величина промысловых уловов. Как видно, получаются два комплекса противоречивых явлений, взаимодействием которых и определяется эффективность промысла:

1) в «теплые» годы создаются малоурожайные поколения, но увеличиваются интенсивность нереста, размеры и плотность нерестовых и кормовых скоплений сельди;

2) в «холодные» годы создаются высокоурожайные поколения, но интенсивность нереста снижается, уменьшаются плотность и размеры нерестовых и кормовых скоплений сельди.

Общая тенденция в современных многолетних колебаниях численности и уловов беломорской сельди в свете имеющихся данных представляется в следующем виде.

В период похолодания образуются высокоурожайные поколения, но уловы, особенно в начале периода, очень небольшие или минимальные, так как нерестовая популяция создается остатками неурожайных поколений периода потепления; кроме того, низкие температуры воды задерживают половое созревание, растягивают нерест и не способствуют образованию косяков высокой плотности. Постепенно уловы увеличиваются в результате созревания и вступления в промысел формирующихся в течение этого периода высокоурожайных поколений. Тем не менее низкие температуры воды, несмотря на высокую численность сельди в водоеме, до самого конца периода похолодания препятствуют достижению максимально возможного уровня промысловых уловов. Таким образом, период похолодания — это период накопления сельди в Белом море.

В период потепления повышение температуры воды служит причиной формирования малоурожайных поколений сельди, но в первой половине этого периода промысловые уловы достигают максимального уровня благодаря дружному подходу к нерестилищам и вообще образованию косяков высокой плотности, состоящих из высокоурожайных поколений, накопившихся в море за период похолодания. Во второй половине периода потепления, когда запасы высокоурожайных поколений оказываются исчерпанными (промыслом и естественной смертностью), промысловые уловы резко снижаются.

Таким образом, согласно изложенной схеме время крайне депрессивного состояния беломорского сельдяного промысла падает на вторую половину периода потепления и первую половину периода похолодания. Самые высокие уловы приходится на первые годы резко выраженного потепления.

Последний период «потепления Арктики» благодаря сочетанию ряда космических и геофизических факторов оказался особенно глубоким и длительным; начавшись еще на исходе прошлого столетия, он продолжается и в настоящее время, поэтому вполне естественно, что и вызванное им падение беломорского сельдяного промысла вырази-

лось особенно резко. Считается, что на общем фоне этого периода потепления четко выражены более мелкие периодические колебания климата продолжительностью 9—12 лет. Последний такой «малый» период потепления закончился около 1952 г. и в дальнейшие годы наблюдается относительное похолодание (Петров, 1959).

Обращает внимание факт совпадения «малой» волны колебаний климата с длительностью периода между двумя максимальными уловами сельди. Наибольшие и резко выделяющиеся уловы сельди (табл. 1) были в 1933, 1944 и 1956 гг., т. е. повторялись с интервалом в 11—12 лет; учитывая все сказанное, едва ли можно считать это совпадение случайным. Очень возможно, что именно такого рода различия гидрометеорологического режима лежат в основе лишенных периодичности и видимой закономерности резких колебаний уловов в смежные годы. Приведенные примеры такого рода колебаний в губе Сорокской бывают и во всех других участках Белого моря. Если подобная связь между колебаниями климата и уловами сельди действительно существует, то следующий период оживления промысла можно ожидать в 1965—1966 гг., хотя в ближайшие годы он должен постепенно увеличиваться.

Следует иметь в виду, что выявление четкой зависимости между колебаниями климата и уловами беломорской сельди в значительной мере затрудняется нередким заходом в Белое море атлантической сельди, которая статистикой промысла не выделяется, хотя и может составлять значительную часть улова. Поэтому в будущем совершенно необходимо вести раздельный учет промысла собственно беломорской и атлантической сельдей.

Таким образом, не отрицая в принципе возможность губительного воздействия нерационального промысла на численность беломорской сельди, необходимо признать, что решающее значение здесь имеют причины физико-географического порядка, посторонние промыслу. Поэтому всякого рода запретные мероприятия до сих пор не разрешили и не разрешат проблемы численности и промысла этой рыбы. Такого рода мероприятия должны сочетаться с комплексом других, необходимость которых вытекает из рассмотренных закономерностей динамики численности беломорской сельди.

В исследовательской области задача, несомненно, состоит в том, чтобы с наибольшей эффективностью, применяя современные методы, продолжать начатые в последние годы Беломорской биологической станцией работы по изучению годовых и многолетних колебаний и изменений биологических процессов и явлений в Белом море. Необходимо понять не только взаимосвязь этих процессов и явлений, но вскрыть, наконец, их подлинные и непосредственные причины. В области же прикладной пока нет никаких оснований отказываться от предложенных ранее опытов по мелiorации нерестилищ сельди и использования искусственных субстратов для развивающейся икры.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С. В. 1927 Сельди Белого моря. — Труды науч. ин-та рыб. хоз., т. II, вып. 1, т. III, вып. 4.
 Аверинцев С. В. 1934 Сельди Севера СССР, важнейшие черты их биологии и промысла. — Природа, № 10.
 Алтухов К. А. 1953 Воздействие промысла на воспроизводство запасов мелкой сельди в Кандалакшском заливе. — Рыб. хоз., № 5.
 Берт Л. С. 1936 Недавние климатические колебания и их влияние на миграции рыб. — Пробл. физич. географ., № 2.

- Бородатова З. А. 1928. Сельди весеннего промысла в районе Сорпи — Труды научн. ин-та рыбн. хоз., т. III, вып. 2.
- Веберман Э. А. 1914. Китобойный промысел в России. — Изв. Моск. коммерч. ин-та, кн. 2.
- Герберштейн С. 1866. Записки о Московии. СПб.
- Гурвич Г. С. и Соколова Е. В. 1939. К познанию реликтовых водоемов Белого моря. — Труды Гос. гидрол. ин-та (ГГИ), вып. 8.
- Данилевский Н. 1862. Рыбные и звериные промыслы в Белом и Ледовитом морях. — Исследов. о состоянии рыболовства в России, т. VI.
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II. Изд. «Сов. наука».
- Ключевский В. О. 1867. Хозяйственная деятельность Соловецкого монастыря. — Моск. унив. изв., № 7.
- Крестинин В. 1784. Исторические заметки о двинском народе древних, средних, новых и новейших времен. СПб.
- Кузнецов В. В. 1953. О путях повышения рыбопромысловой продуктивности Белого моря. — Тр. Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Кузнецов В. В. 1954. Биологические особенности беломорской фауны. — Вопр. ихтиол., вып. 2.
- Кузнецов В. В. 1957. Изменения биологических свойств некоторых беспозвоночных Белого моря. — Зоол. журн., т. 36, вып. 3.
- Кузнецов В. В. 1958. Беломорская биологическая станция. — Изв. Карельск. и Коласк. фил. АН СССР, № 5.
- Мартин Ю. Ю. 1952. Семейство сельдевых. Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. — Изд. Полярн. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и онезиграф. (ПИНРО).
- Мартин Ю. Ю. 1956. Состояние запасов беломорских сельдей в Кандалакшском заливе. — Рыбн. хоз., № 9.
- Михайловская А. А. 1956. Результаты исследования по сельдям Белого моря. — Тезисы докл. на научн. сессии К.-Ф. фил. АН СССР.
- Петров Л. С. 1959. О структуре колебаний климата Арктики в последние десятилетия. — Вестн. Ленингр. ун-та, № 6.
- Полянский Ю. И. 1950а. Сравнительное изучение стойкости многощетинковых кольцецов к некоторым внешним факторам. — Докл. АН СССР, т. 73, № 2.
- Полянский Ю. И. 1950б. О стойкости зародышей некоторых морских брюхоногих моллюсков к низким температурам. — Докл. АН СССР, т. 72, № 6.
- Полянский Ю. И. 1951. Сезонные изменения многощетинкового кольца *Spigobolus borealis* к температуре. — Докл. АН СССР, т. 76, № 5.
- Полянский Ю. И. 1953. Дальнейшие наблюдения над холодоустойчивостью некоторых массовых видов литоральных и сублиторальных беспозвоночных. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XIII.
- Полянский Ю. И. 1955. Стойкость к отрицательным температурам некоторых литоральных и сублиторальных моллюсков Баренцева моря на эмбриональных и постэмбриональных стадиях развития. — Тр. Мурман. биол. станции, т. II.
- Пиге А. 1873. Северное Поморье.
- Пошман А. П. 1866. Описание Архангельской губернии 1802 года, т. I и II Архангельск.
- Рабинерсон А. И. 1928. Беломорская сельдь и ее биологические особенности. — Карело-Мурманск. край, № 10—11 и № 12.
- Сидоров М. 1870. Север России. СПб.
- Слезкинский А. Г. 1896. Промыслы беломорского населения. — Русск. судоходство, № 172 и 173.
- Тамбовцев Б. М. 1947. Промысел и состояние запасов сельди в Белом море. — Рыбн. хоз., № 6.
- Тарпани И. К. 1891. Рыболовство Соловецкого монастыря. — Вестн. рыбопр. № 12.
- Шкорбатов Г. Л. 1950а. Влияние условий среды на физиологические особенности близких форм пресноводных моллюсков. — Докл. АН СССР, т. 70, № 6.
- Шкорбатов Г. Л. 1950б. Физиологическая неоднородность и регуляция численности у пресноводных животных. — Тез. докл. II экोल. конф., Киев.
- Шкорбатов Г. Л. 1951. Эколого-физиологические особенности близких форм пресноводных животных, обитающих в разной среде. — Автореф. диссерт. Харьк. ун-т.
- Шкорбатов Г. Л. 1953. Эколого-физиологические особенности и условия существования близких форм пресноводных животных. — Зоол. журн., т. 32, вып. 5.
- Wegener Ed. 1890. Klimaschwankungen seit 1700 nebst Bemerkungen über die Klimaschwankungen der Deluvialzeit. — Geogr. Abhandl., Bd. IV, H. 2.

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЧИСЛЕННОСТЬ РЯПУШКИ

В. В. Покровский

(Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства — ГосНИОРХ)

Вопросам экологии и биологии ряпушки посвящено много работ. Благодаря этому достаточно хорошо выяснены условия водоемов, пригодных для ее обитания и размножения. Такими водоемами являются различные группы олиготрофных и мезотрофных озер и даже евтрофные озера при достаточной обеспеченности их нерестилищами. Очередная задача — выяснить главнейшие естественные факторы, определяющие колебания численности ряпушки (независимо от принадлежности озера к тому или другому лимнологическому типу).

Следует учесть факторы, которые могут отрицательно влиять на численность ряпушки, чтобы отыскать способы их устранения. Как показали исследования ГосНИОРХ и его Карельского отделения, Карельского филиала Академии наук СССР и некоторых ихтиологов Финляндии, на численность ряпушки особенно сильно воздействуют гидрометеорологические условия в период ее размножения — ветры и температуры воды, а также хищники.

ВЛИЯНИЕ ВЕТРОВ И ТЕМПЕРАТУР ВОДЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПОКОЛЕНИИ И РОСТ РЯПУШКИ

Ряпушка относится к рыбам с коротким жизненным циклом. Широко распространенная в озерах северо-запада СССР обыкновенная (некрупная) ряпушка достигает в массе зрелости уже на втором-третьем годах жизни. В уловах такой ряпушки преобладают возрастные группы 1+ и 2+ или одна из них. Ряпушка старших возрастов редко составляет более 10—15% общей численности половозрелых особей.

Благодаря быстрому созреванию и короткому жизненному циклу ряпушки облегчается возможность определения закономерностей и степени воздействия гидрометеорологических факторов на численность ее отдельных поколений, а также на ее рост. Можно выделить два основных гидрометеорологических фактора колебаний численности ряпушки: ветровой и температурный.

Влияние ветров выражается в их механическом воздействии на косяки нерестующей ряпушки, на отложенную в грунт икру и на молодь, особенно на личинки. Безветренная или со слабыми и умерен-

ными ветрами погода способствует эффективному нересту получающей такой ряпушки, которая размножается на небольших глубинах и твердых грунтах прибрежной зоны. Штормовая погода с продолжительными и сильными ветрами создает условия, неблагоприятные для нереста и развития икры на мелководных нерестилищах. Икра вынужденно откладывается за пределами прибрежной зоны на илистых грунтах, где ее развитие прекращается уже на ранних стадиях. Бывают и такие случаи, что икра, отложенная до наступления штормовой погоды, сносится с нерестилищ под воздействием ветрового волнения в более глубокие, заиленные участки. Такое явление, в частности, наблюдается на оз. Переславском, где ряпушка откладывает икру на песчаных грунтах литорали и сублиторали. Численность поколений от нереста, проходившего в неблагоприятных для данной популяции ряпушки условиях, резко снижается.

Не меньше, а часто еще сильнее на численность ряпушки влияют условия погоды весной и в начале лета, т. е. в течение первого периода постэмбрионального развития ряпушки. Тихая или маловетренная погода способствует нормальному развитию и высокой выживаемости ее молоди. Но при сильных и продолжительных ветрах с неменяющимся направлением молодь ряпушки прибивается к берегам, где она в массе гибнет. Такое явление отмечалось еще в старых работах финских авторов, находивших на берегах озер после штормовой погоды огромные количества погибших личинок ряпушки. В течение следующих одного-двух лет, а иногда и позднее численность ряпушки младших возрастных групп и ее уловы уменьшались.

Колебания численности и уловов ряпушки часто являются следствием неодинаковых в разные годы метеорологических условий в период нереста и развития ее икры и молоди.

Обстоятельные данные о зависимости урожайности поколений ряпушки от ветрового фактора приводятся в работах Ярви (Järvi, 1919, 1942) на основании более чем двадцатилетних исследований биологии и промысла ряпушки в озерах Кейтеле и Пюхьярви (оз. Отрадное на Карельском перешейке). В годы с хорошими уловами преобладает, особенно в оз. Кейтеле, ряпушка первой нерестующей группы (1+). Она составляет в такие годы 80—95% (по счету) и обеспечивает высокие уловы. Большим уловам соответствует благоприятная погода как во время нереста исходных поколений, так и в личиночный период той возрастной группы, которая обеспечила хорошие уловы (1+). Но в результате сильных ветров в нерестовый или посленерестовый период (до ледостава), а также после вскрытия озера ото льда (в мае — начале июня), через два года после нереста (или через полтора года после выхода из икры личинок данного поколения) отмечаются низкие уловы, в некоторые годы в 80—100 раз меньшие по сравнению с самыми высокими. Из данных Ярви можно заключить, что достаточно трех-четырех дней с ветрами сильнее 5—6 баллов, чтобы численность ряпушки соответствующего поколения резко снизилась.

Карельским отделением ГосНИОРХ установлена подобная связь между метеорологическими условиями и численностью ряпушки в оз. Лижмозеро (Беляева, 1954). Такая связь существует и на многих других озерах с нерестилищами ряпушки, расположенными на мелководье и не защищенными от ветров. Однако вследствие биологической неоднородности ряпушки столь сильное влияние ветрового фактора на ее численность нельзя распространять на все ряпушковые озера и на все локальные стада ряпушки. Это относится к озерам

или к участкам озер с нерестилищами ряпушки, расположенными на небольших глубинах с песчаными, галечно-песчаными и каменистыми грунтами.

Но есть популяции ряпушки, приспособившейся к размножению и на значительных глубинах (даже свыше 20 м), на песчано-илистых и илистых минерализованных грунтах, которые распространены во многих олиготрофных и мезотрофных озерах Карелии, Кольского полуострова, Финляндии, Швеции. Естественно, что влияние ветрового фактора в период нереста ряпушки таких популяций выражено слабее, чем в водоемах с мелководными нерестилищами.

В северо-восточной части Онежского озера благодаря этой особенности обитающего здесь стада ряпушки — икрометанию на глубинах до 15—25 м — оно сохраняет высокую численность в течение очень многих лет, обеспечивая средние годовые уловы в 5—6 и до 10 тыс. ц (высокой численности северо-восточного стада ряпушки Онежского озера способствуют также значительная площадь нерестилищ и возможность для молоди укрываться при сильных ветрах между многочисленными островами).

В южной части того же Онежского озера, где ряпушка нерестится на более мелководных участках с твердыми грунтами и у открытого берега, численность ее стада сильно колеблется вплоть до почти полного выпадения ряпушки из промысла на несколько лет.

В результате исследования ряпушковых озер Латвии Ю. И. Никаноров (1959) установил появление приспособительных свойств у ряпушки к неблагоприятным условиям размножения на мелководных участках. Ю. И. Никаноров обнаружил клейкую икру ряпушки в тех озерах, где нерест происходит на небольших глубинах, а также на нерестилищах с водной растительностью. По-видимому, благодаря этому приспособлению икра может удерживаться на субстратах при более сильном волнении, чем икринки, лишенные клейкости. Естественно, что и численность ряпушки, обладающей таким полезным приспособлением, в меньшей степени обуславливается метеорологическими (ветровыми) факторами. Все же ветровой фактор в период нереста и первых этапов эмбрионального развития и жизни молоди ряпушки больше, чем какой-нибудь другой фактор, определяет численность ее поколений и возможные уловы в большинстве озер. Учитывать этот фактор в сопоставлении с данными обследования нерестилищ и контрольных ловов личинок и молоди ряпушки необходимо для определения перспектив ее промыслового использования и составления промысловых прогнозов.

Как можно уменьшить отрицательное воздействие ветров на запасы ряпушки? В озерах типа Переславского озера с открытыми нерестилищами на песчаных грунтах предлагается (Дрягин, 1941) посадка жестколистного лютика и хары. Этим будет обеспечена лучшая сохранность икры. С той же целью рекомендуется устройство искусственных нерестилищ из камня и гальки в участках между литоралью и сублиторалью, которые должны быть расположены таким образом, чтобы предотвратить снос икры при преобладающих осенью ветрах северных направлений. Опыты с закладкой таких искусственных нерестилищ уже начаты на латвийских озерах Ю. И. Никаноровым и на озерах бассейна р. Великой Псковским отделением ГосНИОРХ. Естественно, что искусственные нерестилища и заросли водной растительности могут служить и убежищами для молоди ряпушки.

При искусственном разведении ряпушки следует учитывать и приспособительные ее свойства к условиям нереста: одни озера зарыблять ряпушкой, имеющей клейкую икру, другие — приспособившейся к икрометанию на мягких грунтах и значительных глубинах. В некоторых случаях следует иметь в виду возможность использования в рыбоводных целях молоди, сносимой в определенные участки озер. Так, например, при продолжительных ветрах северных направлений ладожская ряпушка в огромных количествах скапливается в южных участках Шлиссельбургской губы и затем, увлекаемая течением, сносится в р. Неву (Покровский, 1956, и др.). По предложению П. А. Дрягина, Институтом озерного и речного рыбного хозяйства совместно с хозяйственными организациями намечено провести опыт зарыбления такой ряпушкой небольших, богатых планктоном озер Ленинградской области.

Немалое значение принадлежит температурному фактору, влияющему на численность ряпушки. В природных водоемах у ряпушки проявляются повышенные требования к температурным условиям в естественных водоемах верхняя граница температурного оптимума для нее в период нагула составляет около $15-16^{\circ}$. При более высокой температуре интенсивность потребления ряпушкой пищи снижается, а после прогревания толщи воды свыше $18-20^{\circ}$ отмечается и голодание.

В обратной зависимости от температурных условий находится степень развития озерного рачкового планктона, потребляемого ряпушкой. В северо-западных озерах максимум развития ветвистоусых рачков (основной пищи ряпушки) приходится на конец июня — начало сентября. В годы с повышенными температурами воды в эти месяцы численность и биомасса ветвистоусых рачков бывает значительно выше, чем в годы с холодным летом.

Таким образом, повышенные температуры воды, благоприятствуя развитию кормового планктона, в то же время могут отрицательно воздействовать на жизнедеятельность ряпушки, снижая активность ее питания. Это в свою очередь влечет за собой замедление роста ряпушки, снижение ее плодовитости, а затем и численности стада.

Однако высокие температуры неблагоприятно влияют на ряпушку только в мелководных, хорошо прогреваемых озерах. В качестве примера можно привести результаты наблюдений за ростом ряпушки в Лижмозере (8480 га, бассейн Онежского озера). Наибольшая его глубина 12 м, средняя — 4 м. Температуры воды по всей его толще летом нередко превышают 20° . При средней температуре за вегетационный период (июнь — сентябрь) около 17° ряпушка к концу первого года достигает длины (по Смитту) 8 см (1946 г.), при 13° — 10—11 см (1947).

Обратное наблюдается в глубоких озерах, где ряпушка и при значительном прогревании верхних слоев воды находит благоприятные температурные условия в ее толще. Рост ряпушки в таких озерах интенсивнее в годы с жарким летом, при более обильном развитии планктона. В качестве примера можно привести показатели роста ряпушки в Онежском озере. Лето 1948 г. было довольно теплым, температуры воды в открытых участках озера достигали $19-20^{\circ}$, тогда как в 1949 г. они редко превышали 16° . Численность планктона в 1948 г. была почти в два раза выше, чем в 1949 г. Различным был и рост ряпушки: в октябре 1948 г. средний вес двухлетнего ряпушки (1+) составил 13 г, а в октябре 1949 г. — только 8,5 г. Так как ряпушка двух-

летнего возраста была в 1949 г. основной промысловой группой, общий улов этой рыбы в Онежском озере в 1949 г. был на 1,5—2 тыс. ц меньше, чем можно было рассчитывать при хорошем ее росте.

Снизилась в 1949 г. и плодовитость ряпушки этой возрастной группы — до 840 шт. икринок вместо 1300 икринок в теплом 1948 г.

Следовательно, температурные условия могут очень резко влиять на рост ряпушки и на воспроизводительную способность ее стада, а отсюда на численность и уловы.

Как снижаются размеры, вес и плодовитость ряпушки в связи с колебаниями климата продолжительных периодов, показано в одной из моих работ на примере ряпушки Онежского озера (Покровский, 1953).

На численность поколений и урожайность ряпушки влияют и температуры воды во время нереста. В одни годы количество оплодотворенной икры ряпушки достигает 80—100%, в другие годы оно снижается до 30—50%. Отмечен даже случай оплодотворения всего лишь 10% отложенных в грунт икринок (Святозеро в Карелии, 1957 г.). Это объясняется разновременностью массового подхода на нерестилища самцов и самок ряпушки и оптимальной температурой для массового нереста самок, которая в разных озерах колеблется от 5—4 до 2°. Самцы ряпушки концентрируются на нерестилищах обычно задолго до наступления этой оптимальной для икрометания температуры. При очень затяжной осени они покидают нерестилища еще до массового подхода на них самок. В результате икра в больших количествах остается неоплодотворенной. Очевидно, что в такие годы запасы ряпушки надо пополнять рыбоводными мерами.

ВЛИЯНИЕ ХИЩНИКОВ

Ряпушкой питаются многие рыбы — лосось, форель, палия, щука, судак, окунь, налим. Однако чрезмерное воздействие на запасы ряпушки эти рыбы оказывают не во всех озерах. Численность лосося, форели, налима и судака сама по себе невелика. При том во многих озерах, населенных этими рыбами, широко распространена корюшка. Она поедается ими в такой же степени или даже больше, чем ряпушка.

Распространение щуки и окуня в большинстве ряпушковых озер ограничивается литоральной зоной, которую ряпушка в период нагула избегает. Щука и окунь в этой зоне питаются преимущественно плотвой, мелким окунем и ершом. Только осенью на сравнительно короткий период, при подходах ряпушки к побережью на нерест, окунь и щука переходят на преимущественное питание ряпушкой. В это же время потребляет ее и налим. Летом же он питается главным образом корюшкой, которая придерживается более нижних слоев воды, чем ряпушка. Во многих озерах Карелии налим в значительной степени питается и крупными реликтовыми рачками.

Есть много указаний об очень сильном отрицательном воздействии на численность ряпушки ерша как истребителя ее икры. Это можно выразить и цифровыми показателями. Ограничимся некоторыми примерами.

Выедание ершом икры ряпушки с грунта — одна из главнейших причин ограниченной численности ряпушки в оз. Переславском. В период нереста ряпушки и позже, в декабре, ерш почти полностью переходит на питание ее икрой. П. А. Дрягин (1940) приводит следующий приближенный расчет для определения количества уничтожаемой ершом икры ряпушки в Переславском озере. В 1939 г. в нерестовый

период было добыто более 180 ц ерша, или около 900 тыс. шт. Среднее количество заглоченных ершом икринок — 100 шт. Если считать, что только 50%, т. е. 450 тыс. ершей питались в это время икрой ряпушки, то общее количество уничтоженных ими икринок достигает 45 млн. шт. При промысловом возврате от икры, равном 0,09%, такое количество икринок соответствует 40,5 тыс. шт. промысловой ряпушки — ее среднегодовому улову в Переславском озере; выедание ершом икры ряпушки в этом озере не менее чем в два раза снижает ее численность и уловы.

Имея в виду продолжительный период инкубации икры ряпушки и многочисленность в этом озере ерша, можно думать, что степень отрицательного его влияния на численность переславской ряпушки гораздо значительнее. Уловы ее в Переславском озере составляют около 1½ кг/га. Вполне вероятно, что их удалось бы повысить в два-три раза путем эффективных мероприятий по подавлению численности ерша.

В Карелии обстоятельные исследования с целью определения воздействия ерша на численность ряпушки проведены Карельским филиалом Академии наук СССР (М. В. Балагурова, Д. Г. Вебер и др.) и Карельским отделением ГосНИОРХ на ряде озер. На Сямозере (площадь 26 600 га) в течение двух лет, с ноября по апрель, на основных нерестилищах ряпушки брались пробы ее икры с грунта. Периодически проводился облов рыбы. Начиная с мая вели количественный учет личинок ряпушки. Выяснено, что с первых же дней нереста и до выхода личинок, т. е. с ноября до мая, ерш в Сямозере становится потребителем икры ряпушки.

Сямозеро относится к типу гумифицированных мезотрофных озер Карелии с пониженным содержанием кислорода в глубинных участках зимой. Ухудшение газового режима влечет за собой передвижение ерша в сублиторальную и литоральную зоны, где он занимает участки, наиболее богатые кислородом. Такими участками, как правило, являются нерестилища сиговых. Ерш их полностью и занимает по сравнению с площадью зоны летнего нагула ерша нерестилища ряпушки и сига занимают сравнительно немного места — около 3500 га (Балагурова, 1956, 1958).

Для определения количества уничтожаемой ершом икры ряпушки в Сямозере использован предложенный М. В. Балагуровой (1956) показатель разового потребления пищи рыбами на 1 кг их веса. В ноябре на 1 кг веса ерша приходится около 4 тыс. уничтожаемых им икринок ряпушки, в январе — около 200 шт., в марте — 20 и в апреле — 10 икринок. Особенно много икры уничтожается в первые месяцы после нереста; в дальнейшем это количество резко уменьшается. Это один из факторов, свидетельствующих об очень сильном выедании икры ершом.

Сопоставляя показатели потребления икры ершом с его численностью, М. В. Балагурова приходит к заключению, что за инкубационный период (180 дней) ерш уничтожает до 80—90 % всей отложенной ряпушкой икры.

Результаты количественного учета личинок показывают очень малую их численность: в среднем на 10 м³ воды приходится лишь одна личинка ряпушки. Эти данные подтверждают вывод об огромном выедании икры ряпушки ершом.

Вылов ряпушки в Сямозере составляет около 1,5 кг/га. Путем интенсивного подавления численности ерша уловы могли бы быть

повышены до 20—30 кг/га, так как озеро хорошо обеспечено и перестилищами, и пищей для ряпушки.

В Онежском озере в результате устранения этого же фактора средние уловы ряпушки можно было бы повысить по крайней мере вдвое — с 5 до 10 тыс. ц в год.

В Карелии самой высокой продуктивностью по уловам ряпушки (12—15 кг/га) отличается Святозеро (1000 га). В этом озере невелика и численность ерша: в 1951—1952 гг. наблюдалась массовая его гибель, по-видимому, вследствие заражения личинками сосальщика *Tetracotyle*.

Сказанное об уничтожении ершом икры ряпушки как основном из биотических факторов, ограничивающих ее численность, относится к большинству озер северо-западных областей. Ерш распространен во всех ряпушковых озерах, но настойчивых и систематических мероприятий по ограничению его численности нигде не проводится.

Ряпушка, по данным многих исследователей, находится в конкурентных пищевых взаимоотношениях со многими рыбами — уклейей, молодой плотвы, окуня, в некоторых озерах с корюшкой и сметком. Однако даже в тех озерах, где конкуренты подавляют численность ряпушки, наносимый ими ущерб ее запасам значительно меньше ущерба, причиняемого ершом. Поэтому подавление стад ерша в ряпушковых озерах какими бы то ни было способами — самое эффективное средство для повышения численности и уловов ряпушки. В связи с этим следует заняться детальным изучением сезонного распределения ерша, что даст возможность найти способы наиболее эффективного его отлова. Мало изучена экология сосальщика *Tetracotyle*, а возможно, что его можно было бы использовать для борьбы с ершом. Тетракотилез нередко вызывает массовую гибель ерша, иногда окуня, но нет указаний, чтобы он приносил большой вред другим рыбам, в том числе и ряпушке.

ЛИТЕРАТУРА

- Балагурова М. В. 1956. Состояние запасов леща в Миккельском озере и Крошн-озере и их воспроизводство. — Труды Карельск. фил. АН СССР, вып. 2.
- Балагурова М. В. 1958. Состояние запасов основных промысловых рыб Сямозера и пути их воспроизводства. — Фонды Карельск. фил. АН СССР.
- Беляева К. И. 1954. Экологические и биологические особенности крупных ряпушек из озер Карело-Финской ССР. — Канд. диссерт. Петрозаводск. гос. ун-т.
- Дрягин П. А. 1940. Изучение запасов переславской ряпушки и мероприятия по их увеличению. Фонды Всес. н.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ).
- Дрягин П. А. 1941. Об акклиматизации переславской ряпушки. — Изв. Всес. н.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. 24.
- Никаноров Ю. И. 1959. Отличия в величине, окраске и клейкости икринок у разных стад озерной ряпушки в Латвийской ССР. — Зоол. журн., т. 38, вып. 6.
- Покровский В. В. 1953. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Петрозаводск.
- Покровский В. В. 1956. О ряпушке и рипусе Ладожского озера. — Изв. Всес. н.-н. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. 38.
- T. H. Järvi. 1919. Muikku ja muikkukannat (*Coregonus albula* L.) eräissä Suomen järvissä. I. Keitelet. — Suomen kalatalous, n. 5, Helsinki.
- T. H. Järvi. 1942. Die Bestände der kleinen Maränen (*Coregonus albula* L.) und ihre Schwankungen. I. Pyhäjärvi (Süd Karelien) — Acta Zoologica Fennica, 32, Helsingforsiae.

АБСОЛЮТНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ОКУНЯ И ЕГО ИХТИОМАССА В МАЛЫХ ОЗЕРАХ

(Результаты тотального уничтожения рыб химическим методом)

Е. В. Бурмакин

(Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного
хозяйства — ГосНИОРХ)

Летом 1959 г. сектором акклиматизации ГосНИОРХ проведен опыт обезрыблывания небольших озер с целью последующего их использования в качестве рыбопитомников. Рыб уничтожали при помощи полихлорпинена (ПХП). Для опытов были выбраны два бессточных озера в Псковской области, обработка которых ПХП была разрешена органами санитарного надзора. Оба озера — Окуневец и Плавающее (табл. 1) находятся среди хвойного леса. Часть их берегов заболочена. Грунт представлен в основном жидким бурым илом. Водные макрофиты в оз. Окуневец занимают около 2% его площади, а в оз. Плавающее их практически нет. Вода голубовато-зеленая, прозрачность ее 6 м, рН 6,0. Из рыб в озерах был только окунь. В небольшом количестве его ловили любители-удильщики. Таким образом, оба водоема являются типичными лесными окуневыми озерами. Они сочетают черты олиготрофии (цвет воды, большая прозрачность, хороший кислородный режим, судя по наличию требовательного к кислороду окуня) и дистрофии (кислая реакция воды, обилие органических веществ в грунте, бедность планктона и бентоса — визуально¹).

Таблица 1

Морфометрические показатели озер, обработанных ПХП

Озеро	Площадь, га	Глубина, м		Объем, тыс. м ³
		средняя	максимальная	
Окуневец	0,24	4,5	8,8	280,7
Плавающее	4,48	4,7	7,9	212,8

Большинство рыб, погибших от действия ПХП, оставалось на поверхности, часть же тонула. Большая прозрачность воды в озерах позволи-

¹ Сборы гидробиологических проб, проведенные до и после внесения ПХП, еще не обработаны.

ля убедиться, что по прошествии 1—2 суток все ранее утонувшие особи, за редким исключением, всплывают к поверхности. На дне остаются лишь немногие экземпляры, зацепившиеся за мох.

И в оз. Окуновце гибель рыбы продолжалась в течение четырех суток с начала обработки, а в оз. Плавающее, где была применена большая концентрация ПХП,—в течение двух суток. Контрольные обловы, проведенные позднее, позволили убедиться в том, что живой рыбы в озерах не осталось.

Из оз. Окуновец было собрано 13934 экз. окуня; 653 полуразложившиеся рыбы не были изъяты из водоема. Средний вес одной рыбы составил 18,5 г. Таким образом, популяция окуня в Окуновце состояла из 14567 экземпляров общим весом 270,8 кг. В пересчете на водную площадь это составляет 2334 экз/га, или 43,4 кг/га.

Из оз. Плавающее было собрано 4922 окуня; 228 полуразложившихся рыб не были извлечены. Средний вес одной рыбы составил 35,9 г. Таким образом, популяция окуня в Плавающем состояла из 5150 экз. общим весом 184,9 кг. В пересчете на водную площадь это составляет 1150 экз/га, или 41,3 кг/га.

Можно предполагать, что подсчеты числа особей погибшего окуня сделаны с точностью приблизительно до $\pm 2\%$.

Обращает внимание почти полное совпадение ихтиомасс обработанных озер. Этот пример, несмотря на ограниченность материала (всего два озера), показывает, что ихтиомасса на 1 га однотипных озер при сходных ландшафтных условиях и одинаковом составе рыб, по-видимому, представляет величину более или менее постоянную. В лесных окуновских озерах Северо-Запада, подобных Окуновцу и Плавающему, она составляет с учетом существовавшего небольшого промысла 42—45 кг/га.

Основная масса окуня в обоих озерах представлена мелкими рыбами, приблизительно одинакового размера. Например, в Плавающем на долю рыб длиной от 11,5 до 14,5 см приходится 91,4% (табл. 2). По определению Л. А. Щетининой, особи такой длины имели возраст от двух до четырех лет, в основном три года. Рыбы, длина которых более или менее существенно отличалась от этого стандартного размера, встречались в очень небольшом количестве. В Окуновце окунь еще мельче.

Таблица 2

Длина тела окуня из оз. Плавающее, см

Длина, см	Количество рыб данной длины		Длина, см	Количество рыб данной длины	
	шт.	%		шт.	%
5,5—6,5	1	0,2	18,5—19,5	47	10,1
6,5—7,5	—	—	19,5—20,5	12	2,6
7,5—8,5	—	—	20,5—21,5	6	1,3
8,5—9,5	—	—	21,5—22,5	2	0,4
9,5—10,5	2	0,4	22,5—23,5	—	—
10,5—11,5	16	3,4	23,5—24,5	1	0,2
11,5—12,5	178	38,5			
12,5—13,5	200	42,9	Всего	465	100,0

Во время работ, несмотря на высокую температуру воды (от 18 до 20°) и позднее для нереста время года (вторая половина июня), икротание значительной части окуня еще не закончилось. Этим объясняется

отсутствии в сборах поколения данного года. При ловле снулой рыбы особое внимание обращали на тщательность сбора мелкого окуня (голавиков), малочисленность которого уже тогда вызывала недоумение.

Самый крупный окунь из сборов на Окуневце весил 105 г. Экземпляры весом более 50 г встречались редко, приблизительно один на тысячу рыб. Два наиболее крупных окуня из Плавающего, добытые при обработке озера, весили 500 и 570 г.

В текущем году предполагается осуществить работы по обезрыблению озер химическим методом на водоемах, площадью до 100 га, с разнообразным составом рыб. Результаты таких работ послужат основой для выяснения закономерностей как численности рыб, так и структуры их популяций в малых озерах разных типов.

О ПРИЧИНАХ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ОМУЛЯ В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

С. Н. Краснощекоев

(Сибирское отделение Государственного научно-исследовательского института
озерного и речного рыбного хозяйства — ГосНИОРХ)

В настоящем докладе обобщен ряд материалов: во-первых, результаты проводившихся с 1954 по 1957 г. нами и другими сотрудниками Сибирского отделения ГосНИОРХ наблюдений за скатом личинок омуля из р. Селенги в оз. Байкал; во-вторых, материалы из опыта краткосрочных промысловых прогнозов, составляемых ежегодно автором для рыбной промышленности Байкала на летнюю путину; в-третьих, материалы рыбовода А. А. Кактынь, работавшего несколько лет на рыбоводно-мелноративной станции Байкалрыбвода на р. Селенге.

Весьма важную роль в проверке наших представлений при составлении прогнозов распределения омуля летом сыграла рыбопромысловая разведка с эхолотом НЭЛ-5Р, организованная Байкальским государственным рыбопромышленным трестом в 1956 г. под руководством автора. При помощи эхолота удалось выяснить ряд вопросов, в частности причины неожиданного ухода омуля из Селенгинского мелководья в разгар летней путины, в первой половине июля, когда уловы обычно бывают максимальными.

Широко использованы гидрологические и метеорологические материалы Иркутского и Забайкальского управлений гидрометеорологической службы и Байкальской лимнологической станции Академии наук СССР.

Большую помощь в нашей работе нам оказали сотрудники рыбной промышленности Бурятской АССР А. И. Степачев, К. К. Спелит, Н. М. Остапенко и В. И. Карпушин.

УСЛОВИЯ СКАТА ЛИЧИНОК ОМУЛЯ ИЗ Р. СЕЛЕНГИ

Река Селенга образуется от слияния Эдин-Гола и Тельгир-Мурно, в 1022 км от Байкала, на территории МНР. В пределах СССР находится ее нижнее течение длиной 417 км. Нерестилища омуля, по нашим материалам, расположены в 250—300 км от устья; по В. Н. Селезневу (1942). — в 500 км от устья. Омуль заходит в Селенгу на нерест чаще всего в последних числах августа. Заканчивается нерест к концу октября, «под шугу», появляющуюся около 25—26 октября. К 1 ноября Селенга бывает покрыта льдом. Инкубация икры протекает в подледный период, продолжается свыше 200 дней, заканчивается к первым числам мая.

Подобно другим рекам, протекающим с юга на север, Селенга замерзает от устья вверх по течению, а вскрывается в обратном порядке, с верховьев к низовьям. Осенью и весной на реке бывают зазоры и наблюдаются непредвиденные паводки. Весной лед в Селенге разрушается быстро и одновременно под влиянием притока теплой воды с верхнего течения; сразу за таянием льда температура воды резко повышается.

Температура воды подо льдом колеблется в пределах $0,2-0,3^{\circ}$. В 1952 г. река вскрылась 26 апреля, температура воды сразу поднялась до $5,1^{\circ}$; в 1954 г. — 3 мая и температура достигала $4,9^{\circ}$; в 1956 г. — 7 мая и температура была $4,6^{\circ}$. В 1957 г. температура воды начала повышаться еще подо льдом и 26 апреля поднялась до $1,5^{\circ}$, но лед держался еще несколько дней. 30 апреля, когда лед валомало, температура понизилась до нуля. Потепление воды происходило постепенно; температура ее достигла $5,3^{\circ}$ лишь 5 мая, на шестые сутки после ледохода, что указывает на слабое прогревание и незначительное поступление воды с верхнего течения.

В 1952 г. максимальный скат личинок наблюдался 6 мая при $5,2^{\circ}$; в 1954 г. — 8 мая при $8,5^{\circ}$; в 1956 г. — 7 мая при $4,6^{\circ}$. В 1957 г. максимальный скат происходил при подледном повышении температуры воды от $0,5^{\circ}$ 28 апреля до $1,1^{\circ}$ 29 апреля; в 1952 г. закончился скат 15 мая при температуре воды $12,5^{\circ}$, в 1954 г. — 20 мая при $9,6^{\circ}$; в 1956 г. — 22 мая при $9,8^{\circ}$; в 1957 г. — 18 мая при $9,7^{\circ}$.

ЧИСЛЕННОСТЬ ЛИЧИНОК ОМУЛЯ

Численность личинок омуля в разные годы резко колеблется в зависимости от урожайности. Одним из главных факторов урожайности молоди в р. Селенге служит количество икры, отложенной производителями омуля на нерестилищах. О численности производителей, заходящих в реку, мы судили по количеству поплавного омуля, добытого в Селенге после нереста. Но мы не склонны умалять значение ряда других факторов, влияющих на численность личинок омуля. Например, разница в численности личинок, скатившихся в те или иные годы, может быть связана с уровнем режимом р. Селенги, как в период шуги перед ледоставом, так и в подледное время.

По К. И. Мишарину (1953), на численность личинок влияют: промерзание мелководных участков реки, где отложена икра; механическое повреждение икры льдом; вынос икры за пределы нерестилищ в неблагоприятные условия; изменение напора воды зимой. Действие перечисленных факторов усиливается при понижении уровня воды в реке. К биотическим факторам, влияющим на выход личинок, относятся: неравноценность икры ко времени оплодотворения, поедание икры вредителями и хищниками, паразитарные и иные заболевания.

В табл. 1 приведены данные об условиях и величине захода производителей на нерестилища и численности личинок омуля весной следующего года.

В соответствии с мнением К. И. Мишарина, мы находим, что малое количество личинок в 1957 г. можно поставить в прямую зависимость от малочисленного захода производителей осенью 1956 г. Меньшее количество личинок в 1954 г. по сравнению с 1956 г. при одинаковом примерно заходе производителей в 1953 и 1955 гг. может быть объяснено колебанием уровня реки и действием шуги на отложенную икру в период ледостава. Если считать, что в 1953 и 1955 гг. было отложено одинаковое

Таблица 1

Связь численности личинок омуля с величиной захода производителей на нерестилища и уровнем воды в р. Селенге в период выкуба икры

Показатель	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.
Уровень воды в р. Селенге в период шуги перед ледоставом, см от условного нуля графика у с. Никольского:					
средний	—40	—	—20	—33	—
высший	—23	—	—12	—30	—
нижний	—44	—	—34	—38	—
Число дней с шугой	7	—	3	3	—
Добыто ползавного омуля в р. Селенге, ц	2149	—	2156	331	—
Число личинок в одном замете сети, шт.	—	13	—	23	5
Число заматов сети	—	83	—	56	71

количество икры, то ее больше погибло и вынесено шугой в 1953 г., чем в 1955 г., в результате низкого уровня реки и более продолжительной шуги.

Ведя учет производителей, заходящих на нерест в р. Селенту, А. А. Кактынь обнаружил, что особо малочисленным было стадо производителей осенью 1949 г. Учитывая выживаемость икры к весне 1950 г., он установил ее массовую гибель. Особенно велик был отход икры на нижних нерестилищах, где нерестится октябрьский омуль (Хохлова, 1957). Ползавного омуля в 1949 г. было добыто 3900 ц. Тогда Кактынь объяснял гибель икры отрицательным влиянием стоков шпалозавода в с. Ильинке (110 км от устья Селенги). Но и на нерестилищах, расположенных даже выше г. Улан-Удэ, где нерестится сентябрьский омуль и где вредных стоков шпалозавода и г. Улан-Удэ нет, выживаемость икры в тот год была исключительно низкой.

Плотность залегания икры на нерестилищах верхнего участка нерестовой зоны и выход личинок в 1950 г. были следующие: отложено икринок на 1 м² — 51 шт.; погибло от промерзания 41%; погибло от невыясненных причин 50,9%; всего погибло 91,9%. Выживаемость оказалась равной 8,1%. Между тем весной 1949 г. плотность залегания на тех же местах была 105 шт./м², а выживаемость 51,5%.

Уже тогда, в 1950 г., А. А. Кактынь высказал предположение, что в 1955—1956 гг., когда генерация 1950 г. достигнет промысловых размеров, добыча омуля в Байкале сократится. Действительно, как увидим ниже, добыча омуля в указанные годы уменьшилась, а нерестовое стадо 1956 г. снизилось до катастрофических размеров.

Из сказанного видно, в какой степени может влиять производительность нерестилищ на численность омуля в Байкале.

КОЛЕБАНИЯ УЛОВОВ ОМУЛЯ И УМЕНЬШЕНИЕ ЕГО ВОСПРОИЗВОДЯЩЕГО СТАДА

Добыча омуля на Селенгинском мелководье¹ за десять лет (с 1948 по 1957 г.) колебалась от 12,5 тыс. ц в 1956 г. до 27,2 тыс. ц в 1954 г. Послед-

¹ Так называется мелководный участок в юго-восточной части Байкала, прилегающий к дельте р. Селенги. Длина его около 150 км, наибольшая ширина против Харгуза — около 12 км.

ним годом высоких уловов был 1954 г. С 1955 г. в добыче омуля на Байкале наступила депрессия, выразившаяся в систематическом уменьшении добычи. Снизились, впрочем, уловы не только омуля, но и других рыб.

Нашими наблюдениями выяснено, что при уменьшении добычи на Селенгинском мелководье государственной рыбной промышленностью среди местных железнодорожников возрастал «любительский лов» в Южном Байкале. В годы депрессии этот лов здесь был много раз эффективнее, чем в предыдущие годы. Хорошо добывались на «любительскую» снасть не только омуль, но и рыбы частиковых пород, которые в другие годы бывают в Южном Байкале малочисленны.

Одновременно с упадком добычи на Селенгинском мелководье в годы депрессии резко сократился неводной лов вдоль восточного берега Среднего Байкала, на тонях Горячинского и Дубянинского рыбозаводов. Особенно слабели августовские подходы омуля к берегам (этими подходами начинается комплектование его нерестовых косяков к осени). Ухудшились общий внешний вид и упитанность нерестового омуля. Отчетливее всего депрессия сказалась на уменьшении численности воспроизводящего стада.

Относительно возможного уменьшения добычи омуля в 1955 и 1956 гг. были высказаны предположения (А. А. Кактынь), но они не касались нерестового стада. Между тем уловы нерестового стада резко сократились; сходная, хотя и менее резко выраженная картина наблюдалась и на Северном Байкале (табл. 2).

Таблица 2

Уловы омуля в 1954—1956 гг.

Показатель	1954 г.	1955 г.	1956 г.
Селенгинское мелководье			
Добыто, ц:			
нагульного омуля на мелководье	23071	18795	12205
поплавного омуля в реке	3204	2185	331
Отношение улова нерестового омуля к улову нагульного, %	13,4	11,5	2,7
Северный Байкал			
Добыто омуля, ц:			
в Байкале	13024	10836	6290
поплавного в реке	7518	5208	2943
Отношение улова нерестового омуля к улову нагульного, %	57,7	48,0	46,6

Уменьшение общей численности северобайкальского омуля в 1956 г. как и в р. Селенге, могло быть связано с неблагоприятными условиями выхода личинок в 1950 г. и представлять общее для всего Байкала явление. Условия летних миграций и на Северном Байкале в 1956 г. тоже были неблагоприятными.

Уменьшение численности нерестового стада коснулось также омуля носольской расы, разводимого на Большереченском рыбозаводе, а поэтому не лимитируемого естественными нерестилищами. Численность его нерестового стада снижалась следующим образом: в 1954 г. было добыто 3082 ц половозрелых производителей (приним за 100%); в 1955 г. — 2908 ц (94,3%), в 1956 г. — 1660 ц (53,9%) и в 1957 г. — 1000 ц (32,7%).

Из приведенных данных видно, что в годы депрессии нерестовое стадо уменьшалось интенсивнее, чем общая численность, и что нерестовое стадо сокращалось и абсолютно, и относительно. Уменьшение нерестового стада было вызвано не условиями на нерестилищах во время икuby-башии икры или ската личинок, а условиями развития омуля в Байкале, в период выхода омуля из реки и до достижения половой зрелости.

С уменьшением нерестового стада понижалась плодовитость самок (табл. 3). В табл. 3 приведены данные о плодовитости омуля наиболее многочисленной селенгинской расы, за которым в годы депрессии велись регулярные наблюдения.

Таблица 3

Плодовитость омуля селенгинской расы в 1954—1956 гг.

Показатель	Возраст омуля					
	5+	6+	7+	8+	9+	10+
1954 г.						
Длина, мм	360	372	384	405	—	—
Вес, г	510	535	607	725	—	—
Абсолютная плодовитость, икринок	17168	19878	21698	32372	—	—
Количество рыб	3	34	11	3	—	—
1955 г.						
Длина, мм	340	369	378	378	400	—
Вес, г	362	472	545	578	645	—
Абсолютная плодовитость, икринок	9912	13372	16687	22320	25870	—
Количество рыб	1	2	7	1	1	—
1956 г.						
Длина, мм	335	370	387	392	420	470
Вес, г	352	468	571	613	815	1043
Абсолютная плодовитость, икринок	8288	11829	15225	17813	22270	42037
Количество рыб	5	22	18	5	1	1

Самой высокой была плодовитость в 1954 г. Общая добыча в этом году тоже была намного выше добычи как предшествующих, так и последующих лет. Следует вспомнить, что уловы в 1954 г. возросли в августе, в период скопления перед Селенгой половозрелого омуля и комплектования нерестовых косяков, т. е. возросли они в результате вылова нерестового стада. Следовательно, нерестовое стадо в 1954 г. фактически могло быть гораздо больше, чем в другие годы, и больше, чем показывает статистика поплавного омуля, которого было добыто 3204 ц. Выловленный в Байкале половозрелый омуль сошел за нагульного.

Противоположная картина наблюдалась в следующие годы. При общем уменьшении добычи в 1955 г. и особенно в 1956 г. нерестовое стадо на Селенге сократилось до небывалых размеров. Одновременно с уменьшением численности производителей понижалась индивидуальная плодовитость самок. М. Л. Крыхин (1958) указывает на аналогичные случаи у дальневосточных лососей. Снижение плодовитости в особенности сказалось на впервые шедших на нерест молодых самках (5+ и 6+), развитие которых протекало в годы депрессии. Но и самки в возрасте 7+ и 8+ в 1956 г. не уступая своим одноклассам в 1954 г. по

линейным размерам, уступали им по весу и особенно по плодовитости. Это говорит о том, что в предыдущие годы жизни эти самки обитали в худших условиях. Плодовитость снизилась потому, что в 1955 г. в надах массы самок среди созревшей икры, достигшей III и IV стадии зрелости, находилось много недоразвитой или резервной икры (Дринов 1949), бывшей во II стадии зрелости. В другие годы подобное явление наблюдалось лишь у единичных рыб. Самки, несущие резервную икру возвращаются с нею после нереста обратно в Байкал, и она созревает лишь к следующему нерестовому сезону.

Приводя к уменьшению численности вида, условия, вызывающие депрессию, поражают и потенциальные возможности его увеличения.

Особенно тяжело отразилась депрессия на малочисленной генерации 1950 г. Появившись на свет ослабленной в количественном отношении эта генерация попала в неблагоприятные условия развития в Байкале о чем будет сказано ниже.

О ПРИЧИНАХ ДЕПРЕССИИ

Поводом для изучения причин депрессии послужило то, что краткосрочные прогнозы на июль 1955 г. не оправдались. Начало подъема омуля к берегам на Селенгинском мелководье в июне и первых числах июля 1955 г. полностью соответствовало прогнозу. Но к 9—10 июля, когда ожидалась максимальная концентрация косяков, на промысловых участках Поворот и Посольск омуль неожиданно исчез со всего мелководья в неизвестном направлении. Проверить, куда он ушел, оказалось невозможным. Прекращение миграций омуля к берегам совпало с летним паводком на р. Селенге. Аналогичное явление повторилось в следующем (1956) году.

После холодной и поздней весны 1956 г. омуль появился в верхних горизонтах воды лишь 4 июля вместо 15 июля в другие годы. Уловы омуля поднялись с нескольких килограммов до 18 ц на сете лодку и до 100—120 ц на один замет невода, но вскоре, уже 6 июля, вновь снизились до прежних размеров и оставались такими все лето. Показавшись у поверхности, омуль сразу стал уходить с мелководья и отклоняться к югу, в неопромысливаемую часть Южного Байкала.

Летнее потепление, вызвавшее подъем омуля в верхние горизонты воды, началось 2 июля. Подъем омуля совпал с усиленным паводком на Селенге, возникшим в результате таяния снегов в горах. Уровень воды в р. Селенге поднялся выше условного нуля графика с 94 см до 4 июля до 132 см 5 июля. Вода в реке постепенно прибывала в течение всего июля и августа.

Миграции омуля в Южном Байкале связаны с течением (см. рис.), о котором Г. Ю. Верещагин (1947, стр. 53) говорит следующее: «В Южном Байкале, куда впадает основной приток Селенга, имеет место круговое течение, направленное поперек Байкала от района Селенги к северным берегам и вдоль северного берега Южного Байкала на запад, возвращаясь в район Селенги вдоль южных берегов». Размеры дуги, описываемой этим течением, зависят от количества и силы напора воды, поступающей из Селенги. При низком уровне реки воды поступает мало, течение описывает небольшую дугу, не достигая противоположного берега. Теплые селенгинские воды, обойдя круговым течением, движутся обратно к Селенге вдоль южного берега, обогревая прибрежную зону на таях Болреска и Посольска, где летом омуль наиболее интенсивно

мигрирует к берегам. При обильном поступлении воды увеличивается описываемая течением дуга. Воды Селенги уже не могут в таком случае возвратиться на Селенгинское мелководье. Они достигают зоны, где попадают в район истока Ангары и тем самым быстро выводятся из Байкала (Верещагин, 1947). Вместо теплого течения вдоль южного берега развивается противоположное дрейфовое течение, идущее от Мысовой и Мантурихи к Боярску и Посольску. Это холодное течение питается водами рек, стекающих с хребтов Хамар-Дабана.

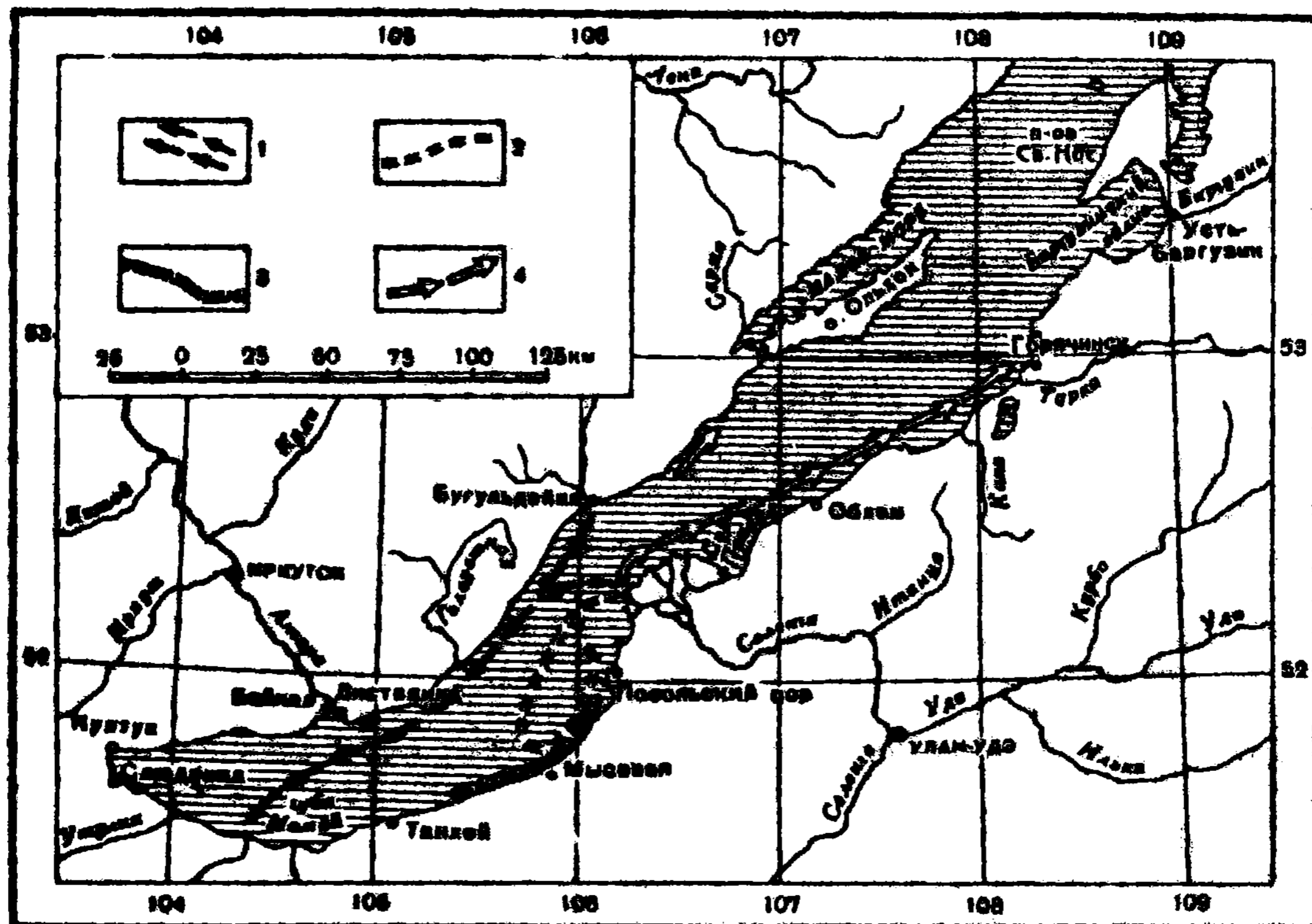


Схема течений и миграционных путей омуля в Южном и Среднем Байкале

1 — течение при высоком уровне и северо-восточном ветре; 2 — направление течения при низком уровне р. Селенги; 3 — обратное дрейфовое течение при высоком уровне р. Селенги; 4 — распределение речной воды и миграции омуля при юго-западном ветре

Температура воды вдоль восточного берега на участке Поворот — Посольск 30 июля 1956 г. была $11-14^{\circ}$, т. е. ниже обычной здесь в другие годы ($17-18^{\circ}$). Температура воды против пункта «Северный» 6 августа была у берега 9° , тогда как в 10 км от берега 14° , против пункта «Среднее устье» $9,2^{\circ}$, а в 5 км от берега $11,5^{\circ}$.

Теплое течение, вызываемое притоком воды из р. Селенги, продвинулось в 1956 г. дальше в открытый Байкал и сошлось с водами, вытекающими из р. Бугульдейки. Затем северо-восточным ветром («баргузинном») эти воды были отклонены вдоль противоположного северо-западного берега к югу.

Промысловая разведка начала поиски омуля по направлению распространения селенгинской воды в Байкал. Эхолот показал, что омуль держался под слоем речной воды на всем протяжении. Больше омуля было на стыке вод Селенги и Бугульдейки. Он держался не стайками, как обычно во время миграций в местных водах, а рассредоточился одиночными экземплярами. Поднявшись с глубин 4 июля, уже 6 июля омуль стал отходить с Селенгинского мелководья. Сначала придержи-

завись течения к противоположному берегу, а затем следуя за его отклонением, он повернул к югу. На чистой байкальской воде, поверх которой не наблюдалась слоя речной, отличающейся по более светлой окраске, омуля не было.

В годы, когда подъем омуля с глубин и приток вод из Селенги совпадают с юго-западным ветром («култуком»), возникающее течение отклоняется к северу. Вместе с ним и стаи омуля, особенно его молоди, мигрируют к северу, вдоль восточного берега Среднего Байкала и в высококормное Малое море. Есть основание полагать, что молодь омуля, откочевавшая к северу от Селенги, находит в Среднем Байкале лучшие условия роста и развития, чем в Южном. Если подобный тип миграций повторяется несколько лет подряд, то в Среднем Байкале накапливаются резервы омуля, которые затем в продолжение нескольких лет обеспечивают высокие уловы. В таких случаях высокие уловы наблюдаются не только в Малом море и на Селенгинском мелководье, но и на тонях Дубининского и Горячинского рыбозаводов. При этом в уловах бывает много молоди, наличие которой указывает на благоприятное состояние запасов.

Противоположная картина наблюдается после миграции молоди омуля в южном направлении. С юга омуль возвращается менее упитанным и с пониженной плодовитостью. Результаты того и другого вариантов летних миграций омуля к Селенге показаны в табл. 4

Таблица 4

Уловы омуля в южной и северной частях
Селенгинского мелководья

Год	Улов, ц	Добыто, %	
		Кабанский рыбозавод (южная часть Селенгинского мелководья)	Горячинский и Дубининский рыбозаводы (северная часть Селенгинского мелководья)
1954	27175	46,4	53,6
1955	20980	58,6	41,4
1956	12536	57,6	42,4
1957	14047	60,7	39,4

В 1954 г., когда улов омуля был большой, а его плодовитость высокая (табл. 2), больше омуля было добыто в северной части мелководья на угодьях Дубининского рыбозавода.

Промысловые скопления омуля были обнаружены разведкой дальше к югу, вдоль юго-восточного берега в районе Ключевки, Бабушкина и Мантурихи. Переместившиеся туда бригады рыбаков из Харауза и Посольска брали возле Бабушкина по 5—6 и до 9 ц на сетеподку. Дальнейшими поисками большие скопления омуля, находившегося в III стадии зрелости, были обнаружены 20 августа вдоль южного берега Байкала, в губе Мамай от разъезда Салзан и до Танхой.

Местный омуль, проведший все лето на Селенгинском мелководье, зашел на нерест в Селенгу 22—23 августа. Его скопления были так малочисленны, что даже преднерестовые косяки замечались с трудом. Предполагалось, что омуль, обнаруженный в губе Мамай, достигнет Селенги к 30 августа. Его появление у Селенги и заход в реку были отмечены Л. В. Хохловой (1957) вечером 29 августа 1956 г. Пониженная плодовитость (табл. 3) относится именно к этому омулю.

Сопоставляя падение плодовитости с уменьшением численности нерестового стада, находим, что фонд икры, отложенной в Селенге осенью 1956 г., был во много раз меньше, чем в другие годы. Это подтвердилось отловом личинок омуля весной 1957 г. Причину меньшей плодовитости омуля и слабого развития гонад у производителей, следует, по-видимому, искать в том, что этот омуль провел лето, а возможно, и ряд лет в отдаленных, более холодных и недостаточно обеспеченных кормом водах Южного Байкала, а не на Селенгинском мелководье или в богатом кормами Малом море. Видимо, попав в Южный Байкал, омуль остается там до наступления половой зрелости. Его возвращению оттуда препятствует отсутствие попутных теплых течений, придерживаясь которых, он мог бы возвратиться на высококормные места.

На численность нерестового стада в 1956 г. весьма отрицательно повлияло то, что возрастная группа семилеток (6+), которая должна составлять его основное количество, была крайне небольшой. Эта генерация 1950 г., как указывал А. А. Кактынь, была крайне сокращена в результате массового отмирания икры в Селенге.

У группы шестилеток (5+) не только понизилась индивидуальная абсолютная плодовитость. Половой зрелости эта группа достигла в весьма ограниченном количестве, особенно по сравнению с 1954 г. (табл. 5).

Таблица 5

Возрастной состав нерестовых косяков омуля, %

Год	Возраст						Число рыб
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
1954	1,7	25,2	62,6	8,8	1,3	0,4	1017
1955	—	18,7	42,5	29,7	9,1	—	609
1956	—	7,6	58,5	30,0	4,6	0,9	320

Самый молодой возрастной состав нерестового стада был в 1954 г. Как видно из предыдущего изложения, 1954 г. был наиболее благополучным во всех отношениях: по размерам добычи, по абсолютной и относительной величине нерестового стада, а также по плодовитости. На Селенгинское мелководье этот омуль приходил (см. табл. 4) не с Южного Байкала, а со среднего, с Малого моря, являющегося самой теплой частью Байкала. В нерестовом стаде были даже пятилетки (4+), которые в другие годы вовсе не встречаются. Отсюда следует, что при благоприятной температуре и кормности половое созревание у омуля наступает раньше и у большего числа особей. В конечном счете это ведет к увеличению воспроизводящего стада и фонда икры.

Более раннее созревание омуля северобайкальской расы, размножающегося в северных реках Байкала — Верхней Ангаре и Кичере, зависит от того, что молодь этого вида мигрирует к югу (Краснощеклов, 1955) и до наступления половой зрелости обитает главным образом в Малом море. Условия последнего, его мелководность, хорошая прогреваемость и высокая кормность способствуют более раннему половому созреванию омуля. Лишь достигнув половой зрелости, северобайкальский омуль мигрирует на нерест в «родные» реки.

Принято считать, что численность омуля в Байкале зависит от урожайности его молоди как на естественных нерестилищах в реках, так и на Большереченском рыбноводном заводе. Производительность естественных нерестилищ резко колеблется, если даже количество заходящего

омуля и отложенной им икры в разные годы бывает одинаковым. Колебания численности молоди зависят от ряда причин, действующих на выживаемость икры. Одни из этих причин (колебания уровня реки, продолжительность шуги осенью, влияние вредителей и хищников) в значительной мере выяснены, другие же, например, вызвавшие массовую гибель икры в 1950 г., подлежат выяснению.

Нам удалось установить, что и в Байкале, куда скатываются личинки и где омуль проводит большую часть жизни, вплоть до достижения половой зрелости, действуют факторы, обуславливающие изменение его численности. Первый из них — неравноценность разных участков Байкала для нагула омуля. Лучшим для нагула омуля оказывается Средний Байкал. В его состав входят отчлененные системы Чивыркуйского и Баргузинского заливов и Малое море. Будучи мелководными, эти отчлененные системы лучше прогреваются солнцем, поэтому здесь образуется много планктона, которым омуль питается. Попавший в Средний Байкал омуль хорошо нагуливается. Темпы линейного и весового прироста у него выше, половая зрелость наступает быстрее, плодовитость увеличивается. Омуль, попавший в Южный Байкал, особенно южнее истока р. Ангары, оказывается в менее благоприятных условиях. Оттуда он возвращается на нерест слабо упитанным, половой зрелости достигает на год и более позднее, плодовитость его значительно сокращается. По-видимому, это зависит от того, что, несмотря на крайнее южное положение, Южный Байкал менее продуктивен в биологическом отношении, чем Средний. Южный Байкал охлаждается сильными ветрами и в особенности впадающими в него холодными горными реками. Омуль попадает в Средний или Южный Байкал из Селенгинского мелководья в зависимости от направления ветров и течений, возникающих под влиянием стока р. Селенги и воздействием гидрометеорологических условий данного сезона. Часто течения временно отклоняются в ту или иную сторону, их действие на миграции усиливается, если это совпадает с подъемом омуля из глубин и его подходами к берегу. Омуль остается в местах новых расселений и возвращается к Селенге лишь с наступлением половой зрелости.

Нагульные миграции омуля, связанные с течениями, носят полупассивный и ненаправленный характер. С достижением половой зрелости миграции омуля превращаются из нагульных в нерестовые, становятся активными и направленными. Омуль уходит с мест нагула в поисках «родных» рек.

ЛИТЕРАТУРА

- Верещагин Г. Ю. 1947. Байкал.
Дригва П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб. — Изв. Всес. н. и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. XXVIII.
Краснощекоев С. И. 1955. Миграции молоди омуля в Байкале — Рыбн. хоз., № 2.
Крыхтин М. Л. 1958. О биологически однородных группах у дальневосточных лососей. — Вопр. ихтиол., вып. 10.
Мишарин К. И. 1953. Естественное размножение и искусственное разведение песчаного омуля в Байкале. — Изв. Биол.-географич. ин-та при Иркутском гос. ун-те, т. XIV, вып. 1—4.
Селезнев В. Н. 1942. Байкальский омуль, его естественное размножение и переносным искусственным разведением. — Изв. Биол.-географич. ин-та при Иркутск. Гос. ун-те, т. IX, вып. 1—2.
Ходлова Л. В. 1957. О биологической разнородности селенгинского стада омуля. — Докл. VII научн. конф. при Томск. ун-те.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАПАСОВ РЫБ В ЗОНЕ СТАЛИНГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

А. Н. Яковлева

(Саратовское отделение Государственного научно-исследовательского озерного
и речного рыбного хозяйства — ГосНИОРХ)

По прогнозу рыбохозяйственного освоения Сталинградского водохранилища, видовой состав уловов здесь должен быть таким, тыс. ц: лещ — 52; сазан — 34,7; судак — 13,9; щука — 10,4; осетровые — 5,2; синец и чехонь — 34,7; малоценные рыбы — 22,6. Таким образом, основными промысловыми рыбами должны стать лещ, сазан и судак, на долю которых планируется 58% общегодового улова, или 100,6 тыс. ц.

Обязательным условием эффективной рыбохозяйственной эксплуатации водохранилища является создание устойчивых запасов промысловых рыб, главным образом ценных пород. Для управления формированием запасов рыб в водохранилище необходимо знать исходный состав стада промысловых рыб, условия воспроизводства, численные соотношения ценных и малоценных видов, а также причины обуславливающие численность того или иного вида.

Саратовское отделение ГосНИОРХ несколько лет изучало состояние запасов промысловых рыб Волги в зоне Сталинградского водохранилища. Была сделана попытка определить соотношение численности отдельных видов рыб по уловам. При этом допускалось, что при интенсивном промысле на Волге соотношение отдельных видов рыб в уловах отражает соотношение их в реке и придаточной системе. Сложность такого определения заключалась в разнообразии видового состава уловов из разнотипных водоемов.

В русле реки и протоках, постоянно связанных с рекой, основное место в уловах занимают лещ и язь, в затоках — щука, густера и иногда синец; в пойменных озерах — окунь, плотва и карась. Вследствие этого уловы по отдельным типам водоемов не дают правильного отражения состава стада и соотношения видов волжских промысловых рыб. Наиболее верное представление о качественном и количественном составе стада промысловых рыб можно получить путем анализа уловов нерестовых популяций. Большинство волжских рыб нерестует весной в пойме Волги и ее протоках. Весной на подходах к нерестилищам (в протоках и воложках) и на нерестилищах встречаются почти все волжские рыбы (за исключением стерляди и налим) и притом в плотных концентрациях. Учитывая, однако, неодновременность нереста и то, что нерестовый период продолжается с ранней весны до первого летнего месяца мы

проводили анализы уловов с начала нерестовой миграции ранненерестующих рыб и до окончания ее у наиболее поздно нерестующих рыб.

По материалам анализов весенних уловов и данным рыбопромысловой статистики, весовое соотношение разных видов рыб (как половозрелой, так и неполовозрелой части стада) в промысловых уловах таково, %

лещ	32,0
язь	17,1
судак	12,0
щука	9,4
синец	7,1
густера	5,8
жерех	4,5
плотва	4,3
сазан	1,7
окунь	1,5
прочие	4,6

Итого 100,0

При учете численности промысловых рыб необходимо выделить половозрелую часть стада. Из общего количества выловленной рыбы особи, достигшие зрелости, составляют (по весу): у леща — 35,2, судака — 86,9, у щуки — 95,7%. Синец, густера, плотва и окунь вылавливаются только половозрелыми.

Пользуясь показателями средней величины общего годового улова и среднего веса каждого вида рыб, можно подсчитать соотношение разных видов рыб в уловах по количеству экземпляров; оно будет примерно следующим, тыс. шт:

синец	1240	щука	209
густера	1240	окунь	200
плотва	878	судак	140
язь	680	сазан	18
лещ	438		

Кроме учета численности рыб в промысловых уловах, нами применен еще другой метод расчета. Использованы статистические сведения об уловах рыбы на участке Волги в пределах Сталинградского водохранилища, видовые анализы группы мелких частиковых рыб (раздельно промысловой статистикой не учитываемых) и общие биологические анализы ряда видов рыб.

В состав мелких частиковых рыб входит 17 видов (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав уловов мелких частиковых рыб

Вид	Процент в улове		Вид	Процент в улове	
	по весу	по количеству		по весу	по количеству
Лещ	48,6	44,0	Язь	1,0	2,1
Синец	20,5	17,7	Сом	1,0	0,1
Плотва	8,9	11,9	Судак	0,9	1,1
Густера	8,5	9,6	Щука	0,9	1,6
Окунь	6,7	7,7	Жерех	0,7	2,5
Красноперка	1,5	1,3	Прочие	0,8	0,4

Особенно велик процент мелкого леща. На его долю приходится 48,6% по весу и 44% по количеству экземпляров.

Зная среднюю величину годового улова мелких частиковых рыб, их видовой состав и средние размеры каждого вида, а также величину и видовой состав годового улова крупных частиковых рыб и их средний вес, можно рассчитать величину улова каждого вида в количестве экземпляров. Она будет равна, тыс. шт: синца — 1862, плотвы — 946, густеры — 943, леща — 511, окуня — 463, щуки — 253, язя — 205, судака — 60 и сазана — 40. Таким образом, по количеству экземпляров наиболее многочисленными в уловах также оказываются синец, густера и плотва. Численность производителей этих рыб значительно выше численности производителей леща и особенно судака и сазана.

Результаты расчетов численности рыб в уловах, проведенных как методом систематического анализа нерестовых популяций, так и методом анализа состава группы мелких частиковых рыб, довольно близки. В обоих случаях выявляется относительно высокая численность производителей трех видов рыб — синца, густеры, плотвы и низкая численность производителей леща, судака и сазана, т. е. в волжских уловах значительно преобладают производители малоценных рыб.

Одним из ведущих факторов, обуславливающих численность некоторых волжских рыб, является промысел. О влиянии промысла на запасы рыб высказываются разные точки зрения, но они касаются главным образом морских или полупроходных рыб. В отношении туводных рыб мнения исследователей сходятся на том, что промысел может существенно воздействовать на их запасы (Бервальд, 1956; Балагурова, 1956; Тюрин, 1957). Т. Ф. Дементьева (1953), выделяя в качестве основных факторов, влияющих на численность рыб, условия размножения и нагула взрослых особей и молоди, допускает, однако, что карповые рыбы, обитающие в малых водоемах (реках, озерах и прудах), испытывают на себе воздействие промысла, так как величина их основного запаса невелика, и рыбы сравнительно легко поддаются вылову.

Состояние запасов волжских рыб является яркой иллюстрацией воздействия промысла на структуру промысловых стад и численность отдельных видов. Наиболее отчетливо это проявляется при анализе состояния запасов одного из многочисленных волжских видов рыб — леща. Промысел леща, как и других видов, ведется круглый год. Весной леща ловят главным образом ставными крупноячейными сетями (размер ячеи от 45 до 65 мм), летом и осенью — преимущественно неводами в реке и придаточных водоемах. В небольшом количестве применяют плавные крупноячейные сети. Ставные и плавные сети отлавливают половозрелого леща в возрасте пяти лет и старше, невода же отлавливают преимущественно мелкого неполовозрелого леща в возрасте от двух до четырех лет.

Годовой улов леща распределяется следующим образом: на долю сетного лова приходится 32 по весу и 3,7% по количеству экземпляров, на долю неводного лова — 68 по весу и 96,3% по количеству экземпляров. Возрастной состав леща из сетных и неводных уловов суммарно представлен следующими возрастными группами, в % по числу особей:

2-годовики	23,7	6-годовики	1,5
3- "	68,0	7- "	0,4
4- "	4,9	Старшие возрастные	
5- "	1,4	группы	0,1

Первые две возрастные группы составляют в уловах 91,7%, т. е. в основном вылавливается двух- и трехгодовалый лещ. Вследствие мас-

евого отлова мелкого леща ежегодное пополнение промышленного стада является минимальным. Промысловый возврат леща (подсчитан по поколениям 1946 и 1947 гг., полностью изъятых промыслом) равен 0,00211%. При условии сохранения мелкого леща от вылова промысловый возврат леща мог бы повыситься до 0,27—0,29%.

Следовательно, численность промышленного стада леща Нижней Волги зависит главным образом, от интенсивности вылова младших возрастных групп.

Анализ влияния промысла на численность производителей леща позволяет сделать еще и такой вывод, что, несмотря на интенсивный отлов производителей, их остается достаточное количество для поддержания высокой численности пополнения.

Совершенно очевидно, что промысел леща на Волге должен быть изменен. Неводной лов, дающий высокий процент мелкого леща, необходимо резко сократить и оставить его только в тех водоемах, где леща нет. Основной упор должен быть сделан на сетной лов. При сокращении лова мелкого леща, уловы крупного леща через два-три года заметно увеличатся, и промысел будет более рентабельным и биологически целесообразным.

Это положение можно распространить и на водохранилища, в которых лещ составляет основу промысла.

Влиянию промысла подвержены и другие волжские рыбы, в частности синец и густера. Однако в отличие от леща, синец и густера вылавливаются только половозрелые. Оба эти вида впервые нерестуют в возрасте до четырех лет, с этого возраста они и вступают в промысел. Возрастной состав их уловов представлен в табл. 2.

Таблица 2

Возрастной состав уловов густеры и синца,
% по числу особей

Вид рыбы и орудие лова	Возрастная группа							
	3	4	5	6	7	8	9	10
Густера:								
сети	5,0	47,5	20,3	19,5	6,2	1,5	—	—
невода	—	22,6	43,7	25,0	6,3	1,2	—	1,2
Синец:								
сети	10,0	53,0	34,0	2,0	0,6	0,4	—	—
невода	4,3	32,3	54,8	8,6	—	—	—	—

Основную массу улова составляют особи в возрасте четырех, пяти и шести лет.

Отличительная особенность промысла густеры и синца заключается еще и в том, что их добывают преимущественно летом и осенью. Весной, в период хода на нерест, лов их ограничен, так как основной упор в этот период делается на вылов крупной частиковой рыбы, идущей к местам икрометания.

Отсутствие интенсивного отлова производителей в период нерестового хода и нереста, вылов летом и осенью преимущественно взрослых, достигших зрелости рыб способствуют успешному воспроизводству и поддержанию высокой численности производителей густеры и синца. Организация промысла этих видов рациональна в смысле поддержания численности производителей на высоком уровне.

На примере леща, густеры и синца Волги можно видеть, что промысел на внутренних водоемах является основным фактором, регулирующим

численность и структуру стада. Что касается условий размножения и нагула, то эти факторы одинаковы для этих видов рыб. Следовательно, не они определяют различия в численности производителей и структуре стада.

Исходя из изложенного, можно сделать следующие основные выводы о характере влияния промысла на численность производителей нерестующих рыб Волги.

1. Численность производителей снижается при интенсивном отлове резервной части стада и производителей в преднерестовый период.

2. Интенсивный вылов производителей в период нагула не снижает численности промысловой части стада до такого предела, при котором не обеспечивалось бы достаточное пополнение.

Для поддержания запасов производителей ценных промысловых рыб на высоком уровне необходимо: 1) ограничить лов в период нерестовой миграции и 2) не допускать вылова резервной части стада. В отношении леща Волги это означает сокращение летнего и осеннего неводного лова до минимума, так как в неводных уловах мелкий лещ составляет от 40 до 80%. Промысел малоценных видов рыб должен вестись в противоположном направлении, т. е. усиленно отлавливать производителей в период нерестовой миграции и резервную часть стада в период нагула. Первое может быть осуществлено путем использования весной ставных сетей с ячеей от 26 до 36 мм и вентерей. Эти орудия лова отлавливают преимущественно густеру, синца, плотву и окуня. Молодь и взрослые особи этих видов рыб летом остаются в отшнурованных пойменных водоемах. Усиленный облов этих водоемов приведет к сокращению резервной части стада и отчасти производителей малоценных рыб.

Следовательно, в период формирования ихтиофауны Сталинградского водохранилища промысел должен быть организован следующим образом.

1. Весной основными орудиями лова должны быть ставные сети с ячеей от 26 до 36 мм и вентери. Количество крупноячейных сетей нужно сократить и применять их только ранней весной для отлова щуки.

2. Летом и осенью возможен лов ставными мелкоячейными сетями и неводами в мелководной части водохранилища, а также в водоемах придаточной системы, где обнаруживается концентрация малоценных, сорных и хищных рыб.

При такой организации промысла соотношение видов ихтиофауны изменится в сторону преобладания производителей леща.

Для получения высокой рыбной продукции в Сталинградском водохранилище необходимо также значительно увеличить запасы двух других ценных видов рыб — судака и сазана, производителей которых в исходном стаде промысловых рыб очень мало. Малочисленность производителей этих видов связана с неблагоприятными условиями нагула молоди. Поэтому основными мероприятиями по повышению численности судака и сазана являются выпуск в водохранилище производителей и подращенной молоди. В последнее время подращивается и выпускается в зону затопления 3—4 млн. молоди сазана ежегодно. После ввода в действие Николаевского нерестово-выростного хозяйства будет выпускаться ежегодно свыше 10 млн. молоди ценных промысловых рыб. Численность производителей сазана и судака в водохранилище увеличится в результате улучшения условий воспроизводства, в частности условий нагула молоди.

ЛИТЕРАТУРА

- Балагурова М. В. 1956. Состояние запасов леща в Микельском озере и Крошн-озере и их воспроизводство.— Труды Карельского фил. АН СССР, вып. 11.
- Бервальд Э. А. 1956. Воздействие промысла на продуктивность стада леща Аральского моря.— Вопр. иктнол., вып. 7.
- Деметьева Т. Ф. 1953. Колебания численности рыб и методы прогнозов.— Труды Всес. конфер. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Тюрин П. В. 1957. Биологические основы реконструкции рыбных запасов в северо-западных озерах СССР.— Изв. Всес. н.-н ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. X.
-

**ВЛИЯНИЕ ОТБИРАЮЩЕГО ДЕЙСТВИЯ
ОБЪЯЧЕНВАЮЩИХ ОРУДИЙ ЛОВА
НА КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ
ОБЛАВЛИВАЕМОЙ ПОПУЛЯЦИИ РЫБЫ**

Т. Н. Белякина

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

В настоящее время значительное число видов промысловых рыб добывается объяченвающими орудиями лова, причем в ряде случаев промысел изымает до 50% половозрелого стада. В связи с этим необходимым становится изучение влияния орудий лова на облавливаемую популяцию, в частности на качественный состав изымаемых и остающихся особей.

Вылов может изменять качественный состав популяции: 1) через изменение обеспеченности пищей оставшихся особей, вследствие чего они могут приобретать такие качества, как ускоренный рост, скороспелость и т. д.; 2) непосредственно, в результате селективного действия орудий рыболовства, изымающих особей определенного качества. Однако последняя сторона вопроса изучена еще недостаточно.

Известно (Баранов, 1933), что при лове объяченвающими орудиями лова имеется прямая связь между размерами залавливаемых сетью рыб и размерами ячеи сетного полотна. Рыбы попадают в жаберную сеть, объяченваясь передней частью тела, кроме случаев, когда они зацепляются за сетное полотно челюстными костями, зубами, колючками и т. д. (такие случаи, как правило, редки). Следовательно, рыба залавливается сетью в пределах соответствия обхвата тела периметру ячеи, причем минимальной границей избирательности сети является величина наименьшего обхвата передней части тела (за жаберными крышками), а максимальной — величина наибольшего обхвата передней части тела. Обхват передней части тела не является величиной постоянной; он меняется в течение жизненного цикла рыбы (с изменением высоты и толщины тела, упитанности, объема и зрелости гонад, степени наполненности кишечника пищей, объема плавательного пузыря и т. д.). Ряд авторов (Faggan, 1936; Соловьев, 1957; Трещев, 1957; Пятерикин, 1958) использовал метод измерения обхватов передней части тела рыб для определения оптимальных размеров ячеи при лове сельди. Эти исследователи указывают на прямую связь обхвата передней части тела сельди с ее упитанностью.

Поскольку коэффициент упитанности по Фультону определяется общим весом рыбы, включающим вес гонад и вес кишечника с содержащимся в нем и является, по своей сущности, экстерьерным числом, характери-

зующим форму тела рыбы в данный момент ее жизненного цикла (Морозов и Дубровская, 1951; Носков, 1956), мы приходим к выводу, что этот показатель наиболее целесообразно использовать для сравнительной характеристики особей, пойманных объектами орудиями лова.

Для выяснения отбирающего действия объективных орудий лова сравнивались коэффициенты упитанности (по Фультону) одноразмерных особей отдельных популяций разных видов рыб, добытых примерно в одном и том же месте объективными (одностенными капроновыми ставными или дрифтерными сетями) и отцеживающими (мелкоячейным

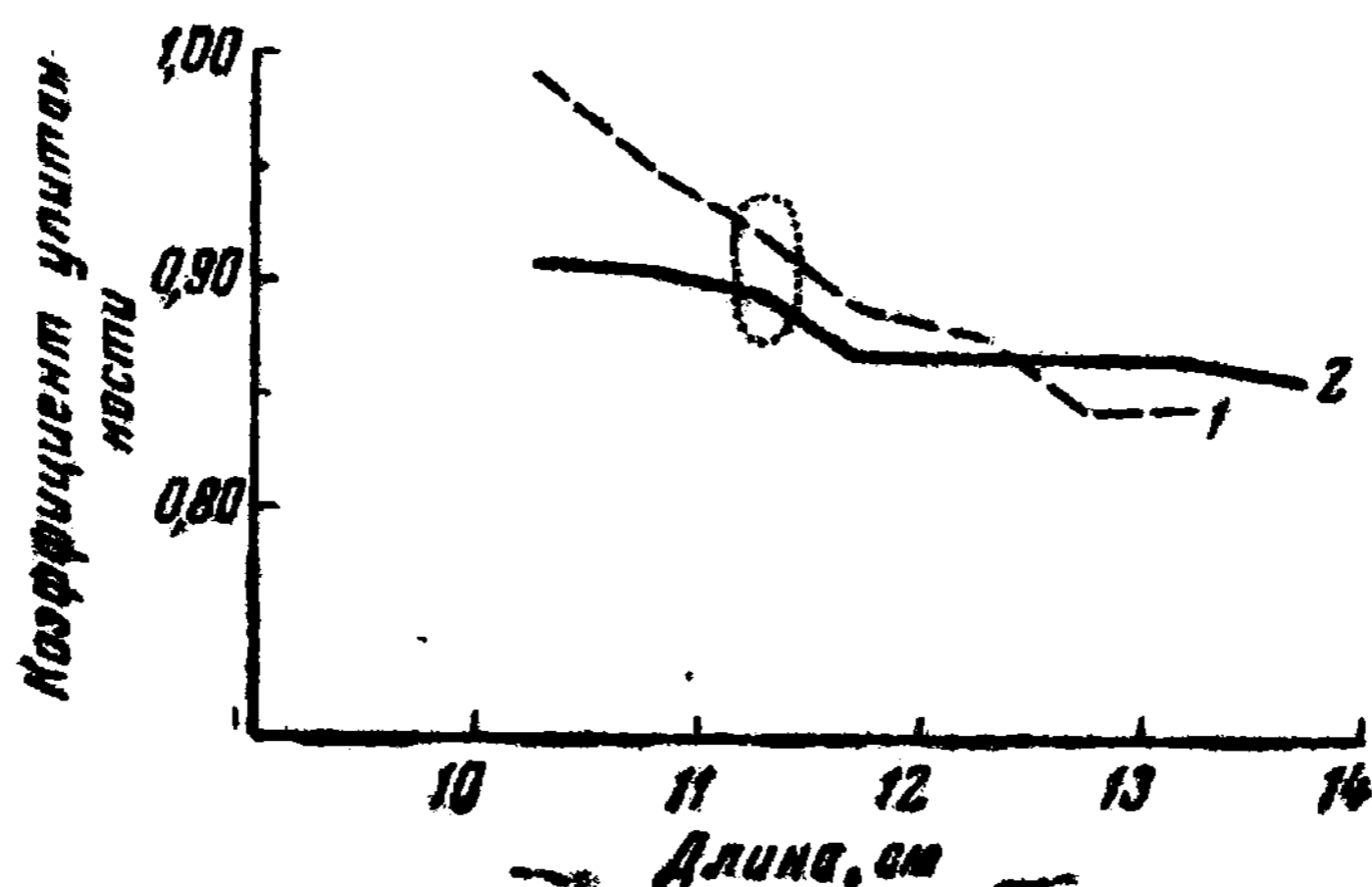


Рис. 1. Коэффициент упитанности балтийской салаки *Clupea harengus membras* (L.) из уловов ставными сетями (1) и тралом (2)

Пунктирным кружком на этом и следующих рисунках обозначен средний коэффициент упитанности рыб модальной размерной группы

тралом или волокушей) орудиями лова. В данном случае принимается, что ячей мотни трала или волокуши не оказывает отбирающего действия на особей данного размера в зависимости от их экстерьера, т. е. траловые и неводные уловы отражают качественный состав особей данной размерной группы в популяции (Никольский и Белянина, 1959)

Переходим к рассмотрению полученных данных.

Сравнивая коэффициенты упитанности балтийской салаки, добытой мелкоячейным тралом и жаберными сетями с ячейей 10 мм, мы наблюдаем следующую закономерность (рис. 1): коэффициент упитанности рыб, доля которых в сетном улове характеризуется левой частью кривой размерного ряда (более мелкие особи, 10—12 см), значительно выше, чем у одноразмерных особей из траловых уловов. С увеличением длины рыб эта разница уменьшается и, наконец, у рыб длиной 12,0—12,5 см она практически сводится к нулю. При дальнейшем увеличении длины салаки коэффициенты упитанности рыб из сетных уловов становятся ниже, чем у рыб из траловых уловов. Коэффициент вариации упитанности рыб в траловых уловах, как правило, выше, чем в сетных, особенно у мелких рыб (размерами 10—10,5 см). Модальную группу в обоих орудиях лова составляли рыбы длиной 11—11,5 см. Половой состав одноразмерных рыб и в сетных, и в траловых уловах был близок к 1:1. Салака была на II стадии зрелости и, видимо, селективное действие сетей по отношению к особям разного пола не сказывалось.

К сожалению, у нас не было сравнительного материала по норвежской сельди из отцеживающих орудий лова, но на основании данных о рыбах из дрефтерных сетей с разными размерами ячеи (рис. 2) можно сделать

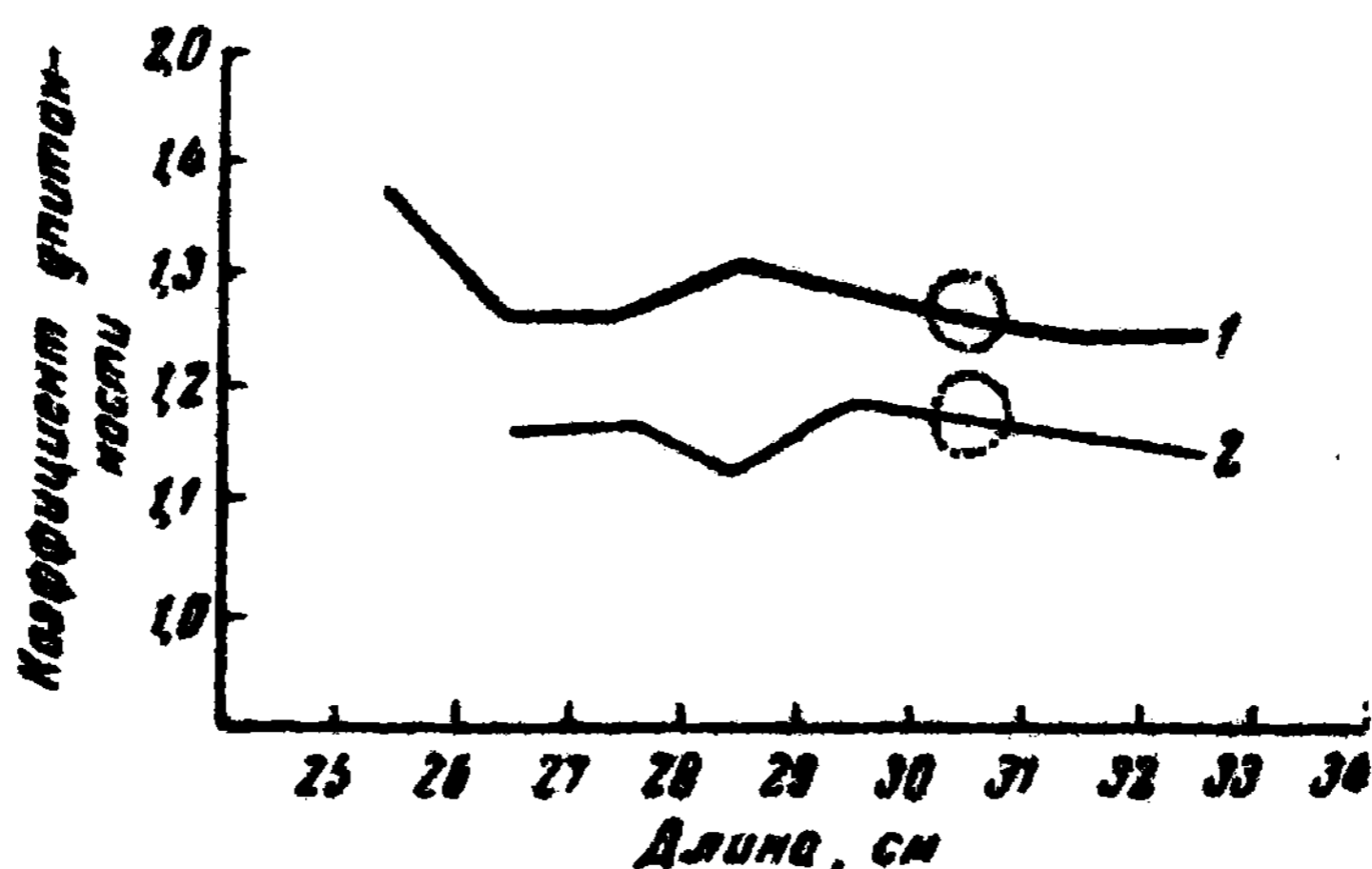


Рис. 2. Коэффициент упитанности атлантической сельди *Clupea harengus* L. из уловов дрефтерными сетями
1 — уловы сети с ячейкой 32 мм; 2 — уловы сети с ячейкой 24 мм

вывод, что значение коэффициента упитанности с увеличением размеров сельди, пойманной сетями с ячейкой 32 мм в общем уменьшается, а у сельди, пойманной сетями с ячейкой 24 мм, остается относительно стабильным.

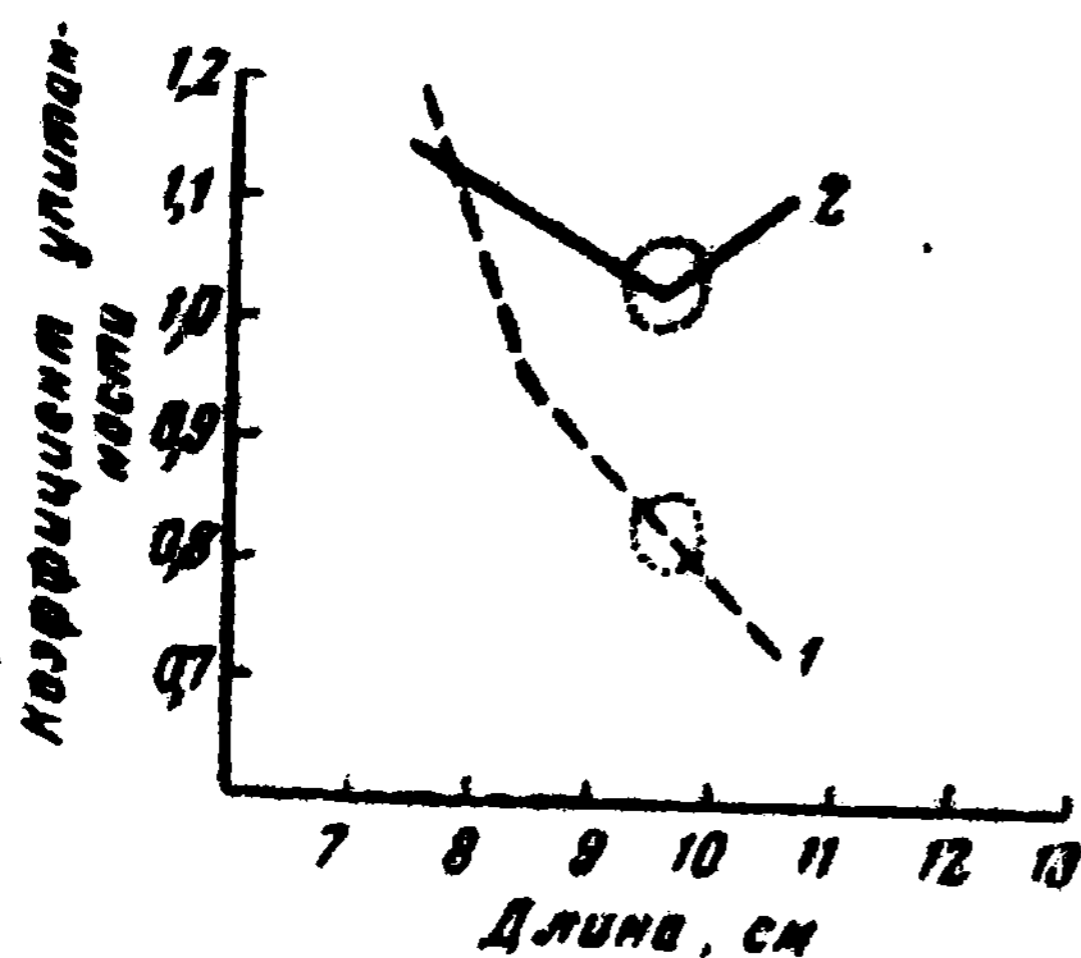


Рис. 3. Коэффициент упитанности востробрюшки *Hemiculter leucisculus* (Bas.) из оз. Далай-Нор из уловов ставными сетями (1) и неводом (2)

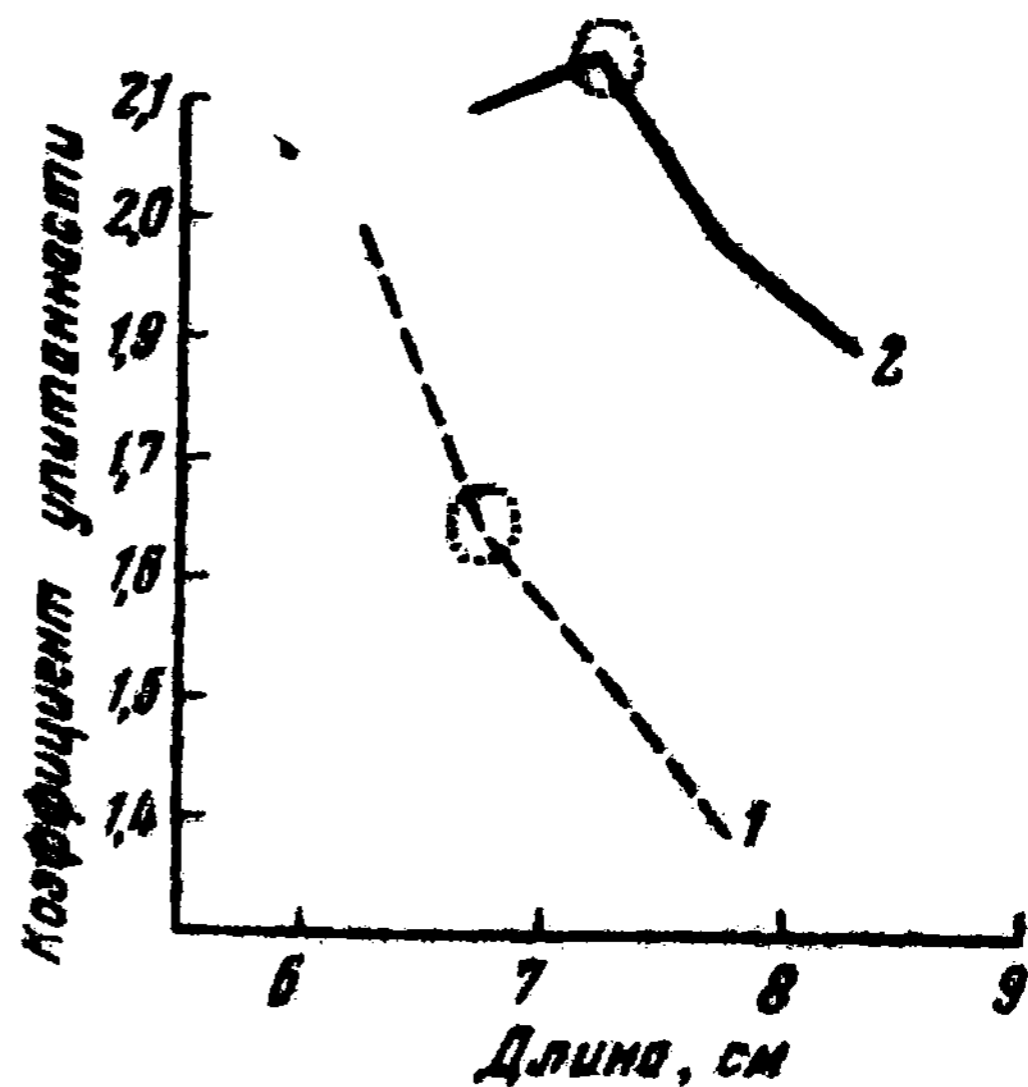


Рис. 4. Коэффициент упитанности ерша *Aerogina serpius* (L.) из Учурского водохранилища из уловов ставными сетями (1) и неводом (2).

Коэффициенты упитанности одноразмерных сельдей в сетях с ячейкой 32 мм значительно выше, чем в сетях с ячейкой 24 мм. Такое сильное расхождение не может быть объяснено только увеличением упитанности сельди в результате нагула (24-миллиметровые сети употреблялись в июле, а 32-миллиметровые в августе и сентябре), так как разница в коэффициентах упитанности при этом гораздо менее значительна (Соловьев, 1957),

чем в нашем случае. Более высокий коэффициент упитанности одноразмерных особей в сетях с более крупной ячеей в значительной степени может быть обусловлен тем, что в такие сети попадали особи с более высоким экстерьером, чем у особей из сетей с меньшим размером ячеи. Модальную размерную группу в обоих орудиях лова составляют рыбы длиной 29,5—31 см.

При рассмотрении данных о востробрюшке *Hemiculter leuciscus* (рис. 3), добытой в оз. Далай-Нор килечными сетями с ячеей 10 мм и волокушей, можно заметить, что коэффициент упитанности самых мелких рыб (7,0—7,5 см длиной) из сетных уловов несколько выше, чем у одноразмерных особей из неводных уловов. С увеличением размера рыб коэффициент упитанности особей в сетных уловах становится значительно меньше, чем в неводных уловах; эта разница усиливается с увеличением размеров тела рыб. Модальную группу в обоих орудиях лова составляют особи длиной 9—10 см.

Коэффициент упитанности ерша из Учинского водохранилища (рис. 4) у рыб длиной 6—8 см, пойманных в килечную сеть с ячеей 10 мм, значительно ниже, чем у одноразмерных особей из неводных уловов. Модальная размерная группа в неводных уловах состоит из рыб длиной 7,0—7,5 см, в сетных — 6,5—7,0 см. Сеть в данном случае отбирает меньших рыб, чем невод, и менее упитанных. Видимо, сеть «мала» для данной популяции ерша.

Обратная картина наблюдается при сравнении коэффициентов упитанности окуня Учинского водохранилища, пойманного неводом и ставной сетью с ячеей 18 мм. В неводных уловах модальную размерную группу составляют рыбы длиной 9—10 см. В сеть с ячеей 18 мм эта группа вообще не попадает. Коэффициент упитанности более крупных рыб (длиной 10—12 см) из сетных уловов значительно выше, чем из неводных, а именно:

Класс длины, см	10	—	11	—	12
Коэффициент упитанности рыб из сетных уловов		1,72		1,54	
То же — из неводных уловов		1,44		1,30	

Видимо, сеть с ячеей 18 мм, отбирая более крупных и упитанных рыб, оказывается «велика» для данной популяции окуня. Таким образом, в отношении степени соответствия ячеи жаберной сети вылову рыб данной популяции можно сделать следующие выводы:

1. Если размеры ячеи сети подобраны оптимально для вылова модальной размерной группы промысловой популяции, то коэффициент упитанности рыб модальной размерной группы, пойманных и в отцеживающие и в объяченвающие орудия лова, примерно одинаков. Однако у более мелких особей (левая часть кривой размерного ряда) из сетных уловов коэффициент упитанности выше, чем у одноразмерных рыб из неводных и траловых уловов, у более крупных (правая часть кривой размерного ряда) из сетных уловов он ниже, чем у рыб из неводных и траловых уловов.

2. Если размеры ячеи в сетях ниже оптимальных для вылова рыб модальной размерной группы промысловой популяции, то коэффициент упитанности рыб, составляющих модальную размерную группу, и более крупных из сетных уловов меньше, чем у рыб в неводных и траловых уловах (при этом мода размерного состава сетного улова может смещаться влево по отношению к моде тралового улова). Что касается более мелких рыб, то в зависимости от размеров ячеи, а следовательно, и размеров залавливаемой рыбы совпадение коэффициентов упитанности рыб

из сетных и неводных уловов в одних случаях достигается (пример с востробрюшкой), в других — нет (пример с ершом).

3. Если размеры ячеи в сетях выше оптимальных для вылова модальной размерной группы промысловой популяции, то сеть отбирает рыб модальной размерной группы и мельче с более высоким коэффициентом упитанности, чем у одноразмерных особей из траловых и неводных уловов (при этом мода размерного состава сетного улова может смещаться вправо по отношению к моде размерного состава тралового улова). Коэффициенты упитанности более крупных особей в сетных и траловых

(или неводных) уловах также могут в одних случаях совпадать (салака), в других — нет (окунь).

4. Таким образом, по взаимному расположению кривых средних коэффициентов упитанности рыб данной популяции из сетных и неводных или траловых уловов можно судить о степени соответствия ячеи сети для облова данной популяции.

Теоретически (рис. 5), если ячея подобрана с оптимальной эффективностью для вылова модальной размерной группы, точка совпадения

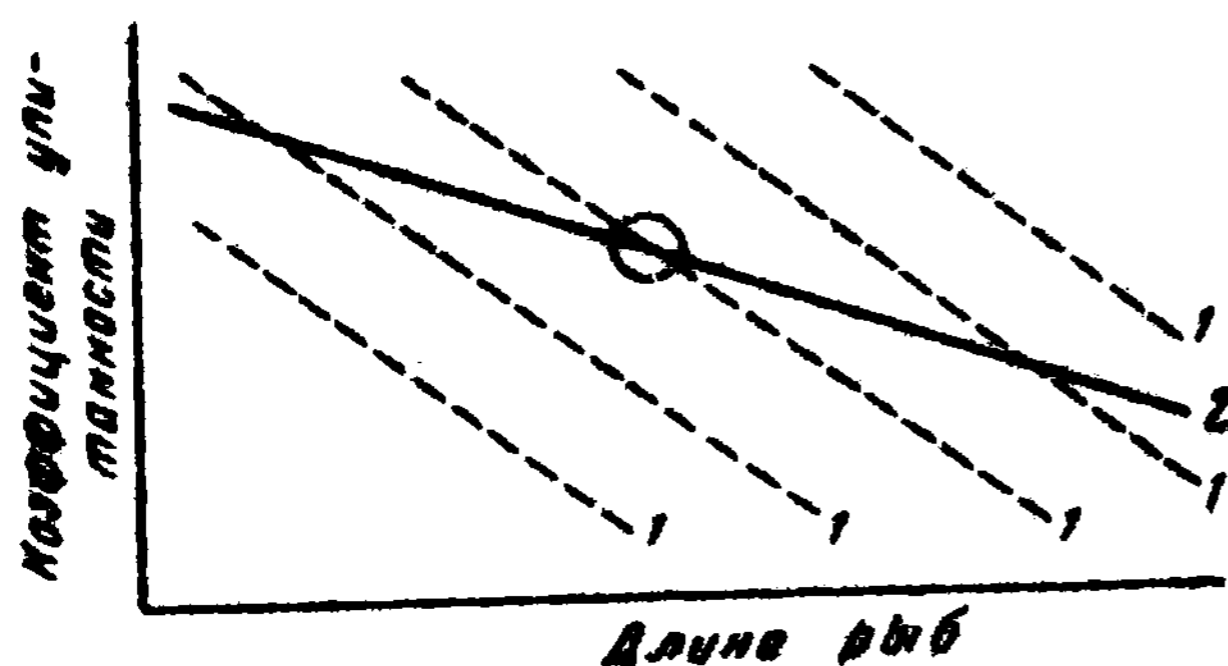


Рис. 5. Теоретические кривые для определения соответствия размеров ячеи сети для вылова данной популяции рыб по взаимному расположению кривых коэффициентов упитанности особей, добытых обмачивающими (1) и отцеживающими (2) орудиями лова

падения кривых коэффициентов упитанности расположена в пределах размеров (отложенных по оси абсцисс), соответствующих модальным. Мода определяется по неводным уловам, и в данном случае в обоих орудиях лова модальная размерная группа одна и та же. Чем дальше точка совпадения кривых сдвинута влево, тем сильнее занижена ячея сети для данной популяции. При слишком мелкой ячее кривая коэффициентов упитанности рыб из сетных уловов целиком занимает нижнее положение по отношению к кривой коэффициентов упитанности рыб из траловых или неводных уловов, а следовательно, средние коэффициенты упитанности рыб всех залавливаемых размеров в сетных уловах будут ниже, чем в траловых. При этом мода размерного состава сетного улова может также сдвинуться влево по отношению к моде тралового улова.

Сдвиг точки совпадения кривых вправо от модальной размерной группы (отложенной на оси абсцисс) означает завышение размеров ячеи для данной популяции. При слишком крупной ячее средние коэффициенты упитанности рыб всех залавливаемых сетью размеров оказываются больше, чем у одноразмерных особей из трала. При этом мода размерного состава сетного улова может также сдвинуться вправо по отношению к моде тралового или неводного улова. Обобщая имеющийся у нас материал, мы разбираем только случай, когда коэффициенты упитанности рыб в популяции уменьшаются с увеличением длины тела. Однако, нам кажется, что и в других случаях будет проявляться та же закономерность.

5. Не следует делать вывода, что размеры ячеи сети, подобранные с оптимальной эффективностью для вылова модальной размерной группы промысловой популяции (как это обычно бывает в промысле), являются

наилучшими с точки зрения их воздействия на популяцию. Как видно из приведенных графиков, в сеть попадают мелкие особи наиболее высокого экстерьера (возможно большей упитанности и жирности, с большим объемом гонад и большей плодовитостью, если это зрелые самки и т. д.) Биологическое значение показателя экстерьера (коэффициента упитанности по Фультону) в каждом случае должно рассматриваться особо. Можно предположить, что при таком повторяющемся из года в год отборе из популяции особей определенного качества (например более ценных рыб младших возрастных групп, рассматриваемых как резерв) качественный состав и воспроизводительная способность популяции в целом ухудшатся; особенно это касается таких относительных малоплодовитых рыб, как дальневосточные лососи. В этом направлении необходимы исследования генетического и физиологического характера.

При больших масштабах изъятия объячнвающими орудиями лова следует в каждом случае выяснять, как влияет данный ассортимент сетей на качественный состав облавливаемой популяции, чтобы вовремя устранить неблагоприятные последствия этого влияния.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов Ф. И. 1933. Техника промышленного рыболовства. М.
Морозов А. В. и Дубровская К. П. 1951. О коэффициенте упитанности рыб — Зоол. журн., т. 30, вып. 3.
Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959. Влияние отбирающего действия объячнвающих орудий лова на качественный состав облавливаемой популяции рыб. — Изв. АН СССР, вып. 6.
Носков А. С. 1956. Об определении упитанности рыб. — Тр. Балт. н.-н. ин-та рыбох. и океанограф. (БалтНИРО), вып. 2, Калининград.
Пятерикин Н. К. 1958. Упрощенный метод определения размеров ячеи дрефтерных сетей при лове сельди в Северной Атлантике. — Рыбн. хоз., № 4.
Соловьев В. С. 1957. Об отбирающей способности сетей. — Рыбн. хоз., № 5.
Трещев А. И. 1957. К вопросу об избирательности тралов и дрефтерных сетей.
Farran G. F. 1936. On the Mesh of Herring Drift-Nets in Relation to the Condition Factor of the fishes. — J. Conseil, vol. XI, n. 1.

СВЯЗЬ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ С КОЛЕБАНИЯМИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ ТРЕСКИ

А. Г. Кисляков

(Полярный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии — ПИНРО)

Во флуктуациях численности годовых классов рыб (треска и др.) решающее значение имеет величина пополнения, т. е. относительная численность поколений отдельных лет. Поэтому для правильного долгосрочного прогнозирования состояния запасов нужно заблаговременно определить величину этого пополнения. Однако практически это представляет большие трудности. С 1945 г. этот вопрос Полярным институтом решается следующим образом. Ежегодно в осенне-зимний период, когда молодь трески опускается в придонные слои, проводятся траления с мелкоячейной (10 мм) рубашкой трала и по количеству молоди поколения того или иного года составляется представление о величине его урожайности, а следовательно, и о возможностях пополнения промыслового стада в будущем. Вместе с тем изучаются причины этих колебаний численности поколений трески. Изучение нерестилищ промысловых рыб у Лофотен и ежегодных различий океанографических условий было начато Полярным институтом в 1934 г. и с перерывами продолжается до настоящего времени.

Знание факторов, определяющих численность годовых классов, и реальная возможность их учета позволяют определить относительную численность годовых классов и учитывать ее при составлении долгосрочных прогнозов на пять лет вперед.

Работы Йорта показали, что количество выметанной икры и количество производителей не определяют численности поколения разных лет. Позднее Виборг подтвердил это в отношении трески, указав на отсутствие соответствия между количеством икринок и личинок и сравнительной величиной соответствующих годовых классов трески в промысловых уловах.

Мы подошли к этому вопросу с позиций изучения изменения режима среды обитания данного объекта, в частности изменения гидрологического режима в период нереста трески и дрейфа личинок и мальков.

Гидрологический режим моря в целом и нерестилищ в частности определяется макропроцессами атмосферной циркуляции, которая обуславливает теплообмен моря с атмосферой, динамику течений и отдельных ветвей, вертикальную циркуляцию водных масс, а следовательно, и обогащение поверхностных слоев питательными солями, величину осадков как на зеркало моря, так и на материк, а следовательно, и пресный

сток в весенний период, различие в сроках наступления биологической весны и т. д. Но поскольку тип и интенсивность атмосферной циркуляции не остаются постоянными от года к году, это сказывается на перечисленных выше характеристиках, которые в свою очередь влияют на развитие соответствующего годового класса.

Воиникает вопрос, в какой степени изменение океанографических условий может повлиять на урожайность поколений трески. В качестве индикатора изменчивости гидрологических условий была принята температура водных масс на одном из разрезов в районе нереста трески. В дальнейшем эти значения температуры водных масс были сопоставлены с урожайностью соответствующих поколений трески, определенной на основании учета молодежи и возрастного состава промысловых уловов. Оказалось, что существует прямая зависимость (рис. 1) между величиной урожайности поколений трески и средней температурой водных масс на нерестилищах. Теснота этой связи выражается коэффициентом корреляции $K=0,91$, при ошибке $E=\pm 0,04$ ($n=7$). Установленная зависимость выражается следующим уравнением:

$$x = 1,28y - 5,0,$$

где: x —урожайность поколений трески в баллах;

y —средняя температура слоя 0—200 м на разрезе

№ 1 ст. 2—6 в середине апреля.

Таким образом, по температурному режиму на нерестилищах можно предвидеть урожайность данного поколения.

В табл. 1 приводятся средние годовые аномалии поверхностной температуры на станциях Анденес и Скумвэр и оценка урожайности поколений трески данного года.

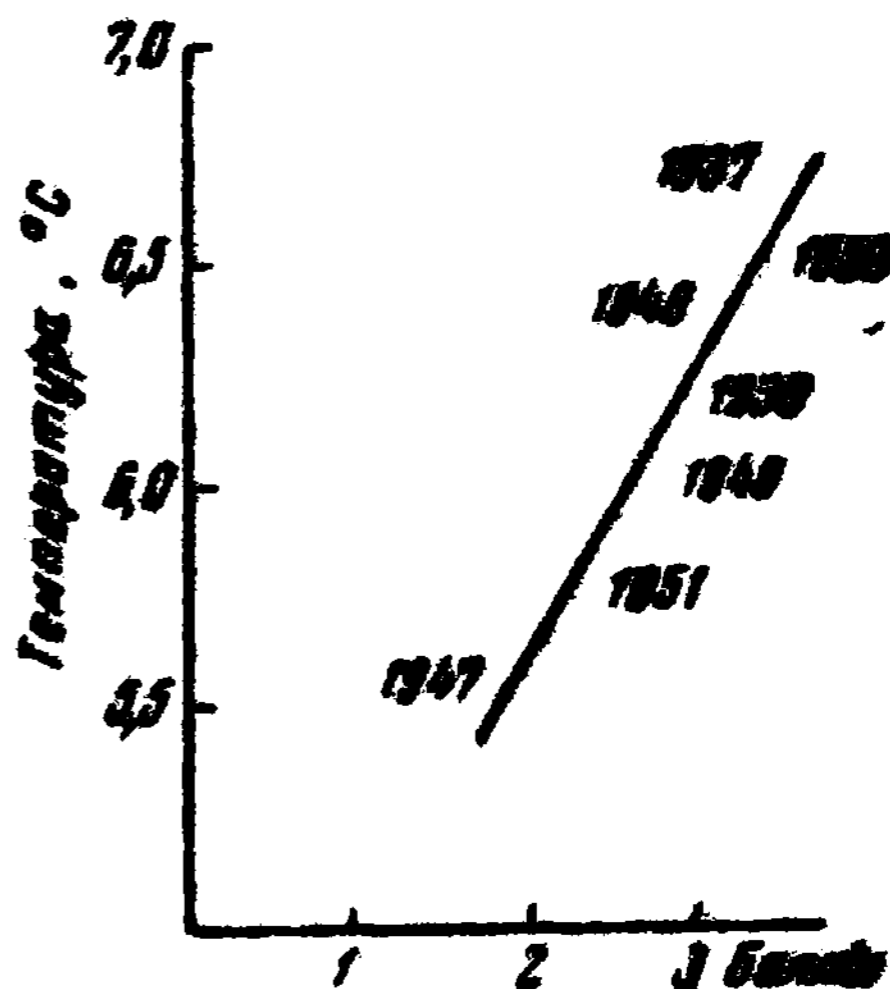


Рис. 1. График связи урожайности поколений трески и средней температуры водных масс на нерестилищах у западного побережья Норвегии

Таблица 1

Средние годовые аномалии поверхностной температуры

Годы	ст. Анденес, 69°19' с. ш. 16°01' в. д.	ст. Скумвэр, 67°25' с. ш. 11°53' в. д.	Оценка урожайности поколе- ния трески данного года
1948	0	0	Хорошее
1949	+0,2	+0,3	„
1950	+0,8	+0,9	Наиболее урожайное
1951	—0,1	+0,1	Среднее
1952	—0,4	—0,5	Бедное
1953	+0,2	+0,2	Среднее
1954	+0,2	+0,2	Среднее (хорошее)
1955	—0,7	—1,3	Бедное

Чем выше положительная аномалия, тем лучше урожайность данного года. и наоборот, чем ниже аномалия, тем менее урожайно поколение.

Установив такую зависимость, попытаемся разобраться в некоторых процессах, которые протекают различно в разные по тепловому запасу вод годы.

В теплые по температурному режиму годы соленость водных масс понижается вследствие большего речного стока со Скандинавского полу-

острова. Это приводит к более раннему началу биологической весны (рис. 2 и 3). В холодные годы такого сильного опреснения не наблюдается, а биологическая весна наступает позднее.

Рассмотрим влияние температуры. Известно, что при каких бы условиях ни происходило развитие, число градусодней является величиной постоянной. Так, Апштейн установил, что на развитие икринок трески до выклева требуется 149,8 градусодней. В более теплые годы икра будет развиваться быстрее, чем в холодные, но насколько? Допустим, что в холодный год температура за период развития икринок была 5°, а в теплом году 6°. Тогда в первом случае развитие будет продолжаться 29,9 дня, а во втором — 24,9 дня. Разница составляет пять дней.

Теперь посмотрим, соответствует этому или нет развитие организмов, которые служат пищей для мальков по окончании желточного питания. Этот вопрос можно проанализировать косвенно — по началу биологической весны в различные годы в районе Лофотен (по Павштикс). Во-первых, в

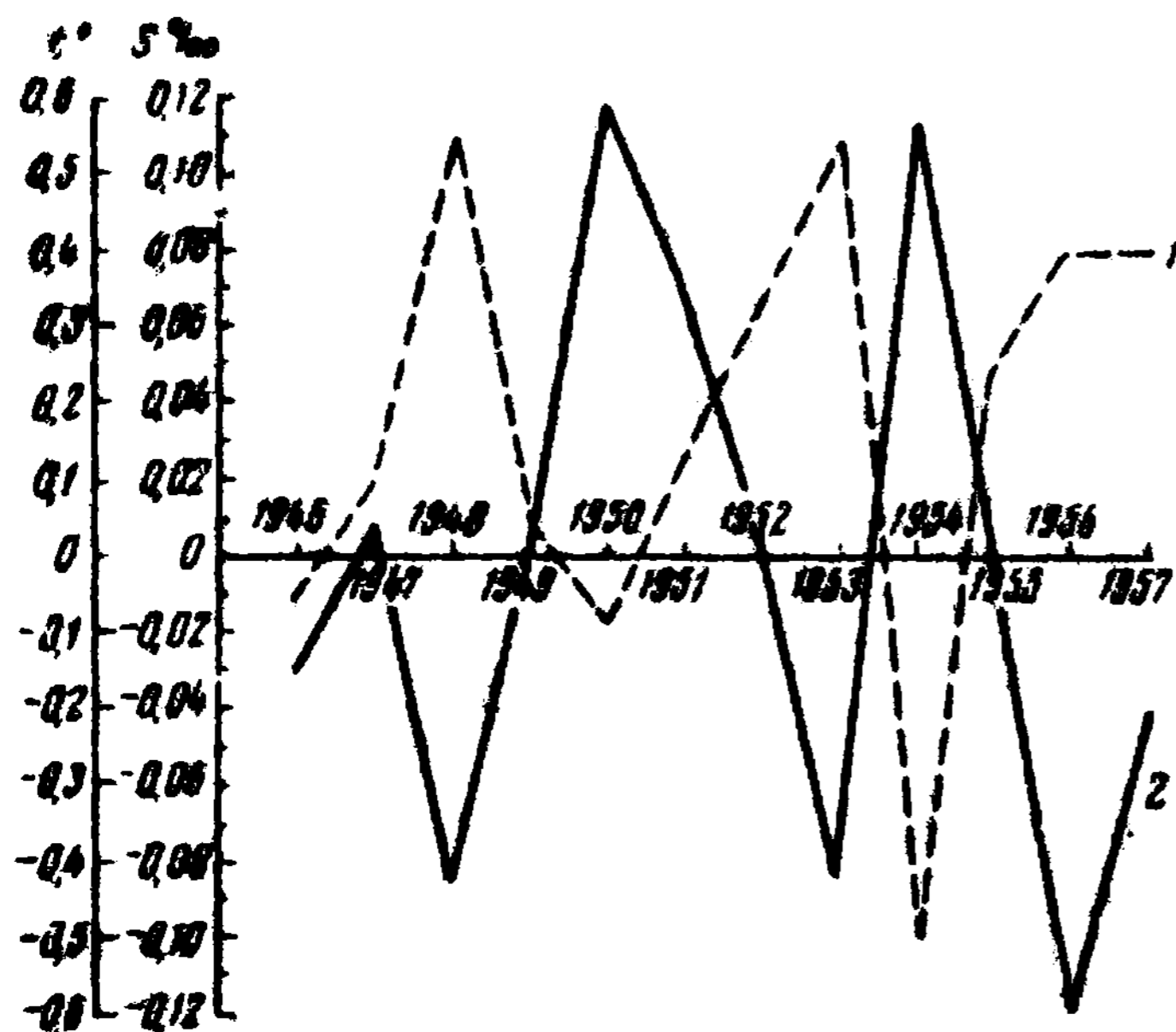


Рис. 2. Средние годовые аномалии температуры и солености на кольском меридиане (по Седых)

1 — соленость в слое 0—50 м; 2 — температура в слое 0—200 м

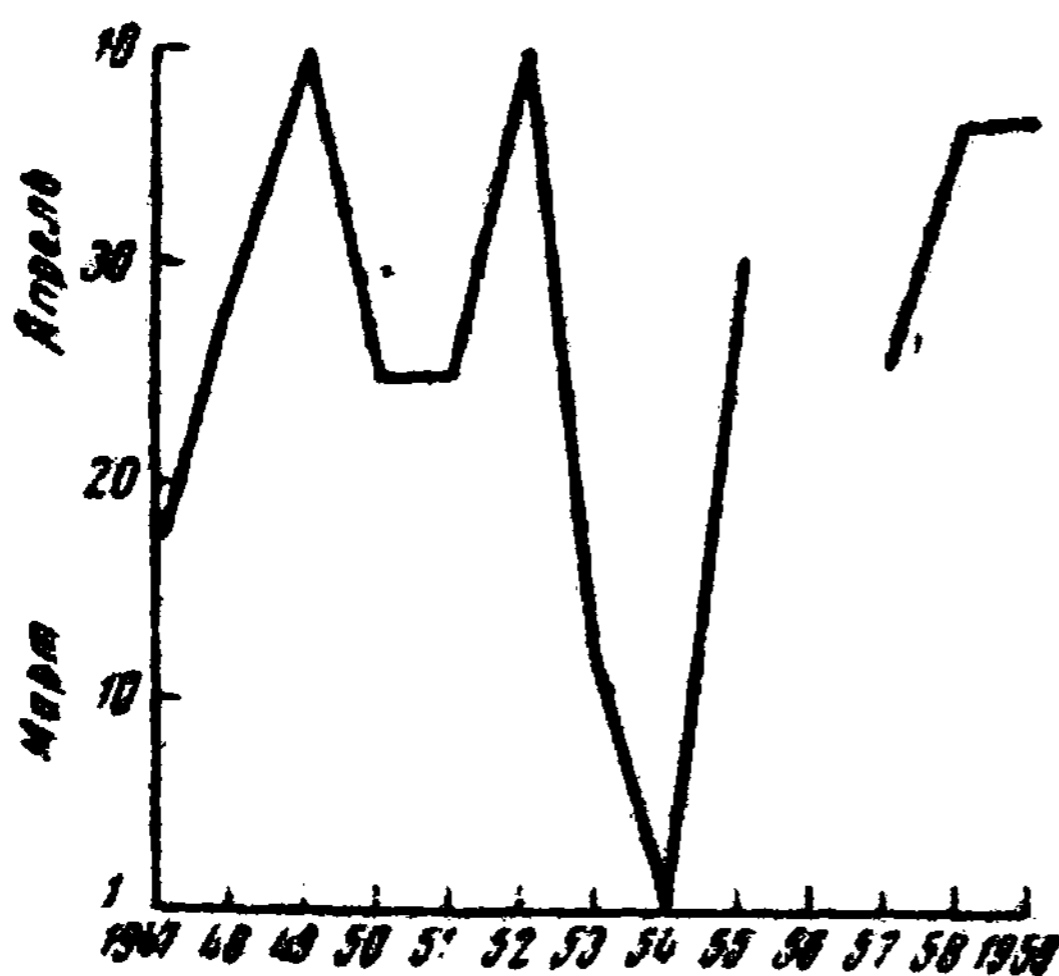


Рис. 3. Сроки начала биологической весны у Лофотен в восточной части теплого норвежского течения (по Павштикс)

теплые годы, т. е. в годы наибольшего распреснения водных масс, биологическая весна начинается раньше, а в холодные годы значительно позднее. Амплитуда в колебании сроков наступления биологической весны достигает приблизительно 40 дней. Амплитуда же в сроках развития икринок в разные по температурному режиму годы составляет пять дней.

Итак, урожайным годам соответствуют теплые годы с большим распреснением водных масс и более ранним развитием биологической весны.

Исследованиями Роллефсена установлено, что много икры может погибать вследствие механического повреждения сильным волнением. В этой связи мы рассмотрели количественное распределение икринок по вертикали в зависимости от стратификации водных масс. Обнаружилась вполне отчетливая зависимость количественного распределения икринок по вертикали от распределения плотности воды. В качестве критерия распределения икринок по вертикали может быть выбрана изопикна 27,5—27,6, ниже которой икринок почти нет. В зависимости от того, на какой глубине проходит эта изопикна, и будут по вертикали находиться икринки. Чем ближе к поверхности эта изопикна, тем в менее тонком слое окажутся икринки. В теплые годы температура выше, а соленость меньше; тогда и изопикническая поверхность 27,5—27,6 бывает расположена глубже, чем в холодные годы, когда температура ниже и соленость выше. Икринки в теплые годы будут находиться несколько глубже, чем в холодные; следовательно, в теплые годы они будут испытывать меньшее механическое воздействие волн, чем в холодные годы.

Скорости и расходы водной массы течений меняются в зависимости от характера и интенсивности атмосферной циркуляции. В результате этого скорость дрейфа икры и личинок в разные годы неодинакова; следовательно, ареал личинок трески на одни и те же календарные сроки в разные годы будет разным. Урожайным годам соответствует наибольшая, а неурожайным — пониженная интенсивность течений.

Таким образом, в годы хорошей урожайности складываются следующие условия: 1) повышенная интенсивность атмосферной циркуляции; 2) увеличение мощности и скорости течений; 3) повышенный тепловой запас водных масс; 4) наибольшее опреснение водных масс; 5) раннее наступление биологической весны; 6) более глубокое расположение изопикны 27,5—27,6.

Для практических целей большой интерес представляют скорость дрейфа личинок и мальков, а также ориентация этого дрейфа по ветвям Нордкапского течения. В этой связи рассмотрим, как выражены динамически Северная и Мурманская ветви Нордкапского течения и

Таблица 2

Соотношение Мурманской и Северной ветвей
Нордкапского течения и разнос мальков трески

Годы	Разность аномалий Северной и Мурманской ветвей, °С	Количество мальков, шт за час траления	
		на Центральной возвышенности	в центральных районах
1946	—0,44	—	—
1947	—	—	—
1948	+0,06	25 (2+)	28 (2+)
1949	—0,11	6	28
1950	—	21 (2+)	125
1951	—0,38	10 (1+ и 2+)	22 (1+ и 2+)
1952	—0,15	4	3
1953	—0,64	13	10
1954	+0,13	18	10
1955	—	9	9
1956	+0,44	31 (1+)	20
1957	+0,68	93 (0+)	25
1958	0,57	16 (0+)	12

распределение молоди по годам, т. е. соответствует ли разнос мальков усилению той или другой ветви (табл. 2).

Как видно из табл. 2, такая зависимость существует, а именно: 1) с усилением Северной ветви по сравнению с Мурманской (плюсовые значения разности аномалий температуры) увеличивается занос мальков по Северной ветви (1954, 1956, 1957 и 1958 гг.);

2) с усилением Мурманской ветви относительно Северной занос мальков уменьшается по Северной ветви, а увеличивается по Мурманской (1949, 1950, 1951 и 1953 гг.);

3) когда струи выражены почти одинаково, приблизительно одинаков и разнос мальков (1948 и 1952 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

Седых К. А. 1958. О сезонных многолетних изменениях солености вод южной части Баренцева моря. — Фонды Полярн. н.-м. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (ПИНРО).

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИИ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ХАРАКТЕР И ЭФФЕКТИВНОСТЬ НЕРЕСТА ПОЛУПРОХОДНЫХ РЫБ В НИЗОВЬЯХ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

А. Ф. Коблевская

(Астраханский государственный заводик)

На величину годового приплода рыб сильнее всего влияют факторы, определяющие условия размножения, т. е. экологические условия, которые создаются на местах икрометания. Остановимся на анализе экологии нереста важнейших промысловых рыб Волго-Каспийского бассейна — леща и сазана — в связи с существенными изменениями, вызванными колебаниями уровня Каспийского моря, а также мощным гидростроительством на Волге.

Площадь всей устьевой области дельты Волги, включая центральную дельту, западные и восточные ильмени и предустьевое взморье (авандельту), составляет 24 293 км²; из них центральная дельта занимает 10 398 км², средняя зона центральной дельты — 2 820 км², нижняя зона центральной дельты — 5 938 км² и площадь предустьевых взморья — 5 344 км² (Байдин, Линберг и Самойлов, 1956). Вся площадь дельты подразделяется на зоны (рис. 1). Ниже Астрахани таких зон три: средняя, нижняя и авандельта (предустьевое взморье).

Средняя луговая зона — самая продуктивная, до зарегулирования стока была наиболее высококормной. Ильменно-полюнные площади здесь служили местом не только икрометания, но и нагула молоди рыб, главным образом сазана и воблы, в меньшей степени — леща. (Скориков, 1915; Кожин, 1941; Зиновьев, 1947; Кузнецова, 1950; Летичевский, 1941, 1953; В. С. Танасийчук, 1941). Эффективность нереста рыб в этой зоне зависела главным образом от высоты и характера весенне-летнего половодья, поэтому именно в этой зоне влияние зарегулированного стока сильнее всего отразилось на условиях нереста. В 1959 г. при низком и позднем половодье полон средней зоны почти не заливался.

Нижняя зона занимает почти половину всей центральной дельты. Здесь больше всего протоков и островов; площадь последних покрыта преимущественно тростником. По мнению некоторых исследователей, в условиях естественного половодья нижняя зона использовалась для нереста промысловых рыб менее продуктивно, чем средняя.

При естественном режиме половодья полон в нижней зоне, по данным А. В. Москаленко, начинали образовываться при уровне 50—80 см по Астраханской рейке (рис. 2); проточность полнов отмечена при 100—175 см. Сплошная проточность (заливание всей площади нижней

зоны) наступает при повышении уровня свыше 250 см. Продолжительность полойного периода при уровнях от 200 до 350 см по Астраханской рейке колеблется от 70 до 120 дней.

Нижняя зона дельты и култучная, непосредственно соприкасающаяся с предустьевым взморьем — аванделью, — отличаются от выше расположенных участков дельты специфическим гидрологическим режимом. На гидрологический режим нижней зоны влияют не только половодье, но и сгонно-нагонные ветровые явления, вызывающие значительные колебания уровня.

После зарегулирования стока Волги режим весенне-летнего половодья резко изменился. Перераспределение общего годового стока реки привело к тому, что в значительной степени повысились зимние уровни, а весенне-летнее половодье стало более поздним, низким и с гораздо более резкими падениями уровня после наступления пика половодья. Примером могут служить 1958 и 1959 гг. (рис. 2). В 1959 г. полои в нижней зоне стали заливать только во второй половине мая, да и то очень медленно. В самый разгар нереста, в середине мая, после подъема уровня вода начала убывать, что привело к гибели некоторой части

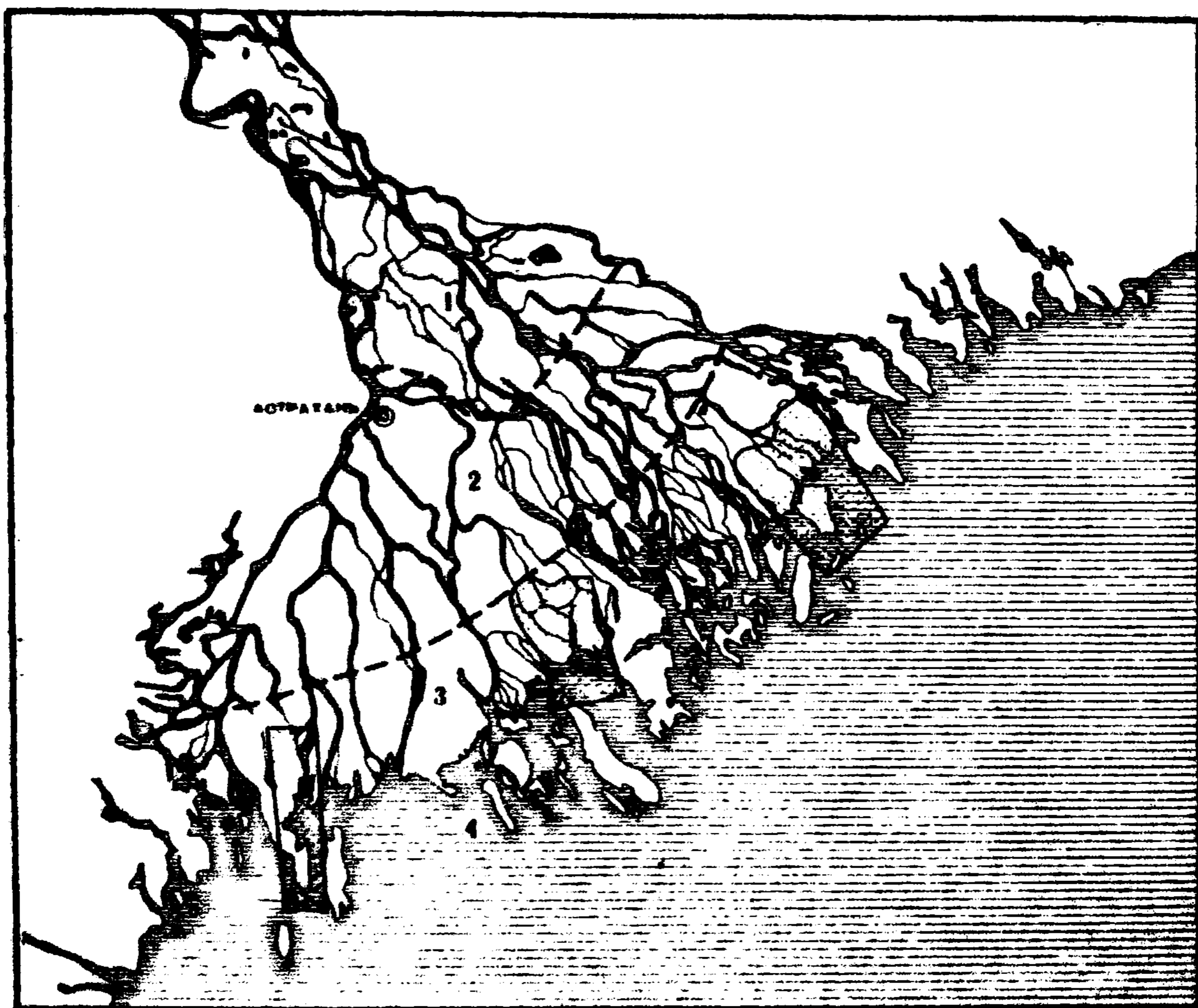


Рис. 1. Схематическая карта дельты Волги

1 — верхняя зона, 2 — средняя зона, 3 — нижняя зона, 4 — авандель. Заштрихованы участки заповедника.

уже отложенной икры. Затем уровень снова стал подниматься, пик половодья наступил очень рано — 6 июня, а 7 июня вода начала очень быстро и резко убывать.

Водоемы нижней зоны различны не только по гидрологическому режиму, но и по нерестовому значению, которое непостоянно и зависит от многих причин (главным образом от гидрометеорологических условий и кормности водоемов). Наибольшее нерестовое значение в условиях естественного режима половодья имеют полон — водоемы с самой

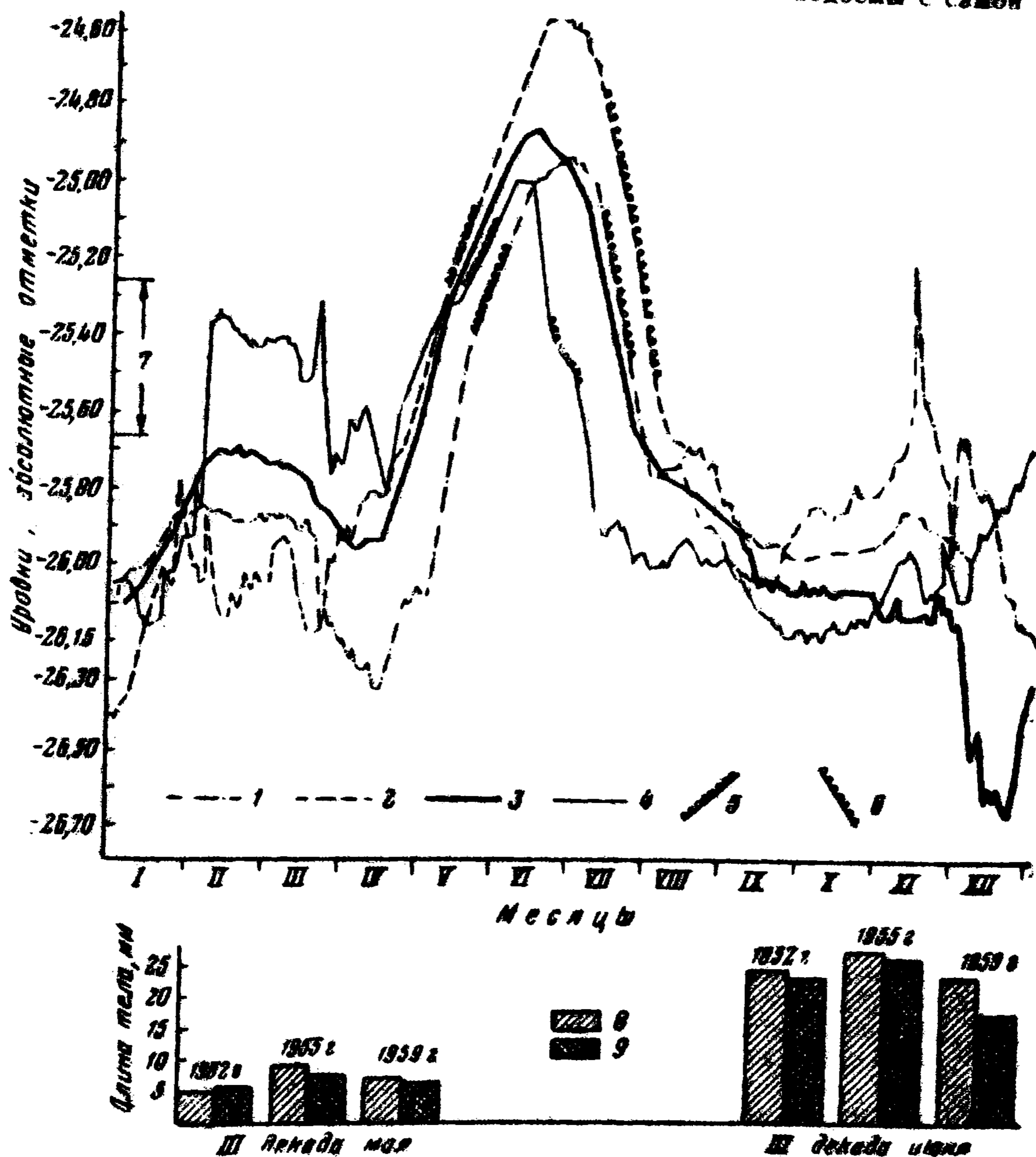


Рис. 2. Колебания уровня воды, массовое появление и миграции молодь в нижней зоне дельты Волги

1 — уровень воды в 1952 г.; 2 — то же в 1955 г.; 3 — средний многолетний уровень за 13 лет; 4 — уровень воды в 1959 г.; 5 — массовое появление личинок на нерестилищах; 6 — массовая миграция молоди на спаде половодья; 7 — высота наводня, при которой происходят заплывы икры.

Высоту (столбиком) показали средние размеры молоди лобов (8) и леща (9)

высокой продуктивностью зоопланктона (табл. 1), которая колеблется в зависимости от сроков и характера их заливания. В условиях зарегулированного стока полон заливаются частично или совсем не заливаются.

Другой тип водоемов — ильмени (дельтовые озера, временные водоемы), они заливаются водой при уровне от 0 до 90 см. Кормность ильменей ниже, чем полоев. Нерест промысловых рыб в них не так интенсивен, как на полоях. В условиях зарегулированного стока ильмени

Таблица 1

Количество кормового зоопланктона в разных типах водоемов низовьев дельты Волги (май 1949—1959 гг.)
(данные А. А. Косовой)

Тип водоемов	Зоопланктон, тыс. особей в 1 м ³ (среднее за месяц)
Полоя	4628,0
Ильмени	137,0 (максимум 300,0)
Протоки	59,5
Авандельта	107,8 (максимум 460,0)

являются основными нерестовыми угодьями в нижней зоне. Количество кормового зоопланктона в мае составляет от 137 до 309 тыс. особей в 1 м³.

К третьему типу водоемов относятся протоки и ерики — постоянные водоемы, в основном служащие миграционными путями для скатывающейся молоди рыб. В условиях естественного режима половодья здесь также нерестятся некоторые виды рыб. При неблагоприятных условиях половодья и зарегулированном стоке нерестовое значение этих во-

доемов значительно повышается. Количество кормового зоопланктона в мае в среднем составляет 59,5 тыс. особей в 1 м³.

Специфические условия гидрологического режима низовьев дельты имеют особое значение для нереста рыб в условиях зарегулированного стока и отличаются от выше расположенных участков дельты, с одной стороны, большей устойчивостью гидрологического режима, а с другой, — более устойчивыми нерестовыми качествами, обеспечивающими при неблагоприятных условиях половодья, даже при зарегулированном стоке, более успешный нерест полупроходных рыб, чем в средней зоне. Это объясняется тем, что заливание полоев и ильменей нижней зоны начинается при низких уровнях, а пригодные для нереста площади образуются тогда, когда пойменные площади еще очень незначительны.

А в авандельте — предустьевое заморье. Происшедшие за последние 15 лет изменения в дельте, связанные с колебанием уровня Каспийского моря, привели к образованию в приморской части дельты обширных мелководий, обильно зарастающих водной растительностью, с многочисленными островами. Это — так называемая островная зона (Белевич, 1958; Скриптунов, 1958), ширина ее 20—30 км. Указанные изменения способствовали расширению нерестового ареала многих рыб, в том числе воблы, леща и сазана, в сторону авандельты, а некоторых рыб (жерех, судак, чехонь) — из средней зоны в нижнюю.

Островная зона авандельты как наиболее динамичный район характеризуется быстрым изменением распределения мест нереста рыб. Нерестовые ареалы рыб продвигаются на юг по мере распространения растительности. В настоящее время авандельта является местом массового нереста промысловых и непромысловых рыб (Летичевский, 1947; Н. П. Танасийчук, 1948, 1954, 1956; Коблицкая, 1956, 1957, 1958).

Нерест рыб в авандельте, особенно в островной зоне (южные участки островов и кос), начинается всегда раньше, чем в дельте, а при неблагоприятном режиме половодья и зарегулированном стоке — до начала заливания пойменной системы, при показании Астраханской рейки около 0 см (рис. 3).

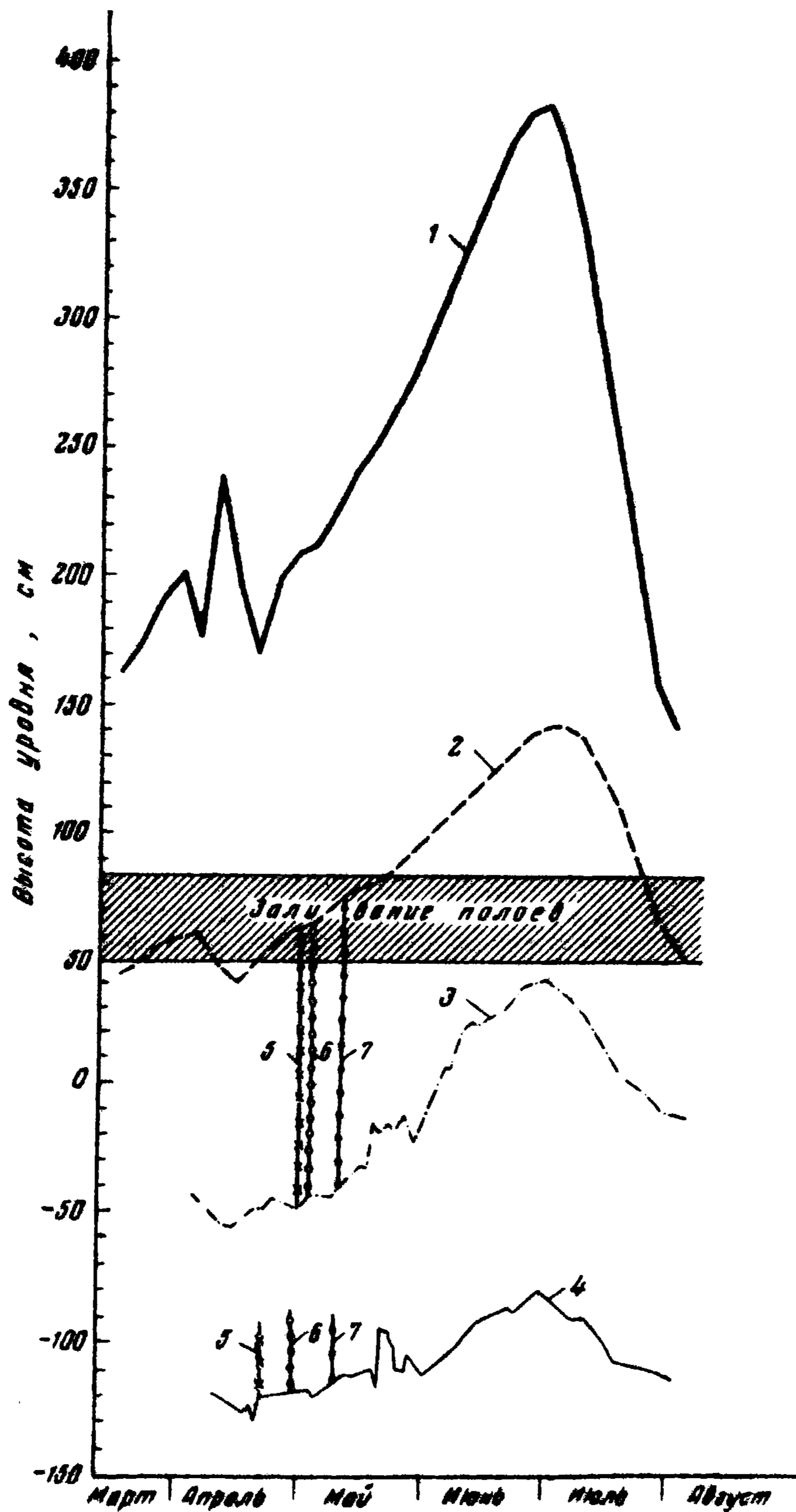


Рис. 3. Совмещенный график уровней воды в 1958 г. у Астрахани (1), в нижней зоне (2), в культурной зоне (3) и авансальте (4)

5 — начало нереста сазана (в авансальте 20-25 апреля, в нижней зоне 3 мая); 6 — то же время (в авансальте 20-30 апреля, в нижней зоне 5 мая); 7 — то же время (в авансальте 0-10 мая, в нижней зоне 12-15 мая).

Уровни приведены по Астраханской рейке, абсолютная отметка 25,050

Условия икрометания всех трех промысловых рыб (сазана, воблы и леща) в авандельте выгодно отличаются от условий икрометания в нижней зоне меньшей зависимостью от высоты половодья, большей продолжительностью сроков икрометания, благоприятными условиями откорма (Горбунов, 1958; Косова, 1958). По данным К. В. Горбунова, такие условия среды в авандельте создаются потому, что в этой зоне процесс переработки органического вещества начинается намного (примерно на два месяца) раньше, чем в протоках дельты, и значительно (примерно, на один месяц) раньше, чем в протоках дельты. Наиболее продуктивная фаза развития аэробных процессов обеспечивает более раннее «созревание» водоемов авандельты. Именно поэтому здесь раньше накапливается кормовой зоопланктон, необходимый для питания и лучшего роста мальков.

Количество кормового зоопланктона в прибрежных участках островов, где происходит нерест, высокое. Наибольшее его количество достигает 460 тыс. особей в 1 м³. Но в открытых участках акватории кормовой планктон значительно беднее. В обоих районах количество его колеблется от 1,2 тыс. до 460 тыс. особей, в среднем 108 тыс. (табл. 1).

Переходим к анализу характера и эффективности нереста полупроходных рыб. Наши наблюдения велись с 1952 по 1959 г., т. е. до регулирования стока (1952—1955 гг.), в начале регулирования (1956—1957 гг.) и после регулирования стока (1958—1959 гг.). Для гидрологической характеристики водоемов использованы данные А. В. Москаленко, данные о кормовой базе водоемов и питании личинок рыб (любезно предоставленные нам А. А. Косовой, за что автор выражает А. В. Москаленко и А. А. Косовой искреннюю благодарность).

Благоприятные для нереста условия складываются тогда, когда высота половодья достигает 300 см по Астраханской рейке, полон заливаются в первой декаде мая и остаются в таком виде 80—120 дней. Основной нерест происходит в нильменно-полойной системе и авандельте. Протоки, ерики, часть кулутов служат дополнительными, второстепенными нерестилищами. Полон заливаются медленно, и к периоду массового вылупления личинок из икры (середина мая) здесь накапливаются в достаточном количестве необходимые кормовые организмы. Это обеспечивает хороший рост личинок в первые недели их жизни. В такие годы молодь растет хорошо и к началу июля, ко второй волне массовых миграций, длина тела молоди достигает 30—35 мм. Примером может служить 1955 г.

Неблагоприятными условия для нереста воблы, леща и сазана в нижней зоне дельты Волги бывают тогда, когда максимальный уровень половодья ниже 250 см, полон заливаются во второй-третьей декаде мая (1952 г.). Иногда половодье начинается рано, но воды оказывается недостаточно для заливания большинства полостей (1954 г.). В такие годы рыба часто мечет икру на нетипичных для вида местах. Основные нерестовые угодья в нижней зоне — нильмены, протоки, меньше — полон. В этих условиях молодь растет хуже, хотя в начальный период жизни рост иногда бывает хорошим. Вторая волна массовых миграций заканчивается во второй половине июля или растягивается до августа (1952 г.). К началу июля средние размеры молоди бывают меньше 30 мм.

В условиях зарегулированного стока часто создаются неблагоприятные условия для нереста полупроходных рыб: высота половодья 200—250 см, полон заливаются во второй-третьей декаде мая или почти не заливаются, нерест происходит на ограниченных площадях и в более сухих соеках. Места нереста часто бывают нетипичными для моло-

гни вида. На нерестилищах наблюдается «совмещение нерестовых ниш» промысловых и непромысловых рыб. Например, на одном из ильменных полоев в 1959 г. вобла, лещ и сазан нерестились 7 мая, красноперка — 10—15 мая, линь — 25 мая. На этом нерестилище очень быстро сменялся видовой состав личинок; так, к 27 мая почти все личинки воблы, леща и сазана ушли с полоя, преобладающим видом стала красноперка.

Плотность производителей на нерестилищах, икры на субстрате, а также личинок была повышенной.

Кормового зоопланктона на некоторых нерестилищах покойного типа бывает много. В 1959 г. его насчитывалось 35,1 млн. особей в 1 м³ вместо обычных в водоемах такого типа 4—5 млн. особей. Из-за непродолжительности половодья молодь остается на нерестилищах недолго. Массовые миграции (вторая волна) происходят в середине июля (1959 г.) или в июле, но всегда в сжатые сроки. Повышенные плотности молоди на ограниченных площадях, особенно на ранних этапах развития, способствуют сильному поражению ее чернильной болезнью. Подобное явление наблюдалось в 1959 г. на ильменных нерестилищах, когда мигрировавшая в июне из ильменей молодь воблы и густеры была сильно поражена чернильной болезнью.

Остановимся подробнее на условиях размножения отдельных видов рыб.

Вобла обеспечена нерестовыми угодьями лучше, чем лещ и сазан. Нерестится она рано и в сжатые сроки, в последней декаде апреля — первой декаде мая. В годы с ранним половодьем начало ее икрометания совпадает с началом заливания ранних полоев. Основные нерестовые угодья воблы расположены на полоях раннего заливания, на гривах кос и островов, в ильменах, протоках и авандельте. В нижней зоне вобла бывает обеспечена и в годы с плохим режимом половодья; в этих условиях основные ее нерестовые угодья бывают расположены в ильменах и протоках.

Личинки воблы на ранних этапах развития, при переходе на самостоятельное питание, как указывает А. А. Косова, потребляют коловраток, в основном из рода *Euchlanis*, в массе развивающихся на нерестилищах. В ильменах, как и на полоях, коловраток бывает много; при недостаточном количестве полоев это обеспечивает откорм личинок на ранних этапах жизни. На полоях коловратки появляются в большом количестве, спустя несколько дней после заливания. Коловратки характеризуются полициклическим развитием и в массе развиваются именно весной, т. е. во время интенсивного откорма личинок воблы. Коловратки всегда держатся скоплениями; этим во многом объясняется и поведение личинок воблы на нерестилищах.

В авандельте наличие мест икрометания и нагула личинок не лимитируется сроками покойного периода. В годы с неблагоприятным режимом половодья вобла в авандельте нерестится также успешнее, чем в нижней зоне надводной дельты. Личинки воблы на нерестилищах авандельты всегда появляются раньше и растут лучше (табл. 2).

Особенности гидрологического режима низовьев дельты Волги способствовали тому, что даже в условиях наиболее неблагоприятного половодья 1959 г. нерест воблы в нижней зоне проходил очень успешно, значительно лучше, чем в средней зоне. В протоках нижней зоны на одну икорную сеть за 10 минут ловилось в среднем 385 личинок воблы, а в протоках средней зоны тем же орудием лова за то же время ловилось всего 8,3 экз. В авандельте же в годы с разным режимом половодья нерест воблы происходит эффективнее, чем на ильменных

нерестилищах зои. Уловы и средние размеры личинок в авандельте выше, чем в ильменах.

В 1955 г., очень благоприятном для размножения рыб, концентрация личинок в протоках нижней зоны была значительно ниже, чем в 1959 г. Это можно объяснить только тем, что в 1955 г. нерестилища воблы были

Таблица 2

Распределение личинок воблы и леща в уловах икорной сети
в разных зонах дельты Волги
(третья декада мая)

Показатель	Средняя зона, проток, 1959 г.	Нижняя зона				Авандельта	
		проток		Ильмень			
		1955 г.	1959 г.	1955 г.	1959 г.	1955 г.	1959 г.
В о б л а							
Количество эк-земпляров на одно орудие лова*	8,3	14,0	385,4	32,7	59,8	97,7	77,6
Средняя длина, мм	6,10	9,82	6,05	8,45	7,60	10,90	9,60
Ведущий этап развития	B	C ₁ —C ₂	B—C ₁	C ₂ —D ₁	B—C ₁ —C ₂	D ₁ —D ₂	D ₁ —D ₂
Л е щ							
Количество эк-земпляров на одно орудие лова*	1,8	3,0	74,4	12,9	14,8	40,3	4,8
Средняя длина, мм	6,15	8,30	5,90	7,20	6,80	8,32	8,65
Ведущий этап развития	A—B	C ₁	A—B—C ₁	C ₂	B—C ₁	C ₁ —D ₁ —D ₂	C ₂ —D ₁ —D ₂

* В протоках на одну икорную сеть; в ильменах и авандельте — на один косяк сачка.

рассредоточены на огромной площади полоев, а в 1959 г. полоев почти не было.

Лещ Нерест начинается, как правило, уже после залития полоев. Основными местами нереста служат ильмени и полон позднего заливания, култки, авандельта. При неблагоприятных условиях половодья в нижней зоне основными местами икрометания служат ильмени, протоки. В култочной зоне и авандельте места нереста мало меняются. В этих водоемах нерест происходит раньше.

Время массового нереста — вторая декада мая. При раннем заливании полоев начало нереста леща совпадает со сроками заливания поздних полоев (при уровне 70—90 см по Астраханской рейке). В годы с поздним заливанием полоев нерест начинается раньше в ильменах и протоках; в последнем случае условия откорма личинок ухудшаются.

Даже при полном отсутствии пойменной системы в нижней зоне дельты условия нереста леща будут благоприятнее, чем у сазана, так как ильмени — типичные нерестовые угодья леща — заливаются и при неблагоприятном половодье.

Личинки леща, как и воблы, на ранних этапах развития, при переходе на самостоятельное питание, питаются преимущественно коловратками, но, по А. А. Косовой, более мелкими формами. Состав коловраток в пище леща разнообразнее, чем у воблы. Личинки леща остаются на нерестилищах самое короткое время по сравнению с личинками воблы и сазана; это, по-видимому, также связано с изменениями кормовой базы.

Поведение личинок леща на ранних этапах развития отличается от поведения личинок воблы. Лещ держится на более открытых, менее заросших местах. Стайки леща значительно малочисленнее стайки воблы.

Размерный состав молоди леща и его рост в первые месяцы жизни, как и у воблы, зависит от общих гидрометеорологических условий года и режима половодья. При зарегулированном стоке (1959 г.) нерест леща в нижней зоне, как и нерест воблы, судя по количеству личинок на самых ранних этапах развития на нерестилищах, происходит успешнее, чем в средней зоне (табл. 2).

В авандельте даже в годы с неблагоприятным половодьем икрометание и нагул леща, как и воблы и сазана, происходят успешнее, чем в надводной дельте.

Сазан нерестится позднее воблы, хотя начало его нереста очень часто совпадает с началом нереста леща. Время массового нереста сазана — первая декада мая. При равном заливании полоев нерест сазана начинается соответственно раньше, но массовый нерест происходит тогда, когда появляются полые позднего заливания. Успешность нереста сазана в нижней зоне в максимальной степени зависит от характера и высоты половодья, от наличия полоев, так как и икрометание и нагул молоди происходят главным образом на полых. В авандельте такой зависимости не наблюдается. При благоприятном половодье сазан обеспечен как нерестилищами, так и местами откорма личинок. При неблагоприятном половодье и особенно при зарегулированном стоке нерестовые и нагульные площади сазана сокращаются.

Для нереста сазана очень важны сроки образования полоев. На полых в наибольшем количестве обитают циклопы — массовые формы и основные кормовые объекты питания личинок сазана. Циклопы в массовых количествах, по данным А. А. Косовой, появляются на полых почти одновременно с продвижением береговой линии полоев. Циклопы на полых живут в течение всего времени существования последних. Циклопы моноцикличны, но ввиду многочисленности их форм на полых они всегда развиваются в массовых количествах. В таких же количествах циклопы обитают на мелководьях в авандельте. По поведению и образу жизни циклопы — хищники они очень подвижны и держатся разрозненно. Личинки сазана, начиная с самых ранних этапов жизни, также держатся разрозненно и также очень подвижны, так как им приходится охотиться за пищей — циклопами.

При переходе на самостоятельное питание личинки сазана очень быстро расходятся по полым и первыми из личинок других рыб заселяют самые далекие и глухие участки полоев. Такими особенностями экологии личинок в связи с их питанием и обеспеченностью откорма на полых, возможно, и объясняется поведение производителей сазана в период нереста, а также продолжительность, порционность икрометания — количество порций икры в зависимости от условий нереста.

В авандельте обеспечены условия более продолжительного нереста, так как сазан длительное время находит здесь удобные места для откла-

лывания икры и места, благоприятствующие откорму молоди. Темп роста личинок сазана в авандельте также выше, чем в нижней зоне.

Подводим краткие итоги.

Успешность нереста полупроходных рыб в низовьях дельты Волги зависит от условий, складывающихся на местах икрометания.

Продолжительность и характер нереста воблы, леща и сазана определяются в значительной степени также наличием и особенностями развития кормовой базы, необходимой для каждого вида личинок при переходе на самостоятельное питание. После зарегулирования стока Волги в нижней зоне дельты, обладающей специфическим гидрологическим режимом, условия икрометания рыб благоприятнее, чем в выше расположенных участках дельты. Условия размножения полупроходных рыб наиболее благоприятны в районе предустьевого взморья — авандельте, где раньше создается необходимая обстановка для нереста и откорма молоди на ранних этапах развития. Более низкие показатели биомассы кормового зоопланктона в авандельте по сравнению с полыми нижней зоны объясняются его рассредоточенностью на огромной акватории авандельты, а не его недостаточным количеством для корма личинок. В авандельте и молодь более рассредоточена, а личинки на ранних этапах развития растут лучше.

Вновь образовавшаяся островная зона предустьевого взморья благоприятствует массовому размножению малоценных, сорных видов рыб, количество которых с зарастанием мелководий сильно увеличивается.

Последние 10—15 лет характеризуются сравнительно низкими уровнями естественного половодья, а 1958 и 1959 гг. — уже сильно измененным (зарегулированным) стоком Волги. Эти изменения в геоморфологическом строении и гидрологическом режиме дельты сильно повлияли не только на распределение, но и на состав рыбного населения. Из пяти-

Таблица 3

Распределение молоди промысловых, малоценных и хищных рыб в дельте Волги

Год	Промысловые			Малоценные			Хищные		
	апр	июнь	июль	май	июнь	июль	май	июнь	июль

Нижняя зона

1953	91,3	61,7	23,6	7,9	37,7	71,4	0,8	0,6	5,0
1954	98,0	89,9	43,1	0,1	9,4	50,9	1,9	0,7	6,0
1955	92,8	97,75	71,0	5,0	2,2	29,0	2,2	0,05	—
1956	91,8	78,55	1,5	0,6	3,25	98,5	7,6	18,2	—
1957	91,2	24,7	19,9	2,0	74,8	80,0	6,8	0,5	0,1
1958	75,3	76,7	14,4	16,2	23,0	85,1	8,5	0,3	0,5

Авандельта

1953	100,0	67,7	20,0	—	29,3	77,0	—	3,0	3,0
1954	54,8	64,2	47,0	42,9	35,6	52,1	2,3	0,3	2,0
1955	67,3	54,1	60,2	31,4	48,7	37,8	1,3	0,3	2,0
1956	64,7	46,3	30,4	28,4	52,7	69,8	11,0	1,0	0,4
1957	50,0	11,4	3,8	31,0	88,5	96,2	10,0	0,1	—
1958	84,4	10,1	12,6	15,4	89,1	87,4	0,2	0,8	—

фауны дельты почти выпали такие многочисленные прежние виды, как сопа и белоглазка.

Массовое заболевание сазана невыясненной этиологии и последующая его массовая гибель в 1957—1958 гг. сказались на составе и численности нерестовых популяций и составе молоди рыб на нерестилищах. Изменившиеся условия среды способствовали увеличению численности малоценных и сорных видов рыб.

По данным Н. Л. Чугунова (1928), в период массовых миграций из всей дельты в 1914 г. молодь промысловых рыб (воблы, леща, сазана) в июне — июле составляла 89,22 — 61% молоди всех рыб, а молодь малоценных видов (красноперки, густеры, уклей) — соответственно 3,44—37,94% (вычислено нами). В 1953—1958 гг. количество малоценных видов значительно возросло. Так, например, в нижней зоне в мае оно колебалось от 0,1 до 16%, а в июле — от 29 до 85% (табл. 3). Еще больше малоценных — сорных — видов в авандельте, где создаются наиболее благоприятные условия для их размножения. На нерестилищах авандельты в мае количество малоценных видов колеблется от 15 до 49%, а в июле — от 37 до 96%.

Новые нерестовые ареалы промысловых и не промысловых рыб в авандельте осваиваются очень быстро.

В связи с регулированием стока Волги биогидрологический режим авандельты находится еще в стадии становления, вопрос о значении этой зоны в общем биоценозе всей дельты будет окончательно решен после завершения гидростроительства на Волге. В нижней зоне дельты поддержание благоприятных условий нереста полупроходных рыб потребует ряда мелiorативных работ, обеспечивающих более равный подход производителей к местам нереста.

ЛИТЕРАТУРА

- Байдин С. С., Линдберг Ф. Н. и Самойлов И. В. 1956. Гидрология дельты Волги. Л.
- Белевич Е. Ф. 1958. Колебания уровня Каспийского моря и формирование дельты р. Волги. — Труды Астраханск. гос. заповедн., вып. 4.
- Горбунов К. В. 1958. Первичное звено пищевой цепи в низовьях дельты Волги. — Труды Астраханск. гос. заповедн., вып. 4.
- Зиновьев А. 1947. Планктон полоев и ильменей дельты Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб. — Труды Волго-Касп. научн. рыбхоз. станции, т. IX, вып. 1.
- Коблицкая А. Ф. 1956. К вопросу о смещении мест нереста рыб в низовьях дельты Волги. — Совещ. по пробл. уровня Касп. моря. Тезисы докл., М.
- Коблицкая А. Ф. 1957. Значение низовьев дельты Волги для нереста рыб. — Вопросы иктнол., вып. 9.
- Коблицкая А. Ф. 1958. Нерест воблы, леща и сазана в низовьях дельты Волги в 1952—1955 гг. — Труды Астраханск. гос. заповедн., вып. 4.
- Кожин Н. И. 1941. Пути воспроизводства полупроходных рыб в дельте Волги. — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XVI.
- Косова А. А. 1956. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в низовьях дельты Волги. — Труды Астраханск. гос. заповедн., вып. 4.
- Кузнецова И. И. 1950. Регулирование количества производителей на нерестилищах. — Рыбн. хоз., № 4.
- Летичевский М. А. 1941. Выращивание сеголетков сазана в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги. — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XVI.
- Летичевский М. А. 1947. О нерестовом значении авандельты р. Волги. — Труды Волго-Касп. научн. рыбхоз. станции, т. IX, вып. 1.
- Летичевский М. А. 1953. Рыбopодуlктивностъ нерестово-выростных хозяйств дельты Волги при совместном выращивании молоди сазана и леща. — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXIV.

- Скориков А. С. 1915. Илmeni и мелiorация в дельте р. Волги.— Вестн. рыбн. пром. развед. и рыб. хоз., № 3—4.
- Скриптунов Н. А. 1958. Гидрология предустьевомoго наморя Волги.— Гидрометеoиздaт.
- Танасийчук В. С. 1941. Скaт молоди воблы из полоинных водоемов дельты р. Волги.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XVI.
- Танасийчук Н. П. 1948. Влияние изменения гидрологического режима Северного Каспия и понижения уровня моря на распределение и запасы полупроходных рыб.— Рыбн. хоз., № 3.
- Танасийчук Н. П. 1954. Изменения состава и распределения иктнoфауны Северного Каспия в связи с уменьшением речного стока и понижением уровня моря.— Труды III экoл. конфер. Тезисы докл., ч. II, Киев.
- Танасийчук Н. П. 1956. Состояние запасов промысловых рыб Волго-Каспия в связи с падением уровня Каспийского моря.— Тезисы докл. на Совещ. по пробл. уровня Касп. моря.
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района.— Труды Астраханск. науч. рыбхоз. станции, т. IV, вып. 4.
-

РАЗМНОЖЕНИЕ СЕЛЬДИ И ОСЕТРА В УСЛОВИЯХ ЗАРЕГУЛИРОВАННОГО СТОКА РЕКИ

В. И. Владимиров

(Институт гидробиологии Академии наук УССР)

Для изучения влияния зарегулированного стока реки на размножение проходных рыб особый интерес представляют, как нам кажется, проходные рыбы Днепра, так как последняя плотина на этой реке — Каховская — расположена всего в 90 км от устья. Крупных притоков, которые могли бы служить местом для нереста этих рыб ниже плотины, нет. Вместе с тем днепровские формы сельдей и осетр аналогичны сельдям и осетру других зарегулированных рек.

Условия размножения днепровских рыб изучались несколько лет, до и после постройки Каховской ГЭС. Это позволяет судить об изменениях условий и интенсивности размножения после зарегулирования реки (Владимиров, 1953, 1955, 1957, 1959).

Каховская ГЭС начала оказывать влияние на размножение рассматриваемых рыб с 1956 г. До 7—8 июля 1955 г., когда был засыпан програт в плотине, рыбы свободно проходили выше плотины и нерестились в прежних условиях, а личинки и мальки в основном успевали скатиться вниз. Поэтому в 1955 г. заметного влияния на размножение рыб Каховская ГЭС не оказала. После же сооружения ГЭС, в 1956—1959 гг., рыбы размножались в низовьях Днепра при самых различных гидрологических условиях: за это время был и редкий по многоводности год (1958) с высокими уровнями воды и скоростями течения (у г. Херсона скорость достигала 1,8 м/сек), и исключительно маловодный год (1959), с очень низкими уровнями и скоростями (у г. Херсона скорость течения составляла всего 0,6 м/сек). Максимальный ежесекундный расход воды в 1959 г. был в пять раз меньше, чем в 1958 г. Для нижнего бьефа Каховской плотины характерны: сильная зависимость расхода воды от величины паводка; запаздывание максимума паводка; кратковременность паводка с его резким падением (закрытие шлюзов); резкие колебания уровней и скоростей в течение как сезона, так и одних суток; некоторое запаздывание весеннего прогрева воды и некоторая сглаженность температурной кривой; повышенная прозрачность воды, особенно в маловодные годы (в 1957 г. до 3,3 м по диску Секки).

Изменились и биологические условия среды, причем ежегодные колебания этих условий стали более резкими. Так, в некоторые годы в мае — июне из водохранилища выносятся огромные количества зоо-

планктона. В 1957 г., например, за 10 минут лова икорной сеткой диаметром 0,5 м ловилось до 1 кг, а в 1959 г. рачкового планктона почти совсем не было (он был подавлен развитием фитопланктона). Это влияет на кормовую базу личинок и мальков рыб. Столь же резко меняется и разные годы и количество циклопов и гидр — врагов икры и личинок рыб. В зависимости от изменений гидрологического и биологического режима менялись места и интенсивность нереста и выживаемость икры и личинок.

Режим низовьев Днепра окончательно еще не установился, тем более что здесь будет сказываться еще и влияние третьей по счету — Кременчутской ГЭС.

Прежде часть популяций сельди и осетра поднималась для размножения в средний Днепр, но с постройкой Днепрогэса доступ им туда стал невозможен. Однако это не отразилось заметно на их численности (судя по уловам), так как основные нерестилища находились ниже этой ГЭС и, кроме того, объем ее водохранилища сравнительно невелик, поэтому оно не оказало сильного влияния на водный режим нижнего Днепра.

До постройки Каховской ГЭС нерестовым ареалом типичной проходной сельди служил весь участок Днепра от дельты до Днепрогэса, но участок реки ниже Новой Каховки не имел важного нерестового значения; в 1951 г., например, там было выметано сельдью всего 16% икры, а в 1952 г. — только 1,7% (Владимиров, 1955). После сооружения Каховской ГЭС сельдь вынуждена нереститься ниже плотины, главным образом на участке от с. Львово до г. Новой Каховки (70—88 км от устья). Таким образом, нерестовый ареал сельди резко сократился. Интересно, что и в новых условиях основные нерестовые участки несколько сдвигаются вверх или вниз в зависимости от величины водного стока: в особенно многоводный 1958 год основной нерест сельди произошел несколько ниже (табл. 1). Начало нереста сельди стало запаздывать на 5—

Таблица 1

Среднее количество икринок (живых) и личинок сельди в 1 м³ воды на наиболее уловистой станции в Днепре
(в периоды максимального дрейфа)

Пункт	Год	Период	Количество по лову	Количество живых икри- нок и личинок, шт./м ³
с. Б. Гиря	1951	26.V — 14.VI	22	1,32 *
То же	1952	8 — 28.V	27	2,16 *
с. Основа	1955	15.V — 4.VI	26	1,43 *
	1956	18.V — 7.VI	28	0,21 **
г. Херсон	1956	19.V — 5.VI	29	0,26 **
с. Основа	1957	15 — 31.V	31	0,68 **
		25 — 28.VI		
г. Херсон	1957	13 — 29.V		
		10.VI — 5.VII	37	0,59 **
с. Основа	1958	25.V — 14.VI	21	0,08 **
г. Херсон	1958	26.V — 15.VI	33	1,41 **
с. Основа	1959	21.V — 18.VI	32	0,04 **
г. Херсон	1959	18.V — 17.VI	36	0,07 **

* Икринки и личинки.

** Икринки.

10 дней в соответствии с запаздыванием весеннего прогрева воды (как и у донской сельди: Алексеева, 1956); в маловодные годы нерест стал более растянутым.

Гистологические исследования показали, что задержка плотинной минирующей на нерест сельди отрицательно сказывается на развитии половых продуктов (Владимирова, 1959): созревает и выметывается только одна порция икринок, остальные резорбируются. Вследствие неблагоприятных условий икрометания у плотины, особенно в маловодные годы, многие сельди совсем не выметывают икру, и готовые к вымету овоциты резорбируются. А среди только что выметанных икринок, еще не разбухших, наблюдается очень высокий процент мертвых (46,5% в 1956 г., 44,3% в 1957 г.), что объясняется перезреванием овоцитов. В многоводные годы (1958) г.) созревание овоцитов и икрометание происходят намного успешнее (рис. и табл. 1).

До сооружения Каховской ГЭС эмбриональное развитие сельди происходило в толще воды, во время дрейфа икринок вниз по течению, т. е. в тех условиях, к которым адаптировано развитие типичной проходной сельди. Эмбрионы в основном успевали вылупиться до выноса икры в лиман; развитие только небольшой части икры заканчивалось на дне лимана. В новых условиях почти вся выметанная икра выносится в лиман (см. рис.), а в очень маловодные годы (1959), наоборот, почти вся икра остается в реке. Но во всех случаях личинки сельди в реке довятся теперь редко и единицами.

Развитие икры типичной проходной сельди на дне лимана сопровождается сильной смертностью: количество мертвых икринок в разные годы колебалось от 21,5 до 49,2%, причем меньше всего икры погибло в многоводный 1958 год, когда водообмен лимана и, следовательно, условия дыхания для икры были наилучшими.

Представление об относительной численности личинок сельди в разные годы дает табл. 2.

Таблица 2

Уловы личинок сельди в Днепровском лимане
икровой сетью за 5 минут тяги

Год	Количество ловов	Поймано личинок, шт.		Колебания количества личинок в уловах
		всего	на 1 лов	
1951	12	99	8,3	0—37
1955	4	210	52,5	18—96
1956	30	7	0,23	0—2
1957	64	1	0,02	0—1
1958	38	98	2,6	0—47
1959	47	56	1,2	0—40

После постройки Каховской ГЭС количество личинок сельди резко упало. Несколько больше личинок (как и икринок) по сравнению с другими годами после зарегулирования реки было в многоводный 1958 год. Увеличение улова личинок в 1959 г. по сравнению с 1956 и 1957 гг. объясняется, по-видимому, двумя причинами: отсутствием хищников (циклопов) и повышением численности приустьевой формы сельди (о чем сказано ниже).

Резкое снижение количества личинок сельди после сооружения Каховской ГЭС объясняется следующими причинами: 1) сокращением

количества выметываемой икры вследствие главным образом нарушений в развитии овоцитов; 2) увеличением количества икринок, погибающих сразу после вымета (из-за перезревания) и во время инкубации в лимане; 3) усилением гибели личинок. Последнее вызвано рядом причин и в первую очередь, очевидно, ослаблением жизнестойкости части личинок из-за нарушений в развитии овоцитов. Перезревание икры ведет к снижению жизнестойкости эмбрионов (Привольнев и Харченко, 1940; Нусенбаум, 1949). У сельди ухудшились условия существования вылупляющихся эмбрионов, так как из-за отсутствия течения на местах вылупления им приходится ложиться на дно, где они часто попадают в плохие условия. В годы массового появления циклопов (особенно много их было в 1957 и 1956 гг.) они усиленно поедают личинок сельди. Об этом свидетельствуют наблюдения в эксперименте и в природе (в уловах 1958 г. до 30—40% личинок были объедены циклопами или с нападшими на них циклопами; возможно, конечно, что часть личинок подверглась нападению уже в сетке). Это же было замечено и на Дону (Алексеева, 1956). Судя по количеству зоопланктона, условия питания не могли быть причиной столь резкого падения числа личинок сельди.

Для понимания изменений, происходящих в популяции сельди, важное значение имеет обнаружение нами новой — приустьевой — формы сельди. Она отличается некоторыми морфологическими признаками, мелкой икрой, откладываемой на песчаное дно. Размножается она обычно в лимане перед устьями реки, но в маловодные годы (1959) поднимается для нереста также и в реку (на 50—60 км). Судя по количеству икры в лимане, численность этой сельди невелика, но в последние годы она увеличивается. Благодаря заходу этой формы сельди в Днепр общий улов сельди в реке в 1959 г. не уменьшился (против ожидания). Возможно, что с сокращением стада типичной проходной сельди стада приустьевой сельди и пузанка увеличатся.

Таким образом, с постройкой Каховской ГЭС интенсивность размножения типичной проходной сельди сильно снизилась, поэтому следует ожидать уменьшения ее промысловых запасов.

Интересно, что плотины на некоторых реках, сооруженные на расстоянии около 300 км от устья, не оказали существенного влияния на численность стад сельди: плотина Днепрогэса на Днепре (340 км), Тройская плотина на р. Гудзон в Америке (290 км). По всей вероятности, это относится и к Цимлянской плотине на Дону (330 км). Отрицательную роль играет Кочетовский шлюз (170 км), когда он закрывается рано. Все эти реки объединяет то обстоятельство, что основные нерестилища сельди в них расположены ниже названных плотин.

До сооружения Каховской ГЭС нерестилища осетра были разбросаны на всем нижнем Днепре, начиная от дельты и кончая предплотинным участком у Днепрогэса, но главные нерестилища находились ниже г. Новой Каховки. После постройки Каховской ГЭС основным нерестилищем (судя по количеству отложенной икры) стал служить участок непосредственно ниже г. Новой Каховки, который прежде если и использовался осетром для нереста, то очень мало (икры его здесь мы не находили, хотя и искали). Появилось нерестилище у плотины ГЭС (на баре). Осетр продолжает использовать и старые нерестилища — ниже г. Херсона и у с. Львово. Условия кладки икры в разные годы зависят от проточности нерестилищ: в маловодные годы часть нерестилищ заиливается, а кроме того, за последнее время усиливается обрастание субстрата дрейссеной, уменьшаются площади с россылями мертвой ракушки. В последние два года осетр стал откладывать икру на живую

дрейссону, чего раньше не наблюдалось. Это связано, по-видимому, с увеличением численности дрейссены на нерестилищах (у Новой Каховки).

Ежегодно нами облавливалась икра от 32—40 самок осетра. Начало нереста осетра, как и сельди, в новых условиях стало несколько запаздывать (приблизительно на неделю) в соответствии с запаздыванием весеннего прогрева воды. Интенсивность нереста осетра, судя по количеству ловимых икринок, сильно изменяется по годам, причем в многоводные годы (1956, 1958) нерест бывает интенсивнее. Самый слабый нерест отмечен в маловодный 1959 год (табл. 3). Выживаемость икры и личинок осетра в новых условиях сильно понизилась (табл. 3).

Таблица 3

Уловы икринок осетра на нерестилище у г. Новой Каховки

Год	Число траулеров	Поймано личинок, шт.		Процент мертвых и уродливых икринок и личинок *
		всего	на одного траулера	
1956	15	102	6,8	30,6
1957	29	91	3,1	35,4
1958	34	226	6,7	26,2
1959	27	56	2,1	24,2

* Включая улов на нерестилище у ГЭС.

Количество мертвых и уродливых икринок и личинок на нерестилищах у г. Новой Каховки и у ГЭС в разные годы составляло в среднем от 24,2 до 35,4%. На одном из прежних основных нерестилищ — у с. Большие Гирла — мертвых и уродливых икринок в 1953 г. было всего 19,1% (в другие годы — неизвестно). Особенно много мертвых и уродливых икринок было в первые два года после постройки ГЭС: в 1956 г. — 30,6% и в 1957 г. — 35,4%. Интересно, что в эти годы не обнаружено ни одного сеголетка осетра (по данным А. Ф. Ляшенко). В последние два года число мертвых и уродливых икринок и личинок несколько снизилось (в 1958 г. — 26,2%, в 1959 г. — 24,2%). В эти годы молодь осетра ловилась, хотя и в небольшом количестве. Чаше она встречалась в 1958 г. (нерест был интенсивнее), но все же ее было во много раз меньше, чем до постройки ГЭС. Лучшему выживанию личинок осетра в последние два года способствовало снижение количества или полное отсутствие их врагов — гидр. Как показали наши опыты, гидры, взятые с нерестилищ, способны уничтожать свободных эмбрионов осетра, парализуя их. После зарегулирования Днепра на нерестилищах осетра появилось громадное количество гидр, которые несомненно приносят большой ущерб численности личинок, но в 1958 г. гидр было гораздо меньше, чем в 1956 и 1957 гг., а в 1959 г. их совсем не было (за отсутствием зоопланктона — их пищи).

Таким образом, хотя нерест осетра в новых условиях и осуществляется, но эффективность его, как и у сельди, резко упала. Чтобы объяснить это, надо в первую очередь выяснить причины пониженной выживаемости эмбрионов и личинок. Исследовать состояние половых продуктов у осетров мы не могли, но по аналогии с другими днепровскими рыбами, а также с донской белугой, задерживаемой Кочетовским шлюзом (Петропавловская, 1952), можно предполагать, что у части

осетров, задерживаемых Каховской плотинной, процесс созревания икринок нарушается. Это предположение подтверждается довольно частыми случаями приема на Херсонский рыбный комбинат самок с «перебитой» икрой, а также высоким процентом мертвых и уродливых икринок и личинок осетра с нерестилищ (см. выше).

Основной причиной увеличения гибели осетра на ранних стадиях развития является, по-видимому, снижение их жизнестойкости вследствие нарушений в развитии половых продуктов (перезревание или другие нарушения) у какой-то части производителей, задержанных плотинной (как и у сельди). Можно предполагать также, что в разные годы состояние (зрелость) половых продуктов у осетров, входящих в реку, бывает различным, а потому и степень влияния задержки рыб плотинной на эффективность размножения может быть не одинаковой.

Как видно из изложенного, в условиях размножения и дальнейшей судьбе обеих проходных рыб — сельди и осетра — есть много общего. В современных условиях (наличие плотины) для нормального созревания половых продуктов, их вымета и инкубации икры расход воды в период нереста должен быть не менее 6000 м³/сек. (как в мае 1958 г.). Но и при таких условиях у сельди созревает только одна порция икры. Поддерживать и увеличивать стадо сельди необходимо путем рыболовных мероприятий, для чего срочно требуется разработать соответствующую биотехнику. Пока же следует уделять должное внимание охране сельди: соблюдать запрещение ее лова во время хода и нереста (15—20 дней) и прекратить вылов (в качестве прилова) молоди сельди ставными неводами на морском побережье. Для поддержания и увеличения стада осетра необходимо ускорить строительство запланированного рыболовного завода, полностью запретить лов осетровых в Днепре, лимане и в море на участке севернее линии Одесса — мыс Тарханкут, а также запретить всякое рыболовство на нерестилищах осетра. Кроме того, следует увеличить промысловую меру на осетровых. У Каховской плотины нужно насыпать искусственное нерестилище (сначала как опытное). Необходимо также прекратить сброс сточных вод Херсонского крекингзавода в Днепр.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева С. П. 1956. Условия и результаты размножения сельди и рыба в зарегулированном стоке Дона. — Аннот. к работам, выполн. Всес. н.-и. ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1955 г., Сб. 1.
- Владимиров В. И. 1953. Условия размножения рыб в Нижнем Днепре и прогноз воспроизводства их запасов в связи со строительством Каховского гидроузла. — Труды Ин-та гидробиол. АН УССР, № 31.
- Владимиров В. И. 1955. Условия размножения рыб в Нижнем Днепре и Каховское гидростроительство. Киев.
- Владимиров В. И. 1957. Условия размножения проходных рыб в Днепре в первый год его зарегулирования Каховской ГЭС. — Рыбн. хоз., № 8.
- Владимиров В. И. 1959. Влияние зарегулирования стока р. Днепра Каховской ГЭС на развитие половых продуктов у сельди. — Зоол. журн., т. 33, вып. 10.
- Нусембаум Л. М. 1949. Перезревание икры как причина снижения ее рыболовных качеств. — Труды лаб. основ рыболовства, т. 2.
- Петровская В. Н. 1952. Результаты анализа половых желез самок и самцов белуги, задержанных Кочетовским плотином. — Рыбн. хоз., № 10.
- Привольнев Г. И. и Харченко Л. Н. 1949. Стойкость эмбрионов, развивающихся из перезрелой икры рыб. — Докл. АН СССР, т. 29, № 1.

О ВОЗДЕЙСТВИИ ЩУКИ И ОКУНЯ НА ПОПУЛЯЦИЮ НЕКОТОРЫХ РЫБ В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ

О. А. Попова

(Лаборатория икhtiологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

Имеющийся в нашем распоряжении материал о питании двух видов хищных рыб — щуки и окуня — в дельте Волги позволяет проанализировать зависимость пищевых взаимоотношений этих видов от экологических условий. Остановимся в основном на двух вопросах: на обеспеченности хищных рыб пищей и на изменении характера воздействия хищников на популяцию промысловых рыб в зависимости от местообитания.

Для определения влияния экологических условий на характер питания хищных рыб нами были выбраны в дельте Волги два различных участка. Один из них расположен в средней зоне дельты, в районе основных нерестилищ ряда промысловых рыб. Он изобилует обширными площадями ильменей и протоками разной величины. Средняя зона является начальным пунктом ската молоди промысловых рыб с нерестилищ. Молодь скатывается в этой зоне по протокам концентрированными скоплениями.

Вторым участком было низовье дельты, переходная зона от надводной дельты к ее подводной части, где кончаются острова и протоки и начинается широкая мелководная акватория, лишенная ярко выраженного поверхностного стока и сильно зарастающая летом плавающей и погруженной растительностью. Течение здесь замедленное и частично находится под влиянием сгонных и нагонных ветров. Все это создает очень благоприятные условия для откорма молоди промысловых рыб в этой зоне. В низовье дельты скат молоди по протокам заканчивается, и молодь распространяется по всей залитой акватории предустьевого пространства. Часть молоди скатывается дальше в море (лещ), часть остается в авандельте для откорма (вобла, сазан) (Коблицкая, 1958).

Наблюдения велись в годы с разным гидрологическим режимом. Это позволяет выяснить влияние характера паводка на условия откорма хищников. Характер паводка, время его наступления, высота и продолжительность имеют наибольшее значение в средней зоне дельты, определяя эффективность нереста, урожайность молоди и условия ската молоди промысловых рыб в море. Основные наблюдения проведены в 1952—1953 и 1956—1957 гг., в весенне-летний период, т. е. во время нереста и ската промысловых рыб. Мы постараемся показать главным образом характер влияния хищников на новое пополнение промысловых рыб в начальном и конечном пунктах ската.

Было проанализировано питание 1465 щук и 2338 окуней. Использован также материал М. Н. Ивановой (1956) о питании окуня. Данные о питании хищников обрабатывались по методике К. Р. Фортунатовой (1949, 1951).

По численности окунь в средней зоне и в низовье дельты преобладает над щукой. В средней зоне держатся как его молодь, так и половозрелые рыбы в возрасте двух-трех лет. В низовье дельты больше половозрелых рыб старших возрастов. Таков же характер распределения по возрастам и у щуки, но значительное количество ее молоди встречалось и в низовье дельты.

Кормовая база хищных рыб весной и летом состоит как из половозрелых промысловых и непромысловых рыб, так и из их молоди, скатывающейся с нерестилищ. При рассмотрении состава кормовой базы и ее использования хищниками необходимо выделить два биологических момента.

1. Весной (апрель-май) в обеих зонах наблюдается нерестовый ход полупроходных рыб. Доступнее всего для хищников нерестовая вобла, образующая в период размножения большие скопления. Она и составляет в это время основу питания щуки и окуня. Больше всего воблы хищники поедают в низовье дельты.

2. Летом (июнь-июль) состав кормовой базы в средней зоне дельты и в ее низовье не одинаков. В июне и июле молодь промысловых рыб (сазана, воблы, леща) скатывается с нерестилищ средней зоны. Для молодых щук и окуней, обитающих в этой зоне, молодь промысловых рыб вполне доступна по своим размерам, но по характеру ската особенно доступна для них молодь сазана. По выходе из ильменей и нерестово-выростных хозяйств молодь сазана скатывается плотными стайками вдоль берега близко от поверхности воды. Молодь же воблы и леща скатывается в стрежневой части протоков более разреженными скоплениями (Коблицкая, 1958). Поэтому основной пищей как щуки, так и окуня в средней зоне дельты оказывается молодь сазана (рис. 1).

В низовье дельты наиболее массовыми формами из половозрелых рыб были мелкие непромысловые рыбы: колюшка, щиповка, бычки, образующие в период размножения значительные скопления. Эти виды и служили здесь основными объектами питания щуки и окуня (рис. 1). Молодь промысловых рыб держится в этой зоне очень рассредоточенно; наибольшие концентрации образует молодь воблы, однако значительное количество ее отмечено только в пище сеголетков щуки (рис. 1).

Остановимся подробнее на питании хищников в средней зоне дельты. Скат молоди промысловых рыб с нерестилищ средней зоны начинается обычно в первых числах июня, но в пище хищников молодь сазана появляется только в середине июня, когда она достигает размеров 1,5—2,0 см. В пище окуня как более мелкого хищника молодь сазана обнаруживается несколько раньше (рис. 1). Размеры молоди сазана в водоеме в течение периода ската увеличиваются, в связи с чем меняется и размерный состав потребляемых хищниками мальков. Первое время хищники отбирают наиболее крупную молодь из имеющейся в водоеме, к окончанию же ската окунь и щука могут потреблять только самых мелких мальков (рис. 2). Хищники потребляют в основном мальков длиной от 2 до 6 см, наибольшее количество которых в водоеме наблюдалось в конце июня — начале июля. Максимальный размер мальков сазана в желудках щук равен 10 см, а желудках окуня — 7 см.

В низовье дельты молодь сазана потребляется хищниками в те же сроки, но в незначительном количестве (рис. 1, табл. 1).

Степень потребления молоди сазана в средней зоне дельты меняется в зависимости от гидрологического режима паводка и от характера расположения нерестилищ. В годы с высоким паводком потребление ее резко уменьшается, поскольку быстрое течение и мутность воды снижают ее доступность для хищников (Танасийчук, 1957). Так, в 1957 г., когда

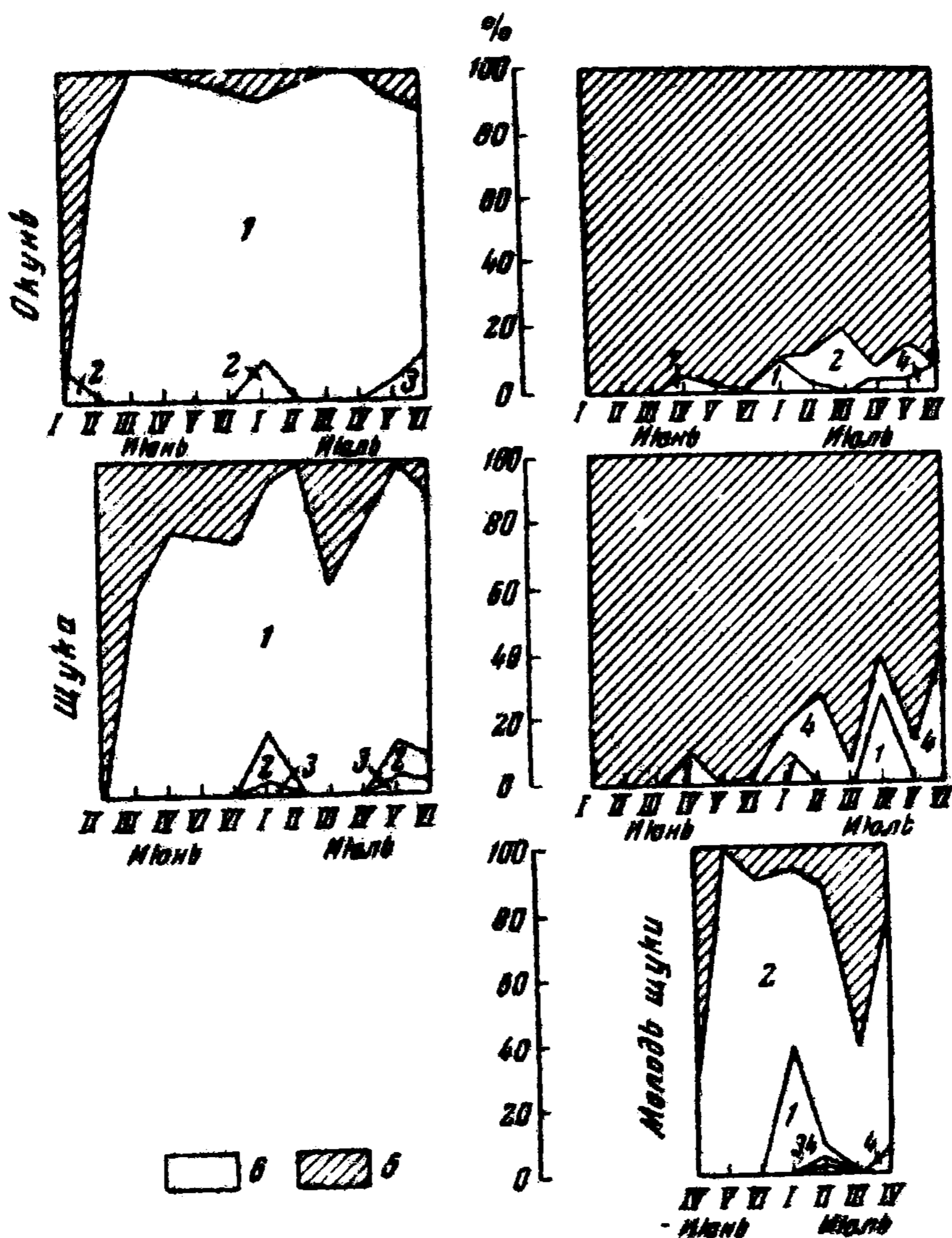


Рис. 1. Соотношение промысловых и непромысловых видов рыб в пище щуки и окуня в средней зоне (слева) и низовье (справа) дельты Волги в июне — июле, % по весу

1 — молодь сазана; 2 — молодь карася; 3 — молодь леща; 4 — молодь другой рыбы; 5 — молодь промысловых рыб; 6 — непромысловые рыбы

паводок был очень высокий, хищники в июне-июле совсем не потребляли молоди сазана (табл. 1), хотя в водоеме ее было достаточно много. Молодь сазана появилась в пище хищников только в августе-сентябре (в необычное время), когда уровень воды уже сильно упал.

В разных участках одной и той же зоны потребление молоди также различно. Наибольшее потребление молоди сазана (до 60 экз. в одном желудке) отмечено у выходов с естественных нерестилищ, где охота хищников ничто не мешало. У нерестово-выростных хозяйств, открываю-

щихся в узкие протоки («Дуданак» на р. Поперечной), потребление молоди было в пять раз больше, чем у хозяйств, имеющих выход в широкие судоходные рукава («Грачов» на р. Бахтемир), так как в узком мелководном протокe концентрация, а следовательно, и доступность молоди для хищников гораздо выше (табл. 1). В некоторые моменты у нерестово-выростного хозяйства «Дуданак» молодь сазана составляла 100% встречаемости в пище хищников при 45 экз. в одном желудке, тогда как у хозяйства «Грачов» она редко достигала 65% при 5 экз. в одном желудке.

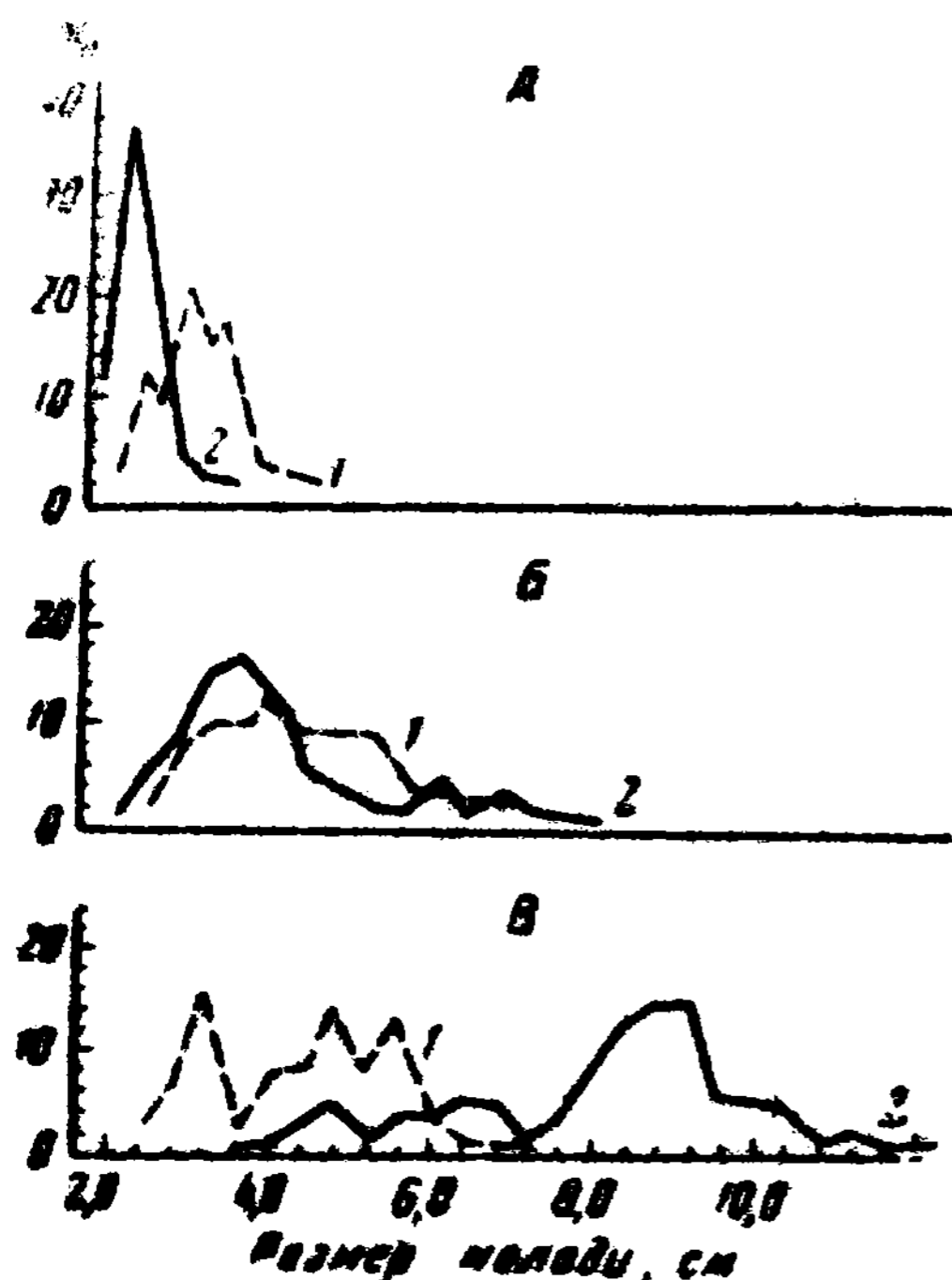


Рис. 2. Размерный состав молоди сазана в пище щуки и в уловах мальковой ловушки (средняя зона дельты, июнь — июль)

А — первая половина июня; Б — вторая половина июня; В — первая половина июля; 1 — в пище щуки; 2 — в уловах

Зная суммарный рацион хищников за два месяца (июнь и июль), процент молоди промысловых рыб в рационе, а также средние размер и вес хищника и жертвы, можно подойти к определению общего количества молоди, уничтоженной одним хищником.

Таблица 1

Потребление молоди сазана щукой и окунем в дельте Волги в период ската

Год	Условия ската		Процент встречаемости молоди сазана (средняя зона дельты)	
	широкий	узкий	в пище щуки	в пище окуни
1952	Низкий	Узкий	61,5	72,5
1956	»	Широкий	16,9	33,0
1957	»	»	0	0

Примечание. В июльские дельты молодь сазана встречалась в пище щуки в 10% случаев и в пище окуня — в 15% случаев (1953 г.)

Мы сопоставили интенсивность питания тех размерных групп щуки и окуня, которые встречаются одновременно в обеих зонах, а именно щуки длиной 30—39 см и окуня длиной 15—25 см. За два летних месяца и

средней зоне хищники потребляют вдвое больше пищи, чем в низовье дельты (табл. 2).

В средней зоне 97,6% двухмесячного рациона окуня и 76,8% рациона щуки составляет молодь сазана, а в низовье — только 13,4% (у щуки) и 2,3% (у окуня). Основную часть рациона окуня в низовье составляют

Таблица 2

Количество молоди сазана, съеденной щукой и окунем
в двух зонах дельты Волги за период ее ската
(июнь — июль)

Хищник	Зона	Рацион	Процент молоди сазана в рационе	Размер молоди, см	а
Щука (30—39 см) Окунь (15—25 см)	Средняя	4,136	76,80	4,00	682
	Низовье	1,593	13,40	3,00	100
	Средняя	0,891	97,60	4,25	276
	Низовье	0,455	2,30	2,73	16

бычки (49%), а щуки — густера (38%) и бычки (16%). Наиболее показательно количество съеденных одной рыбой мальков: в средней зоне щука за два месяца съедает 682 экз. и окунь — 276 экз. молоди сазана, в низовье же щука — 100 экз., и окунь — 16 экз.

Данные о количестве потребляемой хищниками молоди сазана в средней зоне в зависимости от размеров щуки и окуня представлены на рис. 3. С увеличением размера хищника увеличиваются (но до определенного предела) как средние размеры молоди сазана, так и количество экземпляров, съеденных одним хищником. Максимальный ущерб численности молоди сазана наносят щуки размером 20—40 см и окуни 15—25 см. Более крупные хищники молодь промысловых рыб почти не потребляют.

Молодь воблы потребляется хищниками в средней зоне дельты в небольшом количестве, причем с увеличением размера хищника значение ее в пище щуки и окуня уменьшается. Молодь леща встречается главным образом в пище сеголетков щуки и окуня, да и то единично.

Особо следует остановиться на роли сеголетков и годовиков щуки (до 20 см длиной), которые встречались как в средней зоне дельты, так и в ее низовье. Питаются они в обеих зонах гораздо интенсивнее, чем щуки больших размеров (табл. 3). Рацион молоди щук в низовье дельты выше,

Таблица 3

Количество молоди промысловых рыб, съеденной мальками щуки
в двух зонах дельты за период ската

Зоны	Рацион	Состав молоди в рационе			а
		вид	%	размер, см	
Средняя	5,057	Сазан	54,2	3,3	98
		Вобла	10,6	2,9	30
		Лещ	3,6	2,5	17
Низовье	8,110	Сазан	2,3	4,0	2
		Вобла	87,9	3,0	329
		Лещ	0,2	2,5	1

чем в средней зоне. Щурята в средней зоне съедают за два летних месяца 5,987 своего веса, а в низовье — 8,110. Если в средней зоне питание щук базируется на молоди сазана, составляющей 54,2% рациона, то в низовье основной пищей щурят является молодь воблы (до 87,3).

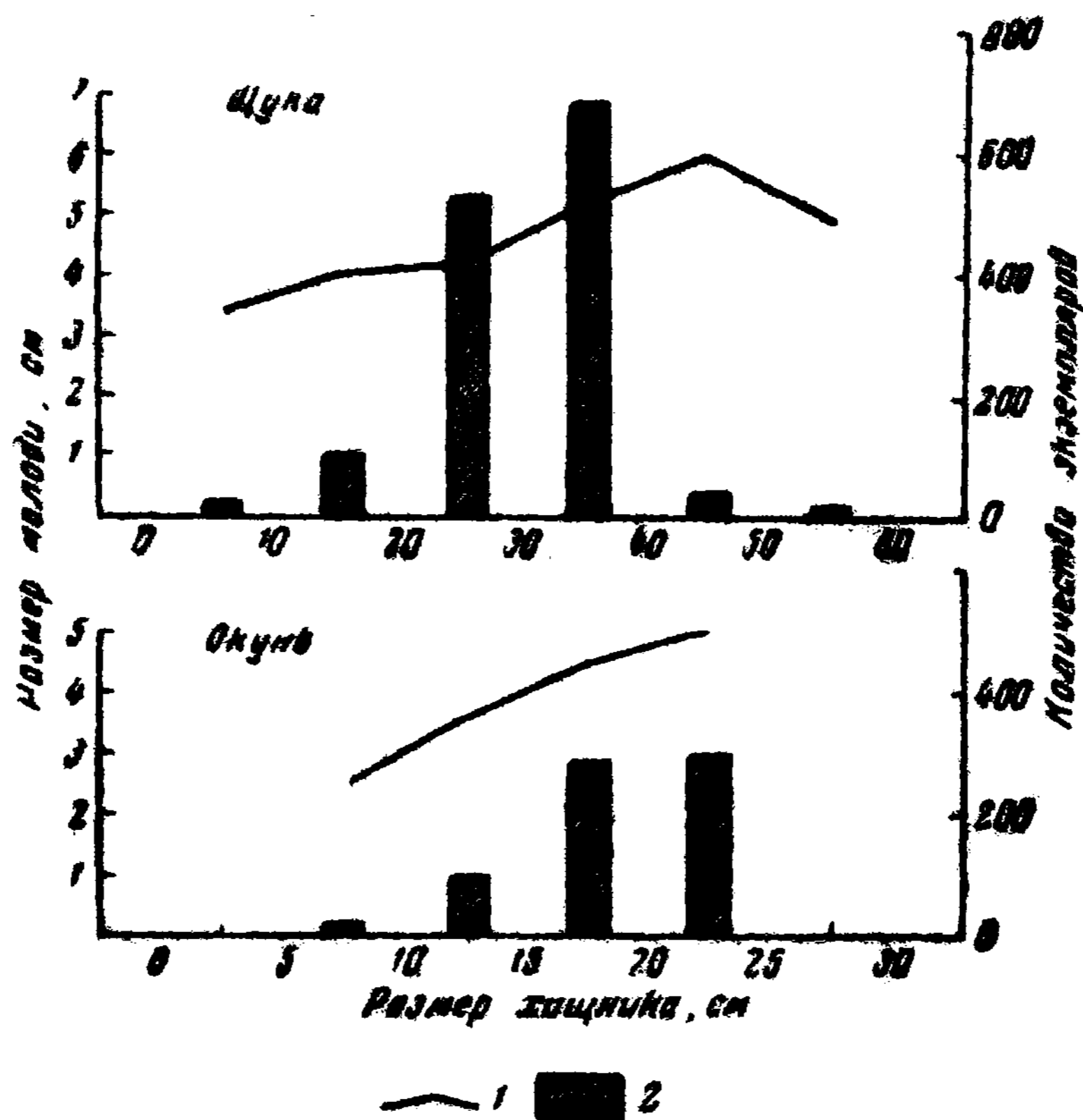


Рис. 3. Размеры и количество молоди сазана, съеденной хищниками разных размеров в средней зоне дельты Волги за два месяца (июнь — июль)

1 — размеры мальков, 2 — количество экземпляров

В средней зоне молодая щука съедает за два месяца 98 мальков сазана и 50 мальков воблы, а в низовье — только 2 малька сазана, но 329 мальков воблы (при близких средних размерах молоди в обеих зонах).

ВЫВОДЫ

1. Состав пищи и интенсивность питания щуки и окуня в дельте Волги связаны, с одной стороны, с распределением самих хищников и ритмом питания их на разных этапах развития и, с другой стороны, с составом кормовой базы и степенью ее доступности. Основной пищей щуки и окуня в дельте Волги летом служат массовые и наиболее доступные организмы: в средней зоне — молодь промысловых рыб (главным образом сазана), а в низовье — мелкие непромысловые рыбы (колюшка, шиповка, бычки). Молодью промысловых рыб (воблы) в низовье дельты питаются только сеголетки щуки. Таким образом, наибольший ущерб численности молоди промысловых рыб хищники наносят в средней зоне дельты.

2. Максимальное количество молоди сазана потребляют щуки размером 20—40 см и окуни 15—25 см.

3. Основное влияние со стороны хищников испытывает на себе молодь сазана длиной от 2 до 6 см. Мальков как более мелких, так и более крупных хищники избегают. Наибольшее количество молоди сазана потребляется хищниками в конце июня — начале июля, когда размеры мальков и в водоеме колеблются в этих пределах.

4. Интенсивность потребления молоди промысловых рыб в средней зоне дельты определяется гидрологическим режимом паводка и различным строением протоков, по которым молодь скатывается по выходе из ильменей. В годы с низким паводком потребление молоди хищниками сильно возрастает. Наиболее велико оно у естественных нерестилищ и у нерестово-выростных хозяйств, имеющих выход в узкие мелководные протоки и ерики.

5. Учитывая ущерб, наносимый щукой и окунем пополнению запасов промысловых рыб в дельте Волги, необходимо в период ската организовать интенсивный отлов хищников в средней зоне. Особое внимание следует обратить на окуня, поскольку мелкая тугорослая форма его в этой зоне является малоценным хозяйственным продуктом и может рассматриваться как сорная рыба. Между тем он потребляет много молоди промысловых рыб.

Одновременно в средней зоне необходимо провести и другие мелiorативные мероприятия, в частности обеспечить выпуск молоди из нерестово-выростных хозяйств в крупные протоки Волги, минуя мелкие рукава и ерики, где она наиболее доступна для концентрирующихся здесь хищных рыб. При выпуске молоди из нерестово-выростных хозяйств следует учитывать оптимальные размеры потребляемой хищниками молоди.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванова М. Н. 1956. Питание окуня в дельте Волги. — *Вопр. ихтиол.*, вып. 7.
- Коблицкая А. Ф. 1958. Сезонные миграции молоди рыб в низовье дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока. — *Труды Астраханского заповедника*, вып. 4.
- Танасийчук В. С. 1957. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб. — *Труды Касп. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф.* (КаспНИРО), т. XIII.
- Фортунатова К. Р. 1949. Некоторые данные по биологии питания хищных рыб в дельте р. Волги. — *Зоол. журн.*, т. 28, вып. 5.
- Фортунатова К. Р. 1951. Методика изучения питания хищных рыб. — *Зоол. журн.*, т. 30, вып. 5.
- Фортунатова К. Р. 1957. Некоторые данные о влиянии хищников на размерный состав популяции рыб. — *Зоол. журн.*, т. 36, вып. 4.

О СВЯЗИ ПЛОДОВИТОСТИ, ЖИРНОСТИ РЫБ И ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ ИКРИНОК У СЕЛЬДЕВЫХ

Л. Е. Анохина

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

Плодовитость — одно из важных звеньев динамики численности рыб, первое звено кривой пополнения. Для выяснения динамики численности рыб определенной популяции необходимо знать плодовитость половозрелых особей, составляющих часть популяции. До недавнего времени изучению плодовитости рыб уделялось явно недостаточное внимание. Многих ихтиологов уже не удовлетворяет знание числа выметываемых самкой икринок без глубокого причинного анализа их количества. Слабая изученность высокой плодовитости рыб (по сравнению с другими позвоночными животными) привела к тому, что плодовитость рассматривали как несущественное и неприспособительное для рыб свойство. Ряд ихтиологов придерживается этого мнения и сейчас.

В начале 50-х годов Свэрдсон (Svårdson, 1949) и Г. В. Никольский (1950, 1953) высказали положение, что плодовитость рыб является таким же приспособительным свойством, как скорость роста, размер и возраст наступления половой зрелости, характер изменчивости ряда признаков рыб определенной популяции и др.

Предлагаемые вниманию настоящего совещания результаты изучения некоторых вопросов плодовитости самок салаки, нерестящейся в Рижском заливе Балтийского моря, и мелкой онежской сельди Белого моря являются небольшой частью работ, проводимых в лаборатории ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР по исследованию динамики плодовитости рыб и выяснению ее приспособительного значения. В своем докладе мы рассматриваем только индивидуальную абсолютную плодовитость самок.

Плодовитость самок, составляющих часть популяции, неодинакова. Например, у весенненерестующей салаки, по данным Л. А. Раинак (1958), максимальная плодовитость в 67 раз превышает минимальную. У других видов рыб колебания плодовитости менее значительны. Установлено, что более крупные рыбы более плодовиты и что с улучшением условий питания и усилением темпа роста, а в ряде случаев и с увеличением коэффициентов упитанности средняя плодовитость рыб равной длины, веса или возраста в разные годы увеличивается. Но практически совершенно не исследованы причины колебания плодовитости рыб, составляющих одну размерную, весовую или возрастную группу.

Мы считаем, что для выяснения причин колебания плодовитости недостаточно иметь только данные обычного биологического анализа и нужно проводить дополнительные исследования. Для выяснения причин колебания плодовитости салаки и мелкой онежской сельди мы сопоставили полученные нами данные просчета плодовитости, биохимического исследования самок на содержание жира (в рыбе без внутренностей) и промера диаметра отдельных икринок. Материал собран в Рижском заливе Балтийского моря и Онежском заливе Белого моря в 1956—1958 гг.

Для анализа отбирали самок главным образом в IV стадии зрелости или близкой к ней, т. е. перед нерестом. Методика работы описана ранее (Анохина, 1959, 1960 а, б). Отметим лишь, что определяли индивидуальную жирность самок перед нерестом и не исследовали весь годовой цикл накопления и расхода жира у сельди. Икра весенненерестующей салаки может развиваться как при снижении (Люман — Lühtan, 1953), так и при повышении (Кордыль — Kordyl, 1951; Микициньская — Mikicińska, 1954; Кривобок и Тарковская, 1957) жирности самок, что полностью согласуется с нашими данными (Анохина, 1960а). Развитие гонад осенненерестующей сельди всегда сопровождается понижением жирности самок (Люман, 1953; Анохина, 1960а).

На основании определения плодовитости и жирности 257 самок салаки длиной от 10 до 21 см выявлен ряд закономерностей связи плодовитости и жирности рыб. Наиболее четкие результаты получены при группировке салак по длине.

В связи с наличием у салаки двух сезонных группировок — весенне- и осенненерестующих — сравнение проводилось не только по годам, но и по сезонам нереста.

Характерно, что индивидуальная жирность самок как весенне-, так и осенненерестующих рыб широко колеблется (от 1 до 16% жира в сыром веществе), причем салаки одинакового размера, выловленные в одном месте и в один и тот же день, могут сильно различаться по жирности, хотя тенденция увеличения жирности с увеличением размеров и возраста рыб выявляется достаточно четко.

Изменения плодовитости и жирности весенненерестующей салаки в пределах одного сезона нереста наиболее тщательно прослежены по материалу, собранному весной 1957 г., когда жирность колебалась особенно сильно, а общая кривая этого показателя имела две вершины. Поэтому весенний материал 1957 г. делился на две группы — жирных и тощих салак. Группу «жирных» составили рыбы, жирность которых превышала 20% в сухом веществе, группу «тощих» — рыбы, жирность которых была меньше 20%. В пределах одной размерной группы более жирные самки оказались плодовитее, и наоборот (рис. 1).

В материале, собранном весной 1956 и 1958 гг., нет такого четкого разделения на две группы. Сравнение жирности и плодовитости одно-размерных групп салаки в эти годы подтверждает выявленную нами положительную связь между этими показателями, особенно у рыб более крупных размерных групп (табл. 1).

Снижение плодовитости рыб ряда размерных групп сопровождается уменьшением в той или иной степени и их жирности по сравнению с плодовитостью и жирностью рыб предыдущей размерной группы. Так, на рис. 1 и жирность, и плодовитость «жирной» салаки длиной 18 см. меньше, чем у 17-сантиметровой салаки той же группы, в табл. 1 и плодовитость, и жирность салаки длиной 15 см меньше, чем у салаки длиной 14 см как в 1956, так и в 1958 г. Таким образом, уменьшение жир-

ности более крупных рыб непосредственно связано с сокращением их абсолютной индивидуальной плодовитости. Этим объясняется трансгрессивный характер вариационных рядов плодовитости салаки соседних размерных групп. Аналогичная связь жирности и плодовитости одноразмерных рыб отмечена и у осеннепереступающей салаки длиной свыше 15 см (табл. 2). По степени жирности рыбы без внутренностей салаки разделены на две группы. В группу «жирных» вошли самки жирностью от 20 до 32% в сухом веществе, а в группу «очень жирных» — самки жирностью свыше 34% в сухом веществе. Более жирные рыбы плодотворнее.

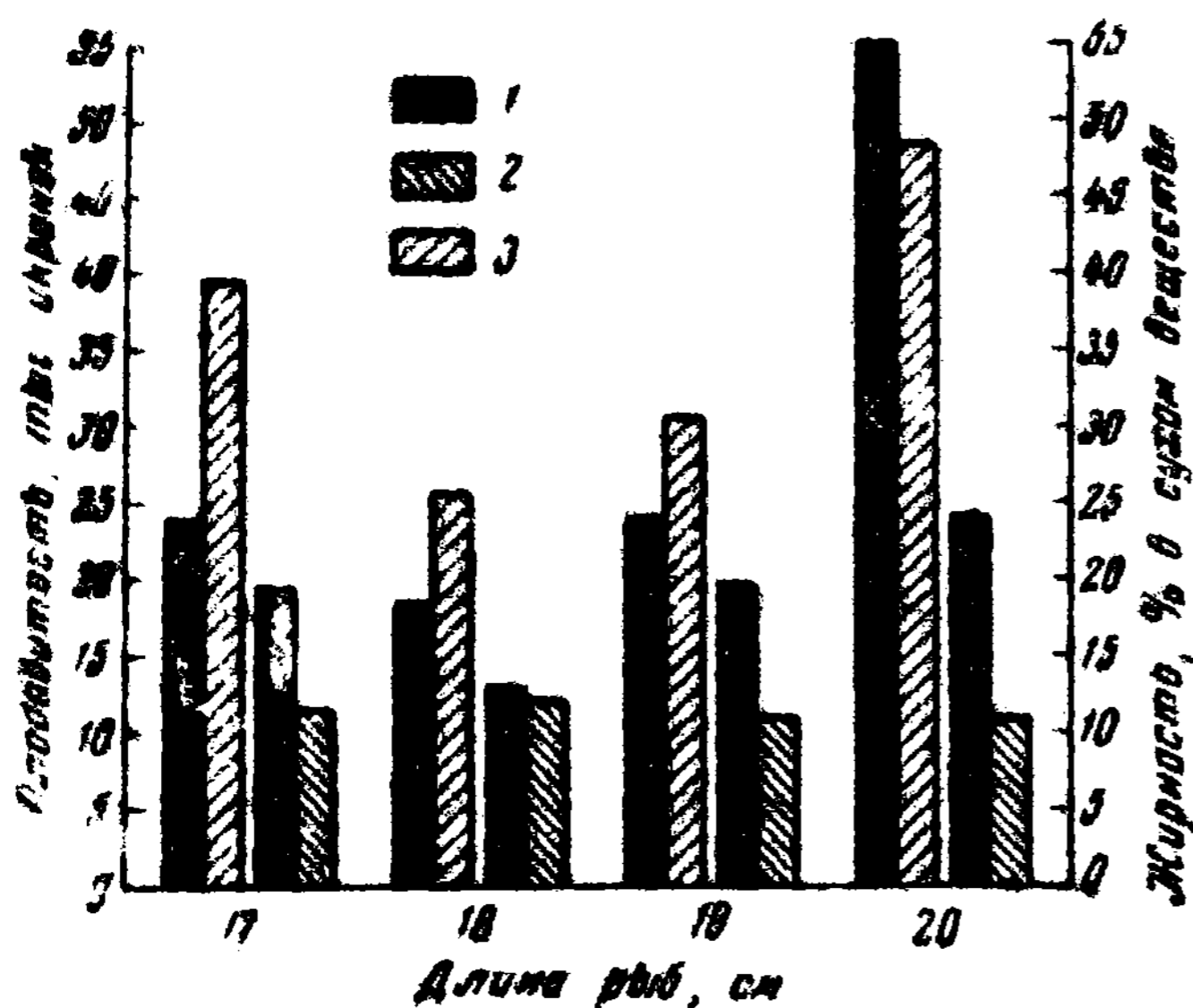


Рис. 1. Абсолютная индивидуальная плодовитость (1) и жирность «тощих» (2) и «жирных» (3) самок весеннепереступающей салаки (1957 г.)

на одну самку. Так, среди самок весеннепереступающей салаки, выловленных весной 1957 г., отмечается большая плодовитость у более жирных рыб одинакового размера (рис. 2), а также параллельное возрастание и абсолютной плодовитости и абсолютного количества жира (в одной рыбе) с увеличением длины тела.

Таблица 1

Абсолютная индивидуальная плодовитость и жирность весеннепереступающей салаки (1956—1958 гг.)

Год	Показатель	Длина рыб, см			
		13	14	15	16
1956	Плодовитость, тыс. икринок	10,6	14,5	11,4	22,4
	Жирность, % в сыром веществе	7,3	8,0	6,8	10,0
1958	Плодовитость, тыс. икринок	9,5	11,9	10,1	14,8
	Жирность, % в сыром веществе	7,4	7,2	3,6	9,8

Приведенные результаты исследования позволяют утверждать, что колебания плодовитости одноразмерных самок тесно связаны с колебаниями их индивидуальной жирности.

Колебания жирности салаки объясняются в основном условиями ее нагула в разные годы в течение как предыдущего нагульного периода, так и непосредственно перед перестом. По данным И. И. Николаева и Х. К. Криевс (1957а, б, 1958), а также Л. Н. Лисивненко (1958), для питания салаки был очень благоприятен 1955 г. и менее благоприятен 1957 г., что и обеспечило большую жирность и большую плодовитость

одноразмерных рыб в 1956 г. (табл. 1). Особенно неблагоприятен для питания салаки был 1956 г., чем и вызвано наличие осенью 1956 г. и весной 1957 г. двух групп рыб разной жирности и плодовитости.

Таблица 2

Абсолютная индивидуальная плодовитость и жирность
осенненерестующей салаки (1956 г.)

Группа рыб	Показатель	Длина рыб, см			
		16	17	18	19
«Жирные»	Плодовитость, тыс. икринок	20,1	32,8	30,3	39,1
	Жирность, % в сухом веществе	23,0	24,9	27,0	25,1
«Очень жирные»	Плодовитость, тыс. икринок	24,8	39,9	47,1	71,6
	Жирность, % в сухом веществе	41,0	42,5	43,4	40,6

Таким образом, в зависимости от условий питания салаки (включая развитие планктона и абиотические факторы), а также условий зимовки суровость которой также сказывается на жирности рыб и возрастной структуре нерестовой популяции, изменяется воспроизводительная способность стада. В хорошие годы особи одной и той же нерестовой популяции отложат больше икры.

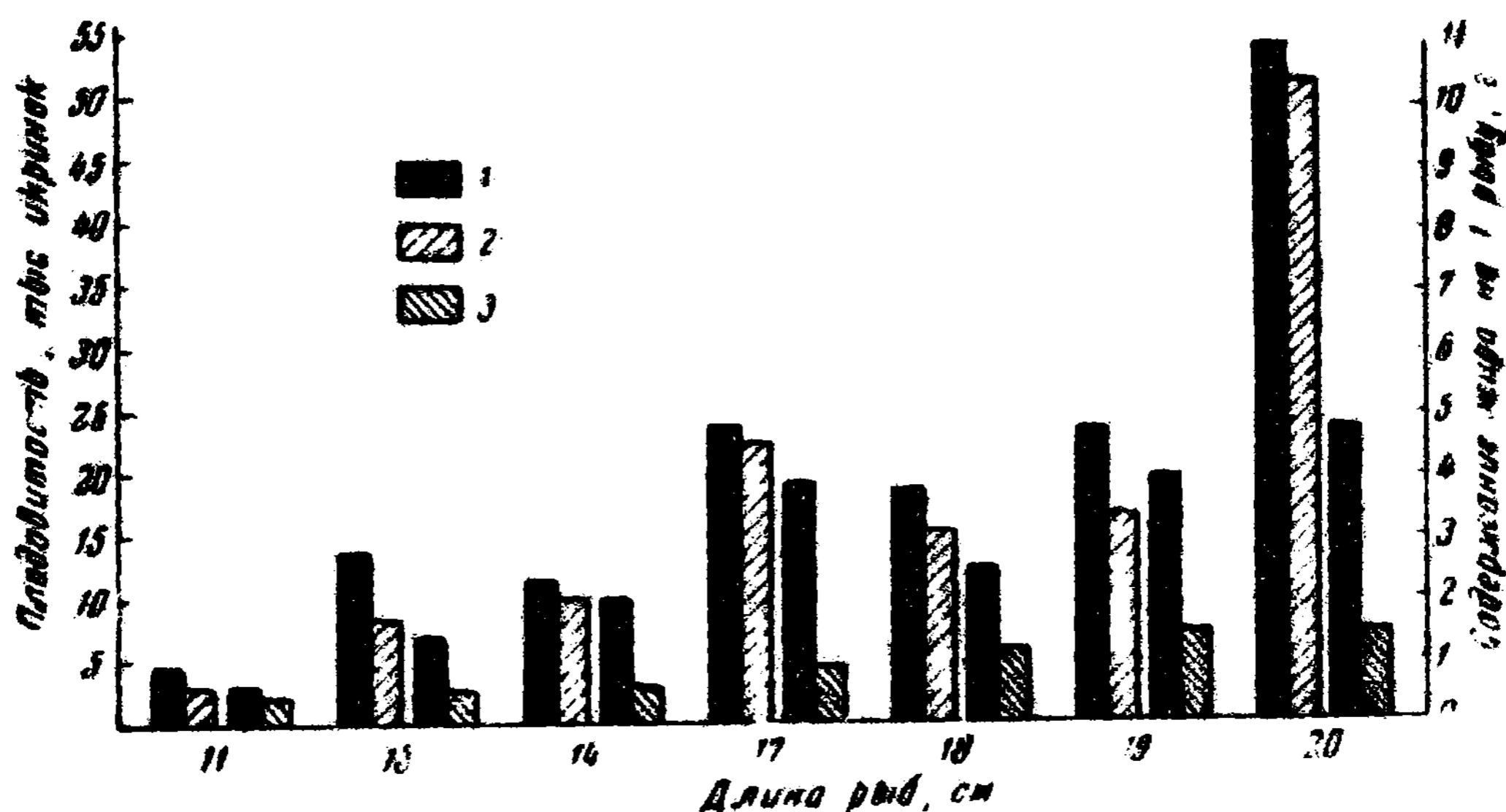


Рис. 2. Абсолютная индивидуальная плодовитость (1) и количество жира на одну «жирную» (2) и «тощую» (3) самку весенненерестующей салаки (1957 г.)

Наряду с исследованием салаки мы определяли жирность и плодовитость мелкой онежской сельди, которая была выбрана в качестве объекта исследования потому, что по размерам особей она близка к салаке, а ее максимальная абсолютная индивидуальная плодовитость превышает минимальную только в девять раз (Безрукова, 1938). Здесь можно было ожидать иных соотношений между жирностью и плодовитостью самок. Действительно, у мелкой онежской сельди не наблюдается какой-либо устойчивой связи плодовитости с жирностью. Жирность сельди колеблется от 0,8 до 10% (в сыром веществе), т. е. в 20 раз, что говорит о большой разнокачественности подошедших на нерест самок; плодовитость же ее колеблется только в три раза, от 5 до 14 тыс. икринок.

Различия в условиях нагула и зимовки сельди, нерестившейся в 1957 и 1958 гг., не сказались на изменении плодовитости одморазмерных и одновозрастных рыб, а также самок, имеющих одинаковый общий вес, вес без внутренностей и коэффициенты упитанности.

Для выяснения влияния жирности самки на качество икринок мы измерили диаметры икринок у самок разной жирности, отбирая гонады IV стадии зрелости с желтыми, почти прозрачными икринками. Работами В. А. Мейена (1940), У. Си-цзя (1957) и Н. В. Лебедева (1959) доказано, что величина икринок зависит от их расположения по отношению к кровеносным сосудам; поэтому мы брали для промера 100 икринок в одном и том же месте (в передней трети гонады), составляли вариационный ряд размеров икринок, вычисляли средний диаметр икринок, σ и коэффициент вариации. По степени жирности самки подразделены на две группы. В группу жирных вошли самки выше средней жирности в группу нежирных — ниже средней.

Таблица 3

Коэффициент вариации размеров икринок
онежской сельди разной жирности
(1957 и 1958 гг.)

Группа рыб	Жирность, % в сыром веществе	Коэффициент вариации	
		$M \pm m$	σ
Нежирные	3.2	4.35 ± 0.23	0.69
Жирные	7.7	3.38 ± 0.17	0.44

По абсолютным размерам икринки жирных и нежирных самок существенно не различались, но колебания размера икринок у нежирных самок значительно больше, чем у жирных. Оказался разным и характер вариационных кривых размеров икринок: у всех жирных самок кривые одновершинные и компактные, у нежирных — более растянуты и в 80% случаев двух- и трехвершинные. В табл. 3 приведены коэффициенты вариации размеров икринок всех исследованных экземпляров онежской сельди разной жирности. Разница между ними статистически достоверна ($M_{\text{ант}} > 3$). Еще заметнее различаются коэффициенты у жирных и нежирных самок разного возраста — трех и четырех лет. Существенно также, что значения коэффициентов вариации жирных и нежирных трехлетков, а также четырехлетков не заходят друг за друга.

Таким образом, жирность самок мелкой онежской сельди, не влияя на плодовитость, сказывается на качестве икринок. Изменчивость размера икринок (диаметра и, следовательно, объема) имеет приспособительное значение. В хорошие для питания личинок годы это обеспечивает большее разнообразие в размерах личинок и сроках их выклева (Морозов, 1951), поэтому личинки будут лучше использовать планктон. В плохие же для питания личинок годы это обеспечит сохранение более сильных и жизнестойких личинок, вылупившихся из более крупной икры, при прочих равных условиях развития икринок и эмбрионов (Солейм — Soleim, 1942; Никитинская, 1956, и др.).

Установленные различные приспособительные свойства салаки (в отношении количества икринок) и мелкой онежской сельди Белого моря (в отношении качества икринок при неизменном количестве их) дают единый конечный результат — приведение численности рыб в соответствие с колеблющимися условиями среды. Эти различия, как мы по-

лагаем, связаны с особенностями биологии рассмотренных форм сельдевых. Основываясь на некоторых фактах, мы считаем, что салака, приспособившаяся к сильному влиянию хищников в Балтийском море, резко реагирует на уменьшение своей численности увеличением плодовитости и потому выдерживает большое изъятие промыслом, и численность ее быстро восстанавливается. Мелкая же (снежская сельдь (отличающаяся малым размахом колебаний плодовитости), смертность которой от хищников разного рода представляется нам меньшей, не приспособлена к большому изъятию промыслом, и численность ее восстанавливается медленно.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохина Л. Е. 1959. О связи плодовитости и жирности салаки *Clupea harengus tembras* L. — Докл. АН СССР, т. 129, № 6.
- Анохина Л. Е. 1960а. О характере изменений плодовитости салаки *Clupea harengus tembras* L., нерестящейся в Рижском заливе, в связи с изменениями ее жирности. Труды Латв. отд. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф., вып. 3.
- Анохина Л. Е. 1960б. О связи плодовитости и изменчивости размеров икринок с жирностью беломорской сельди *Cl. harengus pall. maris-albi*. — Докл. АН СССР, т. 133, № 4.
- Безрукова Е. А. 1938. Плодовитость беломорских сельдей. — Зоол. журн., т. 17, вып. 1.
- Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. 1957. Связь между созреванием половых продуктов салаки и количеством жира в ее теле. — Труды Латв. отд. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф., вып. 2.
- Лебедев Н. В. 1959. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб. — Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. Труды конфер., посвя. 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции, т. 1. Изд-во АН СССР.
- Лисиенко Л. Н. 1958. Характеристика хода и успешности нереста салаки в районе Вентспийса и восточного побережья Рижского залива. Фонды Латв. отд. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф.
- Мейс В. А. 1940. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб. — Докл. АН СССР, т. 28, № 7.
- Морозов А. В. 1951. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения. — Зоол. журн., т. 30, вып. 5.
- Никитинская И. В. 1958. О разнокачественности личинок сахалинской сельди (*Clupea harengus pallasii* Val.). — Научн. докл. высш. школы, сер. биол. наук, № 4.
- Николаев И. И. и Криевс Х. К. 1957а. Продуктивность и условия развития планктона в центральной Балтике и в Рижском заливе в 1955—1956 гг. — Труды Латв. отд. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф., вып. 2.
- Николаев И. И. и Криевс Х. К. 1957б. Продукция и условия развития планктона в центральной части Балтики и в Рижском заливе в 1957 г. Фонды Латв. отд. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф.
- Николаев И. И. и Криевс Х. К. 1958. Океанографический режим Балтики и состояние кормовых ресурсов салаки и кильки в 1958 г. Там же.
- Никольский Г. В. 1950. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов. — Зоол. журн., т. 29, вып. 6.
- Никольский Г. В. 1953. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб. — Очерки по общ. вопр. ихтиол. Изд-во АН СССР.
- Раниак Л. А. 1958. Плодовитость салаки и определяющие ее факторы. Труды Ин-та зоол. и бот. АН ЭССР. Гидробиол. исслед., вып. 1.
- У Си-пэй. 1957. Вестник Уханьского ун-та, № 1 (на китайск. яз. резюме на русск. языке).
- Żordyl E. 1951. Skład chemiczny dorzka i śledzia bałtyckiego w zależności od stopnia dojrzałości płciowej. — Prace Morskiego Inst. Rybackiego w Gdyni, No 6.
- Lühman M. 1953. Über die Fettspeicherung bei Ostseeheringen und ihre Beziehung zum Fortpflanzungszyklus. — Kieler Meeresforsch., vol. 9, No 2.
- Mikelińska J. 1954. Skład chemiczny mięsa śledzia bałtyckiego rasy wiosennej i charakterystyka chemiczna oboję, utrzymanego młodego śledzia w latach 1951—1952. — Prace Morskiego Inst. Rybackiego w Gdyni, No 7.
- Soleim P. 1942. Causes of rich and poor year classes of herring. Rept. Norw. Fishr. Mar. Invest., vol. 7, No 2.
- Swirdson G. 1949. Natural selection and egg number in Haddock. Ann. Rept. Inst. Fresh-water Res. Dronningholm, No. 29.

СОДЕРЖАНИЕ ЖИРА В НЕОПЛОДОТВОРЕННОЙ ИКРЕ ТЕКУЧИХ САМОК НЕРЕСТОВОГО СТАДА ВОБЛЫ

Ю. М. Чепракова

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

В 1957—1958 гг. нами проведена работа по определению количества жира в неоплодотворенной икре текучей воблы. Нашей задачей было выяснить связь между количеством запасных питательных веществ в икре самок, составляющих нерестовое стадо, и их морфологическими особенностями. Мы исходили из того, что характер динамики численности определяется пополнением и убылью — процессами, противоположными по направлению, но протекающим в единстве. Нам представляется, что пополнение сильно зависит от качества икры — начального этапа пополнения.

Размеры икринок у одной самки различны (Мейен, 1940; Штурбина, 1955). Однако, по данным Т. С. Расса (1947), амплитуда колебаний размера икринок специфична для каждого вида и может служить наряду с другим видовым признаком. Средний размер икринки у некоторых видов связан с морфологическими показателями самки — возрастом и длиной (Терещенко, 1917). Можно было предположить, что количество запасных питательных веществ в икре также связано с морфобиологическими особенностями самок. Ведь все питательные вещества, находящиеся в икринке к моменту откладки икры, накапливаются в процессе овогенеза в материнском организме и не пополняются до начала активного питания личинки. Процесс же накопления питательных веществ в икре протекает у различных видов рыб по-разному (Гинзбург, 1956; Лапицкий, 1949; Трусев, 1949) в зависимости от экологии вида. Поэтому количество запасных питательных веществ в зрелой икре отражает, с одной стороны, особенности развития материнского организма, а с другой, характер приспособления к условиям развития эмбриона и затем личинки до перехода на внешнее питание.

Самым подвижным из запасных питательных веществ является жир. В икре жир выполняет также гидростатическую функцию, обеспечивая в зависимости от характера и распределения различную плавучесть икры разных видов рыб. Часть жира, находящегося в икре некоторых видов рыб, оформлена в виде отдельной капли и выполняет гидростатическую функцию (Крыжановский и др., 1953; Крыжановский, 1956).

Мы определяли количество жира в пробах икры текучих самок нерестового стада воблы в период нереста (1957—1958 гг.) в нижней зоне дельты Волги (Коблицкая, 1957), на Дамчикском участке Астраханского

государственного заповедника. Прямо на месте вылова икру от каждой течушей самки собирали в отдельный бюкс, затем в лабораторных условиях проводили полимий биологический анализ самок, у которых была взята икра. Кроме того, определяли возраст, рассчитали по чешуе рост каждой особи и вычисляли коэффициент упитанности по Кларку. Пробы икры высушивали до постоянного веса при 60° , жир в них определяли при помощи аппарата Сокслета по методу Ружковского. Затем рассчитывали количество жира на 1 г сухого вещества икры. Содержание жира определено в икре 136 самок в 1957 г. и 312 самок в 1958 г.

В 1957 г. нерест проходил с 22 апреля по 5 мая. Нерестовое стадо воблы состояло из особей с половыми продуктами в IV и V стадиях зрелости. Самки ловились в течение всего нерестового хода.

В 1958 г. вобла пошла на нерест 15 апреля, но в связи с наступившим похолоданием нерест начался только 5 мая. С 16 апреля по 5 мая на нерестилищах и в русле реки ловилась вобла с половыми продуктами IV стадии зрелости. Переход икры в V стадию зрелости был задержан, и это, как показано, ниже, отразилось на количестве жира в икре.

Среднее содержание жира в икре нерестового стада воблы в 1957 г. равнялось 8,5% и в 1958 г. — 7,3%; минимальное — 5,4% (1957 г.) и 4% (1958 г.); максимальное — 12,2% (1957 г.) и 13,2% (1958 г.). Кривая содержания жира в икре в 1958 г. (рис. 1) более растянута и вершина ее сдвинута влево. По Ю. Д. Полякову (1958), это указывает на неблагоприятные условия овогенеза в 1958 г.

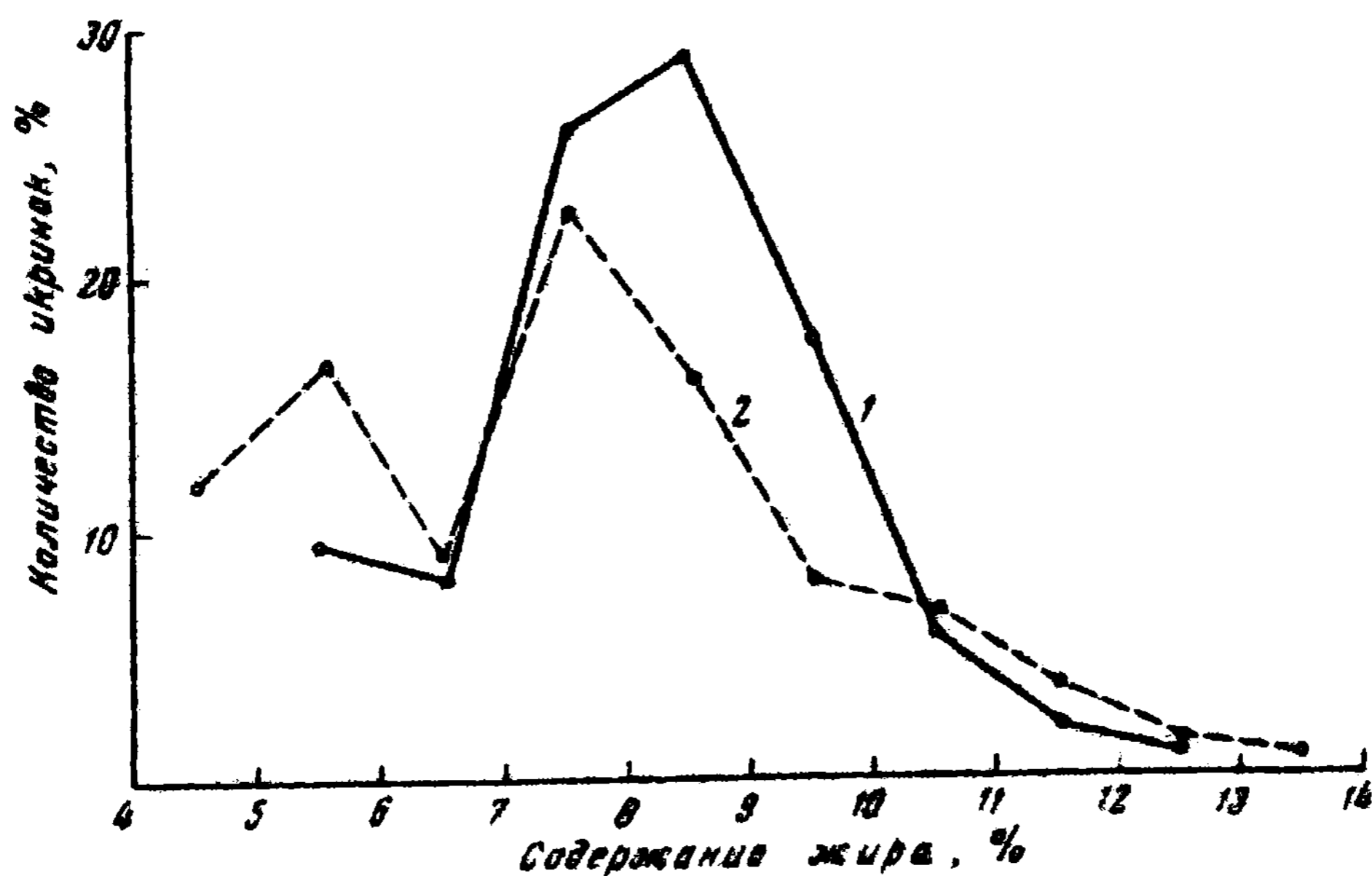


Рис. 1. Содержание жира в икре нерестового стада воблы в 1957 и 1958 гг.

1 — 1957 г., 2 — 1958 г.

В 1957 г. во время нереста отмечена тесная связь между возрастом самки и содержанием жира в икре (рис. 2). Больше жира содержалось в икре четырех- и пятигодовалых самок — модальных возрастных групп нерестового стада. В 1958 г. такой зависимости не установлено.

Как в 1957 г., так и в 1958 г. икра самок, выловленных в районах нерестилищ, содержала больше жира, чем у самок, которые пойманы на путях

к нерестилищам, расположенным выше по реке. Возможно, это связано с условиями нагула группировок воблы, нерестящихся в разных местах.

Во время нереста 1957 г. была ясно выражена зависимость между количеством жира в икре и приростом самки в длину в период овоге-

неза за предыдущий год: чем больше прирост, тем выше содержание жира в икре (рис. 3).

В результате сопоставления данных о содержании жира в икре с данными о среднем размере икринок, полученными С. Г. Васецким на том же материале, обнаружена зависимость между средним диаметром икринок и содержанием жира. Во время нереста 1957 г. содержание жира находилось в прямой зависимости от среднего размера икринок, а в 1958 г. эта связь оказалась обратной: наибольшее количество жира было в икре самок с мелкой икрой (рис. 4). Возможно, это объясняется похолоданием в марте-апреле 1958 г.: по данным В. А. Мейена (1939), в эти месяцы у воблы происходит усиленное наполнение желтком яйцеклетки.

Прямой связи между содержанием жира в икре и размером самки, а также коэффициентом упитанности по Кларк ни в 1957 г., ни в 1958 г. не обнаружено.

Можно предположить, что связь между содержа-

нием жира в икре и возрастом самки в действительности зависит от сроков нереста различных возрастных групп. Во время нереста 1957 г. сначала шла вобла преимущественно старших возрастов. В разгар нереста (с 28 апреля по 1 мая) шли только четырех- и пятигодовики; позже в уловах появились трехгодовики. В 1958 г. на протяжении всего нереста (с 5 до 20 мая) четырех- и пятигодовалая вобла, оставаясь модальной возрастной группой в уловах, шла попеременно с другими возрастными группами.

Т. К. Небольсина провела в 1957 – 1958 гг. учет количества и качества мальков и сеголетков воблы (см. табл.)

В 1957 г. длина мальков была больше средней за три года; вес был

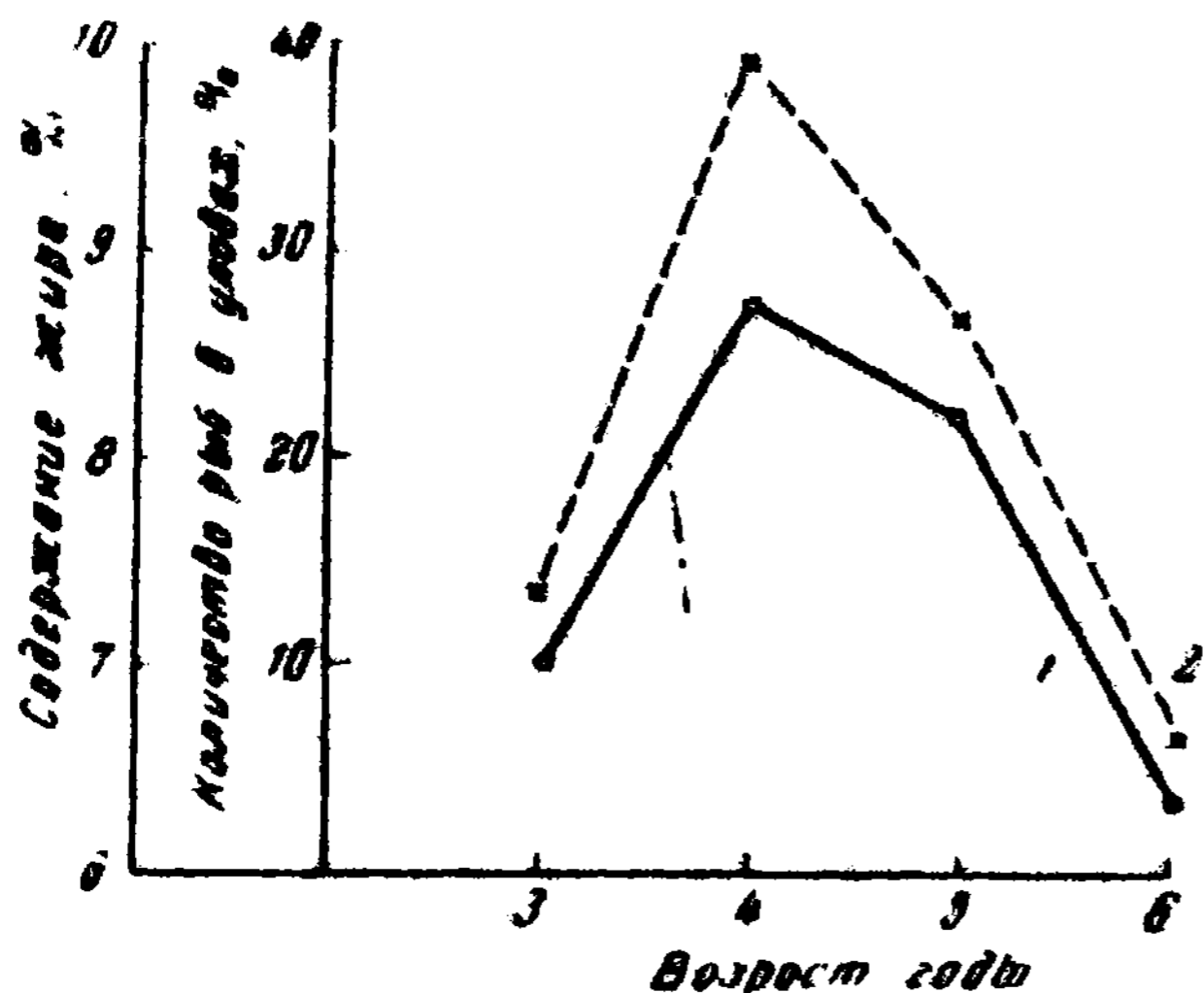


Рис. 2. Содержание жира в икре различных возрастных групп нерестового стада воблы
1 — количество рыб, 2 — содержание жира.

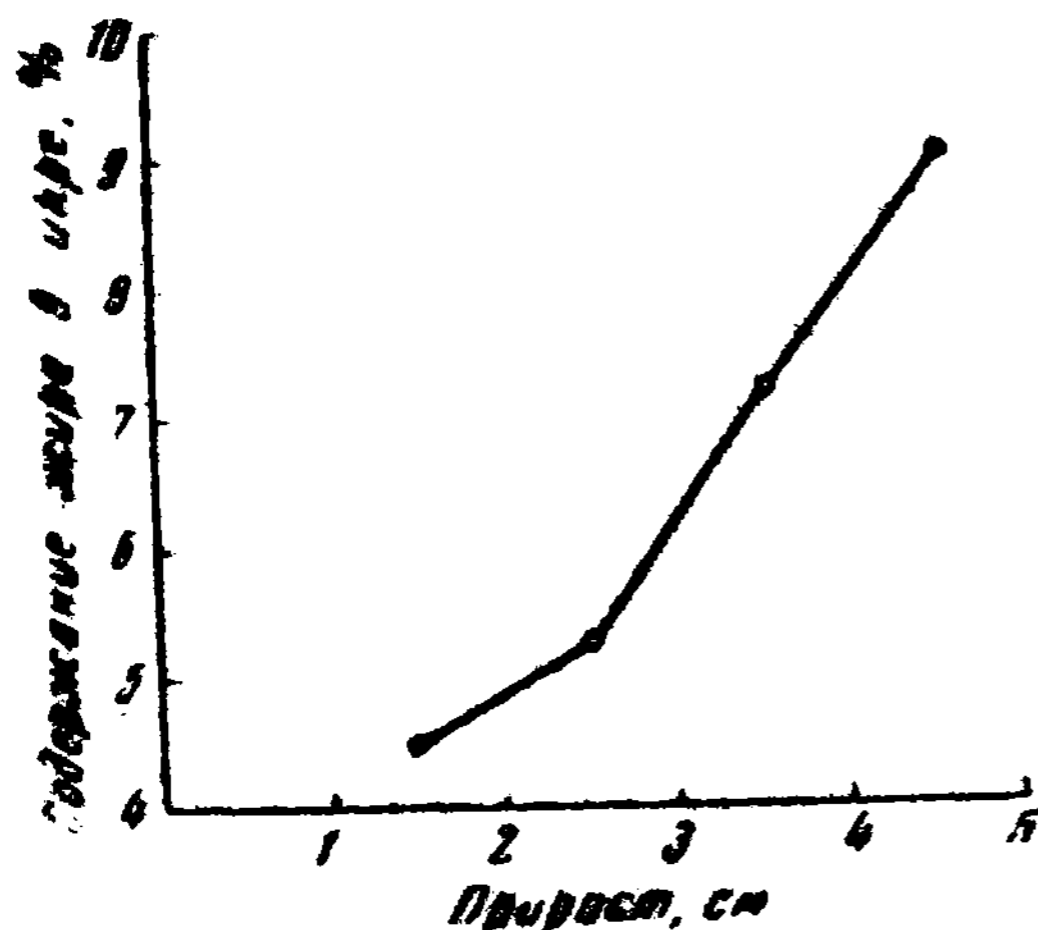


Рис. 3. Связь между содержанием жира в икре и абсолютным приростом самки

несколько ниже среднего. Количество мальков, пойманных за час траления, было выше среднего за семь лет. В 1958 г. мальков за час траления было выловлено всего лишь 66 штук, т. е. вдвое меньше средней величины. Длина их ниже средней за семь лет, а вес одного малька выше средней величины. Мы предполагаем, что эти мальки малых размеров и относительно большого веса вышли из мелкой икры с высоким содержанием жира.

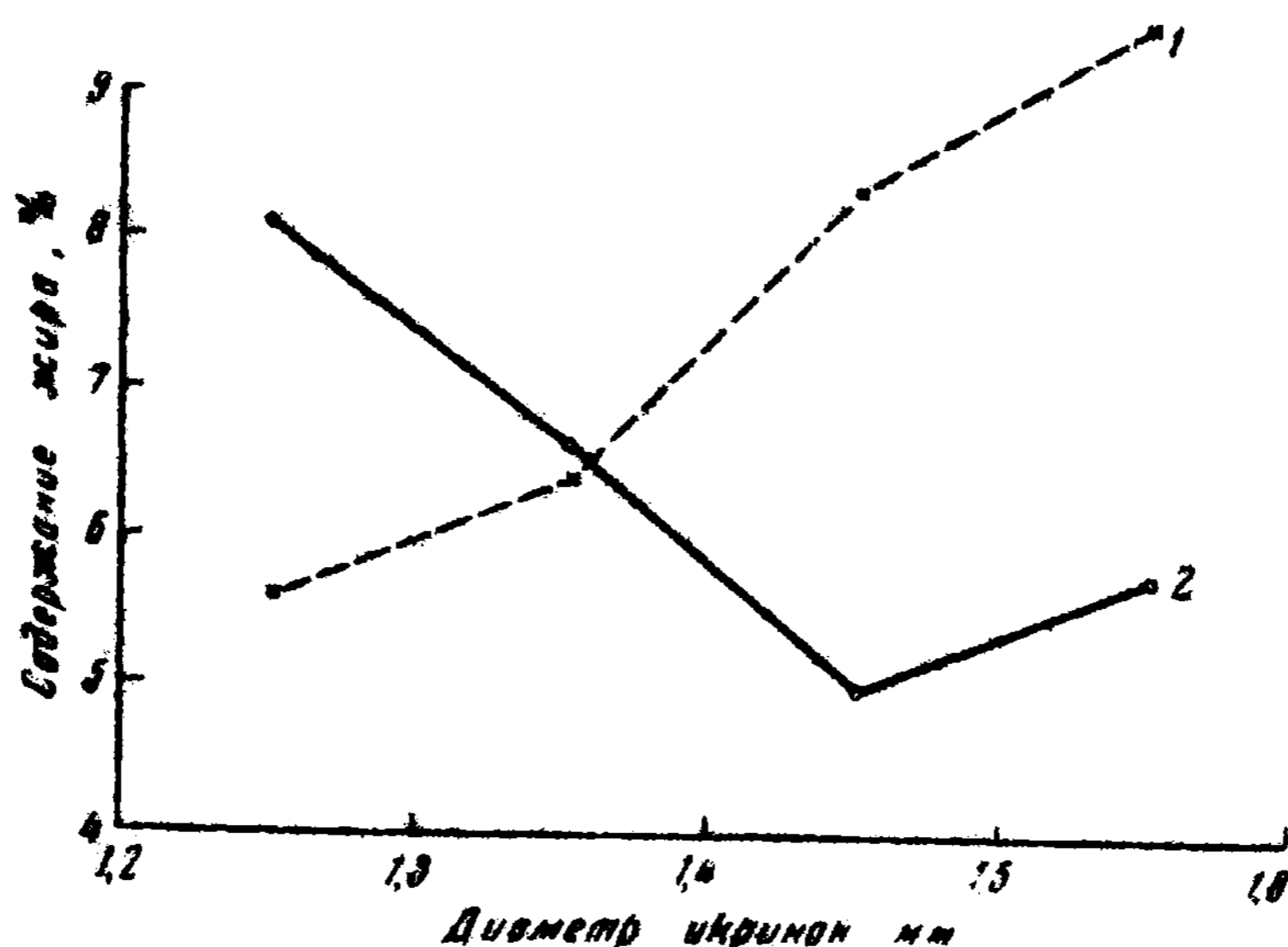


Рис. 4. Содержание жира в икринках разного диаметра
1 — 1957 г.; 2 — 1958 г.

При плохих условиях откорма вылупившихся личинок (по данным Т. К. Небольсиной) большое количество жира, т. е. большой запас легко усвояемых питательных веществ, при малых размерах способствовало их выживанию. Кроме того, высокое содержание жира увеличивало энергетические запасы и плавучесть личинок; это облегчало им добычу пищи и

Средний состав мальков воблы за час траления
(по данным Т. К. Небольсиной)

Показатель	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	Среднее (1956—1957 г.)
Вылов за час траления, шт	194	123	160	66	130
Длина, мм	47,7	43,1	49,0	44,3	47,0
Вес, г	2,20	1,76	1,90	2,04	1,93

способствовало увеличению их веса. Интересно, что, по данным Т. К. Небольсиной, уже к сентябрю средняя длина мальков урожая 1958 г. достигла нормы. Вероятно, крупная икра, содержащая мало жира, появившаяся в плохие условия, не могла выжить. Так как крупной икры с малым содержанием жира было больше, чем мелкой, с большим количеством жира, то выжило относительно немного мальков, которые и составили основу пополнения 1958 г. Это подтверждается данными Т. К. Небольсиной. Таким образом, низкий урожай воблы 1958 г. сильно зависел от количества запасных питательных веществ в икре.

ВЫВОДЫ

1. Количество жира в икре воблы связано как с морфобиологическими особенностями самок, так и с условиями их развития в период овогенеза, особенно при переходе половых продуктов из IV стадии в V.

2. На количество и качество пополнения стада воблы существенно влияют не только условия в период эмбриогенеза и первых этапов развития молоди, но и качество зрелой неоплодотворенной икры, в частности содержание в ней жира. Поэтому практикуемая в рыбоводстве выбраковка мелкой икры не всегда обоснована; нужны специальные исследования качества икры каждого вида рыб.

3. При благоприятных условиях нереста (1957 г.) отмечены следующие закономерности:

а) содержание жира (в % на сухое вещество) выше в икре модальных возрастных групп нерестового стада воблы;

б) содержание жира в икре нерестового стада самок воблы возрастает с увеличением среднего размера икринки.

4. При неблагоприятных условиях нереста (1958 г.) отмечены следующие закономерности:

а) содержание жира в икре прямо пропорционально абсолютному линейному приросту самок;

б) содержание жира в икринках падает с увеличением их диаметра.

ЛИТЕРАТУРА

- Глязбург А. С. 1956. Жировые вещества в овоцитах и яйцах севрюги. — Докл. АН СССР, т. III, № 1.
- Коблицкая А. Ф. 1957. Значение низовьев дельты Волги для нереста рыб. — Вопр. иктиол., вып. 9.
- Крыжановский С. Г. 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб. — Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 17.
- Крыжановский С. Г., Дюслер Н. Н. и Смирнова Е. Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (*Percoidei*). — Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 10.
- Лапицкий И. И. 1949. Овогенез и годичный цикл яичников у сига-лудогы (*Coregonus lavaretus ludoga Pal.*). — Труды лабор. основ. рыбов., т. II.
- Мейен В. А. 1939. Годовой цикл изменений яичников воблы Северного Каспия. — Труды Всес. и ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XI.
- Мейен В. А. 1940. О причинах колебаний размеров икринок костистых рыб. — Докл. АН СССР, т. 20, № 7.
- Потяков Ю. Д. 1958. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа. — Зоол. журн., т. 37, вып. 3.
- Расс Т. С. 1947. О таксономическом значении размеров икринок костистых рыб (*Teleostei*). — Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир. (МОИП), т. 52, вып. 6.
- Терешенко К. К. 1917. Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология. — Труды Астрах. Иктиол. лабор., т. IV, вып. 2.
- Трусов В. З. 1949. Годичный цикл яичников донского судака (*Lucioperca lucioperca L.*) и особенности отдельных моментов цикла у судака других водоемов. — Труды лабор. основ. рыбов., т. II.
- Штурбина М. А. 1956. Зависимость качества получаемой рыбоводами осетровой молоди от индивидуальных особенностей икры. — Вопр. иктиол., вып. 4.

О ВОЗМОЖНОМ ВЛИЯНИИ ПИТАНИЯ МОЛОДИ ТРЕСКИ НА ЕЕ ЧИСЛЕННОСТЬ

И. Я. Пономаренко

(Полярный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии ПИНРО)

Плановое развитие тралового промысла потребовало долгосрочных прогнозов состояния численности трески. В связи с этим возникла необходимость ежегодного количественного учета младших возрастов, начиная с осевших сеголетков. Такой учет молоди в осенне-зимние месяцы начал проводиться Полярным институтом с 1946 г. Параллельно с учетом изучали возрастной состав молоди, выясняли распределение различных возрастов молоди баренцевоморской трески. Следующим этапом в исследовании биологии молоди явилось регулярное (с 1956 г.) изучение питания молоди.

Исследований о питании трески младших возрастов еще мало. Освещено питание молоди трески лишь в губах Восточного Мурмана (Кучина, 1932; Миронова, 1956), у побережья Норвегии и есть только одна проба из района Шпицбергена (Виборг — Wiborg, 1948, 1949). О питании молоди трески из открытых районов Баренцева моря, где оседает огромная масса сеголетков, нет ни одной сколько-нибудь капитальной сводки, кроме рукописи Н. С. Гринкевич (1946). Поэтому, приступая к нашей работе, первой задачей мы поставили выяснить качественный и количественный состав пищи молоди, его локальную, возрастную и сезонную изменчивость, т. е. то, что в отношении трески промысловых возрастов изучено еще в тридцатых годах (Бродкая, 1931; Зацепин и Петрова, 1939).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал о питании молоди трески собран в Баренцевом море с поисковых судов Мурманского тралового флота и главным образом с экспедиционных судов ПИНРО. Камеральная обработка желудков проведена в лаборатории донных рыб ПИНРО по количественно-весовой методике. Значения того или иного компонента в пище молоди трески в данной пробе (районе, месяце и т. д.) определяли сопоставлением двух величин: процента по весу и чистоты встречаемости (в %). По каждой рыбе в отдельности и пробе в целом вычисляли жирность и индекс наполнения желудков. Распределение исследований молоди по районам и месяцам представлено в табл. 1.

Полнее всего охвачены исследованием центральные районы моря. Наибольшее количество обработанных желудков приходится на период с

Таблица 1

Распределение исследованной молоди по месяцам и районам Баренцева моря, шт.

Месяц	Районы						Итого
	восточные	северо-восточные	центральные	прибрежные	западные	северо-западные	
Сеголетки и годовики							
Январь	—	—	—	—	—	—	—
Февраль	—	—	—	—	—	—	—
Март	—	—	—	—	38	75	113
Апрель	—	—	—	80	—	13	63
Май	—	—	—	10	55	25	90
Июнь	—	—	—	—	—	48	48
Июль	—	—	—	—	—	—	—
Август	—	—	—	—	—	—	—
Сентябрь	—	—	—	—	—	—	—
Октябрь	—	12	40	—	—	—	52
Ноябрь	107	—	171	—	—	—	278
Декабрь	44	—	109	43	—	—	296
Итого	151	12	410	103	93	161	930
Молодь длиной от 14 до 36 см							
Январь	—	—	21	—	—	—	21
Февраль	—	—	—	—	44	24	68
Март	—	—	—	—	—	19	19
Апрель	—	—	—	42	58	25	125
Май	—	—	—	—	79	—	79
Июнь	—	—	23	—	8	32	63
Июль	—	—	—	—	25	—	25
Август	—	—	—	—	—	—	—
Сентябрь	—	—	—	—	—	—	—
Октябрь	—	—	114	—	—	—	114
Ноябрь	11	—	166	—	—	—	177
Декабрь	69	—	117	45	—	—	231
Итого	80	—	441	87	214	100	922

конца октября по декабрь 1956 и 1958 гг. Весенние и летние материалы относятся к 1957 и 1959 гг. Всего обработано 930 желудков сеголетков и годовиков и 922 желудка молоди трески длиной от 14 до 36 см. Основная масса молоди была в возрасте трех лет (60%) и четырех лет (30%) и имела длину 20—35 см. Двухлетков было 7% и пятилетков 3%.

ПИТАНИЕ МОЛОДИ ТРЕСКИ В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЕ В НОЯБРЕ И ДЕКАБРЕ 1956 и 1958 гг.

Питание молоди трески в ноябре и декабре 1956 и 1958 гг. было весьма сходным как в количественном, так и в качественном отношении. Средний индекс наполнения желудков в 1956 г. был равен 92, а в 1958 г. — 90,5. Пустых желудков в оба года было 15%. Состав пищи различался незначительно (табл. 2).

Молодь трески питалась в основном мелкой рыбой (сеголетками трески, сайки, сельди, луппенусом и др.). В 1956 г. на долю рыбной пищи пришлось 72% по весу, в 1958 г. — 76,2%. Из нерыбных объектов наибольшее значение имели креветки (табл. 2). Важнейшим объектом питания молоди трески в оба года были сеголетки трески, составившие в 1956 г.

Таблица 2

Характеристика питания молоди трески в ноябре и декабре 1956 и 1958 гг.

Компонент пищи	1956 г.		1958 г.	
	% по весу	частота встречаемости, %	% по весу	частота встречаемости, %
Пелагические формы	1,7	16,1	1,1	27,5
Бокоплавы	1,6	14,0	3,5	30,8
Креветки	16,1	23,6	10,9	24,3
Донные раки	3,8	7,3	0,0	1,7
Черви	3,9	14,8	4,0	25,4
Прочий бентос	0,9	6,7	0,3	7,6
Сеголетки:				
трески	42,8	26,6	55,0	21,6
сайки	14,1	12,2	11,0	8,1
сельди	9,3	1,2	1,0	2,8
Лумпенус	2,3	8,7	2,5	5,4
Прочие рыбы	3,5	2,8	4,7	6,0
Итого	100,0	—	100,0	—

42,8%, а в 1958 г. — 55% всей пищи молоди (по весу). Частота встречаемости сеголетков трески как пищевого вида была также наибольшей¹

Сеголетки трески поедались старшей молодью почти повсеместно, но больше всего на Мурманском мелководье, его Северном склоне и в прибрежных районах (особенно в Восточно-Прибрежном). В некоторых пробах из этих районов сеголетки трески в пище взрослой молоди составляли до 80% по весу и 70% по частоте встречаемости. В этих же районах треска поедала и сеголетков сельди, но значительно меньше, чем сеголетков трески. Восточнее Гусиной банки главной пищей молоди были сеголетки сайки. На Западном и Северном склонах Гусиной банки значение сеголетков трески и сайки в питании молоди было примерно одинаковым (по 25—40% по весу в разных пробах). К югу от Гусиной банки основное место в пище молоди трески занимают бентос (донные бокоплавы, черви, донные раки) и креветки. Доля рыбной пищи снижается до 3—9%. Из рыб чаще всего в пище встречается лумпенус.

С середины января, сначала в центральных и западных, а затем и в прибрежных районах моря в пище молодой трески возрастает процент мойвы, идущей на нерест к берегам. В разгар питания мойвой (март — апрель) мелкую мойву поедают даже наиболее рослые годовики трески. В желудках двухгодовиков мойва встречалась в 50% случаев, а у трехгодовиков и старше — во всех желудках.

В летние месяцы главным объектом питания молоди трески становятся евфаузииды по мере их опускания в придонные слои воды. Случаев поедания годовиков трески более старшей молодью в летние месяцы не отмечено.

Таким образом, молодь трески в указанные годы поедала сеголетков с конца октября по декабрь в центральных и прибрежных районах моря (на западных районах материалов за этот период нет). В местах откорма молоди трески сеголетками средний индекс наполнения желудков молоди почти всегда был пропорционален общему числу сеголетков, попавших в

¹ В группы «пелагические формы», «бокоплавы», «черви» и «креветки», частота встречаемости которых в 1956 г. была выше встречаемости сеголетков трески, входит много разных видов.

тот же трал. Сеголетки трески и сайки избирались молодью примерно одинаково, а сеголетки сельди в меньшем количестве, чем сеголетки трески. При почти равном попадании в трал сеголетков сельди (76 экз.) и сеголетков трески (81 экз.) двухлетки трески поедали в основном сеголетков сельди, а трех- и четырехлетки питались почти исключительно сеголетками трески. Сеголетки пикши, несмотря на их многочисленность, например, на Мурманском мелководье (104 экз. на трал), в пище молоди трески не встречались. Однако для уточнения избирательной способности молоди трески в отношении сеголетков разных видов рыб нужно знать коэффициент закармливаемости этих сеголетков в донный трал с «рубашкой».

Частота встречаемости рыбной пищи в желудках молоди увеличивалась с возрастом трески. У двухлетков (1+) рыбная пища найдена в 48% желудков (в том числе сеголетки трески в 16%), у трехлетков (2+) — в 55% (в том числе сеголетки трески в 24%), а у четырехлетков (3+) — 66% желудков (в том числе сеголетки трески в 33%). Значит, уже у двухлетков треть рыбной пищи приходилась на долю сеголетков трески, а у трех- и четырехлеток — примерно половина.

Наименьшая длина трески, проглотившей сеголетка своего вида, равнялась 15,8 см. Наибольшее количество сеголетков в одном желудке — 6 экз. Основная масса проглоченных сеголетков имела длину от 8,5 до 9,5—10 см. Более рослые сеголетки (длиной свыше 10—11 см) встречались в пище сравнительно редко. Особи трески длиной свыше 12 см в желудках молоди не обнаружены¹. Естественно предположить, что в тех районах моря, где сеголетки трески крупнее (от раннего нереста или в результате хорошего питания), они выедаются в меньшей степени и меньший срок, и наоборот. На величину выедания сеголетков сильно влияет сходство или различие в распределении сеголетков и молоди.

Продолжая изучение питания молоди трески, очень важно выяснить, закономерно ли ее интенсивное питание в осенне-зимние месяцы сеголетками трески или это характерно только для аномально холодных лет, какими были 1956 и 1958 гг. Если это явление закономерно, то при совпадении основных мест зимовки сеголетков и молоди трески в возрасте 2+, 3+ и 4+ эти поколения, особенно если они относятся к урожайным, могут существенно сократить численность сеголетков. Возможно, что поколение трески 1954 г., столь многочисленное на первом году жизни (Бараненкова, 1960) значительно сократилось ко второму году жизни вследствие выедания его молодой треской высокоурожайного поколения 1950 г.

В 1957 г. основная масса сеголетков была занесена северной ветвью Нордкапского течения в район Центральной возвышенности. Поскольку 1957 г. по количеству сеголетков был урожайным, концентрация сеголетков в районе Центральной возвышенности была высокой. По данным полевых анализов питания (РТ-211, рейс 2), в октябре треска всех возрастов в этом районе интенсивно питалась сеголетками трески. Частота встречаемости сеголетков в желудках трески в некоторых пробах равнялась 100%, причем никаких других компонентов пищи не было обнаружено. Численность поколения 1957 г. ко второму году жизни, по данным количественного учета, резко снизилась. Таким образом, концентрация сеголетков трески в осенне-зимний период в одном районе приводит к усиленному истреблению их хищниками, важнейшим из которых, по нашему мнению, является треска, начиная с двухлетков. При более или менее равномерном распределении сеголетков по акватории Баренцева моря условия для их выживания улучшаются.

¹ Самые крупные сеголетки трески зимой имеют длину 14 см.

ПИТАНИЕ СЕГОЛЕТКОВ ТРЕСКИ

Лучше всего изучено питание сеголетков трески в южной части Баренцева моря осенью и зимой, т. е. в первые месяцы их жизни у дна после оседания. Поскольку осевшие сеголетки не совершают значительных перемещений, важное значение для их дальнейшей судьбы имеет место оседание. Попадая в хорошие условия питания, сеголетки быстро растут, меньше поедаются хищниками и сохраняются в большем количестве. Условия откорма в первую зиму жизни сказываются на дальнейшем темпе роста данного поколения и в какой-то мере на его численности.

В Баренцевом море, как и следовало ожидать, питание сеголетков в разных районах неодинаково как в качественном, так и в количественном отношении. Исходя из различий в питании сеголетков, южную часть Баренцева моря можно разделить на три большие зоны (по материалам 1956 г.):

1) прибрежные и большинство центральных районов до Северного склона Гусиной банки; здесь сеголетки питаются преимущественно евфаузидами;

2) юго-восточные районы моря — питание донными амфиподами и полихетами;

3) северо-восточные районы, включая Северный склон Гусиной банки; здесь основной пищей сеголетков служат сеголетки сайки (табл. 3).

Таблица 3

Характеристики питания сеголетков трески в Баренцевом море с конца октября по декабрь 1956 г.

Компонент пищи и показатель питания	I зона		II зона		III зона	
	% по весу	частота встре- чаемости, %	% по весу	частота встре- чаемости, %	% по весу	частота встре- чаемости, %
Полхеты	2,8	5,0	39,4	38,0	—	—
Колеподы	1,8	8,2	—	—	—	—
Мизиды	2,6	5,9	—	—	—	—
Гиперииды	7,4	12,1	—	—	0,3	6,7
Гаммариды	8,6	12,4	37,0	56,0	—	—
Евфаузидаы	69,7	32,8	4,5	9,8	7,2	8,1
Декаподы	0,4	0,4	10,2	8,7	—	—
Рыбы	3,8	0,9	6,1	5,5	90,4	55,4
Прочие	2,9	—	2,5	—	2,1	—
Итого	100,0	—	100,0	—	100,0	—
Средний индекс	88,7	—	102,6	—	209	—
Процент пустых желудков	26,1	—	19,6	—	22,7	—
Средняя жирность, %	2,7	—	2,8	—	3,9	—
Упитанность (по Фультону)	0,625	—	0,698	—	0,694	—
Количество обработанных желудков	222	—	92	—	45	—

В 1956 г. большинство сеголетков держалось в центральных районах. Здесь они были самыми мелкими. Около 65% (вместо 41% в восточной части моря) промеренных сеголетков имели длину до 10 см (по материалам массовых промеров). Судя по среднему индексу, количеству пустых желудков, жирности и упитанности, условия питания сеголетков в центральных и прибрежных районах в целом были хуже, чем в восточных районах. Все это безусловно способствовало более интенсивному выеданию сеголетков молодью трески в центральных и прибрежных районах моря.

Наилучшими условия откорма сеголетков были на Северном склоне Гусиной банки и в северной части Новоземельского мелководья, где сеголетки трески питались сеголетками сайки (66,6% по весу) и молодью лумпенуса (19,5%). Жирность сеголетков в некоторых пробах доходила до 6,1%, т. е. была очень высокой.

Таким образом, уже в возрасте сеголетка треска может быть типичным хищником, если для нее есть подходящие по размеру (и по месту обитания) жертвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бараненкова А. С. 1960. Результаты учета молоди трески и пикши в Баренцовом море в 1946—1959 гг.— В сб.: «Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера» ВНИРО — ПИНРО.
- Броцкая В. 1931. Питание трески.— Докл. 1-й сессии Гос. Океаногр. ин-та, № 4.
- Григорьев Н. С. 1946. Характеристика питания молоди трески и пикши. Фонды ПИНРО.
- Зацепин В. И. и Петрова Н. С. 1939. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцева моря (по наблюдениям в 1934—1938 гг.).— Труды ПИНРО, вып. 5.
- Кучина Е. С. 1932. К вопросу о питании мурманской трески. Сб. научно-промысловых работ на Мурмане, под ред. С. Я. Миттельмана, М.—Л.
- Миронова Н. В. 1956. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне Восточного Мурмана. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Wiborg K. F. 1948. Some Observations on the Food of Cod (*Gadus callarias* L.) of the 0-11-group from Deep Water and the Littoral Zone in Northern Norway and from Deep Water at Spitzbergen.— Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. vol. IX, N 4.
- Wiborg K. F. 1949. The Food of Cod (*Gadus callarias* L.) of the 0-11-group from Deep Water in some Fjords of Northern Norway.— Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. vol. IX, N 8.
-

О ВЛИЯНИИ НАГУЛА И ЧИСЛЕННОСТИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НА ВЕЛИЧИНУ ПОТОМСТВА КАСПИЙСКОГО ЛЕЩА

К. А. Земская

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанологии — ВНИРО)

Выяснение закономерностей динамики численности популяции рыб велось в различных направлениях. Так, колебания численности рассматривались в связи с величиной и характером речного паводка, количеством производителей, обеспеченностью молоди пищей на ранних стадиях развития. Довольно точно определены факторы, влияющие на динамику численности некоторых видов рыб, однако в целом эта проблема очень сложна и требует дальнейших исследований. В последнее время все чаще высказывается мнение о влиянии на численность таких факторов, как нагул производителей. У наземных животных давно установлена зависимость между колебанием численности популяции и условиями питания родителей (Формозов, 1935). Считается, что обилие пищи для куропадок, мелких прыгунов таежной зоны, белок, песцов и лис приводит к интенсивному размножению и влияет на численность потомства. Таким образом, численность вида у этих животных есть следствие интенсивности размножения популяции, т. е. зависит от условий жизни в прошедшие сезоны года, когда происходило развитие особей, слагающих популяцию вида в данный момент. Важнейшим из этих условий является питание.

И. И. Николаев (1958) колебания численности балтийской салаки рассматривает в связи с термическим режимом Балтийского моря и обеспеченностью кормом воспроизводящего состава популяции. Он высказывает предположение, что численность данного вида рыб определяется, в основном, обеспеченностью пищей взрослых особей и, как следствие, выживаемостью молоди. Первое зависит главным образом от годовых колебаний массовых компонентов пищи, а выживаемость на ранних стадиях развития — жизнеспособностью молоди. По Николаеву, жизнеспособность организмов на ранних стадиях развития у разных поколений различна, и различия эти связаны с условиями нагула производителей, следовательно, в первую очередь с обеспеченностью пищей взрослых (половозрелых) особей. Мнение о влиянии этого фактора на численность в последнее время высказывается все чаще. Это и заставило нас обратиться к рассмотрению вопроса о влиянии характера нагула производителей на величину потомства у рыб. В этом направлении нами рассматриваются материалы о леще Волго-Каспийского района.

Главной и излюбленной пищей леща в Каспийском море являются ракообразные, особенно *Cumacea* и *Corophiida*. По данным И. В. Комаровой (1951), в пище леща эти ракообразные составляют почти 60%.

Исследования А. А. Шорыгина (1952) показали, что лещ обладает малой пищевой пластичностью, т. е. под воздействием тех или иных факторов с трудом меняет характер своего питания. Малая пищевая пластичность компенсируется высокой активностью этой рыбы при добывании корма.

И. В. Комарова установила изменения питания леща в связи с возрастом; молодь питается, в основном, планктоном и хирономидами. По мере роста планктон из пищи леща исчезает. Годовики поедают больше всего *Corophiida* и *Cumacea*; двухгодовики — *Cumacea*, несколько меньше *Corophiida*, после которых в убывающем порядке идут *Adaspa*, *Mysidae* и *Corophiida*. У старших возрастных групп по мере роста значение *Cumacea* в питании еще более возрастает, а *Corophiida* заменяются личинками *Chironomidae*.

Чтобы судить о величине кормовой базы леща в Северном Каспии за отдельные годы, мы принимали во внимание биомассу лишь тех организмов, которыми питается лещ, начиная с двухгодовалого возраста. Следовательно, была взята биомасса (Бирштейн и Спасский, 1953) ракообразных, хирономид, червей (кроме *Nereis*) и из группы моллюсков — биомасса адакны, которая, по данным ряда исследователей, летом в большом количестве встречается в пище взрослого леща. Наш подсчет показал, что кормовая база взрослого леща в Северном Каспии характеризуется следующими цифрами, в г/м²:

1936 г.	9,17	1945 г.	8,03
1937 г.	1,93	1946 г.	5,06
1938 г.	1,71	1947 г.	6,56
1940 г.	5,36	1949 г.	3,13
1941 г.	10,10	1949 г.	4,48
1944 г.	8,03		

Была также учтена запас (численность) леща в водоеме по убыли от лова. При подсчете запаса принимали во внимание все возрастные группы, потребляющие данные кормовые организмы, т. е. начиная с двухгодовиков. Численность стада леща в Северном Каспии в разные годы сильно колеблется, а именно, млн. шт.:

1936 г.	262,3	1943 г.	487,5
1936 г.	182,5	1944 г.	484,0
1937 г.	117,4	1945 г.	469,7
1938 г.	304,0	1946 г.	257,0
1939 г.	265,8	1947 г.	246,6
1940 г.	321,8	1948 г.	415,7
1941 г.	271,5	1949 г.	260,3
1942 г.	307,6		

Сопоставив запас леща с величиной его кормовой базы, мы получили цифры пищевой обеспеченности. Будучи относительными показателями, эти данные позволяют судить о количестве корма, приходящегося на одну особь за любой из рассматриваемых годов. Пищевая обеспеченность леща в Северном Каспии характеризуется следующими цифрами:

1936 г.	3,5	1945 г.	1,7
1937 г.	1,6	1946 г.	2,0
1938 г.	0,4	1947 г.	2,7
1940 г.	1,6	1948 г.	0,7
1941 г.	3,7	1949 г.	1,7
1944 г.	2,2		

Наиболее высокой пищевая обеспеченность стада леща была в 1941, 1935, 1950 и 1947 гг. Особенно плохо обстояло дело с питанием леща в 1938 и 1948 гг. В 1937, 1940, 1944 и 1949 гг. пищевая обеспеченность была также очень низкой. Это должно было сказаться на росте леща.

О характере роста леща в водоеме мы судим по приростам длины его тела. Основная масса леща созревает и впервые нерестится в возрасте четырех лет. Однако нерестовая популяция леща сложна и чаще всего бывает представлена некоторым количеством зрелых трехгодовиков (впервые участвующих в нересте), четырехгодовиков (большинство которых нерестится впервые и меньшее количество — повторно), а также пятигодовиков, часть которых нерестится впервые, часть повторно, а некоторые и в третий раз. Соотношения эти в нерестовой популяции меняются по годам в зависимости от численности поколений и темпа их созревания. Поэтому для того, чтобы оценить рост основной воспроизводящей части стада, мы рассмотрели рост четырехгодовалых рыб на первом, втором, третьем и четвертом годах их жизни (табл. 1).

Таблица 1

Прирост длины тела четырехгодовиков леща по данным обратного расчета

Поколения 1935—1940 гг.

Год улова	Год роста								
	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943
1935	8,4	10,7	5,2	2,3	—	—	—	—	—
1936	—	8,1	11,5	4,6	3,5	—	—	—	—
1937	—	—	8,3	9,4	4,4	3,0	—	—	—
1938	—	—	—	8,9	9,1	6,4	3,2	—	—
1939	—	—	—	—	9,0	10,4	7,5	3,1	—
1940	—	—	—	—	—	8,9	9,9	7,1	3,1
Средний прирост, см	8,3	7,6	7,3	6,3	6,6	7,2	7,6	6,9	7,0
Пищевая обеспеченность	3,5	—	1,6	0,4	—	1,6	3,8	—	—

Поколения 1941—1947 гг.

Год улова	Год роста								
	1941	1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948	1949
1941	6,6	8,7	6,8	3,0	—	—	—	—	—
1942	—	8,7	6,8	5,9	3,1	—	—	—	—
1943	—	—	9,2	8,9	8,4	2,7	—	—	—
1944	—	—	—	8,4	8,0	7,4	3,9	—	—
1945	—	—	—	—	8,4	9,0	8,4	2,3	—
1946	—	—	—	—	—	9,2	9,1	3,4	3,2
1947	—	—	—	—	—	—	8,9	8,2	3,9
Средний прирост, см	7,6	6,9	7,0	6,6	6,5	7,0	7,0	6,0	5,8
Пищевая обеспеченность	3,7	—	—	1,6	1,7	2,0	2,7	0,7	1,7

Средний многолетний показатель прироста тела леща на первом году жизни, т. е. $M_{1,1} = 8,8$, $M_{1,2} = 9,0$, $M_{1,3} = 6,8$, $M_{1,4} = 3,2$ см.

Если за рассматриваемый год приросты тела у двух-, трех- и четырех- годовалых рыб оказались выше средних многолетних показателей, то такой год оценивался нами как год хорошего роста. Если приросты длины тела у основной воспроизводящей части стада оказывались ниже этих показателей, данный период нагула надо считать плохим для леща.

Так, по данным табл. 1, годами хорошего роста леща мы считаем 1935, 1936, 1941 и 1947, а 1938, 1939, 1944, 1945, 1948 и 1949 гг. оказались неблагоприятными для его роста.

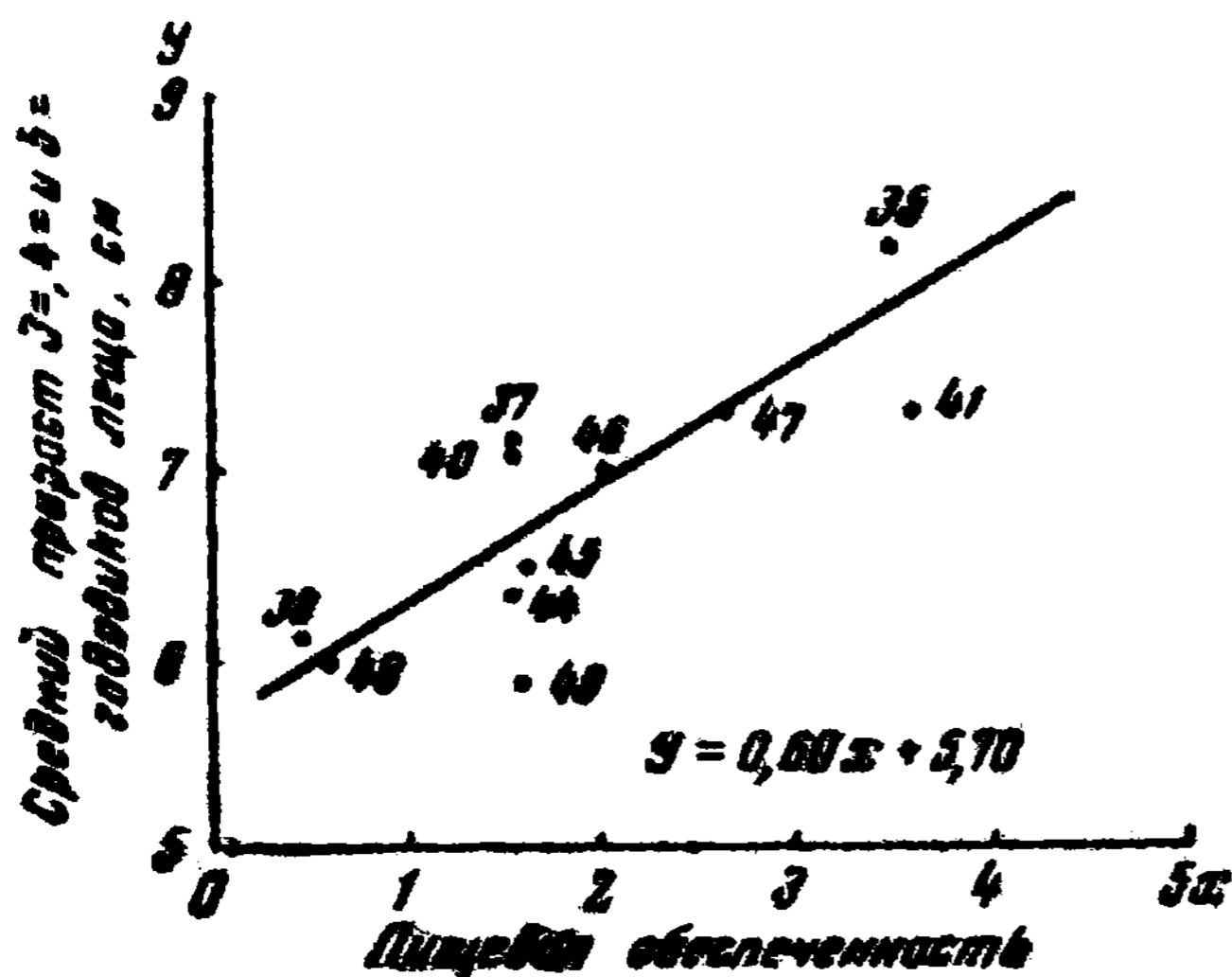


Рис 1 Зависимость роста рыб от их пищевой обеспеченности

Между характером роста леща и величиной пищевой обеспеченности его в этом году (рис. 1) обнаруживается прямая зависимость, т. е. с увеличением пищевой обеспеченности (x) увеличиваются и приросты длины тела рыб (y), что может быть выражено формулой $y = 0,60x + 5,70$.

Рыбы являются пойкилотермными организмами, поэтому резкое изменение температуры окружающей среды влечет за собой изменение в интенсивности жизненных от-

правлений рыб, в том числе функции пищеварения. Поэтому некоторые коррективы в характер роста леща могут внести также метеорологические условия в период нагула как в отношении интенсивности питания, так и в смысле продолжительности нагульного периода. Однако эти случаи имеют частный характер и не нарушают общей закономерности.

Если справедливо мнение, что на численность потомства влияют условия нагула производителей, то после хорошего роста следует ожидать урожайных поколений.

Известно, что размеры икринок являются столь же стабильным признаком вида, как и другие его морфологические признаки. Тем не менее размер икры варьирует в пределах, характерных для данного вида. Так, работами В. А. Мейена (1940) установлено, что величина икринок у одной и той же самки не бывает постоянной. Это связано с условиями роста и развития овоцитов (в зависимости от положения их в яичнике). Кроме того, часть самок в одном и том же возрасте достигает больших размеров и, следовательно, яичники у нее крупные; такая самка откладывает не только больше икры, но и более крупную икру, содержащую больше желтка; это повышает жизнеспособность молоди и может обеспечить ей лучшую выживаемость.

Данный вопрос требует экспериментальной разработки. В литературе мы не нашли соответствующих точных данных, кроме суждений, о которых упоминалось выше. Практика же прудового хозяйства решает этот вопрос в иных условиях.

Так как плодовитость рыб увеличивается прямо пропорционально их размерам, можно считать, что благоприятные условия нагула производителей, обеспечивающие хороший их рост, способствуют увеличению среднего размера нерестующих самок, в соответствии с чем повышается количество выметываемой ими икры. Наряду с этим, лучше растущие самки достигают большего размера, имеют более крупные яичники и более крупную икру, что, как полагают, благоприятствует жизнестойкости потомства. На этом основании после периодов хорошего нагула производителей мы вправе ожидать урожайных поколений.

За период 1931—1938 гг. Т. Ф. Дементьева (1952) сопоставила количество нерестившихся самок и выметанной ими икры с численностью поколений, учтенной по убыли от лова. Количество самок, нерестившихся в данном году, она определяла по нерестовым отметкам на чешуе рыб, пойманных в последующие годы; количество выметанной икры рассчитывала с учетом средней плодовитости ведущей размерной группы в нерестовой популяции. Было установлено, что величина приплода зависит в большей степени от условий, в которых развивается икра и молодь, чем от числа нерестившихся производителей.

Точно так же в отношении донского леща сначала С. К. Троицкий (1935), а затем Е. Г. Бойко (1951) отмечали, что количество производителей не относится к числу основных факторов, определяющих величину урожая.

Зная возрастной состав нерестовой популяции и средние размеры возрастных групп в данном году, имея также материал по нерестовым отметкам на чешуе рыб и средней плодовитости по размерам, мы смогли продолжить сделанное Т. Ф. Дементьевой сопоставление. Но, в отличие от нее, мы относили урожай молоди к количеству выметанной икры, которое при одинаковом количестве нерестившихся самок может быть различным (в зависимости от средней плодовитости ведущей размерной группы). Тем самым при оценке результата нереста исключается роль такого фактора, как количество производителей, что облегчает выявление связи между урожаем молоди и определяющими его условиями. На основании этих расчетов получены условные показатели, по которым можно было судить о результатах нереста (табл. 2).

Таблица 2

Результат нереста каспийского леща

Годы	Количество выметанной икры, млрд. икринок (a)	Урожай молоди по сетоткам, шт. на 1 час траления (b)	Численность поколений, млн. шт. (c)	Результат нереста, усл. ед. $d = \frac{b}{a}$	Промысловый возврат, усл. ед. $e = \frac{c}{a}$
1936	3567	167	309,4	0,04	0,09
1937	2442	29	76,0	0,01	0,03
1938	1479	147	181,9	0,09	0,12
1940	2509	299	144,7	0,11	0,05
1941	1470	509	267,0	0,34	0,18
1942	1479	443	173,4	0,29	0,12
1943	2936	113	53,3	0,04	0,02
1944	3175	300	39,8	0,01	0,01
1945	3962	30	103,5	0,01	0,02
1946	2502	289	253,0	0,11	0,10
1947	1297	57	24,1	0,04	0,02
1948	1419	249	55,5	0,10	0,04
1949	520	36	51,0	0,07	0,09

Как указывалось выше, у многих морских животных отмечена зависимость численности потомства от условий питания родителей. Мнение (Мейен, 1940) о взаимосвязи количества икринок и их размеров с экологическими условиями роста самок позволяло предположить, что хороший

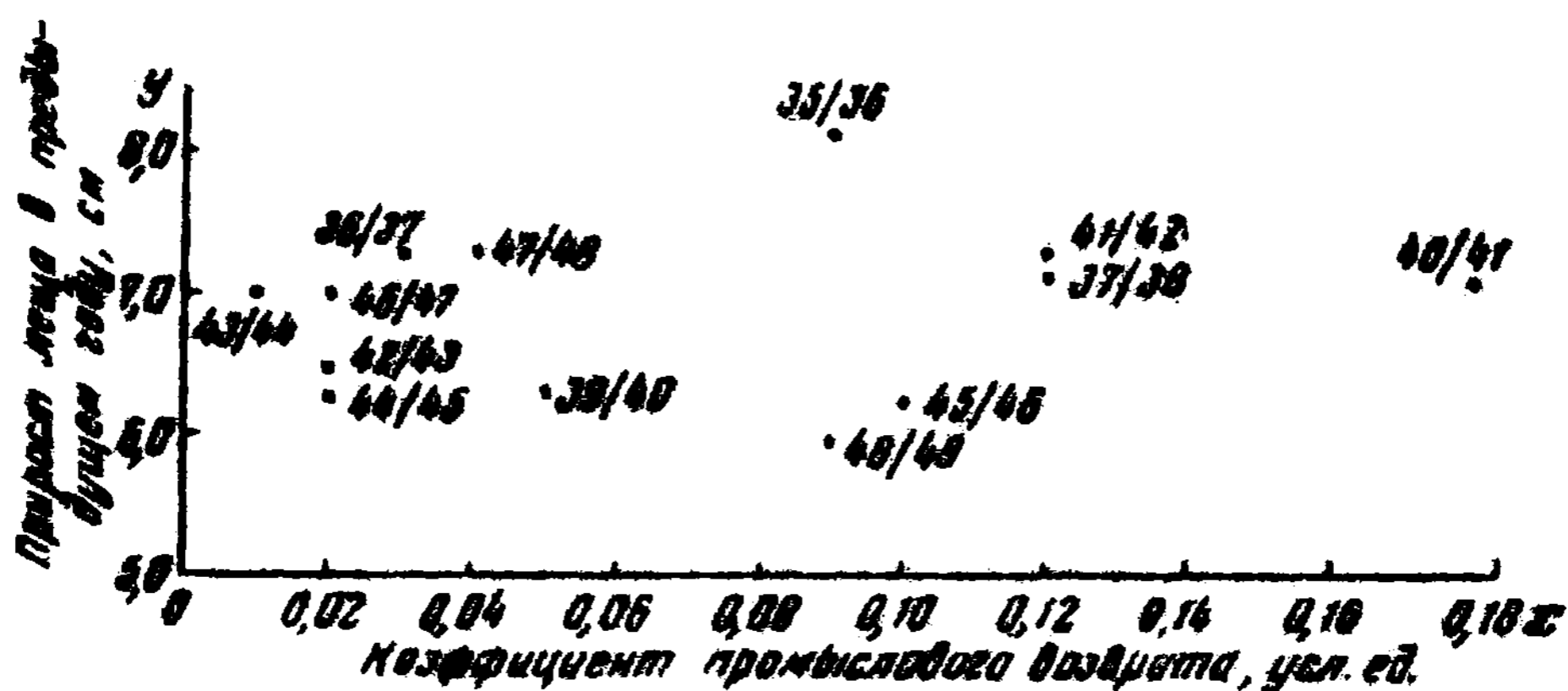


Рис. 2. Зависимость величины промыслового возврата (x) от нагула производителей (y). (y/x)

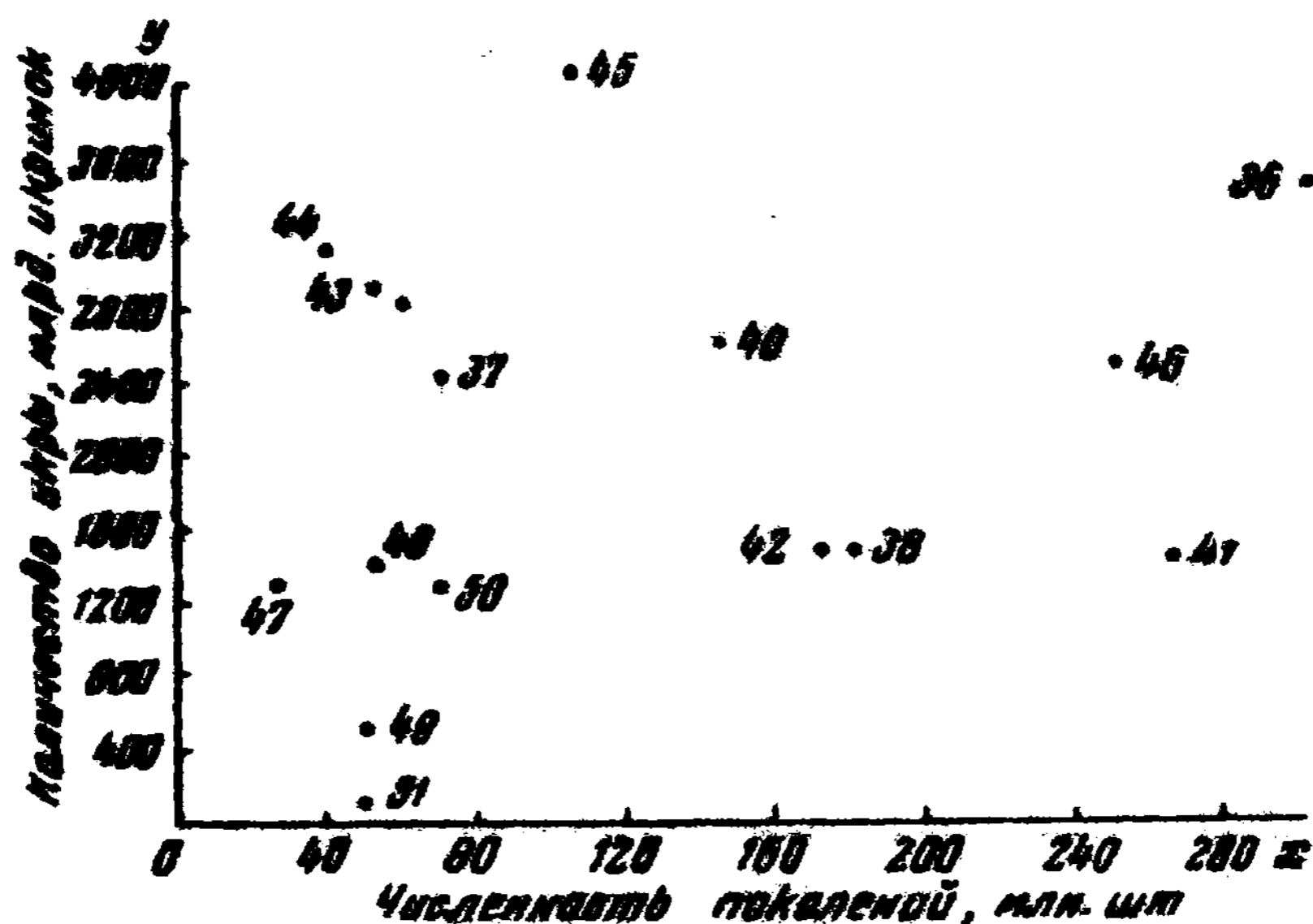


Рис. 3. Зависимость численности поколений (x) от количества выметанной икры (y)

нагул и рост производителей обеспечат более урожайное поколение, годы же плохого роста дадут меньшее потомство. Однако наши исследования этого не подтверждали.

На рис. 2 на оси y показан нагул самок за предыдущий год, т. е. приросты длины тела (в см), на оси x — условные единицы, характеризующие промысловый возврат леща от икры до взрослой рыбы (численность поколений).

На рис. 3 представлены количество выметанной в данном году икры (y) и численность данного поколения (x), учтенная по уловам от лова. Количество выметанной икры колеблется от года к году больше в за-

зисности от числа производителей, участвующих в нересте, чем от общей плодовитости популяции, определяемой нагулом и ростом самок.

Рисунки 2 и 3 ясно показывают, что у каспийского леща нет зависимости между численностью и нагулом производителей и, следовательно, количеством выметанной ими икры и последующей величиной поколения. Надо полагать, что это справедливо до определенного предела, установить который пока не удалось. Оба эти фактора (количество производителей и степень их нагула) безусловно играют роль при прочих равных условиях, чего в природе не наблюдается.

Повышенная жизнестойкость потомства как следствие хорошего нагула родителей у рыб еще не доказана. Об этом свидетельствует лишь практика прудового хозяйства, где условия размножения рыб менее изменчивы, чем условия размножения леща в Северном Каспии.

В условиях Северного Каспия величина и степень использования нерестового ареала сильно меняются в зависимости от характера весеннего половодья. Влияние весеннего паводка на урожайность полупроходных рыб впервые было установлено Н. Л. Чугуновым (1928) и неоднократно рассматривалось впоследствии (Дементьева, 1951, 1952; В. С. Танасийчук, 1948, 1952).

Подводя итог сказанному, следует отметить, что на численность поколений каспийского леща влияет сложный комплекс условий. Условия, создававшиеся в период нереста и выживаемости молоди, столь важны в определении величины поколений, что полностью перекрывают роль количества производителей, участвующих в нересте, и тем более такого фактора, как увеличение плодовитости в связи с нагулом производителей.

ЛИТЕРАТУРА

- Бярштейн Я. А. и Спасский Н. Н. 1953. Донная фауна Каспийского моря до и после заселения *Negeis zissinea*. М.
- Бойко Е. Г. 1951. Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донских судака и леща. — Труды Азовско-Черномор. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзЧерНИРО), вып. 15.
- Дементьева Т. Ф. 1941. Влияние условий паводка на величину приплода волжского леща. — Рыбн. хоз., № 1.
- Дементьева Т. Ф. 1952. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности. — Зоол. журн., т. 31, вып. 4.
- Комарова И. В. 1951. Питание леща в Северном Каспии. Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XVIII.
- Мейер В. А. 1940. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб. — Докл. АН СССР, нов. сер., т. 28, № 7.
- Николаев Н. И. 1953. Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки в атлантическо-скандинавской сельди. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXIV.
- Танасийчук В. С. 1940. Количественный учет молоди в Северном Каспии. — Рыбн. хоз., № 11.
- Танасийчук В. С. 1952. К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Северном Каспии. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XIX.
- Троцкий С. К. 1935. Материалы к оценке состояния запасов азовско-донского леща. — Раб. Дону-Кубанск. научн. рыбохоз. станции, вып. 3.
- Формозов А. Н. 1935. Колебания численности промысловых животных.
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. — Труды Астрах. научн. рыбохоз. станции, т. VI, вып. 4.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат.

ПОКАЗАТЕЛИ ЭЛИМИНАЦИИ В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ ЧЕРНОМОРСКОЙ ХАМСЫ

Т. В. Деханик

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

Выявление закономерностей воспроизводства или выживания в раннем онтогенезе рыб является важнейшей ступенью в изучении колебаний численности их поколений. В связи с этим большое значение приобретает накопление новых фактических данных, особенно в количественной форме, о выживании морских рыб в ранний период их развития.

Изучение процесса воспроизводства морских рыб представляет значительные трудности методического характера. По-видимому, прежде всего этим можно объяснить очень ограниченное число работ, в которых рассматриваются количественные показатели смертности (или выживания) на ранних стадиях развития морских рыб в природных условиях. Наиболее обстоятельный и глубокий анализ выживания и смертности на ранних этапах развития морских рыб дан в работах Сетта (Sette, 1943) и Альстрёма (Ahlstrom, 1954).

В работе Сетта приводятся количественные показатели смертности поколения атлантической макрели 1932 г. в течение первых 85 дней ее жизни (к этому времени личинки макрели достигают длины около 50 мм). Математическим методом Сетт устанавливает достоверность кривой выживания и рассматривает причины, определяющие изменение коэффициента смертности в период развития от икры до сформированной молоди. Расчисление кривой выживания атлантической макрели основано на планктонных количественных ловах и сопоставлении различных стадий развития икры и возрастных групп личинок. Логарифмическое выражение количественных показателей выживания икры и личинок (из работы Сетта) приводится на рис. 1.

Сетт дает двойное толкование кривой выживания. Первое простое объяснение представлено на рис. 1 в виде жирной линии. Основной излом отмечается на 35-й день, когда личинки достигают длины 10 мм. Этот излом делит кривую на три части:

- 1) икра, желточный мешок и личиночная стадия;
- 2) переход от личинки к постличиночной стадии;
- 3) постличиночная стадия.

Первая часть, соответствующая стадии до 10 мм длины, выражена прямой линией; следовательно, смертность на данном отрезке есть ве-

личина постоянная и составляет (по данным Сетта) 14% в день. Период перехода от личиночной к постличиночной стадии (при длине от 9 до 11 мм) выражен изломом кривой и выделяется Сеттом как наиболее критический в эмбриональном и личиночном развитии макрели. В этот период количество молоди за короткое время (около трех дней) снижается на 90%. Постличиночное развитие (третий отрезок) характеризуется более умеренными показателями смертности, чем на ранних стадиях; на этом отрезке смертность составляет около 10% в день.

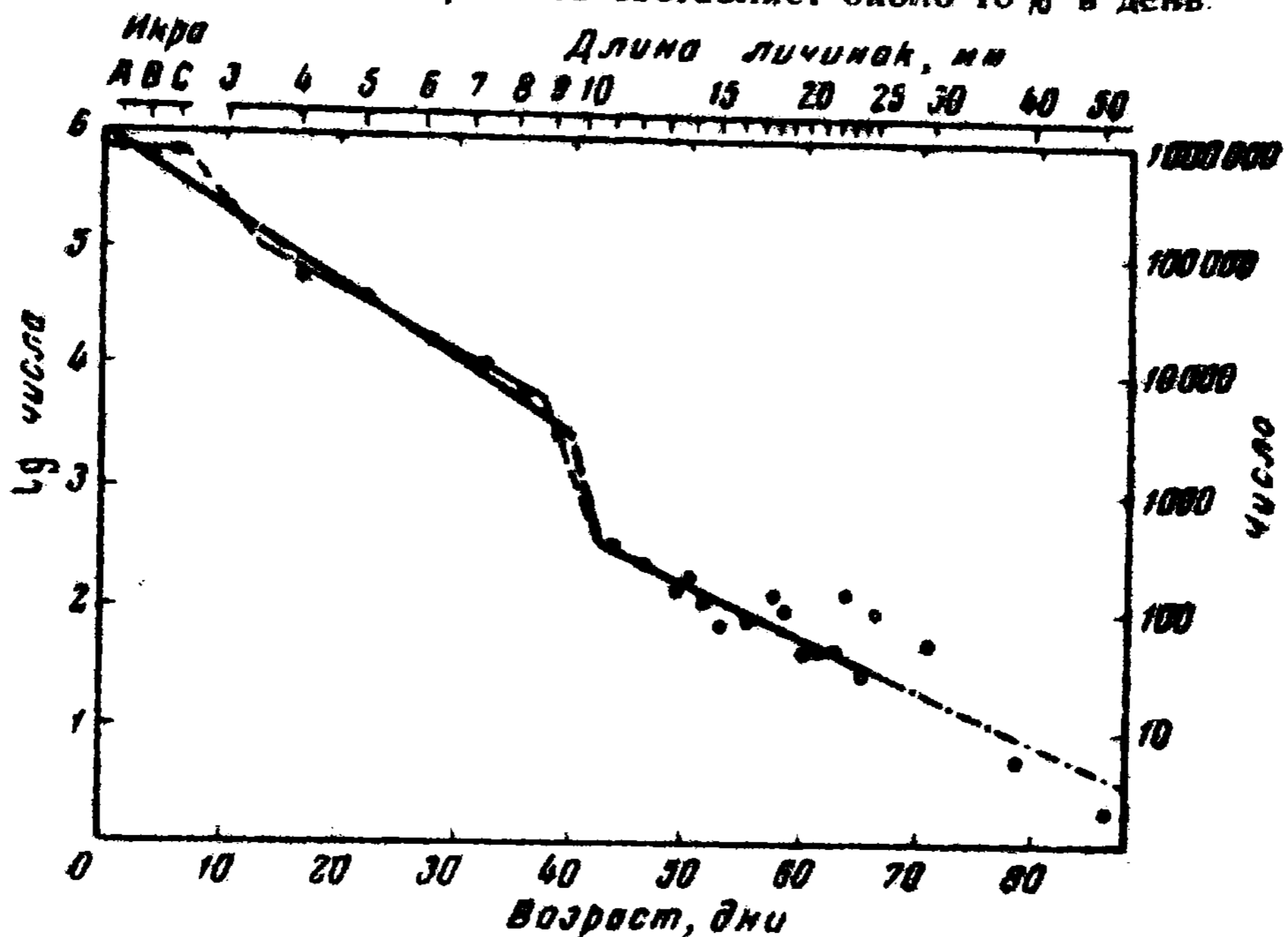


Рис. 1. Выживание атлантической макрели

Второе толкование (тонкая линия на рис. 1) делит прямую от точки А до 10 мм на три отрезка. Первый отрезок — от А до С — соответствует эмбриональному периоду развития; коэффициент смертности в это время составляет 5% в день. Следующий отрезок, выраженный изломом прямой, соответствует стадии желточного мешка; коэффициент смертности на этом отрезке повышается до 23% в день. В течение личиночной стадии (третий отрезок) коэффициент смертности составляет 12% в день.

Резюмируя величину смертности за весь изученный период, Сетт получил смертность за день равной 10—14%.

Наиболее значительное отклонение от общего показателя было в течение стадии 9—11 мм (период перехода от личинки к постличиночной стадии), когда численность популяции сокращалась на 30—45% в день. Другое, наиболее заметное, отклонение наблюдалось в период эмбрионального развития, когда был отмечен наиболее низкий коэффициент смертности (5% в день) и на стадии желточного мешка, когда был отмечен более высокий коэффициент (около 23% в день).

Помимо атлантической макрели, процесс выживания ранних стадий развития обстоятельно изучен у тихоокеанской сардины (*Sardinops sagax*) побережья Северной Америки (Sette и Ahlstrom, 1948; Ahlstrom, 1954). В работе Альстрема (1954) приведены кривые выживания поколений 1950 и 1951 гг. в течение первых 45 дней их жизни.

На рис. 2 воспроизведены кривые выживания тихоокеанской сардины (из работы Альстрема). Эти кривые показывают высокую смертность от начала эмбрионального развития до личинной размерами 3,25 мм, низкие показатели смертности личинок длиной от 3,25 до 14,75 мм и более высокие показатели смертности личинок размером крупнее 14,75 мм.

Альстром отмечает, что значительная часть только что выклюнувшихся личинок проскальзывает через отверстия сети при лове. Хотя

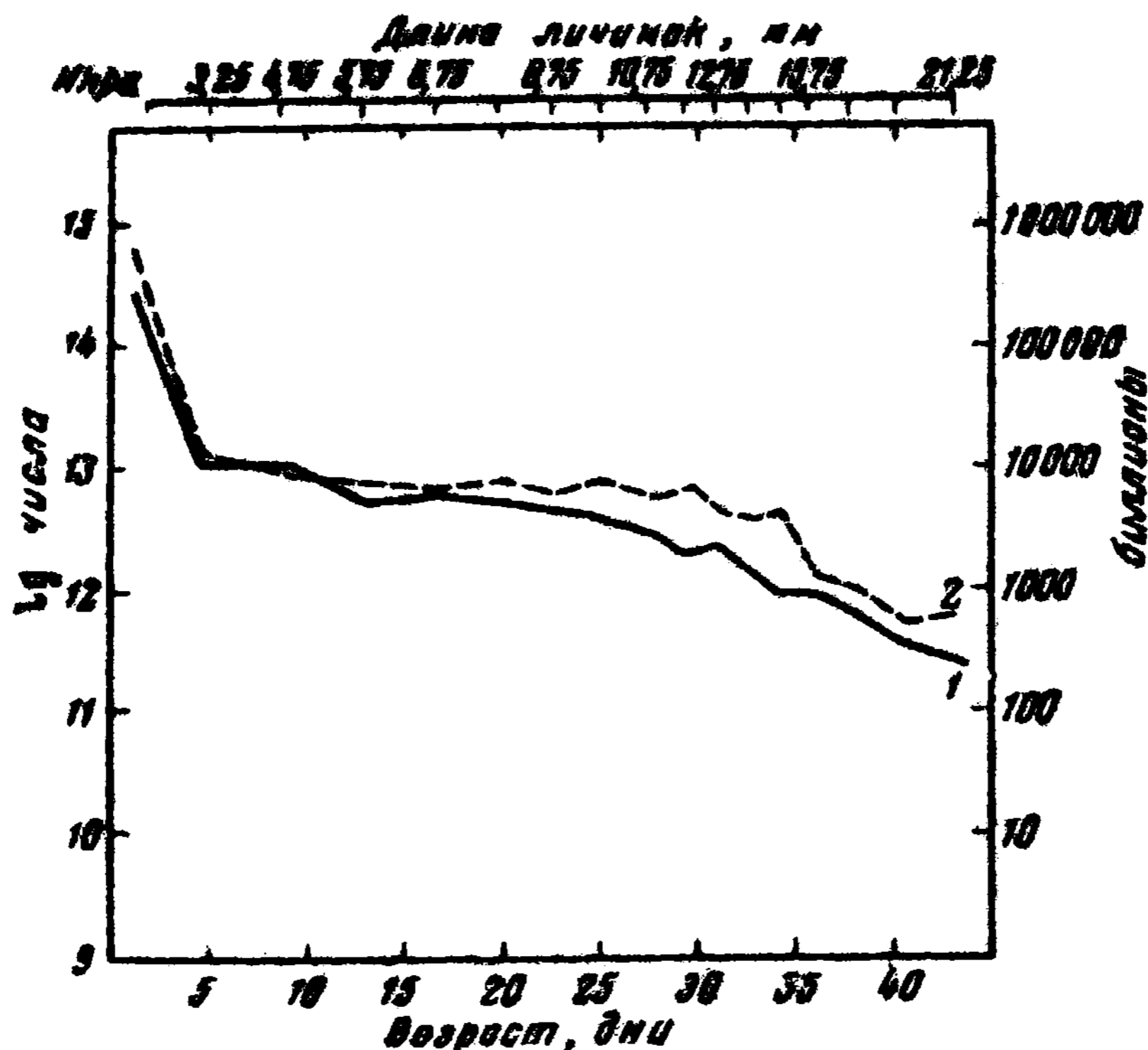


Рис. 2. Выживание тихоокеанской сардины

1 — 1950 г., 2 — 1951 г.

действительная величина этих потерь не определена, имеющиеся данные (Марр — Магг, 1956) свидетельствуют о том, что только около одной десятой части 3,5-миллиметровых личинок, облавливаемых сетью, задерживается ею.

Насколько известно, процессы потерь и выживания в раннем онтогенезе других рыб так детально не изучены.

У Хелдта (Heldt, 1956) есть ссылка на работу Анадон (Anadon, 1954), в которой рассматриваются три типа смертности икры и личинок сардины. С работой Анадон мы не имели возможности познакомиться.

В капитальной работе Бивертон и Холта (Beverton и Holt, 1957), в разделе 6 («Пополнение и продукция яиц») дан теоретический анализ процесса выживания в личиночный (интересующий нас) и более поздний периоды развития и показана математическая зависимость между продукцией яиц и пополнением. Авторы исходят из представления, что в личиночном развитии существуют переломные (или критические) стадии, на которых смертность особенно высока и что одной из таких стадий в раннем онтогенезе морских рыб является переход на внешнее питание. Далее в качестве основного положения авторы принимают, что

показатель личиночной смертности находится в прямом отношении к плотности популяции. При этом Бивертон и Холт ссылаются на Айнзеля (Einzelle, 1941), Солейма (Soleim, 1942), Такинга (Taping, 1951), Свэрдсона (Svärdson, 1949), которые пришли к выводу, что количество корма в море является важным фактором, влияющим на личиночную смертность. Авторы приводят гипотетические кривые выживания личинок и дают графическое соотношение между продукцией яиц и пополнением при показателе личиночной смертности, прямо пропорциональном плотности.

Не останавливаясь на многих других проблемных вопросах, глубоко разработанных Бивертоном и Холтом, и признавая огромный вклад, внесенный их капитальной работой в теорию флюктуаций морского рыболовства, отметим (в отношении трактовки процессов воспроизводства) некоторую оторванность теоретических обоснований от конкретных данных. Цитированные работы Сетта и Альстрёма, содержащие богатейший фактический материал, по нашему мнению, могли бы быть положены в основу теоретических обобщений по вопросам выживания морских рыб.

Для подтверждения своих исходных положений о том, что коэффициент смертности резко возрастает, когда запасы желтка истощаются, Бивертон и Холт ссылаются на работу Сетта. При этом они отмечают, что данные Сетта об атлантической макрели являются единственными известными им точными измерениями личиночной смертности. Упоминание работ Сетта в этом аспекте, по нашему мнению, не совпадает с теми выводами, к которым он пришел на основании своих наблюдений. Это следует из приведенной кривой выживания атлантической макрели (рис. 1), а также из обобщения Сетта, где он отмечает: «Смертность вскоре после выклева мала, и малочисленность поколения 1932 г. не может быть связана с недостатком пищи в период выклева. Если недостаток питания и имел место, то он сказался на дальнейшем периоде планктонного содержания или в переходную фазу (9—10 мм)». К активному питанию личинки, по данным Сетта, переходят по достижении 4 мм длины.

Работу Альстрёма, в которой также рассматриваются изменения показателей смертности двух поколений тихоокеанской сардины, Бивертон и Холт не цитируют вообще. Как было показано, Альстрём аналогично Сетту не отметил увеличения смертности при переходе личинок на внешнее питание.

Таким образом, при создании математических моделей (по крайней мере в той части, которая касается продукции икры и пополнения) названные авторы исходят из умозрительных предположений, а не из конкретных данных.

Признавая большую роль математического метода в анализе биологических явлений, мы склонны, однако, считать значение этого метода положительным тогда, когда им пользуются для трактовки и обобщения наблюдаемых процессов и явлений, а не для умозаключений, основанных на тех или иных предположениях.

Вытекающие из результатов наблюдений математические модели представляли бы основу для теоретических обобщений и практических выводов.

В настоящем докладе рассматриваются показатели смертности в эмбриональный и ранний личиночный периоды развития черноморской хамсы и приводятся данные о ее выживании от икры до личинок размером 12 мм, т. е. до окончания формирования плавников. Приводимые

данные следует рассматривать как частный случай изменений показателей смертности и выживания в эмбриональный период и в период раннего личиночного развития черноморской хамсы.

Выявление закономерных изменений численности в период раннего онтогенеза — задача будущего, разрешение которой должно быть основано на длительных (охватывающих весь нерестовый сезон) непрерывных многосуточных наблюдениях. Такие наблюдения, проведенные в течение трех-четырех лет, дадут необходимый и вполне достоверный материал, который послужит основой для разработки важнейшей проблемы современной ихтиологии — динамики численности поколений морских рыб.

О МЕТОДИКЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

При разработке методики мы исходили из представления, что процессы гибели и выживания могут быть глубже поняты, если к их изучению подойти на примере частных изменений в пределах отдельной нерестовой популяции или некоторой части этой популяции. Для этой цели был выбран район с максимально слабыми для прибрежных вод Черного моря течениями, который вместе с тем является одним из основных нерестовых районов изучаемых рыб (Евпаторийский район, в 14 милях от берега по траверсу мыса Лукулл). Было намечено провести непрерывные многосуточные наблюдения (на указанном стационаре) за развивающейся икрой и личинками рыб в разные сроки нерестового сезона. Для получения сравнительных показателей ставилась задача провести параллельные наблюдения в двух-трех других нерестовых районах (также методом стационарных многосуточных съемок). Такие стационарные наблюдения были проведены в трех районах: Евпаторийском с 5 до 12 июля и с 5 по 8 августа 1957 г. и с 3 по 9 июня 1958 г.; в районе Карадага с 7 по 12 августа 1957 г.; в Прибосфорском районе с 31 июля по 1 августа 1958 г.

Метод стационарных наблюдений позволил выявить суточный ритм размножения черноморской хамсы и проследить за последовательной сменой этапов ее эмбрионального развития в пределах чередующихся в планктоне единовременных суточных выметов — от оплодотворения до выклева эмбриона (Дехник, 1959).

В размножении хамсы и развитии выметанной икры был установлен строго выраженный ритм. Вымет и оплодотворение яиц происходят в краткий промежуток времени — от 22 до 24 часов. Продолжительность развития выметанных яиц находится в прямой зависимости от температуры воды, при которой протекает развитие каждого суточного вымета. При изменении средней температуры от 20,6 до 23,8° длительность развития отдельных выметов изменяется от 45 до 32 часов.

В течение суток в планктоне закономерно встречаются развивающиеся икринки черноморской хамсы двух суточных выметов — вымета близлежащих ночных часов и вымета предшествующей ночи.

В эмбриональный период развития хамсы выделяем шесть этапов, различающихся качественной определенностью. Длительность каждого этапа различна и в пределах вида изменяется в зависимости от температуры.

Исходя из того общепринятого положения, что выживание в личиночный период жизни рыб определяется преимущественно фактором питания, мы обратили специальное внимание на изучение количественных показателей питания личинок изучаемых видов; параллельно велись наблюдения за плотностью и динамикой биомассы кормового

планктона. Питание личинок изучают научные сотрудники Севастопольской биологической станции Л. А. Дука и В. И. Сияюкова.

Для изучения условий выживания эмбрионов Т. Ф. Деметьева (1958) предложила метод учета живой и мертвой икры. Достоверность этой методики Т. Ф. Деметьева устанавливает специальными опытами, которые показали, что «икринка гибнет еще будучи в море и что механических повреждений при лове и фиксации не происходит». Этот метод используется и в других работах (Павловская, 1955, 1956; Ревина, 1956).

При анализе собранных материалов мы обратили внимание на признаки отмершей икры. Основным критерием «смерти» икры хамсы служит нарушение внутренней структуры. Оно выражается разрывом желточной оболочки, выпадением гранул желтка в полость яйца и помутнением оболочки. Зародышевый диск или формирующийся зародыш в большей или меньшей степени деформируются, смещаются по отношению к нормальному положению, спадают (сморщиваются). В условиях эксперимента такие икринки погружаются на дно аквариума и не развиваются. Во взвешенном состоянии находятся нормально развивающиеся икринки с целостной внутренней структурой. Единично в пробах встречаются икринки, внутренняя структура которых разрушена и представляет бесформенную массу, а оболочка совершенно непрозрачна. Такие икринки встречаются в пробах единично, и они, естественно, не определяют величину смертности.

Роллефсен (Rollefsen, 1930), исследуя икру трески, проследил процесс отмирания икры под микроскопом. Отмирание сопровождается (как это установлено и на икре хамсы) нарушением целостности желточной оболочки, выпадением желтка в полость яйца и в дальнейшем деформацией зародыша. Роллефсен убедительно показал далее, что гибель икры происходит во время сетных ловов. Икра, улавливаемая сетью, находится в ней под давлением, в результате чего желточная оболочка многих яиц повреждается.

Было также замечено другое важное обстоятельство. Если сетной улов поместить в сосуд с морской водой, то икринки сразу же разделятся на две фракции: одна из них будет оставаться во взвешенном состоянии, другая погрузится на дно. Все икринки, находящиеся во взвешенном состоянии, содержат нормально развивающихся эмбрионов, все погрузившиеся — деформированных. Отмершие икринки погружаются очень быстро: по наблюдениям Роллефсена, в течение нескольких минут.

Ю. П. Зайцев (1958) провел специальные наблюдения и показал, что число мертвых икринок в сетных уловах зависит не от продолжительности лова, а от скорости траления: с увеличением скорости их число возрастает. Выбирая сети вручную с очень малой скоростью, Ю. П. Зайцев получал пробы, содержащие 98—100% живых икринок, и пришел к выводу, что «при горизонтальных ловах у поверхности воды в сеть практически не попадает икра, погибшая в море».

Все изложенное заставляет признать метод учета «мертвой икры» неприемлемым для суждения о потерях или выживании.

Показатели смертности икры и личинок черноморской хамсы определяя путем установления количественного соотношения икринок по стадиям эмбрионального развития в пределах одновременных суточных выметов и соотношения различных размерных групп личинок (по суточному распределению) с учетом продолжительности их развития. В основе метода лежит предположение, что все икринки, находящиеся во взвешенном состоянии, т. е. учитываемые в сетных ловах, живые.

На основании изложенных соображений такое предположение представляется вполне достоверным.

В рассмотренной работе Сетта потери определены на основании количественного соотношения по стадиям развития икринок и размерных групп личинок из суммарных уловов за период нереста. Предварительно Сетт рассчитал продолжительность развития каждой стадии в пределах эмбрионального периода и продолжительность развития каждой личиночной размерной группы.

Следовательно, наш метод заимствован в основном у Сетта и отличается изучением процесса потерь на отдельных суточных выметах, прослеживаемых последовательно от начала развития до выклева эмбриона.

О ПОКАЗАТЕЛЯХ СМЕРТНОСТИ В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И РАННИЙ ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОДЫ ЖИЗНИ ХАМСЫ

Изменения показателей убыли рассмотрены по двум участкам моря в разные периоды: по Евпаторийскому району в июле-августе 1957 г. и июне 1958 г. и по Прибосфорскому району в июле-августе 1958 г.

Для определения величин потерь в процессе развития брали средние количества икринок из нескольких суточных выметов, за исключением Прибосфорского района, где был полностью прослежен только один вымет, отличающийся высокой численностью. Количество икринок по каждому этапу рассчитывали на один лов икорной сети; количество личинок рассчитывали также на один лов икорной сети, исходя из их суточного распределения, с последующим пересчетом на продолжительность развития соответствующей размерной группы. Суточный подсчет количества личинок второй и третьей размерной групп сделан только по ночным ловам, так как в светлое время суток личинки этих групп почти нацело выпадают из уловов. Предличинки (первая размерная группа) как пассивные формы распределяются в дневных и ночных уловах равномерно.

Таким образом, процент смертности в эмбриональный период определялся соотношением численности икринок двух (объединенных для удобства) последующих этапов развития по сравнению с двумя предыдущими. В процент смертности входит гибель в процессе развития соответствующих этапов.

Показатели смертности в личиночный период определяются гибелью в процессе развития соответствующей личиночной группы. В процент смертности группы предличинок входит также гибель в момент выклева.

По морфологическим показателям выделены три размерные группы личинок:

1) предличинки размером от 2,0 до 3,5 мм; группа характеризуется наличием желтка;

2) личинки размером от 3,6 до 6,0 мм; группа характеризуется переходом на активное питание;

3) личинки размером от 6,1 до 12,0 мм; в группе объединены личинки от начала закладки плавниковых лучей до формирования испарных плавников.

Продолжительность развития личинок каждой группы определяли условно, исходя из суточного прироста в 1 мм, установленного Т. Ф. Демьянковой (1958) у предличинок и ранних личинок азовской хамсы.

Таким образом, продолжительность развития первой размерной группы составляет 1,5 суток, второй — 2,5 суток и третьей — 6 суток.

Как в суточном распределении, так и в осредненных данных (табл. 1) обращают внимание более высокие относительные показатели выживания второй размерной группы личинок, характеризующейся переходом на внешнее питание, по сравнению с первой. Такое соотношение в пределах одного поколения представляется нереальным. В данном случае следует предположить, что из-за неточности методики какая-то часть предличинок выпадает из уловов. Это предположение достаточно обосновано. Мелкие нитевидные предличинки хамсы с легко спадающим желточным мешком проскальзывают через отверстия шелкового газа (икорные сети из газа № 14) и таким образом не поддаются учету. Потери предличинок тихоокеанской сардины Альстром (цитировано по Марру, 1956) ориентировочно определил в 90%.

Таблица 1

Показатели выживания личинок черноморской хамсы относительно V—VI этапов эмбрионального периода развития

Район	Размерная группа личинок, мм		
	2,0—3,5	3,6—6,0	6,1—12,0
Евпаторийский (1957 г.)			
1-е сутки, шт.	0,1	1,3	0,7
% к V—VI этапу	0,4	3,8	2,1
2-е сутки, шт.	2,7	6,4	0,2
% к V—VI этапу	4,1	9,7	0,3
3-и сутки, шт.	0,6	4,8	0,2
% к V—VI этапу	0,7	5,3	0,2
Прибосфорский:			
шт.	7,6	28,6	7,4
% к V—VI этапу	0,2	0,8	0,2
Осредненные данные:			
шт.	2,8	10,7	2,1
% к V—VI этапу	0,3	1,1	0,2

* Приведено суточное распределение личинок на один лов икорной сети.

В первом приближении численность предличинок черноморской хамсы (или первой размерной группы — 2,0—3,5 мм) может быть рассчитана, исходя из кривой относительных показателей выживания (рис. 3). Кривая вычерчена по осредненным показателям выживания в двух районах — Евпаторийском (1957 г.) и Прибосфорском (1958 г.) с учетом продолжительности развития соответствующих этапов и личиночных групп.

На приведенной кривой достоверные значения соответствуют всем эмбриональным этапам развития и двум личиночным группам, за исключением первой группы, на которую, по высказанным соображениям, должна быть введена поправка.

Кривая, соединяющая заданные точки (известные значения) на отрезке от V — VI этапов эмбрионального развития к третьей личиночной группе, приближается по типу к параболической кривой и может быть выражена степенным уравнением: $Y = AX^n$, где Y — численность икры и личинок (в %), X — возраст в днях, A и n — коэффициенты.

Решением системы уравнений по известным данным может быть найдено некое значение и тем самым определена кривизна кривой. В нашем примере это значение, или численность первой размерной группы личинок, выразится в 6,73% от количества икринок I—II этапов эмбрионального развития.

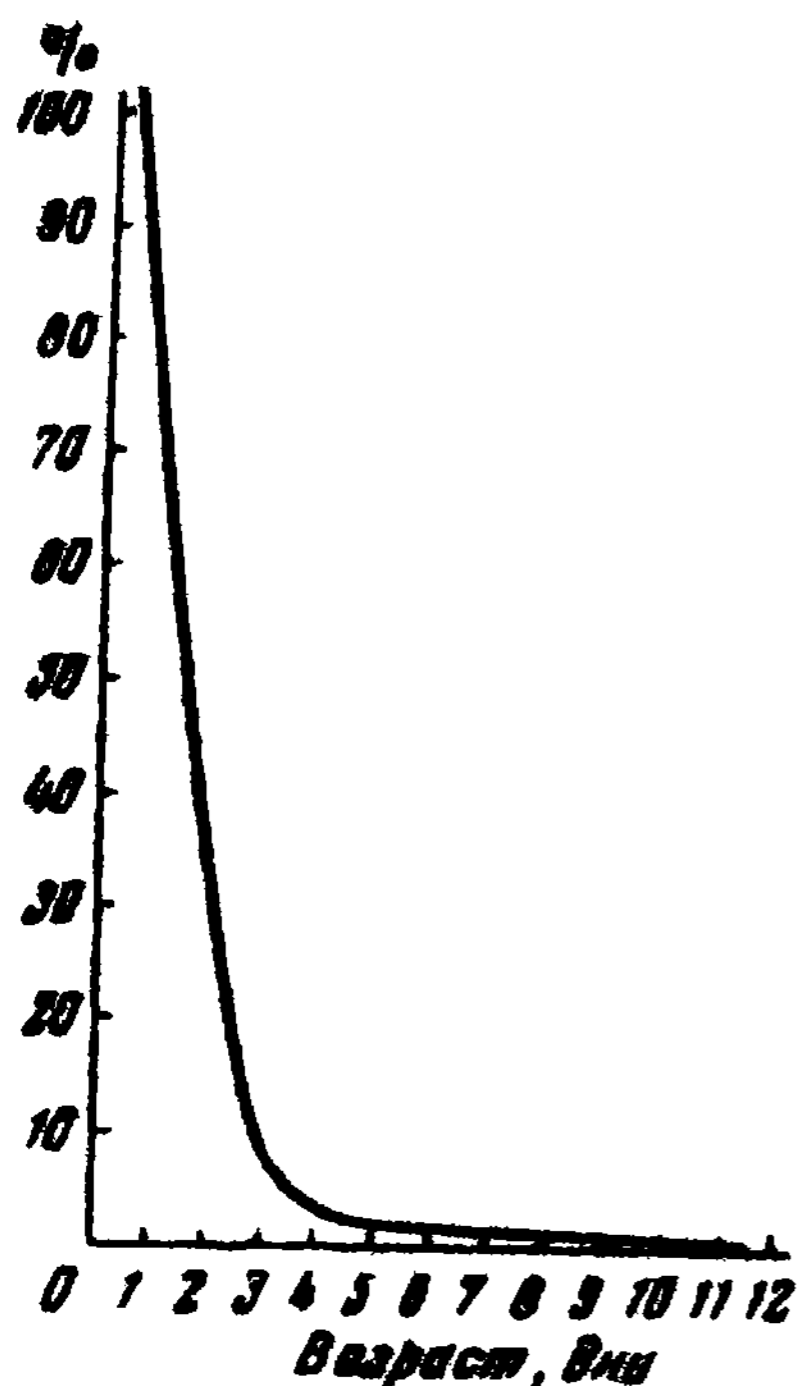


Рис. 3. Относительные показатели выживания икры и личинок черноморской хамсы

Соответственно кривой относительных показателей выживания изменение численности в процессе развития выражается линейной зависимостью в эмбриональный период (или уравнением $y=kx+a$) и степенной зависимостью в постэмбриональный период развития ($y=ax^{-n}$).

Следует подчеркнуть, что полученные зависимости пока еще нельзя трактовать как закономерные изменения численности черноморской хамсы в период раннего развития. Эти зависимости являются отражением частных изменений по двум районам в рассмотренные отрезки времени.

Относительные показатели выживания (с вычисленным значением для первой размерной группы личинок) могут быть представлены в виде количественных изменений по этапам эмбрионального развития и в пределах личиночных групп (табл. 2).

Графическое выражение этих изменений (по логарифмам чисел) отражает процесс выживания. Кривая выживания составлена с учетом средней продолжительности развития эмбриональных этапов и личиночных групп.

Анализ кривых и цифровых показателей приводит к следующему заключению. За период эмбрионального и предличиночного развития

Таблица 2
Изменение численности икры и личинок черноморской хамсы в процессе развития

Этапы развития и группа личинок	Количество		Потери, %
	тыс. шт.	% от I—II этапов	
I—II	1 000	100	
III—IV	715	71,5	28,5
V—VI	421	42,5	41,4
2.01— 3,5	67,3	6,7	84,1
3,6 — 6,0	13,1	1,3	80,5
6,1 — 12,0	1,5	0,15	88,6

смертность составляет 93,27%. Общая убыль за период личиночного развития выражается в 6,58%. Таким образом, численность третьей размерной группы личинок составляет 0,15% первоначального количества икринок.

Смертность в процессе развития всех личиночных групп, в отличие от смертности в эмбриональный период, выражается очень высоким показателями. Представляет интерес анализ этих показателей.

Смертность от момента выклева до рассасывания желточного мешка или за время развития первой размерной группы личинок, составляет 84,1%. Длительность развития этой группы в среднем 1,5 суток. Следовательно, смертность за сутки составляет 56,1%. Смертность в 80,5% приходится на вторую группу личинок, характеризующуюся переходом на внешнее питание. Продолжительность развития этой группы в среднем 2,5 суток; следовательно, смертность за сутки составляет 32,2%. Развитие третьей личиночной группы длится 6 суток, и смертность за сутки в этот период составляет 14,8%.

Таким образом, максимальный процент смертности приходится на период предличиночного развития. Это выражено заметным изломом кривой выживания (рис. 4).

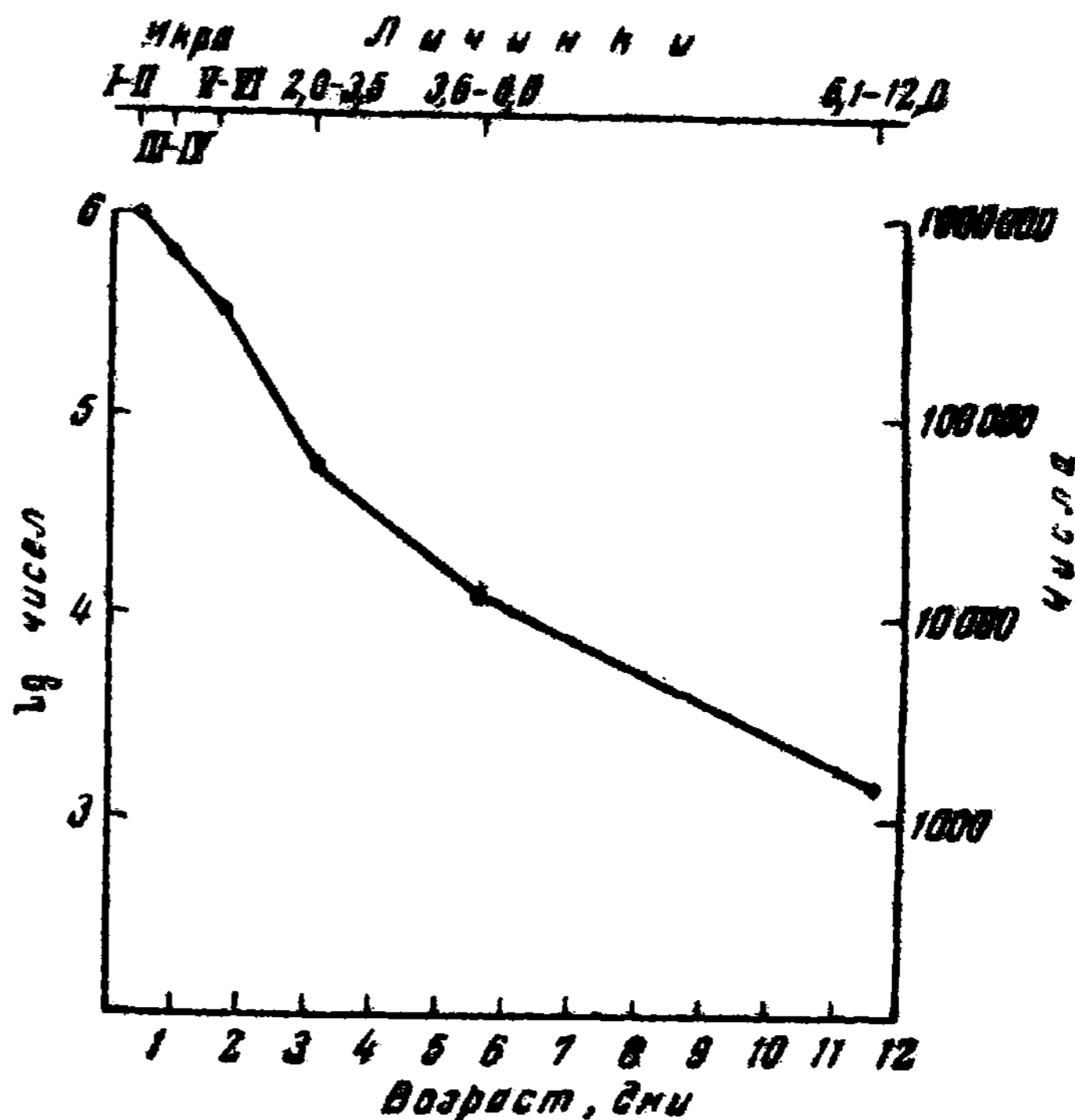


Рис. 4. Выживание икры и личинок черноморской хамсы

На основании изложенных данных можно высказать предположение, что критическим периодом в раннем онтогенезе черноморской хамсы является период желточного питания. Это связано, по-видимому, с резким изменением в это время экологических отношений организма. С другой стороны, период перехода личинок на активное питание не сопровождается увеличением показателей потерь и не является критическим в личиночном развитии черноморской хамсы. Ниже будет сделана попытка объяснить это предположение на основе анализа питания личинок (по работе Л. А. Дука) и данных о биомассе кормового планктона.

Интересно, что у атлантической макрели (Сетт, 1943) первый излом кривой выживания (рис. 1) при детализированном толковании автора совпадает также с периодом желточного питания.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВЫЖИВАНИЯ В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ РЫБ

Представляет интерес сопоставить результаты наблюдений за выживанием икры и личинок черноморской хамсы с опубликованными данными о выживании ранних стадий некоторых морских рыб. Для вычисления показателей смертности атлантической макрели используем эмпирические данные Сетта (1943, табл. 7). По Сетту, личиночная стадия

начинается от времени завершения резорбции желтка и заканчивается после формирования плавников. У атлантической макрели эта стадия включает индивидуумы длиной 4—8 мм. У хамсы формирование плавников заканчивается при длине около 12 мм.

Если принять за исходную величину численность икринок атлантической макрели на стадии А, то смертность до окончания личиночного развития (по отношению к этой стадии) составит 99,2%. У черноморской хамсы, как было показано, потери за соответствующий период развития составили в среднем 99,85%.

Следует иметь в виду, что в отношении атлантической макрели за исходную величину (стадия А) принят более продолжительный период развития, который по принятой нами классификации соответствует трем этапам развития (I—III), тогда как в отношении хамсы, как известно, мы исходили из численности икринок I—II этапов развития. В первом случае соотношение должно быть несколько завышено.

Показатели смертности за периоды эмбрионального и личиночного развития тихоокеанской сардины получены по кривой выживания двух поколений сардины (Альстром, 1954).

Не располагая данными о личиночном развитии тихоокеанской сардины и имея в виду, что в данном случае проводится лишь ориентировочное сравнение (с использованием кривых Альстрома, а не цифровых данных), можно допустить, по аналогии с атлантической сардиной, что личиночный период развития тихоокеанской сардины заканчивается при длине около 15 мм. Тогда потери от начальных стадий развития икры до конца личиночного периода у поколения сардины 1950 г. выражаются в 99,6%, а у поколения 1951 г. — в 99,0%. На эмбриональный период и на период предличиночного развития в первом случае приходится 96,8%, а во втором — 97,5% и соответственно на личиночный период — 2,8 и 1,5%.

Приведенные показатели смертности суммированы в табл. 3.

Таблица 3

Сравнительные показатели потерь у некоторых видов морских рыб

Рыбы	Поколение	Общая смертность от икры до конца личиночного периода, %	Смертность, %		Автор
			в эмбриональный и предличиночный периоды	в личиночный период	
Черноморская хамса	1957*	99,8	92,0	7,8	Наши данные
	1958 г.	99,9	96,1	3,8	То же
Тихоокеанская сардина	1950 г.	99,6	96,8	2,8	Альстром, 1954
	1951 г.	99,0	97,5	1,5	То же
Атлантическая макрель	1932 г.	99,2	90,7	8,5	Сегг, 1943
Черноморская ставрида	1959 г.	99,3	87,7	11,6	Наши данные

* Изменение численности икры и личинок черноморской хамсы приводимо, как указано в тексте, по коротким отрезкам нерестового сезона.

Весьма характерно совпадение общих относительных показателей смертности от икры до конца личиночного периода у четырех различных видов рыб с разной экологией.

Общая смертность от первых стадий развития икры до конца личиночного периода у четырех рассматриваемых видов рыб (в целом у шести поколений) изменяется от 99,0 до 99,9%.

Исходя из приведенных относительных данных, можно предположить, что показатели смертности черноморской хамсы, тихоокеанской сардины, атлантической макрели и черноморской ставриды за рассматриваемый период равнозначны. Однако, если от относительных показателей потерь перейти к абсолютным данным, станут очевидными существенные изменения по поколениям. Об этом наглядно свидетельствуют данные табл. 4. Так, численность оформившихся личинок двух поколений тихоокеанской сардины находится в соотношении 1:2,5, а численность двух поколений черноморской хамсы (по средним данным за короткие отрезки нерестового сезона) в соотношении 1:2. Очень существенны и различия в количестве икринок, соответствующих одной оформившейся личинке.

Таблица 4

Соотношение личинок и икринок трех видов рыб

Рыбы	Поколение	Количество оформившихся личинок на млн икринок первых стадий развития	Количество икринок на одну оформившуюся личинку
Черноморская хамса	1957 г.	2000	300
То же	1958 г.	1000	1000
Тихоокеанская сардина	1950 г.	4000	250
То же	1951 г.	10000	100
Атлантическая макрель	1932 г.	8000	125

Располагая данными о численности нерестового стада, которые в отношении морских рыб с пелагической икрой могут быть с достаточной достоверностью получены по учету выметанной икры, и получив показатели потерь, аналогичные приведенным, можно близко подойти к количественной оценке поколений морских рыб.

О ПРИЧИНАХ ВЫЖИВАНИЯ МОРСКИХ РЫБ В РАННИЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

Проведенные за черноморской хамсой наблюдения еще недостаточны для решения вопроса о причинах, определяющих изменение численности ранних стадий развития хамсы в Черном море. В настоящее время можно высказать лишь некоторые предварительные соображения на основе сопоставления полученных о черноморской хамсе материалов на двух районах за короткие промежутки нерестового сезона (в течение двух лет).

Факторы, влияющие на выживание икры и личинок рыб в процессе развития, рассматриваются во многих работах. Значительная часть их основана на экспериментальных методах; в последнее десятилетие широкое развитие получило экологическое направление в разработке поставленного вопроса. Со времени работы Норта (Hjort, 1914) в литературе господствует убеждение, что численность поколений морских рыб определяется обилием доступных кормовых организмов в момент перехода личинок на активное питание. Из этого предположения, к сожалению, без специальных доказательств исходят авторы многих работ. В настоящем сообщении мы не можем рассмотреть многочисленные литературные данные о причинах выживания поколений морских рыб. Попробуем проанализировать с этой точки зрения результаты прове-

денных наблюдений за черноморской хамсой. Сопоставим показатели смертности в процессе развития по двум районам (табл. 5).

Таблица 5

Изменение численности икры и личинок черноморской хамсы
и показатели смертности по районам

Этапы и размерная группа личинок	Евпаторийский район				Прибосфорский район	
	1957 г.		1958 г.		1958 г.	
	количество, тыс. шт.	смертность, %	количество, тыс. шт.	смертность, %	количество, тыс. шт.	смертность, %
I—II	1000,0	29,5	1000,0	63,6	1000,0	26,9
III—IV	704,6	52,0	3643,0	70,8	731,0	31,1
V—VI	338,1	—	106,5	—	504,0	—
2,0—3,5	79,8	76,4	—	—	39,4	92,2
3,6—6,0	22,2	72,2	—	—	4,0	87,3
6,1—12,0	2,0	91,0	—	—	1,0	75,0

Наиболее высокие показатели смертности в эмбриональный период развития были в Евпаторийском районе в 1958 г. Средняя температура в период наблюдений (июнь) в слое 15—0 м составляла 18° (с колебаниями от 16,4 до 19,8°). Волнение моря измерялось 0—2 баллами. Вся икра погибла в процессе развития, личинок в планктоне не было.

Показатели смертности в Евпаторийском районе в 1957 г. выше, чем в Прибосфорском районе в 1958 г. Средняя температура в период наблюдений (июль) в Евпаторийском районе в слое 0—15 м составляла 21,2° (колебания от 18,4 до 24,4°). Волнение моря измерялось 0—4 баллами.

В Прибосфорском районе средняя температура была 23,2° (колебания от 21,7 до 24,6°). Волнение моря измерялось 0—3 баллами.

Приведенные данные показывают прежде всего прямую зависимость выживания от температуры: с повышением температуры от 18,0 до 23,2° показатели смертности икры в процессе развития соответственно снижаются с 64—70 до 27—31%. Волнение моря в пределах 3—4 баллов, по-видимому, не отражается существенно на выживании развивающейся икры. В условиях наиболее устойчивого состояния моря (июнь 1957 г.) потери были максимальными.

Потери в период развития икры не зависели от ее количественного распределения. Минимальный процент смертности в Прибосфорском районе совпал с наибольшей численностью рассматриваемого суточного вымета.

Особый интерес представляет анализ показателей смертности в личиночный период развития. Показатели смертности по периодам развития в двух районах существенно различаются (табл. 6).

Смертность за предличиночный период развития (по отношению к исходному количеству икры) в Евпаторийском районе почти в два раза ниже, а за личиночный период (вторая и третья размерные группы) в два раза выше, чем в Прибосфорском районе. Вместе с этим конечная учитываемая нами численность оформившихся личинок (на I млн. икринок I—II этапов развития) в Евпаторийском районе в два раза больше, чем в Прибосфорском. Исходя из приведенных данных, расхождение

в численности оформившихся личинок в двух районах можно объяснить в первую очередь потерями в период предличиночного развития.

Таблица 6

Показатели смертности личинок черноморской хамсы
в сопоставлении с количеством кормовых организмов

Показатель	Район	
	Евпаторийский	Прибосфорский
Смертность личинок, %:		
в эмбриональный период	66,2	49,6
» предличиночный »	24,0	48,5
» личиночный »	7,8	3,8
Количество личинок под 1 м ² поверхности моря, шт.	7,19	51,00
Количество основных кормовых организмов на одну личинку, шт.	27 550	10 891

Попытаемся сопоставить далее установленные расхождения с плотностью личинок и численностью кормовых организмов в обоих районах.

Материалы о планктоне из Евпаторийского района обработаны Л. А. Дука и В. И. Синюковой. Наблюдения за численностью и биомассой кормовых организмов в Прибосфорском районе проводила Т. С. Петипа.

Основное значение в питании личинок черноморской хамсы как второй, так и третьей размерной групп составляют науплиусы *Sopropoda*, *Oithona minuta* и яйца *Sopropoda* (свыше 90% по весу и по количеству от потребляемых организмов). Как показано Л. А. Дука (1960), спектр питания личинок в двух рассматриваемых районах совпадает. Интенсивность питания по показателям индексов наполнения кишечника у личинок Евпаторийского района несколько большая, чем в Прибосфорском районе, а показатели суточного потребления (в процентах к весу тела) очень близки.

При сопоставлении всех приведенных данных выявляется, что при большей численности объектов питания, приходящихся на одну личинку (Евпаторийский район), показатели выживания их в период личиночного развития в два раза ниже, чем при меньшем соотношении кормовых организмов на одну личинку (Прибосфорский район). Исходя из приведенных данных, выживание в личиночный период развития нельзя поставить в зависимость от условий питания.

Большая численность оформившихся личинок в Евпаторийском районе при сравнительно низких показателях выживания в эмбриональный и личиночный периоды, как было отмечено, определяется более высокими показателями выживания в предличиночный период развития (табл. 6).

Таким образом, высказанное на основании кривых выживания предположение, что критическим периодом в раннем онтогенезе черноморской хамсы является период желточного питания, а наиболее вероятно — момент выклева, когда экологические отношения организма резко меняются, подтверждается анализом пищевых связей активно питающихся личинок.

Здесь уместно вспомнить соображения Г. В. Никольского (1950, 1953) о некоторых приспособлениях, регулирующих величину популя-

нения стада. Более раннее наступление половой зрелости (при благоприятных условиях питания), по Г. В. Никольскому, связано с увеличением плодовитости и уменьшением размеров икринок, а последнее — с уменьшением величины желтка, т. е. сокращением запаса пищи до начала активного питания. Естественно, что меньшая обеспеченность желтковым питанием должна неблагоприятно отражаться на выживании в этот период развития.

Колебания показателей выживания в период желточного питания в двух рассматриваемых районах могли быть связаны с меньшей или большей обеспеченностью желтковым питанием в период развития группы предличинки.

Из анализа количественных показателей развития морских рыб на ранних этапах и соответственно кривых выживания атлантической макрели, тихоокеанской сардины и черноморской хамсы очевидно, что период перехода на внешнее питание не сопровождается повышением показателей гибели. У всех трех видов основные потери приходится на эмбриональный период развития и на период желточного питания. При этом наибольшая смертность в единицу времени совпадает с периодом желточного питания.

Показатели смертности в личиночный период развития черноморской хамсы в сопоставлении с численностью основных кормовых форм в планктоне за два рассматриваемых отрезка времени свидетельствуют о том, что выживание личинок хамсы не лимитировалось количеством корма в море.

ЛИТЕРАТУРА

- Демьянчук Т. Ф. 1958. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы. — Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXIV.
- Дехник Т. В. 1959. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб. — Труды Севастоп. биол. станции АН СССР, т. XII.
- Дучка Л. А. 1960. К экологии питания личинок черноморской хамсы. — Труды Севастоп. биол. станции АН СССР (в печати).
- Зайцев Ю. П. 1958. О необходимости некоторых изменений в методике сбора планктона. — Одесск. биол. станция Ин-та гидробиол. АН УССР, научн. сессия, тез. докл.
- Никольский Г. В. 1960. О биологическом основании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. — Зоол. журн., т. 29, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб. — Труды Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
- Павловская Р. М. 1955. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития. — Труды Азовско-Черном. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (АзЧерНИРО), вып. 16.
- Павловская Р. М. 1956. Условия размножения и оценка эффективности нереста хамсы в Черном море в 1955 г. — Аннот. к раб. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), ч. 1.
- Резица Н. И. 1956. Условия размножения и эффективность нереста черноморской ставриды. — Аннот. к раб. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), ч. 1.
- Abelstrom E. H. 1954. Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. U. S. Fish and Wildlife service. — Fish. Bull. vol. 56, № 93.
- Anadon E. 1954. Estudios sobre la sardina del noroeste español. — Publ. del. Inst. Biolog. Aplicada, vol. XVIII (no Xelady — Heldt, 1956).
- Beverton R. J. H. and Hollis J. 1957. On the dynamics exploited fish populations. London.
- Einsle W. 1941. Fischereiwirtschaftliche Probleme in deutschen Alpensee. — Fischerei. Ztg., Neudamm, Bd. 44 (45/46).
- Hélot H. 1956. Rapport sur la Sardine: *Clupea pilchardus* (Walbaum) 1953. Suivi d'un Addendum (1953—1954). — Rapp. Proc. Verb. L'explor. Mer Mediterr., vol. XIII.
- Hjort L. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. — Rapp. Proc. Verb. Cons. Explor. Mer., vol. XX.

- Marr J. 1956. The seritcal periods in the early life history of marine fishes — J. Cons. Explor. Mer., vol. 21, № 2.
- Rollefsen G. 1920. Observation on cod eggs. — Rapp. Cons. Explor. Mer., vol. LXV.
- Sette O. E. 1943. Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scomber*) of North America. Part I: Early life history, including growth, drift and mortality of the egg and larval populations. — Fishery Bull., vol. 50, N 38.
- Sette O. E. a. Ahlstrom E. H. 1948. Estimations of abundance of the eggs of the Pacific pilchard (*Sardinops caerulea*) off southern California during 1940 and 1941 — J. Mar. Res. vol., 7, № 3.
- Soleim P. A. 1942. Causes of rich and poor year classes of herring — Rept. Norw. Fish Mar. Invest., vol. VII, № 2.
- Svårdson G. 1949. Natural selection and egg number in fish. — Fish Bd. Sweden. Inst. Freshwater Res., Drottningholm, Rep. № 29 (по Бюлеру и Холту — Beverton a. Holt, 1957).
- Tanning A. V. 1951. Fluctuations in fish populations owing to climatic changes UNSCCUR Proceedings, 1949, Lake Success, 7, 8—10, Unit. Nat., New York (по Бюлеру и Холту — Beverton a. Holt, 1957).
-

МЕТОД ОЦЕНКИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РЫБ ПИЩЕЙ

В. С. Ивлев

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

Центральным вопросом изучения питания является определение того количества пищи во внешней среде, которое обеспечивает нормальное существование животных, в частности рыб данного вида и возраста. Различные исследователи вкладывают в понятие «обеспеченность пищей» разное содержание, не всегда достаточно отчетливое. Поэтому прежде чем перейти к изложению фактического материала надлежит с возможной точностью высказать ряд общих положений, на основе которых должен, по нашему мнению, проводиться анализ в каждом отдельном конкретном случае.

Попытки подойти к определению обеспеченности пищей рыб, пользуясь для этого только данными о состоянии «кормовой базы», заранее в силу явной односторонности обречены на неудачу. Количественные взаимоотношения в системе хищник → жертва очень сложны (Ивлев, 1955) и должны, очевидно, анализироваться как единый процесс, элементами которого являются и рыбы, и организмы, составляющие их пищу. Для этого анализа недостаточно и прямое сопоставление интенсивности питания, к тому же часто оцениваемое при помощи несовершенной методики, например определения индексов наполнения пищеварительного тракта с учетом концентрации пищи во внешней среде.

Исходные принципы количественной характеристики обеспеченности рыб пищей, как нам кажется, должны заключаться в следующем.

Каждое животное, в частности рыба, в зависимости от концентрации пищи может в единицу времени получить ту или иную порцию последней. Очевидно, что чем выше концентрация пищи во внешней среде, тем меньше затрачивается времени и энергии для получения одной и той же величины рациона. Другими словами, для получения этого рациона расходуется тем больше энергии, чем ниже концентрация пищи. Отсюда обеспеченность пищей выражается не просто в виде единиц «кормовой базы», но представляет функцию двух переменных величин: количества пищи, получаемой рыбой за некоторый отрезок времени (например сутки) и количества энергии, расходуемой ею за то же время. Поскольку обе эти величины не являются константными, но функционально зависят (в простейшем случае) от концентрации пищи в пределах охотничьего ареала рыбы, обеспеченность рыбы пищей может быть оценена при условии обязательного количественного определения обеих сторон данного баланса.

Практическая оценка величин «прихода — расхода» энергии возможна при помощи различных методов. Зависимость интенсивности питания от концентрации пищи решается методами экологического анализа (Ивлев, 1955). Энергетические расходы, сопутствующие добыванию пищи, находятся путем постановки специальных физиологических экспериментов или вычислений на основании ранее полученных осредненных параметров (Винберг, 1956). Попыткой обобщения этих двух подходов, экологического и физиологического, в целях анализа вопроса об обеспеченности рыб пищей и является содержание настоящего сообщения.

Предлагаемый метод расчета в том виде, как он излагается ниже, разработан в отношении рыб-планктофагов. Применительно к видам с иным типом питания потребуется его большая или меньшая модификация с соблюдением основных принципов анализа.

Материалом для иллюстрации необходимых расчетов в основном явились мальки уклей из пруда, где не было другой рыбы. За 18 дней первой половины июля средний индивидуальный вес малька при температуре, колебавшейся в пределах $18,8-21,6^{\circ}$, увеличился с 0,19 до 0,31 г. Отсюда при среднем весе малька за данный отрезок времени, равном 0,25 г, общий прирост составил 0,12 г и среднесуточный прирост (Q_1) соответственно 0,0067 г, или 5,025 кал.

Пищей малькам служили почти исключительно циклопы. В течение указанного срока их концентрация была практически постоянна, варьируя от 70040 до 77130 экз/м³ (в среднем — 73455 экз/м³). Средний вес одного рачка равнялся 0,015 мг, или 0,011 кал (q), откуда концентрация пищи мальков (p) была равна 808 кал/м³. Подробности всех расчетов даны в нашей статье (Ивлев, 1960а).

Зависимость между интенсивностью питания и концентрацией пищи у рыб выражается уравнением (Ивлев, 1955):

$$r = R(1 - 10^{-\beta p}), \quad (1)$$

где r — рацион при концентрации пищи, равной p ; R — максимально возможный рацион за тот же срок при неограниченном количестве пищи и β — коэффициент. Экспериментальное определение параметров при длительности питания, равной 1 часу, на нашем материале дали: $R=15,5$ кал и $\beta=0,00016$.

Ранее показано (Ивлев, 1944), что рыбы в процессе питания двигаются с определенной скоростью, которая остается постоянной в широких пределах концентрации пищи. В случае нашей системы (мальки уклей данного размера — циклопы) была экспериментально найдена эта скорость, оказавшаяся при 20° равной 2,98 см/сек, или 107,28 м/час.

Расходная часть энергетического баланса складывается, как известно, из обмена в состоянии относительного покоя («стандартный обмен» — Q_0) и обмена в процессе движения («общий обмен» — Q). Было найдено, что стандартный обмен мальков уклей при 20° равняется 0,12 мл O_2 /час, или 0,57 кал/час, и общий обмен при скорости движения (V), равной 2,98 см/сек, составил 0,38 мл O_2 /час или 1,81 кал/час.

В продолжение суток рыба часть времени (a часов) питается, двигаясь с определенной скоростью, а часть времени ($24-a$ часов) находится в состоянии относительного покоя. Отсюда суточный расход энергии для малька уклей (Q_-) будет равен:

$$Q_- = a(Q - Q_0) + 24Q_0, \quad (2)$$

Подставляя полученные величины интенсивности обмена, получаем:

$$Q_- = 1,24a - 13,68 \text{ (кал/сутки)}$$

С другой стороны, суточная величина поступления энергии (Q_+), т. е. суточный рацион, очевидно, будет равен сумме часовых рационов ($Q_+ = a\tau$), откуда:

$$Q_+ = aR(1 - 10^{-\beta_1 \tau}) \quad (3)$$

Общий баланс энергии выражается простой формулой (Винберг, 1956).

$$0,8Q_+ = Q' + Q_-, \quad (4)$$

где коэффициент 0,8 — поправка на усвояемость пищи.

Решая совместно уравнения (2) и (3), приравнявая их по Q_+ , находим:

$$a = \frac{Q' + 24Q_s}{0,8R(1 - 10^{-\beta_1 \tau}) - (Q - Q_s)} \quad (5)$$

или, подставляя численные значения всех элементов,

$$a = \frac{18,705}{1,952} = 9,6$$

Следовательно, при данной ситуации малек уклеи в продолжение суток питается 9,6 часа, получает с пищей 38,3 кал, расходует на обмен 25,58 кал, прирастает на 5,025 кал и не усваивает 7,7 кал.

При помощи некоторых допущений можно перейти от данного частного случая к модели общего вида. Такая модель, по нашему мнению, должна представлять систему функциональных зависимостей основных трофологических показателей от концентрации пищи во внешней среде.

В уравнение (1) время в качестве переменной не входит. Следовательно, можно принять, что тот же тип зависимости будет иметь место и при переходе от часовых рационов к суточным, разумеется, с другими величинами параметров. При этом переходе получаем:

$$Q_+ = R_1(1 - 10^{-\beta_1 \tau}) \quad (6)$$

где R_1 — максимальный суточный рацион и β_1 — новый коэффициент пропорциональности.

Поскольку $Q_+ = a\tau$, или $a = Q_+/\tau$, можно написать:

$$a = \frac{R_1(1 - 10^{-\beta_1 \tau})}{R(1 - 10^{-\beta \tau})} \quad (7)$$

Фактический материал получен нами для одной величины ρ , равной 808 кал/м². Для вычисления конкретных значений R_1 и β_1 этого недостаточно, вследствие чего необходимо прибегнуть к дополнительному допущению. Таким допущением является принятие максимальной величины энергетического коэффициента роста первого порядка ($k_1 = Q'/R_1$), равной 0,4. Эта величина, характеризующая использование пищи для роста в самых благоприятных условиях, т. е. при $\rho \rightarrow \infty$, достаточно реаль-

на (Винберг, 1960) и не может существенно отличаться от действительности.

Следовательно, если $0,4R_c = Q'$, то мы получаем:

$$Q' = 0,8R_c - 24Q_s - (Q - Q_s) \frac{R_c}{R}$$

и, подставляя конкретные величины Q , Q_s и R , находим, что $R = 42,8$ кал и $\beta_1 = 0,00121$.

На основании полученных численных значений параметров можно теперь представить величины каждой отдельной переменной в виде функции от концентрации пищи. Эти функции в графической форме даны на

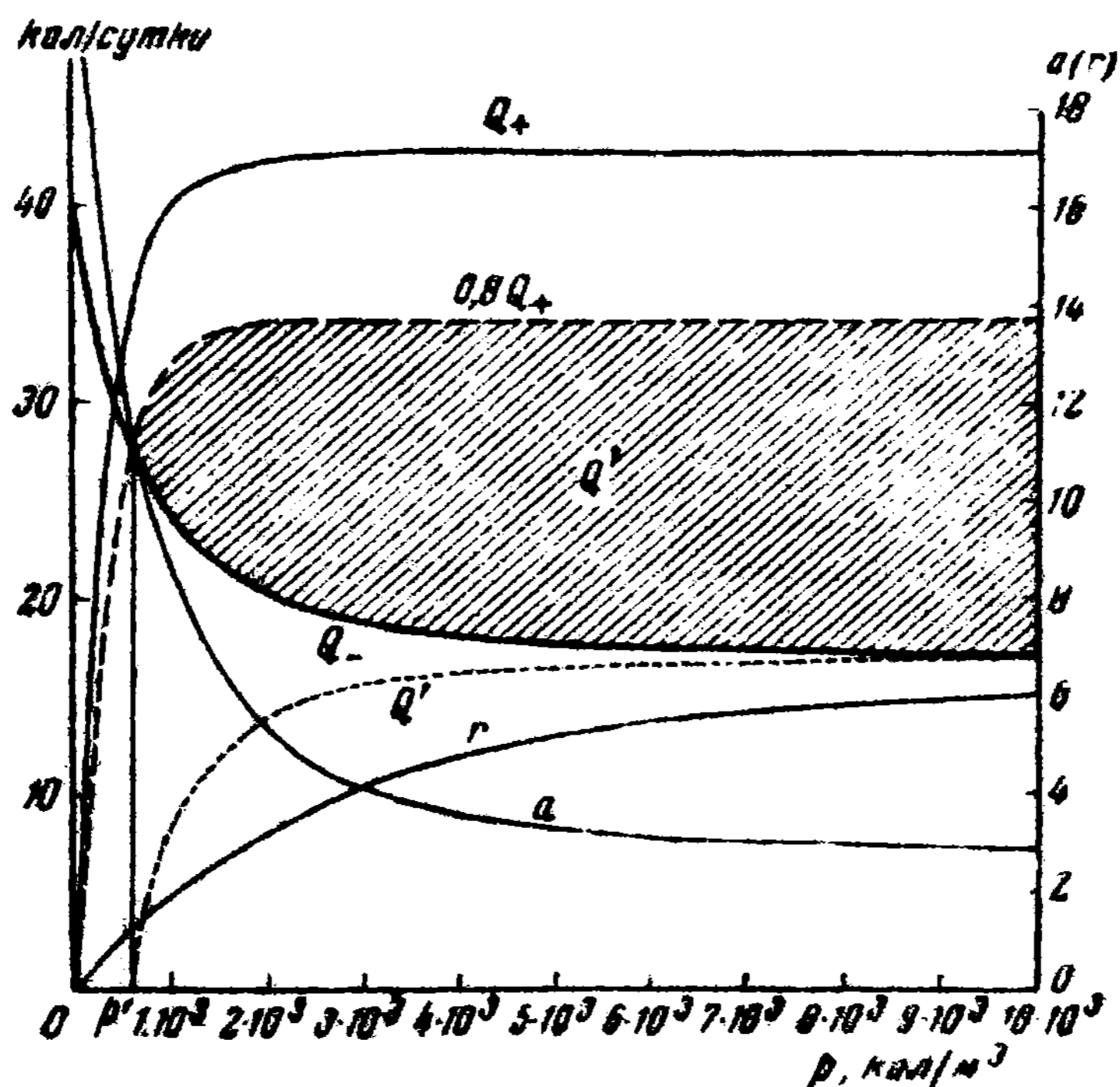


Рис. 1. Зависимость различных трофологических показателей от концентрации пищи (p)

Q_+ — суточный рацион; $0,8Q_+$ — ассимилированная часть суточного рациона; Q_- — энергетические траты в сутки; Q' — суточные приросты; r — часовые рационы; a — продолжительность питания, часы в сутки

рис. 1 и 2, причем каждая кривая построена точно в соответствии с конкретными значениями коэффициентов.

Наиболее важные показатели приведены на рис. 1. Как указано, баланс энергии определяется двумя величинами — Q_+ и Q_- , а также их соотношением в зависимости от концентрации пищи. Кривые свидетельствуют, что с увеличением p суточные рационы быстро возрастают, практически достигая максимума при $p = 2000$ кал/м³. Кривая Q_- более полого. Точка, в которой пересекаются эти две кривые прихода и расхода энергии, соответствует концентрации пищи, способной удовлетворить потребности организма, находящегося в равновесном состоянии. Однако, поскольку примерно 20% пищи не усваивается, данная пороговая точка

будет сдвинута несколько вправо, т. е. в пункт пересечения кривых $0,8 Q_+$ и Q_- . Соответствующая величина p при этом будет равна примерно 600 кал/м^3 . Напомним, что при подобных рационах мальки рыб долго существовать не могут, поскольку невозможно безболезненно приостановить рост организма на ранних стадиях развития.

Величины приростов Q' выражаются отрезками ординат, заключенными между кривыми $0,8 Q_+$ и Q_- (вправо от пороговой точки равновесия). Как видно, эта кривая также быстро достигает практического максимума, не возрастая при дальнейшем увеличении концентрации пищи.

Важным показателем является время, в продолжении которого питается рыба. Как правило, эта величина a не может быть получена прямыми наблюдениями. Вместе с тем определение ее необходимо, поскольку на ее основе вычисляется расходная часть энергетического баланса.

Не давая в настоящем сообщении довольно громоздких вычислений предельных значений a , приводим кривую изменений этого показателя в зависимости от концентрации пищи.

Изменения некоторых других показателей, характеризующих рассматриваемую модель, даны на рис. 2. Нетрудно найти общую длину пути, проходимого мальком в сутки в процессе питания (L). Очевидно, что этот путь будет равен aV . Поскольку скорость движения является постоянной величиной, равной $107,28 \text{ м/час}$, то $L = 107,28 \text{ м/сутки}$. Следовательно, наименьшая длина пути, при $p \rightarrow \infty$ будет равна $a_{\min} V = 295 \text{ м}$ и наибольшая при $p \rightarrow 0$ будет равна $107,28 a_{\max} = 2210 \text{ м}$.

При рассмотрении всех полученных кривых обращает внимание одна общая присущая им закономерность. Как видно, кривые характеризующие основные трофологические показатели, с увеличением концентрации пищи быстро изменяются (возрастают или снижаются) и затем остаются практически на одном уровне. Можно предполагать, что данный тип динамики показателей свидетельствует о наличии следующей общей закономерности: характер трофических отношений исторически сложился таким образом, что реально встречаемые в природе концентрации пищи способны удовлетворять потребности организма на высшем уровне. Лишь ненормальные, не часто имеющие место низкие концентрации пищи приводят к снижению рационов и, в крайних условиях, к голоданию и гибели животных.

Последним показателем, представляющим существенный интерес, является коэффициент выедания пищи.

При своем движении рыба может заметить пищевых животных, находящихся от нее на том или ином расстоянии. Если это расстояние достаточно велико, то рыба, стремясь схватить замеченный объект, изменит направление движения, что учитывается регистрируемой величиной пройденного пути. В том случае, когда данное расстояние мало, но вполне реально, рыба может схватить встреченный объект, не увеличивая длину пути. Положим, что это последнее расстояние равно p , и примем, что в соответствующем объеме при предельно низкой концентрации пищевых организмов съедаться будут все встреченные особи. Поскольку этот объем будет равен $\pi r^2 V$ (в случае часового пути), то число особей, которые потенциально могут быть съеденными (N_1), равняется $\pi r^2 V p / q$. Фактический же часовой рацион $r = N_2 q$, откуда $N_2 = r / q = R(1 - 10^{-10p})$. Следовательно, отношение этих величин, т. е. N_1 / N_2 , и является коэффициентом выедания e , причем согласно принятому условию он будет ≤ 1 . Очевидно, что при p , приближающейся к 0, $e = 1$,

Тогда подставляя численные значения отдельных элементов уравнения, получим:

$$\epsilon(p \rightarrow 0) = \lim_{p \rightarrow 0} \frac{15,5(1 - 10^{-0,00016p})}{\pi p^2 107,28p} = \lim_{p \rightarrow 0} \frac{15,5 \cdot 0,00016 \cdot 10^{-0,00016p} \ln 10}{3,14 \cdot p^2 \cdot 107,28p} = 1,$$

откуда, принимая $p=0$, получаем $p=0,00413=4,13$ мм. Следовательно, в цилиндре с диаметром 8,26 мм, по которому движется малек, при концентрации пищи, приближающейся к нулю, он съедает всех встреченных пищевых животных. При более высокой концентрации пищи часть объектов пропускается и соответственно уменьшается коэффициент выедания. Заметим, что более строго следует говорить не о цилиндре, но о некотором канале с поперечным сечением, равным $53,3 \text{ мм}^2$.

На рис. 2 дана кривая $\epsilon=f(p)$. Ее ординаты вычислены по уравнению

$$\epsilon = \frac{K(1 - 10^{-\beta p})}{\pi p^2 \cdot V \cdot p}.$$

Как видно, она представляет собой равномерно снижающуюся линию с верхним пределом, равным 1, и асимптотически приближающуюся в правой части к 0.

В заключение остановимся еще на одном примере — питании молодки салаки в Финском заливе¹. Вследствие отсутствия ряда необходимых величин последние могут быть приняты, исходя из более или менее вероятных допущений. Фактический материал относится ко второй половине августа. Средний вес малька равнялся 66,5 мг и среднесуточный прирост 5,1 мг. Принимая, что 1 г сырой массы малька соответствует 1000 кал, получаем, что $Q'=5,1$ кал/сутки.

Пищей малькам служили в основном рачки *Eurytemora*. Средняя концентрация пищи в период наблюдений была 6550 экз/м³, или 455 мг/м³ (в сыром весе), или, наконец, 327 кал/м³.

Принимая, что соотношение веса малька и величин часовых рационов будет таким же, как у мальков уклей, получаем $R=4,123$ кал/час и r (при $p=327$ кал/м³) 1,06 кал/час. Отсюда, по уравнению

$$1,06 = 4,123 (1 - 10^{-0,00016p})$$

находим величину коэффициента β , оказавшуюся равной 0,0004.

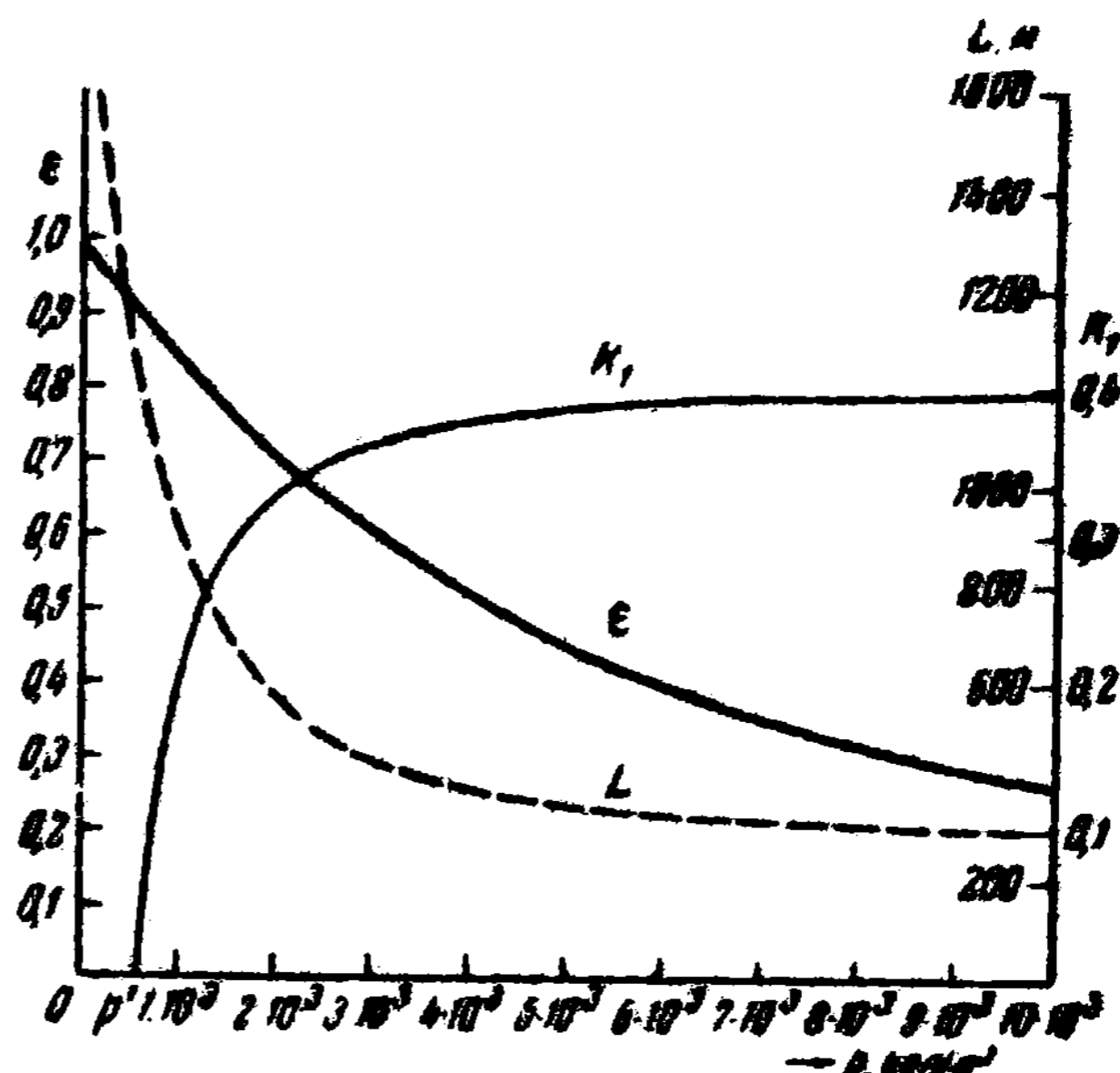


Рис. 2. Зависимость различных трофологических показателей от концентрации пищи

L — длительность пути, проходимого рыбой в сутки, м;
 K_1 — энергетический коэффициент роста первого порядка,
 ϵ — коэффициент выедания

¹ За предоставление исходных данных искреннюю благодарность приношу В. Н. Грезе и Э. П. Витюкову.

Для вычисления расходов энергии воспользуемся коэффициентами, общими для всех рыб (Винберг, 1956). По формуле

$$Q_1 = 0.3 \cdot 0.0665^{0.8} = 0.0343 \text{ мл } O_2/\text{час},$$

находим значение этого показателя в энергетической форме. Очевидно, что он равен $4.77 \cdot 0.0343 = 0.164$ кал/час, или 3.94 кал/сутки, где 4.77 — оксикалорийный коэффициент.

В соответствии с многими другими примерами (Винберг, 1956; Ивлев, 1960б) принимаем, что общий обмен вдвое больше стандартного, т. е. $Q = 2Q_1$, откуда $Q_1 = 7.88$ кал/сутки. Следовательно, согласно уравнению (4) пишем:

$$0.8 Q_1 = 5.1 + 7.88 = 12.98 \text{ кал/сутки},$$

и отсюда $Q_1 = 16.2$ кал/сутки.

Поскольку $Q_1 = at = 1.06a$, находим, что $a = 15$ часам.

В период наблюдений (вторая половина августа) на широте Финского залива продолжительность дня составляет почти точно 15 часов. Следовательно, можно считать, что, если справедливы сделанные допущения, мальки салаки питаются все светлые часы суток.

Изложенные данные представляют лишь предварительный очерк метода оценки обеспеченности рыб пищей. Тем не менее полученные конкретные значения различных элементов энергетического баланса, по-видимому, близки к действительности. Кроме того, проведенный анализ выявил требования, которые возникают при решении вопроса о пищевой обеспеченности и, в частности, определил необходимость экспериментального получения некоторых параметров. Следует полагать, что накопление фактического материала в данном направлении позволит найти общие осредненные значения отдельных величин, пользуясь которыми окажется возможным, не прибегая к громоздким и трудоемким опытам и наблюдениям, с достаточной степенью достоверности вычислять искомые величины, характеризующие основные закономерности питания рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск.
Ивлев В. С. 1944. Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы — Зоол. журн., т. 23, вып. 4.
Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.
Ивлев В. С. 1960а. Об утилизации пищи рыбами-планктофагами. — Труды Севаст. биол. станции (в печати).
Ивлев В. С. 1960б. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой — Труды Севаст. биол. станции (в печати).

СООТНОШЕНИЕ РОСТА И ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ВЕСЕННЕ-НЕРЕСТУЮЩЕЙ САЛАКИ

Л. А. Ранник

(Морская ихтиологическая лаборатория Института
зоологии и ботаники Академии наук СССР)

Балтийская весенне-нерестующая салака, по Гейнке (Heinske, 1898), происходит от береговой весенне-нерестующей сельди Северного моря. Этому же взгляду придерживаются и другие исследователи. Приспосабливаясь к условиям Балтийского моря, сельдь заселила все самые отдаленные заливы и бухты. При этом она потеряла ряд биологических и морфологических признаков, свойственных ее прародителям. Она растет медленнее, достигает половой зрелости раньше и ее жизненный цикл короче.

В пределах Балтийского моря салака образовала ряд локальных форм. Это связано с тем, что Балтийское море вытянуто с юга на север и разделено островами и проливами на большое количество мелких районов с различным микроклиматом. Эти локальные формы балтийской сельди, или салаки, различаются как по морфологии, так и по биологии. Переход между соседними локальными стадами плавный, без резкой границы. Одними из существенных различий локальных стад являются разный темп роста и разное число позвонков.

По данным Гессле (Hessle, 1925), у шведских берегов Балтийского моря существуют три расы весенне-нерестующей салаки, в свою очередь образующих локальные стада.

У весенне-нерестующей салаки, которая нерестится у южных и восточных берегов Балтийского моря, также есть ряд локальных стад, причем длина тела одновозрастных рыб и среднее число позвонков уменьшаются в направлении с юга на север (Лундбек — Lundbeck, 1930). Самой быстрорастущей является весенняя рюгенская салака (Гейнке), нерестующая у берегов острова Рюген и в Померанском заливе. Второе место по темпу роста занимает весенняя салака, нерестующая в Гданьском и Висленском заливах (Попиль — Popiel, 1955; Селецкая, 1958). Медленнее всего растет салака северо-восточной Балтики, размножающаяся у берегов эстонских островов, в Рижском и Финском заливах (Ранник, 1954).

У всех этих локальных стад весенне-нерестующей салаки в небольшом количестве встречаются быстрорастущие экземпляры. В общем же весеннюю салаку, нерестующую у восточных берегов Балтийского моря, можно считать очень близкой к весенней фюрдской салаке шведских

берегов. Особенно близка к ней весenniерестующая салака Рижского залива, достигающая половой зрелости весьма рано, в двухгодовом возрасте, хотя некоторые экземпляры становятся половозрелыми уже на второе лето при длине 10 см (табл. 1).

Большинство весenniерестующей салаки Финского залива достигает половой зрелости в трехгодовом возрасте. Общеизвестно, что после достижения половой зрелости темп роста рыб замедляется. При расчислении темпа роста по чешуе можно заметить, что весenniерестующая салака Финского и Рижского заливов на первом году жизни растет одинаково. На втором году темп роста салаки Рижского залива в связи с наступлением половой зрелости несколько замедляется. Салака же Финского залива на втором году растет лучше (рис. 1).

Таблица 1

Вариация длины двухлетков салаки в нерестовой популяции в северной части Рижского залива, ман. шт.

Класс длины, см	Год вылова											
	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959
8,5—8,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	0,8
9,0—9,4	0,2	—	—	2,0	—	1,0	0,6	—	—	2,9	0,4	3,0
9,5—9,9	0,7	—	0,8	1,4	0,1	1,3	0,1	—	0,8	6,8	1,6	13,5
10,0—10,4	12,8	7,1	18,8	5,4	0,9	8,1	0,6	1,0	6,4	28,0	3,0	39,5
10,5—10,9	30,0	21,7	32,8	12,8	2,4	23,2	3,3	1,1	3,0	31,0	2,2	45,9
11,0—11,4	51,3	56,2	30,8	66,1	28,2	41,9	12,5	22,4	18,1	45,2	3,3	66,1
11,5—11,9	34,5	36,9	42,9	72,9	33,4	33,1	12,5	30,0	22,5	30,1	4,2	33,3
12,0—12,4	18,1	17,7	49,8	80,3	75,3	22,5	10,9	67,7	28,6	29,8	1,4	19,7
12,5—12,9	5,7	2,0	13,7	26,9	30,3	7,2	7,7	30,5	15,7	19,1	1,3	8,7
13,0—13,4	8,5	1,0	5,6	11,4	25,0	5,3	2,0	24,9	13,1	13,1	0,3	5,4
13,5—13,9	0,5	—	3,8	3,1	1,6	0,6	1,2	10,7	10,9	3,0	0,3	1,8
14,0—14,4	0,2	—	2,8	0,6	1,6	0,6	1,0	8,2	2,9	2,5	—	0,7
14,5—14,9	—	—	0,8	0,3	0,1	0,2	0,2	3,8	2,1	1,1	0,2	0,3
15,0—15,4	0,2	—	—	0,3	0,6	0,3	0,1	4,0	2,8	1,2	—	0,6
15,5—15,9	0,2	—	—	0,3	—	—	0,3	1,5	1,1	0,3	—	0,1
16,0—16,4	0,2	—	0,3	—	—	0,4	0,4	0,1	1,4	0,1	—	—
16,5—16,9	—	—	—	—	—	—	—	0,2	1,4	—	—	—
Σ	166,1	142,6	202,9	283,8	199,5	146,6	53,4	206,1	132,3	214,7	18,4	239,2

Стараясь выяснить причины более раннего полового созревания салаки Рижского залива, необходимо прежде всего рассмотреть различия в гидрологическом режиме Рижского и Финского заливов. Рижский залив более изолирован от северо-восточной части Балтийского моря, чем Финский. Ввиду широкого сообщения Финского залива с открытой частью Балтийского моря, в западной и центральной частях этого залива яснее выражен морской климат: амплитуда годовых колебаний температуры в Финском заливе меньше, чем в Рижском. Салака в Финском заливе зимует при температуре от $+0,9$ до $+2^{\circ}$ приблизительно в течение четырех месяцев, в Рижском она зимует в среднем при температуре на 1° ниже. Температура же воды в Рижском заливе весной, летом и осенью приблизительно на 2° выше, чем в Финском заливе. Итак, по колебаниям температуры климат Рижского залива является более континентальным, чем климат Финского залива.

Салака в открытой северо-восточной части Балтийского моря в течение года подвергается еще меньшим колебаниям температуры, так как зимует при температуре в $3-4^{\circ}$, а весной, летом и осенью темпера-

тура воды в открытой части приблизительно на 2° ниже, чем в Финском заливе.

Еще значительнее различаются Финский и Рижский заливы по солености воды. В Финском заливе она несколько выше. В самых неглубоких слоях разницы в солености не наблюдается, но с увеличением глубины картина меняется. Так, на глубине 10 м разница в солености составляет 1‰ , а на глубине 40 м — 4‰ . Следовательно, салака в Финском заливе живет в более соленой (на $2\text{—}4\text{‰}$) воде.

Кормовая база для салаки в Рижском и Финском заливах, по данным И. И. Николаева (1956), богата и значительно лучше кормовой базы в северо-восточной части Балтийского моря.

Салака, приспособившаяся к этим различным абиотическим условиям, образует два отдельных локальных стада, которые различаются по возрасту наступления половой зрелости и по темпу роста, а не по длине тела. Более раннее половое созревание салаки Рижского залива зависит от того, что она развивается быстрее, так как более континентальный климат, как отмечает Т. С. Расс (Алеев, 1958), сильнее может стимулировать развитие рыб, чем их рост.

Алм (Alm, 1959) отмечает, что у некоторых видов рыб в озерах Швеции слабый темп роста может быть связан с ранним половым созреванием.

Гистологический анализ развития яичников весенненерестующей салаки Мухуского пролива, проведенной Оявезром (1961), показал, что первичные половые клетки салаки дифференцируются у личинок длиной 2,5—3 см. Дифференцировка пола происходит у салаки длиной 5—6 см. Скорость развития гонад до II стадии соответствует скорости процессов развития организма в целом. Так, у салаки Рижского залива, как мы уже сказали, это продолжается два года, а у салаки открытого моря и Финского залива несколько дольше.

Несомненно, на рост и развитие салаки существенно влияет кормовая база (Световидов, 1957; Дементьева, 1952; Николаев, 1956; Попиль, 1959; Алм, 1959).

Биохимические исследования показали, что содержание жира в теле салаки является решающим фактором созревания половых желез (Кривобок и Тарковская, 1957).

По визуальным и гистологическим наблюдениям, накопление запасных веществ в теле салаки имеет очень существенное значение и определяет переход гонад в период большого роста, т. е. из II в III стадию, а также влияет на развитие гонад до овуляции икрынок. При отсутствии

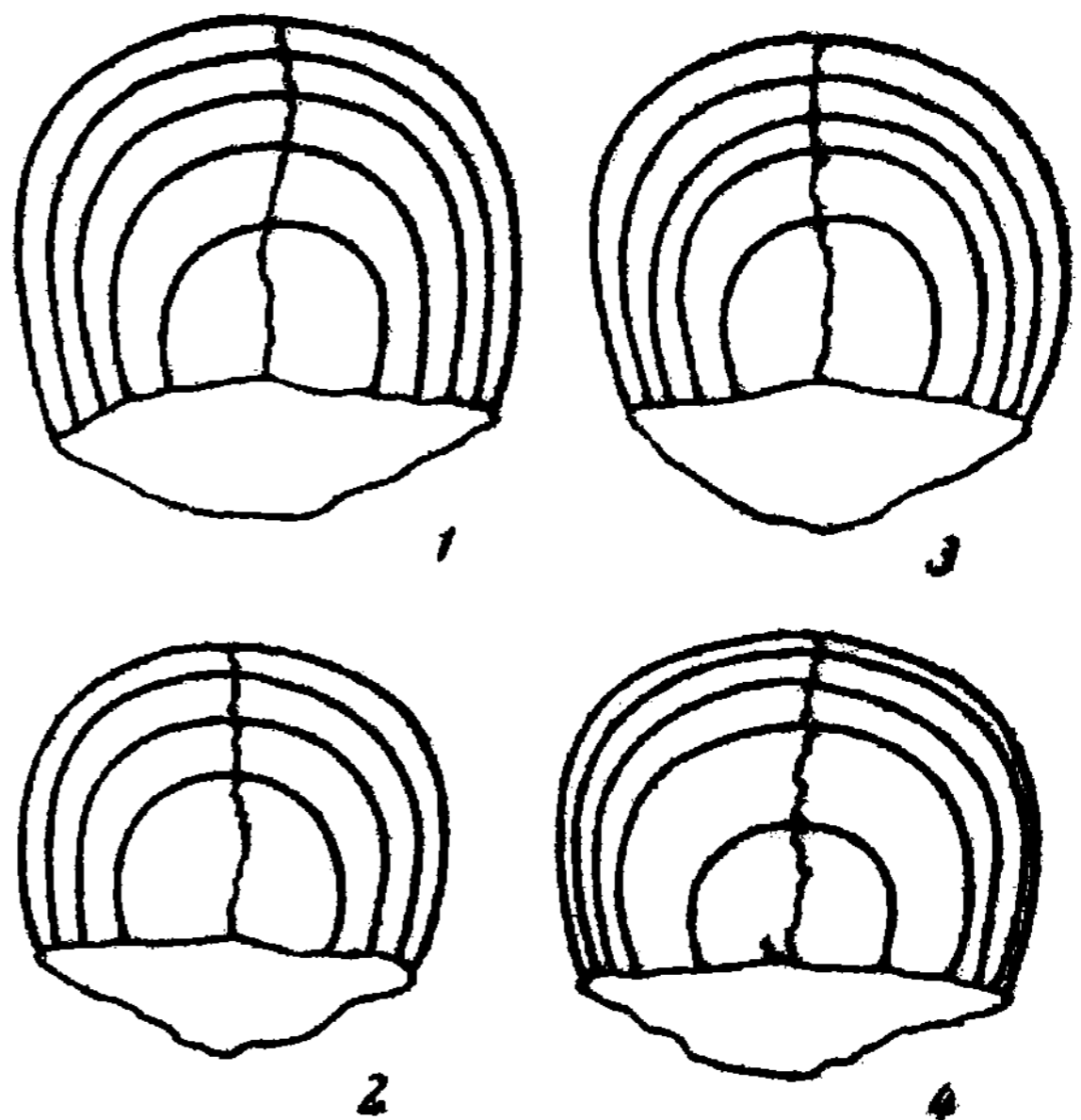


Рис. 1. Типы чешуи весенней салаки

1 — с юго-западного побережья о-ва Саломеа, вблизи Ирбенского пролива; 2 — из Лярвуского залива; 3 — из района устья Финского залива; 4 — из средней части Финского залива

должного количества запасных веществ, необходимых для созревания гонад, салака может долго оставаться во II стадии зрелости. Гистологическое исследование яичников салаки показывает, что количество выметанных икринок определяется уже при переходе гонад из II в III стадию. В период большого роста икринки развиваются синхронно.

На рис. 2 показано изменение средней длины и среднего веса двух- и трехгодовалой салаки, вылавливаемой в Пярнуском заливе. Оказывается, что вес изменяется значительно сильнее, чем длина. Хорошо росла салака весной 1952 и 1955 гг. и особенно весной 1956 г. Прирост салаки зависит от условий питания в предшествующем году. Так, высокие показатели среднего веса нерестовой популяции 1952, 1955 и 1956 гг. объясняются хорошим приростом салаки в 1951, 1954 и 1955 гг.

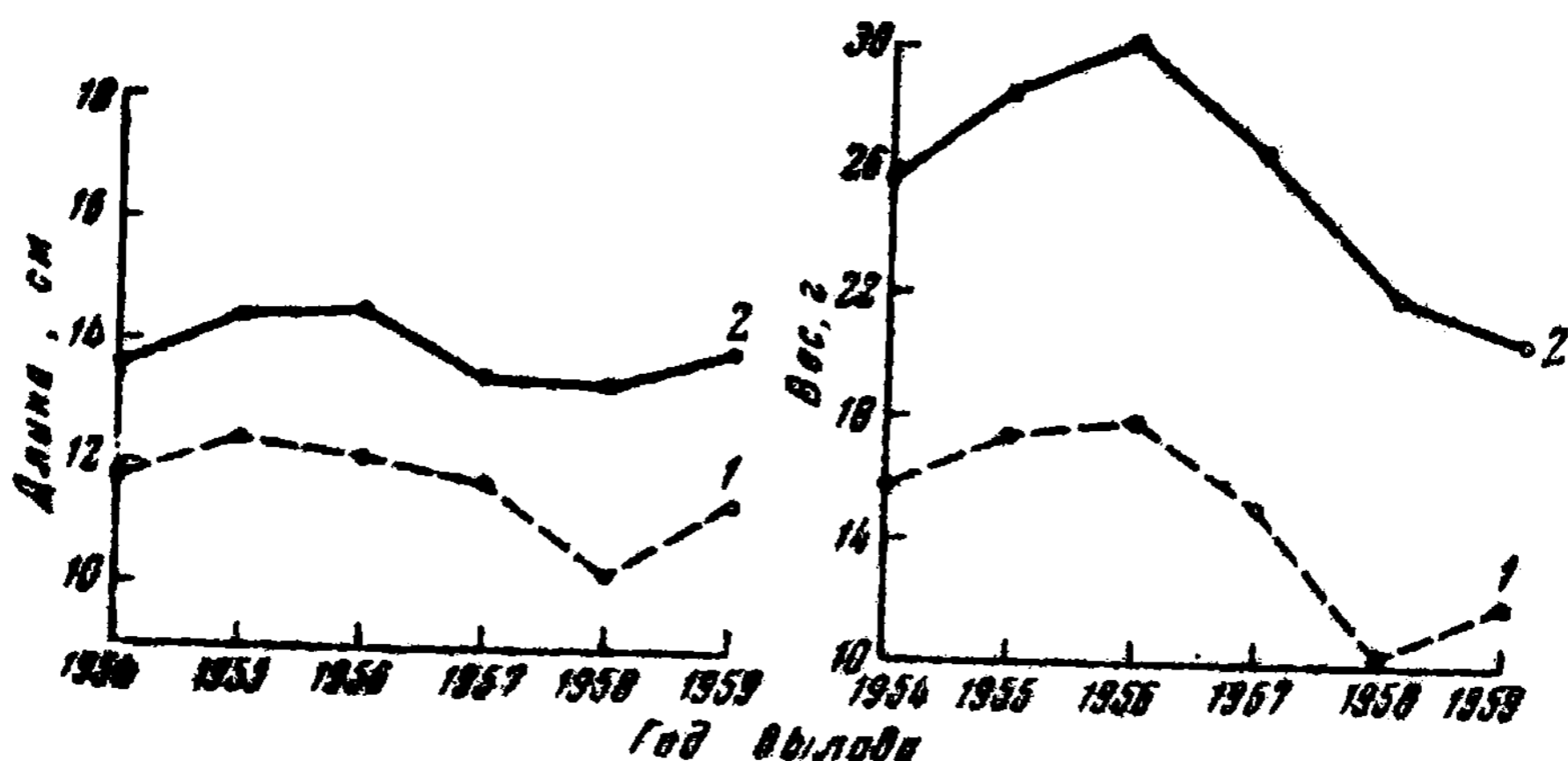


Рис. 2 Средняя величина салаки Пярнуского залива весной в разные годы
1 — двухгодовалые; 2 — трехгодовалые

По Попиль (1959), быстрый рост салаки в южной части Балтийского моря обусловлен теплой зимой и высокой соленостью воды. По нашим данным, динамика роста салаки в северо-восточной части Балтийского моря не зависит от зимних температур, так как салака совсем не растет в первой половине года, с декабря до июня. По данным Хеллеваара (Hellevaara, 1912), весенняя салака Финского залива начинает быстро расти после нереста, т. е. в июле. В конце лета и осенью прирост становится значительно медленнее. Так, прирост салаки в северо-восточной части Балтийского моря тесно связан с обилием корма и высокой температурой воды в летние и осенние месяцы. Наши данные показывают, что хороший прирост салаки зависит от солнечного лета; так было в 1951, 1954 и 1955 гг.

На рис. 3 показана вариация длины двух-, трех и четырехгодовалой салаки Пярнуского залива из весенних уловов. На ординате отложено количество рыб в уловах в миллионах штук. Таким путем мы имели возможность сравнивать темп пополнения в каждом поколении. Напомним, что при отсутствии минимума запасных веществ, необходимого для созревания гонад, последние долго могут оставаться во II стадии зрелости. Этим и объясняется динамика пополнения нерестовой популяции салаки. В те годы, когда вершина кривой вариации сдвинута в сторону меньших размеров (приблизительно 11–11.5 см), как в 1953, 1954, 1957, 1958 и 1959 гг., меньшая часть салаки достигает половой зрелости в двухгодовалом возрасте. Поэтому на следующий год процент трех-

годовалой салаки будет выше, так как к этому времени достигнут половой зрелости и те медленно растущие особи, которые не нерестились в предшествующем году в двухгодовалом возрасте, и нерестовая популяция будет в значительной мере пополняться трехгодовиками. Это можно было наблюдать в поколениях 1946, 1947, 1951, 1952 и 1956 гг. В уловах двухгодовики составляли меньше 40% всей численности поколений 1951 и 1952 гг. и меньше 30% в поколении 1956 г. Количество трехгодовиков в этих поколениях (в уловах) было гораздо больше, составляя 40—50% и более. Это значит, что большинство особей этих поколений достигало половой зрелости только в трехгодовалом возрасте (табл. 2).

На том же рисунке можно видеть, что вершина кривой вариации длины двухгодовиков поколений 1948, 1949, 1950, 1953 и 1954 гг. приходится на 12—12,5 см. Количество двухгодовиков этих поколений в уловах составляло от 50 до 60%. В противоположность этому трехгодовиков в уловах было значительно меньше (приблизительно 30% и менее).

Если наступление половой зрелости весенней салаки зависело бы только от темпа роста в предшествующем году, то индекс роста можно было бы использовать для прогнозирования уловов. Но у нас есть факты, позволяющие предполагать, что наступление половой зрелости зависит в частности и от зимней температуры воды. Так, например,

Рис. 3. Вариация длины салаки в Рижском заливе на основании ее численности в весенних уловах

1 — двухгодовалые; 2 — трехгодовалые;
3 — четырехгодовалые

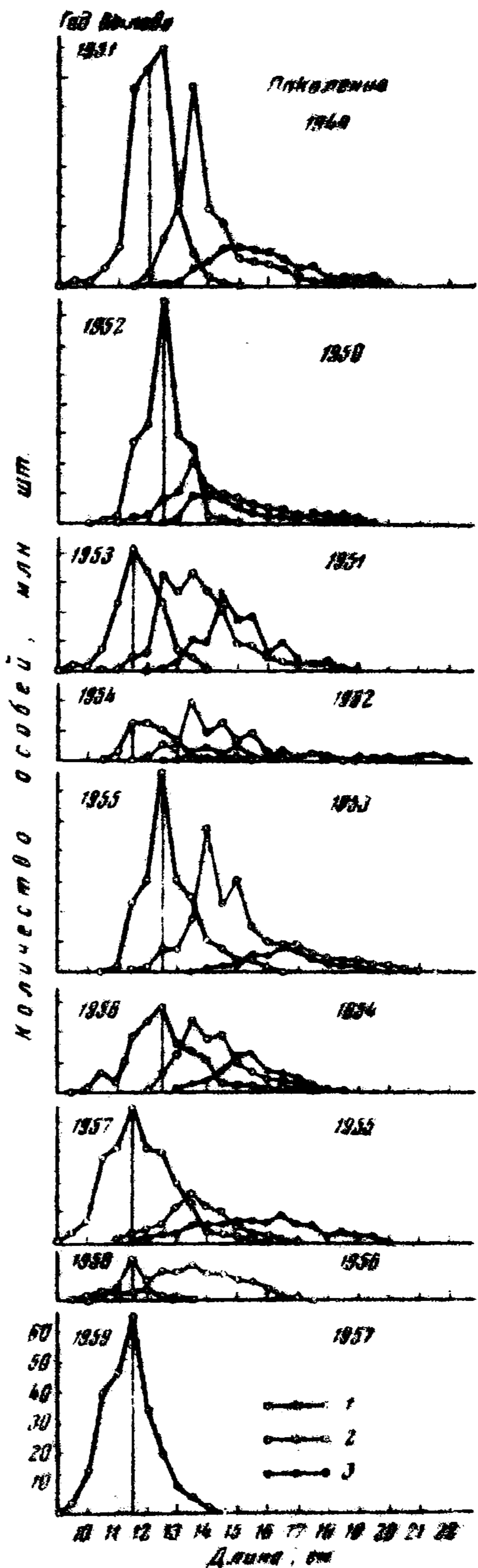


Таблица 2

Динамика численности салаки в уловах в Припусском заливе
и у побережья Сааремаа по поколениям и возрастам

Возраст, годы	Покорение										
	1945 г.	1946 г.	1947 г.	1948 г.	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.
1	—	(46,3)	1,2	—	8,1	4,3	0,1	11,0	2,4	—	3,2
	—	9,1	0,3	—	1,2	1,1	—	5,1	0,4	—	0,7
2	101,0	165,7	142,5	272,4	291,3	199,4	145,5	52,8	208,4	143,5	247,7
	31,9	32,8	35,8	50,2	41,6	51,7	26,1	24,5	39,6	38,4	55,7
3	82,6	100,9	136,6	145,3	197,6	93,9	187,0	82,0	231,2	127,1	99,5
	26,1	31,9	34,3	26,8	30,4	24,3	31,4	38,0	44,3	34,0	22,4
4	83,6	66,1	75,9	58,7	96,2	56,0	117,1	40,0	48,1	67,8	94,3
	26,1	13,1	19,1	10,8	14,8	14,5	31,7	18,6	9,2	18,2	21,2
5	29,3	47,2	23,1	39,0	38,8	15,7	32,5	18,3	20,6	35,2	—
	9,3	9,3	3,8	7,2	6,0	4,1	5,8	8,5	4,0	9,4	—
6	17,3	15,2	11,6	14,6	8,6	9,6	11,4	11,5	13,0	—	—
	5,5	3,1	2,9	2,7	1,3	2,5	2,0	5,3	2,5	—	—
7	2,5	2,5	2,8	7,6	7,6	6,9	5,4	—	—	—	—
	0,6	0,5	0,7	1,4	1,2	1,8	1,0	—	—	—	—
8	0,3	0,5	2,8	3,2	2,9	—	—	—	—	—	—
	0,1	0,1	0,7	0,6	0,5	—	—	—	—	—	—
9	0,5	0,5	1,4	1,5	—	—	—	—	—	—	—
	0,1	0,1	0,4	0,3	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Σ	317,1	515,1	389,2	542,3	651,2	385,8	499,0	215,6	521,7	373,6	444,7
	6,4	10,3	8,1	11,1	13,2	7,9	11,4	4,4	10,6	7,6	9,0

Примечания. 1. В числителе — абсолютная величина численности, млн. шт.; знаменатель — в %.

2. В 1956 г. численность составила 215 млн. особей (в том числе 37,4 млн. годовиков, 77,7 млн. двухгодовиков и 99,9 млн. трехгодовиков); в 1957 г. — 254,9 млн. особей (в том числе 14,8 млн. годовиков и 240,1 млн. двухгодовиков).

есной 1957 и 1959 гг. исключительно маломерная салака была уже оловозрелой. Зима 1956/1957 и 1958/1959 гг. стояла особенно теплая, то, вероятно, и способствовало быстрому наступлению половой зрелости рыб слабого роста.

Рост двухгодовалой весенней салаки не зависит от численности поколений. Здесь можно сделать вывод, что в многочисленном поколении есенненерестующей салаки конкуренции из-за корма нет. В рассмотренный период не было особенно многочисленных поколений. Численность самого мощного и самого слабого поколений различалась в три раза (1949 и 1952 гг., табл. 2).

ВЫВОДЫ

Весенненерестующая салака в северо-восточной части Балтийского моря достигает половой зрелости в двухгодовалом и трехгодовалом возрасте в зависимости от условий питания и зимовки.

В Рижском заливе отмечено более раннее половое созревание салаки, чем в Финском заливе; причиной этого является более континентальный климат первого.

Рост салаки в разные годы широко колеблется. В Рижском заливе после хорошего роста двухгодовиков наблюдается большее количество созревших особей весной следующего года. Если пик кривой длины двухгодовиков превышает 11,5 см, то нерестовая популяция пополняется двухгодовиками приблизительно на 50%; если пик этой кривой ниже 11,5 см, нерестовая популяция пополняется двухгодовиками на 40—30% всей численности поколения.

В стаде весенненерестующей салаки Рижского залива двухгодовики с хорошим приростом были в 1951, 1952 и 1955 гг.; со слабым приростом — в 1953, 1954, 1956, 1957, 1958, 1959 гг.

Прирост салаки в северо-восточной части Балтийского моря тесно связан с обилием корма и высокой температурой воды в летние и осенние месяцы, так как весенняя салака начинает быстро расти после нереста, т. е. в июле. Решающим фактором является солнечное лето.

Наступление половой зрелости зависит и от зимней температуры воды. Теплая зима ускоряет половое созревание салаки независимо от ее прироста в предыдущий нагульный период.

В рассматриваемый период (1947—1959 гг.) численность поколений весенненерестующей салаки Рижского залива колебалась незначительно.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. 1958. О некоторых морфологических особенностях каспийских и азовско-черноморских форм рыб и о причинах, их обуславливающих. — Труды Севаст. биол. станции, т. X.
- Дементьева Т. Ф. 1952. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности. — Зоол. журн., т. 31, вып. 4.
- Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. 1957. Связь между созреванием половых продуктов салаки и количеством жира в ее теле. — Труды Латв. отдел. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф., вып. II.
- Николаев И. И. 1956. Условия питания и рост салаки. — Труды Балтийск. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (БалтНИРО), вып. 2.
- Ойвезер Э. А. 1961. О развитии и развитии весенненерестующей салаки Мухуского пролива. Гидробиологические исследования. Изд-во АН СССР.
- Раннак Л. А. 1954. Нерестовые ареалы, нерест и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXVI.
- Световидов А. Н. 1957. О причинах различия в росте каспийских и черноморско-азовских сельдевых. — Зоол. журн., т. 36, вып. 2.
- Седецкая А. В. 1958. Некоторые вопросы биологии весенней салаки южной Балтики. — Труды Балтийск. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (БалтНИРО), вып. 4.
- Alm G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Inst. of Freshwater Res. — Drottningholm Report, N 40.
- Hellevaara E. 1912. Tutkimuksia Lounais-Suomen silakasta. — Suomen Kalatalous, Nide I.
- Heincke F. 1898. Naturgeschichte des Heringes. — Dtsch. Seefischerei-Ver., Bd. II, H. 1.
- Hessle Chr. 1925. The herrings along the Baltic coast of Sweden. Cons. per intern. pour. Expl. mer., No 89.
- Lundbeck I. 1930. Vrom Strömling. — Mitt. Dtsch. Seefischerei-Ver., Bd. 46, Nr. 7.
- Popiel J. 1955. On the Biology of the Baltic Herring. — Prace Morskiego Inst. Rybackiego w Gdyni, Nr 8.
- Popiel J. 1959. The Growth-rate of the Southern Baltic Herring. — Intern. Cons. Explor. Sea. Herring Committee, No 63.

ЗНАЧЕНИЕ ЭТАПА СМЕШАННОГО ПИТАНИЯ ДЛЯ ВЫЖИВАЕМОСТИ ЛИЧИНОК ЩУКИ

А. А. Костомарова

(Институт морфологии животных Академии наук СССР)

В процессе индивидуального развития костистых рыб различаются эмбриональный, личиночный, мальковый и половозрелый периоды (Крыжановский, Дислер и Смирнова, 1953). Эмбриональный период характеризуется эндогенным питанием веществами желточного мешка. Переход от эмбрионального к личиночному периоду развития характеризуется переходом к питанию внешней пищей. Эта смена источников питания, переход от эндогенного способа питания к исключительно экзогенному, совершается через этап смешанного питания, и является сложным процессом, так как в это время меняются строение и образ жизни личинок, изменяются их взаимоотношения со средой.

Проблема пищевых связей на ранних этапах личиночного периода развития костистых рыб представляет значительный интерес, так как несоответствие кормовых условий водоема потребностям развивающихся личинок может нанести серьезный ущерб численности вида, а следовательно, рыбным запасам. В литературе к последнему времени накопился достаточно обширный фактический материал, привлекающий внимание исследователей к изучению процесса перехода личинок на активное питание, так как часто в это время как в природе, так и на рыбобоводных заводах наблюдается большой отход молоди (Порт — Норт, 1914; Солейм — Soleim, 1942; Световидов, 1952; Дислер, 1953; Крыжановский, 1955; Павловская, 1956; Панов, 1957; Смольянов, 1957, и др.).

В применении к изучению особенностей развития щуки настоящая проблема может иметь значение при разработке биологических основ инкубации этой рыбы. В настоящее время щука приобретает все большее значение как непосредственный объект разведения. Кроме того, она играет определенную роль при повышении продуктивности карповых прудов, уничтожая молодь сорных рыб. Личинки щуки, как и личинки других костистых рыб, начинают активно питаться, еще имея остатки желтка; поэтому в начале личиночного периода развития эти личинки питаются смешанной пищей. Среди разнообразных вопросов, касающихся биотехники разведения щуки, существенное значение, по нашему мнению, приобретает вопрос о сроках выдерживания личинок в инкубационных аппаратах и времени выпуска личинок в водоемы для последующего откорма, так как чаще всего личинок выдерживают без подкормки до резорбции желтка.

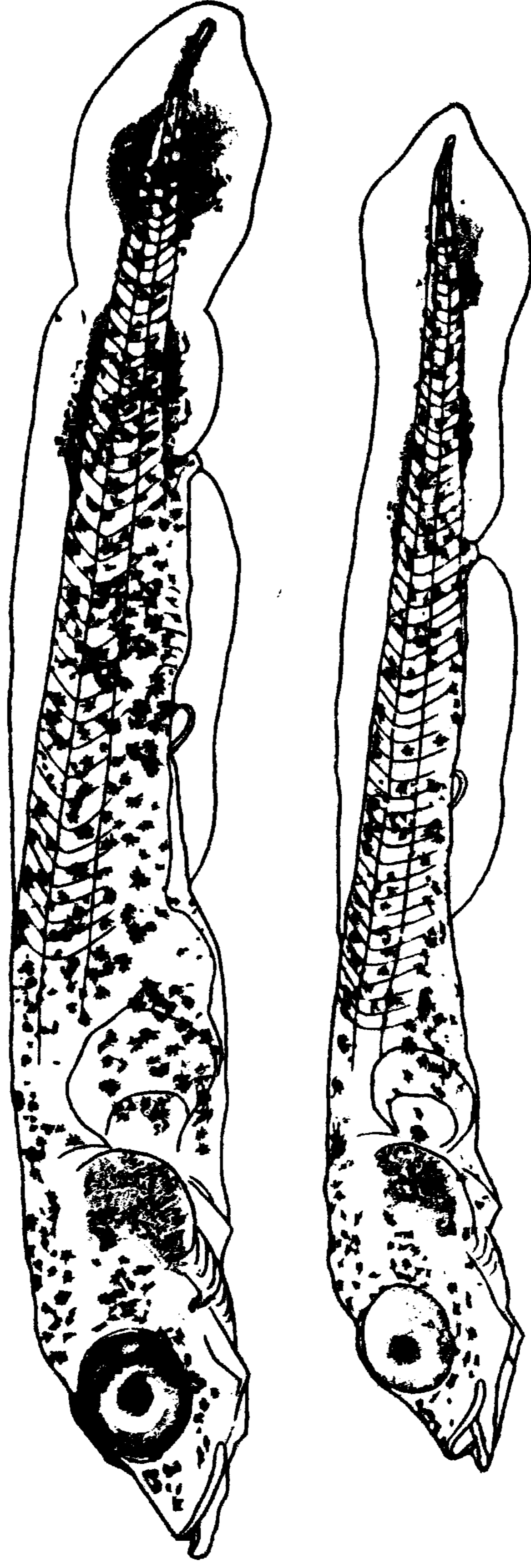
Нами изучено развитие двух групп личинок щуки, находившихся в разных условиях пищевого режима. Первая группа получала корм с момента перехода к активному питанию (инфузории, циклопы на копеподитных стадиях, мелкие низшие ракообразные — ветвистоусые рачки). Вторая группа корма не получала и развивалась исключительно за счет эндогенных запасов желточного мешка. Личинки обеих групп развивались при температуре 10—14°.

У личинок первой группы к моменту резорбции желтка в течение этапа смешанного питания произошли следующие основные морфологические изменения: вытянулось рыло, увеличились грудные и зачатки брюшных плавников, из общей плавниковой складки выделялись спинная и анальная лопасти, а хвостовая лопасть стала гетероцеркальной. В составе эндоскелета спинной и анальной лопастей образовались хрящевые закладки птеригиофор и дифференцировалась мускулатура лучей. В пищеварительной трубке личинок морфологически обособился желудок и заложилась петля кишечника. Достигнув 15—15,5 мм длины, личинки перешли на следующий этап развития (рис. на стр. 346). Пропорции тела личинок следующие: относительная длина головы 30%, относительная длина рыла 9,5%, относительная высота преанальной плавниковой складки 27%, наивысшая относительная высота тела 15%, наименьшая относительная высота тела 4%.

У личинок второй группы к моменту резорбции желтка рыло осталось коротким, грудные и зачатки брюшных плавников не увеличились, из общей плавниковой складки не выделялись спинная и анальная лопасти, а хвостовая лопасть осталась гомоцеркальной. В составе эндоскелета на месте спинной и анальной лопастей образовалась только мезенхимная бластема с зачатками птеригиофор на прохондральной стадии развития. В пищеварительной трубке личинок желудок морфологически не обособился и не заложилась петля кишечника. Личинки второй группы достигли к моменту резорбции желтка максимальной длины 13,5 мм. Пропорции их тела следующие: относительная длина головы 25%, относительная длина рыла 6,3%, относительная высота преанальной плавниковой складки 37%, наивысшая относительная высота тела 11,8%, наименьшая относительная высота тела 3,2%.

Личинки второй группы быстро теряют способность противодействовать токам воды, ложатся на дно аквариума и пассивно перемещаются вместе со струями воды. При отсутствии внешнего корма в течение трех дней после резорбции желточного мешка все личинки погибают от голода. При даче им корма сразу после резорбции желтка наблюдается значительный отход личинок, и только небольшая их часть (25—30%) усваивает корм и оказывается способной к дальнейшему развитию.

Голодание на этапе смешанного питания существенно влияет на скорость резорбции желточного мешка: он резорбируется на 1—2 суток медленнее, чем в норме. Аналогичное явление наблюдали у молоди сазана З. В. Красюкова (1959) и у молоди лососевых Н. Д. Никифоров (1959). Такую высокую чувствительность к отсутствию внешнего корма на этапе смешанного питания и гибель личинок от голода в первые три суток после резорбции желтка можно, по-видимому, объяснить, если обратиться к условиям развития этой рыбы в природе. Щука мечет икру рано, раньше других наших пресноводных рыб, и поэтому при переходе на активное питание ее личинки не встречают конкурентов в пище. В таких условиях у щук не могло выработаться приспособлений для перенесения даже кратковременного голодания. Энергетические резервы желточного мешка личинок в виде жировых включений крайне невелики.



Личинки из первой (вверху) и второй (внизу) подопытных групп

Личинки зарисованы сразу по окончании резорбции желтка. Длина верхней — 15 мм, нижней — 12,75 мм

всего 1,40%, по данным Нидгэма (Needham, 1931). Отсутствие же внешнего корма на этапе смешанного питания вызывает изменение в характере потребления веществ желточного мешка: на покрытие энергетических затрат личинки расходуют белки, в норме используемые как пластический материал (Лёвtrup и Вердиннус — Lovtrup и Werdinius, 1957), что в свою очередь задерживает морфогенез личинок. Кроме того, нужно учитывать, что для обеспечения высокого по сравнению с другими рыбами темпа роста щуке необходимы благоприятные кормовые условия в течение всего онтогенеза, в том числе и на этапе смешанного питания.

Приведенные данные позволяют полагать, что часть онтогенеза щуки, характеризующаяся смешанным питанием, является четко выраженным этапом развития, имеющим свою биологическую специфику. Личинки в этот период характеризуются определенными чертами строения, поведения и взаимоотношениями со средой. Несоответствие кормовых условий потребностям развивающихся личинок вызывает задержку их роста и развития и приводит после резорбции желтка к их гибели.

При искусственном разведении щук необходимо учитывать специфику этого этапа развития и обеспечивать личинок мелким подвижным кормом, начиная с момента их перехода на активное питание, еще при наличии у них желтка. Подкормку личинок надо начинать в среднем через двое суток после приобретения ими подвижности, по достижении длины 12,5—13 мм.

Изучение биологического значения этапа смешанного питания у различных экологических групп рыб может иметь существенное значение для понимания причин выживаемости личинок тех или иных рыб в природе и при искусственном разведении, а также для понимания динамики численности этих рыб в целом.

ЛИТЕРАТУРА

- Дислер Н. Н. 1953. Развитие тарани *Rutilus rutilus* (Nord.) — Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 10.
- Красюкова З. В. 1959. Развитие пищеварительной системы сазана (*Cyrinus carpio* L.) на ранних этапах постэмбрионального периода и его зависимость от условий питания. — Автореф. канд. диссерт., Л.
- Крыжановский С. Г. 1955. О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди. — Рыбн. хоз., № 1.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н. и Смирнова Е. Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (*Percoidae*). — Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 10.
- Никифоров Н. Д. 1959. Развитие, рост и выживаемость эмбрионов и молоди семги в естественных условиях. — Изв. Всес. н. и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. 48.
- Павловская Р. М. 1956. Условия размножения и оценка эффективности нереста хамсы в Черном море в 1956 г. — Аннот. к раб., выполнен. во Всес. н. и. ин-те морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1955 г., сб. 1.
- Панов Д. А. 1957. О длительности выращивания молоди лосося на рыболовных заводах. — Рыбн. хоз., № 12.
- Световидов А. Н. 1952. Колебание уловов южносахалинской сельди и его причины. — Зоол. журн., т. 31, вып. 6.
- Смольянов И. И. 1957. Развитие белорыбицы (*Stenodus leucichthys leucichthys* Guld.), нельмы — *Stenodus leucichthys nelma* Pall.) и сига-нельмунки (*Coregonus lavaretus nelmuschka* Pr.) — Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 20.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. — Rapp. Proces Verb., vol. 19.
- Lovtrup S. and Werdinius. 1957. Metabolic phases during amphibia embryogenesis. — J. exp. Zool., vol. 135, N 2.
- Needham. 1931. Chemical embryology. Camb. Univ. Press.
- Soleim P. 1942. Causes of rich and poor year classes of herring. — Rept. Norw. Fisher. Mar. Invest., vol. 7, N 2.

МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ ЛИЧИНОК ПЛОТВЫ НА ЭТАПЕ СМЕШАННОГО ПИТАНИЯ

В. А. Григораш

(Лаборатория ихтиологии Московского государственного университета)

Переход от желточного к внешнему питанию является важнейшим этапом в развитии личинок рыб. Именно на этом этапе развития наблюдается наиболее высокий процент смертности личинок рыб (Норт — Njort, 1914; Крыжановский, 1956; Павловская, 1955; Черфас, 1950; Гербильский, 1955; Красюкова, 1955, и др.). Поэтому несомненно, что величина урожая молоди данного вида часто в значительной степени будет зависеть от успешности выживания личинок в период перехода от желточного к внешнему питанию. Естественно, что у рыб должны были выработаться приспособления для разрешения этого противоречия. Одним из таких приспособлений может явиться разнокачественность икры и личинок (Поляков, 1958; Никитинская, 1958; Лебедев, 1959).

Характер питания молоди рыб на разных этапах развития определяется, с одной стороны, морфологией ротового аппарата, пищеварительного тракта, поведением рыб на данном этапе, а с другой, он связан с обилием и характером поведения кормовых объектов, встречающихся в это время в местах обитания молоди.

Переход на активное питание личинок плотвы происходит на этапе В (по Васнецову). На этом этапе рот у личинки приобретает подвижность, появляется просвет в кишечнике, плавательный пузырь наполняется воздухом, и личинки становятся способными держаться в толще воды. Кроме движений вверх и вниз, они могут двигаться прямолинейно; но, имея еще ограниченную возможность движения и захвата добычи, они хватают только мелкий малоподвижный корм. Промажнувшись, личинка не преследует свою добычу, так как не может совершать резких поворотов.

Мы поставили целью вскрыть особенности питания личинок плотвы на этапе В и выяснить, существуют ли различия в характере питания личинок, находящихся на одном этапе развития. Материалом послужили суточные пробы, взятые в 1959 г. в Учийском водохранилище. Пробы брали в одном и том же месте на местах нереста плотвы, где первое время после выклева личинки держатся постоянно, не совершая далеких перемещений. При обработке материала нами было обращено внимание на то, что личинки на этапе смешанного питания были очень разными по размеру, весу, величине желточного мешка и степени развития глоточных зубов. Такая разнокачественность могла быть результатом раз-

нокачества икры или обусловлена особенностями микроусловий, в которых икра развивалась.

По величине желточного мешка личинки визуально были разделены на две группы: с малым и с большим желточным мешком. Питание личинок этих двух групп рассматривали отдельно. Первая группа (с почти резорбированным желточным мешком) составляла 77% всех личинок в пробе; размеры их колебались от 6,0—7,8 мм, вес — от 1,34 до 2,3 мг:

Размер, мм	6,0	6,2	6,4	6,6	6,8	7,0	7,2	7,4	7,6	7,8	n	M
Количество личинок	19	44	53	63	39	20	7	1	1	252	6,6	
Средний вес, мг	1,34	1,4	1,52	1,62	1,72	1,85	1,88	2,0	2,3	—	1,62	

Модальная группа, составлявшая 80% личинок с малым желточным мешком, имела размеры 6,2—7,0 мм. Вторая группа личинок с большим желточным мешком довольно немногочисленна — 23% пробы; ее размеры от 5,8—7,2 мм и вес от 1,4—2,0 мг:

Размер, мм	5,8	6,0	6,2	6,4	6,6	6,8	7,0	7,2	n	M
Количество личинок	2	8	12	25	20	3	1	75	6,3	
Средний вес, мг	1,4	1,35	1,44	1,5	1,74	2,0	1,75	—	—	

Модальная группа, составлявшая 80% личинок с большим желточным мешком, имела размеры 6,2—6,8 мм. Следовательно, размеры модальной группы первых и вторых личинок совпадают.

Для сравнения питания личинок этих двух групп возьмем одноразмерных особей.

В пище всех личинок плотвы (независимо от их размера и величины желточного мешка) как по частоте встречаемости, так и по количеству в кишечниках преобладали мелкие коловратки с нежным панцирем (*Colurella*, *Lepadella*, *Cephalodella*), мелкие диатомовые и синезеленые водоросли и пыльца хвойных. Реже и в небольших количествах встречались более крупные коловратки, науплиальные стадии колепод, *Ostracoda* и некоторые другие компоненты, причем значение их немного возрастает в питании более крупных личинок (табл. 1). Обычно у личинок с малым желточным мешком спектр питания шире. Но существенных различий в составе пищи мелких и крупных личинок, а также с большим или малым желточным мешком нами не отмечено. Действительно, трудно ожидать значительного разнообразия в составе пищи у личинок с такими ограниченными возможностями для захвата ее; крупные и подвижные организмы еще недоступны для личинок на данном этапе.

Различия наблюдаются в количестве потребляемой пищи и в ритме питания личинок. Эти различия могли быть вскрыты только при наличии суточных проб (табл. 2).

У личинок с большим желточным мешком отмечен высокий процент пустых кишечников. Питается только небольшая часть этой группы личинок (около 25%); в ночные часы питание прекращается. Количество потребляемой пищи у них значительно меньше, чем у личинок с почти резорбированным желточным мешком.

У личинок с малым желточным мешком в течение суток не отмечено полного прекращения питания, наибольшее количество пустых кишечников не превышает 60%.

Таблица 1

Состав пищи личинок плотвы на этапе II

Компонент пищи	Личинки с большим желточным мешком, 6,2—6,6 мм		Личинки с малым желточным мешком					
			6,2—6,6 мм		6,6—7,0 мм		7,0—7,4 мм	
	частота встречаемости, %	% от числа съеденных организмов	частота встречаемости, %	% от числа съеденных организмов	частота встречаемости, %	% от числа съеденных организмов	частота встречаемости, %	% от числа съеденных организмов
Животная пища								
Colurella	31	20,0	48	27,5	77,0	40,0	65,0	35,5
Lepadella	39	44,0	36	12,5	64,0	18,0	71,0	23,7
Cephalodella	23	20,0	36	17,0	11,5	5,6	19,0	14,8
Keratella cochlearist + quadrata	—	—	18	3,8	24,0	4,8	39,0	5,5
Monostyla	8	4,0	10	10,1	20,0	12,5	19,0	8,7
Dipleuchlanis	—	—	10		17,0		19,0	
Notoica striata	—	—	6		4,6		6,5	
Euchlands	—	—	2		3,5		6,5	
Diurelia	—	—	6		—		3,0	
Trichotria	—	—	—	—	4,6	—	13,0	—
Mithylina	—	—	—	—	4,6		—	
Filinia	—	—	—	—	1,2		—	
Rotatoria sp.	8	4,0	24	10,4	7,0	2,0	13,0	1,3
Яйца Rotatoria	8	8,0	36	14,6	30,0	7,8	32,0	3,9
Codorella	—	—	4	0,8	16,0	4,1	16,0	1,5
Copepoda, nauplii	—	—	10	2,5	18,0	3,0	29,0	3,1
Cladocera	—	—	2	0,4	8,0	1,0	19,0	1,8
Прочие (Ostracoda, Oligochaeta)	—	—	2	0,4	3,5	1,2	3,0	0,2
Всего	—	100,0	—	100,0	—	100,0	—	100,0
Растительная пища								
Дiatомовые	48	79,0	50	78,0	48,0	84,0	29,0	27,5
Microcystis	23	8,0	28	12,9	54,0	7,8	68,0	41,7
Прочие синезеленые	—	—	2	0,5	4,6	0,1	3,0	2,4
Соматриум	8	1,0	6	2,6	17,0	1,5	10,0	2,4
Pediastrum	—	—	10	2,0	17,0	1,8	22,0	9,5
Прочие водоросли	—	—	2	—	2,3	3,5	4,5	7,0
Пыльца хвойных	46	12,0	10	4,0	16,0	1,3	32,0	9,5
Всего	—	100,0	—	100,0	—	100,0	—	100,0

У личинок меньших размеров (левая часть размерного ряда) есть два подъема в питании — в 16 и 20 часов, но ни в один из них они не потребляют столько пищи, сколько более крупные личинки.

Таким образом, по суточной активности питания и по количеству потребляемой пищи личинок плотвы на этапе смешанного питания можно расположить в следующий ряд (в возрастающем порядке): личинки с большим желточным мешком → личинки меньших размеров с малым желточным мешком → личинки больших размеров с малым желточным мешком. Кроме того, в группе личинок с малым желточным мешком подмечены различия в питании одноразмерных личинок с разным развитием глоточных зубов. Одни личинки имеют всего по одному глоточному зубу с каждой стороны, другие уже по три. Первые питаются менее

Суточный ритм питания личинок плотвы

Таблица 2

Показатель	Часы суток							
	8,00	10,00	16,00	17,30	20,30	24,00	3,00	3,00
Личинки с большим желточным мешком, 6,2—6,8 мм								
п	17	25	25	5	5	1	1	
% пустых кишечника	77	72	88	80	60	100	100	Дан- ных нет
Число экземпляров в 1 кишеч- нике	0,8	1,6	1,5	3,2	3,2	—	—	
Личинки с малым желточным мешком, 6,2—6,6 мм								
п	25	17	20	17	8	4	5	5
% пустых кишечника	56	30	10	59	37,5	25	40	40
Число экземпляров в 1 кишеч- нике	2,1	4,7	10,8	3,3	10,9	2,25	2,6	4,8
То же, 6,6—7,0 мм								
п	39	19	11	8	20	2	7	17
% пустых кишечника	12,8	21,0	27,4	25,0	0	50	28,5	17,6
Число экземпляров в 1 кишеч- нике	6,3	9,0	24,0	18,1	53,8	2,0	5,0	5,5
То же 7,0—7,4 мм								
п	14	1	1		7	1	4	6
% пустых кишечника	7,0	0	0	Дан- ных нет	0	0	0	0
Число экземпляров в 1 кишеч- нике	7,2	16,0	1,0		42,3	4,0	14,25	10,8

интенсивно, чем вторые. Даже в часы наиболее интенсивного питания — в предвечерние часы — личинки с разным числом глоточных зубов потребляют разное количество кормовых организмов (табл. 3).

Таблица 3

Интенсивность питания личинок в связи с развитием глоточных зубов

Показатель	Длина личинки, мм							
	6,4—6,6	6,6—6,8	6,8—7,0	7,0—7,2	7,2—7,4	7,4—7,6	7,6—7,8	7,8—8,0
Число глоточных зубов	1—1	3—3	4—4	3—3	1—1	3—3	1—1	3—3
Число организмов в 1 кишеч- нике	3,3	38,0	14,4	29,0	11,5	23,0	11,5	52,0
Спектр питания (исключая диатомовые водоросли)	0—6	0—10	3—8	8—13	3—10	3—15	4—5	5—17

Возможно, что у одноразмерных, но более сформировавшихся личинок процессы обмена протекают интенсивнее, и такие личинки требуют больше пищи.

Какое же значение имеет эта разнокачественность в характере питания личинок на этапе смешанного питания?

Как известно, плотва нерестится рано, она нетребовательна к субстрату и температуре, ее личинки на разных этапах развития попадают в довольно неустойчивые гидрометеорологические условия, которые в первую очередь будут влиять на состояние кормовой базы для личинок.

Вследствие колебаний температуры весной сроки появления и развития планктонных организмов, служащих пищей личинок на этапе смешанного питания, значительно меняются. При благоприятном состоянии кормовой базы большинство личинок сможет выжить и перейти на следующий этап развития. Если же сроки появления планктона и личинок не совпадают, менее активная и требующая меньшего количества пищи часть популяции может выжить, более же крупные личинки, не имеющие запаса желтка, погибнут.

Таким образом, разнокачественность в характере питания личинок в начальный период личиночной жизни, различия в активности поведения и поиска пищи являются приспособлением, обеспечивающим популяции возможность выжить при ухудшении кормовых условий.

ЛИТЕРАТУРА

- Гербильский Н. Л. 1955. Выступление на совещании по методике изучения кормовой базы и питания рыб.— Труды совещания. Изд-во АН СССР.
- Красюкова З. В. 1955. Выступление на совещании по методике изучения кормовой базы и питания рыб.— Труды совещания. Изд-во АН СССР.
- Крыжановский С. Г. 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 17.
- Лебедев Н. В. 1959. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб.— Труды совещ. по вопр. генетики, т. 1.
- Никитинская И. В. 1958. О разнокачественности личинок сахалинской сельди.— Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, № 4.
- Павловская Р. М. 1955. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития.— Труды Азовско-Черноморск. н.-и. ин-та рыбы, хоз. и океанограф. (АзЧерНИРО), вып. 16.
- Поляков Г. Д. 1958. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа.— Зоол. журн., т. 37, вып. 3.
- Черфас Б. И. 1950. Рыбоводство в естественных водоемах. Пищепромиздат.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe.— Rapp. Pêche. Verb., vol. XIX.

**О СВЯЗИ ИЗМЕНЧИВОСТИ
КОЛИЧЕСТВА ПИЛОРИЧЕСКИХ ПРИДАТКОВ
У РАЗНЫХ ФОРМ АТЛАНТИЧЕСКОЙ СЕЛЬДИ
С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ ИХ ПИЩЕЙ¹**

(Тезисы доклада)

А. В. Челурнов

(Московский государственный университет)

1. Условия откорма в отношении количества и качества доступной рыбе пищи оцениваются по результатам определений остаточной биомассы, которые сами по себе вообще недостаточны для суждения об условиях питания. Косвенная оценка условий откорма основана на анализе био-физиологических показателей рыбы. Такими показателями служат: средний вес рыбы, темп роста, коэффициент упитанности, коэффициент жирности и др.

2. Не меньший интерес для оценки условий питания популяции представляет анализ характера изменчивости морфологических признаков рыбы, являющихся приспособлением к изменчивости условий питания. Нами проанализирован характер изменчивости числа пилорических придатков кишечника у норвежской сельди и балтийской салаки. В качестве основного критерия степени изменчивости этого признака при сопоставлении его с условиями откорма был взят коэффициент вариации.

3. О функциональном значении пилорических придатков и пищеварении существует несколько предположений: 1) их рассматривают как приспособление для увеличения всасывательной поверхности кишечника; 2) возможно, что они выполняют секреторную функцию; 3) последние данные указывают на то, что пилорические придатки выделяют в кишечник слизь, идущую на нейтрализацию кислот, попадающих из желудка в кишечник вместе с пищей.

4. Изменчивость числа пилорических придатков норвежской сельди и балтийской салаки мы рассматриваем как приспособление к потреблению пищи определенного состава. У молоди салаки, питающейся различными по величине кормовыми объектами, нами отмечено, что молодь, потребляющая в пищу более крупные организмы, имеет большее количество пилорических придатков и несколько меньший коэффициент вариации их числа, чем молодь, потребляющая мелкие организмы.

¹ См. «Вестник МГУ», 1960, № 6.

Обеспеченность пищей молоди салаки связана с массовым развитием молодых и взрослых форм кормового планктона. Обеспеченность пищей повышается с преобладанием в планктоне более крупных форм копепоид и кладоцер из числа доступных для молоди салаки на определенном этапе ее развития.

5. На разновозрастном материале установлено, что формирование пилорических придатков начинается на III — IV этапе развития салаки и ее пищеварительных органов и заканчивается на V этапе. Следовательно, количественная изменчивость пилорических придатков салаки, являясь приспособлением к условиям откорма, отражает изменения этих условий для популяции, происходящих в сравнительно короткий интервал времени, равный периоду формирования пилорических придатков.

6. Адаптивность рыб к потреблению пищи определенного типа ярко выражена на примере изменчивости числа пилорических придатков у разных форм атлантической сельди: норвежской сельди, салаки открытых вод Балтийского моря и салаки Рижского залива. По нашим данным, из трех названных популяций наибольшее количество пилорических придатков и наименьшая амплитуда их изменчивости отмечена у норвежской сельди. Молодь этой сельди потребляет в пищу относительно более крупные планктонные организмы, чем молодь салаки открытых вод Балтийского моря и салаки Рижского залива, т. е. она находится в более благоприятных условиях откорма.

7. Основным фактором, определяющим рост рыбы, особенно в первые периоды жизни, является обеспеченность пищей. Увеличение обеспеченности пищей ускоряет темп роста. У молоди салаки зависимость темпа роста от обеспеченности кормом выражена очень резко. Сравнение амплитуды изменчивости числа пилорических придатков у быстро и медленно растущих особей весенней салаки дает ясную картину связи амплитуды изменчивости количества пилорических придатков и прироста длины тела первого года.

У салаки с медленным темпом роста на первом году жизни амплитуда изменчивости числа пилорических придатков наиболее велика. У популяций салаки с ускоренным темпом роста амплитуда изменчивости количества пилорических придатков уменьшается.

8. Характер изменчивости числа пилорических придатков сельди и салаки, как и другие видовые свойства, является приспособлением к изменчивости условий питания. Сравнительный анализ амплитуды изменчивости данного признака позволяет судить об условиях питания молоди этих популяций.

ДОСТУПНОСТЬ ПИЩЕВЫХ ОРГАНИЗМОВ НЕКОТОРЫМ РЫБАМ ПРИ РАЗНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ

И. И. Гирса

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных
Академии наук СССР)

Доступность кормовых организмов рыбам зависит от многих причин: численности, размера, скорости движения, наличия защитных шипов и колючек, миграций, от степени мутности воды, в том числе от освещенности. Ряд периодических явлений в жизни водоема связан с изменением освещенности в течение суток и с глубиной. Вертикальные перемещения организмов ежедневно меняют кормовую базу тех или иных слоев воды и доступность организмов; меняется активность организмов, связанная с добыванием пищи или избеганием хищника. Все эти явления ведут к сохранению определенной численности организмов и их питанию при наименьшей затрате энергии при изменении условий освещенности.

Вопрос о влиянии освещенности на доступность пищевых организмов представляет большой интерес, но разработан слабо. Возможность захвата пищи некоторыми видами рыб при условиях разной освещенности исследована рядом авторов (Баттл и др. — Battle, Hunstman и oth., 1936; Сушкина, 1940; Джонс и Гарден — Jones and Harden, 1956; Карзинкина, 1942; Гирса, 1959; Павлов, 1959). Большой интерес в этом отношении представляют экспериментальные и эколого-морфологические работы А. П. Андрияшева (1944а, б, в; 1945), Н. Н. Дислера (1950, 1953, 1955) и Вундера (Wunder, 1927), освещающие роль отдельных органов чувств при поиске пищи у рыб.

Наши опыты проведены на рыбах, добывающих пищу различными способами — верховка, карась, сеголетки сайды, мальки щуки (1,5 см), треска, горбыль¹, мелкая ставрида, морской налим¹, сом. В качестве пищевых организмов были взяты: дафнии, харпактиконды, сеголетки сельди и трески, мальки атерины и половозрелая атерина, верховки.

Опыты проводились в аквариумах и бассейнах в полной темноте или при искусственном освещении лампами накаливания; освещенность измеряли люксометром. Низкие освещенности создавали нейтральными бумажными светофильтрами. На основании полученных результатов составлены графики, показывающие зависимость между интенсивностью потребления пищи и степенью освещенности. Интенсивность выедания

¹ Эксперименты проведены совместно со студентом МГУ Д. С. Павловым.

выражена в процентах. За 100% принято наибольшее выедание за определенный промежуток времени. Освещенность выражена в люксах с точностью в пределах каждого порядка (0,0001; 0,001; 0,01 и т. д.). Кривые (рис. 1—3) свидетельствуют о зависимости этих двух величин (интенсивности выедания и освещенности).

Нами были взяты рыбы, которым при добывании пищи необходима достаточная освещенность, так как решающую роль при обнаружении пищи у них играет зрение, а также рыбы, у которых хорошо развиты другие органы чувств, — осязания, обоняния и органы боковой линии.

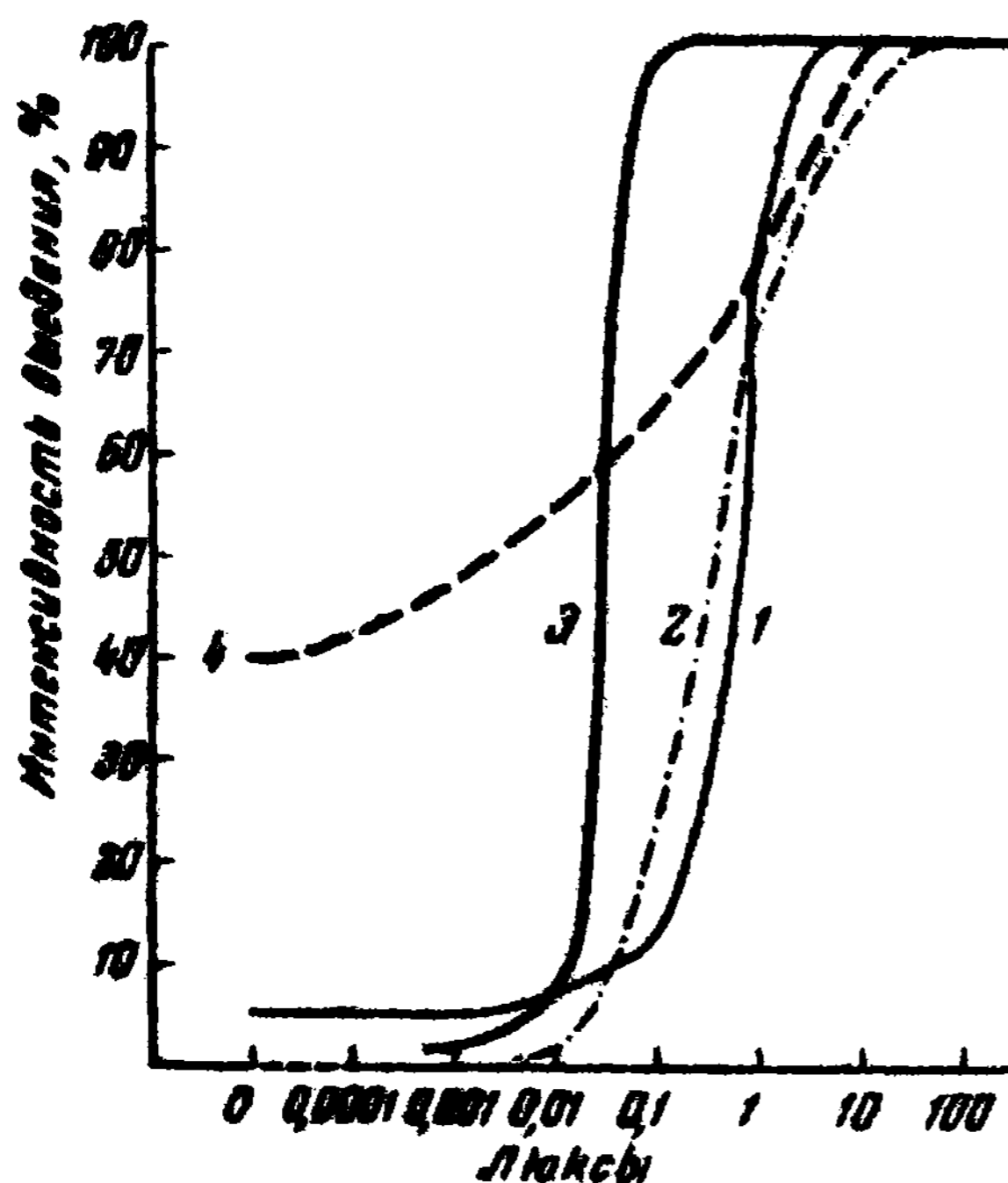


Рис. 1. Интенсивность выедания планктонных организмов верховкой (1), сайдой (2), мальками щуки (3) и карасем (4)

Благодаря им эти рыбы могли успешно питаться в темноте или при низких освещенностях. К первой группе «зрительных» рыб в наших опытах относятся верховка, мальки щуки, сеголетки сайды (при питании планктоном), а также мелкая ставрида. У остальных рыб степень развития органов чувств различна: сом при поиске пищи пользуется органами осязания; морской налим — главным образом обонянием; у темного горбыля хорошо развиты зрение и органы боковой линии; у трески — зрение, осязание, органы боковой линии и, по предположению К. Г. Константинова (1958), обоняние; у карася — зрение, обоняние, органы боковой линии. Рыбы-«жертвы» были зрительными планктофагами (кроме сеголетков трески).

«Зрительные» рыбы могут питаться при тех освещенностях, при которых они видят пищевые организмы. Это дневная освещенность от десятков тысяч люксов вплоть до сумеречной освещенности порядка сотых люкса. Наибольшая интенсивность выедания планктонных организмов планктофагами возможна при освещенности выше единиц или десятых люкса (рис. 1) и зависит также от остроты зрения рыбы, величины и окраски планктона. У сайды и верховки интенсивность выедания начинала падать при освещенности, измеряемой единицами люксов, у щурят — ниже десятых люкса; в темноте они не питаются. Аналогичную картину наблюдали в опытах с мелкой ставридой, когда она ела мальков атерины. Спад интенсивности выедания у нее приходится на освещенность порядка 0,01 люкса (рис. 2). У карасей, которые, в отличие от «зрительных» планктофагов, могут улавливать дафний, находя их при помощи органов боковой линии, такого резкого спада интенсивности выедания не наблюдалось. Они продолжали питаться в полной темноте, но менее интенсивно (рис. 1).

В опытах с хищными рыбами пищевыми организмами служили планктофаги. При проведении опытов с планктофагами оборотное поведение планктонных организмов при разной освещенности в условиях

аквариума мы считали одинаковым и отмечали изменение его только у рыб. В природных условиях защитой планктонных организмов от хищников являются прежде всего вертикальные миграции и высокая плодовитость (Мантейфель, 1959). В опытах с хищными рыбами приходилось учитывать особенности поведения и их жертв. С изменением освещенности меняется возможность отыскивания добычи, а также и защиты от хищников. Это связано с различным развитием рецепторов рыб, которым определяются приспособительные особенности их поведения.

На свету многие «зрительные» рыбы (планктофаги и хищные) образуют стаи. Одним из основных назначений стайного поведения рыб является защита от выедания «зрительными» хищниками (Мантейфель и Радаков, 1960). При освещенности ниже 0,1 люкса стая «зрительных» планктофагов рассредотачивается, и они почти перестают двигаться (мы это наблюдали у верховок, атерин и хамсы). Такое рассеивание планктофагов и уменьшение их активности является, видимо, приспособительным поведением против выедания ночными хищниками, которые находят пищу при помощи органов осязания, обоняния и боковой линии. Эти хищники начинают активизироваться при низких сумеречных освещенностях. Наибольшая интенсивность потребления пищи у них приходится на эти освещенности и темноту (рис. 2). При освещенности выше 0,1—0,01 люкса «зрительная» стайная жертва им недоступна.

Треска — рыба открытых частей моря, хороший и сильный пловец, образующая большие скопления (косяки) и совершающая вертикальные и горизонтальные миграции, в противоположность таким хищникам, как сом, морской налим, горбыль, которые затаиваются днем и ведут прибрежный образ жизни. У трески хорошо развиты все органы чувств (зрение, осязание, обоняние и органы боковой линии). Она приспособлена к питанию в условиях полярного дня и ночи. В опытах с треской жертвами были сеголетки трески и сельди. Опыты проводились в бочке, вмещавшей 10 т воды. Бочку поместили в Зеленецкой бухте так, что во время прилива она заполнялась водой через специальный кран, который при начале отлива закрывали. Треска в наших опытах питалась как на свету, так и в темноте, причем на свету гораздо интенсивнее, чем в темноте и при низких освещенностях (рис. 2). Такая разница между интенсивностью выедания на свету и в темноте в наших опытах могла произойти оттого, что жертва на свету не могла образовать стай. В связи

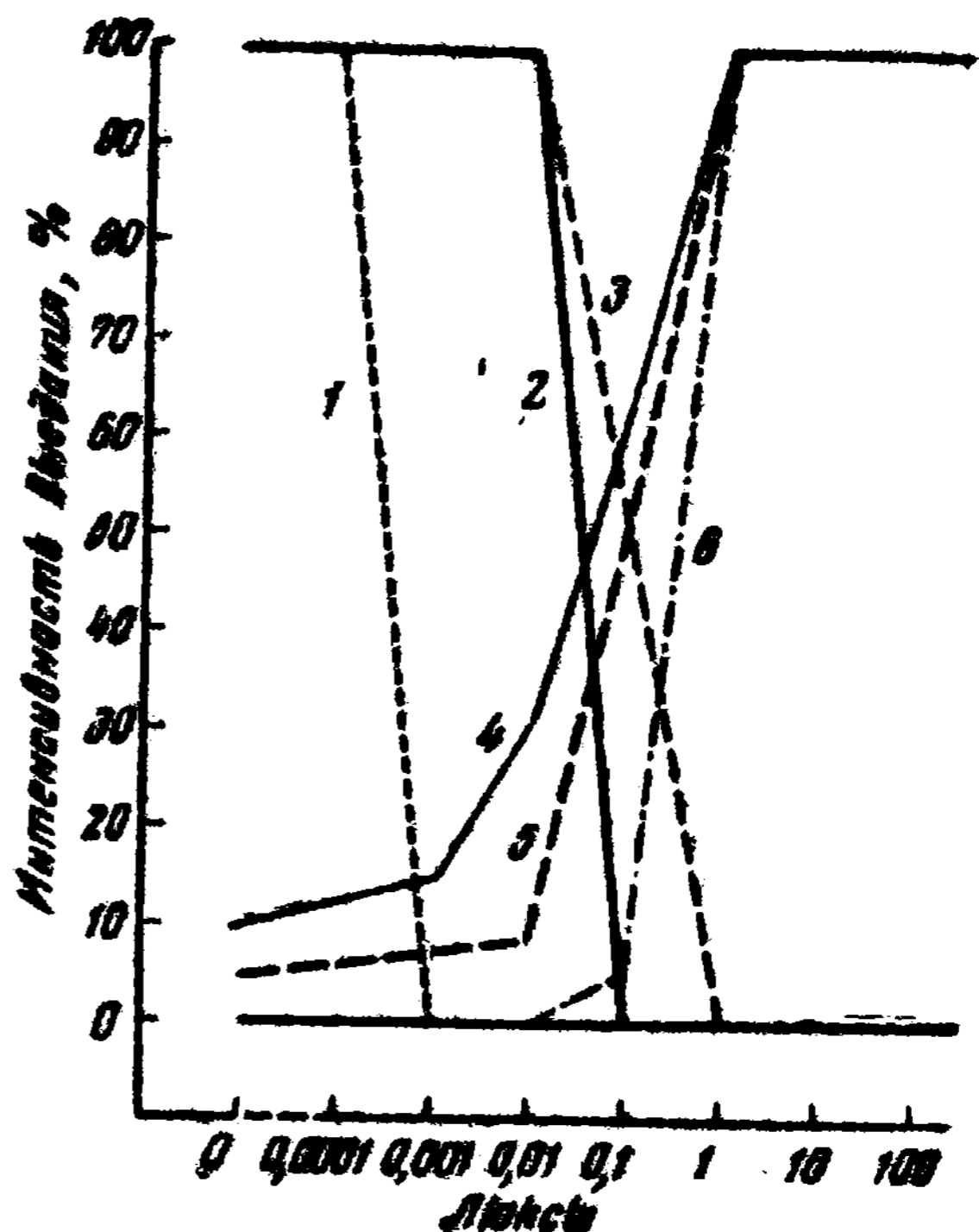


Рис. 2. Интенсивность выедания «зрительных» планктофагов хищными рыбами

1 — сом, 2 — горбыль, 3 — морской налим, 4 — треска при питании сельдью, 5 — треска при питании треской, 6 — ставрида

с неодинаковым развитием отдельных органов чувств у сеголетков трески и сельди наметилось различное выедание их треской в темноте и при низких освещенностях. Гораздо доступнее была сельдь, а сеголетки трески, обладая хорошо развитой боковой линией, лучше избегали хищника.

Рядом исследователей (Вудхед — Woodhead, 1956; Джанс и Гарден, 1956), а также сотрудниками нашей лаборатории В. Р. Протасовым и Т. С. Лещевой выяснено изменение активности движения рыб в зависимости от степени освещенности при отсутствии пищи. Наибольшая

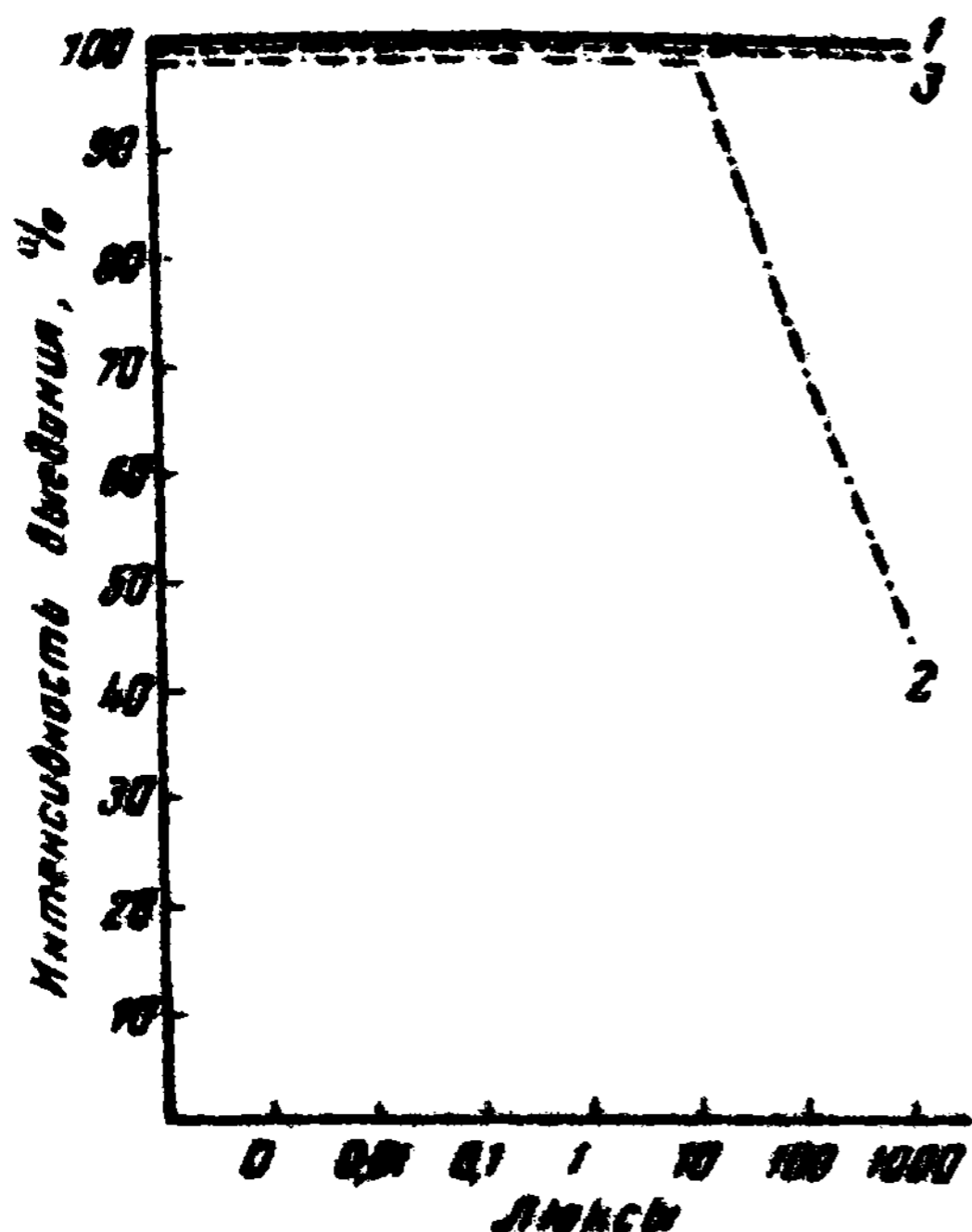


Рис. 3. Интенсивность выедания легкодоступных организмов

1 — морской налим, 2 — горбыль, 3 — налим

рыб, приспособленных к питанию в темное время суток, свет является оборонительным сигналом; они затаиваются. Сумеречная освещенность — необходимое условие для успешной охоты и сигнал к началу поиска пищи у рыб с хорошо развитым обонянием, осязанием и органами боковой линии, а также оборонительный сигнал для «зрительных» рыб против сумеречных и ночных хищников.

Наличие легко доступных пищевых организмов в близком соседстве с голодными хищниками при отсутствии хищников второго порядка нарушает обычный ритм их активности и питания. Наличие доступной пищи пересылает световой сигнал. В наших опытах хищники, активизирующиеся в сумерки (морской налим, горбыль), выедали тех атерин, которые почему-либо не могли образовать стаю и были одинаково доступны при всех освещенностях (рис. 3).

Такое же явление наблюдал Д. С. Павлов в опыте с обыкновенным налимом. Легкодоступный в условиях эксперимента мотыль выедался одинаково при всех освещенностях, тогда как верховок налим съедал только при освещенности, начиная с 0,01 люкса, т. е. когда они становились доступными.

активность обычно соответствовала той освещенности, при которой в наших опытах наблюдалась наивысшая интенсивность питания. У голодных рыб эта зависимость была выражена ярче. Освещенность, соответствующая меньшей активности «зрительных» рыб, была условием наибольшей активности ночных хищников с хорошо развитыми другими органами чувств и наоборот.

Эти взаимопротиворечивые адаптации позволяют одним рыбам успешно откармливаться, а другим существовать в пределах определенной численности (Мантейфель, 1959).

Для «зрительных» рыб свет — это прежде всего необходимое условие обнаружения добычи. Он является поэтому пищевым сигналом для голодной рыбы (этот вопрос подробно рассмотрен С. Г. Зуссер, 1953) и оборонительным сигналом (при определенной накормленности рыбы) против дневных хищников; днем рыбы собираются в стаю. Для

Таким образом, изменение суточных ритмов как питания, так и активности можно рассматривать как адаптацию к изменяющимся условиям доступности пищевых организмов (хищникам первого и второго порядка) в зависимости от изменения освещенности.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрюшаев А. П. 1944а. О биологии питания некоторых хищных рыб Черного моря.— Докл. АН СССР, т. 44, № 7.
- Андрюшаев А. П. 1944б. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима (*Gaidropsarus mediterraneus*).— Журн. общ. биол., т. 5, № 2.
- Андрюшаев А. П. 1944в. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus*).— Журн. общ. биол., т. 6, № 3.
- Андрюшаев А. П. 1945. О способах питания рыб планктоном.— Природа, № 4.
- Гирса И. И. 1959. Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 13.
- Дислер Н. Н. 1950. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и ерша.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 2.
- Дислер Н. Н. 1953. Эколого-морфологические особенности развития органов чувств системы боковой линии ниссы-кульского чебака и верховки.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 10.
- Дислер Н. Н. 1955. Особенности строения органов чувств боковой линии и их роль в поведении рыб.— Труды Совещ. по вопр. повед. и разведки рыб. Изд-во АН СССР.
- Зуссер С. Г. 1953. Критика применения теории тропизмов к изучению поведения рыб.— Журн. общ. биол., т. 14, № 2.
- Карзинкин Г. С. 1942. Некоторые данные к выращиванию молоди проходных рыб.— Зоол. журн., т. 21, вып. 5.
- Константинов К. Г. 1958. Суточные вертикальные миграции трески и пикши.— Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. 36.
- Мантейфель Б. П. 1959. Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 13.
- Мантейфель Б. П. и Радаков Д. В. 1960. Об изучении адаптивного значения стадного поведения рыб.— Усп. совр. биол. (в печати).
- Павлов Д. С. 1959. Опыты по питанию налима (*Lota lota* L.) при разной освещенности.— Научн. докл. высш. школы, № 4.
- Сушкина А. П. 1940. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге.— Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. 14.
- Battle, Huntsman and oth. 1936. Fatness, Digestion and Food of Passamaquoddy Young Herring.— J. Biol. Board Canada, vol. 2, N 4.
- Jones and Harden. 1956. The Behaviour of Minnows in Relation to Light Intensity.— J. Exptl. Biol., vol. 33, N 2.
- Woodhead P. M. 1956. The Behaviour of Minnows (*Phoxinus phoxinus*) in a Light Gradient.— J. Exptl. Biol., vol. 33, N 2.
- Wunder W. 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei Verschiedenen Knochenfischarten.— Z. vergl. Physiol., Bd 6, H. 1.

ЗАЩИТНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ШИПОВ И КОЛЮЧЕК У РЫБ

(Тезисы доклада)¹

И. А. Паракеев

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных
Академии наук СССР)

1. Различные костные образования на теле рыбы (колючки, шипы и щитки) рассматриваются как защитные приспособления, выработанные у особей в ответ на воздействие хищников.

2. Степень развития защитных образований (степень «вооруженности») зависит от интенсивности воздействия хищников и может служить показателем напряженности отношений «хищник-жертва» в рассматриваемых биоценозах.

3. Анализ «вооруженности» рыб проведен на ряде представителей некоторых семейств, обитающих в бореальных областях Тихого и Атлантического океанов. Наиболее четкая связь степени «вооруженности» с воздействием хищников (их обилием) проявляется у представителей бычков.

4. Бореальная фауна Тихого океана по сравнению с бореальной фауной Атлантики характеризуется значительно большим количеством «вооруженных» видов и большей степенью их «вооруженности», что проявляется в относительно больших размерах защитных образований и большем их разнообразии.

5. Усиление «вооруженности» обитателей Пацифики есть адаптивный ответ популяции на усиление напряженности отношений «хищник-жертва» и направлено на сохранение вида-жертвы.

¹ См. И. А. Паракеев. 1968. О защитном значении колючек и шипов у рыб. — Журн. общ. биол., т. 10, № 6.

О ДОСТУПНОСТИ ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД ДЛЯ РЫБ

А. В. Ассман

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных
Академии наук СССР)

По данным Е. В. Боруцкого (1935, 1940), С. В. Суетова (1937, 1939) и Г. С. Карзинкина (1952), доступность личинок хирономид для различных видов рыб определяется: вертикальным распределением личинок в грунте; плотностью населения их в грунте; плотностью грунта и видовым и возрастным составом рыб, населяющих водоем. Лейц (Leitz) еще в 1931 г. выяснил, что глубина проникновения личинок хирономид в грунт ламитируется условиями их дыхания и питания, а также механическими свойствами грунта, причем более крупные личинки способны проникать глубже в грунт, спасаясь от выедания рыбами. По А. С. Константинову (1956), личинки хирономид питаются лишь в самом поверхностном слое грунта, а в более глубоких слоях условия питания и дыхания настолько ухудшаются, что их способны переносить лишь более крупные личинки. Наблюдения за вертикальным распределением личинок хирономид в грунте природных водоемов проводились Е. В. Боруцким (1935, 1940), А. А. Черновским (1938) и И. А. Носовой (1953). В аквариальных условиях большой материал о вертикальном распределении личинок хирономид в грунте и выедании их рыбами получен С. В. Суетовым (1937, 1939).

Доступность личинок хирономид для некоторых видов рыб (сазана, карпа, леща, воблы и золотого карася) мы изучали в течение двух лет (1957 и 1958). Рыбы находились в четырех садках из капроновой дели, установленных непосредственно в водоеме. В 1957 г. опыты велись в нерестово-выростном хозяйстве «Грачев» в дельте Волги, в 1958 г. — в рыболодном хозяйстве «Осенка» Московской области. Один из садков всегда оставался без рыбы (контроль); в каждый из остальных сажали рыбу одного вида. Плотность посадки рыб в садках была в 2--12 раз больше, чем в пруде. В каждом садке брали пробы бентоса через каждые два-три дня. Обработка проб в 1958 г. велась послойно, через каждые 3 см.

Бентос в 1957 и 1958 гг. состоял почти исключительно из личинок хирономид. По видовому составу в 1957 г. преобладали *Chironomus plumosus* L., *Polypedilum pubesculosum* Mg.; в 1958 г. — *Chironomus plumosus* L., *Camptochironomus tentans* F., *Chironomus singulatus* Mg., *Glyptotendipes paripes*. Видовой состав хирономид определяла Н. С. Калугина.

Основная часть биомассы и численности личинок хирономид в 1958 г. находилась в верхних слоях грунта, от 0 до 6 см. В садке с карасями и контрольном садке максимальная величина биомассы (53—68%) и численности (58—70%) личинок хирономид отмечена в самом верхнем слое ила (0—3 см). В садках и пруде с карпами наибольшее количество биомассы (42—43%) личинок было в слое 3—6 см, тогда как максимальная численность их (45—54%) продолжала оставаться в верхнем слое, но процент ее здесь был меньше, чем в контрольных садках (Ассман, 1960). Такое распределение может объясняться интенсивным выеданием личинок карпами в верхнем слое и миграцией более крупных личинок в глубь ила.

В пруде и садках с карпами в 1958 г. наибольший процент крупных личинок был сосредоточен в самом глубоком слое ила (9—12 см), тогда как в садке с карасями и в контрольном процент крупных личинок в слоях 6—12 см был меньше и их вертикальное распределение в грунте (по среднему весу) было однороднее (Ассман, 1960). В слое 0—3 см в садке с карпами находилось больше всего (по численности) мелких личинок.

В 1957 г. средний вес одной личинки в садке с сазанами в процессе опыта уменьшался, а в других садках увеличивался. Это доказывает, что сазан, проникая в грунт глубже других рыб, выбирает более крупных личинок, которые там держатся.

Максимальное уменьшение общей величины численности и биомассы личинок хирономид наблюдалось в садках с сазаном и карпом, которые выбирают более крупных личинок и стоят на первом месте по интенсивности их выедания. На втором месте стоит лещ; вобла и золотой карась выедают меньше, чем карп и лещ (Ассман, 1960).

Работами В. В. Васнецова, Е. Ф. Еремеевой и др. (1948) показано, что неодинаковая интенсивность выедания организмов бентоса сазаном, лещом и воблой объясняется разным строением их ротового аппарата и различной формой тела. В контрольном садке количество личинок хирономид уменьшалось лишь в результате вылета имаго.

Интенсивность выедания личинок хирономид зависит также от плотности населения рыб в водоеме.

Доступность личинок хирономид для рыб определяется не только глубиной их проникновения в грунт, но и плотностью населения в грунте. Г. С. Карзинкин (1952) рассчитал три основных состояния плотности населения личинок хирономид в грунте:

а) разреженная плотность, не обеспечивающая потребностей карпа: одна личинка на 200 см³ ила.

б) удовлетворительная плотность: одна личинка на 50—100 см³ ила;

в) максимальная плотность, когда карп недоиспользует кормовую базу: одна личинка на 5,3 см³ ила.

К концу наших опытов в 1958 г. в пруде и садках с карпами на 100 см³ ила приходилась одна личинка, т. е. плотность личинок была удовлетворительная, а в садке с карасями и в контрольном садке — одна личинка на 9,6 см³ ила (близко к максимальной плотности). Наименьшей плотность населения личинок хирономид в конце опытов оказалась в пруде и садках с двухлетними карпами. Эти данные подтверждают, что карп выедает хирономид интенсивнее, чем карась. Кроме личинок хирономид, карпы потребляли также зоопланктон, но последний играл в их питания подчиненную роль. Золотые караси питались в основном зоопланктоном, беря из бентоса лишь находившихся в самом поверхностном слое грунта личинок хирономид.

Выедание личинок хирономид сазаном и карпом влияет на характер их вертикального распределения в грунте существеннее, чем условия питания и дыхания самих личинок. А. С. Константинов (1956) полагает, что «основное биологическое значение закапывания хирономид в грунт кроется в защите от врагов». Нам это положение представляется правильным. На основании наших наблюдений мы предполагаем, что в водоеме происходят одновременно два процесса: выедание личинок хирономид рыбами в верхних слоях грунта и активная миграция хирономид в глубь грунта для сохранения популяции от уничтожения рыбами. Для окончательного доказательства этого нужны дальнейшие исследования.

Результаты нашей работы подтверждают необходимость периодической очистки нагульных прудов рыбоводных хозяйств от накопившегося в них ила, чрезмерная глубина которого снижает доступность донных кормовых организмов для рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Асееман А. В. 1960. Изменение доступности личинок хирономид для выедания рыбами. — Изв. АН СССР, № 5.
- Боруцкий Е. В. 1935. Вертикальное распределение бентоса в толще озерных отложений и значение этого фактора в оценке кормности водоема. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 20.
- Боруцкий Е. В. 1940. Вертикальное распределение биомассы бентоса в толще иловых отложений в некоторых пресноводных озерах. — Зоол. журн., т. 19, вып. 2.
- Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф. и др. 1948. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. — Сб. трудов Ин-та морфол. животн. АН СССР.
- Карзвякин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат.
- Константинов А. С. 1956. Научные предпосылки рыбохозяйственного освоения хирономид и методика их заводского разведения. — Докт. диссерт. Саратов.
- Носова И. А. 1953. Кормовая база некоторых водоемов государственной лесной защитной полосы Камышин — Сталинград и потребление ее золотым карасем. — Сб. Водоемы гос. лесн. защит. полосы Камышин — Сталинград и водр. их рыбохоз. освоения.
- Суетов С. В. 1937. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Плотность популяции *Chironomus plumosus* L. и степень использования его как корма зеркальным карпом. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 21.
- Суетов С. В. 1939. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами. — Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 22.
- Черновский А. А. 1938. Вертикальное распределение животных в толще ила некоторых озер окрестностей Ленинграда. — Зоол. журн., т. 17, вып. 6.
- Lenz Fr. 1931. Untersuchungen über die Vertikalverteilung der Bodensauna in Tiefen- und Seesedimenten. — Verhandl. Internat. Vereinig. theor. angew. Limnol., Bd. V, t. I.

ПЛАНКТОН КАК ФАКТОР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПРОДУКТИВНОСТИ ПЛАНКТОЯДНЫХ РЫБ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

И. И. Николаев

(Институт ихтиологии и рыбного хозяйства Совнархоза Латвийской ССР)

В общей биологической структуре Балтийского моря планктон и планктоядные рыбы как биологическая система занимают явно преобладающее положение. Улов двух главных планктоядных рыб — салаки и кильки — составляет больше половины, а в некоторые годы до 70—75 % улова всех рыб на этом водоеме, причем оба вида являются важным кормовым ресурсом третьей из основных промысловых рыб — трески, а также значительного стада балтийских тюленей.

Состав планктона Балтики очень неоднороден. В нем выделяется несколько характерных экологических комплексов, распределение которых создает общую регионально-зональную структуру планктона, связанную с гидрологической структурой Балтийского моря. В региональном распределении планктона есть два главных типа: 1) планктон центрального бассейна моря, который можно называть также планктоном собственно Балтики, и 2) планктон Рижского, Финского (восточной половины) и Ботнического заливов. Планктон центрального бассейна моря приурочен к водной массе с соленостью в основном (изогалинном) слое от 7 до 8‰; по температурному режиму эти воды относятся к бореальным. Планктон Рижского, Финского и Ботнического заливов связан с более опресненной водной массой, соленость которой в основной части указанных заливов колеблется от 4,5 до 5,6‰; по термическому режиму эти воды более континентальны.

В каждом региональном типе (в летне-осенний период, с мая по октябрь) различаются две вертикальные зоны (или яруса) а) планктон верхней зоны — теплой (летней) водной массы, распространенный от поверхности до слоя температурного скачка, и б) планктон нижней зоны — холодной водной массы, распространенный ниже слоя температурного скачка.

В котловинах западной Балтики, в частности Борнхольмской, а в годы повышенной солености вод Балтики также в Гданьской, выделяется третья вертикальная зона — солоноводного планктона придонного слоя воды с резко повышенной соленостью (более 11‰).

Общая регионально-зональная структура планктона Балтийского моря схематически представлена в табл. 1, в которой перечислены и руководящие виды.

Таблица 1

Регионально-зональная структура и основной видовой состав зоопланктона Балтийского моря

Основные региональные типы		Планктон озера Немонен-Бутт и лимнов
Планктон центрального бассейна Балтики	Планктон Рижского, Финского (восточная половина) и Ботанического заливов	

Планктон верхнего яруса (тепловодный), 0—20 (40) м

<i>Temora longicornis</i>	<i>Eurytemora hirundoides</i>	Пресноводные виды, обычные для озер северо-западной Европы
<i>Acartia longiremis</i>	<i>Acartia bifilosa</i>	
<i>Centropages hamatus</i>	<i>Cyclopina gracilis</i> , <i>Cyclops</i> sp.	
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (juv.)	<i>Bosmina coregoni</i> v. <i>maritima</i>	
<i>Bosmina coregoni</i> v. <i>maritima</i>	<i>Evadne nordmanni</i>	
<i>Evadne nordmanni</i>	<i>Podon polyphemoides</i>	
<i>Podon leuckartii</i>	<i>Aurelia aurita</i>	
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Synchaeta baltica</i>	
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Synchaeta monopus</i>	
<i>Pleurobrachia pileus</i>	<i>Keratella quadrata</i>	
<i>Synchaeta baltica</i>	<i>Balanus improvisus</i> (larvae)	
<i>Synchaeta monopus</i>	<i>Macoma baltica</i> (larvae)	
<i>Macoma baltica</i> (larvae)		

Планктон нижнего яруса (холодноводный) 30—40—100 (120) м

<i>Pseudocalanus elongatus</i>	<i>Limnocalanus grimaldii</i>
<i>Fritillaria borealis</i>	<i>Mysis oculata</i> v. <i>relicta</i>
<i>Halitholus cirratus</i>	
<i>Mysis mixtra</i>	<i>Mysis mixtra</i>
<i>Polychaeta</i> (larvae)	

Планктон котловины западной Балтики (холодноводный) глубже 50—100 м

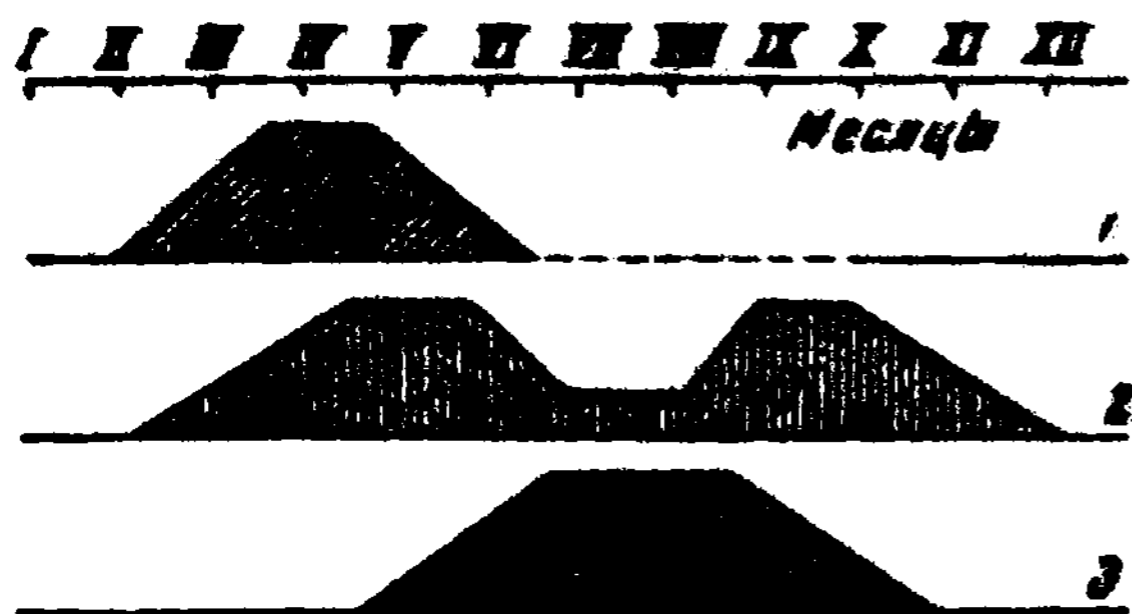
<i>Oithona similis</i>
<i>Sagitta elegans baltica</i>
<i>Paracalanus parvus</i>
<i>Oikopleura dioica</i>

Структура пространственного распределения планктона дополняется структурой распределения его во времени, проявляющейся более четко в сезонном составе планктона верхнего слоя, особенно фитопланктона. В центральной Балтике и в больших заливах (Рижском, Финском и Ботаническом) в годовом цикле развития планктона выделяются три сезонных аспекта: ранневесенний, весенне-осенний и летний (см. рис.).

Ранневесенний планктон формируется в марте, достигает максимального развития в апреле и исчезает в южной Балтике в первой половине мая, а в северной в конце мая — начале июня. Характерными особенностями его состава являются бурное развитие фитопланктона («весенняя вспышка») и крупная роль в нем холодноводного аркто-балтийского комплекса. Из последнего особенно многочисленны *Achnanthes taeniata*, *Gonyaulax catenata*, *Melosira arctica*. Интенсивно размножаются в этот период и все другие представители аркто-балтийского комплекса, относящиеся к зоопланктону (*Limnocalanus*) и нектопланктону (*Mysis mixtra*, *M. oculata* var. *relicta*). Из бореального комплекса видов в составе ранневесеннего планктона многочисленны

Thalassiosira baltica, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros Wighami*; интенсивно размножаются *Acartia bilfilosa*, *A. longiremis*, *Eurytemora hirundoides*, *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*.

Весенне-осенний состав планктона наиболее отчетливо проявляется в конце весны и начале лета, а также осенью. Этот состав характеризуется явным преобладанием в планктоне морского бореального комплекса видов, что особенно хорошо выражено в зоопланктоне: *Acartia bilfilosa*, *A. longiremis*, *Eurytemora hirundoides*, *Temora longicornis*.



Сезонный состав планктона Балтики

1 — ранневесенний; 2 — весенне-осенний; 3 — летний

Летний состав планктона характерен вспышкой видов пресноводно-солонатоводного комплекса, придающей планктону всей Балтики в верхнем слое воды с июля по сентябрь лимнический облик: массовое развитие синезеленых водорослей (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Microcystis*), кладоцер (*Bosmina coregoni* v. *maritima*)

и коловраток (*Keratella cochlearis* var. *quadrata*, *Synchaeta*). Из морских форм характерна высокая численность медуз (*Aurelia aurita*, *Cyanea capillata*) и личинок донной фауны, в частности *Macoma baltica*, *Balanus improvisus*, *Cardium edule*.

Многолетние исследования зоопланктона Балтийского моря, выполненные Институтом рыбного хозяйства Латвийской ССР (б. Латвийское отделение ВНИРО), показали большую неравномерность количественного распределения зоопланктона во времени и пространстве и позволяли определить некоторые закономерности в этой области. Прежде всего нужно отметить неравномерность количественного распределения зоопланктона в пространстве. В наиболее общем виде это отражается региональным делением Балтики, поскольку каждый из ее крупных районов отличается комплексом условий, прямо или косвенно влияющих на продуцирование фито- и зоопланктона. Условия развития первичной продукции (особенно относительная величина биогенного стока и степень вертикального обмена вод) в самых крупных и обособленных районах моря (центральный бассейн и заливы Рижский, Финский и Ботнический) столь различны, что вполне очевидной представляется и разница в продуктивности зоопланктона в этих районах, а именно повышенная продуктивность заливов по сравнению с центральным бассейном моря. В отношении зоопланктона Ботнического залива к такому выводу пришли Гессле и Валли (Hessle och Vallin, 1934), а повышенную продукцию зоопланктона Рижского залива по сравнению с центральной Балтикой отметила В. М. Боднек (1954).

При сопоставлении круглогодичных количественных показателей зоопланктона в указанных районах (а не по одному сезону) обнаруживается более сложная картина. В Рижском заливе и, судя по данным Гессле и Валли (1934), также в Ботническом заливе летом и в первую половину осени (с июля по сентябрь-октябрь) показатели численности и биомассы зоопланктона выше, чем в собственно Балтике (табл. 2); в остальное же время года зоопланктон Рижского залива (о других заливах сведений нет) беднее планктона центрального бас-

сейна моря. Годовые колебания численности и биомассы зоопланктона в Рижском заливе выражены резче, чем в Балтике. В заливе максимальная биомасса зоопланктона (в сентябре) превышает минимальную (в марте) в 11 раз, а в Балтике (где биомасса в августе больше биомассы в марте) — в 4,5 раза. Средняя годовая величина биомассы зоопланктона всей водной толщи Рижского залива (0—40 м) лишь немного (на 7%) больше биомассы зоопланктона соответствующего слоя (0—50 м) центральной Балтики.

Таблица 2

Средняя многолетняя биомасса зоопланктона в Балтике и Рижском заливе по месяцам, мг м³ в слое 0—40 (50) м

Месяц	Биомасса		Разница между биомассой в Рижском заливе и Балтике
	в Балтике	в Рижском заливе	
Январь	82	32	— 50
Февраль	72	34	— 38
Март	51	31	— 20
Апрель	56	35	— 21
Май	61	115	+ 54
Июнь	199	159	— 40
Июль	214	276	+ 62
Август	230	308	+ 78
Сентябрь	196	337	+ 141
Октябрь	118	148	+ 30
Ноябрь	106	11	— 95
Декабрь	95	45	— 50
М	121,5	135,5	+ 12

В распределении зоопланктона в пределах центрального бассейна моря выделяются две зоны: мелководная (с глубиной менее 70—80 м) и глубоководная (с глубиной более 70—80 м). По амплитуде годовых колебаний и сравнительному уровню биомассы в летнюю и зимнюю половины года мелководная зона относится к глубоководной как Рижский залив в целом к центральной Балтике.

Одной из локальных особенностей количественного распределения зоопланктона является повышенная продукция в районе Гданьской бухты, южной части Готландской котловины, Штолпенском жолобе и в районе

Ирбена. Как правило, беднее всего планктон в Восточно-Готландском районе. В Рижском заливе повышенная биомасса и численность планктона с мая по октябрь наблюдаются у южного и юго-восточного берегов (район выноса основной массы речного стока) и в северо-западном районе (на запад от линии мыс Колка — о-в Рухну — пролив Моонзунд).

Общая гидрологическая структура и связанная с ней структура распределения планктона нашли отражение и в биологическом размежевании двух главных планктонных рыб данного водоема — салаки и кильки. Килька по жизненному циклу и экологии лучше адаптирована к использованию высокопродуктивного, но мелкого зоопланктона верхнего слоя воды, а взрослая салака — к использованию крупных планктонных ракообразных, а также мизид и частично амфипод придонного слоя водной толщи.

Формирование промысловых концентраций салаки и кильки, в основном, определяется закономерностями распределения зоопланктона, а также структурой и динамикой водных масс. Последний фактор особенно большое значение имеет в распределении кильки, которая откармливается в верхнем, самом подвижном слое воды. Повышенная динамика вод способствует продуктивности планктона, что находит отражение в закономерностях распределения кильки.

В ареале балтийской кильки выделяются районы более плотных концентраций, расположенные около значительных выступов береговой

линии, т. е. в зонах повышенной динамики водных масс: это районы мыса Хяа, мыса Колка, полуострова Ханко, район сильно нарезанной береговой линии северо-западной Эстонии и в Скандинавских проливах район мыса Скаген. В этих районах издавна ведется интенсивный промысел кильки. Во всех соответствующих районах, о которых есть данные о количестве планктона, продукция последнего выше, чем в прилегающих районах моря. Особенно продуктивен планктон в северо-западной части Рижского залива, в прилегающем к мысу Колка районе.

В верхней, прогретой водной массе в летнее время обитает также молодь салаки (в возрасте одного-полутора лет), но, в отличие от кильки, она распространяется значительно дальше во внутреннюю, более опресненную часть водоема, образуя особенно крупные скопления в Рижском, Финском и Ботническом заливах. Как показали многолетние исследования Л. А. Равняк и Л. Н. Лисивненко, огромные концентрации сеголетков салаки наблюдаются у восточного и северного берегов Рижского залива.

Взрослая салака, питаясь главным образом в придонных слоях воды крупным зоопланктоном, мизидами и амфиподами, образует наибольшие концентрации летом и осенью в заливах Рижском, Финском и Ботническом глубже 25—30 м, а в центральной Балтике на глубине от 40—50 до 90—100 м. Эта зона придонных концентраций салаки в восточной Балтике, на которой базируется траловый промысел, почти полностью совпадает с зоной придонных скоплений псевдокалянуса, а в заливах Рижском и Финском — с зоной придонных скоплений лимнокалянуса.

Обеспеченность салаки и кильки пищей определяется не только общей величиной продукции кормовых организмов, но также особенностями распределения и условиями использования этих организмов в зонах их наибольшей плотности.

Продуктивность планктона в Балтийском море высокая. Косвенно об этом свидетельствует резко выраженное преобладание планктоядных рыб в общей рыбной продуктивности данного водоема. Однако, если бы зоопланктон распределялся по всей водной массе равномерно, то планктоядные рыбы в этом водоеме едва ли могли бы существовать. Даже в Рижском заливе, в относительно мелководном районе моря (средняя глубина 20 м), при равномерном распределении зоопланктона в период осеннего перемешивания питание салаки планктоном резко ослабевает и в ноябре — декабре она переходит на потребление более крупных организмов нектопланктона (мизиды) и бентоса (амфиподы).

В Балтийском море самые крупные концентрации зоопланктона в дневное время образуются в придонном слое на глубине не выше 5—10 м от грунта, а также в слое температурного скачка и нередко у поверхности воды. Зона дневных придонных концентраций планктона особенно четко выражена на глубинах от 50 до 100 м. Здесь, на расстоянии не более 5—10 м от грунта, биомасса псевдокалянуса иногда достигает 500—700 мг/м³, или 30—40% всей популяции этого вида.

Примером четкой вертикальной стратификации зоопланктона может служить станция, сделанная в Борнхольмской котловине 26 июля 1959 г.: на этой станции в горизонте от 20 до 30 м было сосредоточено 62 % биомассы всего тепловодного планктона, а на глубине от 70 до 80 м — 38 % биомассы холодноводного планктона (псевдокалянуса).

Еще более резко микрозональная стратификация зоопланктона бывает выражена в Рижском заливе. Так, например, на станции от 14 ав-

густа 1957 г. 34% биомассы всего тепловодного планктона было сосредоточено в пятиметровой зоне верхнего слоя воды (на глубине от 5 до 10 м), а 97% всей популяции лимнокалянуса — в придонной пятиметровой зоне нижнего слоя воды.

Примеры микрозональной стратификации лимнокалянуса представлены в табл. 3. В пределах 2—4 м по вертикали плотность популяции лимнокалянуса меняется в четыре — шесть раз.

Распределение салаки и кильки в водной толще во время нагула сильно зависит от стратификации планктона. Наибольшие дневные скопления этих рыб наблюдаются, как правило, в микрозонах повышенной концентрации планктона. Килька чаще всего концентрируется днем в слое температурного скачка или несколько над ним, т. е. в микрозоне концентрации тепловодного планктона, а салака около дна, в зоне наибольшей концентрации холодноводного планктона и мизид.

По нашему расчету, средняя годовая величина продукции лимнокалянуса во всей водной толще Рижского залива составляет 297 мг/м³, или 11,9 г/м². Принимая во внимание, что основная часть (не менее 70—80%) лимнокалянуса используется салакой, можно признать, что в летне-осенний период салака ежемесячно потребляет около 60 мг/м³ лимнокалянуса из всей водной толщи. Фактически это количество лимнокалянуса распределено в пределах водной толщи не равномерно, а сконцентрировано днем в придонном пятиметровом слое воды. В этом слое количество изымаемой салакой продукции лимнокалянуса составляет уже около 500 мг/м³ воды ежемесячно, т. е. около 17 мг, или 50 рачков из 1 м³ воды ежедневно. Столько рачков салака изымает из популяции лимнокалянуса, где его фактическая плотность с июня по август — сентябрь обычно превышает 1000 экз/м³.

В ноябре, в связи с гомотермией, лимнокалянус распределяется в водной толще равномернее и, так как общая численность его к этому времени уже значительно сокращается, плотность его даже в придонном слое редко превышает 50—70 особей на 1 м³. При такой плотности лимнокалянуса салака почти перестает им питаться и с этого времени переходит на питание мизидами и амфиподами.

На формирование промысловых концентраций рыбы даже в период самого активного питания сильно влияют условия использования рыбной кормовой организмов. Так, например, в Рижском заливе максимальные концентрации лимнокалянуса всегда образуются в центральной части котловины на глубине более 40 м. Но в холодноводные годы (например в 1958 г.) с июня по сентябрь салака не может использовать здесь этих рачков вследствие очень низкой температуры воды (у дна меньше 2°). Салака потребляет лимнокалянуса постепенно — с периферии холодноводной массы к ее центру — по мере прогрева воды

Таблица 3

Вертикальное распределение лимнокалянуса в центральном районе Рижского залива 9 августа 1957 г. в 12 час.—12 час. 30 мин.

Горизонт до: а, м	Численность		Биомасса	
	экз/м ³	%	мг/м ³	%
0—10	0	0	0	0
10—20	0	0	0	0
20—26	0	0	0	0
26—28	0	0	0	0
28—30	75	1,2	52	1,2
30—32	480	8,0	336	8,0
32—34	530	8,8	371	8,8
34—36	1960	32,5	1402	32,5
36—38	1505	25,0	1053	25,0
38—40	1490	24,5	1036	24,5
41	Дно			

в течение летнего сезона. Поэтому в такие годы придонные концентрации салаки закономерно перемещаются от периферии (преимущественно с северо-запада и с запада) в мае — июне к центру южной половины котловины в сентябре — октябре.

Годовые колебания продукции разных экологических комплексов планктона различны, так как связаны с действием специфических для каждого комплекса факторов. Так, динамика продуктивности тепловодного зоопланктона (верхней зоны) обнаруживает положительную корреляцию с колебаниями величины речного стока и гидроклиматически сопряженными с ними колебаниями интенсивности ветрового перемешивания водных масс.

Это отражается и на колебаниях продуктивности (численности) основного потребителя зоопланктона данного слоя — кильки. В многоводные годы (1899—1906, 1923—1936 и 1953—1958) численность балтийской кильки растет, а в маловодные (1909—1921, 1937—1952) падает (табл. 4).

Таблица 4

Многолетние колебания водности рек Восточной Балтики и уловов балтийской кильки и смета прибалтийских озер

Реки		Показатель водности, %	Промыслов-биологический период, годы	Состояние уловов	
тип	годы			кильки	сметы
Многоводный	1851—1857	113	1853—1859	Средний лет	Увеличение
Маловодный	1858—1863	85	1860—1865	То же	Уменьшение
Многоводный	1874—1881	105	1866—1883	" "	Увеличение
Маловодный	1882—1888	90	1884—1900	Уменьшение	Уменьшение
Многоводный	1899—1906	121	1901—1908	Увеличение	Увеличение
Маловодный	1907—1922	93	1909—1924	Уменьшение	Уменьшение
Многоводный	1923—1936	111	1925—1936	Увеличение	Увеличение
Маловодный	1937—1952	83	1937—1953	Уменьшение	Уменьшение
Многоводный	1953—1958	110	1955—1960	Увеличение	Увеличение

Положительная корреляция интенсивности развития планктона со стоком отмечена П. И. Усачевым (1948) в отношении фитопланктона Каспия и А. П. Кусморской (1958) в отношении зоопланктона Черного моря.

Важнейшим фактором годовых и многолетних колебаний численности холодноводного аркто-балтийского комплекса зоопланктона, а также холодноводных мизид и амфипод является температурный режим в зимнюю половину года. В холодноводные (по зимнему сезону) годы численность этого комплекса видов повышается, а в тепловодные падает. В полном соответствии с этим весеннерестующая салака как главный потребитель ракообразных холодноводного комплекса в холодноводные годы дает повышение численности, а в тепловодные — понижение. Численность осеннерестующей балтийской сельди колеблется в противоположной фазе; эта группа сельдей менее адаптирована к суровым зимним условиям (в основном, по-видимому, из-за связи с осенним размножением), вследствие чего она больше распространена в южной и западной Балтике, а соответствующие ей группы сельдей в Атлантике — в более теплых водах Северного моря.

Закономерности колебаний численности планктонных рыб Балтийского моря в связи с динамикой продуктивности планктона и других факторов подробнее изложены нами ранее (Николаев, 1957, 1958, а, б). С того времени не получено никаких фактических данных, которые

хоть сколько-нибудь противоречия бы основным высказанным нами положениям. Наоборот, собрав ряд сведений, подтверждающих указанные закономерности. Можно сослаться, например, на сравнительные данные о численности (по уловам) салаки за 12 многолетних периодов, охватывающих в общей сложности свыше ста лет. Сопоставление этих данных с соответствующим периодом ледовитости Балтики не дает ни одного случая (периода), противоречащего рассматриваемой закономерности: в холодноводные периоды численность весенней салаки всегда повышалась, а в тепловодные понижалась (табл. 5).

Таблица 5

Температурные условия Балтики в зимний период (по показателю ледовитости * моря) и уловы весенней салаки с 1776 по 1957 г.

Режим		Средняя площадь максимального замерзания моря, тыс. км ²	Промысловый биологический период, годы	Состояние уловов	Годы вылавливания уловов
тип	годы				
Холодноводный	1766—1772	271	1770—1776	Увеличение	1773 **
Тепловодный	1773—1779	205	1777—1783	Сведений нет	—
Холодноводный	1780—1789	330	1784—1793	» »	—
Тепловодный	1790—1798	154	1794—1802	» »	—
Холодноводный	1799—1816	296	1803—1820	Увеличение	1808—1815 **
Тепловодный	1817—1827	174	1821—1831	Уменьшение	1816—1835 **
Холодноводный	1828—1841	283	1832—1845	Увеличение	1838—1845 **
Умеренный	1842—1849	215	1846—1853	Уменьшение	1846—1851 **
Холодноводный	1850—1857	258	1854—1861	Сведений нет	—
Тепловодный	1858—1864	167	1862—1868	То же	—
Холодноводный	1865—1877	270	1869—1881	» »	—
Тепловодный	1878—1887	174	1882—1891	Уменьшение	1886 ***
Холодноводный	1888—1902	234	1892—1906	Сведений нет	—
Тепловодный	1903—1913	140	1907—1919	Уменьшение	1908—1909 ****
Холодноводный	1916—1929	237	1920—1933	Увеличение	—
Тепловодный	1930—1939	177	1934—1943	Уменьшение	—
Холодноводный	1940—1948	263	1944—1952	Увеличение до 1950—1951 гг.	—
Тепловодный	1949—1953	Около 170	1953—1958	Уменьшение	—

* По данным Галосу (1953).

** По К. М. Бару (1869); сведения относятся к западному побережью современной Эстонии.

*** По Шнейдеру (1909); сведения относятся к Гданьской бухте.

**** По Шнейдеру (1910); сведения относятся к Гданьской бухте.

На основании всего сказанного мы приходим к выводу, что планктон является одним из важнейших факторов распределения и продуктивности планктонных рыб Балтийского моря, причем разные комплексы планктона по-разному влияют на распределение и динамику численности двух основных планктонных рыб этого водоема — салаки и кильки.

В заключение остановимся на одном общем положении, вытекающем из рассмотренных закономерностей.

Колебания численности салаки и кильки (как и других промысловых рыб Балтики) имеют нерегулярный характер. Частота повторяемости этих колебаний позволяет утверждать, что они связаны не с аномальными (крайне редкими, стихийными) явлениями в условиях существования вида, а с отклонениями, не выходящими за норму изменчивости условий, в которых вид существует. Колебания числен-

ности кильки и салаки связаны с нерегулярными, не выходящими за норму изменениями общего режима современной Балтики.

В благоприятных условиях численность каждого вида увеличивается и его ареал расширяется. Поэтому временные отклонения численности можно в общей форме рассматривать как результат нерегулярно повторяющихся условий, не благоприятствующих жизнедеятельности, в том числе воспроизводству вида, в связи с чем его численность временно снижается и вновь повышается, как только условия среды изменяются в лучшую сторону. Из этого следует, что нерегулярные колебания численности объясняются неполнотой адаптации вида к условиям существования.

На ограничения приспособленности видов указывал еще Дарвин. Позднейшими исследователями указаны разные формы ограничения адаптаций. Одной из них является приуроченность всякой адаптации только к данным условиям среды. На ограничения адаптации в этом смысле указывают В. В. Васнецов, Г. В. Никольский и многие другие ученые. В одной из ранних работ В. В. Васнецов (1948) указывает и на другую форму ограничений адаптации, связанную с экологическими корреляциями: «жизнь вида включает в себе существенные противоречия и никак не может считаться равновесной. К тому же всякая адаптация относительна. Она ограничивает возможности вида, проявляясь как адаптация только в определенных условиях... Сверх того, в силу экологических корреляций всякая адаптация ограничена». Последний тезис — об ограниченности адаптации в силу экологических (и, можно добавить функциональных и структурных) корреляций вида не получил у В. В. Васнецова дальнейшего развития. В более поздних работах он развивал концепцию всеобъемлющей адаптации, призванной объяснить все проявления жизнедеятельности вида как процессы адаптивные. Между тем несомненно, что такие общие биологические явления, как нерегулярные изменения численности и распределения популяций, являются следствием неполноты адаптаций вида к окружающим условиям. Всеобъемлющую законченную адаптацию вида очень трудно представить как реальный факт.

В проблеме адаптации нужно различать два аспекта: адаптацию как процесс и адаптацию как состояние, иначе говоря, как приспособление и приспособленность. Приспособление как процесс имеет, конечно, универсальное значение в органическом мире в качестве важнейшего фактора эволюции. Приспособленность же как состояние (как пригнанность вида к окружающим его условиям) никогда не достигает завершенности; у каждого вида всегда имеется неполнота приспособленности к окружающим условиям, и эта неполнота служит причиной многих непериодических явлений, в том числе нерегулярных колебаний численности. Весьма характерно, что нерегулярные колебания численности, в частности у салаки, кильки и других массовых рыб Балтики, связаны с биологическими признаками, специфичными для данного вида. Биологические свойства более древнего происхождения и являющиеся общими для рода, семейства и более крупных таксономических категорий, бесспорно более адаптированы к общим для данных биологических категорий условиям среды; изменчивость этих свойств имеет более ритмичный, более упорядоченный характер, например: жизненный цикл в целом, ритмы питания и размножения, ритмы вертикальных и сезонных миграций и т. д.

Нет никаких оснований преувеличивать совершенство организации

живых организмов и адаптивные способности видов. Общеизвестно, что еще Гельмгольц, подробно исследовав устройство столь совершенного, казалось, органа, как глаз человека, указал на недостатки этого органа с точки зрения физики (вспомним, что это было более ста лет назад). Преувеличение адаптивных способностей видов, по нашему мнению, не способствует познанию закономерностей биологии последних, особенно явлений нерегулярных изменений их численности и распределения.

ЛИТЕРАТУРА

- Боднек В. М. 1954. Зоопланктон средней и южной части Балтийского моря.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. 26.
- Бэр К. М. 1860. Рыболовство в Чудском и Псковском озерах и в Балтийском море (по исследованию о состоянии рыболовства в России). I.
- Васнецов В. В. 1948. Целостность экологии вида у рыб (экологические корреляции).— Усп. совр. биол., т. 18, вып. 3.
- Кусморская А. П. 1958. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 6.
- Николаев И. И. 1957. О колебаниях биологической продуктивности Балтийского моря.— Труды Латв. отдел. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), вып. 2.
- Николаев И. И. 1958, а. О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями продуктивности планктона.— Труды Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. 42.
- Николаев И. И. 1958, б. Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки и атлантическо-скандинавской сельди.— Там же
- Усачев П. И. 1948. Количественные колебания фитопланктона в Северном Каспии.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 2.
- Hessle C. och Vallin S. 1934. Undersökningar över plancton och des växlingar i Ostern under åren 1925—27.— Svenska Hydrograf/Biolog. Kommit., Skrift. N. S. Bd. 1, Stockholm.
- Palosou E. 1953. A Treatise on severe Ice conditions in the Central Baltic.— Merentutkimuslaitoksen Julk. Havsf. Skrift. N. 156.
- Schneider G. 1909. Ueber den Verlauf der Strömungsfischerei 1908 in der Pernauer Bucht.— Jahrb. Fischzucht. u. Fischfang in Est—Liv. u. Kurland, Bd. II.
- Schneider G. 1910. Ueber die Lage der Ostseefischerei.— Ibid., Bd. III.

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ДИНАМИКИ СТАД ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Л. К. Нальки и А. Г. Поддубная

(Институт Биологии водохранилищ Академии наук СССР)

Рыбинское водохранилище существует уже 19 лет. Формирование ихтиофауны в нем можно считать окончанным. Основными промысловыми объектами здесь являются лещ, судак, щука, елец, чехонь, налим. Лещ составляет 35 и судак 17% общего годового улова.

Условия обитания ценных рыб в водохранилище не вполне благоприятны. Кормовые ресурсы для рыб здесь ограничены. По данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955) и Т. Л. Поддубной (1958), видовой состав и количество бентоса в открытой части водоема очень бедны. Значительная часть поймы почти полностью лишена кормовых организмов. Несколько богаче фауна донных беспозвоночных в предустьевых участках впадающих в водохранилище рек, но площади этих участков по сравнению со всем водохранилищем очень малы. Основными районами нагула бентофагов служат прибрежная осушенная зона и затопленные русла рек.

Во время вылета мотыля положение с кормами еще больше обостряется и в первую половину лета (май, июнь, июль), по данным Т. С. Житеневой (1958), основную пищу леща составляют детрит и частично олигохеты и моллюски. Пищевая ценность детрита очень низка и еще не ясно, заглатывает ли его лещ специально или попутно с олигохетами. Во всяком случае наличие больших количеств детрита в кишечниках леща уже говорит о плохой обеспеченности его пищей.

Не вполне обеспечена, по-видимому, кормом и молодь рыб. По данным Романовой (1958), максимум потребления зоопланктона молодь судака совпадает с депрессией зоопланктона (июль—август), когда биомасса его в среднем по водохранилищу составляет 0,14—0,40 г/м³. В этот период молодь не только судака, но и других видов, а также взрослые планктофаги должны испытывать недостаток пищи.

Бедность бентоса и планктона, по данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1958), объясняется неблагоприятными условиями существования и питания беспозвоночных.

Из-за недостаточной обеспеченности пищей большинство рыб растет медленно. Лещ здесь растет гораздо хуже, чем в более кормных

Угличском и Ивановском водохранилищах (Остроумов, 1955, 1959). Вместе с тем, как показали исследования, темп роста леща и других бентоядных рыб не изменяется при изменении численности их стад после появления новых поколений. Рост остается по-прежнему низким, т. е. обеспеченность пищей этих рыб остается прежней. Следовательно, даже скудные кормовые ресурсы водоема рыбами недоиспользуются. Причина этого, на наш взгляд, заключается в специфике расселения донной фауны, не образующей крупных скоплений даже в местах с наиболее продуктивными илами. Это должно ограничивать выедание бентоса рыбами.

Кормовая база хищников зависит от урожайности основного пищевого объекта — снетка. В бесснетковые годы темп роста хищников при резком увеличении их численности снижается. Так, резкое увеличение численности судака в 1946 г. в результате появления исключительно урожайного поколения сразу отразилось на темпе роста этого и последующих поколений (Барсуков, 1959).

До сих пор исследователи рассматривали Рыбинское водохранилище как водоем в целом, что стусшевывало влияние промысла на численность рыб. В результате мечения рыб за последние 5 лет и изучения распределения их паразитов оказалось, что популяция леща и, видимо, других рыб в водохранилище не представляет единого целого (Поддубный, 1960).

В разных участках водохранилища есть локальные стада, не смешивающиеся между собой. У каждого стада — свои определенные места нереста, нагула, зимовки и известная численность.

Это необходимо учитывать при организации и распределении промысла на водоеме.

В связи с сильной засоренностью Рыбинского водохранилища здесь наиболее удобен сетной лов. Неводных тоней и траловых участков мало. К тому же значительный прилов молодежи ценных видов в неводах делает увеличение числа этих орудий нежелательным. Промысловый лов на водохранилище с каждым годом интенсифицируется. Естественно, лов ведется там, где легче всего взять рыбу: на перестылищах, путях подхода к ним и на местах зимовки. Промысел интересуется лишь скоплениями рыбы, а особенности облавливаемого стада не учитывает. Количество сетей, используемых для облова отдельных локальных стад, различно и не соответствует численности этих стад. В результате численность некоторых из них значительно снизилась, другие же, напротив, недоиспользуются промыслом.

В водохранилище пока обнаружено четыре стада леща, приуроченные к Волжскому, Моложскому, Шекснинскому плесам и юго-восточному сектору Центрального плеса. Интенсивнее всего эксплуатируется волжское стадо, затем шекснинское и моложское. Ежегодное возрастание общего улова достигается увеличением числа сетей, тогда как улов на одну сеть с каждым годом падает (табл. 1).

Состояние запасов леща в Волжском и Шекснинском плесах очень напряжено. В наших опытных уловах, охватывающих все возрастные группы леща, за последние три года в этих районах наблюдается снижение среднего размера и возраста рыб. Резко снизился процент производителей в стаде (табл. 2), а вслед за этим более чем в пять раз уменьшилось количество молоди в поколениях 1957—1958 гг.

Вылов старших возрастов при продолжающемся увеличении добычи ценных рыб приводит к массовому изъятию неполовозрелых особей и подрыву запасов (табл. 3).

Таблица 1

Использование промыслом локальных стад леща в Рыбинском водохранилище

Год	Улов, ц	Рыбопро- дуктив- ность, кг/га	Количество сетей на 1 км²	Улов на сеть, ц	Улов, ц	Рыбопро- дуктив- ность, кг/га	Количество сетей на 1 км²	Улов на сеть, ц
Волжский плес (370 км²)					Щекснинский плес (605 км²)			
1952	4652	12,5	4,9	2,5	1865	3,1	0,7	4,5
1953	5032	13,5	5,0	2,7	2062	4,4	1,3	3,3
1954	4206	11,4	6,5	1,7	3246	5,3	3,4	1,6
1955	4000	10,8	7,4	1,5	3736	6,2	4,0	1,5
1956	2908	8,1	6,8	1,2	4750	7,8	5,2	1,5
1957	2896	8,1	7,1	1,1	2945	4,9	—	—
1958	3052	8,2	6,7	1,2	3702	6,2	5,5	1,1
1959	2694	7,3	8,1	0,9	3044	5,1	5,5	0,9
Моложский плес (915 км²)					Юго-восточный сектор Центрального плеса (1050 км²)			
1952	1634	1,8	0,8	2,3	256	0,2	0,6	0,4
1953	2443	2,7	1,1	2,3	1406	1,3	1,3	1,1
1954	3450	3,8	2,0	1,9	1866	1,8	1,8	1,0
1955	4512	4,9	2,2	2,3	2302	2,2	2,5	0,9
1956	6169	6,7	2,8	2,4	1928	1,8	3,0	0,6
1957	5047	6,5	4,3	1,5	2435	2,3	2,5	0,9
1958	7092	7,8	4,8	1,6	3280	3,1	8,0	1,1
1959	6399	7,0	5,4	1,3	4419	3,9	3,7	1,1

Таблица 2

Состав траловых (опытных) уловов леща

Год	Показатель	Стада			
		волжское	моложское	северозем- лянское	южнопомо- рское
1956	Количество производителей, %	65,6	42,6	53,6	—
	Средний размер рыб в улове	280	245	300	—
	Средний возраст леща	9	7	9	—
1957	Количество производителей, %	12,2	41,4	36,3	89,2 ✓
	Средний размер рыб в улове	243	299	283	349
	Средний возраст леща	5	7	7	11
1958	Количество производителей, %	10,8	30,3	24,0	84,2 ✓
	Средний размер рыб в улове	202	221	260	312
	Средний возраст леща	5	6	7	10
1959	Количество производителей, %	20,0	31,4	29,0	76,6 ✓
	Средний размер рыб в улове	205	226	260	345
	Средний возраст леща, . . .	7	5	7	10

В лучшем положении находится лещ, обитающий в юго-восточном секторе Центрального плеса, где лов стал развиваться только в последние годы и еще не успел резко повлиять на численность стада. Состояние запасов в 1959 г. еще более ухудшилось в связи с почти полным выловом из стада исключительно урожайного поко-

ления 1946 г., которое несколько лет составляло основу промысла. Ряд следующих поколений был средним и малоурожайным (см. рис.).

С 1959 г. в промысел вступило урожайное поколение 1953 г., поэтому уловы несколько повысятся, но рыбы этих возрастов (5—6 лет) уже вылавливались незрелыми и долго не просуществуют (массовое созревание леща Рыбинского водохранилища наступает в возрасте 10—11 лет; Остроумов, 1955).

У рыб с более коротким жизненным циклом промысел вызывает еще более резкие колебания численности. Так, среди синца в Моложском плесе, где его добыча особенно развита, за последние годы производители в опытных уловах совсем не встречались. Зато вступление урожайного поколения сказывается быстро: в Волжском плесе благодаря вступлению в промысел поколения 1953 г. количество производителей синца в 1958 г. увеличилось до 30% (табл. 4).

Обследование естественных нерестилищ в Рыбинском водохранилище показало, что при достаточном количестве производителей они могут обеспечить нормальное воспроизводство стад промысловых рыб. Площади нерестилищ зависят от высоты уровня, но даже в маловодные годы они значительны (Захарова, 1958). Однако условия нереста и жизни молоди в разные годы различны, вследствие чего различна и относительная численность поколений.

Таблица 3

Прилов молодого леща в промысловые сети

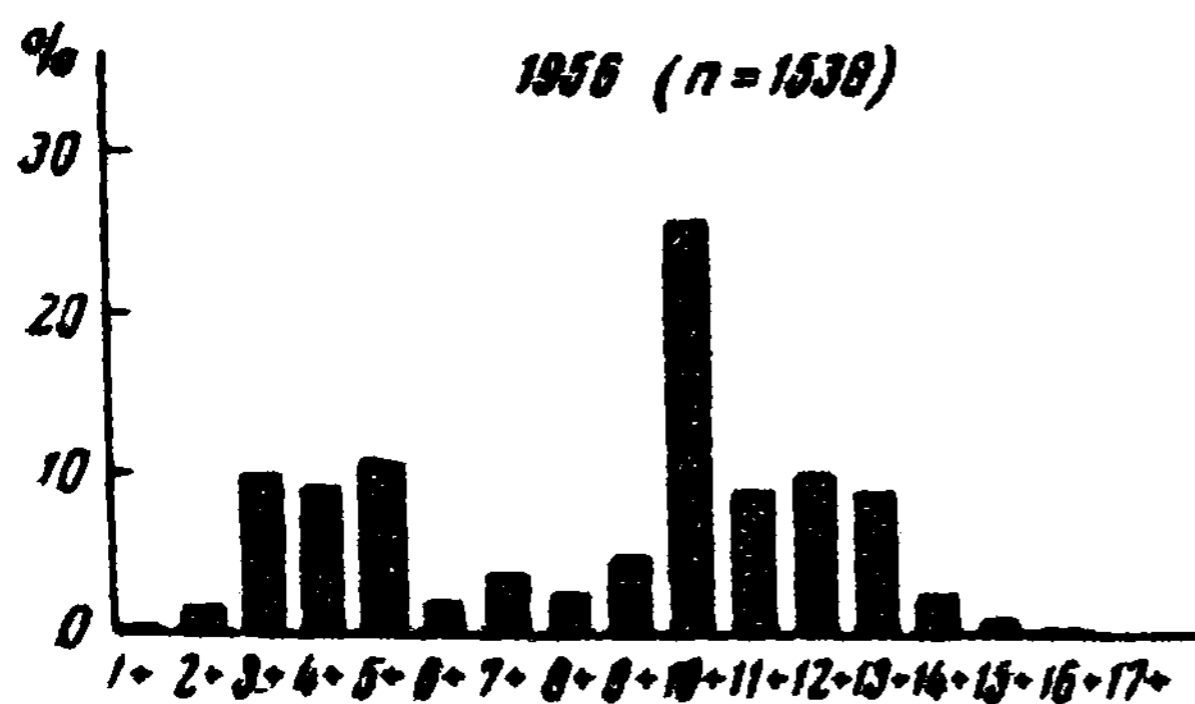
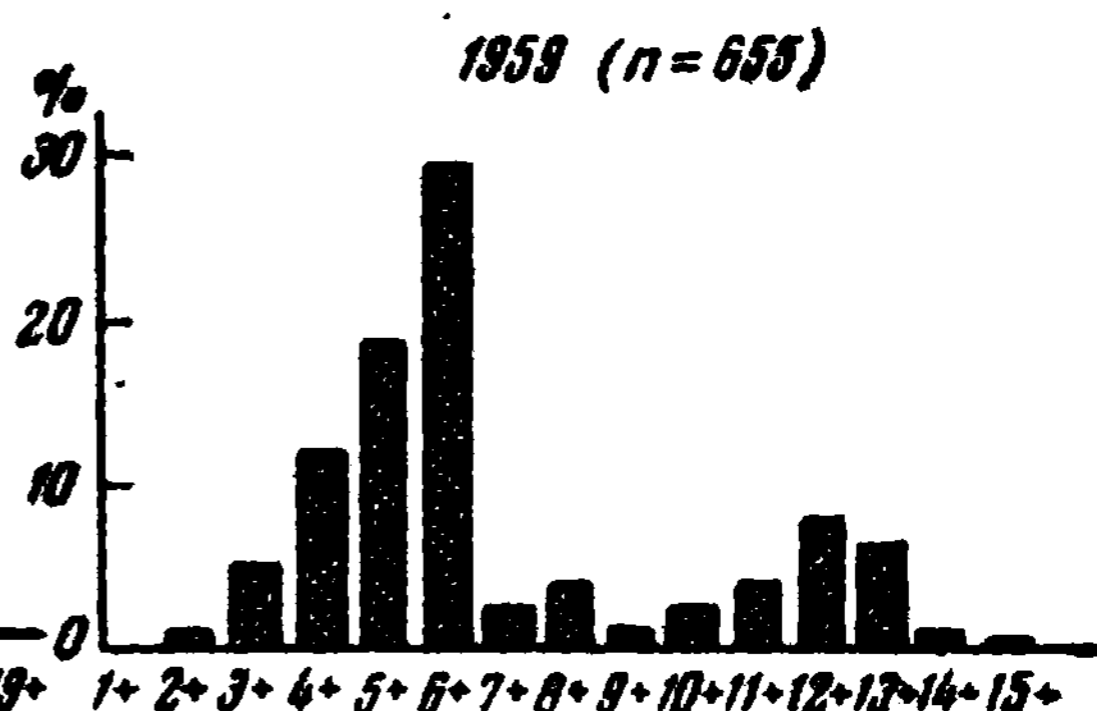
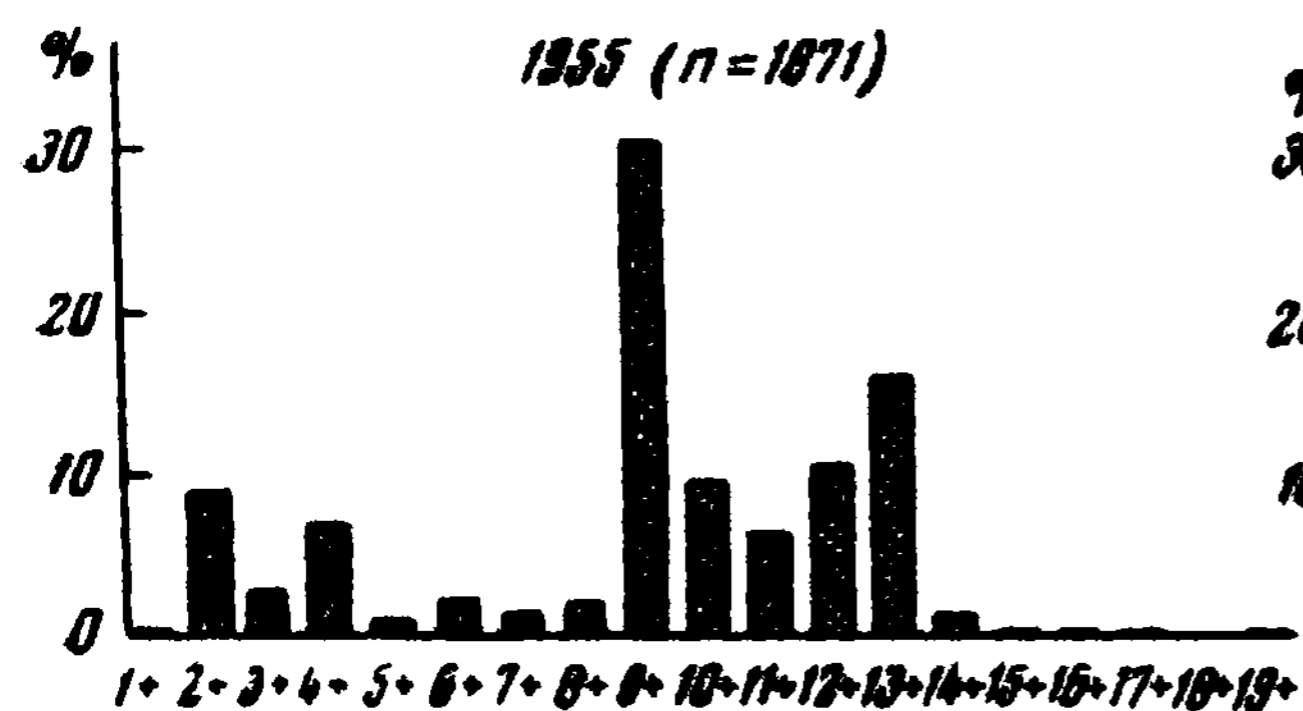
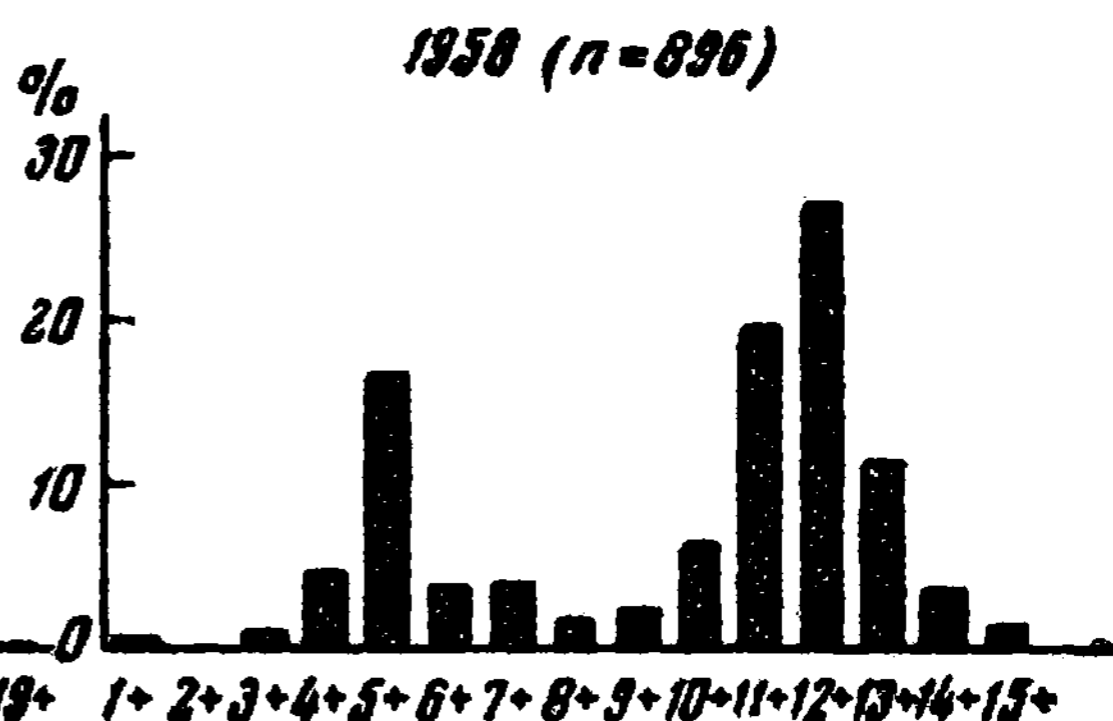
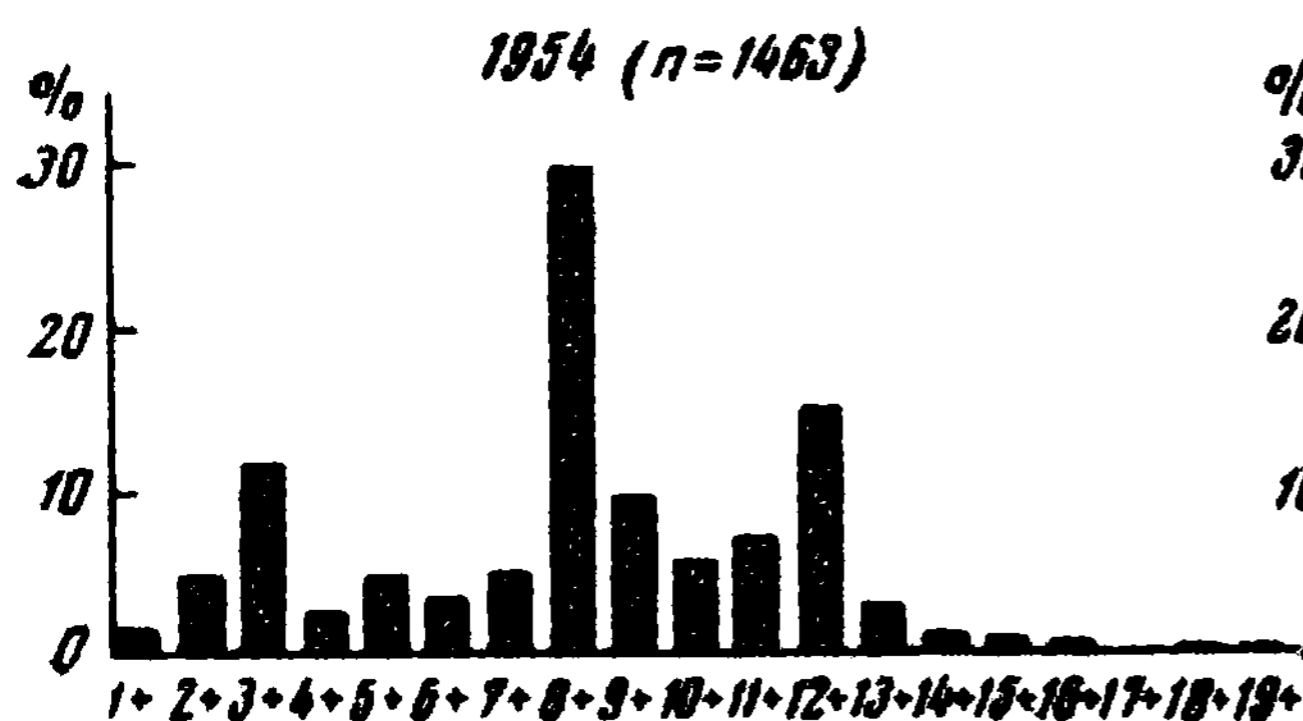
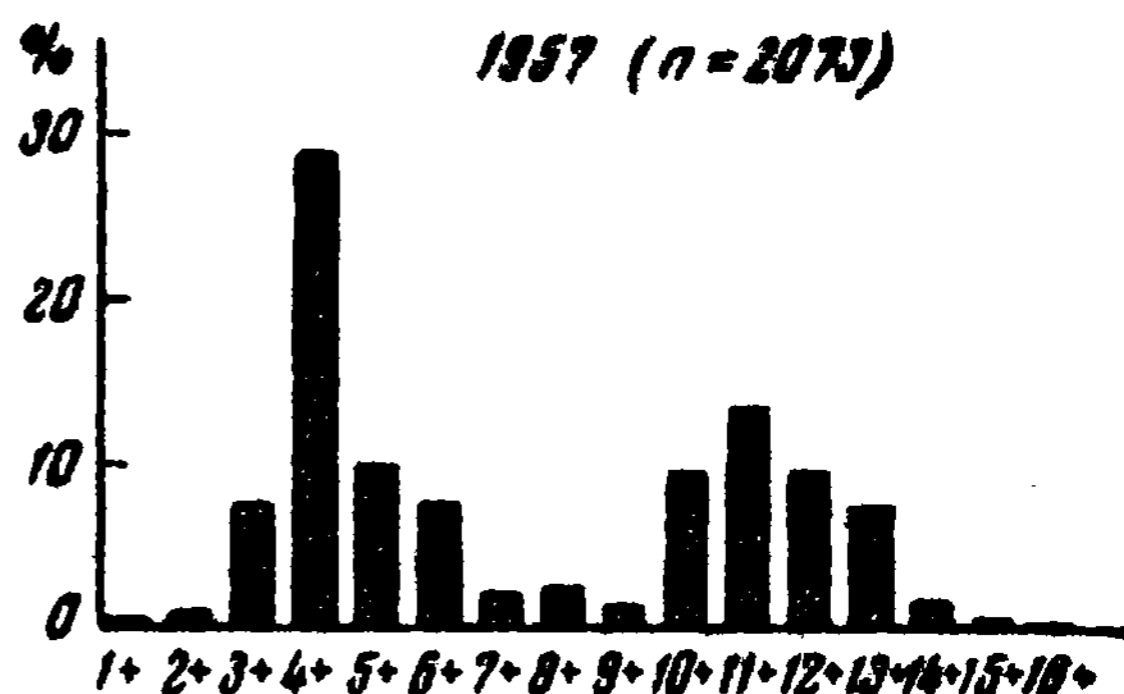
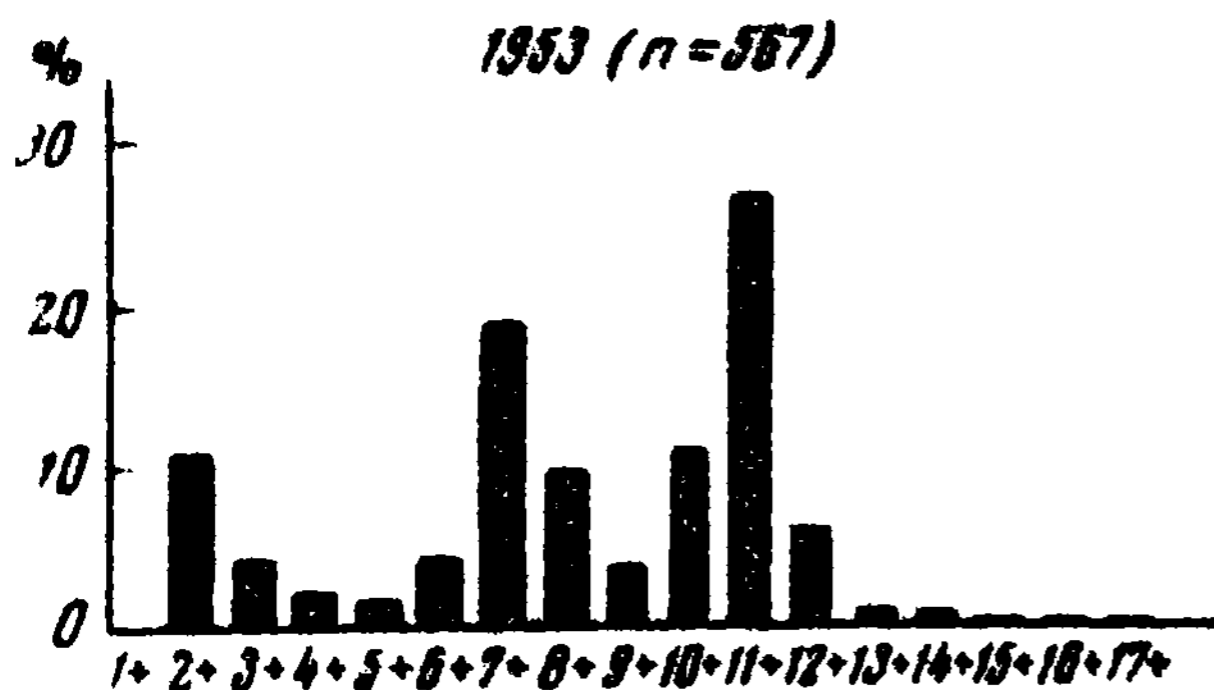
(в районе Брейтова)

Год	Взято рыб на анализ, шт.	На них незрелых	
		шт.	%
1954	290	56	19,2
1955	236	75	31,6
1956	221	75	33,8
1957	314	33	10,6
1958	627	268	42,7
1959	831	454	54,5

Таблица 4

Состав траловых уловов синца

Год	Показатель	Район ловы			
		Волжский	Моложский	Северо-инерманский	Южно-инерманский
1953	Количество производителей, %	31	14	48	25
	Средний размер рыб в улове	230	235	245	246
	Средний возраст синца	4	3	4	4
1954	Количество производителей, %	13	15	30	10
	Средний размер рыб в улове	170	208	204	154
	Средний возраст синца	3	3	4	2
1955	Количество производителей, %	12	0	5	—
	Средний размер рыб в улове	188	159	178	—
	Средний возраст синца	2	2	2	—
1956	Количество производителей, %	—	0	19	—
	Средний размер рыб в улове	—	174	182	—
	Средний возраст синца	—	3	4	—
1957	Количество производителей, %	4	—	11	—
	Средний размер рыб в улове	139	—	196	—
	Средний возраст синца	2	—	3	—
1958	Количество производителей, %	30	0	7	—
	Средний размер рыб в улове	221	145	189	—
	Средний возраст синца	2	2	—	—



Возрастной состав леща из гравювых уловов

На развивающуюся икру и молодь действует комплекс факторов, из которых многие еще не ясны, но определяющим все же является высота уровня. Не на все виды одни и те же факторы влияют одинаково. Например, для леща, синца, судака и других рыб имеет значение высота весеннего уровня водохранилища. Как правило, все уро-

жайные поколения у этих видов появляются в многоводные годы. Это понятно: при заливании обсохших в предыдущем году участков всегда оказывается много нерестового субстрата, в прибрежье богато развивается планктон. Для успешного нереста щуки важное значение имеют залитые мелководья, но решающим образом на ее численность влияет осенняя сработка уровня. Молодь щуки не реагирует на медленную сработку воды и в массе обсыхает в остаточных водоемах. Это может быть одной из основных причин снижения численности щуки в водохранилищах. В подтверждение этого сошлемся на пример 1952 г., когда весной и летом стоял очень низкий уровень, а осенью его сильно подняли. Этот год был неурожайным у большинства видов, а у щуки поколение 1952 г. выделяется высокой численностью. Отсюда возникает вопрос о возможности некоторого увеличения численности поколений ценных рыб путем регулирования уровня.

Если уровень высокий, но из года в год одинаковый, и вода остается на нерестилищах все лето, условия размножения ухудшаются. Для создания оптимальных условий нужно в середине лета, когда молодь подрастает, резко сбрасывать воду на 1 м, чтобы частично обнажить мелководья и дать им возможность зарости. При сравнительно пологих берегах Рыбинского водохранилища благодаря этому получатся значительные площади. Осенью перед ледоставом необходима повторная быстрая сработка уровня еще на 1 м, чтобы молодь щуки и других рыб ушла с побережья. В зимнее время сработка должна быть минимальной.

Выращивать молодь на Рыбинском водохранилище искусственным путем нецелесообразно. Естественные нерестилища при условии их охраны и мелиорации обеспечат необходимое пополнение стада. Малоурожайные годы сменяются несколькими годами со средней и высокой численностью поколений и при продолжительном жизненном цикле основных промысловых рыб (леща, судака и др.) на их уловах сильно не отражаются.

Ввиду малокормности водоема вселять новые виды рыб также не имеет смысла. Если вселенный вид достигнет большой численности, это ухудшит условия существования имеющихся в водоеме ценных видов. В то же время новые виды в малокормном водоеме будут также испытывать недостаток пищи. Попытки акклиматизации новых видов рыб в Рыбинском водохранилище успеха не имели. Большие надежды возлагались на сазана, так как он добывает пищу активнее, чем лещ, и потребляет высшую растительность. Всего в водохранилище было выпущено 6220 производителей сазана и 182,5 тыс. молоди, но выяснилось, что сазан в водохранилище не размножается. Видимо, летние температуры для него здесь слишком низки. Неоднократно завозили икру и личинок сиговых. Пойманные в декабре 1959 г. — феврале 1960 г. производители чудского сига оказались с невыметанными половыми продуктами в результате отсутствия подходящих мест нереста (Подлубный и Сахарова, 1960). Кроме этих рыб, в водохранилище в 1954 г. была выпущена кубенская нельма, до сих пор не встреченная в уловах.

Сохранение и увеличение запасов ценных видов рыб, помимо указанного регулирования уровня воды, должны осуществляться путем рационализации промысла. Лов в водохранилище ведется круглый год, причем не менее $\frac{1}{3}$ улова добывается в период нереста. Чем лучше нерестилище, тем большее количество рыбаков оно привлекает. Начинается лов на путях передвижения рыбы с мест зимовки и под-

ходах к нерестилищам без соблюдения каких-либо правил; реки, вход в заливы и мелководья полностью перегораживают. Там, где позволяют условия, на мелководьях ловят неводами. Лов на нерестилищах, помимо изъятия производителей, сопровождается уничтожением уже отложенной икры и наносит большой вред воспроизводству. Кроме того, там же скапливается много браконьеров с острогами и сетями.

Установление запретных участков на нерестилищах, рекомендованное нами еще в 1955 г., не дало результата, так как эти участки не охраняются. На время весеннего нереста нужно полностью запретить лов: это даст возможность всем производителям отнереститься, сохранит икру и облегчит борьбу с браконьерами. Запрет необходим еще и потому, что в настоящее время стадо производителей состоит из ряда неурожайных поколений, отлов которых во время нереста может отразиться на пополнении.

Введение весеннего запрета потребует перестройки промысла. Основная масса рыбы должна добываться зимой. Места зимовки рыбы в водохранилище известны, и в последние годы лов в этих районах развивается все сильнее.

Регулирование уровня и установление весеннего запрета на лов рыбы наряду с усилением других рыбоохранных мероприятий, из которых главными на этом водоеме являются борьба с браконьерством, запрещение молевого лесосплава и сброса неочищенных промышленных вод, будут важнейшим шагом в деле создания на Рыбинском водохранилище рационального рыбного хозяйства и позволит в короткий срок восстановить и увеличить запасы ценных рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсуков В. В. 1959. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища — Труды Ин-та биол. водохран. АН СССР, вып. 1 (4).
- Жигенев Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. — Труды биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Захарова Л. К. 1958. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. — Труды биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. — Труды биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1958. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища. — Труды биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. — Труды биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Остроумов А. А. 1959. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища. — Труды Ин-та биол. водохран. АН СССР, т. 1, вып. 4.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. — Труды биол. станции «Борок», АН СССР, вып. 3.
- Поддубный А. Г. 1960. О локальных стадах леща в Рыбинском водохранилище. — Труды Ин-та биол. водохран. АН СССР, вып. 6.
- Поддубный А. Г. и В. А. Захарова 1961. О результатах акклиматизации и условиях размножения сигов в Рыбинском водохранилище. — Бюлл. Ин-та биол. водохран. АН СССР, № 10.
- Романова Г. П. 1968. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. — Труды биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 3.

ИЗМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ИХ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ НА ПРИМЕРЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ И АЗОВСКОЙ ХАМСЫ

Н. Ф. Тораненко

(Азово-Черноморский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии — АзЧерНИРО)

Проблема динамики численности морских пелагических рыб тесно связана с вопросами их стайного поведения. Углубленное изучение поведения морских стайных промысловых рыб, в частности хамсы, стало возможным благодаря применению авиации, гидроакустической аппаратуры (эхолотов, рыболокаторов) и других средств подводного наблюдения, а также более совершенных орудий лова (разноглубинных тралов и механизированных наметов), позволяющих добывать рыбу с любого горизонта.

Результаты промысла хамсы не всегда определяются величиной ее запаса, но часто характером ее распределения и поведения. Изучение поведения хамсы в природных условиях тесно связано с разработкой методики учета ее численности, перспективной и оперативной разведкой этой рыбы в разные сезоны года.

Приспособительное значение изменений биологических показателей хамсы хорошо выражено в особенностях ее биологии, поведения и распределения. На рисунке приведены данные, характеризующие физиологические изменения, происходящие в организме хамсы в течение годового жизненного цикла в связи с изменениями температуры воды, освещенности и других факторов внешней среды.

В холодный период года, в условиях наиболее низких температур воды, короткого дня и слабой солнечной радиации, для хамсы как теплолюбивой рыбы характерно снижение активности основных жизненных функций организма. Зимой значительно ослабевает питание. В теплое время года средние индексы наполнения желудков у хамсы составляют 120—150, а зимой они не больше 10—20. В плотных косяках и скоплениях хамса не питается; средние индексы наполнения не превышают 2—5, у большинства рыб желудки пустые.

Снижение интенсивности питания хамсы является приспособительным свойством вида к зимним условиям существования и прежде всего к кормовым условиям, когда биомасса кормового зоопланктона в Черном море бывает минимальной. Жизнедеятельность хамсы зимой поддерживается внутренним (эндогенным) питанием и прежде

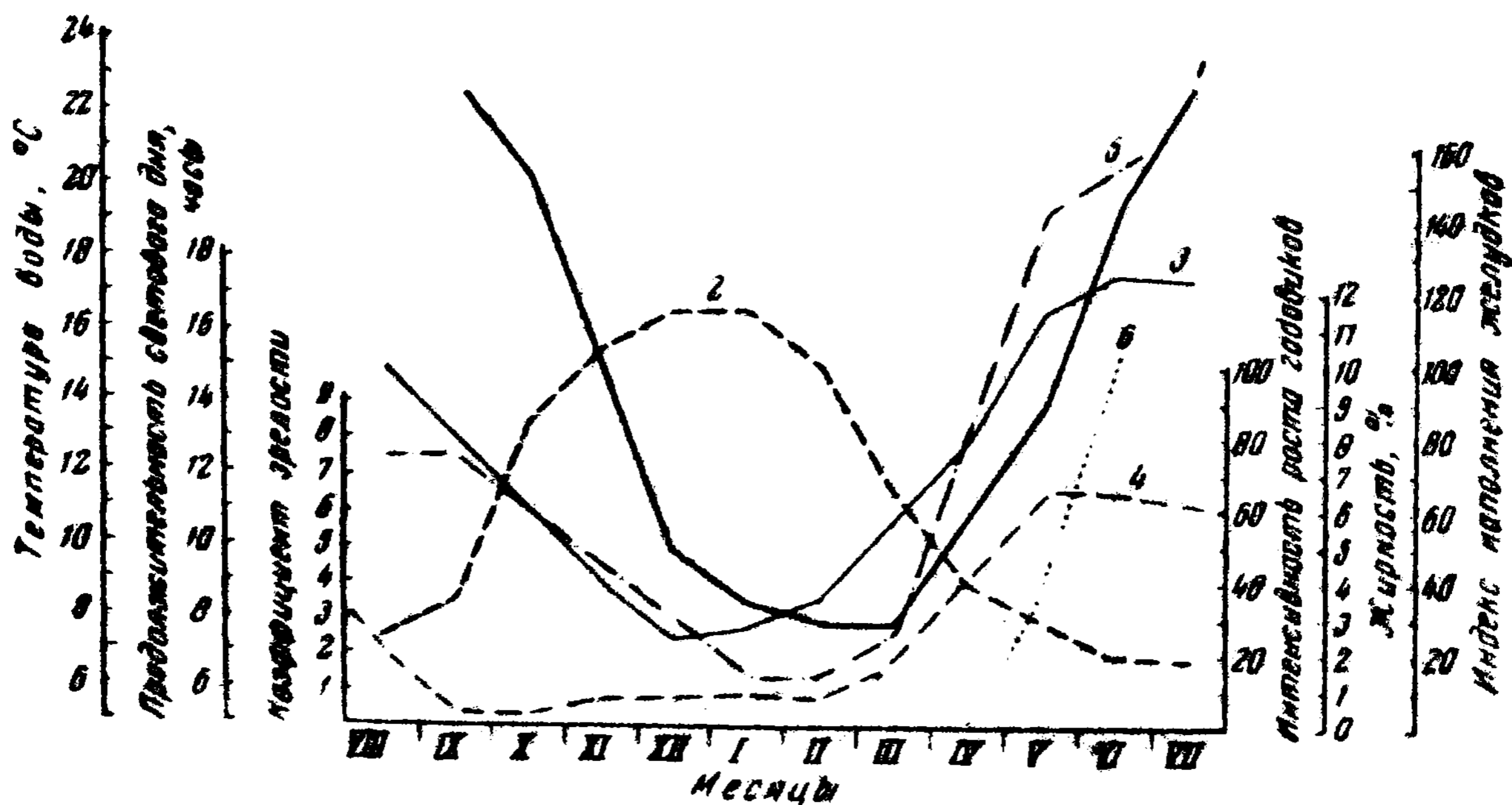
всего расходом жира, накопленного в период нагула. Так, если осенью и в начале зимы жирность хамсы наиболее высока (до 20—30% на сырой вес), то к концу зимовки жирность уменьшается примерно на половину. Такое уменьшение жирности связано с тем, что питание в суровых зимних условиях не может покрыть всей потребности организма в энергии, т. е. не дает необходимого физиологического эффекта.

В некоторые годы, в зависимости от условий нагула, жирность хамсы в начале зимы бывает различной, но темп расходования жира в течение зимы обнаруживает одну и ту же тенденцию. От начала к концу зимовки жир расходуется сравнительно медленно.

Количество жира в теле хамсы наиболее четко отражает состояние организма не только зимой, но и в период миграции и нереста. Жирность является одним из внутренних факторов, влияющих на поведение, выживаемость и численность хамсы.

Одним из важнейших приспособлений к зимним условиям жизни является выбор мест зимовок в Черном море и своеобразное поведение хамсы. Наиболее лучшие условия для зимовки хамсы находит у берегов Кавказа и восточной части Анатолии, реже у берегов Крыма до 3—7 миль от берега. Места зимовок обычно защищены мысами от господствующих ветров, а своеобразным рельефом дна — от сильных прибрежных течений. Районы зимовок хамсы расположены в зоне прибрежных круговоротов и завихрений в некотором удалении от прямой струи основного черноморского течения. Такие условия удовлетворяют основным требованиям зимующей хамсы и обеспечивают ей наименьшую трату энергии при перемещениях внутри района зимовки.

Стайное поведение хамсы в зимний период выражается в образовании скоплений, состоящих из косяков различной протяженности



Изменение физиологического состояния черноморской хамсы в течение годового жизненного цикла в зависимости от факторов среды за 1955—1956 гг.

1 — температура воды; 2 — жирность; 3 — продолжительность светового дня; 4 — коэффициент зрелости; 5 — индекс наполнения желудка; 6 — интенсивность роста годовиков

и плотности. В районах зимовки хамсы совершает вертикальные и небольшие горизонтальные перемещения. Приспособительное значение стайного поведения, специфичность структуры ее скоплений и определяет наименьшее расходование жировых запасов.

Зимняя структура косяков, в частности повышенная плотность в них рыбы, ограничивает подвижность хамсы, развитие гонад и поиск пищи. Вместе с этим косячное состояние хамсы предохраняет ее от выедания хищниками. В плотных косяках при пониженной освещенности внутри них нарушается ориентация хищника.

Глубокой зимой хамса отрицательно относится к свету. Это сказывается прежде всего в образовании плотных скоплений и наличии вертикальных миграций, что также можно рассматривать как одно из проявлений пониженной жизнедеятельности хамсы зимой.

Приспособительное значение стайного поведения рыб и особенно пребывание их в уплотненных косяках обнаруживается и на примере южноатлантической сардины. По данным В. А. Бородатова (1959) и А. Н. Пробатова (1959), сардина в светлое время суток держится у дна относительно плотными косяками. В таких косяках она не питается, а также отрицательно реагирует на свет. Нерестующих рыб в плотных косяках сардины не отмечено. Она нерестится у поверхности.

В литературе есть и другие данные об отрицательном отношении к свету рыб, находящихся в плотных косяках. Так Балс (Balls, 1951) и П. Ю. Шмидт (1947) указывают, что сельди избегают яркого света. П. Ю. Шмидт отмечает, что северные сельди избегают яркого света и днем держатся в более глубоких слоях воды, а ночью поднимаются к поверхности. При скучивании сельди стая ее наблюдаются иногда и днем в поверхностных слоях воды. Следовательно, можно полагать, что в плотных косяках у поверхности путем уплотнения создается пониженное проникновение света внутрь стаи.

В конце зимы, с увеличением солнечной радиации и повышением общей жизнедеятельности организма, биологические показатели у хамсы резко изменяются. Хамса начинает активно искать пищу. Средние индексы наполнения желудков возрастают. В связи с интенсивным развитием гонад расход жирового запаса увеличивается (см. рис.). У хамсы появляется положительная реакция на свет, в том числе на искусственный, другим становится общее поведение хамсы. Изменение реакции на свет объясняется тем, что этот фактор приобретает значение активизатора основных жизненных функций организма. Днем скопления дробятся на мелкие косячки, которые часто держатся близко к поверхности.

Совершенно иные биологические показатели обуславливают летнее поведение и распределение хамсы. С мая по июль, в период наибольшей освещенности и высоких температур, жизнедеятельность хамсы наиболее активна. Жизненно важные биологические процессы у хамсы — рост, созревание, нагул — совпадают с самым тихим и теплым временем года. В этот период хамса усиленно питается. Количество рыб с пустыми желудками минимально, а индексы накопления желудков самые высокие. Одновременно с интенсивным ростом рыб созревают гонады. Коэффициенты зрелости достигают максимальной величины в июне. Все эти процессы сопровождаются большим расходом жира, несмотря на интенсивное питание хамсы. Наименее жирной как азовская, так и черноморская хамса бывает в период интенсивного икрометания (Данилевский, 1956; Шульман, 1957).

Жиронакопление в теле хамсы начинается в июле-августе и усиливается по мере уменьшения продолжительности светового дня. Темп жиронакопления и количество жира в теле хамсы к осени являются важнейшими показателями биологической подготовленности организма к зимовальным миграциям.

Данные, полученные в результате изучения требований организма в разные сезоны года, в сопоставлении с биологическими изменениями организма являются основой составления краткосрочных прогнозов образования и устойчивости промысловых скоплений хамсы на местах зимовок.

Защитная роль стаи наиболее ярко выражена зимой, когда хамса может находиться как в плотных косяках у поверхности, так и уходить в придонные слои. Находясь в косяках большой плотности или опускаясь на глубину до 60—90 м, хамса становится менее доступной для хищников. Держась в светлое время суток в придонных слоях, она избавляется от огромного пресса дневных хищников-рыбоядных, ныряющих птиц (битона), а также дельфинов. Поднимаясь ночью к поверхности или находясь в средних слоях воды, она избегает донных хищников рыб — камбалы и др.

Многочисленными наблюдениями при помощи эхолота в период зимовок не было обнаружено ни одного плотного скопления хамсы у берегов Крыма и Кавказа, на котором охотились бы такие хищники, как битон и дельфин. Обычно в районе больших и плотных скоплений хамсы хищники держатся в некотором удалении от плотного косяка и истребляют хамсу по краям косяка, находящуюся в более разреженном состоянии.

Способность хамсы опускаться на глубины до 80—100 м и подниматься к поверхности обусловлена особым приспособлением плавательного пузыря (Берг, 1954). Кайл (Kyle, 1926) указывает, что многие сельдевые благодаря строению их плавательного пузыря могут опускаться на разные глубины и балансировать на различной глубине без особого напряжения.

Данных о питании пелагических хищных рыб на больших глубинах нет. Пелагида, луфарь, сарган и тунец питаются хамсой на глубине до 30—40 м. Примерно до этих глубин преследует хамсу и дельфин. Зимой крупная ставрида питалась хамсой на мелководьях (5—10 м.).

Все эти примеры указывают на защитную роль стаи хамсы, когда основным приспособлением является высокая плотность рыбы в косяках. Однако в плотных косяках хамса держится в холодное время года. Летом она распределяется в верхних слоях воды, где держится разреженно, растет, размножается и нагуливается. Эти же слои воды жизненно необходимы и для пелагических хищников — крупной ставриды и пелагиды, где они находят обильную пищу и условия для размножения. Летом нападение хищников только в некоторых случаях вызывает временные образования плотных косяков хамсы.

Воздействие хищников на численность хамсы усиливается летом. Так, по данным А. А. Майоровой (1955), одной из основных причин снижения численности в последние годы было увеличение интенсивности воздействия хищников на популяцию хамсы в связи с появлением пелагиды и ставриды. Пелагида потребляет, в основном, крупную хамсу, а крупная ставрида — молодь.

В теплое время года наблюдается совершенно иного характера приспособляемость хамсы к сохранению численности, а именно мак-

симальное снижение плотности косяков и расселение хамсы на максимальной акватории моря. Это охраняет хамсу от массового выедания хищниками, которые держатся в больших косяках. Следовательно, в теплое время года иные биологические показатели обуславливают различный характер приспособления хамсы к сохранению численности от выедания хищниками.

В. А. Бородатов (1959) предполагает, что одной из причин опускания атлантической сардины к грунту в светлое время суток является реакция на хищников. Если поведение сардины сравнить с поведением хамсы в период нахождения ее в плотных косяках, то обнаружится полная аналогия в ритме суточного распределения хамсы и сардины. В обоих случаях в темное время суток рыба распределяется в верхних и средних слоях воды, когда здесь ослабевает пресс хищников. Небольшая освещенность и плотность рыбы в косяках являются биологическими приспособлениями организма, выражающими видовые приспособления к сохранению численности.

В плотных косяках как хамса, так и сардина не питаются. Однако зимой жизнедеятельность хамсы поддерживается путем траты жировых резервов, а у сардины в плотных косяках в условиях тропиков происходит созревание и подготовка к нересту.

Биологические показатели, определяющие косячное состояние и поведение хамсы и сардины различны, но косячное состояние обоих видов отвечает требованиям организма, являясь в то же время защитным приспособлением против хищников.

Таким образом, изменение биологических показателей рыбы в течение годового жизненного цикла является выражением приспособляемости вида к конкретным условиям существования, обеспечивающим наибольшую сохранность численности.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг, Л. С. 1954. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Изд. во АН СССР.
- Бородатов В. А. 1959. Результаты работ Южно-Атлантической сардинной экспедиции 1958—1959 гг. — Рыбн. хоз., № 9.
- Давилевский Н. Н. 1956. Предварительные данные о факторах, определяющих пути миграций хамсы к местам зимовки — Аннот. к раб., выполн. Всес. н.-и. ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф (ВНИРО) в 1955 г., сб. I.
- Майорова А. А. 1955. О причинах, вызывающих колебание уловов черноморской хамсы. — Труды Азовско-Черноморск. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф (АзЧерНИРО), вып. 16.
- Пробатов А. Н. 1959. Вторая научно-промысловая экспедиция к баргтам Западной Африки. — Рыбн. хоз., № 1.
- Шмидт П. Ю. 1947. Миграции рыб. Изд. во АН СССР.
- Шульман Г. Е. 1957. Особенности химического состава азовской хамсы в период весенней и зимовальной миграции. — Рыбн. хоз., № 8.
- Ballis R. 1951. Environmental changes in herring behavior a theory of light avoidance as suggested by echosounding observations in the North Sea. — J. Council, vol XVII No 3.
- Kyle H. M. 1926. The Biology of Fishes. London

ВРЕМЯ ЗАКЛАДКИ ПЕРВОГО ГОДОВОГО КОЛЬЦА НА ЧЕШУЕ И СРОКИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ КАСПИЙСКОЙ АНЧОУСОВИДНОЙ КИЛЬКИ

Б. Н. Пряходько

(Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии — КаспНИРО)

Анчоусовидная килька обитает в Среднем и Южном Каспии, где встречается повсеместно над глубинами более 10 м. Крупные концентрации образует на значительной части акватории Среднего и Южного Каспия, над глубинами более 30—50 м. Держится в большом количестве не только в зоне циркуляционного течения, но и в центральных глубоководных районах моря. Взрослая килька зимует в самых прогретых участках моря — в Южном Каспии и в юго-восточной части Среднего. В теплое время года значительная часть ее косяков сосредоточивается в Среднем Каспии. Весенние миграции этой кильки из Южного Каспия в Средний следует рассматривать как приспособление вида к сохранению высокой численности путем использования в период нагула более богатых кормовых ресурсов Среднего Каспия по сравнению с Южным.

До развития промысла изучению роста и возраста анчоусовидной кильки уделяли сравнительно небольшое внимание. Возраст ее определяли так же, как у рыб с весенним или летним икрометанием. Сроки полового созревания устанавливали по пробам, взятым из уловов дрифтерных сетей, отбравших наиболее крупных половозрелых рыб. Исследования, начатые в 1955 г., показали необходимость пересмотра методики определения возраста и выяснения сроков полового созревания анчоусовидной кильки, так как без этого нельзя было правильно оценивать темпы пополнения промыслового стада.

Состояние запаса этой кильки оценивают на основании учета урожая ее молоди (годовиков), акватория и плотности скопления взрослых рыб и возрастного состава косяков.

Расчисление темпа роста анчоусовидной кильки показало, что у значительного большинства особей приросты тела до момента образования первого годового кольца на чешуе очень велики — значительно больше прироста последующих лет — и колеблются от 6,5 до 10 см, тогда как у меньшего количества рыб эти приросты составляли от 4 до 6,5 см. Эти две группы приростов заметно различались. Распределение их характеризовалось четкой двувершинностью вариационного ряда (рис. 1).

Растянутые и сравнительно поздние сроки размножения анчоусовидной кильки давали основание предполагать, что большие приросты чешуи до первого годового кольца могли образоваться в результате закладки этого кольца лишь во вторую зиму жизни рыб. Это подтверждалось сходством приростов длины тела до первого кольца и длины молоди в осенний период, на следующий год после рождения. Что касается небольших приростов до первого кольца, то не было сомнений в том, что они образовались в период жизни рыб до первой зимы.

Закладка первого кольца на чешуе во вторую зиму отмечалась и у некоторых других видов рыб (салаки, некоторых лососевых, летней исландской сельди). У анчоусовидной кильки это явление имело свои особенности. По данным А. А. Ловецкой (1951), нерест этой кильки продолжается с мая по ноябрь и достигает наибольшей интенсивности в летне-осенний период, с июля по октябрь. Судя по срокам нереста, нельзя было ожидать значительного преобладания рыб, у которых первое годовое кольцо закладывается на чешуе во вторую зиму жизни. Поэтому необходимо было выяснить наличие или отсутствие кольца на чешуе кильки летом и осенью на следующий год после выхода ее из икры. Это оказалось вполне возможным благодаря заметному отличию размеров рыб этого возраста от размеров рыб более старших возрастов. Просмотр чешуи, взятой с таких рыб, показал, что годового кольца на ней у большинства особей не было (табл. 1).

Эти данные определенно доказывали закладку первого кольца на чешуе значительной части рыб во вторую зиму. Однако преобладание группы рыб с большим приростом чешуи до первого кольца оставалось не выясненным. В связи с этим были просмотрены данные о сроках нереста анчоусовидной кильки.

Высокий средний вес голад самок и максимальные уловы икорной сетью личинок анчоусовидной кильки в сентябре и октябре дали основание предполагать, что осенью она нерестится интенсивнее, чем летом (табл. 2). На это еще в 1937 г. указывала Е. В. Пожалуева.

Чешуя на теле молоди анчоусовидной кильки появляется сравнительно поздно. С. Г. Сомова (1941) отмечала более медленное развитие личинок анчоусовидной кильки по сравнению с обыкновенной.

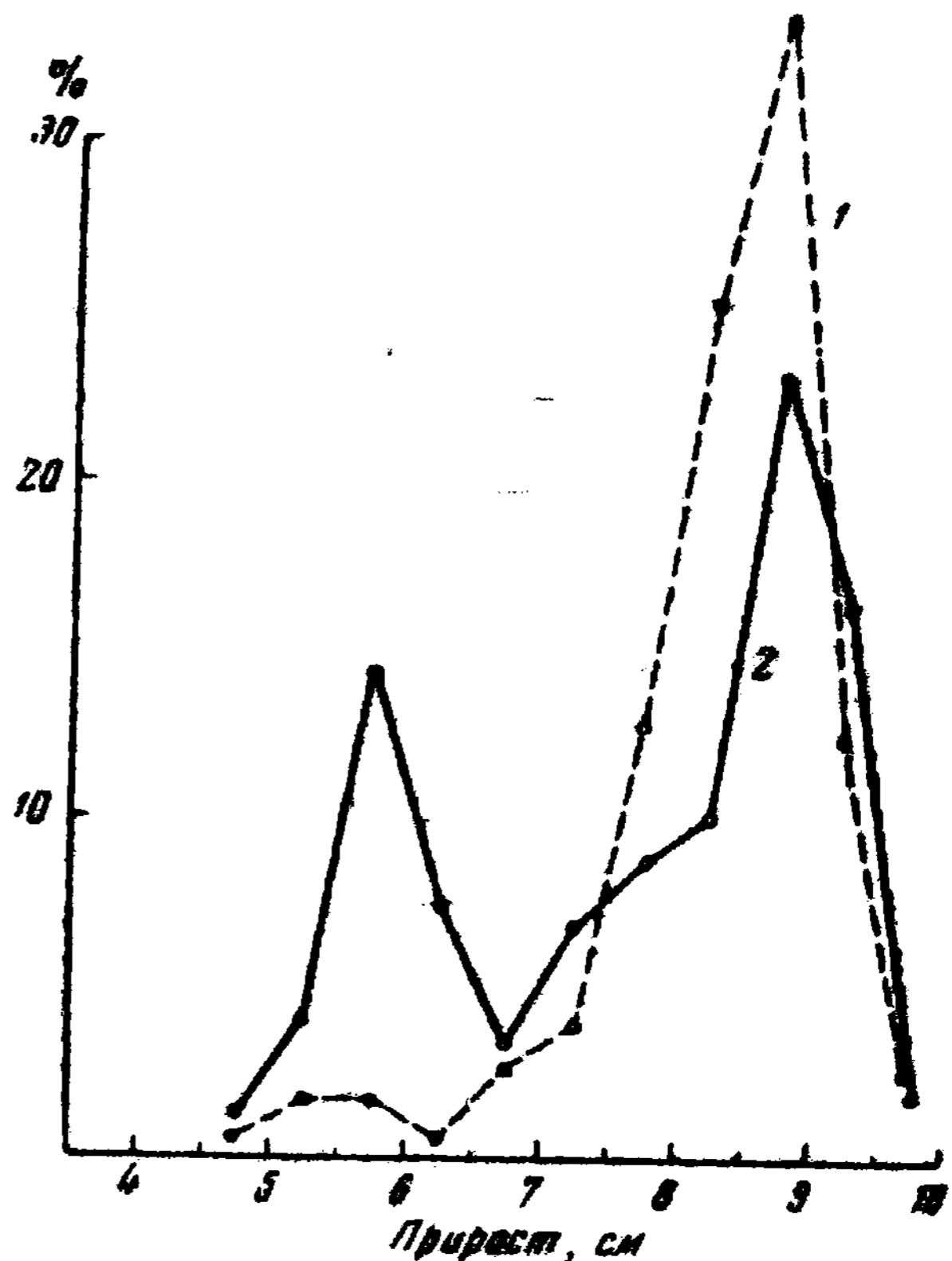


Рис. 1. Приросты до первого годового кольца трехлетков анчоусовидной кильки

1 — 1937 г.; 2 — 1935 г.

Таблица 1

Процент рыб поколения предыдущего года с кольцом и без кольца на чешуе в Среднем Каспии

Чешуя	Восточный район			Западный район	
	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1958 г.	1959 г.
Без кольца	94,0	98,0	79,0	79,0	62,0
С кольцом	6,0	2,0	21,0	21,0	38,0

Таблица 2

Относительный вес половых желез анчоусовидной кильки (по А. А. Ловецкой, 1951)

Месяц	Самцы			Самцы		
	1938 г.	1939 г.	1940 г.	1938 г.	1939 г.	1940 г.
Январь	—	—	1,3	—	—	0,4
Февраль	—	0,8	0,8	—	0,5	0,8
Март	—	0,8	0,7	—	0,6	1,0
Апрель	—	1,0	1,5	—	1,0	1,5
Май	—	—	—	—	—	—
Июнь	—	—	—	—	—	—
Июль	—	5,7	5,7	—	2,6	2,6
Август	—	4,7	4,9	—	2,4	2,6
Сентябрь	6,2	5,7	5,5	2,5	2,6	2,6
Октябрь	4,7	5,7	5,9	1,9	1,5	2,7
Ноябрь	5,0	4,5	—	1,8	1,6	—
Декабрь	1,2	1,9	—	0,6	0,5	—

А. А. Ловецкая (1951) указывала на отсутствие чешуи на теле молодки этой кильки размером менее 4 см. Но размерный состав сеголетков в осенний или зимний период оставался не выясненным.

При лове на свет конусной сетью с ячейей 8 мм сеголетков попадалось очень мало, а икорная сеть при лове без света приносила преимущественно икру и личинок кильки размером менее 26 мм.

В феврале и марте 1958 г. вертикальными ловами икорной сетью при помощи света удалось получить молодь разнообразных размеров. Длина личинок и мальков зимой 1958 г. колебалась от 1,6 до 6,1 см и была значительно меньше приростов длины тела большинства рыб до первого годового кольца. Значительная часть молоди (около 79%) была представлена прогонистыми стекловидно-прозрачными личинками без чешуи на теле. Чешуя обнаруживалась лишь на мальках крупнее 4 см.

Таким образом, не только поздний нерест, но и позднее появление чешуи на теле молоди анчоусовидной кильки обуславливают закладку первого годового кольца на чешуе значительного большинства рыб во вторую зиму жизни.

Рыб с небольшими приростами до первого годового кольца (от 4,1 до 6,5 см) встречалось меньше. Сюда относились особи, выключившиеся из икры в начальные периоды нереста кильки и достигшие к зиме относительно крупных размеров. Поэтому на их теле появля-

лась чешуя, и кольцо на ней закладывалось в первую зиму. На следующий год после выхода из икры эти рыбы были крупнее рыб того же поколения, но без кольца на чешуе.

Наблюдения, проведенные в разные годы, показали, что чем крупнее годовики анчоусовидной кильки, тем больше встречается среди них рыб с кольцом, заложившимся на чешуе в первую зиму, и наоборот (рис. 2). Так, например, летом 1958 г. в Среднем Каспии рыбы поколения 1957 г. были сравнительно небольшого размера и среди них встречалось меньше особей с кольцом на чешуе, чем летом 1959 г., когда рыбы поколения 1958 г. были крупнее. Таким образом, количество рыб с кольцом, заложившимся на чешуе во вторую или в первую зиму, зависит от количества молодежи, выклюнувшейся из икры в разные сроки нереста, и от темпа роста сеголетков. Вследствие этих причин и неодинакового темпа роста годовиков колеблются также размеры приростов кильки до появления первого годового кольца.

Названия годовики, двухлетки и т. д., принятые для обозначения возраста рыб, можно применять к тем особям анчоусовидной кильки, у которых первое годовое кольцо на чешуе закладывается в первую зиму после выхода из икры. Но применительно к особям, у которых оно закладывается во вторую зиму, эти названия не будут соответствовать числу годовых колец и зон роста на чешуе. Годовики таких рыб будут без кольца, а двухлетки с одним кольцом или тоже без кольца на чешуе.

Принято считать, что массовое половое созревание анчоусовидной кильки наступает в возрасте трех лет. По прежней методике определения возраста эту группу должны составлять рыбы с двумя годовыми кольцами на чешуе и с небольшим приростом чешуи в текущем году. Иными словами, фактически созревание одной части рыб должно было наступать через три зимы, а другой части через две зимы после выхода из икры. Эти данные были основаны на изучении проб, взятых из уловов дрифтерных сетей с ячейей 12 мм, в которые попадались преимущественно крупные половозрелые рыбы, размером от 9,5 до 15 см.

В уловах на свет попадалась килька размером от 3 до 14 см, включая молодь и взрослых рыб. Летом наименьшие размеры половозрелых особей колебались от 7 до 8,5 см. По этим данным, основная масса рыб, у которых первое годовое кольцо закладывается на чешуе во вторую зиму, становятся половозрелыми после второй зимы, приблизительно в возрасте от 17 до 22 месяцев. Рыбы же с кольцом, заложившимся на чешуе в первую зиму, созревают в массе на следующий год после выхода их из икры, приблизительно в возрасте от

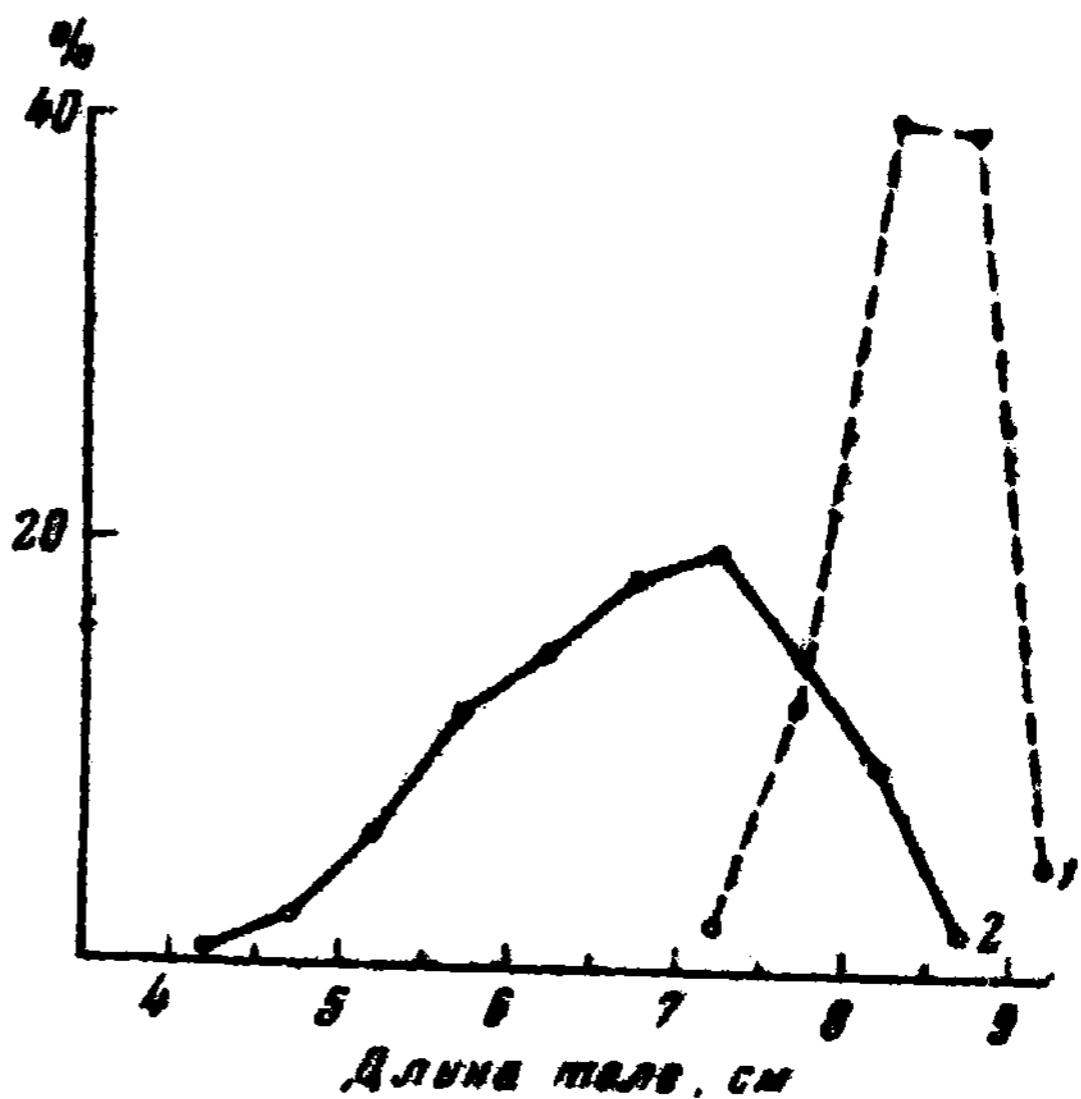


Рис. 2. Длина тела анчоусовидной кильки поколения прошлого года с кольцом (1) и без кольца (2) на чешуе (Средний Каспий, 1959 г.)

10 до 14 месяцев. На следующий год после выхода из икры созревает также незначительная часть наиболее крупных особей, у которых годового кольца на чешуе нет.

Темпы полового созревания анчоусовидной кильки изменчивы. В возрасте одного года созревает обычно очень небольшое количество рыб. Но в 1959 г. при крупных размерах годовиков количество половозрелых рыб в этом возрасте повысилось до 30%.

Принимая во внимание преобладание рыб с кольцом, закладываемым во вторую зиму, следует считать, что основная масса анчоусовидной кильки становится половозрелой через две зимы после выхода из икры. Возраст этих рыб не превышает полных двух лет. Имеющиеся же в литературе сведения о массовом половом созревании этой кильки в возрасте трех лет не соответствуют действительности.

Таким образом, растянутость и порционность нереста обуславливают значительное различие в размерах молоди анчоусовидной кильки. Наличие в разные периоды года молоди разного возраста и разных размеров дает кильке возможность полнее использовать кормовую базу и обеспечивает сохранение высокой численности популяции. Правильное определение возраста и темпа полового созревания позволяет вернее оценивать численность поколений и пополнения промыслового стада.

ЛИТЕРАТУРА

- Ловецкая А. А. 1951. Каспийские кильки. Пищепромиздат.
Сомов С. Г. 1941. Материалы по развитию и размножению обыкновенной кильки (*Clupeonella delicatula*) в Северном Каспии. — Фонды Всес. и.-н. ин-та морск. рыбы, геол. и океанограф. (ВНИРО).
-

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ЛИЧИНOK САХАЛИНСКОЙ СЕЛЬДИ

(Тезисы доклада)

И. В. Никитинская

(Московский государственный университет)

1. Опытным путем удалось выяснить, что потомство одной самки и одного самца сахалинской сельди, развивавшееся в строго одинаковых условиях, оказывается разнокачественным. Из икры одной кладки наибольшее количество эмбрионов вылупляется в первые два-три дня. Эмбрионы этой группы несколько лучше развиты и значительно активнее эмбрионов, выклеваемых на три — семь дней позднее. Те же признаки — отставание в развитии, пассивность поведения — свойственны всем эмбрионам, которые выклюнулись из икры, развивавшейся в условиях, несколько отклоненных от нормы; в наших опытах такими условиями были повышение температуры на 5—6° и связанное с этим ухудшение кислородного режима.

2. По-видимому, все неблагоприятные воздействия, испытанные молодью во время ее развития (от момента формирования икры в яичнике самки), неизбежно сказываются на состоянии организма. Уже небольшие колебания температуры изменяют весь комплекс размножения и влияют не только на ход развития отложенной икры, но и на ход созревания половых продуктов в организме производителей. Это приводит к тому, что ежегодно некоторая часть потомства сельди оказывается менее жизнеспособной.

3. Малоактивная группа эмбрионов сельди продолжает развиваться замедленно и после выклева. Только на восьмой день свободной жизни они достигают примерно той же стадии развития, в которой их более активные ровесники находились уже на пятый день. Значительно медленнее они потребляют питательные вещества желточного мешка. Опыты с искусственным кормлением показали, что эти личинки малоактивны в поиске пищи и не могут находить корм даже при больших его концентрациях (40 мг/м³). Последнее не может быть связано с более продолжительным питанием желтком, поскольку потребность во внешней пище возникает задолго до резорбции желточного мешка, а пониженная активность поиска характеризует личинок этой группы и после полного рассасывания желтка. Голодание или недостаточное питание еще более замедляют развитие и понижают жизнеспособность личинок.

4. В море кормовой планктон распределяется неравномерно. Планктонной съемкой обнаружены пятна с концентрациями 20—22 мг/м³, достаточными для активной группы личинок. Более высокие концентрации (порядка 45—50 мг/м³), необходимые для менее активных личинок, не обнаружены ни разу. В этих условиях расхождение в темпе развития и активности поведения одновозрастных личинок, по-видимому, не может служить приспособлением популяции к наиболее полному использованию кормовой базы.

Голодание или недостаточное питание, даже очень кратковременные, способны вызвать гибель личинок. Анализ уловов показывает, что в момент перехода на внешнее питание численность личинок в море резко сокращается. Вероятно, в первую очередь погибает менее жизнестойкая их часть.

5. При благоприятных кормовых условиях какая-то часть малоактивных личинок может выжить и значительно поднять численность поколения. Можно думать, что разнокачественность вылупляющихся личинок сельди есть приспособление к недостаточной обеспеченности популяции пищей на первом этапе активного питания. В годы, бедные кормовым планктоном, это приспособление способствует сохранению более жизнеспособной части популяции и устраняет возможность перенаселения и общего истощения всех особей. При большей обеспеченности кормом расхождение в темпах развития (разнокачественность) должно быть полезно популяции, так как позволяет использовать разные скопления кормовых объектов (в разных местах и в разное время).

6. Из сказанного следует, что численность каждого поколения сельди зависит главным образом от пищевой обеспеченности на этапах смешанного питания и перехода к активному питанию. Однако значительную роль в использовании имеющейся кормовой базы играют жизнеспособность и активность основной массы личинок; эти показатели в свою очередь зависят от условий развития молоди и обеспеченности пищей родительского поколения в период созревания половых продуктов.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИНЕЙНОГО РОСТА АТЛАНТИЧЕСКО-СКАНДИНАВСКОЙ СЕЛЬДИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Д. А. Шубников

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного
хозяйства и океанографии — ВНИРО)

Настоящая работа проведена в два летних сезона 1956 и 1957 гг. в Норвежском и Гренландском морях с июня по сентябрь. Помимо собственных полевых сборов, использованы данные лаборатории сельди Полярного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО) и промысловой разведки за апрель, май и июль 1956 и 1957 гг. Главной задачей было изучить динамику биологического состояния сельди. Основное внимание уделяли соотношению линейного роста сельди в летний период и изменению ее жирности. Мы попытались выяснить взаимную связь и зависимость этих двух процессов в нагульный период жизни сельди в два различных по гидрологическому режиму года (1956 и 1957).

Прирост длины за последний год устанавливали обратным расчетом по методу В. Р. Алеева (1937). Помимо визуального определения баллов жирности и данных химического анализа, мы выражали этот показатель коэффициентом жирности, т. е. отношением веса жира на внутренностях к общему весу тела в процентах (Прозоровская, 1952; Константинова, 1958, и др.). Другим показателем служил фактор жирности мышечных тканей, введенный Тестером (Tester, 1941) и характеризующий содержание жира в мышцах и под кожей. Показатель этот основан на том, что удельный вес более жирной ткани меньше удельного веса менее жирной ткани; вычисляется он путем деления веса тела рыбы на вес той же рыбы, взвешенной в воде. В отличие от Тестера, определявшего фактор жирности всей сельди, мы определяли фактор жирности без внутренностей. Наши исследования показали, что коэффициент корреляции между фактором жирности и фактическим содержанием жира в теле сельди равен 82%. Особенности этого показателя изложены И. Я. Клейменовым (1941) и нами (Шубников, 1959).

Чтобы понять различия в темпе роста атлантическо-скандинавской сельди за два года наших исследований, остановимся на особенностях гидрологического режима в Северной Атлантике в эти годы. 1956 г. был очень холодным. Вследствие слабого весеннего прогресса верхних

еюев воды ход биологических процессов запаздывал. Нерест *Salapia tinmarchicus* — основной пищи сельди в весенне-летний период — наблюдался поэтому позднее обычного. 1957 г. по температурному режиму следует отнести к средним; планктон развивался в обычные сроки, значительно раньше, чем в предыдущем году. Несмотря на различия в температурных условиях, сельдь нерестилась, как всегда, с середины февраля до середины апреля; первыми отнерестились крупные сельди старших возрастов.

Старшие особи, как правило, питаются зимующим зоопланктоном. Так было в оба года. Питание же сельди средних возрастов имело иной характер. Если в 1957 г. отнерестившиеся позднее сельди средних возрастов питались, как обычно, молодым калянусом, то в 1956 г. вследствие запаздывания развития планктона сельди средних возрастов вынуждены были, как и старшие сельди, питаться перезимовавшим планктоном, который к началу их откорма был в значительной степени выеден приступившими раньше к нагулу сельдями старших возрастов. Таким образом, старшие сельди в начале нагульного периода (в апреле-мае) в 1956 и 1957 гг. оказались в сходных удовлетворительных кормовых условиях. Совершенно иначе обстояло дело с откормом сельдей средних возрастов. В отличие от 1957 г., в 1956 г. они оказались в очень плохих кормовых условиях, особенно в начале откорма. Интенсивность их питания в весенние месяцы была очень незначительной, в уловах преобладали особи с пустыми или очень слабо наполненными желудками.

Питаясь теми же скоплениями планктона, что и старшие сельди, сельди средних возрастов в конце весны — начале лета 1956 г. значительно ухудшили кормовые условия для старших сельдей, оказавшись при этом и сами в плохих кормовых условиях.

Атлантическо-скандинавская сельдь, как правило, интенсивнее всего питается в июне; практически откорм заканчивается в августе. В 1957 г. сельдь откармливалась нормально; она активно питалась в апреле, мае и июне, в июле интенсивность питания снизилась, и в августе откорм закончился, если не считать незначительного повышения интенсивности питания в осенние месяцы. В 1956 г. условия откорма сельди летом были другие. Нагул сельди средних возрастов практически начался в июне и наибольшей интенсивности достиг в июле; в августе интенсивность питания снизилась, но была несколько выше, чем в августе 1957 г.; завершился откорм в конце августа. В сентябре как 1956 г., так и 1957 г. интенсивность питания была одинаково слабой.

Перечисленные особенности откорма атлантическо-скандинавской сельди в 1956 и 1957 гг. не могли не отразиться на ее росте и жиронакоплении. Известно, что в первую половину нагульного периода атлантическо-скандинавская сельдь быстро растет в длину; к середине лета линейный рост ее резко снижается и в сентябре-октябре заканчивается. С середины лета начинается усиленное жиронакопление, в связи с чем увеличивается весовой рост.

При исследовании линейного прироста мы разбили всех сельдей на четыре группы с различным темпом роста. Без такого подразделения почти нельзя выявить зависимость приростов от условий откорма вследствие резких индивидуальных различий в темпе роста.

В первую группу мы включаем сельдей, достигающих половой зрелости на четвертом году жизни и обладающих самым высоким темпом роста; во вторую группу — сельдей, созревающих на пятом году и

растущих несколько медленнее; в третью — сельдей, созревающих на шестом году, и в четвертую — сельдей, созревающих на седьмом году жизни и обладающим самым медленным темпом роста. У сельдей длиной меньше 20 см линейного прироста в апреле-мае не было. К сожалению, у нас нет данных о росте сельди за эти месяцы в 1957 г., и мы не можем сделать соответствующего сравнения.

Приросты длины в июне 1957 г. были значительно больше, чем в 1956 г., в июле же наблюдалась обратная картина: в 1956 г. приросты оказались выше, чем в 1957 г., несмотря на плохие в общем кормовые условия. В августе 1956 г. приросты были также больше, чем в 1957 г., хотя и на незначительную величину. В сентябре 1956 и 1957 гг. приросты длины были одинаково небольшими. Общий линейный прирост в 1956 г. был ниже, чем в 1957 г.

Замедление темпа роста в 1956 г. объясняется плохими кормовыми условиями, особенно в начале лета. После некоторого улучшения условий откорма со второй половины июня темп линейного роста увеличился (июльские приросты 1956 г. больше июльских приростов 1957 г.).

В 1957 г. откорм и линейный рост сельди были нормальными. Сразу же после нереста все возрастные категории, участвовавшие в нересте, стали питаться и расти в длину. Максимум роста в этом году приходился на июнь, в июле темп роста снизился, в августе и сентябре линейные приросты были крайне незначительными.

Понять причины различия в темпе роста помогают анализ динамики жирности сельди в летний период и анализ динамики созревания ее половых продуктов. При плохих кормовых условиях (1956 г.), когда линейный рост сельди невелик, жиронакопление и созревание гонад начались раньше обычного. К июлю 1956 г. мышцы и внутренности были жирнее, а коэффициент зрелости выше, чем в 1957 г.; при этом жиронакопление протекало медленно. В июле 1956 г., когда сельдь стала расти в длину, жиронакопление и созревание гонад приостановились. В августе и сентябре в результате снижения темпа линейного роста жиронакопление и созревание гонад опять усилились. В 1957 г. жиронакопление и созревание гонад начались позднее, чем в 1956 г., после того как сельдь достигла нормального линейного прироста, зато жиронакопление и созревание гонад проходили очень быстро. К концу нагула (сентябрь) как в 1956 г., так и в 1957 г. сельди достигли необходимого для успешной зимовки уровня упитанности и жирности, половые продукты у них также созрели до III-IV и IV стадий.

Изложенный материал позволяет сделать вывод, что основной целью откорма атлантическо-скандинавской сельди является достижение высокого уровня жирности, необходимого для успешной зимовки, а также созревание гонад для воспроизводства вида. Линейный рост у взрослых половозрелых сельдей играет второстепенную роль. Он может прекратиться совсем, если условия откорма плохие; но у сельди все равно будет накапливаться жир, а после того как жирность ее достигнет определенной величины, у нее начнут развиваться гонады. При улучшении условий откорма сельдь снова может начать расти, если она еще не перешла в III стадию зрелости, а потом опять станет интенсивно жиреть.

Нам кажется, что подобная картина должна наблюдаться у всех рыб из бореальных водоемов, отличающихся сезонным питанием и ростом.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев В. Р. 1937. Уловой или переменный масштаб к обратному расчленению темпа роста рыб по чешуе. — Рыбн. хоз., № 4.
- Клейменов И. Я. 1941. Определение упитанности рыбы по ее удельному весу. — Рыбн. хоз., № 2.
- Константинова Н. А. 1958. Динамика основных биологических показателей леща северной части Аральского моря. — Вопр. ихтиол., вып. 10.
- Прозоровская М. Л. 1952. К методике определения жирности воibly по количеству жира на тингетнике. — Докл. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), вып. 1.
- Шубников Д. А. 1959. О применении данных анализов жирности и крови рыб в промысловой разведке атлантическо-скандинавской сельди в летний период. — Рыбн. хоз., № 3.
- Tester A. 1941. A specific Method for determining Fatness (Condition) in Herring (*Clupea pallasii*). — J. Fisher. Res. Board of Canada, vol. IV, No. 5.
-

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЖИРОНАКОПЛЕНИЯ У САЗАНА

Н. П. Макарова

(Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР)

Вследствие сильной подвижности жирового обмена и тесной связи жиров (в первую очередь как высокоэнергетических веществ) с процессами ассимиляции и диссимиляции жирность рыб является хорошим показателем физиологического состояния организма и его ответной реакцией на условия существования. Морав (Moraw, 1956) называет жирность индикатором окружающей рыб среды. При изучении динамики численности рыб жирность должна учитываться как показатель биологического состояния популяции.

В наших экспериментальных работах¹ сазанов содержали с мая до середины августа в садках размером 7×5×4 м, сделанных из мелкоячейной капроновой дели. В каждый садок было посажено по 50 половозрелых сазанов, из которых ежемесячно брали по 5 экз. для анализа на жирность. Сазанам давали кормовые смеси, состоявшие в основном из рыбного фарша, жмыха и отрубей. Для сравнения использованы сазаны из нерестово-выростного хозяйства, где они питались личинками хирономид, стрекоз и жуков, моллюсками и растительным детритом.

Анализировали мышцы тела, гонады (целиком) и внутренности без гонад, но вместе с расположенным на внутренностях жиром. Всего было проведено 380 анализов (130 рыб). Жир определяли в аппарате Сокслета по методу Рушковского. Величина жирности приводится в процентах на сырой вес и в граммах. В основу анализа положены относительные величины жирности, дополненные абсолютными данными.

В нашем материале были половозрелые сазаны длиной от 32,6 до 56,1 см, в возрасте от трех до семи лет. Самки были большей частью крупнее самцов. У сазанов этих размеров не было точного соответствия в рассматриваемый период между содержанием жира и размерами рыб. Поэтому мы сочли возможным пользоваться средними величинами жирности за каждый период наблюдений, отнесенными к среднему весу рыб. Подобное явление наблюдал Люман (Lühman, 1955) у нерестовавшей ряпушки. Он объясняет это тем, что в период нереста показатели жирности рыб разных размерных групп выравниваются из-за образования разного количества половых продуктов, хотя в другое время жирность рыб разной длины существенно различна.

¹ Работы проведены совместно с Н. Н. Чугиной в дельте Волги

Сазаны, исследованные в мае 1956 г. при посадке в садки, были на IV стадии зрелости. По абсолютным показателям, в мышцах из-за их большой массы сконцентрировано основное количество жира; наименее жирны гонады. По относительному содержанию жира наиболее богаты внутренности: у самок в среднем 10% жира, у самцов 5,6%; в мышцах у самок 7,0% жира, у самцов 4,2%; в гонадах обоех полов по 3% жира (см. таблицу).

Жирность исследованных сазанов

Показатель	Дата анализа					
	9.V	1.VI	19.VI	28—30.VI	19—20.VII	16—18.VIII
Садок (самки)						
Длина тела, см	41,0	40,1	—	42,8	41,5	38,7
Вес тела, г	1431	1425	—	1808	1135	1174
Жирность (на сырой вес):						
мышц, г	45,5	25,3	—	23,2	14,1	16,4
» %	7,0	4,4	—	3,1	3,0	3,5
гонад, %	3,2	2,5	—	4,1	2,4	2,3
внутренностей, г	9,7	1,6	—	3,2	2,5	5,9
» %	10,1	2,5	—	2,8	3,6	4,7
Садок (самцы)						
Длина тела, см	36,1	38,9	—	36,4	36,9	36,3
Вес тела, г	972	1256	—	1056	1101	947
Жирность (на сырой вес):						
мышц, г	18,2	22,5	—	—	13,8	11,1
» %	4,2	4,4	—	—	2,9	2,8
гонад, %	3,1	2,9	—	4,3	4,9	4,0
внутренностей, г	4,0	3,5	—	—	3,5	3,5
» %	5,6	5,2	—	—	5,6	5,4
Нерестово-выростное хозяйство (самки)						
Длина тела, см	41,0	—	39,2	36,2	40,6	—
Вес тела, г	1431	—	1158	1506	1457	—
Жирность (на сырой вес):						
мышц, г	45,5	—	31,0	32,5	50,7	—
» %	7,0	—	6,1	6,5	7,6	—
гонад, %	3,2	—	5,8	3,4	3,8	—
внутренностей, г	9,7	—	—	7,4	10,7	—
» %	10,1	—	—	6,3	10,3	—

Ближе к нересту и во время нереста происходит значительное перераспределение внутри организма ранее накопленных жировых отложений. Эти процессы у самцов и самок несколько различны. У самок к нересту увеличивается количество жира в гонадах главным образом вследствие повышения относительной жирности. С ростом жирности гонад содержание воды в них падает и в преднерестовый период достигает минимальной величины. Тем самым в ядре создается высокое содержание пластических веществ, необходимых для дальнейшего развития после вымета и оплодотворения.

Естественно, что накопление жира в гонадах, перемещение и построение пластических веществ ядра требуют значительных энергетических затрат. Кроме того, много жира идет на энергетические затраты

при вымете половых продуктов. Для этих целей одних питательных веществ, поступающих с кормом, становится недостаточно, поэтому интенсивно используются ранее накопленные высокоэнергетические вещества — жиры из внутренностей и мышц. В связи с этим жирность мышц снижается; жирность внутренностей уменьшается почти в три раза.

У самцов в нерестовый период динамика жира аналогична отмеченной у самок, но для самцов характерно менее резкое, чем у самок, перемещение жиров.

Семенники сазана содержат около 3% жира. По И. В. Кизеветтеру (1942), высокое содержание жира в семенниках, очевидно, типично для семейства карповых.

Относительная жирность семенников сазана возрастает с уменьшением веса вследствие вымета спермы, содержащей, как известно, большое количество белков. Но семенники в два-три раза меньше яичников, а половые продукты созревают и выметываются постепенно и более растянуто, чем у самок. Поэтому при нересте нагрузка на организм у самцов получается меньше, что и отражается на жировом обмене. У самцов во время нереста расходуются только жиры мышц, а жирность внутренностей относительно и абсолютно почти не меняется.

Различное использование жиров при нересте у самцов и самок объясняется, видимо, различным расхождением и назначением жира.

Таким образом, в период нереста, когда на первое место выступает функция воспроизводства, организм мобилизует все средства на обеспечение полноценного потомства. Для снабжения гонад жиром расходуются не только питательные вещества корма, но и жир мышц, а у самок и жир внутренностей. В результате перестройки в распределении запасных веществ организма гонады получают жиры, необходимые для созревания гонад и начальных стадий развития будущего потомства.

К началу нагульного периода, следующего за нерестом, рыбы теряют значительную часть жировых запасов. Из организма самок уходит с текущей икрой около 16% жира, а общая потеря жира в мышцах, внутренностях и гонадах составляет 60% первоначального содержания жира. У самцов при нересте теряется несколько меньше жира. Потери жира должны быть компенсированы в период нагула, так как рыбам нужны будут жиры при осенней миграции к морю и при зимовке.

Во время посленерестового откорма увеличивается жирность внутренностей и мышц, а жирность гонад снижается, так как они невелики по размерам, и половые продукты находятся на начальных стадиях развития.

В июле садки с экспериментальными рыбами были переведены из-за обсыхания водоема, где они находились, в небольшой остаточный водоем, так называемый лесной ерик, где корма оставались прежними, но ухудшились кислородные условия; сазаны оказались в угнетенном состоянии и даже не съедали даваемый им корм. Однако количество жира у самок все-таки увеличивалось. За время нагула до 15 августа жирность мышц и внутренностей у самок повысилась, а у самцов почти не изменилась. У тех и других показатели жирности далеки от первоначальных, отмеченных в мае.

Для сравнения с рыбами из садка в июне и июле были взяты самки из нерестово-выростного хозяйства. Динамика жирности мышц

внутренностей и гонад у них такая же, как у самок в садках. Но, по-видимому, расходы энергетического обмена и снабжение икры пластическими веществами покрываются у них питательными веществами корма в большей мере, чем у сазана из садка. Поэтому при повышении жирности гонад у сазанов из нерестово-выростного хозяйства жирность мышц и внутреннихностей снижается меньше. После нереста жир у этих сазанов накапливается быстрее, чем у рыб в садках.

По окончании нереста рыбы как бы возвращаются в исходное состояние, в каком они были в мае. Большие отложения жира образуются в мышцах, на втором месте стоят внутренние, наименее жирны гонады. Судя по относительному содержанию жира, наиболее интенсивно он накапливается во внутреннихностях.

Интересно, что в начале и конце опытов во внутреннихностях отмечено самое высокое относительное содержание жира, а во время нереста потери жира у них были наибольшими. Такая подвижность жиров внутреннихностей отмечена рядом авторов у других рыб: у сельди (Юданова, 1940), окуня (Моравя, 1957), ряпушки (Люман, 1955) и т. д.

Большие потери жира при нересте и менее интенсивное накопление его во время нагула у сазанов из садков по сравнению с рыбами из нерестово-выростного хозяйства объясняется, по-видимому, худшими условиями содержания. Сазаны в садке нерестились в необычной для них обстановке. Температура воды в садках была ниже, чем на полое, вследствие чего самки в садке созрели позднее, а главное, уже взрослые рыбы со сложившимися требованиями к среде питались непривычными для них кормовыми смесями. При нагуле же из-за плохого кислородного режима у сазанов в садках понизился общий уровень обмена веществ и уменьшилось потребление задаваемых кормов. Кроме того, рыбы были искусственно задержаны в ерике, тогда как в природных условиях отнерестившиеся рыбы скатывались к морю.

По данным А. В. Ассман, средние показатели гемоглобина и количество эритроцитов крови у рыб из садков были ниже, чем у рыб из нерестово-выростного хозяйства.

Рассмотренные данные о динамике жира у сазанов в нерестовый период и при нагуле показывают, что изменения жирности мышц, гонад и внутреннихностей взаимно связаны и обусловлены физиологическим состоянием организма и влиянием условий жизни. В период нереста происходит значительное перераспределение жировых запасов, направленное в основном на обеспечение гонад жиром за счет уменьшения жира на внутреннихностях и мышцах. Много жиров тратится на самый процесс нереста. В период нагула повышается жирность мышц и внутреннихностей.

В рассматриваемые периоды жизни сазана большое значение имеют условия содержания, что отражается на характере жирового обмена: у рыб в садке наблюдались большие потери жира во время нереста и менее интенсивное накопление жиров в начале нагула, чем у самок из нерестово-выростного хозяйства.

Так как особенности жиронакопления являются приспособлением к сохранению популяции и обеспечению размножения и роста рыб, все замеченные закономерности в жиронакоплении сазана необходимо учитывать одновременно с ростом рыб при изучении популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Кизеветтер Н. В. 1942. Технохимическая характеристика дальневосточных промысловых рыб. — Изв. Тихоокеанск. н.-н. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. (ТИИРО), т. 21.
- Юданов О. 1940. Химический состав мурманской сельди. — Рыбн. хоз., № 7.
- Lühmann M. 1955. Über die Fettspeicherung bei der Kleinen Matäne *Coregonus albus* L. — Arch. Fischerei, Bd. VI, H. 1/2.
- Morawa F. W. F. 1956. Die Regional Verteilung des Fettes bei verschiedenen Süßwasserfischarten — Z. Fischerei, Bd. V, H. 1/2.
- Morawa F. W. F. 1957. Fettgehalt und Gewichtschwankungen bei Fischen. — Z. Fischerei, Bd. V, H. 7/8.

ОБ ИЗМЕЛЬЧАНИИ СЕВЕРОКАСПИЙСКОЙ ВОБЛЫ

А. И. Сергеева

(Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии — КаспНИРО)

Промысловые уловы воблы за 1954—1958 гг. содержали много мелких особей, хотя и половозрелых, но длиной не больше 16 см. По правилам рыболовства такой мелкой воблы может быть не свыше 8% сдаваемой на приемные пункты рыбы. Между тем в последние годы мелкой воблы вылавливается столько, что зачастую приловом становится крупная вобла. По данным Волго-Каспийского государственного рыбопромышленного треста, в уловах за первое полугодие 1956 и 1957 гг. мелкая вобла составляла около 60%, тогда как в 1953 г. ее добывалось не более 30% общего улова. В весенних уловах закидными неводами в последние годы было следующее количество мелкой воблы: в 1948 г.—6%, в 1949 г.—5,7%, в 1950 г.—4,5%, в 1951 г.—20,7%, в 1952 г.—14,8%, в 1953 г.—12,5%, в 1954 г.—33%, в 1955 г.—26,4%, в 1956 г.—33,1%, в 1957 г.—34,2% и в 1958 г.—29,5%.

Что же представляет собой мелкая вобла и каковы причины увеличения ее численности? Выяснение этих вопросов, помимо научного интереса, имеет важное практическое значение, так как в зависимости от их решения будет найден правильный подход к определению величины запаса воблы и нормам регулирования ее промысла.

Промысловые уловы воблы состоят из нескольких возрастных групп, от двухгодовиков до шестигодовиков, но преобладают обычно лишь две возрастные группы: трехгодовики и четырехгодовики или четырехгодовики и пятигодовики (табл. 1).

Таблица 1

Возрастной состав воблы в дельте Волги (в %)

Год улова	Возраст							
	2	3	4	5	6	7	8	n
1952	0,7	54,5	41,6	3,2	—	—	—	1080
1953	0,4	39,0	52,8	7,7	0,1	—	—	1968
1954	1,4	48,2	40,4	9,9	0,1	—	—	1531
1955	0,7	42,9	50,4	5,2	0,8	—	—	1860
1956	1,4	49,9	43,6	4,7	0,3	0,1	—	1106
1957	0,2	53,1	42,2	4,3	0,2	—	—	1456
Многолетний (1940—1951 гг.)	1,0	23,1	45,6	25,1	4,8	0,4	—	—

Относительное значение каждой возрастной группы из года в год, конечно, не бывает одинаковым, так как зависит от мощности поколений.

Самое существенное заключается в том, что в последние годы вобля растет плохо (табл. 2).

Таблица 2

Средние размеры и вес одновозрастных групп воблы в осеннюю путину в Волге

Год улова	Трехгодовики		Четырехгодовики		Пятигодовики	
	длина, см	вес, г	длина, см	вес, г	длина, см	вес, г
1952	16,8	104,7	18,6	142,7	21,5	219,7
1953	17,2	112,6	18,9	156,3	21,1	213,1
1954	16,4	98,0	18,4	137,0	19,2	155,4
1955	16,4	96,1	18,2	132,8	20,0	181,5
1956	16,4	93,1	18,3	132,5	21,0	195,4
1957	16,2	89,1	17,5	116,1	19,3	157,6
Многолетние (1941—1950 гг.)	17,3	121,9	19,0	162,6	20,9	214,2

Прилов мелкой половозрелой воблы наблюдался и прежде, однако величина его в разные годы сильно колебалась, и это могло быть вызвано разными причинами.

Увеличение количества «незаконника» в 1954—1957 гг. объясняется омоложением промыслового стада (табл. 1) и ухудшенным ростом поколений воблы, составлявших основную часть промыслового стада в эти годы (табл. 2). Замедление роста воблы замечено в годы вступления в промысловое использование высокоурожайных поколений 1951, 1952, 1953 и 1955 гг. Эти поколения в возрасте трех- и четырехгодовиков преобладали в промысловых уловах (табл. 3).

Таблица 3

Урожайность и средние размеры основных возрастных групп воблы

Поколение	Урожайность, шт./час траления	Средняя длина, см		Поколение	Урожайность, шт./час траления	Средняя длина, см	
		трехгодовики	четырегодовики			трехгодовики	четырегодовики
1947 г.	41	17,9	19,6	1952 г.	131	16,4	18,3
1948 г.	89	17,1	18,6	1953 г.	149	16,4	17,5
1949 г.	64	16,8	18,9	1954 г.	99	16,2	17,1
1950 г.	34	17,2	18,4	1955 г.	194	15,8	17,1
1951 г.	136	16,4	18,2				

В. В. Васнецов (1947), Г. Н. Монастырский (1937), Н. И. Чугунова (1951), Т. Ф. Дементьева (1952) и другие исследователи установили зависимость роста от ряда биотических и абиотических факторов. Из абиотических факторов наибольшее значение придается температуре воды. Изменения, вызываемые колебаниями температуры, обычно увязываются с количеством потребляемой рыбой пищи. По Т. Ф. Дементьевой, приросты у рыб значительны в те годы, когда бывает теплая и затяжная осень и интенсивный жор продолжительнее. Кроме того, температура действует как фактор, ускоряющий или замедляющий

процесс пищеварения. Экспериментальными работами А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой установлено также, что при повышении температуры увеличивается количество потребляемой пищи, так как возрастает интенсивность пищеварения.

Считая питание основным фактором роста, мы попытались прежде всего сопоставить характер распределения воблы и ее кормовых организмов. Бентос подвергается значительным количественным и качественным изменениям в разные годы, меняется и распределение бентических организмов (Бирштейн, 1945; Шорыгин, 1952, и др.). Соответствующие данные о бентосе Северного Каспия приведены в табл. 4.

Таблица 4

Биомасса бентоса в западной и восточной частях Северного Каспия, г/м²
(по данным А. К. Саенковой)

Год	Всего биомасса в Северном Каспии *		В том числе					
			моллюски		ракообразные		черви (без нереис)	
	западная часть	восточная часть	западная часть	восточная часть	западная часть	восточная часть	западная часть	восточная часть
1949	29,20	31,47	25,13	26,77	1,46	2,54	0,69	1,10
1950	35,13	18,24	24,17	14,75	1,41	2,00	1,44	0,54
1951	29,71	18,43	24,06	14,98	1,93	1,56	0,48	0,76
1952	20,76	15,35	15,93	11,33	2,67	2,39	0,90	0,67
1953	19,24	13,83	12,73	7,84	3,31	3,40	1,19	1,23
1954	24,37	14,62	17,81	10,12	2,49	2,45	3,41	0,57
1955	55,99	16,64	36,50	9,81	3,15	3,39	4,42	1,75
1956	36,65	18,04	23,95	9,71	4,55	3,27	6,09	2,46
1957	71,50	13,80	55,81	5,80	3,01	3,45	3,33	3,62

* Биомасса хирономид и нереис

Как в западной, так и в восточной частях Северного Каспия биомасса бентоса (главным образом моллюсков) в 1952 и 1953 гг. значительно уменьшилась. Количество ракообразных оставалось примерно одинаковым, а червей было заметно больше лишь на западе в 1954—1956 гг. Таким образом, в 1949—1957 гг. кормовая биомасса сильнее всего изменилась в западной половине Северного Каспия. На востоке биомасса кормового бентоса в этот период была стабильнее и с 1950 по 1957 г. значительно ниже, чем на западе.

Чтобы получить более детальное представление о характере распределения кормовых организмов для воблы во время летнего откорма, мы из общей биомассы выделяли по материалам 1956—1957 гг. основные кормовые организмы, которыми может питаться вобла, руководствуясь при этом работами о питании воблы (Шорыгин, 1952; Желтенкова, 1939, и др.). Вобла — типичный бентофаг-моллюскоед, ее основными кормовыми объектами являются *Dreissena polymorpha*, *Monodonta* и *Adaspa minima*. Остальные виды моллюсков она потребляет в очень незначительном количестве, к тому же их в бентосе Северного Каспия в эти годы было мало (табл. 5).

Потребляет вобла и ракообразных, но гораздо меньше. По данным М. В. Желтенковой, моллюски в пище воблы составляют 82%, а ракообразные 7%. Избирательная способность у воблы доказана и работами А. А. Шорыгина. По его данным, главным кормом воблы являются *Dreissena*, *Monodonta*, *Adaspa minima*, *Corophiidae*. Эти организмы составляют 3% пищи воблы. При недостатке основных пищевых органи-

Таблица 5

Количество моллюсков в зоне распространения рыб, г/м²
(по данным В. Ф. Осадчих)

Вид моллюсков	1956 г		1957 г	
	запад	восток	запад	восток
<i>Dreissena polymorpha</i>	8,17	2,23	7,50	0,91
<i>Adacna minima</i>	1,54	0,77	3,53	4,40
<i>Adacna plicata</i>	—	0,02	—	—
<i>Monodacna</i>	8,06	1,84	2,17	0,31
<i>Didacna trigonoides</i>	2,57	3,84	0,03	0,04
<i>Cardium edule</i>	0,25	0,18	1,10	0,26
<i>Mytilaster</i>	0,01	0,001	0,21	—
<i>Syndesmia</i>	0,001	—	7,99	0,08

мов вобла переходит на вынужденное питание. Зарывающиеся организмы (*Chironomidae*, *Cumacea*, *Mysidae*, некоторые *Gammaridae*), а также растения используются воблой в незначительной степени.

Выделив основные кормовые организмы для воблы и подсчитав среднюю биомассу каждого вида отдельно в западной и восточной частях Северного Каспия, мы нашли, что всеми видами организмов в эти годы бентос был наиболее богат в западной половине Северного Каспия, где и отмечены высокие концентрации воблы (табл. 6).

Таблица 6

Распределение основных кормовых организмов и средняя концентрация воблы в Северном Каспии

Показатель	1956 г				1957 г			
	запад		восток		запад		восток	
	до 5 м	глубже 5,1 м	до 5 м	глубже 5,1 м	до 5 м	глубже 5,1 м	до 5 м	глубже 5,1 м
Биомасса, ц:								
<i>Dreissena</i> . . .	30	21	22	31	64	49	12	14
<i>Monodacna</i> . . .	23	44	04	16	17	49	00	00
<i>Adacna</i>	04	04	11	00	54	00	32	00
<i>Cumacea</i>	51	21	41	18	50	18	50	27
Количество воблы, шт./км ²	7488	360	2736	504	6624	3024	2016	216

Однако между количеством воблы и величиной биомассы отдельных кормовых объектов в зонах с различной концентрацией воблы такого соответствия не обнаружилось (табл. 6). Если в 1956 г. на западе в зоне до пятиметровой глубины при средней концентрации воблы 7488 шт/км² биомасса дрейссены была равна 30 ц, то в зоне глубже 5 м при средней концентрации воблы 360 шт/км² она равна 21 ц. Аналогичные связи выявлены и в отношении других видов, за исключением монодакны, биомасса которой в зоне высокой концентрации воблы была значительно меньше.

Хотя численность воблы в восточной половине Северного Каспия была значительно ниже, но при меньшей кормовой биомассе соотношение между количеством воблы и биомассой отдельных видов было сходным с наблюдавшимся на западе. Несколько иным это соотношение было в

1957 г. в западной половине Северного Каспия потому, что повысилась концентрация воблы в зоне глубже 5 м. Общим в 1956 и 1957 гг. было то, что биомасса монодакны была значительно ниже в зоне высоких концентраций воблы. Если сопоставить общую численность воблы, находившейся в эти годы в разных зонах, с количеством корма, приходящегося на одну особь, то можно сделать вывод, что в зоне с высокой концентрацией воблы она интенсивно выедает корма (табл. 7). Особенно

Таблица 7

Распределение основных кормовых организмов и средняя концентрация воблы по глубинам

Показатель	1956 г.				1957 г.			
	запад		восток		запад		восток	
	до 5 м	глубже 5,1 м	до 5 м	глубже 5,1 м	до 5 м	глубже 5,1 м	до 5 м	глубже 5,1 м
Биомасса, кг:								
Dreissena . . .	0,4	5,8	0,8	6,1	0,9	1,6	0,5	0,4
Monodactyla . . .	0,3	12,2	0,1	3,2	0,2	1,6	0,4	4,2
Adactyl . . .	0,01	1,1	0,4	0	0,8	0,1	1,5	0
Crustacea . . .	0,6	5,8	1,4	3,6	0,7	0,6	2,4	12,5
Всего . . .	1,31	24,9	2,7	12,9	2,6	3,9	4,8	23,1
Количество воблы, шт/км ² . . .	7488	360	2736	504	6624	3024	2016	216

хорошо это видно на материалах 1956 г., когда в зоне высоких концентраций воблы биомасса всех видов кормовых организмов была значительно меньше.

В 1948 г., когда ареал воблы был значительно шире, использование корма было одинаково интенсивным как в мелководной, так и в глубоководной зонах (табл. 8).

Таблица 8

Распределение основных кормовых моллюсков и средняя концентрация воблы в 1948 г.

Показатель	Запад		Восток	
	до 5 м	глубже 5,1 м	до 5 м	глубже 5,1 м
Биомасса, кг:				
Dreissena . . .	0,4	0,3	6,2	31,1
Monodactyla . . .	0,6	0,7	0,9	9,7
Adactyl . . .	0,3	0,3	0,8	3,2
Количество воблы, шт/км ² . . .	2520	4624	2736	432

Пониженное количество монодакны в зоне высоких концентраций воблы в 1956 и 1957 гг. дает основание полагать, что этот вид моллюска вобла поедает наиболее интенсивно. Это подтверждается позднейшими исследованиями К. В. Красновой и А. К. Саенковой. Хотя в последние годы моллюски занимают первое место (66%) в пище воблы, но их видовой состав изменился. Относительное значение дрейссены, и

прошлом служившей основным кормом воблы, благодаря чему вобла могла выжить из пищевой конкуренции с другими рыбами, снизилось до 17% вместо 44% в 1935 г. и 50% в 1948 г. Здесь несомненно сказывается то, что до последнего времени в состав общей кормовой биомассы включают особи дрейссены размером до 10 мм на востоке, а на западе даже до 20 мм. Но, по данным К. В. Красновой, в пище воблы таких крупных дрейссен почти нет. Хотя вобла потребляет дрейсену размером до 14 мм, адакн — до 14 мм и монодакн — до 18 мм, но в ее пище преобладают более мелкие особи: дрейссена и монодакна до 8 мм, адакна — до 10 мм.

Возрастание роли мелких моллюсков в питании воблы объясняется, видимо, тем, что основная часть стада воблы в настоящее время состоит из мелких особей. Кроме того, по данным А. К. Саенковой, в западной части Северного Каспия в последние годы значение ракообразных в питании воблы упало с 20—28% в 1948—

1954 гг. до 15—12% в 1955—1957 гг.; это, видимо, связано со смещением нагульного ареала воблы в более мелководную зону и усилением пищевой конкуренции между воблой и лещом.

Изложенное позволяет сделать вывод, что, несмотря на то, что кормовая биомасса для воблы в последние годы остается относительно высокой, но используется она интенсивно только в зоне высоких концентраций воблы. Чтобы понять это, мы попытались рассмотреть, какие же изменения произошли в распределении воблы за последние годы и чем они обусловлены.

Прежде вобла в период нагула держалась почти по всему Северному Каспию. Единичные экземпляры ее встречались даже при солености воды 11,5—12,5‰.

Позднейшими исследованиями эти сведения уточнены в том отношении, что скопления воблы в восточном и центральном районах Северного Каспия приурочиваются к тем зонам моря, где соленость колеблется от 2 до 8‰, а в западном — от 2 до 10‰. Но особенно крупные скопления воблы по всем районам моря держатся в зоне слабого осолонения (2—4‰) (табл. 9).

Большое влияние на характер распределения воблы в нагульный период оказывает и характер распределения соленых вод в той или иной части моря. Наглядно это показывают прилагаемые рисунки (рис. 1—4). Особенно ясно это выражено в западной половине Северного Каспия, где в годы низких паводков, а следовательно, и меньшего опреснения изогалимы с различной соленостью сильно сдвинуты одна к другой, и воды высокой солености заметно продвинулись по направлению к мелководной зоне. Такие изменения в эти годы привели к значительному сокращению нагульного ареала воблы. Сильнее всего соленость воды колеблется в западной части Северного Каспия, характеризующейся неустойчивым гидрологическим режимом. Изменения солености в западной части моря обусловлены двумя мощными фактора-

Таблица 9
Распределение воблы в зависимости
от солености воды
(август 1950 г.)

Соленость воды, ‰	Количество воблы, шт. на 1 га дна		
	Западный район	Центральный район	Восточный район
0—2	—	25	137
2—4	410	240	286
4—6	102	30	105
6—8	102	0	134
8—10	126	0	6
10—12	74	0	0
12—14	10	—	—

ми — стоком Волги и водообменом со Средним Каспием. Вследствие этого соленость в этой части моря в разные годы резко колеблется.

Восточная часть Северного Каспия отделена от западной подводной возвышенностью, препятствующей свободному водообмену с западным

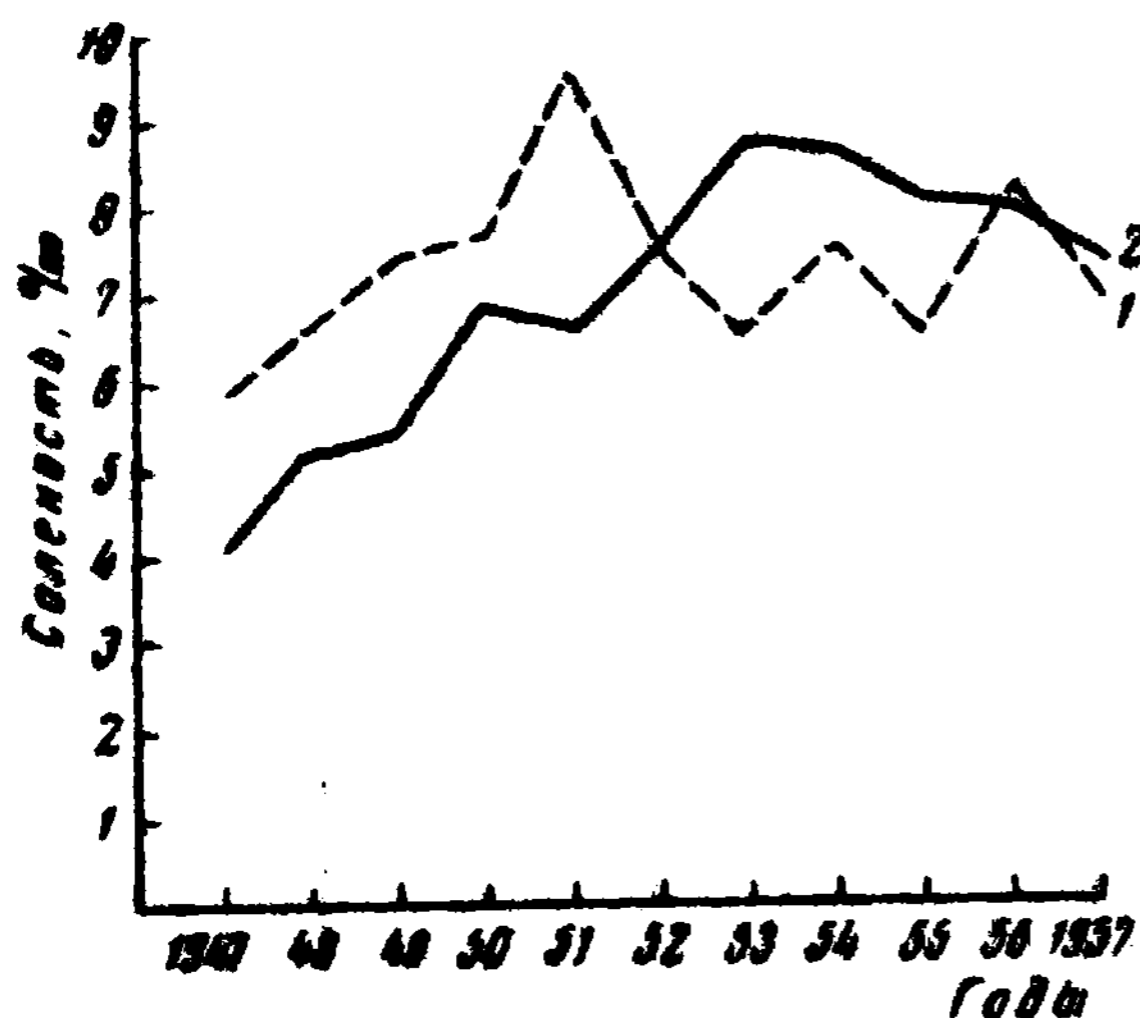


Рис. 1. Средняя годовая соленость воды в западной (1) и восточной (2) частях Северного Каспия (по данным Н. И. Винецкой, 1959)

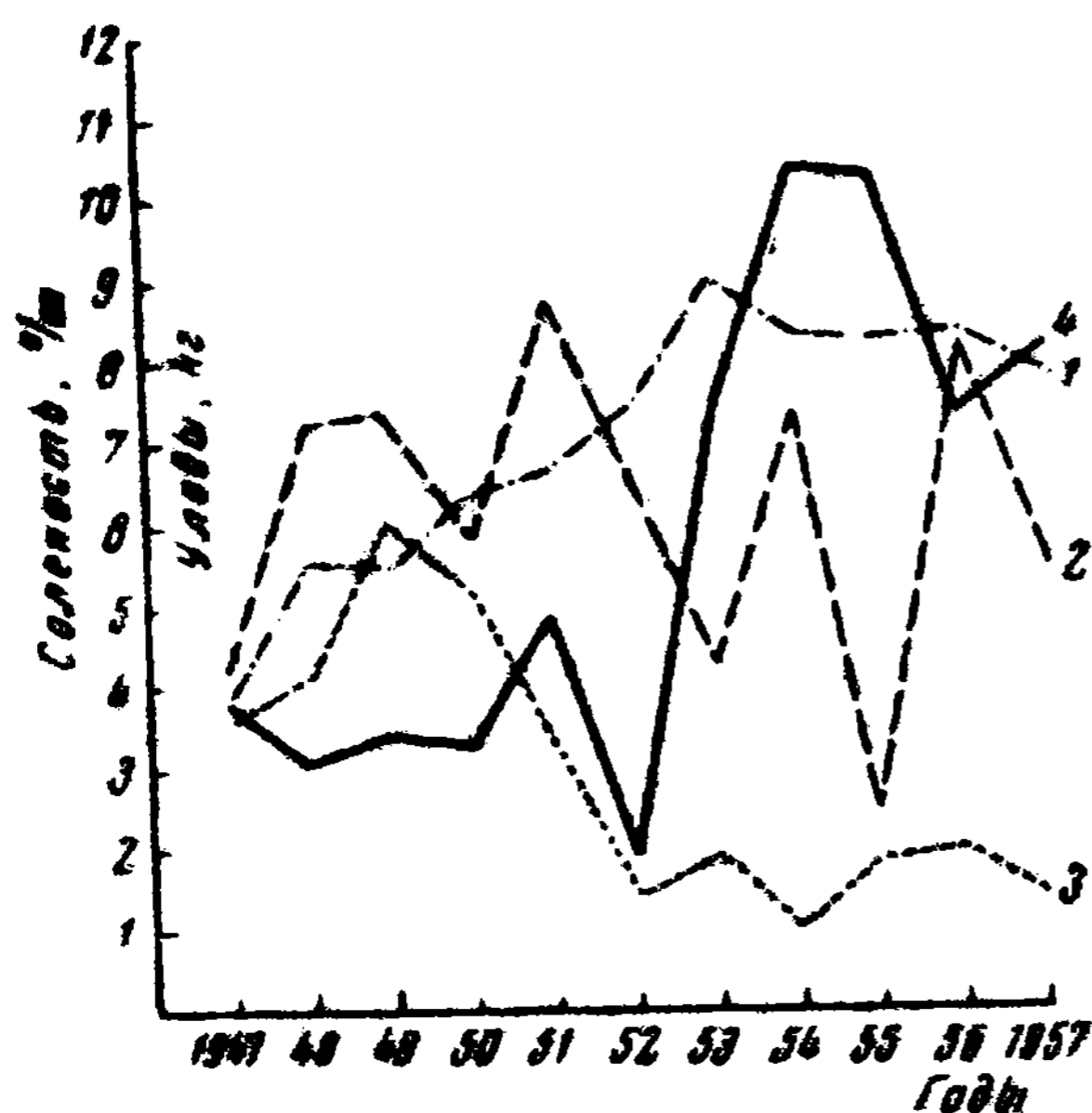


Рис. 2. Уловы воблы и соленость в западной и восточной частях Северного Каспия (июль)

1 — соленость в восточной части, ‰; 2 — то же в западной части, ‰; 3 — уловы в восточной части, кг; 4 — то же в западной части, кг

резко уменьшило концентрацию воблы в этой части моря.

Такая же зависимость между соленостью и распределением воблы наблюдается и в западной части моря, но вследствие меньшей устойчивости солевого режима здесь она выражена слабее. О том же свиде-

тельством и со Средним Каспием. В связи с падением уровня моря и уменьшением глубин водообмен с каждым годом уменьшается, и восточная часть моря является до некоторой степени как бы изолированной. Воздействие же Урала на гидрологический режим этой части моря очень незначительно, так как величина стока в большинстве случаев колеблется в пределах 3—4 км³ (Винецкая, 1959).

Вследствие сильного испарения и затрудненного водообмена с другими частями моря годовые изменения солености в восточной части моря могут быть значительнее и устойчивее, чем на западе. В связи с такими особенностями изменение солености в этих частях моря имело различный характер (рис. 1).

В последние годы из-за пониженного стока, а также особенностей ветрового режима (преобладание ветров восточных направлений) произошло новое осолонение восточной половины Северного Каспия.

Периодические изменения солености по годам или периодам существенно влияют на распределение рыбы и кормовых организмов. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы подтверждают установленную ранее зависимость распределения воблы от распределения соленых вод (рис. 2). Устойчивое повышение солености на востоке моря, начавшееся в 1952 г. и продолжающееся до настоящего времени,

гсльствуют и материалы за 1935—1940 гг., когда при повышении солености концентрация воблы в восточной части моря значительно снизилась (рис. 3).

Правильность наших рассуждений подтверждается и вычисленной нами корреляционной зависимостью между концентрацией воблы и соленостью воды в западной и восточной частях Северного Каспия с 1947 по 1957 г. (рис. 4). Коэффициент корреляции между концентрацией воблы и соленостью в восточной части, равный 0,89, превышает свою ошибку более чем в 13 раз, а в западной части он равен 0,65 и превышает ошибку более чем в три раза. Однако в некоторые годы при высокой солености в обеих частях моря максимальные концентрации воблы наблюдались на западе (1956 г.). Это может быть объяснено тем, что соленость в этой части моря колеблется чаще и сильнее и, в зависимости от распределения соленых вод, ареал воблы может сокращаться или расширяться. В восточной же части моря с более устойчивым солевым режимом в годы повышенной солености ареал и численность воблы значительно уменьшаются.

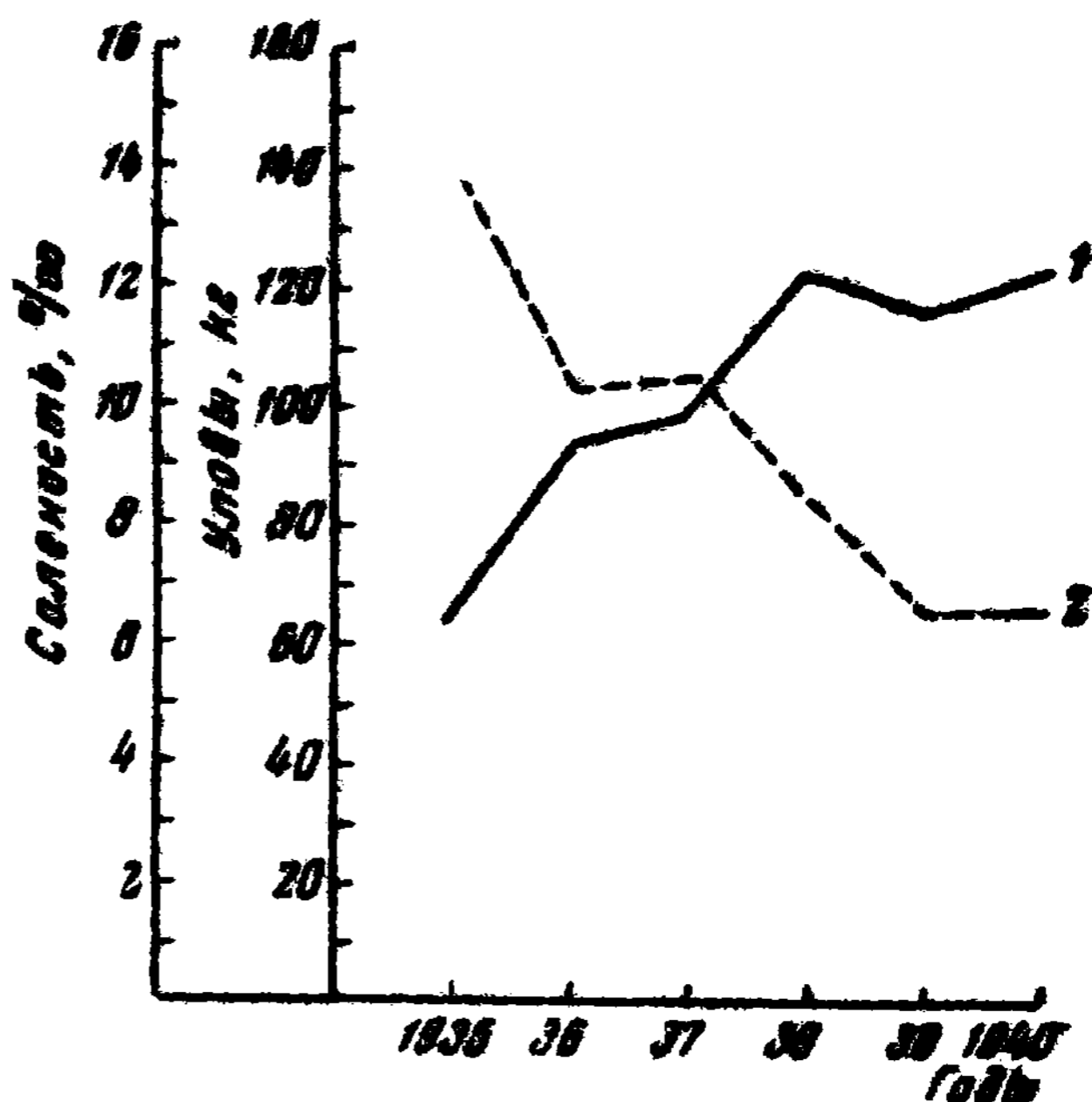


Рис. 3. Уловы воблы и соленость в восточной половине Северного Каспия.

1 — соленость, ‰; 2 — уловы воблы, кг на 100 сетей

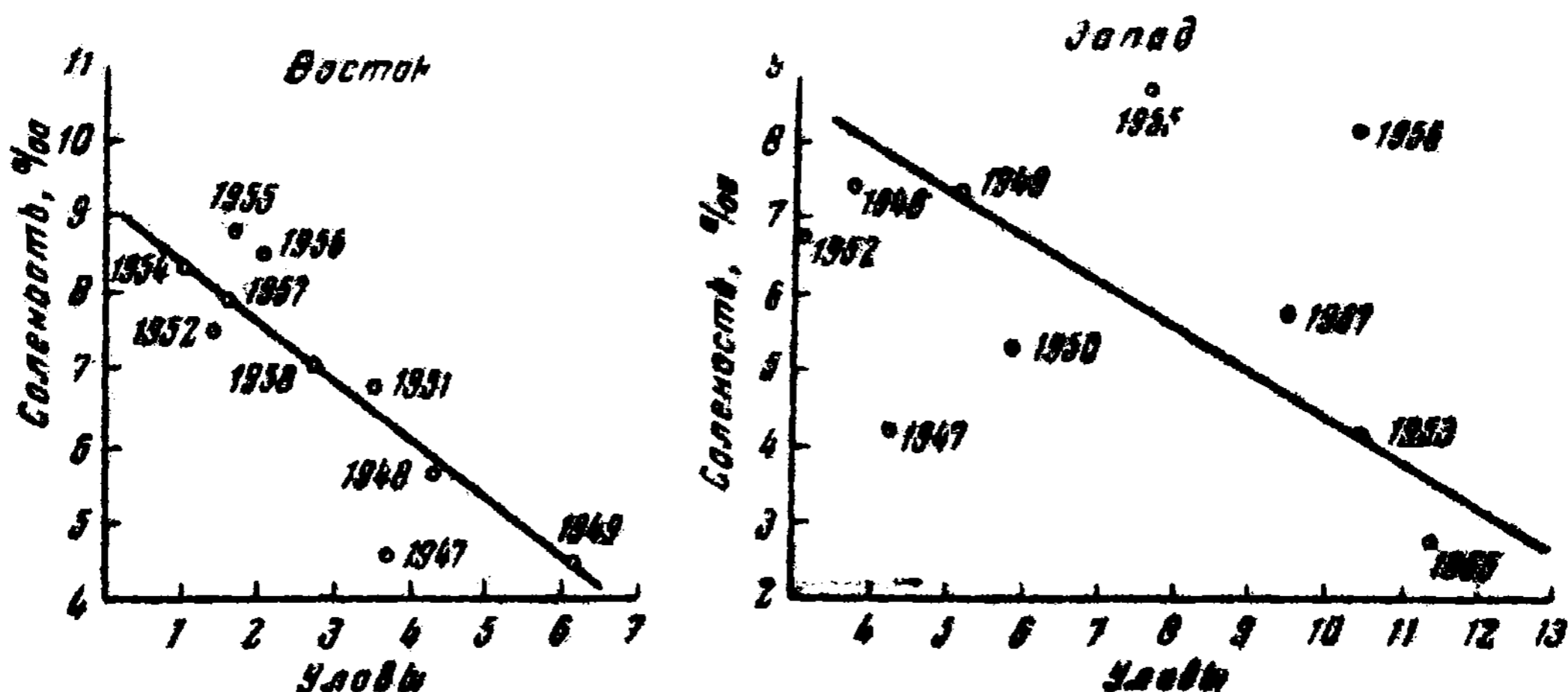


Рис. 4. Зависимость между соленостью и уловами воблы в западной и восточной частях Северного Каспия

Таким образом, перераспределение численности воблы в последние годы между западной и восточной частями Северного Каспия обуслов-

лено распределением соленых вод в этих частях моря. Основные концентрации воблы в годы повышенной численности были сосредоточены в западной части моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 1954—1957 гг. в связи с высокой выживаемостью высокоурожайных поколений (1951—1955 гг.) численность воблы увеличилась. Возрастание количества мелкой воблы («незаконника») в последние годы обусловлено омоложением промыслового стада и замедленным ростом воблы в высокоурожайных поколениях.

В связи с уменьшением речного стока и преобладанием ветров восточных направлений произошло устойчивое повышение солености воды в восточной половине Северного Каспия. Это привело к перераспределению запасов воблы между восточной и западной частями Северного Каспия. На востоке численность воблы резко упала и значительно повысилась на западе. Однако и на западе вследствие резких колебаний солености в большинстве последних лет ареал воблы заметно сократился. Высокие концентрации воблы в 1956—1957 гг. находились в зоне моря до пяти метров глубины. В области больших глубин концентрация ее была весьма разреженной.

Эти особенности распределения воблы, обусловленные изменениями солености воды, приводили к недониспользованию кормовых ресурсов водоема и более интенсивному выеданию воблой кормов в зоне высоких ее концентраций. Это и создало недостаточную обеспеченность кормом и ухудшило рост воблы в эти годы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирштейн Я. А. 1945 Годовые изменения бентоса Северного Каспия. Зоол. журн., т. 34, вып. 3.
- Винсераев Н. И. 1950 Соленость Каспия. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXVIII.
- Васнецов В. В. 1947 Рост рыб при адаптации. — Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир., отд. биол. н.-и. сер., т. II, вып. 1.
- Дементьева Т. Ф. 1952 Рост воблы в связи с длительной численности. — Зоол. журн., т. 31, вып. 2.
- Желтецова М. В. 1939 Питание воблы в Северной части Каспийского моря. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. X.
- Монастырский Г. И. 1937 Измельчение воблы в 1936—1937 гг. — Фонды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО).
- Шорыгин А. А. 1952 Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. — Периодический.
- Чугунов Н. И. 1951 Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XVIII.

ВЛИЯНИЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ СТОКА ВОЛГИ НА ВЕЛИЧИНУ УРОЖАЯ ВОБЛЫ, ЛЕЩА И СУДАКА

Т. К. Небольсина

(Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии — КасПИРО)

Многолетними работами В. С. Тамасийчук, а за последние годы и нашими наблюдениями установлено, что величина урожая промысловых каспийских рыб зависит от характера паводка. При зарегулированном стоке Волги характер паводка, определяющий в основном величину урожая промысловых рыб, во многом зависит от работы гидроузлов. Деформация паводковой волны, наступившая в первый год зарегулирования волжского стока (1956 г.) и вызванная неравномерным сбросом воды через плотину, продолжается и в следующие годы: особенно резко она была выражена в 1958—1959 гг.

Очень высокий и неустойчивый уровень перед паводком, медленный и поздний подъем воды, очень поздний пик и стремительный спад воды при зарегулированном стоке создают совершенно иные условия для размножения воблы, леща и судака. Однако изменение условий размножения по-разному сказывается на величине урожая этих рыб. Особенно резко эта разница выражена в годы с низким паводком (1956 и 1959).

Как правило, в годы с очень высоким паводком (свыше 300 см от нуля астраханской рейки) даже при зарегулированном стоке Волги наблюдается высокий урожай воблы, леща и судака. При низком паводке урожай воблы может быть как низким, так и высоким. Урожай леща и судака при малом сбросе воды всегда остается на низком уровне. Чем можно объяснить такое различие в величине урожая рыб при одних и тех же условиях водности?

Такие различия в величине урожая рассматриваемых видов рыб при одном паводке, на наш взгляд, можно объяснить, во-первых, разной приспособленностью тех или иных видов рыб к изменению условий размножения и, во-вторых, влиянием гидрометеорологических условий.

При зарегулированном стоке Волги вобла, в отличие от леща, кроме половодно-львенной и куатучной системы, интенсивно использует для нереста систему мелких протоков и ериксов дельты, особенно в годы с низким паводком (1956, 1959), когда половодная система очень слабо залита. Плотность икры в протоках и ериках нижней зоны дельты, по данным Н. П. Тамасийчук, Н. К. Винокова и нашим, равна плотности

в полоях и култуках, а в некоторые годы (например 1956—1958) даже значительно выше. Очень важную роль при этом играют термический режим во время хода, нереста, а затем инкубации икры и выклева личинок.

В 1959 г. весенний прогрев воды был интенсивнее, чем в 1956 г. Средняя месячная температура воды в апреле 1959 г. равнялась $4,2^{\circ}$, 1956 г. — $3,4^{\circ}$, в мае соответственно $12,1$ и $10,8^{\circ}$. В результате хорошего прогрева воды вобля в 1959 г. шла и нерестилась в более ранние и сжатые сроки. Выклев личинок был также ранний и дружный. Первые единичные личинки воблы в низовьях Кировского банка появились 8 мая, а в начале четвертой пятидневки мая очень много их встречалось в протоках. В 1956 г. при слабом прогреве воды личинки появились 11—12 мая. Несмотря на большое количество отложенной в протоках и ериках икры, такого массового скопления личинок, как в 1959 г., не наблюдалось.

Таким образом, большая пластичность воблы в отношении использования нерестовой площади при благоприятном термическом режиме в 1959 г. способствовала очень обильному выходу молоди воблы в море даже при низком паводке. Показатель урожая воблы в 1959 г. равен 184 шт. на 1 час траления при среднем многолетнем 122. В 1956 г. при такой же высоте паводка, но при слабом прогреве воды показатель урожая воблы был средним (125 шт. на 1 час траления).

Урожай леща при низком паводке, как правило, очень невелик. В отличие от воблы, лещ даже при низком паводке весьма слабо использует для нереста систему ериков и протоков. Основные нерестилища его как до зарегулирования стока Волги, так и после этого расположены на полоях и племнях низовьев дельты, а также в култушной зоне. В маловодные годы пойменная и култушная система (основные места нереста леща) почти не заливается. Более того, за последние годы, особенно в 1959 г., нерестовые площади леща в култушной зоне значительно сократились.

Малое использование култушной зоны лещом, на наш взгляд, связано с весьма слабой проточностью этой зоны в период паводка. При почти полном отсутствии проточности газовый режим в култуках становится совершенно непригодным для откладки икры и инкубации личинок. Как показали наши наблюдения, содержание кислорода в воде в култушной зоне Кировского банка в разгар нереста леща (вторая—третья пятидневки мая) в ранние утренние часы (5—6 час.) было очень мало и составляло лишь $1,4$ — $2,9$ см³/л, вечером же (19 час.) оно достигало $4,6$ — $8,4$ см³/л.

Резкие суточные изменения кислородного режима губительно сказались на инкубации отложенной икры леща. Значительная часть ее (от 10 до 41%) на вторые и третьи сутки после нереста оказалась мертвой.

Ухудшению газового режима култушной системы способствует также очень раннее ее заливание, вызванное усиленным сбросом воды через плотину в предпаводковый период. При очень раннем заливании создаются благоприятные условия для гниения прошлогодней растительности.

При очень медленном и малом подъеме паводка уровень воды в култушной зоне подвержен частому и резкому влиянию ветровых сгонно-нагонных явлений, которые также губительно сказываются на отложенной в этой зоне икре. Мы наблюдали это в разгар нереста леща в первой декаде мая 1959 г., когда икра, отложенная в прибрежных

зарослях тростинка и в мелких протоках, из-за быстрого падения уровня воды после сильного нагона почти полностью погибая.

Следовательно, после зарегулирования стока Волги условия нереста и выхода молоди при малом сбросе воды через плотину становятся особенно неблагоприятными.

Величина урожая судака при малом сбросе паводковых вод зависит в основном не от величины нерестовой площади, а от условий питания молоди, особенно на ранних этапах развития, при переходе на активное питание. По данным В. С. Танасийчук, до зарегулирования стока Волги в годы с низким паводком урожай судака также определялся главным образом условиями нагула личинок.

В годы с низким паводком выклюнувшиеся личинки судака лишены возможности попасть на богатые кормом пойменно-ильменные площади и вынуждены оставаться в очень бедной кормом речной системе, где гибель их от недостатка корма может быть весьма значительна. Аналогичная точка зрения о влиянии условий откорма личинок при зарегулированном стоке Дона на численность донского судака высказана в докладе Е. Г. Бойко на настоящем совещании.

Таким образом, при зарегулированном стоке Волги для обеспечения высокого урожая рыб необходимо установить более равномерный сброс воды через плотину в весенний период. Кроме того, в целях создания лучшей проточности нужно мелиорировать нерестовые участки кутучной зоны.

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И ЧИСЛЕННОСТИ СТАДА ВОЛЖСКОГО СУДАКА

А. Г. Кузьмин

(Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии — КаспНИРО)

В Северном Каспии нет специального промысла судака. Его добывают вместе с другими частичковыми рыбами посредством орудий лова, рассчитанных на лов воблы. Вследствие этого стадо судака используется нерационально. Ловится он с двухлетнего возраста, тогда как в массе достигает половой зрелости на третьем году. В среднем за 27 лет двухлетки и двухгодовики составляют 63,5% общего улова в море и реке, а неполовозрелые особи 67% (Кузьмин, 1956; Бердический, 1958).

Систематические наблюдения за состоянием запасов волжского судака ведутся с 1932 г. Установлено, что изменения численности судака как из года в год, так и по периодам обусловлены в основном численностью поколений. Кроме того, изменение природных условий в дельте Волги и Северном Каспии в связи с падением уровня моря повлияло, во-первых, на распределение судака и, во-вторых, на организацию промысла. Все это сказалось на возрастном составе уловов, интенсивности вылова и численности судака.

Можно выделить три периода, различающиеся как по природным условиям, так и по условиям промысла: тридцатые, сороковые и пятидесятые годы. Период тридцатых годов соответствует нормальному и переходному состоянию дельты Волги и Северного Каспия. В сороковых годах были уже хорошо выражены изменения, связанные с падением уровня моря. Они описаны Н. П. Танасийчуком (1948). Мелководная опресненная предустьевая зона в этот период значительно расширилась и продвинулась в море. В связи с этим рыбы, в том числе половозрелый судак, обитавшие в опресненной зоне, распространились далеко в море и стали в большем количестве, чем прежде, проникать в морскую промысловую зону. Произошло совмещение площадей нагула взрослых рыб и их молоди.

В сороковых годах изменилась и организация промысла. В море усилился прибрежный лов, общая же мощность морского промысла сократилась. Это вызвало относительное ослабление вылова в зоне распространения двухлетнего судака и увеличение вылова в зоне распространения старших возрастных групп. К концу сороковых годов морской промысел восстановился. В то же время в связи с обмелением

промысел переместился дальше в море по сравнению с тридцатыми и сороковыми годами и в большей степени стал охватывать эту часть пространства рыб, что привело к повышению вылова молоди и к усилению вылова судака в море.

Эти положения подтверждаются изменениями в соотношении между морскими и речными уловами разных возрастных групп судака (рис. 1, 1). В тридцатых годах в море вылавливалось в среднем около 84% всего улова двухлетков и двухгодовиков. В сороковых годах вследствие изменившихся распространения судака и размещения промысла в море вылавливалось только 61% всех двухлетков и двухгодовиков. В пятидесятых годах, с восстановлением прежнего положения в морском промысле, вылов этих возрастных групп в море повысился, но не до уровня тридцатых годов, а в среднем только до 71% ввиду того, что увеличилось количество двухлетнего судака в реке.

В сороковых годах, в связи с сокращением морского промысла и его перемещением к берегам, замедлился темп вылова поколений. В тридцатых годах двухлетков и двухгодовиков вылавливалось в среднем около 65% всего поколения, в сороковых же годах около 50% (рис. 1, 3). В пятидесятых годах вследствие расширения морского промысла и увеличения количества двухлетков в реке темп вылова поколений снова ускорился и еще в большей степени, чем в тридцатых годах. В среднем вылов двухлетков и двухгодовиков достиг 78,5% всего поколения; особенно сильно (до 80—85%) он увеличился в конце периода с 1955—1956 гг. Соответственно изменялась и общая интенсивность вылова судака (рис. 1, 2). По отношению к промысловому запасу улов судака в тридцатых годах составлял в среднем 70%, в сороковых годах понижался до 64% и в пятидесятых годах снова поднялся до 82%.

Возрастной состав уловов судака в разные годы зависит от мощности поколений. С появлением урожайного поколения обычно в уловах увеличивается процент двухлетнего судака, на следующий год —

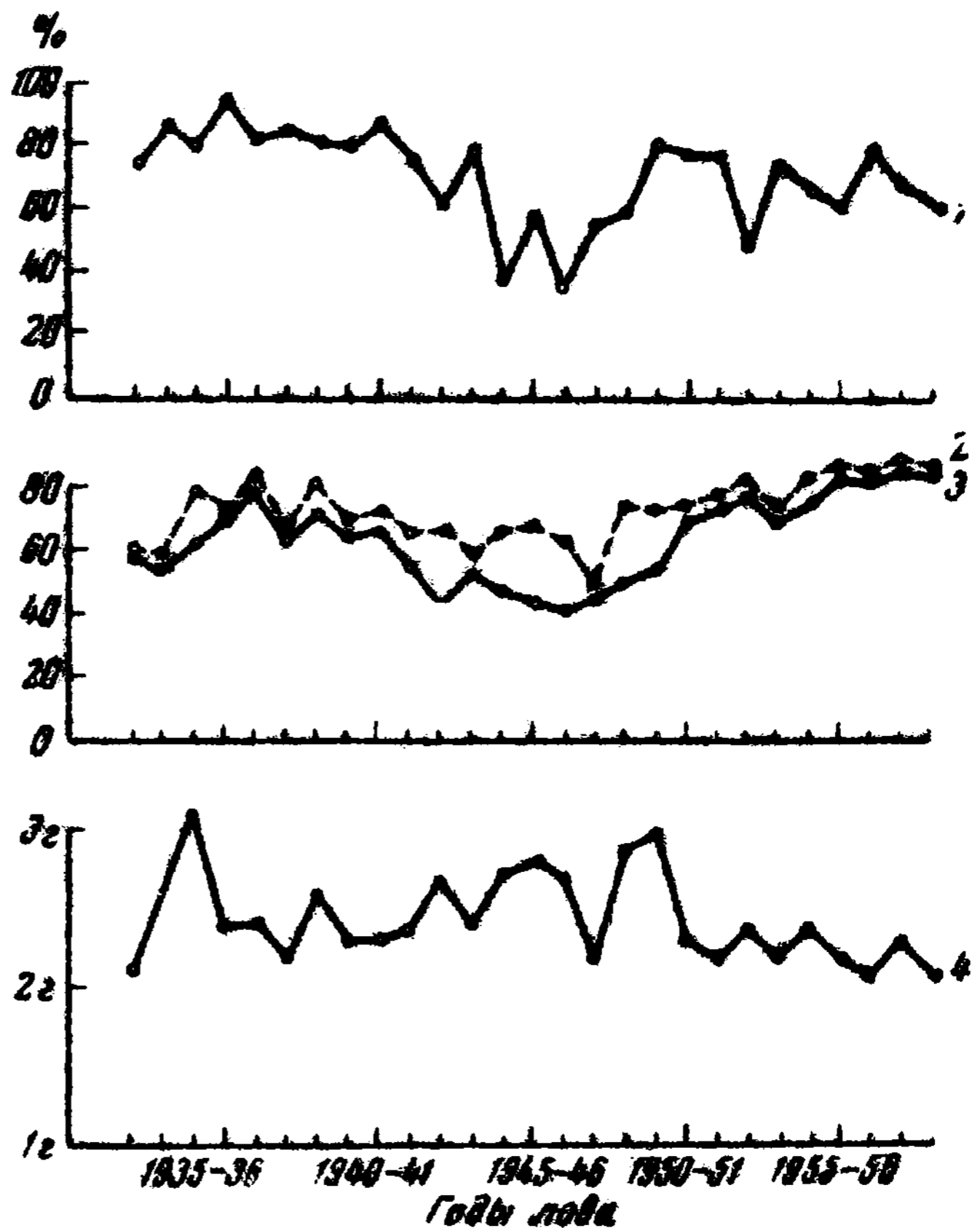


Рис. 1. Уловы двухлетков и двухгодовиков, интенсивность вылова и средний возраст волжского судака
1 — морские уловы двухлетков и двухгодовиков, % к общим уловам; 2 — общая интенсивность вылова судака, %; 3 — интенсивность вылова двухлетков и двухгодовиков, %; 4 — средний возраст волжского судака в общих уловах по морю и реке

трехлетнего и на третий год — четырехлетнего. Примером может служить заметно повышенное значение поколений 1931, 1936, 1940, 1946 и 1950 гг. (см. табл.).

Возрастной состав волжского судака в
общих уловах по морю и реке (в %)

Год лова	Год рождения двух- летков	Возраст						Средний возраст
		1 + и 2	2 + и 3	3 + и 4	4 + и 5	5 + и 6	6 + и 7	
1932—1933	1931	90,58	6,85	2,30	0,13	0,14	—	2,1
1933—1934	1932	48,30	47,00	4,50	0,20	—	—	2,6
1934—1935	1933	22,84	44,65	29,89	2,61	0,01	—	3,1
1935—1936	1934	77,32	11,49	8,72	2,42	0,05	—	2,4
1936—1937	1935	63,26	34,34	1,89	0,36	0,15	—	2,4
1937—1938	1936	84,48	13,34	2,11	0,04	0,03	—	2,2
1938—1939	1937	43,80	51,10	5,00	0,10	—	—	2,6
1939—1940	1938	76,80	16,70	6,30	0,20	—	—	2,3
1940—1941	1939	68,20	29,80	1,70	0,30	—	—	2,3
Среднее	—	63,95	28,36	6,94	0,71	0,04	—	2,4
1941—1942	1940	62,70	35,21	1,84	0,24	0,01	—	2,4
1942—1943	1941	28,60	68,50	2,70	0,20	—	—	2,7
1943—1944	1942	73,10	19,90	6,70	0,30	—	—	2,3
1944—1945	1943	38,30	57,90	3,40	0,40	—	—	2,7
1945—1946	1944	31,49	57,81	10,26	0,26	0,18	—	2,6
1946—1947	1945	38,30	54,14	7,43	0,13	—	—	2,7
1947—1948	1946	85,00	13,10	1,60	0,30	—	—	2,2
1948—1949	1947	14,44	82,98	2,81	0,18	0,08	0,01	2,9
1949—1950	1948	38,66	24,04	36,22	1,00	0,07	0,01	3,0
Среднее	—	45,62	45,96	8,05	0,33	0,04	0,002	2,6
1950—1951	1949	73,94	22,79	2,56	0,69	0,02	—	2,3
1951—1952	1950	78,93	18,35	2,59	0,08	0,05	—	2,2
1952—1953	1951	59,40	40,20	0,40	—	—	—	2,4
1953—1954	1952	80,14	16,43	3,39	0,04	—	—	2,2
1954—1955	1953	66,00	33,00	1,00	—	—	—	2,4
1955—1956	1954	80,80	18,80	0,40	—	—	—	2,2
1956—1957	1955	83,80	13,00	0,20	—	—	—	2,1
1957—1958	1956	73,10	26,55	0,35	—	—	—	2,3
1958—1959	1957	93,90	5,90	0,20	—	—	—	2,1
Среднее	—	77,00	21,67	1,23	0,09	0,01	—	2,2

Кроме того, возрастной состав менялся в зависимости от интенсивности вылова. В сороковых годах возрастной состав уловов судака повысился по сравнению с тридцатыми годами, а в пятидесятых годах снова понизился (рис. 1, 4). Двухлетков и двухгодовиков судака в тридцатых годах было выловлено в среднем 64%, в сороковых годах — 46%, а в пятидесятых годах — 77%. Количество же трехлетков и трехгодовиков, наоборот, в сороковых годах увеличилось до 46% вместо 28% в тридцатых годах, а в пятидесятых годах понизилось до 22%. Максимальный возраст судака в тридцатых годах был равен шести годам, в сороковых годах повысился до семи лет, в пятидесятых годах понизился до четырех лет.

Средний возраст судака по указанным периодам был равен соответственно 2,4, 2,6 и 2,2.

Пополнение используемой части стада судака двухлетками, по данным В. С. Таласийчук (1957), определяется величиной урожая сеголет-сеголетков по сравнению с тридцатыми годами понизилась, но в сороковых и пятидесятых годах существенно не изменилась (рис. 2, сверху). Численность же двухлетков (определенная по вылову поколения в течение ряда лет во всех возрастах), которыми пополнялись запасы судака в пятидесятых годах, несколько уменьшилась по сравнению с сороковыми годами (рис. 2, внизу). В указанные периоды она была равна соответственно 52, 30 и 27 млн. штук. Уменьшение количества двухлетков является следствием понижения выживания сеголетков в пятиде-

сятых годах, когда создавались условия, способствовавшие не увеличению прилова молодн промысловыми орудиями лова (совпадение площадей нагула взрослых рыб и молодн, смещение промысла в море, усиление захода молодн в реку).

Соответственно уменьшению пополнения уменьшились запасы и уловы судака (рис. 3). Средняя величина промыслового запаса, вычисленная по способу А. Н. Державина (1922) и Е. Г. Бойко (1934), в тридцатых, сороковых и пятидесятых годах выражалась соответственно в 75, 48 и 33 млн. штук, а

средняя величина улова в 52, 30 и 27 млн. штук. Уловы изменялись пропорционально изменениям численности поколений в двухлетнем возрасте, изменения же промыслового запаса имели несколько иной характер, по-видимому, в связи со степенью интенсивности вылова. В сороковых годах, когда интенсивность вылова судака понизилась, запас уменьшился в меньшей мере, чем улов. В пятидесятых же годах, при увеличении интенсивности вылова, запас по сравнению с уловом уменьшился в большей степени.

Особенно сильно уменьшилась в пятидесятых годах численность судака трех лет и старше — с 18 млн. шт. до 6,5 млн. шт., или на 64%, при уменьшении всего промыслового запаса только на 30%. С 1953 г. численность судака трех лет и старше дошла до таких малых величин, каких не наблюдалось за предыдущие два десятилетия. При таком положении можно опасаться, что недостаток производителей будет сказываться на численности поколений.

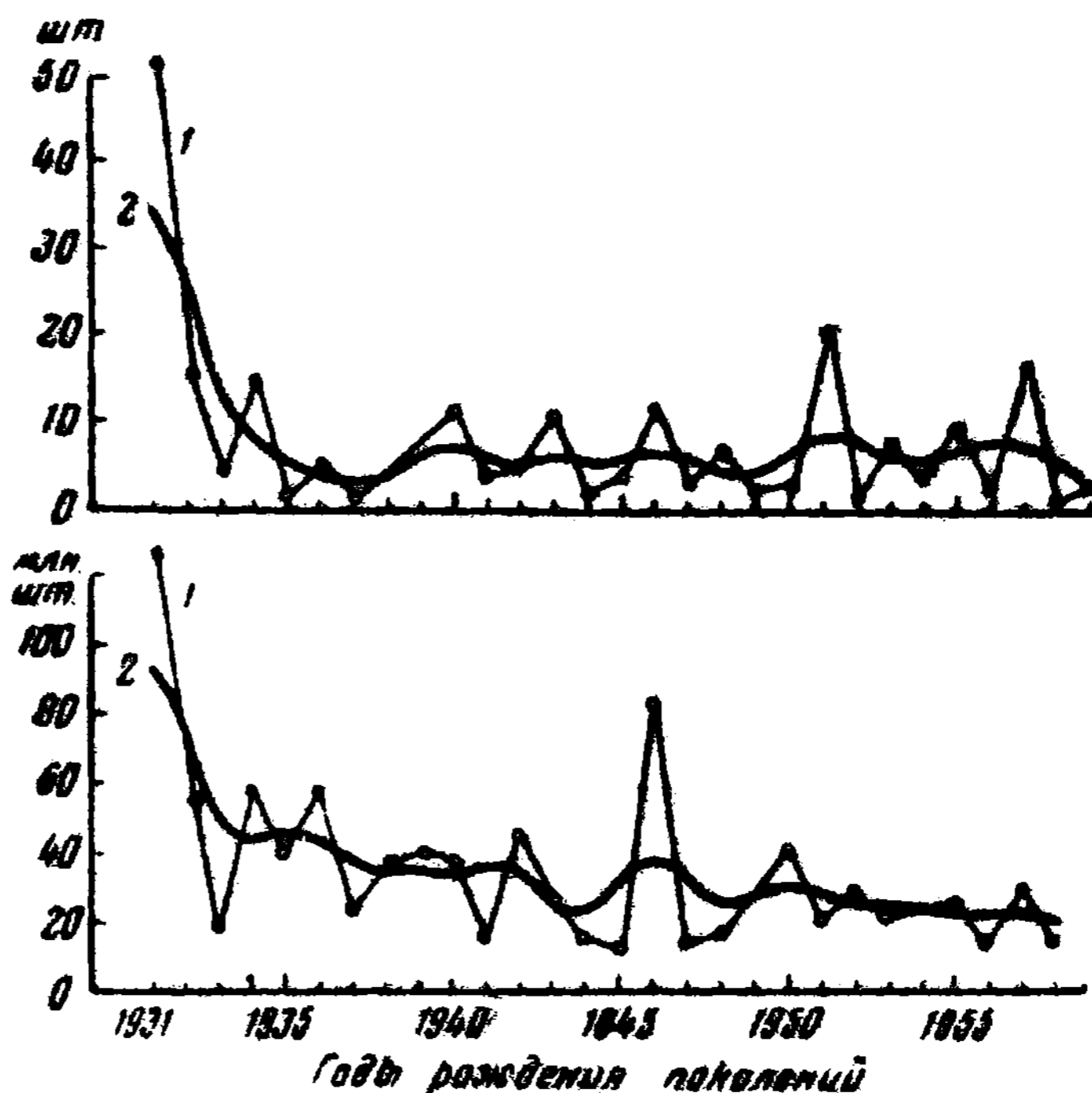


Рис. 2. Показатели урожая сеголетков и промысловая мощность поколений волжского судака

Вверху — средние уловы сеголетков за час траления; внизу — вылов поколений промыслом; 1 — фактические значения; 2 — оценочные по скользящим средним

Уловы в весовом выражении уменьшились в пятидесятых годах в значительно большей степени, чем уловы, выраженные в штуках. Это обусловлено омоложением состава судака. Замедление темпа роста могло быть причиной уменьшения веса улова только в 1959 г., так как, за исключением этого года, в пятидесятых годах не наблюдалось замедления темпа роста, судя по средней длине и среднему весу судака разного возраста (рис. 3).

Из рассмотренных многолетних материалов видно, что в пятидесятых годах интенсивность вылова судака была чрезмерна, и стадо его использовалось нерационально. На это указывает ряд фактов: уменьшение запасов и уловов при увеличении интенсивности вылова; большая степень уменьшения промыслового запаса, чем пополнения; понижение возраста и резкое преобладание в уловах и запасах самой молодой неполовозрелой возрастной группы; резкое уменьшение с середины пятидесятых годов численности трехлетков и старших возрастных групп; понижение максимального возраста с шести-семи до четырех лет.

Чтобы сохранить и увеличить запасы судака, увеличить его уловы и повысить качественный состав следует понизить интенсивность вылова, повысить возраст эксплуатируемой части стада. Промысел должен использовать судака не с двухлетнего, а с трехлетнего возраста, когда основная масса поколения достигает половой зрелости. Это может быть осуществлено путем увеличения размеров ячей в промысловых орудиях лова, ограничения или прекращения морского лова и сосредоточения промыс-

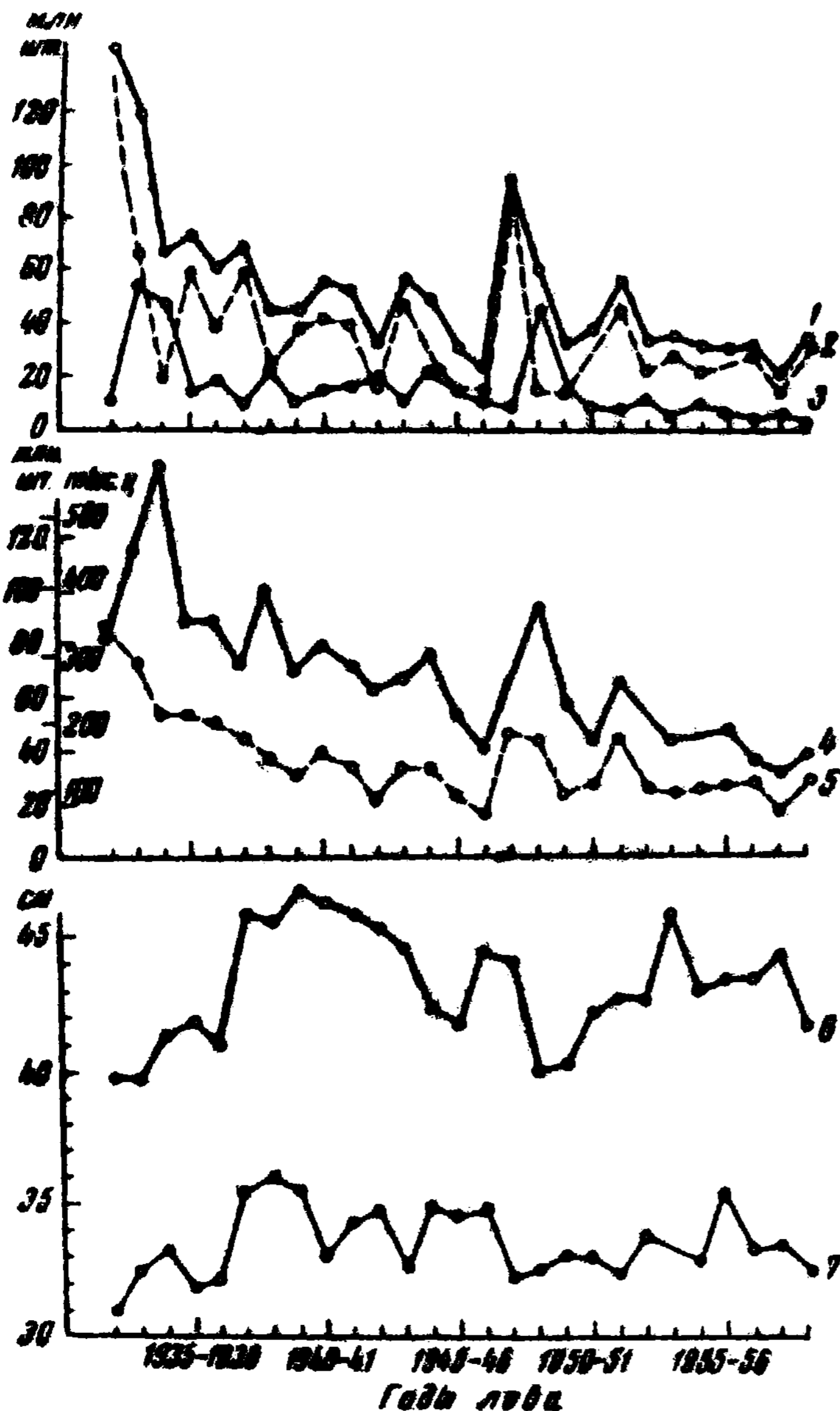


Рис. 3. Запасы (вверху), уловы (посередине) и средние размеры (внизу) волжского судака

1 — общий промысловый запас; 2 — запас двухлетков и двухгодовиков; 3 — запас трехлетков и старше; 4 — уловы, тис. п.; 5 — улов, млн. шт.; 6 — средняя длина (от конца рыла до основания спинки лучей хвостового плавника) трехлетков и трехгодовиков; 7 — то же двухлетков и двухгодовиков

масса поколения достигает половой зрелости. Это может быть осуществлено путем увеличения размеров ячей в промысловых орудиях лова, ограничения или прекращения морского лова и сосредоточения промыс-

ла в речных водах. Так как специального промысла судака не ведется, добиться этих целей можно только путем реорганизации всего рыболовства на Северном Каспии, необходимой в интересах охраны молоди не только судака, но и других промысловых рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Бердичевский Л. С. 1958. Биологическое обоснование регулирования северокаспийского рыболовства. М., изд. Росглаврыбвода.
- Бойко Е. Г. 1934. Оценка запасов кубанского судака.— Раб. Дюно-Кубанск. научн. рыбохоз. станции, вып. 1.
- Державин А. Н. 1922. Севрюга.— Изв. Баклинск. ихтиол. лабор., т. 1.
- Кузьмин А. Г. 1956. Характеристика состояния запасов судака в Северном Каспии (по материалам 1955 г.).— Аннот. к раб., выполн. Всес. н.-и ин-том морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО) в 1955 г. Сб. 1.
- Танасийчук В. С. 1957. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб.— Труды Касп. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (КаспНИРО) т. XIII.
- Танасийчук Н. П. 1948. Влияние изменений гидрологического режима Северного Каспия и понижения уровня моря на распределение и запасы полупроходных рыб.— Рыбн. хоз., № 3.
-

ЗНАЧЕНИЕ ПАВОДКОВОГО ПЕРИОДА В СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Н. А. Константинов

(Сталинградское отделение Государственного научно-исследовательского
института озерного и речного рыбного хозяйства — ГосНИОРХ)

Бытовой гидрологический режим Нижней Волги характеризуется резко выраженным чередованием паводкового и меженного периодов. Средняя продолжительность паводка около 2,5—3 месяцев, с апреля по конец июня — середину июля. Максимальное стояние уровня паводковых вод приходится на конец мая — начало июня. Высота уровня во время весеннего половодья превышает минимальный горизонт воды на 15—17 м, пойма заливадается местами шире, чем на 20 км. Температура начинает нарастать также с апреля ($0,3-0,5^{\circ}$), летний максимум ($22-25^{\circ}$) отмечается в июле-августе. К концу ноября температура опускается до 0° . После зарегулирования стока Куйбышевской плотинной (осенью 1955 г.) на участках Волги ниже плотины отмечались повышение уровня воды в зимний период, более стремительный спад паводковых вод и некоторое снижение максимума летних температур (на $3-5^{\circ}$). Основные же черты бытового гидрологического режима реки сохранились.

За период весеннего половодья сбрасывается около 70% годового стока Волги, насыщенного большим количеством взвешенных минеральных и органических веществ. По мере уменьшения скоростей течения при выходе полых вод на пойму эти вещества, осаждаваясь, обеспечивают высокую продуктивность планктона и бентоса ее водоемов. Биомасса бентоса заиленных грунтов пойменных водоемов в четыре-пять раз превышает биомассу бентоса песчаного грунта русла реки (песчаный грунт занимает около 90% площади русла). Средняя биомасса планктона в озерах поймы и мелководных затоках в 12—15 раз выше, чем в русле. Естественно, что большинство видов рыб Нижней Волги в весеннее половодье покидает стремительный, мутный поток русла и выходит на обширные пространства поймы для нереста и нагула. Со спадом паводковых вод рыбное население возвращается в русло реки и постоянные водоемы поймы. В связи с резким сезонным различием условий жизни рыб в реке и ее пойме складываются специфические для каждого вида приспособительные связи с этими условиями, находящие свое выражение в сезонной динамике распределения, относительной численности, экологии нереста, характере питания, сезонной динамике биологических показателей: линейного и весового роста, упитанности, жирности, темпа созревания половых желез.

Мы рассматриваем биологические показатели у пяти видов рыб: леща, густеры, синеца, судака и щуки, у которых характер и продолжительность связи с поймой различны.

Лещ характеризуется длительным созревaniem поколения (от четырех до восьми лет), ранним (в средних числах мая), коротким (4—5 дней) и единовременным икрометанием на полоях. Начало интенсивного питания у неполовозрелого леща отмечается в первой, у нерестового — во второй половине мая. Годовое кольцо на чешуе в массе закладывается в конце мая — начале июня. Наиболее интенсивный линейный и весовой прирост тела леща наблюдается в июне (рис. 1). Упитанность (рис. 2) и жирность достигают наиболее высоких показателей также в июне.

Сезонные изменения количества внутреннего жира тесно связаны с состоянием зрелости половых желез (рис. 3). В апреле показатели жирности половозрелых и неполовозрелых особей низкие. В мае жирные запасы у неполовозрелой и посленерестовой частей популяции быстро пополняются, а нерестующие рыбы еще сильнее худеют. После июньского максимума накопления жира вновь отмечается расходование его, особенно у половозрелых лещей. К концу лета лещ придерживается русла, и питание его ослабевает.

Интенсивная растрата жира в летне-осеннее время сопровождается высоким развитием половых желез. Коэффициент зрелости гонад самок леща в октябре достигает 60—70%, его величины в мае перед нерестом (см. таблицу).

Темп созревания гонад у самок некоторых видов рыб Нижней Волги

Вид	Возраст, годы	Коэффициент зрелости			
		в мае	% к майскому		
			май	август	октябрь
Лещ	5—9	11—18	100	40	70
Густера	3—5	14	100	20	40
Синец	3	7	100	50	70
Судак	4	10	100	8	—
Щука	3	19	100	—	24

Для леща Нижней Волги интенсивное развитие гонад в осенний период имеет глубокое приспособительное значение, обеспечивающее воспроизводство этого вида в условиях кратковременного нагула, длительного полуголодного существования и колеблющихся, в зависимости от хода паводка, сроков нереста. Поэтому накопленный в период нагула жир расходуется в первую очередь на развитие гонад; этим обуславливается наиболее биологически выгодный для популяции леща ранний нерест. Короткий и одноразовый, он обеспечивает продолжительность нагула молодых на полоях, ее своевременный скат и, следовательно, высокую выживаемость потомства. В обсыхающих водоемах поймы молодь леща составляет 2—3% всех видов.

Иной путь обеспечения достаточной для сохранения вида численности наблюдается у густеры. Ее поколения созревают рано и дружно, в три-четыре года, при малых размерах производителей; икрометание порционное, в мае-июне. Эти свойства компенсируют высокую гибель потомства в обсыхающих водоемах поймы. По нашим материалам, сегодняшние густеры составляют более 26% всех видов во временных (отшнурованных) водоемах. Густера дольше держится на пойме, питается

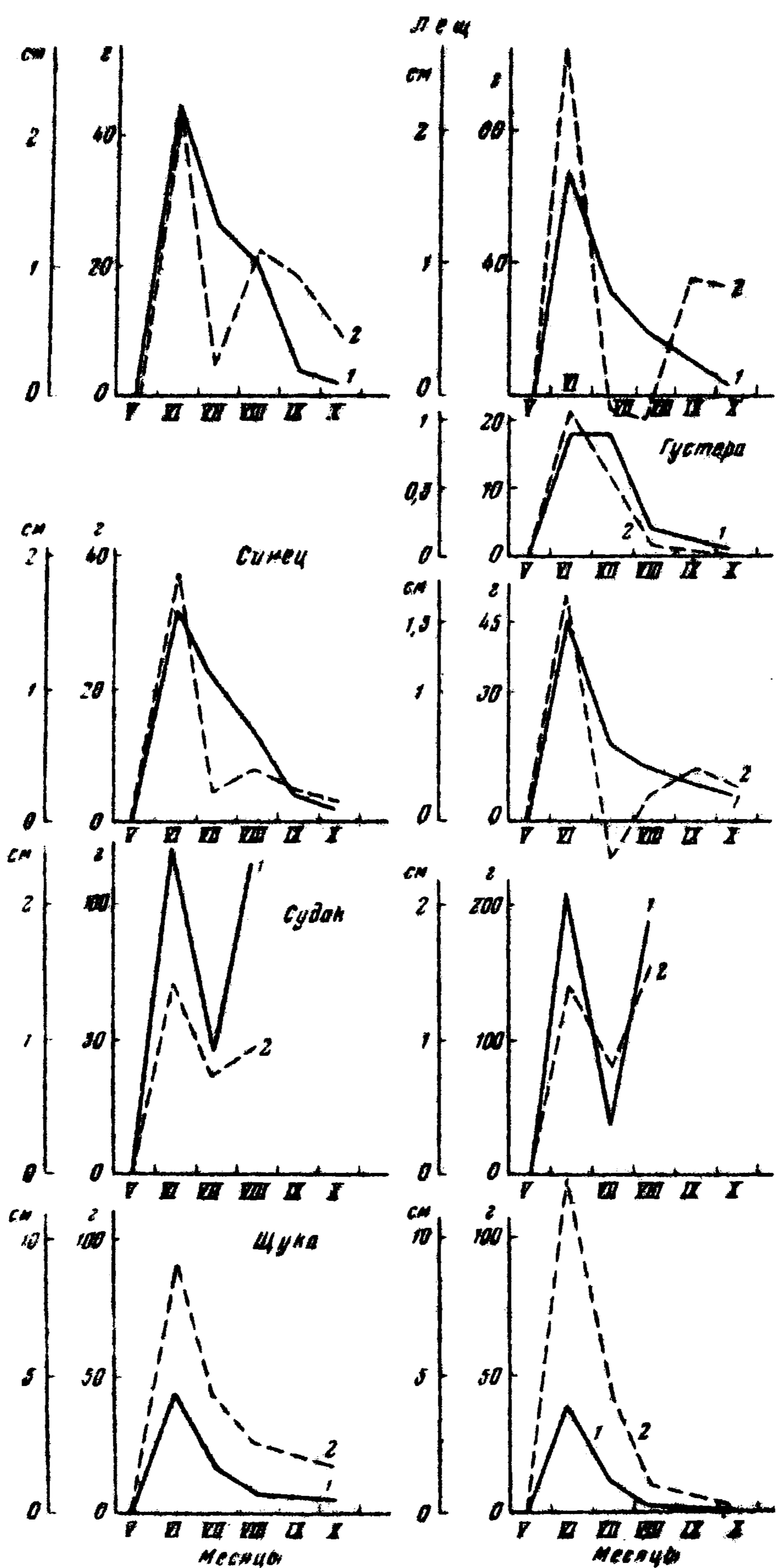


Рис. 1. Сезонная динамика линейного (1) и весового (2) ежемесячного прироста тела рыб Нижней Волги
 Сплошная — неполовозрелые, штриховая — половозрелые

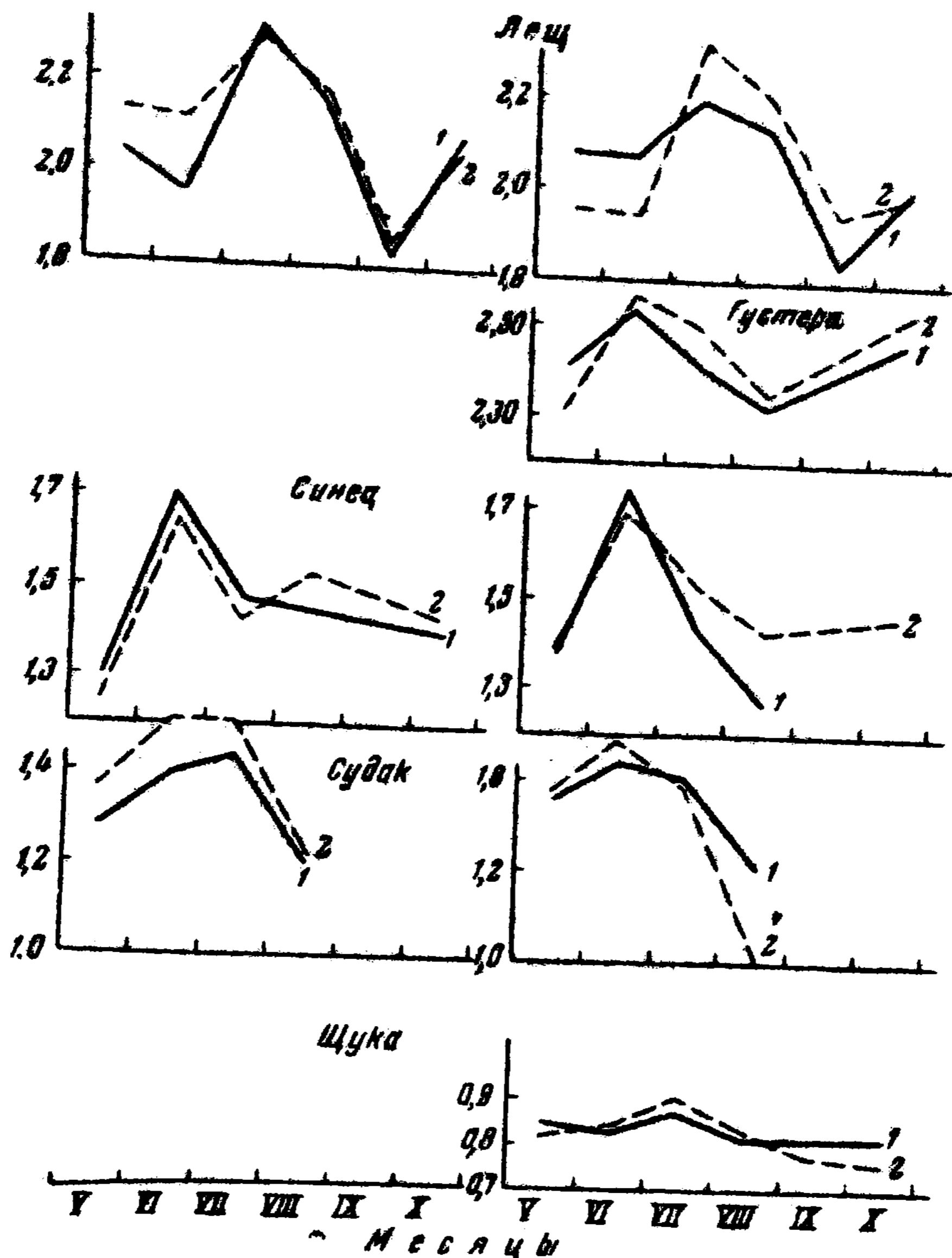


Рис. 2. Сезонная динамика упитанности (по Фультону) рыб Нижней Волги

Слева — неполовозрелые; справа — половозрелые, 1 — самцы; 2 — самки

в периоды созревания очередной порции икры. Сезонные изменения биологических показателей густеры несколько отличаются от этих показателей у леща. Упитанность (рис. 2), жирность (рис. 3), интенсивность линейного и весового приростов (рис. 1) относительно высоки в течение июня-июля. Характерно для густеры относительно медленное расходование жира в соответствии с более низким развитием гонад осенью (см. таблицу).

У синеца наблюдаются такой же, как у леща, кратковременный и ранний нерест (10—15 мая), невысокий процент гибели молоди на полях, но поколения созревают дружно и рано, в трех-четырёхгодовалом возрасте. Участки луговой поймы с высокой биомассой планктона начинают терять связь с руслом уже в последних числах июня, поэтому

синца вынужден рано покидать их. В русле же и в затоках планктон значительно беднее. Период основного нагула синца короткий, и необходимые для нормального развития организма величины биологических показателей достигаются в очень жесткие сроки. У синца резко выражены июньские максимумы линейного и весового приростов (рис. 1), численности (рис. 2) и жирности (рис. 3). Жирность резко падает к осени, особенно у созревающих особей. Коэффициент зрелости к этому времени составляет 70% майского (см. таблицу).

В различных направлениях складываются взаимоотношения со средой у судака и щуки. Оба хищника имеют широкий спектр пищевых компонентов, питаются круглый год, гонады у них развиваются постепенно, нерест начинается рано. Но есть и черты глубокого различия.

Судак, житель русла в межень, нерест у него кратковременный, молодь и взрослые рыбы рано покидают пойму. При переходе судака с поймы в реку его пищевые объекты резко изменяются. Линейный и весовой рост судака характеризуются двумя максимумами в июле и августе (рис. 1). Остальная часть годового роста завершается, видимо,

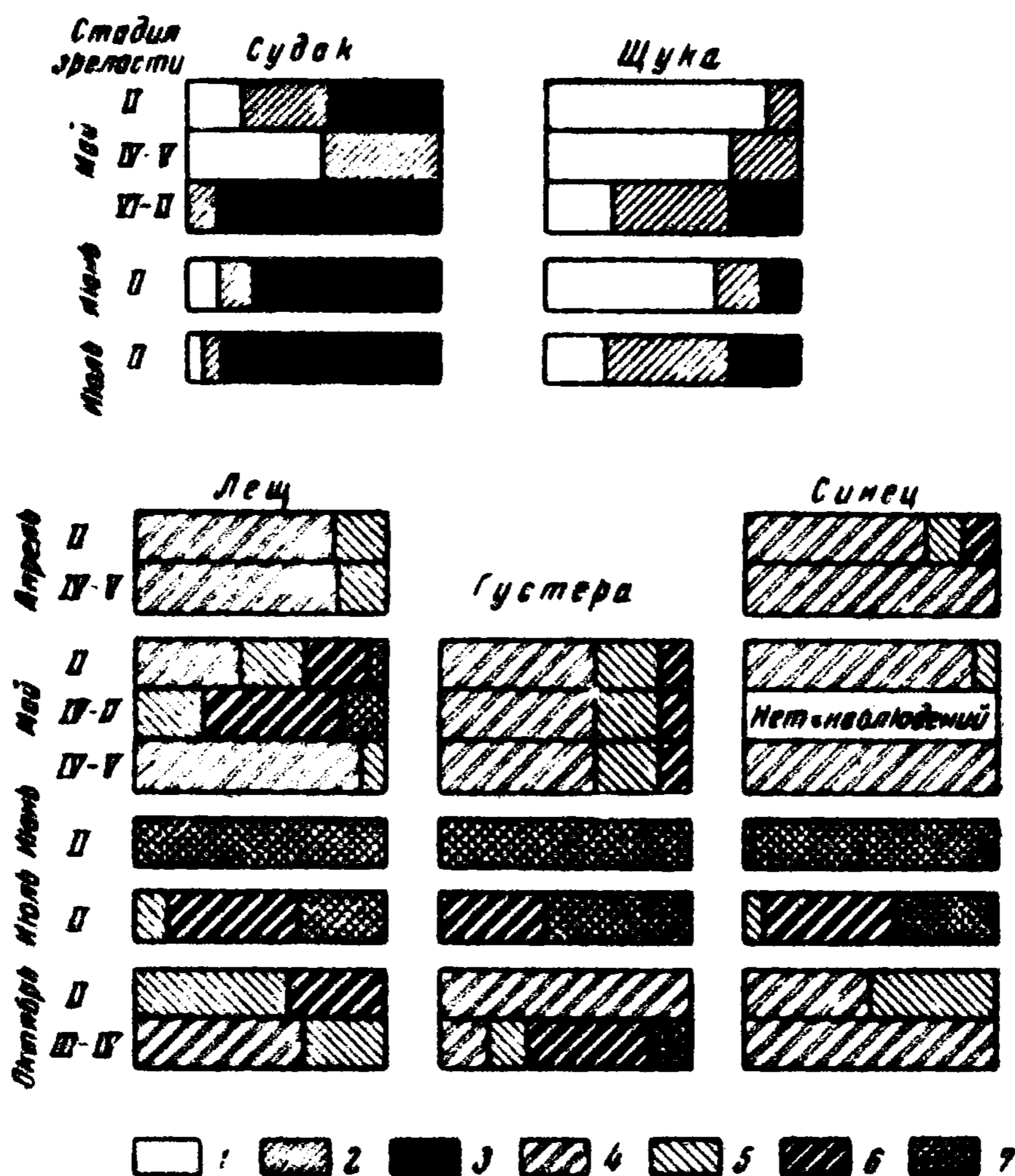


Рис. 3. Сезонные изменения жирности у рыб Нижней Волги. % от количества рыб

Коэффициент жирности: 1 — 0-1; 2 — <1; 3 — около 2, шкала жирности: 1 — 0-1; 2 — 1-2; 3 — 2-3; 4 — 3-4; 5 — 4-5

ранней весной, до закладки годового клада — в конце мая — начале июня. Показатели упитанности (рис. 2) и жирности (рис. 3) высоки в июне-июле.

У щуки, постоянного обитателя пойменных водоемов, нерест долгий и ранний, но растянутый. Щурята более позднего нереста питаются не только воданерестующими мирными рыбами. Пича карасей щуки очень разнообразна, особенно в мае, в зависимости от места ее обитания. Растянутым и разнообразным характером нагула щуки обусловлены слабые, без ясно выраженных максимумов, сезонные изменения показателей упитанности (рис. 2) и жирности (рис. 3); да эти показатели и невысоки. Линейный и весовой прирост щуки наиболее интенсивен в паводок (рис. 1).

Ежегодно меняющийся характер паводка, его высота, продолжительность, температура воды и скорости течения обуславливают ежегодно колеблющуюся величину кормовой базы поймы и величину нагульных и нерестовых площадей. В целом эта динамичность сказывается на колебаниях темпа роста по годам (рис. 4). У видов рыб, нагуливающих на пойме, интенсивный прирост или тенденция к его увеличению наблюдаются в годы высокого стояния паводковых вод (1955 и 1957), причем в 1957 г. рост был относительно слабее в связи с более крутым спадом уровня и, следовательно, менее длительным нагулом. В годы низкого стояния (1954 и особенно 1956) темп роста рыб уменьшился.

Сезонная динамика биологических показателей и годовая динамика темпа роста ясно свидетельствуют об определяющем значении паводка в жизнедеятельности пойменно-речных рыб Нижней Волги. Сделанный нами общий набросок закономерных взаимосвязей отдельных сторон жизни некоторых видов может быть использован при установлении общих закономерностей динамики стада, а следовательно

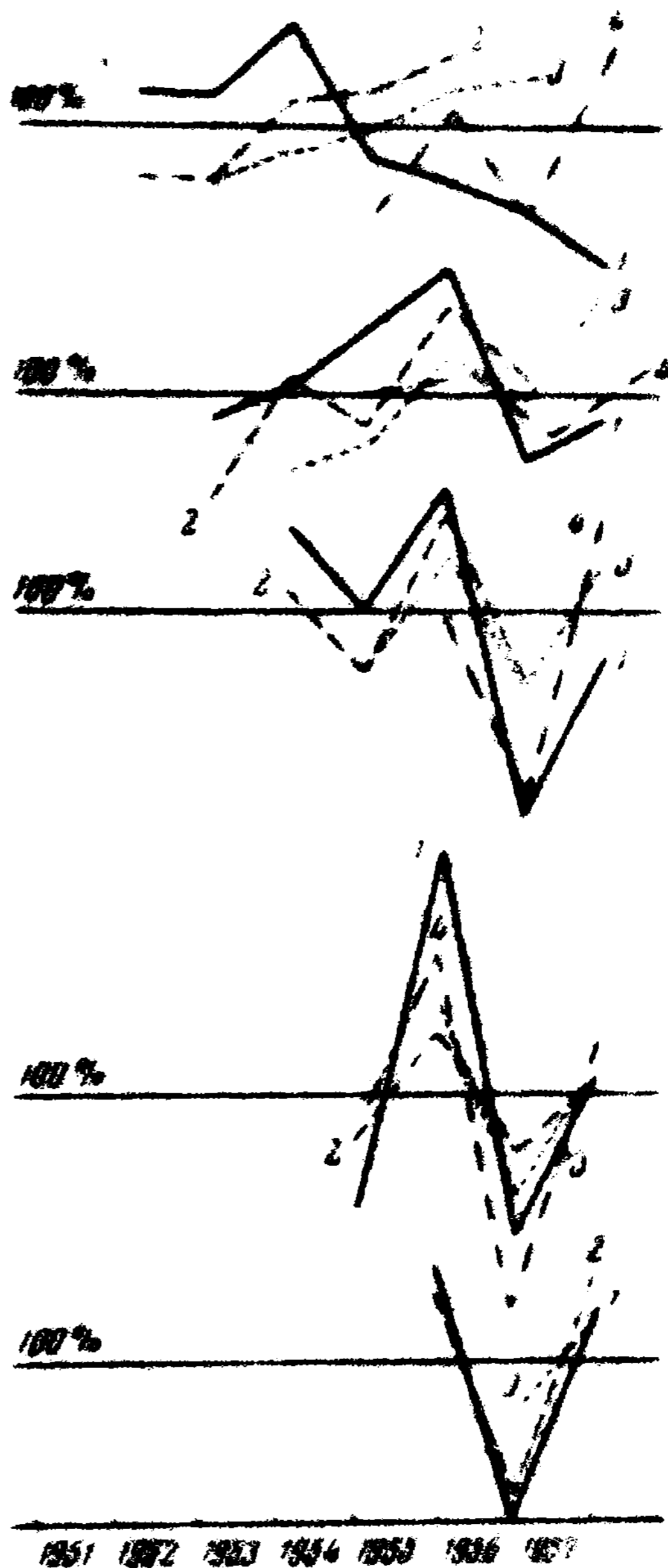


Рис. 4. Годовая динамика линейных приростов темпа роста леща (1), карася (2), карликовой карася (3) и щуки (4).

Приросты (по отношению к 1-му году): 1-го, 2-го, 3-го, 4-го, 5-го годов.

отдельных сторон жизни некоторых видов может быть использован при установлении общих закономерностей динамики стада, а следовательно

и динамики численности речных рыб. Полученные данные могут представлять интерес и ввиду тех глубоких изменений гидрологического режима водоема в результате создания водохранилища, которые несомненно скажутся на сезонной динамике биологических показателей и найдут отражение в изменении взаимодействий всех сторон жизни населяющих его видов рыб. Сезонные изменения биологических показателей могут быть использованы для решения практических вопросов, например определение сезонов лова, обеспечивающих более высокое качество сырья.

О ФАКТОРАХ, ВЛИЯЮЩИХ НА КОЛЕБАНИЯ УЛОВОВ РЫБ В АРАЛЬСКОМ МОРЕ

А. В. Володкин

(Аральское отделение Института иктиологии и рыбного хозяйства
Академии наук Казахской ССР)

Состояние сырьевых запасов рыб в Аральском море определяется взаимодействием следующих факторов: численностью промысловых рыб, условиями их размножения, кормностью водоема и интенсивностью вылова. Основное влияние на колебание уловов в Аральском море оказывают колебания численности поголовья стада главных промысловых рыб — леща, сазана и воблы.

Высокие показатели жирности этих рыб в Аральском море по сравнению с Каспием и сравнение темпа роста упитанности аральского леща с лещом из других водоемов дают основание сделать вывод, что численность промысловых рыб в Аральском море не лимитируется условиями кормности в период нагула в море.

В табл. 1 уловы рыбы во всем море сопоставлены с годами урожая соответствующих поколений и данными о водности моря в это время. При определении гидрологических условий, влияющих на мощность поколений леща, сазана и воблы, учтены температурный (воздуха и воды) и ветровой режимы в нерестовый период.

В годы с высоким уровнем моря условия на местах размножения рыб благоприятнее, чем при низком горизонте, так как при высоких горизонтах водообмен в нерестовых водоемах усиливается и значительно увеличивается площадь нерестилищ. Годы с высоким уровнем моря благоприятны для появления урожайных поколений молоди. Повышение численности молоди сказывается на увеличении уловов, когда обильные генерации молоди леща, сазана и воблы достигают зрелости. Напротив, годы, когда горизонт моря стоит низко, неблагоприятны для воспроизводства, и поколения этих лет малочисленны.

УЧЕТ УРОЖАЙНОСТИ МОЛОДИ

Работы по учету молоди основных промысловых рыб начаты на Аральском море в 1956 г. Судно «Джамбул» ловило молодь мальковым шестиметровым хамсаросовым тралом по 30 мнн. на каждой станции в зоне десятиметровой наботы. Судно «Олег Кошевой» вело лов в прибрежной зоне 18-метровой хамсаросовой волокушей, в кутец которой

Таблица 1

Уловы рыб при разной урожайности поколений и водность
Аральского моря

Год урожай- ного (+) и не- урожайного (-) поколения	Улов				Водность		
	выше среднего многолетнего		ниже среднего многолетнего		средний годовой уровень моря	средний годовой расход воды, м³/сек	
	год	тыс. ц	год	тыс. ц		Аму-Дарья (Читлы)	Сыр-Дарья (Кашанлык)
1924 (-)	—	—	1928	252,1	165	—	—
1925 (-)	—	—	1929	256,3	177	1510	520
1926 (+)	1930	349,1	—	—	164	1420	440
1927 (+)	1931	367,8	—	—	149	1360	338
1928 (-)	—	—	1932	307,9	144	1700	545
1929 (-)	—	—	1933	290,1	148	1550	550
1930 (-)	—	—	1934	262,3	135	1530	530
1931 (-)	—	—	1935	297,1	139	1640	620
1932 (+)	1936	351,6	—	—	—	1560	475
1933 (+)	1937	377,3	—	—	197	1510	414
1934 (+)	1938	421,6	—	—	180	2090	510
1935 (+)	1939	428,1	—	—	207	1520	455
1936 (+)	1940	379,3	—	—	164	1540	525
1937 (+)	1941	387,9	—	—	169	1360	476
1938 (-)	—	—	1942	300,0	156	1260	366
1939 (-)	—	—	1943	281,7	146	1210	350
1940 (-)	—	—	1944	249,9	124	1160	350
1941 (-)	—	—	1945	251,2	126	1030	445
1942 (-)	—	—	1946	236,3	129	1690	524
1943 (-)	—	—	1947	244,0	189	1600	513
1944 (-)	—	—	1948	262,0	130	1580	385
1945 (+)	1949	337,1	—	—	137	2040	485
1946 (+)	1950	352,4	—	—	152	1280	510
1947 (-)	—	—	1951	310,0	143	1110	340
1948 (+)	1952	330,7	—	—	115	1510	426
1949 (+)	1953	355,0	—	—	127	1810	526
1950 (+)	1954	351,0	—	—	144	1300	378
1951 (+)	1955	355,8	—	—	129	1060	449
1952 (+)	1956	406,2	—	—	130	1750	595
1953 (+)	1957	430,4	—	—	145	1740	620
1954 (+)	1958	431,2	—	—	163	1750	670
1955 (+)	1959	445,2	—	—	162	1330	530

Примечание. Средний улов за 25 лет составил 316,1 тыс. ц, а за 31 год — 330,1 тыс. ц.

былшит мешок из редкого газа. На каждой станции брали комплекс гидрометеорологических данных, планктон сетью Апштейна и бентос дночерпателем Петерсена 1/10 (по два дночерпателя).

Волокушные уловы в береговой зоне были качественно и количественно гораздо богаче траловых. Анализ собранного материала показал, что молодь воблы распространена повсеместно, где есть водная растительность, и предпочитает мелководные участки моря. Молодь леща и белоглазки приурочена больше к распресненным (предустьевым) районам моря, но встречается и на мелководье, и на глубине до 8 м. Молодь сазана держится в зоне мало доступных для облова зарослей водной растительности как в осолоненных, так и в опресненных участках моря. Молодь шеман, жереха и красноперки обитает только в прибрежной мелководной зоне, причем шемая предпочитает осолоненные морские участки, а жерех и красноперка встречаются почти повсеместно. Окунь найден на всех глубинах и при любой солености воды, а язь — только в береговых и чаще в опресненных зонах.

В прибрежной части моря в уловах мальковой волокушей на севере встречались вобла (69%), лещ (18%), сазан (3%) и прочие виды (10%). На северо-западе Малого моря в уловах мальковой волокушей вобла составила 78%, лещ 15%, сазан 2%, и молодь остальных видов рыб 5%. На юге моря этим же орудием лова молодь воблы поймана 70%, леща 5%, сазана 19%, а остальных видов рыб 6%.

В морской части Арала уловы молоди мальковым тралом дали воблы 52%, леща 45% и 3% сазана.

Уловы молоди в 1958 г. по видовому составу были разнообразнее (15 видов, а в 1956 и 1957 гг. — 7 видов). Молодь воблы по-прежнему занимала по численности первое место (тоже в 1959 г.); на втором месте была молодь леща, причем численность ее была выше, чем в 1956 и 1957 гг. Возросло количество молоди сазана, хотя ареал ее нагула в камышевых зарослях не был охвачен исследованием.

Установлены ареал и крайнее изобилие акклиматизированных объектов — бычков (бубыря, кругляка, песочника), атеринки и креветки. Мизиды, выпущенные в море в 1958 г., пока в икорную сеть, мальковый трал и мальковую волокушу не попадали.

Данные о средних уловах сеголетков леща приведены в табл. 2.

Таблица 2

Средний улов молоди леща в Аральском море
в июле — сентябре, шт.

Год	Судно	Орудие лова			
		мальковый трал, за 10 мин. траления	24-миллимет- ровый трал, за 1 час траления	36-миллимет- ровый трал, за 1 час траления	мальковая воло- куша, за 1 стандарт
1954	«Лев Берг»	—	114,6	44,0	—
1956	«Джамбул»	9,6 (26,4)	—	64,0	—
1957	«Олег Кошевой»	—	—	—	102,3 (1180,0)
	«Джамбул»	2,6 (52,0)	6,7	40,5	—
1958	«Олег Кошевой»	—	—	—	100,0 (646,8)
	«Джамбул»	21,3 (60,0)	32,2	5,0	—
1959	«Олег Кошевой»	—	—	—	145,0 (1123,0)
	«Джамбул»	16,7 (39,9)	19,0	—	—
	«Лев Берг»	—	10,0*	9,3	—

Примечание. В скобках — улов молоди всех промысловых рыб.

* В районе Сыр-Дарьи, ноябрь.

Судя по данным табл. 2, условия размножения основных промысловых рыб (воблы, леща и сазана) были благоприятны в результате высокого стояния уровня моря и обильного заполнения паводковыми водами озерных систем, где нерестились сазан и лещ.

ЗНАЧЕНИЕ ВЕСЕЛОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ВОСПРОИЗВОДСТВЕ ПОЛУПРОХОДНЫХ РЫБ АЗОВО-ДОНСКОГО БАССЕЙНА

В. М. Круглова

(Биологический научно-исследовательский институт при Ростовском
государственном университете)

Многолетнее изучение Веселовского водохранилища показало, что методика определения численности рыб в водохранилищах, расположенных на миграционном пути полупроходных рыб, требует некоторых поправок. Недостаточная изученность миграций приводит к ошибкам в прогнозах численности рыб и неправильным рекомендациям об организации вылова.

Веселовское водохранилище, созданное в 1933 г., расположено в 60 км от устья Дона на древнем миграционном пути полупроходных рыб — р. Западный Маныч. Сначала оно было бессточным и осолоненным, питалось местным стоком, а затем, с поступлением в 1948 г. кубанской воды превратилось в опресненный и проточный водоем. С первого года существования водохранилища в нем осуществляется направленное формирование ихтиофауны путем переселения из низовья Дона молоди и производителей полупроходных сазанов, судаков и лещей.

Как показали наблюдения И. Я. Сыроватского (1941, 1951), полупроходные рыбы хорошо приспособились к жизни в бессточном Веселовском водохранилище; темп роста их во многих случаях не отличается от темпа роста этих же видов рыб из исходного водоема. В Веселовском водохранилище рыбопродуктивность была высокой, вылов рыбы в среднем достигал 113 кг/га. Эти наблюдения позволяли рекомендовать полупроходных рыб для зарыбления новых водохранилищ.

С поступлением кубанской воды в водоем с 1949 г. создались хорошие условия для размножения судака и леща. Отмечено ежегодное массовое пополнение молоди этих рыб: в уловах мальковой волокушей количество молоди судака весной достигало 3 тыс. шт. на одно притомление, а лещ стал преобладать в промысловых уловах. На основании большого пополнения молоди судака и леща, а также хорошего темпа их роста в этом водоеме прогноз, составленный в 1953 г., определял вылов на 1960 г. в размере 30 тыс. ц.

В 1954 г. Н. И. Сыроватская, а затем и Е. Г. Бойко отметили массовый скат из водохранилища молоди судака в Дон через шлюз и турбины гидростанции. Молодь шла также в оросительные каналы. Н. И. Сыроватская, Е. Г. Бойко и другие исследователи объясняли скат молоди

недостатком кормов на ранних стадиях развития. Успешная акклиматизация мизид и расселение их по всему водохранилищу предотвратили гибель молоди судака от истощения, но не угасили ее миграционный инстинкт. Массовый скат молоди судака в Дон происходит ежегодно.

В результате десятилетнего опреснения и ряда мероприятий по улучшению условий обитания в водохранилище промысловое стадо полупроходных рыб, вопреки ожиданиям, не увеличилось. Уловы рыбы лимитируются и не превышают 5 тыс. ц., т. е. 20 кг/га.

Сравнивая материалы о возрастном составе рыб в уловах за последние десять лет можно убедиться, что процент старших возрастных групп всех полупроходных рыб слишком низок. Данные ежегодных наблюдений за формированием стада леща не позволяют объяснить это лишь воздействием промысла; можно предположить, что полупроходные рыбы уходят из водохранилища главным образом через шлюз. Такое предположение возникло после того, как было обнаружено почти удвоение видового состава рыб в годы после открытия Веселовского шлюза (15 видов до открытия шлюза и 28 видов в настоящее время). В водохранилище стал заходить на нерест даже проходной азовский пузанок, осенью скатывающийся в Черное море. Впервые в опресненном водохранилище были отмечены чехонь, берш, белоглазка и синец; единично стали встречаться молодые сомы. Вероятно, в водохранилище заходят на нерест и обычные в низовье Дона полупроходные сазаны, лещи и судаки, а после нереста они скатываются в море.

Просматривая отчеты из архива нашего института за ряд лет, мы нашли, что все исследователи (И. Я. Сыроватский в 1950 и 1951 гг., И. И. Сыроватская в 1952, 1953 и 1954 гг., Ф. Н. Бизяев в 1955 г., И. Г. Фридлянд в 1956 г., Э. А. Бервальд в 1957 г.) отмечали огромное пополнение молоди леща и преобладание в уловах двух- и трехлеток, что дало возможность прогнозировать большие уловы этой рыбы. Почти во всех отчетах указывалось, что стадо леща в водохранилище молодое, находится в стадии формирования и что промысловый лов его может быть открыт лишь через два года. На шестом году формирования стада, после тщательной охраны молоди и при полном запрете лова, было выловлено лишь 20 кг крупного ($l=27$ см) леща. В 1954 г., когда мера на промыслового леща была снижена до 24 см, выловлено 60 ц. В 1957 г. молодой лещ стал преобладать в уловах, в связи с чем промысловая мера вновь была снижена до 18 см, а улов стал лимитироваться до 1500 ц.

Исследования показали, что в уловах отсутствовал тугорослый лещ и, как отмечала А. Г. Громова (1959), лещ в Веселовском водохранилище «отличается нормальным для туводных форм темпом роста».

Несмотря на полнейший запрет в течение первых шести лет после пересадки производителей и последующее лимитирование вылова леща, в уловах ежегодно преобладают трех- и четырехлетки; пятилетки и особенно шестилетки (последние к тому же не ежегодно) единичны, а рыбы старше шести лет в водохранилище не встречаются (см таблицу).

Незначительный процент рыб старше трех лет в уловах при массовом скоплении лещей младших возрастов можно объяснить проявлением исторически сложившейся миграции полупроходных лещей из Веселовского водохранилища в Азовское море. Это согласуется с выводами Т. Ф. Дементьевой (1955) о том, что лещи старших возрастов уходят из Таганрогского залива в Азовское море на лучшие места откорма. В Веселовском водохранилище нет моллюсков — излюбленного корма лещей.

Возрастной состав леща в уловах в Веселовском водохранилище, %

Год	Возраст					Улов, ц
	1+	2+	3+	4+	5+	
1953	8,6	62,7	20,5	11,4	1,8	0,2
1954	25,5	64,8	8,3	0,7	0,7	60
1955	15,5	28,8	44,7	9,8	1,2	210
1956	—	53,9	43,6	2,5	—	210
1957 (весна)	4,0	16,5	51,5	28,5	4,5	670
1958	—	33,6	58,4	8,0	—	1590
1959	1,0	22,0	67,0	9,0	1,0	1209

в море, а кормовые ресурсы водохранилища, улучшенные путем акклиматизации одиннадцати видов беспозвоночных животных лиманного комплекса каспийского типа, по-видимому, недостаточны для откорма крупных лещей.

Из водохранилища, вероятно, мигрируют также полупроходные судак и сазан. Это выяснится лишь после массового мечения этих рыб.

Таким образом, наши материалы свидетельствуют о том, что разные виды полупроходных рыб мигрируют из водохранилища на разных возрастных стадиях: судак — преимущественно на стадии сеголетка, а лещ — главным образом после первого нереста.

По подсчетам Е. Г. Бойко, Азовское море получает из Веселовского водохранилища в результате ската сеголетков 50 тыс. ц судака. Но если организовать планомерный своевременный пропуск через шлюз не только молоди судака, но и других полупроходных рыб (в частности леща), то указанную цифру вылова можно увеличить до 80 тыс. ц.

Исходя из изложенного, Веселовское водохранилище можно рассматривать не только как промысловой водоем, дающий высококачественную рыбу, но и как естественное нерестилище полупроходных рыб, поставляющее рыбу в Азовское море. Изучая динамику численности рыб в Азовском море и в Веселовском водохранилище, необходимо принимать во внимание исторически сложившиеся миграции полупроходных рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Громова А. Г. 1959. Формирование стада лещей в Веселовском водохранилище. — Труды VI совещ. по пробл. биол. внутр. водоемов. Изд-во АН СССР
- Деметтьева Т. Ф. 1955. Изменения в распределении и темпе роста леща в Азовском море перед зарегулированием стока р. Дон. — Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбов. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XXXI.
- Сыроватский И. Я. 1941. Проблема Манычей и рыбное хозяйство. — Раб. Дону-Кубанск. науч. рыбохоз. станции, вып. 7.
- Сыроватский И. Я. 1961. Опыт направленного формирования рыбного населения Веселовского водохранилища. — Агробиология, № 2.

О БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВАХ РЕГУЛИРОВАНИЯ ВЫЛОВА СИГОВЫХ В ОБСКОМ БАССЕЙНЕ

В. Н. Злокозов

(Новосибирское отделение Государственного научно-исследовательского
института озерного и речного рыбного хозяйства — ГосНИОРХ)

По запасам и добыче сиговых Обский бассейн занимает первое место не только в СССР (40% улова), но и во всем мире. Сиговые дают деликатесный продукт и являются национальным богатством нашей страны. Средний годовой улов сиговых в Обском бассейне за 1951—1955 гг. составлял 85,7 тыс. ц. За последние годы наблюдается сокращение запасов сырка и муксуна в Оби. Это подтверждается значительным снижением добычи этих рыб и уменьшением количества старших возрастных групп в уловах. Так, например, уловы муксуна Томским рыбопромышленным трестом с 1661 ц в 1950 г. снизились до 209 ц в 1957 г., а уловы сырка с 761 до 137 ц.

Для поддержания запасов сиговых правилами рыболовства предусмотрен целый ряд мер по регулированию их промысла. Важнейшие из них — это полный запрет всякого рыболовства на нерестилищах и ступенчатый запрет на миграционных путях. Если необходимость охраны нерестилищ не вызывает никакого сомнения, то против ступенчатого запрета есть серьезные возражения. В самом деле, основной вылов сиговых сосредоточен в низовьях Оби, где добывается 98—99% этих рыб по Обскому бассейну. Промысел базируется там на вылове молоди. По данным Б. К. Москаленко, прилов молоди сиговых в южной части Обской губы составляет от 10 до 97%, а в большинстве случаев 40—50%. Такая же картина наблюдается при вонзевом промысле. Еще больше молоди уничтожается на салмах, где уловы на 96% состоят из неполовозрелого муксуна.

В средней Оби вылавливаются сиговые, достигшие половой зрелости. Если в Обском бассейне ежегодно добывается 5—10 млн. экз. сырка и 2—6 млн. экз. муксуна, то на долю средней Оби приходится 10—80 тыс. шт. муксуна и 30—150 тыс. шт. сырка. Доля сиговых в общем улове рыбы в средней Оби незначительна (от 1 до 3%), однако прекращение лова на две недели во время ступенчатого запрета дезорганизует промысел и приводит к недолову сотен центнеров товарных рыб, не требующих в это время охраны (язь, щука, налим, чебак и др.). Так, например, в период ступенчатого запрета на сиговых в 1958 г., когда был разрешен вылов других рыб, только на восьми стрележских тонях добыто более 1000 ц рыбы, в том числе 410 ц осетра.

Многолетняя практика регулирования численности сиговых путем ступенчатого запрета в средней Оби не оправдала себя, так как численность сиговых, несмотря на запрет, падает из года в год. Создавая видимость охраны запасов, ступенчатый запрет оталяет внимание от охраны молодежи сиговых в низовьях Оби.

В организации охраны запасов сиговых может быть использован положительный опыт укрепления запасов обского осетра. До 1930 г. в Обском бассейне ежегодно вылавливалось 6—7 тыс. ц осетра. Добывали его в основном неводами и сетями на миграционных путях. После перемещения в 1929—1930 гг. промысла в южную часть Обской губы, где стали вылавливать много неполовозрелых особей, уловы осетра резко увеличились и превысили в 1935 г. 11 тыс. ц. Вылов молодежи отрицательно сказался на состоянии запасов осетра и за 12 лет (1935—1947) уловы его снизились в 7,7 раза. В 1949 г. был запрещен лов осетра в Обской губе, на нерестниках и зимовальных ямах. В результате этих мер уловы осетра из года в год начали увеличиваться и к 1958 г. достигли по всему бассейну почти 7 тыс. ц вместо 1050 ц в 1949 г. В настоящее время промысле осетра ведется почти исключительно на миграционных путях.

Так же, как осетр, сиговые растут и созревают в Обской губе и дельте, а для нереста поднимаются в верхние участки Оби и некоторых ее притоков. Нет основания опасаться подрыва нерестового стада сиговых стрелевым ловом, о чем убедительно свидетельствуют результаты массового мечения сиговых, проведенного нами в 1958 и 1959 гг. с целью изучить влияние промысла на численный состав нерестового стада. Рыб метили индивидуальными метками, изготовленными из органического вещества матово-белого цвета (фторопласта) либо из пластмассы розового цвета. Метки закрепляли нержавеющей проволокой, пропущенной через мышцу у спинного плавника. В 1958 г. рыб метили метками из фторопласта по способу, предложенному Новосибирским отделением ГосНИОРХ.

Для обнаружения поймок меченых рыб и учета залавливания сиговых в период запрета на всех стрелевых песках работали наблюдатели. Помимо этого, во всех районах, прилегающих к Оби, проведена широкая разъяснительная работа о целях мечения и необходимости доставки сведений о выловленных с меткой рыбах (статьи в местной печати, беседы с рыбаками, плакаты на стрелевых песках).

Результаты мечения показывают, что интенсивность облова проходящего стада муксуна стрелевыми неводами низкая (см. таблицу).

Из всех меченых рыб вторично поймано в 1958 г. 1,8% и в 1959 г. — 8,5%. Такая разница в возврате объясняется разной схемой организации работ. В 1958 г. мечение проводилось на четырех стрелевых тонях, и половина рыб, помеченная на Парабельском стрелевом песке, подвергалась облову только двумя стрелевыми неводами. Количество же поймок меченых рыб находится в прямой зависимости от числа стрелевых неводов, которыми они облавливаются на пути своего хода. Имеют значение также интенсивность промысла и техника мечения. В 1959 г. всех рыб метили на самых нижних стрелевых песках Томской области, и при подъеме большинство их подвергалась облову восемью стрелевыми неводами; в таких условиях вторично поймано 10% рыб, помеченных на Колтогорском стрелевом песке. Таким образом, на каждый стрелевой невод приходится в среднем немного более 1% вылова сиговых, проходящих через облавливаемый участок реки.

Чтобы проверить полученные результаты, мы определили интенсивность облова проходящего стада муксуна (по схеме Юганова). Из

Результаты мечения муксуна на стрележских тонях Томской области

Мечение		Поймат			Улов, прошедший по тоням, шт.	Средняя скорость, км/сутки	Среднее количество выловов на тоню
место выпуска (стрележский песок)	число рыб, шт.	место поимки (стрележский песок)	число рыб, шт.	% поимки			
1958 г.							
Потапкинский	62	Колтогорский	1	5,0	13	13	9
		Казальцевский	1		361	33	
		Мизуркинский	1		390	28	
Колтогорский	78	Потапкинский	1	5,0	13	13	8
		Назинский	1		113	27	
		Казальцевский	1		348	25	
		Колпашевский	1		640	20	
Усть-Тымский	383	Казальцевский	3	1,8	80	15	5
		Мизуркинский	3		109	13	
		Парабельский	1		177	17	
Парабельский	498	Мумышевский	1	0,8	38	19	2
		Колпашевский	3		139	23	
Итого	1021	—	18	1,8	—	19	—
1959 г.							
Колтогорский	685	Мечигульский	7	10,0	92	26	8
		Назинский	25		118	17	
		Верхне-Вартовский	6		140	16	
		Усть-Тымский	7		174	19	
		Мизуркинский	16		376	23	
		Мумышевский	1		485	40	
		Парабельский	6		500	30	
		Колпашевский	1		640	26	
Назинский	315	Верхне-Вартовский	9	5,1	27	11	6
		Мизуркинский	7		257	24	
Итого	1000	—	85	8,5	—	22	—

данных хронометража работы стрележского невода на Колпашевской тоню видно, что невод перекрывает две трети основного русла на 10—12 мин. за замет. Русло, таким образом, бывает ежедневно перекрыто около двух часов (10—12 заметов). Сиговые, как известно, идут основным руслом. Поэтому в зоне действия стрележского невода оказывается не более 6—8% сиговых, проходящих через стрележскую тоню. К этому нужно добавить, что залавливаемость муксуна неводом не превышает 20—30%. Опыт, проведенный 23 и 24 сентября 1958 г. на Колтогорском и Потапкинском стрележских песках, показал, что из выпущенных во время замета невода 27 шт. меченых муксунов было поймано 5 шт., т. е. 18%, а из 20 муксунов, выпущенных в обметанное неводом пространство, вторично выловлено тоже 5 шт., т. е. 25%. Таким образом, стрележский невод вылавливает всего от 1 до 3% муксунов, проходящих через данную стрележскую тоню. Следовательно, результаты определения залавливаемости муксуна стрележскими неводами, проведенного двумя различными методами, совпадают.

После вступления в силу новых правил рыболовства, предусматривающих прекращение вылова молоди муксуна на садках, значительное снижение доизвого промысла и добычи сырка в сорах и т. д., резко

увеличится численность рыб, достигающих половой зрелости. Основной промысел муксуна должен переместиться из низовьев, где добывается преимущественно молодь, в среднюю Обь и базироваться на миграционных путях. Количество стрелевых неводов для лова сиговых должно ежегодно регламентироваться в соответствии с рекомендациями научных учреждений.

ВЫВОДЫ

1. Ступенчатый запрет лова сиговых в средней Оби малоэффективен и к тому же приводит к недолову сотен центнеров туводных рыб, дезорганизует промысел, отрицательно сказывается на экономике рыболовецких колхозов.

2. Массовое мечение муксуна во время подъема производителей на нерестилища показало, что всеми стрелевыми неводами Томской области вылавливается не более 10% стада нерестового муксуна, а одним неводом вылавливается не более 2% производителей муксуна, проходящих через облавливаемый участок.

3. Для изготовления меток может быть рекомендовано органическое вещество фторопласт, которое по стойкости превосходит золото и платину. Новосибирским отделением ГосНИОРХ метками из фторопласта помечено в Оби более 2,7 тыс. шт. рыб, в том числе около 2 тыс. шт. осетровых.

4. Массовое мечение сиговых и других рыб в средней Оби следует продолжить с целью более углубленного изучения их биологии и влияния промысла на численный состав стада.

О ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ГИЖИГИНСКОГО СТАДА СЕЛЬДИ

Е. П. Правоторова

(Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии — ТИНРО)

В дальневосточных водах СССР объектом промысла служат следующие стада тихоокеанской сельди: декастринское, сельдь залива Петра Великого, сахалино-хоккайдское, корфо-карагинское и гижигинское. Во время икрометания названных стад их локализация не вызывает сомнения; в другие периоды жизни, в частности нагульный, границы их соприкосновения и степень смешиваемости еще мало изучены.

Зависимость между численностью сельдей и их ареалом выражается в том, что виды или подвиды с более широким ареалом многочисленнее видов или подвидов с меньшим ареалом (Световидов, 1949). Применительно к стадам тихоокеанской сельди это может быть проиллюстрировано данными табл. 1 (см. также рисунок).

Таблица 1

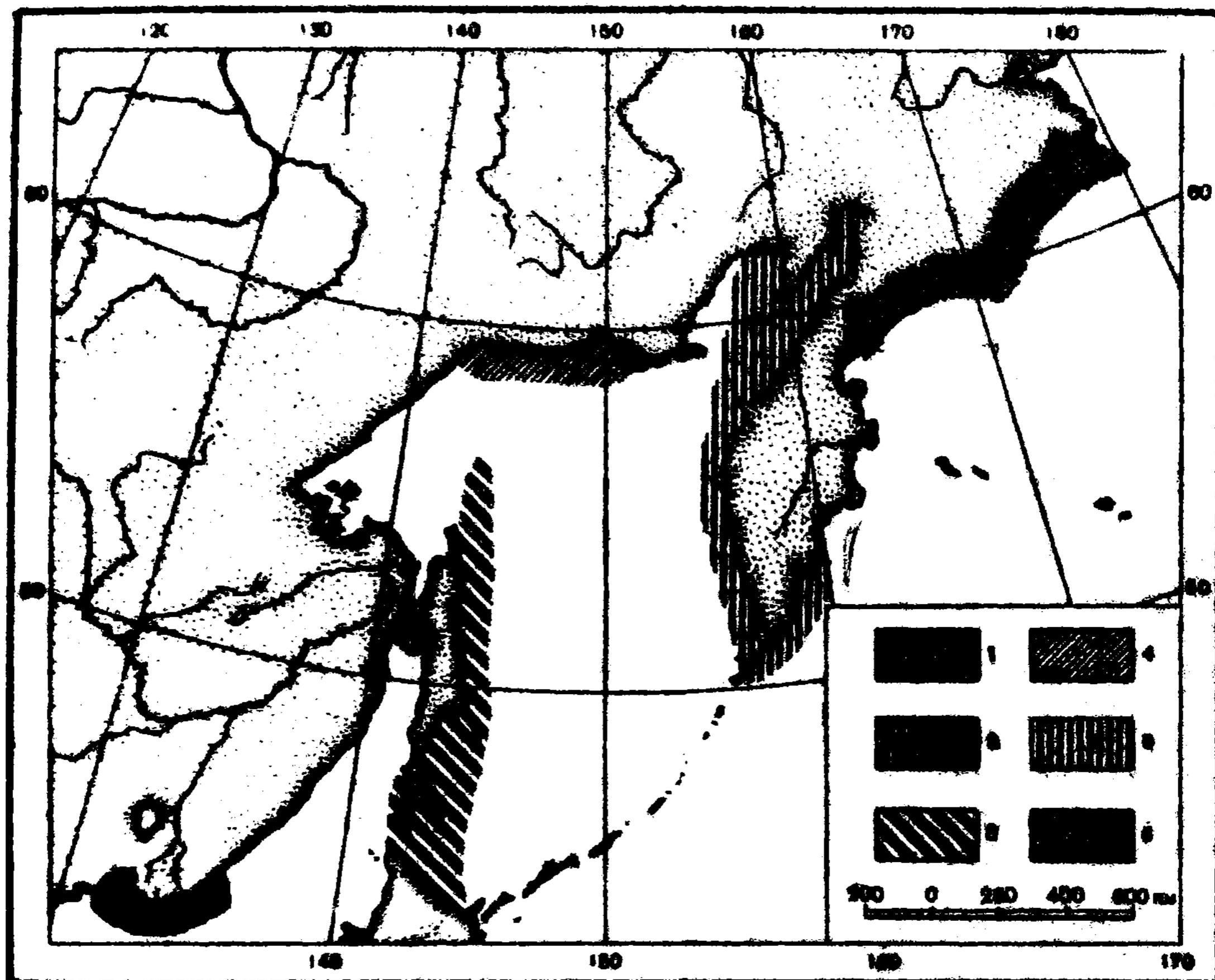
Зависимость численности стада сельди от протяженности ареала
(по данным А. И. Амброза, А. И. Румянцев, А. И. Фроловой, В. Г. Прохорова,
Б. Н. Акшина, А. Н. Роганова и нашим)

Стадо сельди	Протяжен- ность ареала, миль	Уловы, тыс. ц
Сельдь залива Петра Великого	200	От 1,8 до 242,3
Декастринское	60	» 0,4 » 80,0
Сахалино-хоккайдское	900	» 5000—9000 до 280—620
Корфо-карагинское	550	От 200 до 800
Гижигинское	900	До 1700
Охотское	300	От 51,2 до 759,6

Сельдь залива Петра Великого совершает миграции в его пределах как в «замкнутом водоеме» (Амброз, 1931). Уловы ее очень резко колеблются. В настоящее время (после запрета) они составляют 10—35 тыс. ц. Ареал декастринского стада ограничен водами Татарского пролива; уловы этой сельди упали до 0,4 тыс. ц. Таким образом, оба эти стада имеют относительно небольшие ареалы (50—200 миль) и небольшую численность (современные уловы не более 30—35 тыс. ц).

Сельдь охотского стада, отнерестившись главным образом в районе Охотска и Аяна, удаляется от берегов на 50—70 миль к югу, к юго-

востоку, а затем основная ее масса совершает нагульные миграции на восток до меридиана п-ова Кони. В этом же направлении следуют косяки сельди, отложившие икру на нерестилищах восточнее Охотска. Протяженность нагульных миграций этой сельди больше 300 миль, а уловы колеблются от 51,2 до 760 тыс. ц. Ареал этого стада шире ареала двух предыдущих, и оно может быть отнесено к стадам средней численности.



Ареалы стад тихоокеанской сельди

1 — сельдь залива Петра Великого; 2 — докастринское; 3 — сахалино-хоккайдское; 4 — охотское;
5 — гижигинское; 6 — корфо-карагинское

Следующие три стада — сахалино-хоккайдское, корфо-карагинское и гижигинское — достигают большой численности, и их миграции охватывают обширнейшие ареалы.

Ареал сахалино-хоккайдской сельди простирается от побережий о-ва Хоккайдо и Южного Сахалина до о-ва Ионы (Охотское море). В годы высокой численности уловы этой сельди составляли от 5 до 9 млн. ц. Однако колебания ее численности настолько велики, что уловы падают до 280—620 тыс. ц. В результате ряда малоурожайных поколений и интенсивного промысла это стадо находится в состоянии депрессии, и промысел его, видимо, будет запрещен.

Корфо-карагинская сельдь во время миграций на восток достигает района мыса Наварина, удаляясь от мест нереста, расположенных в районе о-ва Карагинского и залива Корфа, более чем на 550 миль. До 1955 г. улов весенней сельди в районах нереста не превышал 215 тыс. ц. В 1957—1959 гг., с началом развития лова жирющей сельди в открытом море, общий вылов ее возрос примерно до 800 тыс. ц в 1959 г. Вероятно,

в периоды высокой численности уловы корфо-карагинской сельди могут превышать 1 млн. ц.

Гижиггинская сельдь до последнего времени считалась заливной формой, с небольшим ареалом, ограниченным Пенжинским заливом; стадо оценивалось как малочисленное. В настоящее время наши знания биологии гижиггинской сельди расширились, вследствие чего ее численность оценивается иначе.

В результате проведенного нами в 1958 и 1959 гг. мечения сельди в Гижиггинской губе удалось ориентировочно наметить пути посленерестовых миграций гижиггинской сельди протяженностью более 700 миль в район северных Курильских островов и более 900 миль в район Авачинского залива до мыса Шипунского (по предположению Б. Н. Аюшина). В годы высокой численности гижиггинская сельдь выходит через Курильские проливы в океан, как это было в 1956—1959 гг. и подтверждено поимкой меченых рыб в районе комбината Подгорного (океанское побережье о-ва Парамушира).

Основаниями для отнесения нагульной сельди Авачинского залива к гижиггинскому стаду являются одинаковый возрастной и размерный состав сельди из района комбината Подгорного и из Авачинского залива, отсутствие молоди сельди в обоих районах и наблюдения за перемещением косяков сельди вдоль юго-восточного побережья Камчатки в начале июля — на север, в середине августа — на юг. Кроме того, работами Б. Н. Аюшина установлено наличие нерестилищ сельди по всему северо-западному побережью Камчатки от Рикнинской губы до пос. Хайрюзово в пригодных для нереста бухтах. Сельдь, нерестующая в этих районах, относится к тому же стаду, что гижиггинская сельдь.

До 1940 г. крупная нагульная сельдь так же, как в 1958 и 1959 гг., подходила к берегам Авачинского залива. Тогда же известны были нерестилища сельди в районе пос. Озерная, где существовал промысел нерестовой сельди. Помимо климатических условий, которые могли способствовать нересту сельди в более южных районах, возможно также, что в годы высокой численности стада нерестовый ареал гижиггинской сельди ограничен районом Озерной, а может быть еще более южными районами. В 1956 г. южной границей нерестового ареала гижиггинской сельди был район пос. Хайрюзово. При уменьшении численности стада в 1959 г. эта сельдь нерестилась лишь в пределах Пенжинского залива.

Колебания численности гижиггинского стада видны из данных табл. 2.

В 1958 г. общий вылов сельди составил 1613,9 тыс. ц. В 1950—1954 гг. уловы сельди в районе западного побережья Камчатки береговыми предприятиями уменьшились в четыре-пять раз по сравнению с предыдущими годами (1948 и 1949). Обнаружение и облов редких нагульных косяков сельди в такие периоды очень затруднительны. Научно-промысловая экспедиция ТИНРО в районе западного побережья Камчатки, работавшая в 1952—1953 гг. под руководством И. А. Пискунова, совпала с периодом малой численности стада и в пределах этого района не обнаружила промысловых концентраций нагульной сельди (ее уловы исчислялись десятками штук на одну дрейфтерную сеть).

Если о численности других стад тихоокеанской сельди можно судить по величине вылова, то в период только еще развивавшегося промысла сельди в Гижиггинской губе уловы отражали не численность стада, а главным образом возрастающую интенсивность лова. Уловы нерестовой сельди в Гижиггинской губе возросли с 6,2 тыс. ц в 1937 г. до 307,6 тыс. ц в 1958 г. Снижение улова нерестовой сельди в 1959 г. объясняется введением ограничения лова нерестовой сельди в Гижиггинской губе.

Таблица 2
Вылов гижигинской сельди в 1946—1959 гг. (тыс. ц)

Год	Нерестовая			Нагульная				Всего
	береговой лов	лов в от- крытом море	итого	береговой лов, Юго- Западная Камчатка	лов в открытом море		итого	
					Ого-Запад- ная Камчатка	Юго-Вос- точная Камчатка		
1946	33,5	—	33,5	23,1	—	—	23,1	56,6
1947	45,4	—	45,4	27,7	—	—	27,7	73,1
1948	68,5	—	68,5	33,2	—	—	33,2	99,8
1949	74,9	—	74,9	62,6	—	—	62,6	137,5
1950	32,4	—	32,4	74,2	—	—	74,2	106,6
1951	56,0	—	56,0	16,1	—	—	16,1	72,1
1952	38,5	—	38,5	4,9	—	—	4,9	43,4
1953	49,9	—	49,9	13,9	—	—	13,9	63,8
1954	59,5	—	59,5	13,5	—	—	13,5	73,0
1955	52,2	44,4	96,6	111,0*	257,9	—	369,5	466,1
1956	67,4	52,0	120,0	60,0	449,6	—	509,6	629,6
1957	94,5	67,4	161,9	42,2	957,8	—	1000,0	1161,9
1958	103,9	213,7	307,6	81,7	1081,6	143,0	1306,3	1613,9
1959	84,3	1,5	85,8	17,0	560,3	22,4	599,7	686,7

* Вместе с нерестовой сельдью, заходившей в ставные неводы береговых предприятий западного побережья Камчатки.

Для рассмотрения динамики численности гижигинского стада обратимся к данным о его возрастном составе (табл. 3).

Таблица 3
Возрастной состав гижигинского стада сельди с 1947 до 1959 г., %

Возраст года	1947* г.	1948* г.	1950** г.	1951** г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
3	—	0,5	—	0,4	1,0	0,3	0,2	—	0,8
4	15,4	3,2	0,5	0,9	89,9	12,8	6,4	0,2	5,2
5	26,1	32,7	4,1	3,0	5,2	78,9	13,0	8,2	5,0
6	50,2	31,1	35,7	15,1	1,3	7,8	79,1	14,8	23,6
7	6,9	20,6	38,6	31,6	0,3	0,1	0,9	76,3	15,3
8	0,7	8,1	7,9	29,1	1,1	0,1	—	0,5	50,1
9	—	2,3	9,3	11,9	0,7	—	—	—	—
10	0,7	1,0	3,4	3,8	0,1	—	—	—	—
11	—	0,5	0,5	2,9	—	—	—	—	—
12	—	—	—	0,4	—	—	0,1	—	—
13	—	—	—	0,2	0,4	—	—	—	—
14	—	—	—	0,4	—	—	—	—	—
Итого п	100,0 130	100,0 383	100,0 397	100,0 750	100,0 697	100,0 987	100,0 2042	100,0 1737	100,0 2426

* По данным А. Г. Катанского и И. А. Полутова (1960).
** По данным И. А. Пискунова (1954).

В 1955 г. стадо состояло из девяти поколений сельди от 3- до 13-годовалого возраста, в том числе впервые вступившего в промысел четырехгодовалого поколения 1951 г. Это очень урожайное поколение на протяжении пяти лет (1955—1959) составляло от 50,1 до 89,9% промысловой части стада, благодаря чему общий улов нерестовой и нагульной сельди в 1958 г. вырос почти до 1,7 млн. ц.

Относительное значение поколения 1952 г. в стаде несколько затенено урожайным поколением 1951 г., но все же поколение 1952 г. в 5-, 6- и 7-годовалом возрасте (1957—1959 гг.) составляло соответственно 13,0; 14,8 и 15,3%. Поколение 1952 г. по-видимому, можно считать среднеурожайным.

Поколения 1953 и 1954 гг. явно неурожайные. Некоторое повышение их относительного количества в 1959 г. объясняется сильной убылью к этому времени рыб поколений 1952 и 1951 гг. как под воздействием промысла, так и от естественной смертности. Молодь сельди поколений 1953 и 1954 гг. в трех- и четырехгодовалом возрасте (1956—1958 гг.) не была обнаружена по всему району западного побережья Камчатки, чем также подтверждается неурожайность этих двух смежных поколений.

Поколения 1955 и 1956 гг. составляют в стаде ощутимую величину. При лове жирующей сельди в районе юго-западного побережья Камчатки в 1958—1959 гг., обычно несколько севернее районов нагула старших рыб, неоднократно встречались и облавливались косяки трех- и четырехгодовалой сельди. В 1955 г. улов нерестовой сельди в Гижигинской губе равнялся 96,6 тыс. ц и на 89,9% состоял из рыб поколения 1951 г. (четырёхгодовики). В районах нагула гижигинской сельди у юго-западного побережья Камчатки было добыто 257,5 тыс. ц жирующей сельди, причем около 99%, по данным Б. Н. Аюшина, приходилось также на рыб этого поколения. Поколения же 1947—1950 гг. в возрасте от пяти до восьми лет составляли суммарно несколько больше 7% нерестового стада. Если бы эти поколения были хотя бы настолько урожайными, как поколение 1952 г., в улове их было бы гораздо больше. Следовательно, эти четыре поколения также неурожайны.

Поколение 1946 г. в пятигодовалом возрасте (в 1951 г.) составило всего лишь 3% улова, т. е. в четыре с лишним раза меньше поколения 1952 г. в таком же возрасте в 1957 г. Если поколение 1946 г. было хотя бы среднеурожайным, то даже при высокой урожайности смежных с ним поколений его доля в уловах была бы гораздо выше, чем фактически оказалось в 1951 г. Таким образом, это поколение относится к числу неурожайных. Поколение 1945 г. в уловах за 1951 г. (в шестиггодовалом возрасте) составляло 15,4%, уступая более старым (семи- и восьмигодовалым рыбам). Пятигодовиков этого поколения в 1950 г. также немного — всего 4,1%. Значит, и поколение 1945 г. было слабым.

Таким образом, появлению исключительно урожайного поколения 1951 г. предшествовало шесть неурожайных лет. Возможно, что поколения 1941—1944 гг. были урожайными, но далеко не в той степени, как поколение 1951 г. Относительно невысокая урожайность поколений 1943 и 1944 гг. подтверждается уменьшением уловов нагульной сельди в районе юго-западного побережья Камчатки и низкой общей численностью стада в период максимальной численности этих двух поколений (1948—1953 гг.).

В уловах 1947—1948 гг. большой процент составили поколения 1941 и 1942 гг., но в этот период уловы нагульной сельди понизились по сравнению с предыдущими годами в два раза. Помимо других причин (косяки сельди, например, прошли вне зоны действия береговых орудий лова), это может объясняться также невысокой численностью стада.

Таким образом, за 16 лет (с 1941 до 1956 г.) в гижигинском стаде сельди было восемь среднеурожайных и урожайных поколений (1941, 1942, 1943, 1944, 1951, 1952, 1955 и 1956 гг.) и восемь неурожайных поколений (1945, 1946, 1947, 1948, 1949, 1950, 1953 и 1954 гг.). Чаще всего в составе этого стада могут быть одновременно два смежных урожайных или среднеурожайных поколения (например, поколения 1951 и

1952 гг., 1955 и 1956 гг.), которые обуславливают высокую численность стада и успех промысла.

Урожайные поколения гижигинской сельди появляются с интервалами в два года, шесть лет, возможно, и больше. Какой-либо постоянной периодичности смены урожайных поколений неурожайными не устанавливается.

Каждое поколение гижигинской сельди в основном достигает половой зрелости в возрасте пяти лет. Массовое созревание поколения в четырехгодовалом возрасте, по-видимому, происходит редко и лишь в годы с особенно благоприятными условиями для роста урожайных поколений. Так, размеры особей высокоурожайного поколения 1951 г., достигшего половой зрелости в четырехгодовалом возрасте, были такими, какие обычно бывают у пятигодовалых рыб: средняя длина четырехгодовиков, по данным А. Г. Кагановского, равна 23,2 см, а средняя длина четырехгодовиков поколения 1951 г. равнялась 25 см (в 1955 г.).

С восьмигодовалого возраста численность поколений в стаде резко снижается, и такие рыбы не имеют большого значения ни в воспроизводстве стада, ни в улове.

До 1955 г. основу гижигинского стада сельди составляли две-три возрастные группы. Соответственно уловы нерестовой сельди в этот период достигали 30—70 тыс. ц, а нагульной сельди предприятиями западного побережья Камчатки добывалось от 5 до 75 тыс. ц. Общий улов не превышал обычно 100 тыс. ц. В этих условиях, когда промысел не оказывал сильного воздействия на соотношения возрастных групп в стаде, к 1955 г. сформировалась практически одновозрастная структура гижигинского стада. Иными словами, на примере гижигинской сельди мы наблюдаем случай возникновения одновозрастной структуры стада вследствие того, что появлению высокоурожайного поколения предшествует ряд неурожайных или малоурожайных поколений.

Усиленное развитие промысла в местах нереста и нагула гижигинской сельди началось в 1955 г. и совпало с периодом одновозрастной структуры стада. С 1955 до 1958 г. улов сельди увеличился с 466,1 тыс. ц до 1613,9 тыс. ц. При такой интенсивности промысла и наличии одной возрастной группы в стаде влияние промысла на численность стада увеличивается настолько, что он может стать основной причиной понижения численности стада и ускорить этот процесс, чем и объясняется снижение уловов нагульной сельди в 1959 г. (табл. 2). В дальнейшем, по-видимому, сохранится одновозрастная структура гижигинского стада сельди. Ввиду отсутствия закономерной периодичности колебаний численности этого стада значение регулирования его промысла становится особенно важным.

ЛИТЕРАТУРА

- Амброз А. И. 1931. Сельдь залива Петра Великого. — Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (ТИНРО), т. 6.
- Аюшин Б. И. 1951. Некоторые данные о нагульной сельди северной части Охотского моря. Там же, т. 35.
- Аюшин Б. И. 1956. Разведение сельди в северной части Охотского моря. Приморск. Кагановский А. Г. 1938. К вопросу о состоянии сельдевых стад Приморья. — Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (ТИНРО), т. 14.
- Кагановский А. Г. и Полухов И. А. 1950. Сельдь Пенжинского залива. — Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (ТИНРО), т. 32.
- Пискунов И. А. 1954. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы. Там же, т. 39.
- Световидов А. Н. 1949. О некоторых биологических особенностях тихоокеанской сельди и о причинах их обуславливающих. — Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (ТИНРО), т. 31.

О ВОЗМОЖНОМ ЗНАЧЕНИИ ГИБРИДИЗАЦИИ В ИЗМЕНЕНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ВОЛЖСКОЙ СЕЛЬДИ И КАСПИЙСКОГО ПУЗАНКА

Е. Н. Казанцев

(Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии — КаспНИРО)

В своем сообщении я хочу привести несколько доказательств возможного значения гибридизации при изменении численности волжской сельди и каспийского пузанка. Я говорю о возможном значении гибридизации, так как располагаю не прямыми, а лишь косвенными, но, на мой взгляд, достаточно убедительными доказательствами такого предположения.

Причины изменения численности каспийских сельдей недостаточно ясны. Трудности исследования этого вопроса в известной степени определяются тем, что каспийские сельди — это совокупность многочисленных форм, в большинстве случаев трудно различимых и имеющих как сходные, так и различные биологические свойства.

Запасы каспийских сельдей, особенно волжской сельди и каспийского пузанка, резко колеблются. Характерно, что в последние годы запасы волжской сельди из года в год уменьшаются, а каспийского пузанка остаются стабильными на сравнительно высоком уровне. Возможно, что на формирование запаса этих сельдей наряду с другими факторами влияет гибридизация между ними.

Гибридизация среди позвоночных — явление, весьма распространенное. Известно много гибридных форм у рыб. Есть гибридные особи и у каспийских сельдей. Волжская малотычинковая сельдь признается за помесь между черноспинкой и волжской сельдью. Этот гибрид настолько многочислен, что имеет промысловое значение. Так называемый суворовский пузанок также гибридного происхождения.

В отношении некоторых рыб указывалось, что усиленная гибридизация наступает в тех случаях, когда изменяется физико-географическая обстановка, приводящая к более тесному соприкосновению видов, когда условия их существования становятся неблагоприятными. Это можно распространить и на каспийских сельдей. Вследствие резких изменений гидрологического режима Волги и предустьевое пространство нерестовый ареал волжской сельди заметно сместился к югу. Текущие особи волжской сельди встречаются теперь перед устьями Волги и в дельте, в зоне нереста пузанка, причем сроки размножения обеих сельдей совпадают.

Можно предположить, что процесс изменения численности рассматриваемых видов протекал следующим образом. Сначала создавались неблагоприятные условия размножения волжской сельди в обычных местах ее икрометания, в районе Нижней Волги, и численность этого вида стала уменьшаться. Но как только усилился контакт между обеими формами, усилилось и скрещивание между ними. При этом каспийский пузанок как более многочисленная и в настоящее время процветающая форма в процессе скрещивания постепенно «растворяет» в себе волжскую сельдь, и гибриды между ними от поколения к поколению все более приближаются к «пузанковому» типу. Возможно, что этому способствует и то, что среди текущих особей волжской сельди, встречающихся в зоне икрометания пузанка, преобладают самцы. Известно, что многим рыбам свойственна матроклинная наследственность, когда гибриды наследуют лишь признаки материнского организма. Следует иметь также в виду, что эти гибриды, несомненно, плодовиты, так как происходят от родственных форм.

Прежние исследователи отмечали, что волжская сельдь и каспийский пузанок без труда отличаются друг от друга. Сейчас иное дело. Разбирая пробы сельдей, мы очень часто затрудняемся отсортировать волжскую сельдь от пузанка. Я допускаю, что эти трудности возникли вследствие появления в косяках особей гибридного происхождения.

Известно, что гибридизация среди некоторых видов позвоночных сопровождается характерными изменениями их численности, аналогичными тем, о которых я сказал в отношении сельдей. В некоторых зонах Европы происходило скрещивание черной и серой ворон, причем черная постепенно поглотила серую. Среди рыб такое явление отмечено у сельдей Рейна, относящихся, как и каспийские сельди, к роду *Alosa*.

Не исключается, что гибридизация как фактор, влияющий на численность, сказывается и на других видах сельдей. В настоящее время создаются условия, способствующие их скрещиванию. Нерестовый ареал сельдей сократился. Сталинградская плотина отрезала обширный участок Волги, где ранее размножались проходные сельди. В море обсохли огромные нерестовые пространства. До падения уровня Каспийского моря в каждом его участке преобладал какой-либо один вид сельдей. Сейчас положение изменилось. Участились случаи, когда в период размножения в одном и том же месте держатся различные виды. Видовой состав уловов стал разнообразнее. Словом, контакт между разными видами сельдей в последние годы усилился.

Принимая во внимание все сказанное, я считаю, что в настоящее время создались условия, благоприятные для скрещивания некоторых видов сельдей, в частности между черноспинкой и волжской, между волжской и каспийским пузанком, между долгинской и аграханской сельдями. Трудно сказать, как отразится скрещивание между этими видами на изменении их численности. По-моему, нельзя рассчитывать на какое-либо увеличение сельдяного запаса. Речь может идти лишь об уменьшении численности одних видов при стабилизации численности других.

Высказанное мною предположение требует дальнейшего изучения.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЭКСПЛУАТИРУЕМЫХ СТАД ВОБЛЫ, ЛЕЩА И СУДАКА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

В. Н. Лукашов

(Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанграфии — КаспНИРО)

Задача о выборе пути, по которому должна изменяться эксплуатация стада рыб, чтобы приблизиться к рациональному использованию его продуктивных свойств, решается различными методами (Аверинцев, 1948). Анализ основных из них показывает, что наиболее правилен метод, разработанный Ф. И. Барановым (1918). В противоположность другим, этот метод учитывает взаимодействие всех четырех исходных процессов, результирующей которых является динамика численности промыслового стада рыб (промысловая убыль, естественная убыль, миграция и размножение). Кроме того, известно, что надежным показателем изменения численности стада рыб является улов, приходящийся на единицу лова¹. Метод Ф. И. Баранова учитывает это обстоятельство и таким образом, в отличие от других методов, опирается на производственную деятельность добывающих организаций, что крайне необходимо при решении рассматриваемой задачи. Наконец, выбранный метод позволяет оценить динамику абсолютной численности стада, тогда как другие методы дают лишь относительные оценки.

Сущность метода состоит в следующем. Из промежутка времени эксплуатации стада выделяются периоды, когда оно находится в состоянии стабилизации². Главным показателем при этом является постоянство возрастного состава и величины годового улова. Определяются показатели режима эксплуатации³ стада в каждый из таких периодов.

Исследованию был подвергнут фактический материал, касающийся эксплуатации воблы, леща и судака, так как только о них есть необходимые и наиболее полные данные.

В табл. 1 показаны периоды, которые, по данным о промысловых уловах и возрастном составе, удовлетворяют условиям стабилизации.

В табл. 2 показан возрастной состав правой части кривой улова за периоды

¹ Под единицей лова подразумевается одно условное орудие лова с определенным рыболовным эффектом.

² Когда стадо находится в состоянии стабилизации, возрастной состав стада остается постоянным, число погибающих в год рыб равно пополнению и постоянно.

³ В понятие режима эксплуатации входят: часть стада, ежегодно снимаемая промыслом, и продолжительность периода жизни особи, после которого она становится объектом промысла.

Таблица 1

Периоды стабилизации эксплуатации стада

Период	Вобли		Лещ		Судак	
	годы	продолжительность периода, годы	годы	продолжительность периода, годы	годы	продолжительность периода, годы
I	1922—1928	7	1937—1948	12	1939—1948	10
II	1948—1958	11	1953—1958	6	1955—1958	4

Таблица 2

Возрастной состав улова по периодам стабильной эксплуатации стада

Вид рыб	Период	Возрастные группы, %					Средний возраст, годы
		I	II	III	IV	V	
Вобля	I	—	47,7	25,8	5,1	0,7	5,2
	II	59,4	8,4	0,5	—	—	3,6
Лещ	I	45,5	28,2	10,2	5,0	—	4,5
	II	43,1	7,6	0,8	0,1	—	3,6
Судак	I	55,3	40,0	4,5	0,2	—	2,0
	II	84,2	15,5	0,3	—	—	1,5

Цифры в табл. 2 являются средними арифметическими данных о возрастном составе за каждый год, входящий в период стабилизации. Такое осреднение сделано в связи с несовершенством существующего метода взятия проб на возрастной состав.

По данным табл. 2 вычислены показатели общей относительной убыли¹ (табл. 3).

Расчленение показателей общей относительной убыли на промышленную и естественную можно сделать различными способами (Бивертон и Холт — Beverton a. Holt, 1957). Для точной оценки этих показателей нужны данные специальных исследований, но мы такими данными не располагаем. Менее точно эти показатели можно оценить по предельному возрасту рыб (Баранов, 1925). Показатели естественной и промышленной убыли, определенные по этим соображениям, приведены в табл. 4

Таблица 3

Общая относительная убыль рыб по периодам стабильной эксплуатации стада

Период	Вобля	Лещ	Судак
I	0,63	0,55	0,63
II	0,82	0,80	0,90

Таблица 4

Показатели естественной и промышленной убыли по периодам стабильной эксплуатации стада

Период	Убыль	Периоды		
		вобля	лещ	судак
I	Промысловая	0,45	0,40	0,48
	Естественная	0,18	0,15	0,15
II	Промысловая	0,84	0,65	0,75
	Естественная	0,18	0,15	0,15

¹ Общая относительная убыль равна отношению числа рыб, погибших в данный промысловый период от различных причин, к числу рыб в начале этого периода.

Среднюю численность улова в период стабилизации оценивали следующим образом. По статистическим данным о промысловых уловах был вычислен средний улов, выраженный в весе (табл. 5).

Чтобы выразить улов в штучном исчислении, нужно данные табл. 5 разделить на соответствующую среднюю навеску. Однако при этом возможны ошибки из-за несовершенства взятия проб на размерный состав улова. В связи с этим среднюю навеску определяли по среднему возрасту рыб в среднем годовом улове (табл. 2).

Из сказанного вытекает необходимость оценить связь между возрастом, длиной и весом воблы, леща и судака. В современной теории динамики численности стада рыб связь между весом и длиной особи описывается формулой $G = ql^3$, где G — вес; l — длина; $q = \text{const}$.

Таблица 5
Средний улов по периодам стабильной эксплуатации стада

Период	Улов, тыс. в		
	вобла	лещ	судак
I	1371,3	678,1	361,3
II	638,0	383,4	201,1

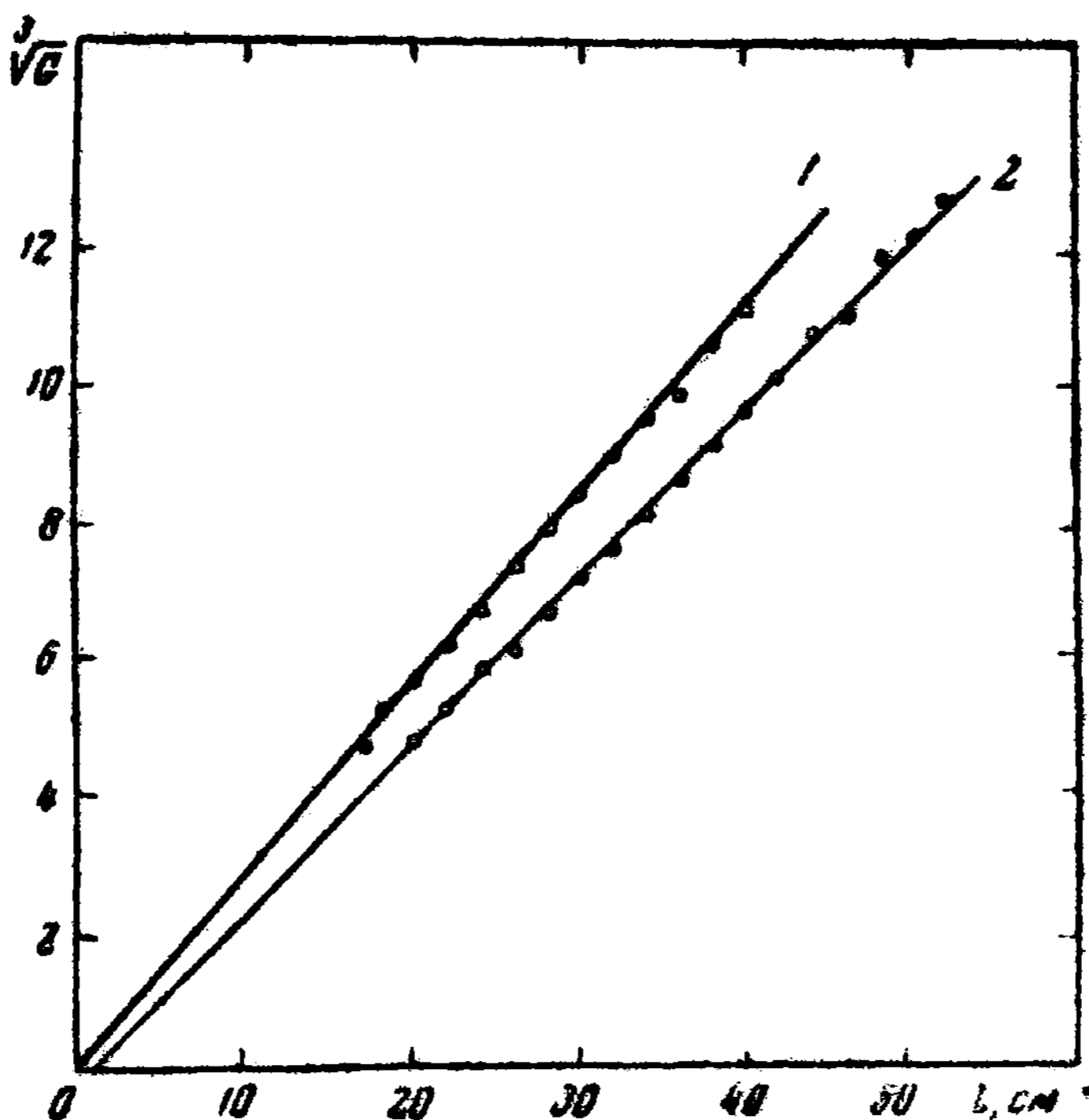


Рис. 1 Связь между весом и длиной особи леща (1) и судака (2)
1 — $G = 0,0215 l^3$; 2 — $G = l^3$

Справедливость этого равенства в отношении леща и судака проверена по многолетнему фактическому материалу (о леще — за 22 года, о судаке — за 14 лет). Результаты проверки (рис. 1) показывают, что опытные данные хорошо описываются прямой линией, если по оси ординат отложена величина $\sqrt[3]{G}$.

При подборе параметров прямой установлено, что в случае леща эта прямая проходит через начало координат, а в случае судака — нет, если параметры подобраны способом наименьших квадратов. Тот факт, что в случае судака прямая не проходит через начало координат, можно объяснить изменчивостью q у судака в возрасте, когда его длина меньше 20 см, если считать, что фактический

материал строго отражает действительность. Однако у нас нет оснований утверждать последнее, поэтому мы можем лишь констатировать, что аналитическая связь вес — длина, выраженная кубическим уравнением, пригодна в обоих случаях (в отношении и леща, и судака). Следует подчеркнуть, что вычисленный по приведенной формуле вес особи является лишь средним арифметическим из весов особей, имеющих такую же длину. Приведенные на рис. 1 постоянные мы получили методом средних, полагая при этом, что в обоих случаях прямая проходит через начало координат. По наблюдениям А. Ф. Лексуткина и А. П. Шишова (1958), в случае воблы $q = 0,0222$.

Для оценки связи длина — возраст было выполнено следующее. По фактическому материалу, характеризующему распределение особей одного возраста по длине, были вычислены показатели асимметрии и эксцесса, на основании которых было допущено предположение, что распределение рыб одного возраста по длине можно считать нормальным. Из-за недостатка материала нельзя проверить справедливость этой гипотезы применительно к каждому году и каждой возрастной группе. Поэтому соответствие такой гипотезы опытным данным было проверено на трехгодовалых воблы за каждый год в отдельности, а на других возрастных группах воблы, леща и судака — по многолетним данным. Для проверки пользовались критерием согласия χ^2 ; критерий Колмогорова, вычисление которого гораздо проще, менее пригоден в этом случае, так как параметры теоретического распределения вычислялись по опытным данным. Результаты вычислений показывают, что из 21 поколения воблы 3 поколений в трехгодовалом возрасте были нормально распределены, вероятностью более 0,1. Многолетние данные с еще большей вероятностью не противоречат принятой гипотезе.

Таким образом, распределение одновозрастных особей воблы, леща и судака по длине в первом приближении можно считать нормальным. С увеличением возраста показатель дисперсии увеличивается.

Далее подбирали аналитическое выражение связи длина — возраст — или формулу роста. Из всех известных нам формул логически обоснована формула Берталанффи

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)}),$$

где L_t — длина особи в возрасте t ;

L_{∞} , k и t_0 — постоянные величины.

Полученные из фактического материала постоянные приведены в табл. 6.

Таблица 6

Значение величин L_{∞} , k и t_0

Вид	Возраст	L_{∞}	k	t_0
Вобла	3	0,166	—	—1,02
Лещ	12	0,233	—	—0,62
Судак	66	0,236	—	—1,00

Таблица 7

Средний вес рыб в период стабильной эксплуатации стада, г

Период	Вобла	Лещ	Судак
I	220	370	1070
II	110	373	640

Сопоставление опытных данных с расчетными показывает, что рост воблы, леща и судака хорошо описывается формулой Берталанффи, если в качестве постоянных брать цифры приведенные в табл. 6. Необходимо подчеркнуть, что подсчитанная по этой формуле длина является лишь средней арифметической длиной рыб заданного возраста.

Данные табл. 2 и 6 позволяют вычислить среднюю навеску, соответствующую каждому периоду стабилизации (табл. 7).
Находим численность рыб в среднем годовом улове за каждый период стабилизации (табл. 8).
Разделив данные табл. 8 на соответствующую промысловую убыль (табл. 4), получим оценку численности промысловой части стада (табл. 9).

Таблица 8

Численность рыб в среднем годовом улове по периодам стабильной эксплуатации стада, шт.

Период	Вобль	Лещ	Судак
I	617,7 · 10 ³	127,9 · 10 ³	37,8 · 10 ³
II	532,0 · 10 ³	102,7 · 10 ³	31,4 · 10 ³

Таблица 9

Численность промысловой части стада по периодам стабильной эксплуатации стада, шт.

Период	Вобль	Лещ	Судак
I	1390 · 10 ³	320 · 10 ³	79 · 10 ³
II	838 · 10 ³	158 · 10 ³	42 · 10 ³

Нетрудно заметить, что вычисленная таким образом численность промысловой части стада существенно зависит от естественной убыли. В связи с этим интересно проследить изменение найденного отношения между численностями промысловых частей стада в первый и второй периоды при других величинах естественной убыли. Если указанную в табл. 4 естественную убыль уменьшить до нуля, а затем увеличить вдвое, то у всех пород рыб это отношение будет находиться в пределах 1,5—2,0 при условии, что в оба периода естественная убыль одинакова. Если же считать, что в первый период естественная убыль была меньше, чем во второй, то верхний предел этого отношения будет стремиться к 1,5.

Таким образом, приходим к выводу, что численность промысловой части стада воблы, леща и судака во второй период уменьшилась примерно вдвое. Этот вывод является лишь первым приближением к действительности.

В связи с изложенным интересно обратиться к более раннему периоду. Результаты промысла в 1898—1917 гг. сведены в табл. 10.

Таблица 10

Результаты промысла в 1898—1917 гг.

Показатели	Породы		
	Вобль	Лещ	Судак
Средний улов, в тыс. п.	1108	140	193
Средний вес, г.	221	351	600
Средний улов, шт.	500 · 10 ³	10 · 10 ³	32 · 10 ³

Сравнивая данные табл. 10 и 8, видим, что современные уловы воблы и судака в штучном исчислении примерно такие же, какими они были в среднем в 1898—1917 гг., а уловы леща несколько больше. Из изложенного следует, что по сравнению с предыдущими периодами стабилизации в настоящее время наблюдается следующее: а) средний возраст воблы, леща и судака понизился в результате усиления общей

смертности; б) численность рыб в годовом улове практически не изменилась; в) численность промысловой части стада воibly, леща и судака уменьшилась примерно вдвое.

Общая убыль в стаде могла возрасти в результате изменения или естественной убыли рыб промысловой части стада, или промысловой убыли, или той и другой вместе.

На наш взгляд, главной причиной «омоложения» стада является промысел. Это утверждение основывается на следующих фактах.

Теоретически можно показать, что увеличение вылова всегда приводит к «омоложению» стада, если пополнение остается более или менее стабильным. Если численность рыб в улове в разные периоды стабилизации остается одинаковой, это значит, что и численность пополнения в эти же периоды должна быть неизменной при условии, что основная часть общей смертности относится к воздействию промысла. В таком случае современные условия, результирующей которых является численность пополнения, способны производить такую же численность пополнения, какую в среднем давало стадо в первые периоды стабилизации и в 1898—1917 гг.

Утверждая это, мы не учитываем результатов искусственного воспроизводства. На наш взгляд, оно не могло существенно повлиять на полученные результаты, так как воibly рыбоводными мерами не воспроизводится, а искусственное воспроизводство леща и судака в больших масштабах начато в 1954—1955 гг. Выпущенные в эти годы мальки леща и судака вошли в пополнение в 1956—1959 гг. Учитывая, что нами рассматриваются периоды в несколько лет, можно прийти к выводу, что искусственное воспроизводство не могло существенно сказаться на величине пополнения.

Таким образом, в рассматриваемые периоды пополнение можно считать более или менее постоянным.

Практика эксплуатации промысловых стад рыб в различных водоемах показывает, что в более или менее стабильных природных условиях средний возраст особей эксплуатируемого стада всегда меньше, чем в том случае, если стадо не эксплуатируется. Таким образом, изменение возрастной структуры стада по характеру совпадает с тем изменением, которое может вызвать промысел при увеличении промысловой убыли.

Нами проанализирован фактический материал, касающийся интенсивности лова за последние 60 лет. Вследствие длительности такого периода, множества самых разнообразных условий промысла, способов лова и несовершенства промысловой статистики практически невозможно со всеми подробностями оценить интенсивность лова за каждый год. Поэтому при анализе фактического материала сделаны некоторые допущения, которые не совсем обоснованы. Например, в речном рыболовстве рыболовный эффект каждой действующей тони считался одинаковым, хотя, как известно, рыболовный эффект лицевой тони значительно выше, чем у верховой. Тем не менее найденная с подобными допущениями динамика северокаспийского рыболовства в общих чертах не противоречит действительности (рис 2).

С 1898 по 1914 г. интенсивность лова хотя и росла, но настолько медленно, что ее можно считать постоянной. С 1914 по 1917 г. морское рыболовство быстро сокращается до нуля. Речное рыболовство в это время остается практически неизменным, зато в дальнейшие годы оно значительно снижается. С 1922 г. начинается бурное развитие рыболовства как в море, так и в реке. Уже к 1925 г. северокаспийское рыболовство

достигает довоенного уровня. В следующие годы вплоть до настоящего времени интенсивность лова была выше довоенной. Наибольшей величины она достигла в середине тридцатых годов. Ясно, что находящаяся продолжительное время на высоком уровне интенсивность северокаспийского рыболовства должна увеличить промысловую, а следовательно и общую убыль.

Таким образом, эффект лова можно изменять путем изменения режима эксплуатации стада рыб.

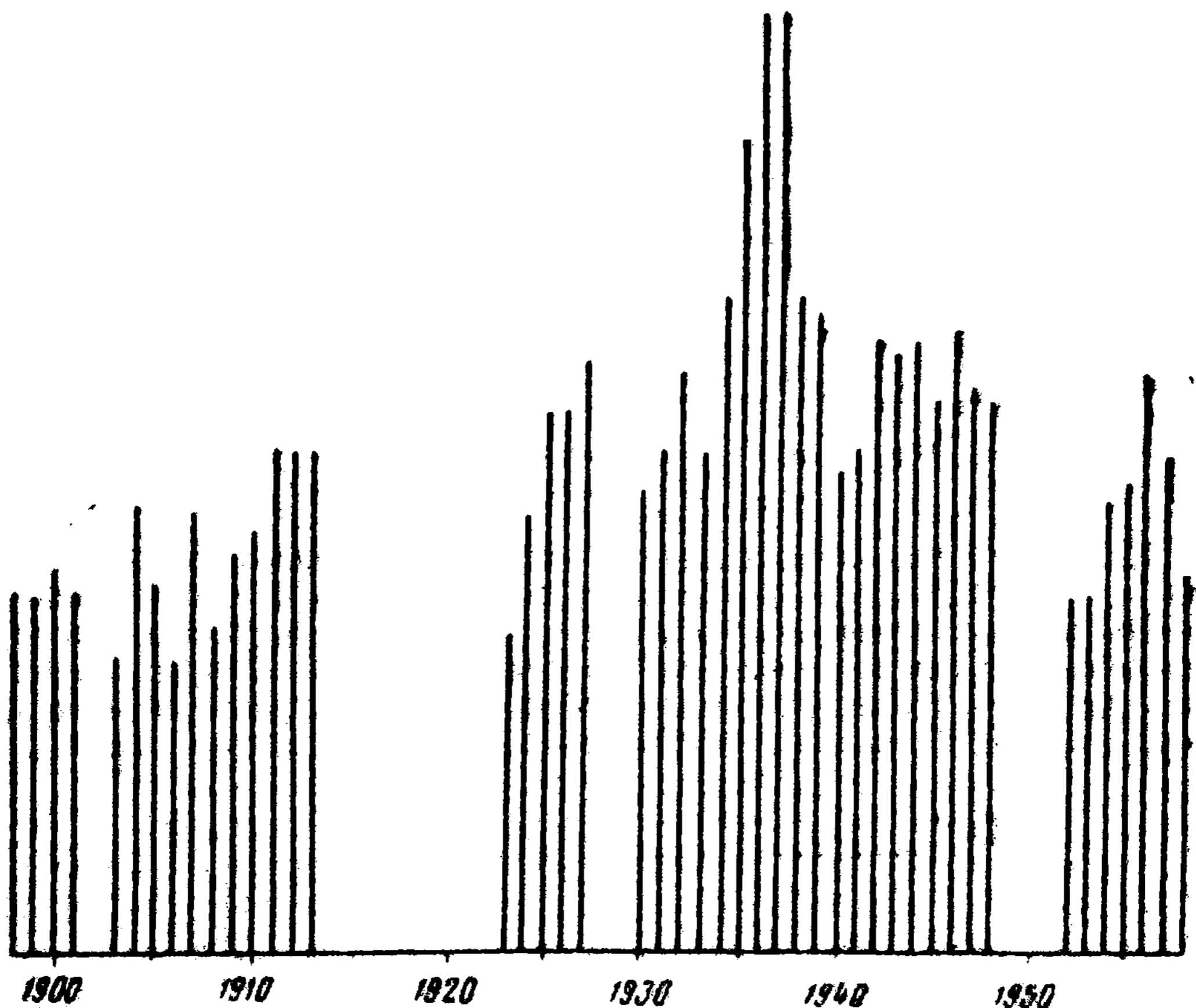


Рис. 2. Динамика интенсивности речного рыболовства

Для оценки современного режима эксплуатации стад воблы, леща, судака и для получения некоторых указаний по выбору способов приближения к оптимальному режиму эксплуатации этих стад мы воспользовались математической моделью Бивертона и Холта. В табл. 11 указаны параметры, которые были приняты при вычислении продукции, получаемой от стада при различных режимах эксплуатации.

Цифры в знаменателе мы получили, исходя из предположения, что поколение будет вступать в промысел позднее современного ровно на один год.

Результаты вычислений сведены на рис. 3. Кривые с индексом 1 соответствуют тому случаю, когда возраст поколения, впервые вступающего в промысел, соответствует современному, а кривые с индексом 2 — когда этот возраст больше ровно на один год. Точкой А отмечен современный режим эксплуатации.

Таблица 11

Параметры математической модели Бишертон и Холта, принятые при вычислении полученной стада продукция

Параметр	Судак	Лещ	Вобля
M	0,165	0,165	0,194
t_p	0,6/1,6	2/3	2/3
t_{p^*}	1,2,6	3/4	3/4
t_h	20	20	15
t_0	-1,0	-0,62	-1,82
W_∞	7629	1593	600
k	0,235	0,233	0,166
q	0,0149	0,0215	0,0222
$t_{p^*} - t_0$	2,0 <u>3,6</u>	3,62 <u>4,62</u>	2,8 <u>3,8</u>
$t_{p^*} - t_0 = p$	0,4 <u>1,0</u>	1,0	1,0
$t_h - t_{p^*} = \lambda$	19/17,4	17/16	12/11
$e^{-M} W_\infty = (S)$	7200/6470	1350/1354	500/500

Как видно, современные режимы эксплуатации далеки от оптимальных. Для приближения к оптимуму необходимо или снизить вылов (часть стада, изымаемую промыслом), что может быть достигнуто снижением интенсивности лова, или увеличить возраст поколения, впервые вступающего в промысел, что может быть достигнуто увеличением вытравывания в промысловых орудиях лова, или осуществить и то и другое.

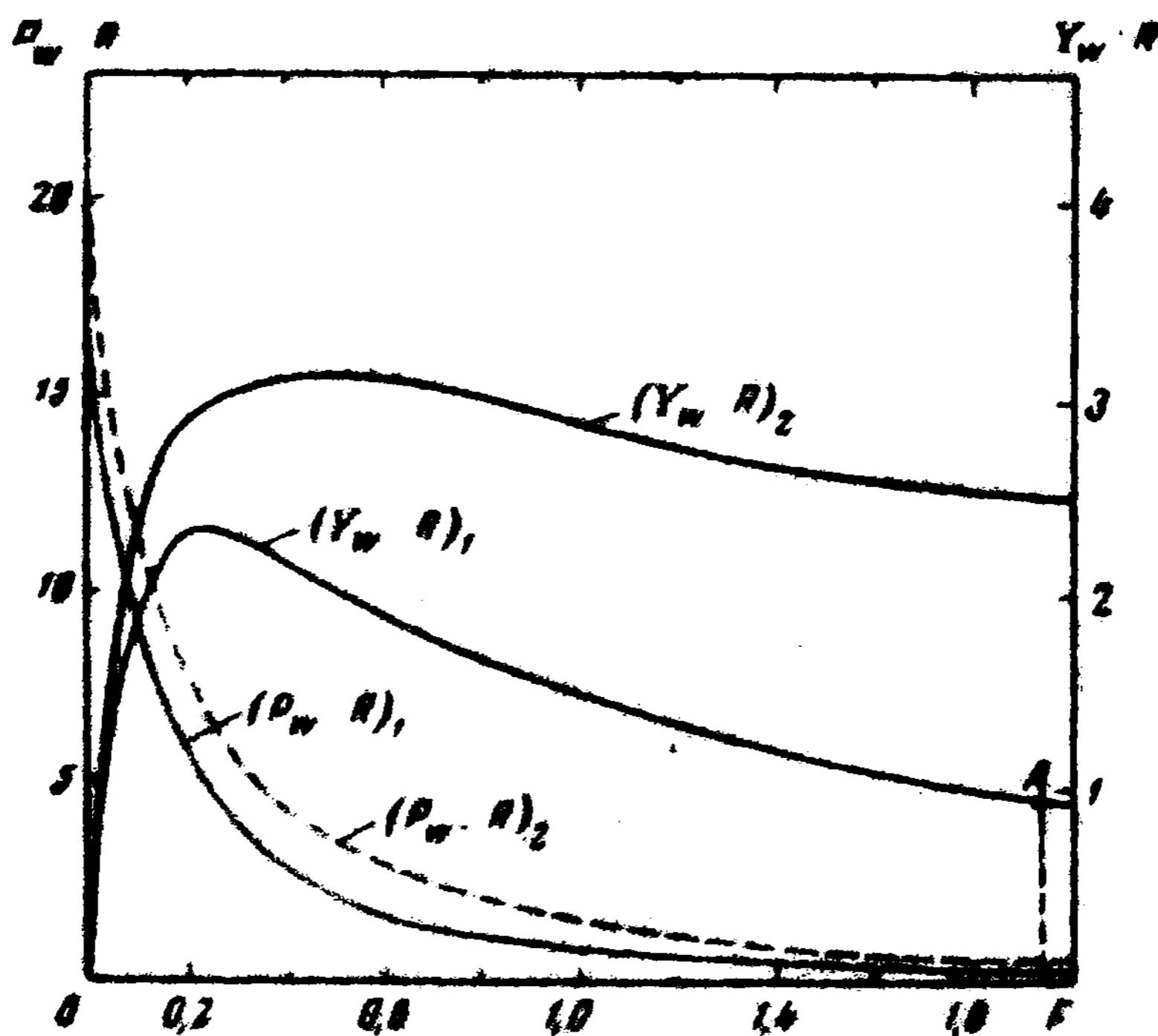


Рис. 3. Вычисление продукции, полученной от стада судака при различных режимах эксплуатации

На рис. 3 видно, что увеличение ровно на один год возраста поколения, впервые вступающего в промысел, с одновременным снижением вылова позволяет увеличить эффект лова каждой из рассматриваемых пород рыб примерно в три-четыре раза.

Осуществление одного из указанных способов приближения к оптимуму неизбежно повлечет за собой увеличение биомассы промысловой части стада. Ясно, что водоем может содержать и тем более воспроизводить лишь какое-то конечное количество биомассы. Однако в отношении Северного Каспия этот вопрос слабо изучен. В связи с этим приближение к оптимуму должно осуществляться по тому пути, который экономически менее рискован и целесообразность которого более очевидна.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С. В. 1948. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. Пищепромиздат.
- Баранов Ф. И. 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства. — Изв. отд. рыбоводства и научно-промысл. исслед., т. I, вып. I.
- Баранов Ф. И. 1925. Рыболовство и предельный возраст рыб. — Бюлл. рыбн. хоз., № 2.
- Лексуткин А. Ф. и Шишов А. П. 1958. Уменьшение прилова молоди основных промысловых рыб Волго-Каспия. — Фонды Касп. п.-н. ин-та рыбн. хоз. и океанограф. (КаспНИРО).
- R. Beverton and S. Holt 1957. On the dynamics of exploited fish populations. London.

ВЛИЯНИЕ КОРМОВОЙ БАЗЫ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЛИЧИНОК АЗОВСКОЙ ХАМСЫ

П. Н. Грудвиня

(Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства — АзНИИРХ)

Материалы для выяснения питания личинок хамсы собраны нами в Азовском море главным образом во время комплексных и специальных рейсов в конце мая, июне и июле 1958 и 1959 гг. Сетка станций была аналогична принятой для сбора зоопланктона. Просмотр кишечника личинок, только что перешедших на активное питание (длиной от 3 до 4 мм), показал, что основной пищей их служат науплиусы копепод. С дальнейшим развитием, ростом и увеличением подвижности личинки начинают питаться более крупными планктонными организмами. Преобладающее значение в питании личинок занимают копеподитные, а позже и взрослые формы копепод.

Сравнительно ограниченный спектр питания личинок на ранних этапах развития заставил нас выяснить, в какой мере изменение биомассы копепод, в частности, науплиальных форм, влияет на выживаемость личинок.

По данным Т. Ф. Дементьевой, Р. М. Павловской и Ю. П. Зайцева, повышенные температуры и волнение моря более четырех баллов, в период нереста отрицательно сказываются на развитии икры хамсы. Во избежание ошибок в выводах мы систематически учитывали (по материалам М. К. Слишак) гидрологическое состояние моря в период наших наблюдений.

В Бердянском заливе на тех станциях, где концентрация науплиусов копепод в 1958 г. была выше, процент личинок с пустыми кишечниками был незначителен. Так, например, на станциях, где науплиусов было более 30 тыс. шт. в 1 м³ воды, до 80% личинок хамсы были с пищей в кишечниках, а на тех станциях, где концентрация науплиусов колебалась от 19 до 12 тыс. шт. м³, личинок с пищей в кишечниках было от 40 до 30%.

Влияние кормовой базы на выживаемость личинок хамсы можно проследить на примере размножения хамсы в июне и июле 1958 и 1959 гг. В оба эти года нерест хамсы начался в последней декаде мая (в 1958 г. с 31 мая по 4 июня, а в 1959 г. с 28 мая по 3 июня). Икрометание было довольно интенсивным: за 10 мин. лова большой икорной сетью в это время ловилось у поверхности в среднем 1550 шт. (1958 г.) и 1000 икринок (1959 г.).

Распределялись личинки в указанные сроки по-разному. Так, в 1958 г. подавляющее большинство их встречалось в западной части моря (в среднем 15 шт. на улов икорной сети), а в восточной части моря их почти не было. В 1959 г. в Азовском море личинок в это время не было ни на одной станции. Средняя плотность науплиусов копепод в те же сроки в 1958 г. была равна 53,6 тыс. шт. в 1 м^3 воды, а в 1959 г. в 16 раз меньше (3,3 тыс. шт. м^3). Тем не менее мы не можем считать, что различная численность личинок хамсы в 1958 и 1959 гг. обусловлена различными концентрациями корма. Вероятнее всего, причину нужно видеть в недостаточном прогреве воды в 1959 г. (от $16,4$ до $18,7^\circ$), что могло сказаться на развитии икры. При сравнительно высокой концентрации корма во всем море личинки ловились и в 1958 г. преимущественно в западной зоне, где вода была сильнее прогрета (температура в западной части моря была от $19,5$ до 21° , а в восточной — от $18,3$ до $19,2^\circ$).

В середине июня (рейсы с 9 по 22 июня 1958 г. и с 12 по 21 июня 1959 г.), когда температура воды уже не могла существенно влиять на развитие икры (в 1958 г. температура воды была от 18 до 22° , в 1959 г. — от 20 до 24°), а волнение моря не превышало трех баллов разная плотность доступного для личинок хамсы корма обусловила степень их выживаемости. Так, в 1958 г., при высокой концентрации науплиусов копепод личинки хамсы встречались на всех станциях в довольно значительном количестве (в среднем по морю 20 шт. на один лов икорной сети), причем личинок с пищей в кишечнике было 60%. В 1959 г., когда плотность науплиусов на большей части моря была меньше 5 тыс. шт./ м^3 (в среднем 13,7 тыс. шт.), личинки хамсы встречались только на некоторых станциях и в незначительном количестве (в среднем по морю одна личинка на лов), а личинок с пищей было 24%.

Подобная зависимость выживания личинок хамсы от состояния кормовой базы наблюдалась и в июльских рейсах. В июле 1958 г. концентрация науплиусов копепод, особенно в некоторых участках моря, снижалась (с 53,6 тыс. шт. в июне до 37,6 тыс. шт. м^3 в июле, среднее по морю), однако в это время ослабло и икрометание хамсы. В среднем на сеть попадалось 720 шт. икринок вместо 2900 шт. в июне. Все это привело к снижению среднего количества личинок в уловах до 15 шт. на улов икорной сети.

В июле 1959 г. концентрация науплиусов копепод значительно возросла по сравнению с июньской (в среднем 42 тыс. шт. в 1 м^3 , или в 12 раз больше, чем в начале июня и в 3 раза больше, чем в середине июня). Икры хамсы в это время встречалось меньше (320 икринок в июле вместо 1500 шт. в середине июня), личинки же хамсы попадались почти на всех станциях, в среднем по 22 шт. на лов икорной сети (в 22 раза больше, чем в июне). Количество личинок с пищей в кишечнике также возросло до 64 вместо 24% в июне.

Таким образом, выживаемость личинок хамсы на ранних этапах развития в 1958 и 1959 гг. была связана со степенью концентрации доступного для личинок корма в разгар нереста хамсы. В июле 1958 г. условия выживания личинок были лучше, чем в июне 1959 г. Это подтверждается данными августовских ловов лампарой. Урожай молоди в 1958 г. был определен в 500 тыс. и (276 шт. молоди на замет лампары), а в 1959 г. — только в 100 тыс. и (36 шт. молоди на замет лампары). Правда, при этом был несколько недоучтен приплод молоди, полученной в последних числах июля и особенно в августе 1959 г.

Данных о характере нереста азовской хамсы в предыдущие годы у нас нет. Однако, судя по материалам Л. Н. Новожиловой о состоянии кормовой базы для личинок хамсы за 1957 и 1956 гг., аналогичная зависимость величины урожая молоди хамсы от концентрации доступного для их личинок корма наблюдалась и в эти годы.

В 1957 г. биомасса копепод была незначительна. Концентрация науплиусов копепод в июне в большей части моря была меньше 1000 шт/м³ (в среднем 11,1 тыс. шт.), а в июле она зачастую не превышала 5 тыс. шт. (в среднем 13,2 тыс. шт.), что и привело к небывало низкому урожаю молоди хамсы в 1957 г. (15 тыс. ц или 8 шт. молоди на замет лампы в августе).

В начале июня 1956 г. биомасса науплиусов копепод была так же невысокая (в среднем 13,2 тыс. шт/м³), но во второй половине июля она значительно возросла (в среднем 34 тыс. шт/м³), и это повысило урожайность личинок хамсы. По данным августовской съемки, урожай молоди хамсы в 1959 г. был определен в 163 тыс. ц (222 шт. на замет лампы), причем преобладала молодь мелких размеров (от 35 до 55 мм), июльской генерации.

Таким образом, состояние кормовой базы в период нереста является основным фактором, определяющим урожайность молоди азовской хамсы. Выяснение причин колебания биомассы копепод в Азовском море, позволит составлять более точные долгосрочные прогнозы численности азовской хамсы.

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЗАПАСА ПРОХОДНЫХ РЫБ И СТЕПЕНИ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В РЕЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Б. Г. Иоганзен и А. Н. Гундрияер

(Томский государственный университет имени В. В. Куйбышева)

С 1950 г. кафедра ихтиологии и гидробиологии Томского университета периодически вела по разработанной ею методике учет численности проходных рыб и степени использования их запасов в Оби (Иоганзен, 1952). В 1951 г. и в последующие годы по той же методике проведен учет запаса муксуна и сырка на Средней Оби Новосибирским отделением Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (Волгин, 1953, 1958). В 1957—1958 гг. аналогичные исследования продолжены Томским университетом совместно с Салехардским стационаром Уральского филиала Академии наук СССР¹.

Объектами исследования были проходные рыбы, достигающие пределов Томской области: сибирский осетр, нельма, муксун и сырок (пелядь). Некоторые называют этих рыб полупроходными, но мы сохраняем термин «проходные», подчеркивая этим возможность применения предлагаемой методики к учету численности в речных условиях любых мигрирующих рыб, поднимающихся из моря или эстуария в реку.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ПОДЪЕМЕ ПРОХОДНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ ОБИ

В первых числах июня с поступлением в Обскую губу обогащенных кислородом полых речных вод происходит весенний подъем рыбы, называемый по-местному вонзем («богатое время»). Вонзевой ход рыб из Обской губы в Обь в 1957 г. начался в первых числах июня, в 1958 г. — во второй половине июня. Открывает вонзевой ход обычно сырок; через несколько дней после него появляются осетр, муксун, затем нельма. В некоторые годы нельма показывается несколько раньше осетра и муксуна. В 1957 г. в районе Аксарки сырок начал ловиться 5 июня, осетр и муксун — 12 июня, нельма — 12 июля.

¹ В полевых работах участвовали: от Томского университета доцент А. Н. Гундрияер, ст. лаборант Е. Н. Курбатская (Колпашевская стрежневая тона), студент А. А. Колпашев (стрежневая тона Долгий плес), от Салехардского стационара УФАИ — младший научный сотрудник Л. А. Добрынская. Сведения о вылове рыбы в бассейне Оби предоставлены отделом рыбной промышленности Томского совнархоза и Томским рыбопромышленным трестом. Всем этим лицам и организациям авторы приносят благодарность за содействие в работе.

Вонзевой ход сырка — самый кратковременный. В 1957 г. в районе Аксарки он продолжался 11 дней (с 5 по 15 июня), в 1958 г. — 12 дней (с 22 июня по 5 июля), а подъем осетра, нельмы и муксуна — несколько больше месяца.

Вонзевой ход представляет собой кормовую (нагульную) миграцию рыб после их зимовки в Обской губе. Рыба нагуливается на мелководных участках дельты и в сорах Нижней Оби в течение полутора-двух месяцев, после чего начинается нерестовая миграция половозрелой части стада.

У рассматриваемых рыб нерестовая миграция в 1957—1958 гг. наблюдалась, судя по уловам плавными сетями на Чемашинской плавной тоне Октябрьского района Ханты-Мансийского национального округа, в следующие сроки (табл. 1).

Таблица 1

Сроки нерестовой миграции проходных рыб
(Чемашинская плавная тона)

Вид рыб	Год	Продолжительность хода		
		начало	конец	всего дней
Осетр	1957	8.VII	9.IX	64
	1958	10.VII	14.IX	67
Нельма	1957	14.VII	15.VIII	33
	1958	12.VII	14.IX	65
Муксун	1957	20.VII	20.IX	63
	1958	29.VII	14.IX	48
Сырок	1957	29.VII	5.IX	39
	1958	4.VIII	10.IX	38

Как и при вонзе, нерестовая миграция сырка наименее продолжительна в пределах Нижней Оби. Так, в 1957—1958 гг. на Чемашинской плавной тоне сырок шел 38—39 дней, а осетр 64—67 дней.

У северной границы Томской области нельма и осетр появляются в конце июля — начале августа, муксун и сырок в конце августа — начале сентября. Сопоставляя сроки начала подъема проходных рыб с соров Нижней Оби и сроки лова их в Александровском районе Томской области на тове Потавкино (осетр и нельма 11 августа, сырок 10 сентября), следует прийти к заключению, что на Колпашевской стрежевой тоне добывается в течение всей первой половины августа не вонзевая рыба, а производители, задержавшиеся в реке после нереста предшествующего года.

Проведенные нами в 1958 г. наблюдения за проходными рыбами на среднеобских стрежевых неводных тонях («песках») Долгий плес (Ханты-Мансийский национальный округ Тюменской области) и в Колпашево (Томская область), отстоящих одна от другой на расстоянии свыше 1000 км, позволяют судить о сроке начала хода, его нарастании, максимуме, спаде и конце (на этом участке на основании промысловых уловов).

В 1958 г. стрежевая неводная тона Долгий плес начала работать 19 августа притом с некоторым завозданием, а закончила лов — в связи с аварией — дня за три до прекращения миграции муксуна (судя по завершению лова муксуна на вышерасположенной стрежевой тоне). С пер-

вма дней в уловах были отмечены представители всех рассматриваемых проходных рыб, причем за первую пятидневку уловы осетра достигали в среднем около 44 кг за притопление невода (табл. 2). Наибольший средний улов за притопление (69 кг) был в первую пятидневку сентября, затем уловы последовательно снижались и упали к концу сентября в среднем до 19,3 кг за притопление. Максимум хода муксуна наблюдался

Таблица 2

Уловы проходных рыб на стрежневой неводной тоне Долгий плес в августе — сентябре 1958 г., кг

Срок лова	Осетр		Нельма		Муксун		Число притоплений
	за пяти-дневку	за прито-пление	за пяти-дневку	за прито-пление	за пяти-дневку	за прито-пление	
19—23.VIII	1755	43,8	29	0,7	139	3,5	40
24—28.VIII	2189	39,0	21	0,4	207	3,7	56
30.VIII—5.IX	4009	60,1	50	0,8	1799	31,0	58
6—9.IX	1539	50,6	10	0,3	1046	33,8	31
11—15.IX	3182	49,6	—	—	4120	61,5	61
16—20.IX	979	23,8	10	0,3	3353	81,7	41
21—26.IX	853	19,3	—	—	1672	38,0	44
Всего	14536	—	120	—	12345	—	334
В среднем	—	44,0	—	0,4	—	39,6	—

Таблица 3

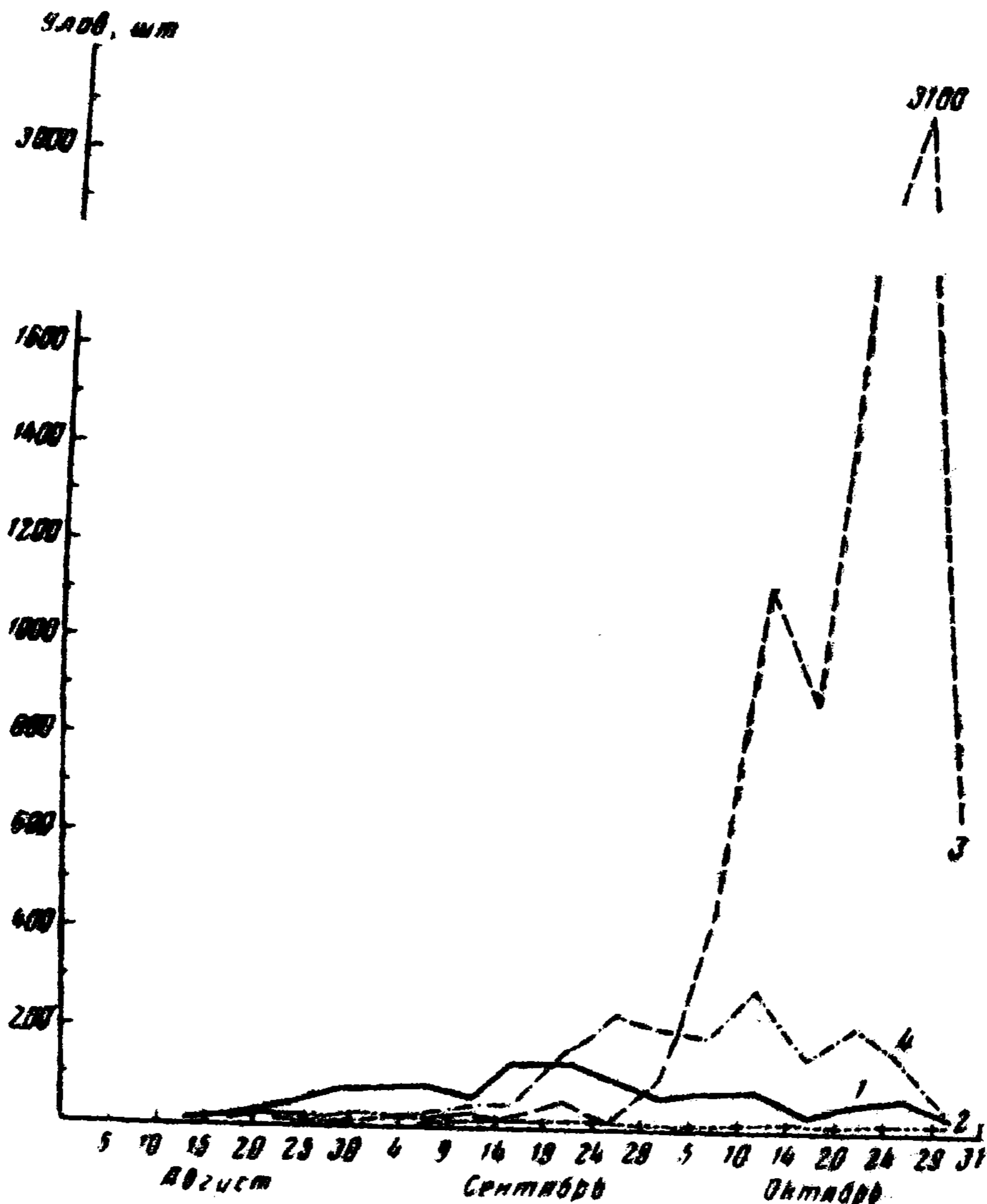
Уловы проходных рыб на Козлашевской стрежневой неводной тоне в 1958 г., кг

Срок лова	Осетр		Нельма		Муксун		Сырок		Число притоплений
	за пяти-дневку	за прито-пление	за пяти-дневку	за прито-пление	за пяти-дневку	за прито-пление	за пяти-дневку	за прито-пление	
1—5.VIII	—	—	9	0,20	—	—	1	0,02	42
6—10.VIII	28	1,00	12	0,70	—	—	3	0,10	28
11—15.VIII	80	1,90	40	0,90	—	—	4	0,10	42
16—20.VIII	182	3,60	69	1,40	—	—	1	0,02	50
21—25.VIII	524	10,00	137	2,70	1	0,02	6	0,10	52
26—30.VIII	903	14,60	115	1,86	3	0,05	2	0,03	62
1.VIII—4.IX	1074	19,20	187	3,34	1	0,02	2	0,03	56
5—9.IX	1098	35,40	111	3,58	9	0,30	10	0,30	31
10—14.IX	727	12,50	172	2,97	17	0,30	17	0,30	58
15—19.IX	1851	31,90	29	0,50	38	0,65	31	0,53	58
20—24.IX	1893	30,05	90	1,45	80	1,30	77	1,24	62
25—29.IX	1362	20,00	62	0,90	22	0,30	127	1,90	67
30.IX—4.X	822	13,70	4	0,10	166	2,80	112	1,90	60
5—9.X	1016	19,90	13	0,25	700	13,70	102	2,00	51
10—14.X	1027	20,00	35	0,68	1800	35,40	157	3,08	51
15—17.X	309	12,30	33	1,30	1400	56,00	80	3,20	25
20—24.X	665	12,10	48	0,88	2795	50,70	118	2,41	51
25—29.X	831	11,00	91	1,21	1935	68,20	80	1,03	75
30—31.X	191	0,50	18	0,62	1027	35,00	15	0,50	29
Всего	14583	—	1275	—	13020	—	1045	—	956
В среднем	—	16,50	—	1,33	—	13,64	—	0,99	—

Примечание: 18 и 19 октября не ловили

в последние три пятнадцатки миграции, т. е. с 11 по 26 сентября, причем пик хода отмечен в предпоследнюю пятнадцатку, с 16 по 20 сентября, когда в среднем за притонение вылавливалось 81,7 кг муксуна.

Миграция нельмы и сырца на стрежевой тоне Долгий плес, находящейся на протоке Салым, в 1958 г. была выражена нечетко. Точнее отражают эту миграцию наблюдения на Колпашевской стрежевой неводной тоне, где идет все мигрирующее стадо проходных рыб.



Уловы проходных рыб по пятнадцаткам на Колпашевской тоне

1 — осетр; 2 — нельма; 3 — муксун; 4 — сырца

Картина хода осетра и муксуна на стрежевых тонах Долгий плес и у Колпашево оказалась аналогичной (табл. 3 и рис.).

На Колпашевской тоне, которая начала работать в 1958 г. с 1 августа, осетр, нельма и сырца стали появляться в уловах с первых дней неводьбы, причем залавливались они одиночно и не регулярно. Уловы сырца были незначительными и вплоть до 19 сентября не превышали 0,5 кг за притонение невода. Максимум вылова сырца наблюдался за неделю раньше пика вылова муксуна и приходился на период

с 15 по 17 октября (3,2 кг за притопление). Наибольшие уловы нельмы были в конце августа — первой половине сентября (3,58 кг за притопление в пятидневку с 5 по 9 сентября).

ПОЛОВОЙ СОСТАВ, РАЗМЕРЫ И ПЛОДОВИТОСТЬ ПРОХОДНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ ОБИ

В табл. 4 приведены краткие сведения о проходных рыбах Средней Оби (на основании биологических анализов, выполненных на указанных наблюдательных пунктах).

Таблица 4

Биологические данные о проходных рыбах бассейна Средней Оби
на Колпашевской (конечной) тоне в 1958 г.

Показатель	Осетр (n-62)	Нельма (n-75)	Муксун (n-275)	Сырка (n-230)
Соотношение самцов и самок, %	63 : 37	54,5 : 45,5	82 : 18	78 : 22
Длина тела*, см	115,0(80—145)	84(64,5—108,0)	54(45,7—63,5)	36,8(31—54)
Вес, кг	14(4,6—30,0)	6,8(2,3—9,0)	1,63(1,02—3,00)	0,54(0,25—1,08)
Число икринок, тыс. шт.	220(101,5—454,0)	250(135—420)	70(31,8—106,9)	30

* У лососевых — по Сметту.

На Колпашевской стрежевой тоне соотношение самцов и самок у осетра составило 63:37 ($n=62$), а на стрежевой тоне Долгий плес — 69:31 ($n=80$). Самки на Колпашевской тоне весили от 6 до 30 кг (в среднем 15,8 кг), а самцы от 4,6 до 18 кг (в среднем 13,3 кг). Половозрелый осетр был в возрасте от 9 до 22 лет, преобладали 13—14-летние особи (38%).

Средний вес половозрелой нельмы равнялся 6,8 кг, однако с учетом неполовозрелых особей средний вес ловимой нельмы можно принять за 6 кг.

Самки муксуна на Колпашевской тоне весили в среднем 2050 г (от 1025 до 2400 г).

На тоне Долгий плес средняя длина муксуна 52,5 см, средний вес 1630 г ($n=1014$).

На тоне Долгий плес средняя длина тела сырка равнялась 35,6 см, средний вес 440 г, средняя плодовитость около 30 тыс. икринок.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСА ПРОХОДНЫХ РЫБ

Для определения размера запаса половозрелой части стада проходных рыб в реке удобнее всего пользоваться данными стационарных стрежевых неводных тоней. Поскольку проходные рыбы поднимаются фарватером реки и прилегающими приглубными участками (это установлено нами путем обмета неводом участков, отстоящих от берега на разном расстоянии), то необходимо определить продолжительность перекрытия неводом ходового для рыб участка реки. На Колпашевской тоне в 1958 г. это время (улавливающий момент) составляло в среднем 15 мин. на одно притопление. В течение всего рыболовного сезона (три месяца) делалось в среднем за одни сутки 10,6 притоплений (по данным тоневого журнала, который велся 90 дней). Следовательно, ежегодно

невод перехватывает мигрирующую рыбу в течение 159 мин. (15 мин. \times 10,6), или 2,65 часа. Это составляет 11% суточного времени, а следовательно, и от всего периода работы невода в данном сезоне.

Для определения коэффициента, характеризующего выход рыбы из невода, и определения степени облова мигрирующего стада мы выпускали меченых рыб в различных участках тони и в разные моменты неводьбы¹. Было установлено, что после того, как невод минует основную ходовую для рыб часть реки, из невода выходит около 70% меченых рыб, но продолжает входить примерно 10%. Следовательно, коэффициент уловистости Колпашевского стрелевого невода в 1958 г. оказался равным 0,4, т. е. от отчленяемого неводом косяка рыбы в неводе остается около 40%. По данным промысловой статистики, на Колпашевской тоне отловлено (включая выпущенных в воду в соответствии со ступенчатым запретом лова сиговых) 8 тыс. экз. муксуна (общий вес выловленного муксуна, равный 13000 кг, делим на средний вес одного муксуна, равный 1,65 кг). Но это составляет лишь 40% числа рыб, бывших в неводе (20000), так как 60% рыб выходит из невода.

Поскольку улавливающий момент невода равен 11% времени работы невода, то общее количество муксуна, достигшее Колпашева за все три месяца работы невода, равно 182 тыс. экз. Кроме того, после прекращения неводьбы ход муксуна продолжался еще около пяти дней. За это время Колпашево миновало еще не менее 16 тыс. экз. муксуна (принимая возможные уловы муксуна за притонение невода в эти пять дней равными 22 кг, т. е. 14 экз.). Вычтя из 198 тыс. экз. число рыб, выловленных на Колпашевской тоне (8 тыс. экз.), найдем, что всего на нерестилище прошло около 190 тыс. экз. муксуна. Отсюда можно заключить, что использование запасов муксуна на конечной, наиболее уловистой Колпашевской тоне в 1958 г. составило 4,1% (района Колпашево достигло 198 тыс. экз. муксуна, а выловлено лишь 8 тыс. экз.), а если учесть, что 2500 экз. муксуна, добытого в период ступенчатого запрета, было вновь выпущено в реку, то фактическое использование запасов муксуна в рассматриваемом районе составило всего лишь 2,8%.

На Колпашевской тоне наблюдается значительное замедление хода рыб. Определение интенсивности вылова рыбы стрелевыми неводами, расположенными ниже по течению, т. е. севернее г. Колпашево, проведенное Новосибирским отделением ГосНИОРХ в 1958 и 1959 гг. путем выпуска меченых муксунов, свидетельствует о более низком коэффициенте отлова (1,5—2%). Поэтому в среднем по Томской области мы принимали коэффициент отлова рыбы одним стрелевым неводом равным 3%.

Перейдем к определению общего количества муксуна, бывшего в Томской области, и выяснению степени использования его промыслового запаса предприятиями Томского рыбопромышленного треста. На нерестилища прошло муксуна 190 тыс. экз., а его вылов в Томской области составил 465 ц, или 28 тыс. экз. (табл. 5); значит в пределы Томской области зашло 218 тыс. экз. муксуна. Из этого количества производителей муксуна предприятиями Томского треста выловлено 28 тыс. экз., или 12,8%. Если допустить, что около 500 экз. муксуна использовано рыбаками для личного потребления, то в итоге интенсивность вылова муксуна в Томской области в 1958 г. составит 13%.

¹ Интересующихся этим вопросом отсылаем к работам Ш. Г. Иоганзена (1952), а также А. Н. Гундриева, Л. Г. Поринной и К. Т. Титовой (1952).

Уловы проходных рыб в бассейне р. Оби, в п

Таблица 3

Район лов	Осетр		Нельма		Муксун		Сырок	
	1957 г.	1958 г.	1957 г.	1958 г.	1957 г.	1958 г.	1957 г.	1958 г.
Тюменская область	4653	4208	3178	3018	35289	33590	9249	6812
Томская область	1660	2107	154	112	209	465	137	154
Всего по бассейну Оби	6313	6405	3332	3130	35498	34055	9386	6966

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СТЕПЕНИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЗАПАСА И СОСТОЯНИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПРОХОДНЫХ РЫБ

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют примерно подсчитать степень использования запасов нерестующего стада муксуна, а также других проходных рыб во всем бассейне Оби.

Основными промысловыми районами в бассейне Оби, где добывается половозрелый муксун, являются Шурышкарский район, Ханты-Мансийский национальный округ Тюменской области и Томская область. Всего здесь в 1958 г. было выловлено около 4097 ц половозрелого муксуна. К этому количеству нужно добавить 1250 ц крупного муксуна, вылавливаемого в низовьях Оби (в среднем по многолетним исследованиям Б. К. Москаленко, 1958). Округленно общий вылов половозрелого муксуна в бассейне Оби принимаем равным 5300 ц, или 330000 экз. Прибавив к этому количеству 190 тыс. экз., достигших нерестилищ, получаем, что абсолютный размер половозрелой части обского стада муксуна равен 520 тыс. экз. Следовательно, общая степень использования запасов нерестующего обского стада муксуна равна 63,5%, а округленно, с учетом личного потребления муксуна рыбаками, 64%.

Наконец, попытаемся определить состояние воспроизводства муксуна в Обском бассейне. На нерестилище выше г. Колпашево в 1958 г. прошло 190 тыс. производителей. Среди них было 18% самок, т. е. 34 200 экз. Средняя плодовитость одной самки равна 70 тыс. икринок. Следовательно, всеми самками могло быть выметано около 2594 млн. икринок. Принимая промысловый возврат 1:200, получим около 13 млн. рыб. Половозрелого и неполовозрелого муксуна в бассейне Оби в 1958 г. выловлено около 3,5 млн. экз. Таким образом, производителей на Оби в 1958 г. нерестовало в 3,7 раза больше количества, необходимого для обеспечения современных уловов во всем бассейне.

Результаты аналогичного определения запасов осетра, нельмы и сырка и степени их использования приведены в табл. 6.

Расчет запаса сырка схематично вели следующим образом. На Колпашевской тоне за три месяца выловлено 1750 экз., или 40% рыб, бывших в неводе (4375 экз.). Поскольку улавливающий момент невода равен 11% времени его работы, общее количество сырка, достигшего Колпашевской стрежевой тони (конечный рыбоотлавливающий пункт на путях к нерестилищам), равно округленно 39800 экз. После прекращения работы невода прошло еще за пять дней около 1200 экз. (возможный улов — один сырок за одно притонение). Следовательно,

Таблица 6

Общая характеристика запаса проходных рыб Средней Оби 1958 г.

Показатель	Осетр	Нельма	Муксун	Сырок
Подшло к Колпашевской тоне, экз.	27600	4800	198000	41000
Выловлено на этой тоне за путину, экз.	1200*	200	8000	1675
Достигло нерестилищ, экз.: всего	26400	4600	190000	39200
в том числе самок	9770	2400	34200	8600
Отложено икры, млн. икринок	2150	529	2594	258
Промысловый возврат (1 : 200), млн. экз.	10,75	2,62	13,00	1,29
Общий вылов в бассейне Оби, млн. экз.	0,64	0,52—0,55	3,50	1,50—2,00
Обеспеченность естественного воспроизводства, во сколько раз	168	50	3,7	0,64—0,86

* Включая 160 экз. употребленных на котловое довольствие.

всего верхнеобских нерестилищ в 1958 г. достигло, за вычетом выловленных 1750 экз., около 39,2 тыс. экз. сырка, из них 8600 экз. самок (22%). Отложено 258 млн. икринок, которые обеспечат запас в 1290 тыс. экз. рыб (промысловый возврат всех рассматриваемых проходных принят равным 1 : 200). Поскольку Колпашевскую тону миновало 39,2 тыс. экз. сырка, а выловлено его здесь 1750 экз., на данной тоне степень использования запасов верхнеобского стада сырка составляет 4,27%, а по всей Томской области 44,3% (выловлено в Томской области 154 ц сырка, или 28 500 экз.).

В 1958 г. состояние воспроизводства сырка было наихудшим по сравнению с остальными видами рыб; вылов сырка во всем бассейне Оби был выше пополнения запаса на верхнеобских нерестилищах. Следует, однако, иметь в виду, что сырок образует еще ряд стад в Уральских притоках Оби; незначительна роль в уловах озерной пеляди. Тем не менее численность сырка на протяжении последних лет резко сократилась, и для восстановления запасов необходимы строжайшая охрана этой рыбы на всех нерестилищах, охрана молоди в низовьях Оби, строительство заводов по разведению сиговых в бассейне Нижней Оби и ряд других мер, детально разработанных Обь-Тазовским отделением ГосНИОРХ.

На примере муксуна и сырка полностью оправдался прогноз их численности, сделанный еще в 1950 г. на основании первых опытов по разработке данной методики (Иоганзен, 1952). Если воспроизводство муксуна по-прежнему остается в удовлетворительном состоянии, то воспроизводство сырка и его численность в бассейне Оби, как и предполагалось, неуклонно понижаются по настоящее время.

Практически важны результаты расчетов по осетру и нельме. В бассейне Оби в 1958 г. выловлено 6405 ц осетра. Если принять средний вес осетра, вылавливаемого во всем бассейне, равным 10 кг (средний вес половозрелого осетра на Средней Оби — 14 кг), то это будет соответствовать всего лишь 64 тыс. экз., тогда как естественное воспроизводство осетра может обеспечить пополнение запаса почти в 11 млн. голов. Следовательно, рыбная промышленность использует лишь 0,6% запаса

осетра; остальная же его часть, представленная подростом, гибнет в различных орудиях лова и расхищается рыбаками при полном попустительстве органов рыбоохраны.

О факте нерационального использования запасов этой ценной и становящейся редкой рыбы нами сообщалось в ряде статей (Гундризер, 1959). Из приведенных расчетов не трудно видеть, что даже плотина Новосибирской ГЭС, преграждающая доступ к нерестилищам значительному стаду осетра, не повлечет заметного сокращения его запаса при условии охраны молоди.

В бассейне Оби в громадном количестве гибнет молодь чельмы; промысел осваивает лишь 2% запаса этой рыбы. Однако по сравнению с осетром возможности спасения молоди чельмы несколько ограничены в силу ее нежности и быстрой гибели во всех орудиях лова, в которых «чельмушки» попадают в качестве случайного прилова.

В заключение укажем, что существующий плавной лов на Нижней Оби приводит к изменению полового состава косяка проходного стада производителей муксуна и сырка в сторону резкого уменьшения количества самок. Так, в 1958 г. на стрежевой тоне Долгий плес самки муксуна составляли в уловах 33%, самки сырка 31,5%, тогда как на Колпашевской тоне на самок этих рыб приходилось всего 18 и 22% улова. За последние восемь лет в районе Колпашево (последний пункт отлова сиговых на путях к нерестилищам) количество самок сырка и муксуна сократилось на 10—12%.

Чтобы уменьшить отбирающее влияние орудий лова на стадо сиговых, необходимо ограничить плавной лов в пределах Тюменской области и увеличить размер ячеи в плавных сетях.

В 1958 г. в бассейне Оби неполовозрелый муксун в улове по весу составлял 85%, а половозрелый лишь 15%¹. Неполовозрелый муксун вылавливается только в бассейне Нижней Оби, Обской и Тазовской губах.

При условии проведения мероприятий по охране молоди сиговых в низовьях Оби и учитывая, что нерестилищ достигает достаточное количество муксуна, чельмы и осетра, можно будет отказаться от ступенчатого запрета лова рыбы в Томской области, ограничив при этом количество применяемых стрежневых неводов и сетеплавных участков.

ЛИТЕРАТУРА

- Волгин М. В. 1953. Наблюдения за производителями муксуна и сырка на Средней и верхней Оби.— Труды Томского ун-та, т. 125.
Волгин М. В. 1958. О запасах сырка и муксуна на Средней Оби.— *Вопр. ихтиол.*, вып. 11.
Гундризер А. Н. 1959. Нерешенные вопросы охраны рыбных запасов Томской области.— *Вопр. рыбн. хоз. Зап. Сибири*, вып. 2. Омск.
Гундризер А. Н., Порина Л. Г. и Титова К. Т. 1952. К изучению стрежневого неводного лова на Средней Оби и промыслово-биологическая характеристика его уловов.— Труды Томск. ун-та, т. 119.
Ноганзен Б. Г. 1952. Опыт изучения численности проходных сиговых и интенсивности рыболовства на Средней Оби.— Труды Томск. ун-та, т. 119.
Москаленко Б. К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна.— Труды Обь-Тазовск. отд. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), нов. сер., т. 1.

¹ В 1958 г. в бассейне Оби выловлено 34055 п муксуна, в том числе половозрелого 5309 п (15%).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ УСИЛИЯ НА ЕДИНИЦУ ЛОВА ДЛЯ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЯ ПЛОТНОСТИ СТАДА

Т. Ф. Дементьев

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии — ВНИРО)

На современной стадии изучения популяции рыбы наиболее важное значение имеют методы подсчета смертности в стаде, вызываемой как промыслом, так и естественными причинами. Для осуществления этих подсчетов необходима в первую очередь оценка величины популяции и ее изменений. Результаты этой оценки служат основанием для составления прогноза возможных уловов и разработки действенных мер по регулированию рыболовства.

Длительное нерациональное рыболовство изменило численность и структуру популяций в ряде водоемов. В этих водоемах вводятся специальные правила регулирования рыболовства. Эффективность этих мероприятий должна быть точно определена. Иначе говоря, должна быть выявлена степень отражения регулирующих мероприятий на состоянии запасов и уловах рыбы. Для всего этого нужна оценка популяции. Такая оценка осуществляется путем различных измерений популяции. Непременным условием при этом является определение интенсивности вылова. Ценным дополнением расчета часто служат результаты мечения рыб. Методы оценки можно разделить на прямые, обычно редко применяемые, и такие, в которых состояние всей популяции оценивается по вылову ее части.

Для сравнительной оценки популяции по плотности стада обычно служит показатель лова на единицу усилия, особенно в тех случаях, когда метод так называемой фактической популяции уже становится малоприменимым. Метод фактической популяции у нас в СССР ведет начало от работ А. Н. Державина. Г. Н. Монастырский значительно расширил и биологизировал его, используя его при оценке относительной численности величины поколений для составления прогноза возможного улова в качестве метода учета состава пополнения. Расчет фактической популяции от общего улова представляет собой одно из звеньев этого метода.

Если коэффициенты промысловой и естественной смертности остаются относительно постоянными в течение исследуемого периода, т. е. при относительно постоянной интенсивности промысла, то расчет фактической популяции даст оценку общей смертности, не отличающуюся от той, которая может быть получена из данных об уловах на единицу усилия. Наоборот, метод фактической популяции позволяет избежать

или уменьшать ошибку, допускаемую при сборе материала. Но если естественная смертность остается постоянной, а промысловая смертность изменяется из года в год вследствие изменения интенсивности промысла, то метод фактической популяции приведет к преувеличению изменений общей смертности и снизит значение по отношению к ней естественной смертности.

Оценка популяции по улову на промысловое усилие помогает определить ее численность в любое время года, тогда как по общему улову это можно сделать лишь в конце года или сезона лова. В этом также преимущество расчета изменений численности популяции по уловам на промысловое усилие.

Определить численность тех рыб, у которых пополнение резко колеблется, особенно трудно. Поэтому весьма необходимо определять плотность стада таких рыб на разных стадиях жизни. Сделать это можно лишь при помощи расчета улова на усилие, беря при этом различные орудия лова в соответствии с размером и распределением этих рыб¹.

Промысловое усилие может быть определено за любой промежуток времени. Тем не менее применение метода оценки популяции по улову на «единицу» промыслового усилия требует известной четкости в определении и пригодности показателей «усилия». Для получения более точных показателей «усилия» необходимо предусматривать все те помехи и ошибки, которые могут встретиться при сборе материала. Так, в случаях простейшего рыболовства, когда один вид рыбы облавливается одним и тем же орудием лова, расчет промыслового усилия наиболее прост. Тем не менее следует учитывать избирательность орудия лова в отношении возрастных групп, так как темп смертности возрастных групп неодинаков.

В случаях смешанного рыболовства, когда для лова одного вида применяются различные орудия или в одно и то же орудие попадает несколько видов, улов на промысловое усилие вычисляется по каждому орудию лова. При этом должны быть выделены глубина и район промысла, особенно если виды встречаются как прилов.

Если один вид вылавливается при помощи различных орудий лова, то одно из этих орудий лова всегда будет специальным по отношению к данному виду. Оно и будет служить основанием для оценки изменений численности этого вида или популяции.

При анализе уловов на промысловое усилие следует принимать во внимание условия распределения рыбы в пространстве, изменения возрастного состава в отдельных скоплениях рыб, а также «уязвимость», «доступность» рыб для промысла и «наличие» рыб в районе промысла. Все эти категории определяют уловистость этих рыб.

Если по улову на усилие анализируется только часть промысла, то она должна быть выбрана объективно, в соответствии с ее репрезентативностью по отношению ко всему стаду.

Если один вид изобилует, то промысел будет использовать его интенсивнее (по отношению к запасу), чем тот вид, который встречается в меньшем количестве.

Данные об орудиях лова, местах промысла и времени года должны быть настолько точными, что уловы могли быть отнесены к определенным стадам.

¹ Относительное количество рыб каждой возрастной группы в улове также определяется по улову на «усилие», выраженному на соответствующий количественный показатель.

Не менее существенное значение имеет учет промысловой мощности судов и ее влияния на показатели эффективности лова. В некоторых случаях промысловая мощность изменяется в пределах одной группы судов, поэтому ее нужно периодически проверять. Предполагается, что промысловая мощность судов лучше характеризуется тоннажем судов, чем силой двигателя. Но во всяком случае можно считать, что величина уловов ближе всего коррелирует с мощностью и тоннажем судна, чем с его длиной. Один и тот же трал буксируется с судов различной мощности и с разной скоростью. С другой стороны, суда различной мощности работают с тралами разных размеров, что также, как и в первом случае, может отражаться на их уловистости.

Одним из самых трудных моментов является постоянное усовершенствование техники лова. Это касается, например, прицельного лова, использующего электронное оборудование, или пелагического промысла, зависящего от визуальных наблюдений за стаями, и т. д. Во всех этих случаях заранее известно, концентрация какой рыбы будет облавливаться. Поэтому измерение фактического времени промысла в промысловом районе нуждается в соответствующей корректировке при сравнении с показателями лова на усилие в тех районах, где промысел менее направлен.

Получение сравнительных данных даже о самом распространенном типе рыболовства — тралировании — сопряжено с различными трудностями, связанными, во-первых, с постоянным увеличением уловистости орудий лова; во-вторых, с уменьшением продолжительности тралирования в тех случаях, когда плотность рыбы увеличивается; в-третьих, со сложностью учета видового состава уловов при смешанном рыболовстве, особенно если в промысловой статистике виды не учитываются отдельно, как, например, уловы тресковых на Баренцевом море и в Северной Атлантике.

Из многочисленных единиц, используемых для измерений времени рыболовства, только три непосредственно относятся к измерению времени действительного промысла: дни, часы рыболовства и число тралений. На многих международных совещаниях по методике оценки динамики популяций и сбору статистических данных отмечалось, что наилучшей и самой удобной мерой промыслового усилия следует считать «часы промысла» и «дни промысла». Однако некоторые биологи (например Галланд) считают, что «дни промысла» не могут быть показательными, так как рыбак, не найдя рыбу там, где он ее ловил вчера, уходит в другое место и тем самым теряет часть промыслового времени.

С другой стороны, предполагается, что, если плотность скоплений рыбы увеличивается, то продолжительность траления уменьшается. Таким образом, в течение дня может быть различное количество тралений, что также заставляет считать «дни промысла» неточным показателем времени промысла. Вместе с тем есть достаточно доказательств того, что уменьшение продолжительности траления повышает его эффективность, т. е. два одночасовых траления дадут больший улов, чем одно двухчасовое траление (но последнее может быть выгодно для рыбаков из-за сокращения времени, затрачиваемого на спуск и подъем трала). Таким образом, и «часы траления» имеют свои недостатки, но этот показатель может быть достовернее «дней промысла».

Лучшей мерой времени промысла будет, по-видимому, количество тралений с поправкой на среднюю продолжительность тралений или время пребывания трала на дне. В бухгалтерских отчетных данных под часами тралирования часто значатся и тралирования с нулевым ре-

результатом вследствие аварий траля. Поэтому желательно, чтобы в общей отчетной ведомости промыслового судна число часов, потраченных на такое тралирование, выделялось в отдельную графу.

Несмотря на все это, при оценке плотности стада большое значение имеют как «часы», так и «дни промысла». Небольшие изменения, связанные с особенностями промысла в том или другом районе, при годовых анализах не будут играть существенной роли, т. е. не отразятся на действительных изменениях запаса.

Подобные же рекомендации должны быть приняты и в отношении других категорий орудий лова, помимо оттертралов. Необходимо собирать сведения о количестве единиц, участвующих в промысле, и среднем времени применения каждого орудия лова. Например, в случае промысла ярусами или другими крючковыми орудиями нужно сообщать число крючков и часов промысла. При лове сейнерным неводом важно определить стандартное время продолжительности лова при каждом замете и т. д. В некоторых случаях, например при лове береговым неводом, число заматов является более важным показателем для измерения усилия, чем продолжительность самого замета.

В случае увеличения промысловой мощности какого-либо вида рыболовства за определенный промежуток времени и в определенном районе лова, т. е. в случае увеличения числа орудий лова или их усовершенствования, часто средний улов на данное орудие значительно снижается. Отсюда делают совершенно справедливый вывод о перенасыщении района лова орудиями рыболовства. В результате такого лова затраты, вложенные на увеличение интенсивности лова, не оправдываются, поскольку общий улов почти не повышается или повышается в непропорционально малой степени.

Улов на промысловое усилие (средний улов) может уменьшиться не только из-за перенасыщения данного района количеством орудий лова, но совпасть с понижением по тем или иным причинам уровня запаса промыслового стада. Такое положение наблюдалось, например, в заливе Пярну и в других районах Рижского залива в промысле весенненерестующей салаки в последнее десятилетие (по данным Л. А. Раннак и М. Н. Лишева). В этих случаях необходимо количественно оценить значение убыли запаса в целом и значение самого факта перераспределения рыбы в районе, где ставных неводов выставилось все больше. Существенную помощь здесь окажет определение темпа пополнения в сопоставлении с темпом увеличения интенсивности промысла.

Уменьшение уловов на единицу усилия может быть вызвано различными причинами, помимо убыли популяции под влиянием интенсивного рыболовства и снижения запаса из-за низкой урожайности. Такое положение возможно, например, в случае, если рыба станет недоступной для промысла потому, что уйдет из района лова или сделается неуязвимой для данного орудия вследствие тех или иных особенностей своего распределения и поведения.

Важно собирать как можно больше статистических данных о многочисленных «единицах усилия», чтобы сравнение результатов уловов на единицу усилия способствовало пониманию их значения.

Опыт показал, что приемлемым показателем является число операций орудий лова, помноженное на время (продолжительность) самого лова. Тем не менее, если лов ведется в один и тот же сезон, в одно и то же время суток и продолжается одинаковое количество времени, то последняя поправка может быть опущена.

Совершенно обязательен учет показателей вылова каждого вида рыб; в ряде районов это еще не выполняется.

Одной из главных задач рыбохозяйственной науки и рыбной промышленности является организация сбора статистических данных об уловах на единицу усилия на таком уровне, чтобы было обеспечено действительное отражение изменений плотности стада на разных этапах жизненного цикла входящих в его состав поколений.

Несовершенство статистического учета сильно мешает ихтиологам иметь более уточненные показатели и тем самым совершенствовать оценку промысловой смертности. Путем применения системы вычислительных машин, позволяющих использовать первоисточники, характеризующие условия и улов каждой рыболовной операции, можно организовать необходимую для научных — и в конечном счете практических — целей статистическую службу рыбной промышленности.

О МЕТОДАХ НАБЛЮДЕНИЯ ЗА МОЛОДЬЮ ВОБЛЫ И ЛЕЩА В ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

А. Н. Патсова

(Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова)

Для изучения вопросов, связанных с ростом и развитием, скатом с нерестилищ, распределением на местах откорма и питанием молоди, необходим такой метод, который позволил бы исследовать поведение одной и той же группы рыб и находить ее повторно после перерыва в наблюдениях. Мечение молоди радиоактивными изотопами отыскивает один из возможных путей наблюдения за рыбой, выпущенной из нерестово-выростных хозяйств или рыбоводных заводов. Применение же этого метода к молоди от естественного нереста связано с очень большими трудностями.

Ихтиология располагает методом длительного наблюдения за биологическими группами рыб, не прибегая к искусственным меткам. Это — метод наблюдения за элементарными популяциями, разработанный Н. В. Лебедевым (1946), Д. В. Радаковым (1946), А. К. Токаревым (1949), Н. С. Новиковой (1949), Н. И. Чугуновой (1951). К изучению молоди этот метод до последнего времени почти не применялся. Лишь в единственной работе В. С. Танасийчук (1947) указывается на наличие в Северном Каспии биологических группировок молоди леща, обнаруженных на основании анализа вариационных кривых линейных размеров и показателей упитанности рыб, но наблюдений за этими группировками проведено не было.

Работы В. В. Васнецова и его школы (Васнецов и др., 1957) показали, что у молоди одного года рождения уже на ранних этапах постэмбрионального развития наблюдается дифференциация на отдельные группы, различающиеся как морфологическими, так и биологическими особенностями. Возникает вопрос: продолжает ли молодь оставаться биологически разной и дальше, можно ли дифференцировать скатывающуюся молодь на группы и наблюдать за каждой из них в отдельности? Мы и поставили перед собой задачу выяснить, существуют ли биологические группировки молоди воблы и леща в период их миграций в море и попытаться наметить пути к разработке метода наблюдений за ними.

Наши исследования проводились летом 1956—1958 гг. на Дамчикском участке Астраханского государственного заповедника, в авандельте, в районе о-ва Большого Зюдева, на путях миграции молоди из нижней дельты в море. Пробы брали на станциях вдоль острова с северо

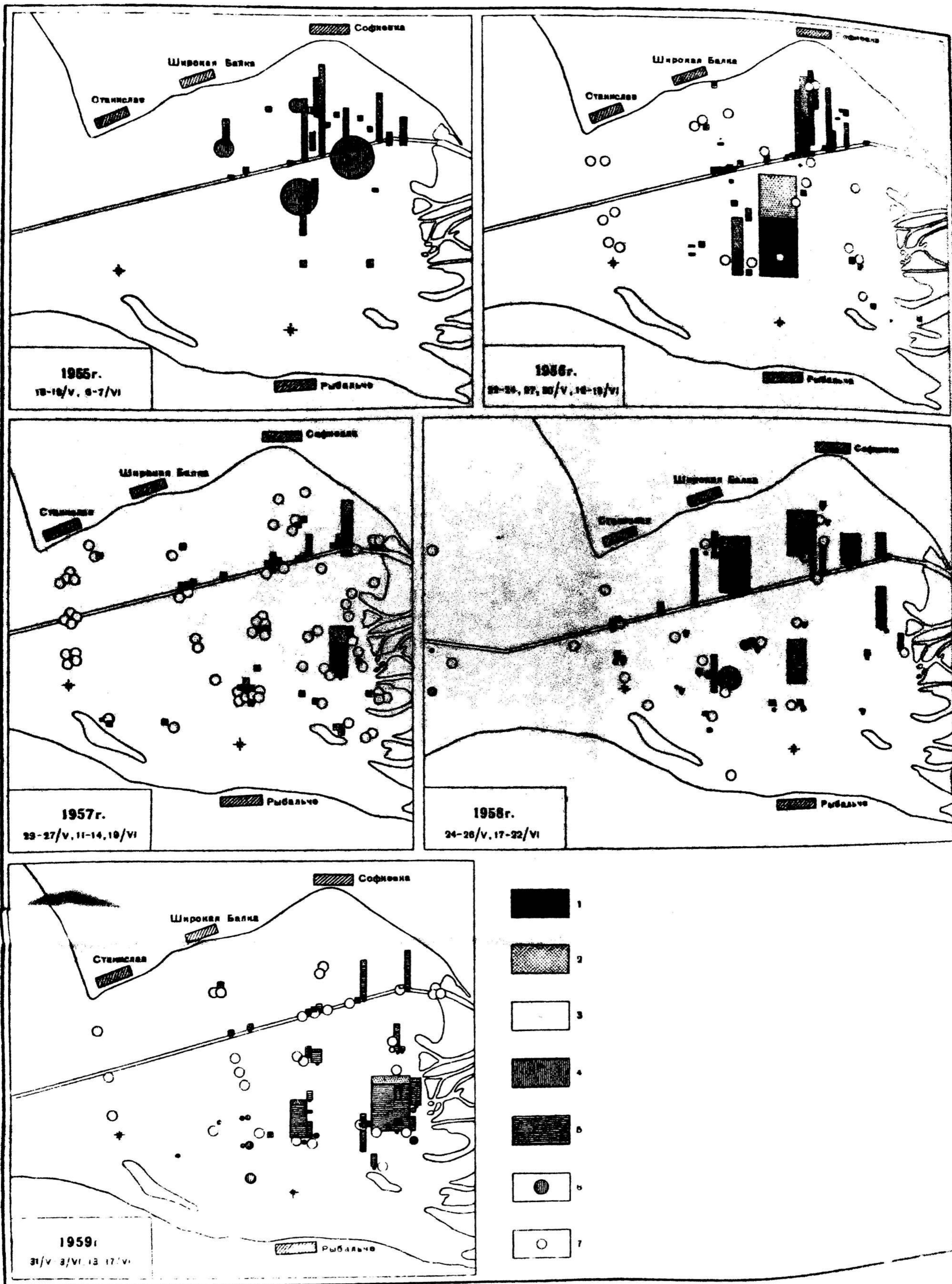
на юг на расстоянии 3—3,5 км и с востока на запад на расстоянии 1—1,5 км. Молодь ловили мальковой волокушей с крыльями из клочковой дели длиной 6 м и кутцом из мельничного газа длиной 2 м. Каждый лов продолжался 10 мин. Для характеристики молоди взяты следующие признаки: характер вариационной кривой линейных размеров, показатели среднего размера, веса и упитанности, взаимное расположение групп на занимаемой акватории, зараженность молоди метациркарниями трематод (без определения их до вида, так как у молоди рыб встречается большое количество еще не полностью сформированных метациркарний). Общий процент зараженности рыб в группировке служил как бы естественной меткой, своего рода биологическим индикатором, позволяющим судить о принадлежности рыб к той или иной популяции.

Методику выявления группировок молоди рассмотрим на примере леща по материалу трех рейсов, сделанных в 1956 г. (рис. 1 и табл. 1).

Таблица 1

Длина тела и вес особей в группировках леща

1-й рейс (7—8.VII)			2-й рейс (13—14.VII)			3-й рейс (18—20.VII)		
Номер станции	Длина, мм	Вес, мг	Номер станции	Длина, мм	Вес, мг	Номер станции	Длина, мм	Вес, мг
Группировка 1			Группировка 1			Группировка 1		
129-2	18,9	93	140-1	21,3	142	148-1	22,3	175
129-1	19,3	92	141-2	21,6	149	147-2	23,5	177
131-1	20,0	97	Среднее	21,5	143	146-1	22,2	142
Среднее	19,4	94				144-4	21,7	148
						Среднее	22,6	165
Группировка 2			Группировка 2			Группировка 2		
130	22,5	183	140-2	23,0	157	145-2	24,2	214
134-2	22,3	163	139-2	23,0	199	146-2	24,0	200
134-1	22,5	164	138-2	23,1	190	148-2	24,9	255
Среднее	22,5	160	Среднее	23,0	178	Среднее	24,4	221
Группировка 2А			Группировка 2А			Группировка 2А		
132-2	22,0	146	141-1	23,3	196	150	25,9	266
			142-1	23,2	200	149-2	25,6	290
			142-2	23,0	184	154	24,3	226
			Среднее	23,3	193	Среднее	25,6	255
Группировка 3			Группировка 4			Группировка 3		
123-1	24,5	226	137-1	18,4	88	153	27,7	340
131-2	24,3	222	138-1	17,2	79	152	27,8	380
131-3	23,4	193	Среднее	17,6	86	Среднее	27,8	368
Среднее	24,1	215						
Группировка 4			Лещ на станции 139-1			Группировка 4		
128-3	21,7	142	139-1	26,8	301	144-2	19,5	105
128-2	18,9	90				144-3	18,2	76
						Среднее	18,9	88
						Лещ на станции 145-3		
						145-3	27,0	318
						Лещ на станции 151		
						151	32,6	526



Уловы икринок и личинок сальди в Днепровском лимане в 1955-1959 гг.

Триловые ловы: 1 - живая икра, 2 - погибшая икра, 3 - икры нет, 4 - личинки, 5 - живая икра приплюснутой формы сгуст, 6 - личинки сгуст, 7 - личинок нет. Единица площади столбиков соответствует одной икринке или личинке, а единица диаметра приплюснутых кружков - 10 личинкам.

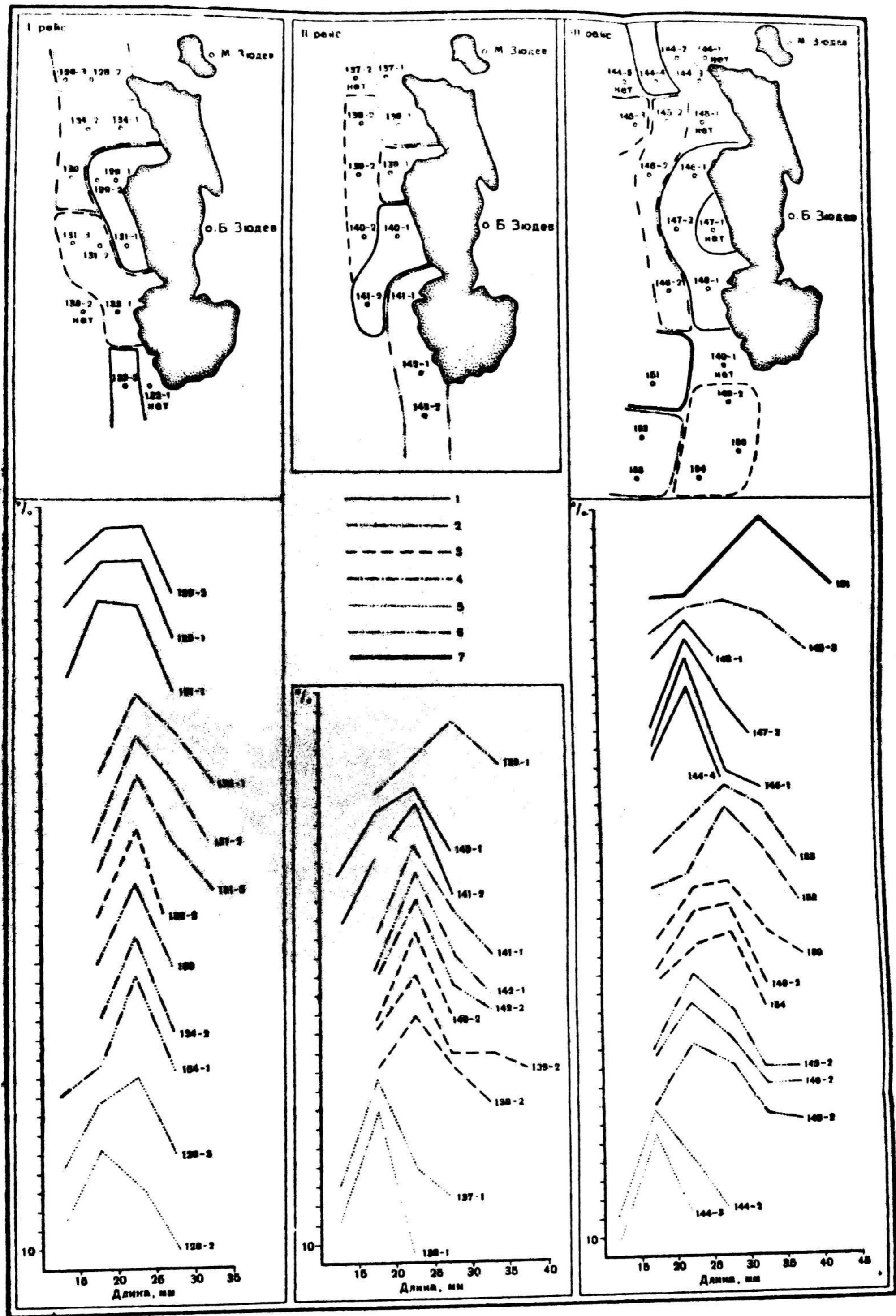


Рис. 1. Распределение группировок молоди леща в авандельте Волги:
 1 — группировка 1; 2 — группировка 2; 3 — группировка 2А;
 4 — группировка 3; 5 — группировка 4; 6 — лещ на стаях
 139-1 (2-й рейс) и 145-2 (3-й рейс); 7 — лещ на станции 151

Группы совещания по динамике численности рыб

В результате обследования района 7—8 июля (первый рейс) в распределении молоди леща выявился определенный порядок. Так, на каждой из станций 129-1, 129-2 и 131-1 обнаружен лещ (группировка 1) со сходными показателями размера и веса (в среднем по группе равнейших размеров, Вариационная кривая во всех случаях имеет плато в одних и тех же размерных классах. Лещ же, пойманный на станциях 130, 134-1 и 134-2 (группировка 2), отличался большим размером и весом (22,5 мм и 160 мг). Для него характерна одновершинная вариационная кривая с модой, совпадающей со средним размером. Статистически обе группировки достоверно отличались одна от другой ($t=6,8$).

Южнее, на станциях 131-2, 131-3 и 133-1, находился еще более крупный лещ — размером 24,1 мм, весом 215 мг (группировка 3). Вариационная кривая отличается от кривой размеров леща предыдущей группировки пологим спадом ветви вправо. Статистически молодь этой группировки достоверно отличалась как от первой ($t=9,7$), так и от второй ($t=3,4$) группировок.

Лещ на станции 132-2 имел размер 22,0 мм и вес 146 мг; его вариационная кривая сходна с кривой леща группировки 2. Эту популяцию мы обозначили 2А. Они между собой достоверно не различаются ($t=1,2$).

На станциях 128-2 и 128-3 к группировке 2 примешивался несколько более мелкий лещ, однако эта примесь еще не была достаточно обособлена и с полной отчетливостью сформировалась ко времени второго рейса (группировка 4).

Упитанность леща в разных группировках также оказалась неодинаковой. Более упитана была молодь в группировке 3 (1,56, по Фультону), менее упитана в группировке 1 (1,27).

Процент зараженности рыб метацеркарными в разных группировках не совпадал. В группировке 1 он был равен 5,3; в группировках 2 и 2А — 0; в группировке 3 — 13,3 при интенсивности заражения от 1 до 2.

Таким образом, в районе наблюдений выявлено несколько различных популяций леща. В пределах же каждой популяции молодь была одинаковой на всех станциях.

При наблюдении за популяциями в каждом следующем рейсе необходимо было учитывать рост молоди, в результате которого мог измениться характер вариационных кривых, но поскольку изменения размера и веса с возрастом имеют закономерный характер, то оказалось возможным найти те же группировки повторно. Так, ко времени второго рейса (13—14 июля) в вариационных кривых линейного размера леща группировки 1 плато стало более пологим; мода, равная 22,5, несколько больше среднего размера, который за это время увеличился до 21,5 мм, вес — до 143 мг.

Изменения вариационных кривых в группировках 2 и 2А оказались незначительными. Размеры леща увеличились соответственно до 23,3 и 23,0 мм, а вес — до 178 и 193 мг. Статистически популяция 2 достоверно отличалась от популяции 1 ($t=3,1$).

Группировка 3 в период этого рейса не была обнаружена; по-видимому, она отошла в более открытую часть аванделты. Освободившееся место заняли популяция 2А и несколько продвинувшиеся к югу популяции 1 и 2.

Зараженность леща метацеркарными в популяциях возросла по сравнению с зараженностью в первом рейсе, но соотношение показате-

лей по группировкам осталось неизменным: в группировке 1—12,8%, в группировке 2—3,3%, в группировке 2А—2,5%.

В районе северной части острова (станции 137-1 и 138-1) отчетливо обнаружена группировка 4 (размер 17,6 мм, вес 86 мг и зараженность метациккарниями 4,9%). Мода вариационной кривой совпадает со средним размером.

Третий рейс (18—20 июля) показал, что конфигурация группировок леща изменилась, и они продвинулись еще дальше на юг. Группировка 1 оказалась в районе станций 146-1, 147-2 и 148-1. За это время размер леща достиг 22,6 мм, вес — 165 мг. Вариационная кривая превратилась в одновершинную, мода которой совпала со средним размером.

Находившаяся в более открытой части аванделты группировка 2 снова найдена по соседству с первой, но также соответственно продвинулась к югу. Вариационная кривая длины леща обнаруживает правостороннюю асимметрию, в результате чего мода, равная 22,5 мм, меньше среднего размера (24,4 мм). Вес молоди за это время увеличился до 221 мг.

Зараженность леща в группировках осталась на прежнем уровне.

Популяция 2 на прежнем месте не оказалось. Попытки ее в районе южнее острова обнаружили на станциях 149-2, 150 и 154 молодь размером 25,6 мм и весом 255 мг. Вариационная кривая в данном случае имеет левостороннюю асимметрию; мода, равная 27,5, превышает средний размер. Как видим, лещ данной группировки за истекшее время вырос гораздо значительнее, чем лещ сходной группировки 2. Чтобы убедиться в том, что в данном случае мы имеем дело именно с группировкой 2А, мы обратились к более детальному исследованию зараженности леща *Neascus cuticola*. Оказалось, что показатели зараженности леща в двух последних рейсах совпали не только по группировке в целом, но и по каждой станции в пределах группировки, а именно:

II рейс

Станция	141-1	142-1	142-2
Зараженность, %	4,6	6,0	2,0

III рейс

Станция	149-2	150	154
Зараженность, %	3,8	7,2	1,0

Этот факт убедил нас в правильности высказанного предположения.

Отсюда можно получить представление и о характере движения популяций леща. Каждая популяция движется как единое целое, а составляющие ее стаи следуют одна за другой, не обгоняя и не проходя сквозь идущие впереди стаи.

В это же время на станциях 152 и 153 обнаружен лещ размером 27,8 мм и весом 368 мг. Вариационная кривая отличается правосторонней асимметрией; мода, равная 25,5 мм, меньше среднего размера. Предположение, что эта группировка представляет собой популяцию 3, не найденную во втором рейсе, подтверждается высокой (23%) зараженностью леща, которая значительно сильнее, чем во всех других популяциях, т. е. сохранилось то же соотношение, которое наблюдалось в первом рейсе. Этого нельзя сказать о группировке, обнаруженной на станции 151, в которой лещ сравнительно крупный (32,6 мм и 526 мг), зараженность же равна 0.

Лещ группировки 3 отличался также высокой упитанностью (1,72), большей, чем у леща во всех других группировках. Низкая упитанность (1,44) наблюдалась в группировке 1, как это было и в период первого рейса.

Пользуясь подобным способом наблюдения, мы одновременно изучали четыре популяции молодой воблы.

Остановимся только на рассмотрении движения группировок воблы (рис. 2 и табл. 2).

Таблица 2
Длина тела и вес особей в группировках воблы

Второй рейс			Третий рейс		
Номер станции	Длина, мм	Вес, мг	Номер станции	Длина, мм	Вес, мг
Группировка 1			Группировка 1		
138-1	23,3	228	144-3	25,1	258
137-1	24,0	213	146-1	25,7	302
			147-1	24,8	248
Группировка 2			Группировка 2		
137-2	27,8	367	146-2	29,4	436
139-2	28,9	398	145-2	29,0	383
Группировка 2+3			145-1	28,2	380
139-1	31,3	504	144-2	28,3	372
138-2	30,2	462	Группировка 2А		
			148-1	29,3	390
			Группировка 3		
			147-2	31,7	533
			Группировка 4		
			144-1	23,0	201

Как и у леща, распределение и передвижение одной группировки воблы относительно другой, а также стай внутри группировки подчиняются определенному порядку.

В двух первых рейсах популяции воблы, находившиеся у северной и средней частей острова, отличались сравнительно сильной зараженностью метацеркариями порядка 25—30%; популяции у южной части острова были заражены слабо (10—15%), причем во всех южных группировках процент зараженности оставался неизменным на протяжении всех трех рейсов. У северных же популяций ко времени третьего рейса процент зараженности резко снизился (с 25—30 до 16—18). Интересно, что это снижение совпадало со значительным смещением группировок к югу. Ко времени третьего рейса группировка 1 настолько продвинулась к югу, что оказалась целиком у берега о-ва Большой Зюев. Южная граница этой группировки примыкала к группировке 2А (станция 148-1), а северная граница примыкала к группировке 4, продвигавшейся вслед за группировкой 1 с севера и состоявшей из более мелких особей.

При рассмотрении зараженности рыб на отдельных станциях выяснилось, что вобла группировки 1, бывшая во втором рейсе на станциях 137-1 и 138-1 и имевшая зараженность, равную 25,7%, оказалась к третьему рейсу сосредоточенной на станции 147-1 в самом южном, как бы головном участке группировки. Зараженность рыб осталась прежней (25%). На станциях же, расположенных севернее (146-1 и 144-3),

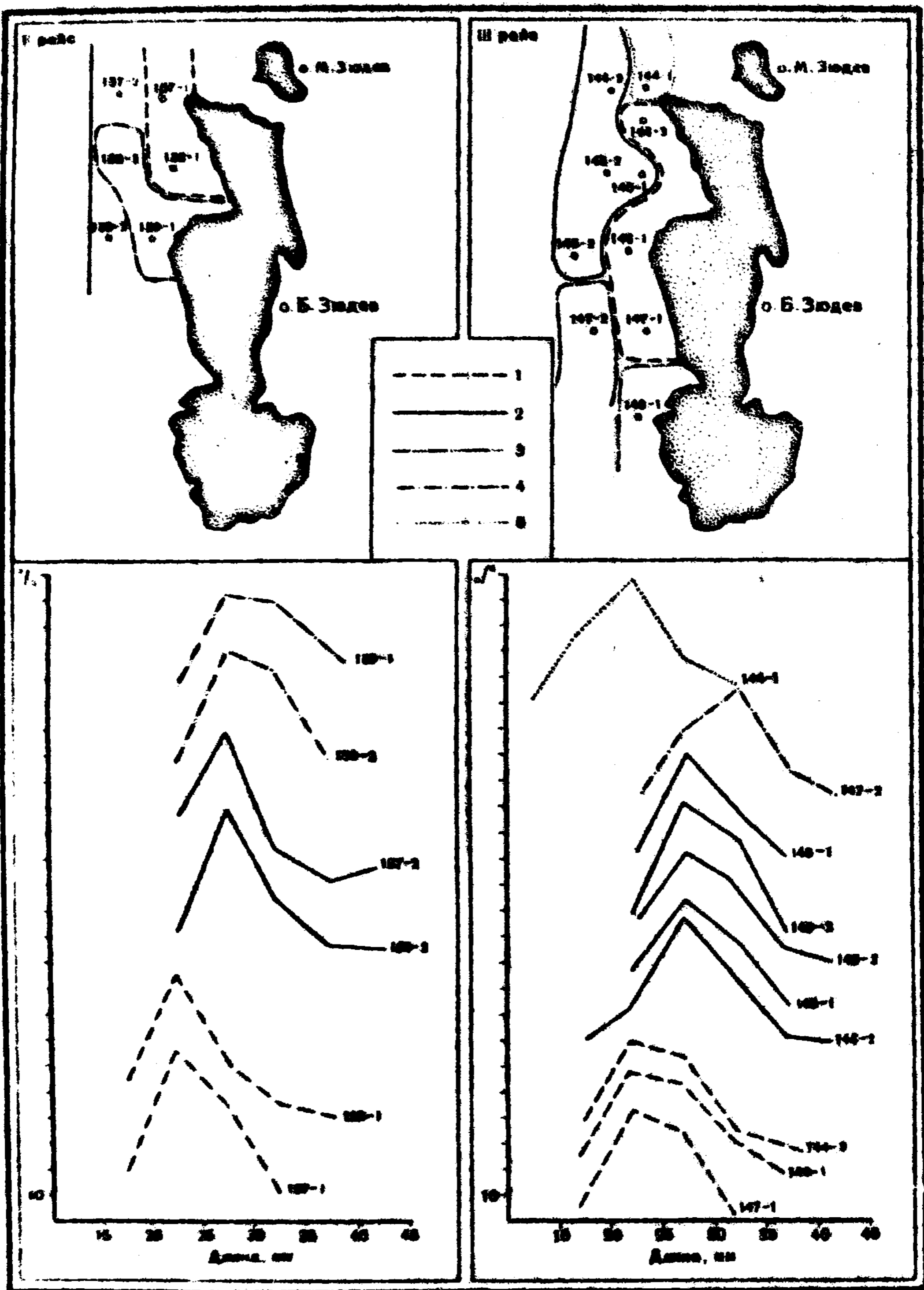


Рис. 2. Распределение группировок молода тюленя в дельте Волги:
 1 — группировка 1; 2 — группировка 2; 3 — группировка 3А; 4 — группировка 3; 5 — группировка 4

процент зараженности воблы не превышал 15. Процент зараженности молоди всей группировки в целом был равен 18,3%.

Подобное явление наблюдалось и в группировке 2¹. Вобла, бывшая на станции 137-2 и имевшая зараженность, равную 33,3%, оказалась сосредоточенной в самой южной части группировки, на станции 146-2, причем процент зараженности сохранился прежним (30); на северных же станциях он не превышает 20.

Следовательно, продвигаясь к югу, группировки вытягиваются лентой и увеличиваются в результате подхода рыб из более северных районов, где условия заражения могут быть иными, что и отражается на зараженности рыб. В соседней группировке 3, которая не пополнялась вновь подошедшей рыбой, процент зараженности остался неизменным (15) в продолжение обоих рейсов (станции 138-2 и 147-2).

О скорости движения группировок молоди в авандельте можно привести лишь приблизительные величины. Так, за время между первым и третьим рейсами группировка воблы 1 продвинулась к югу примерно на 6 км, группировка 2 за 11 дней — на 4,5 км, группировка леща 2А за 5 дней — на 2 км.

Наблюдая за одними и теми же популяциями воблы и леща в течение почти полумесяца, можно было определить рост молоди за это время (табл. 3, рис. 3 и 4).

Молодь разных группировок растет неодинаково. Высокими показателями абсолютного прироста за день отличались группировка воблы 2А (0,25 мм и 8,5 мг) и группировка леща 3 (0,24 мм и 8,38 мг), низкими — группировка воблы 1 (0,15 мм и 4,3 мг) и группировка леща 2 (0,15 мм и 3,16 мг). За это время нивелировки в росте не наблюдалось; крупная молодь оставалась крупной, мелкая — мелкой.

Таблица 3

Рост молоди леща и воблы

Номер популяции	Дата наблюдения	Длина, мм	Вес, г	Прирост за 1 день между первым и третьим рейсами			
				длина		веса	
				мм	%	г	%
Лещ							
1	6.VII	19,5	94	—	—	—	—
	19.VII	22,6	165	0,23	1,18	4,15	4,42
2	7.VII	22,7	160	—	—	—	—
	19.VII	24,4	221	0,15	0,69	3,16	2,60
2A	7.VII	22,0	146	—	—	—	—
	19.VII	25,6	255	0,28	1,29	6,94	4,76
3	6.VII	24,0	215	—	—	—	—
	20.VII	27,8	348	0,24	1,02	8,38	3,90
Вобла							
1	6.VII	23,3	210	—	—	—	—
	18.VII	25,2	268	0,15	0,66	4,30	2,05
2	7.VII	27,1	337	—	—	—	—
	18.VII	28,8	391	0,15	0,55	4,58	1,36
2A	7.VII	26,1	278	—	—	—	—
	19.VII	29,3	370	0,25	0,97	8,50	3,06

¹ Во втором рейсе группировка 2 на станциях 138-2 и 139-1 перемещивалась с группировкой 3.

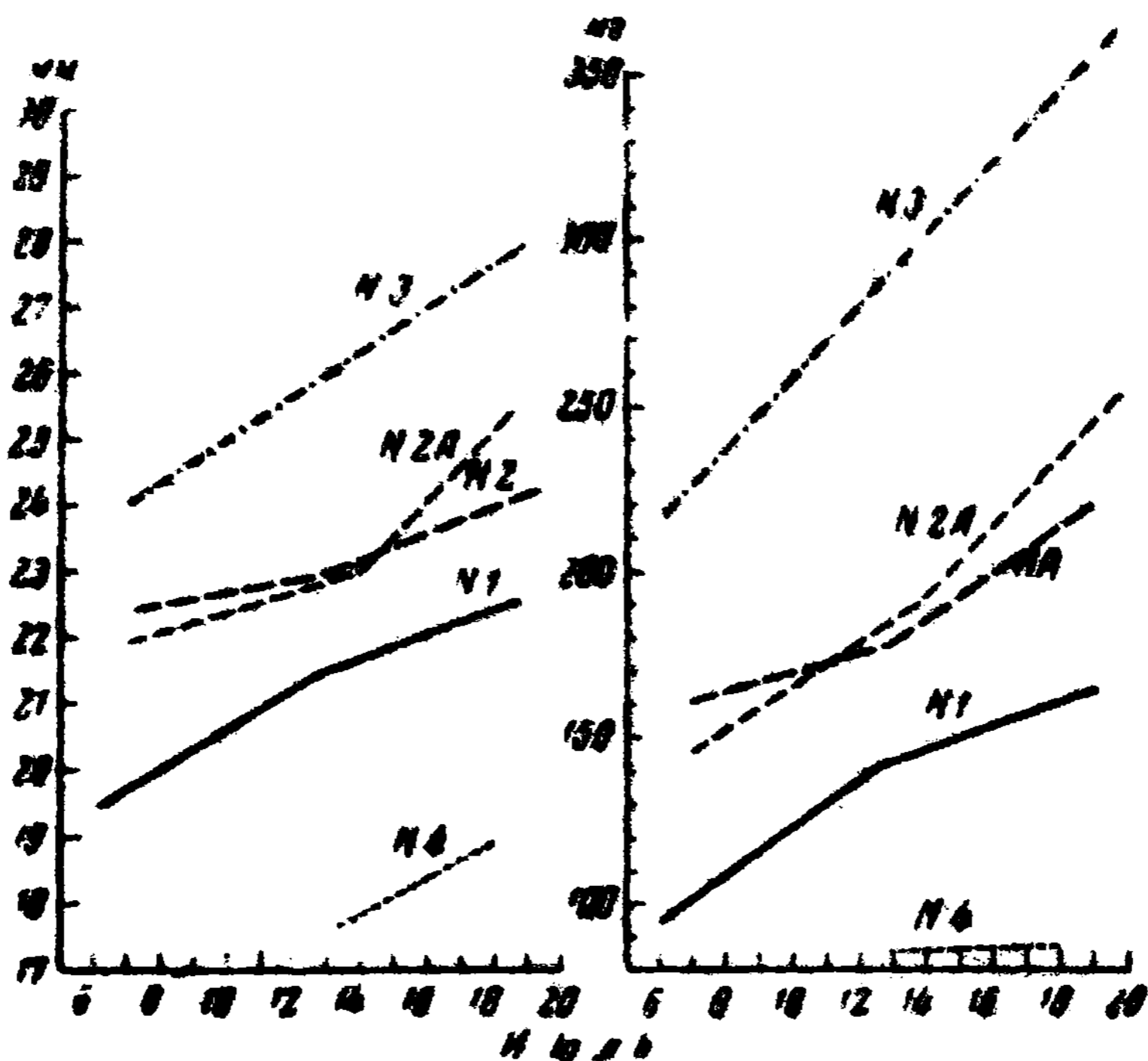


Рис. 3. Линейный (слева) и весовой (справа) рост молоди аспа в июне 1956 г.

Цифры у кривой обозначены номера группировок молоди

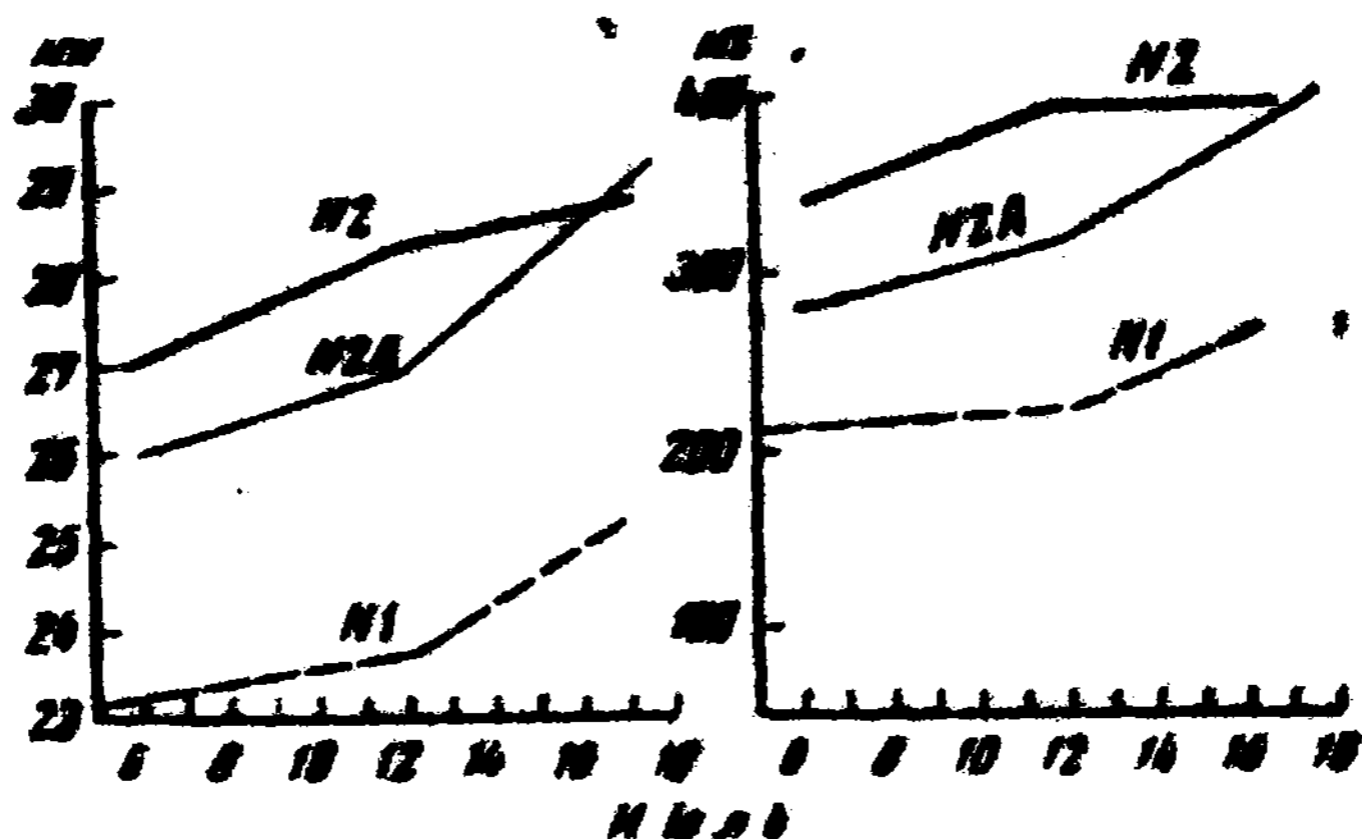


Рис. 4. Линейный (слева) и весовой (справа) рост молоди воблы в июне 1956 г.

Цифры у кривых обозначены номера группировок молоди

Важными показателями различия рыб в группировках оказались также суточные ритмы питания и рацион. Эти вопросы изучает В. А. Ионова. Пользуясь методикой, предложенной Н. С. Новиковой, ей удалось получить некоторые данные, касающиеся ритмов питания молоди воблы.

Суточные наблюдения на месте расположения одной и той же группировки показали, что в течение суток все время ловится рыба одного и того же размера и веса.

Рассмотрим суточный ход питания и рацион воблы из трех различных элементарных популяций на материале 1957—1958 гг.

В популяции воблы размером 47,6 мм и весом 2,024 мг рыба интенсивно питалась в продолжение всего светлого времени суток. Наблюдался один максимум в ходе питания — в 18 часов. В ночные часы интенсивность питания падала, и в 24 часа захват пищи прекращался. После двухчасового перерыва питание возобновлялось. Суточный рацион составлял 17% веса тела рыбы при потреблении преимущественно растительной пищи.

В другой группировке воблы, размером 37 мм и весом 867 мг, рыба также интенсивно питалась днем и прекращала питаться ночью, но не в 24, а в 22 часа и возобновляла питание через семь часов, в 5 часов утра. Рацион этой группировки составлял 6%.

В третьей группировке, у воблы размером 27,7 мм и весом 388 мг, наблюдался тот же ход питания с одним перерывом ночью, наступавшим на час позже, чем у предыдущей группировки, т. е. в 23 часа, возобновлялось питание через пять часов, в 4 часа утра, рацион был равен 6,4%.

В обеих группировках вобла питалась преимущественно хиромидами.

Повторное определение суточного ритма и рациона у воблы последней группировки, но на станции, находившейся в одном километре от предыдущей суточной станции, показало полное совпадение суточного хода питания и рациона. Разница во времени прекращения захвата пищи составляла всего 10 мин.

Таким образом, в разных группировках воблы суточные ритмы питания не совпадают. Это несовпадение обеспечивает более полное использование кормов на разных участках, занимаемых группировками, и устраняет возможность пищевой конкуренции.

ЛИТЕРАТУРА

- Васнецов В. В., Е. Ф. Еремеева, Н. А. Ланге, Е. Н. Дмитриева, Р. Я. Брагинская. 1957. Этапы развития промысловых рыб Волги и Дона — леща, сазана, воблы, тарани и судака. — Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 16.
- Лебедев Н. В. 1946. Элементарные популяции рыб. — Зоол. журн., т. 35, вып. 2.
- Никинова Н. С. 1949. О возможности определения суточного рациона в естественных условиях. — Вести МГУ, № 9.
- Радаков Д. В. 1946. Об элементарных популяциях северокаспийской воблы. — Канд. диссерт., МГУ.
- Танасийчук В. С. 1947. К биологии молоди леща. — Труды Волго-Каспийск. научн. рыбохоз. станции, т. IX, вып. 1.
- Токарев А. К. 1949. Биологические группы каспийской обыкновенной кильки и методы длительного за ней наблюдения. — Канд. диссерт. МГУ.
- Цугунова И. И. 1951. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. — Труды Всес. н. и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанограф. (ВНИРО), т. XVIII.

ВЛИЯНИЕ СПУСКА ОЗЕРА СЕВАН НА СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ФОРЕЛЕЙ

А. И. Смолев

(Севанская гидробиологическая станция Академии наук Армянской ССР)

Спуск вод оз. Севан, начатый в 1938 г., отрицательно влияет на состояние запасов форелей вследствие ухудшения условий размножения генеративно-озерных рас и изменения кормовой базы. До 1948 г. сработка уровня ежегодно составляла 25 см, затем достигала 1 м, а в некоторые годы даже больше. В настоящее время уровень оз. Севан понизился на 13 м с лишним.

К генеративно-озерным расам форели относятся зимний бахтак и боджак, к речным — гегаркуни. Летний бахтак нерестился в речках, но главным образом в озере. По данным П. И. Павлова (1947), основные нерестилища зимнего бахтака площадью около 120 тыс. м² находились на глубине до 3—4 м; небольшие (4,5 тыс. м²) нерестовые участки были расположены на глубине до 20 м. К 1949 г. когда уровень озера упал более чем на 3 м, нерестилища в основном (93%) обсохли.

До спуска озера средние годовые уловы зимнего бахтака составляли 1476 ц, причем запасы пополнялись в результате естественного нереста. Спустя десять лет после начала спуска, когда оставшаяся площадь озерных нерестилищ зимнего бахтака занимала всего 7% первоначальной, уловы его сократились не столь значительно, как можно было предполагать: они составили около 37% доспускового вылова. Сохранившиеся на большой глубине нерестилища зимнего бахтака были настолько малы по площади, что не смогли бы обеспечить таких уловов.

На Карчахпюрском рыбноводном заводе с 1926 г. ежегодно собирают для инкубации икру зимнего бахтака. До спуска озера с этого завода ежегодно выпускали до 4 млн. штук мальков. После снижения уровня на 3 м выпуск уменьшился до 0,9 млн. штук. Сначала икру собирали на озерных нерестилищах, с 1940 г. берут икру от зимнего бахтака, заходящего для нереста в р. Макенис. Время захода в реку на нерест зимнего бахтака и гегаркуни совпадает, а так как особи обеих рас в брачном наряде довольно трудно различимы, работники завода, по-видимому, довольно часто собирают икру гегаркуни и инкубируют ее как икру зимнего бахтака.

На протяжении многих лет в весенних уловах жирющего зимнего бахтака отмечалось большое количество (до 15—20% улова) отнере-

ствовавших особей. Они могли нереститься только в озере, поскольку зимний бахтак, заходящий для нереста в речку, полностью вылавливается.

Все сказанное может служить доказательством тому, что в озере образуются новые нерестилища зимнего бахтака в результате размывания илов в прибойной зоне. Еще в 1943 г. Г. М. Фридман (1948) отмечала, что в прибрежной полосе озера постоянно происходит размыв мелких фракций отложений, которые по мере обмеления озера смываются вглубь.

Непосредственных наблюдений за интенсивностью размывания илов в настоящее время не проводится, поэтому трудно говорить о величине вновь образующихся нерестовых участков. Однако то, что запасы зимнего бахтака и в годы спуска пополняются благодаря естественному нересту в озере, не вызывает сомнения.

Нерестилища второй генеративно-озерной расы — боджака — находились глубже нерестилищ зимнего бахтака. Главные нерестилища были расположены в Артанишской бухте и Куллалинских додлаках. В последние годы нерестовый боджак в Куллалинских додлаках почти исчез. Нерестилища, учтенные в этом районе, находились на глубине до 10 м. Поскольку спуск озера значительно превысил эту величину, можно считать, что все эти нерестилища обсохли. Весьма вероятно, что если новые нерестилища здесь и образуются, то крайне медленно.

В Артанишском заливе нерестилища боджака отмечались на глубине до 15 м. Значительная часть старых нерестилищ обсохла, но, по видимому, по мере понижения уровня озера в заливе постоянно образуются новые нерестилища, поскольку основная масса нерестового боджака вылавливается именно в этих местах.

Кроме основных нерестилищ боджака, небольшие по площади нерестовые участки были разбросаны по западному берегу озера от с. Цамакаберд до с. Айриванк. Они опускались до пятиметровой глубины и, конечно, давно обсохли. Однако и сейчас, в годы, когда озеро замерзает и становится возможным подледный лов, нерестующего боджака продолжают вылавливать по всему западному побережью. Это, вне всякого сомнения, свидетельствует об образовании здесь новых нерестилищ.

Уловы нерестового боджака постепенно сокращаются, а ялового боджака увеличиваются. Можно предполагать, что боджак недостаточно интенсивно вылавливается в период нереста; к тому же новые нерестилища часто остаются неизвестными и не эксплуатируются промыслом.

Спуск озера существенно изменяет условия размножения и летнего бахтака. Эффективность озерного нереста летнего бахтака в условиях спуска озера понизилась потому, что большинство родников, ранее находившихся на нерестилищах, оказалось на суше (Лещинская, 1950). В связи с этим температура воды на нерестилищах в прибрежной части озера заметно повысилась, что значительно ухудшило условия развития икры летнего бахтака.

Неблагоприятные условия размножения в озере, обсыхание озерных нерестилищ привели к заметному росту относительной величины речных уловов нерестового летнего бахтака (табл. I).

До спуска озера (1934—1940 гг.) уловы нерестового летнего бахтака в речках составляли около 38% общего вылова, а настоящее же время они достигли 78%. Это еще раз может служить доказательством интенсивного обсыхания озерных нерестилищ этой расы форели.

Таблица 1
Уловы нерестового летнего баяка

Годы	Уловы, м		Процент реч- ных уловов
	течение	общие	
1934—1940	71,9	190,4	37,6
1957—1959	214,3	273,1	78,3

По литературным данным, основная масса гегаркуни для нереста заходит в реки. Однако естественный нерест в речках стал почти невозможным, поскольку забойки (своего рода небольшие плотины) с ловушками расположены очень близко к устьям. Вся рыба, заходящая в реки, вылавливается, а икра забирается для инкубации на рыбоводные заводы. Поскольку запасы гегаркуни поддерживаются рыбоводными мероприятиями, они находятся в более благоприятном состоянии по сравнению с другими расами форелей. Предыдущие исследователи отмечали, что гегаркуни стала выходить для нереста и на озерные нерестилища (Владимиров, 1950), однако озерный нерест у него столь незначителен, что его можно не принимать во внимание.

Сильно изменилась после начала спуска озера и кормовая база форелей. По данным А. К. Маркосяна (1959), биомасса бокоплавов в связи с сокращением в озере зоны мха и хары сократилась более чем на 20%. Общая же биомасса донных животных за годы спуска почти удвоилась. Но это увеличение не может свидетельствовать об улучшении условий питания форелей, поскольку возросло в основном количество хирономид, малощетниковых червей и других животных, мало доступных форелям.

Сравнение данных о питании форелей, полученных М. Г. Дадикяном (1955) в 1949—1950 гг., с нашими данными за 1958 г., показывает, что бокоплавы по-прежнему занимают главное место в питании. В 1950 г. они составляли в пище до 95% (по весу), в настоящее время — 84%. Некоторое снижение значения бокоплавов в питании форелей связано, по всей вероятности, с уменьшением величины их биомассы в озере. Доля бокоплавов в пищевом комке не остается постоянной в течение весеннего жора форелей. Так, в апреле бокоплавы составляли в их пище 93% (по весу), в мае — 84%, в июне — 79%. По данным А. К. Маркосяна (1948), аналогично изменяется и величина биомассы бокоплавов: в апреле она наибольшая, в мае несколько уменьшается, в июне (особенно в конце) заметно снижается. Форели стали потреблять в значительном количестве моллюсков, пиявок и хирономид, чего ранее не наблюдалось, и таким образом компенсировали недостаток излюбленной пищи — бокоплавов.

Очень изменилось и питание сигов. Если в 1952 г. основу их питания осенью составляли бокоплавы (около 80% по весу), то теперь, по предварительным подсчетам, зоопланктон имеет такое же значение, как ранее бокоплавы. Поскольку за последние годы запасы сигов значительно возросли, то питание зоопланктоном делает их в какой-то мере возможными пищевыми конкурентами молодн всех рас форелей и хамули.

Упитанность и темп роста севанских форелей за последние годы заметно не изменились. Поэтому значительное сокращение уловов форелей за годы спуска едва ли можно объяснять только уменьшением и изменением кормовой базы для взрослых рыб.

В условиях постоянного понижения уровня озера, вызванного спуском, уловы форелей не только сильно колеблются, но и постепенно сокращаются. В допускосвой период (1935—1941 гг.) общие уловы форелей колебались от 4655 до 6693 ц при среднем годовом улове в 5523 ц (табл. 2). Спустя 15 лет после начала спуска средний годовое улов форелей составил только 3506 ц, или 63% среднего годового вылова в допускосвой период. В последние два года уловы форелей упали до 2900 ц.

Таблица 2
Уловы форелей всех рас, в ц

Расы	1935— 1941 гг.	1963— 1967 гг.	1968 г.	1969 г.
Зимний бахтак	1476	532	324	275
Летний бахтак	1405	1053	868	783
Гегаркуни	1616	1479	1176	1229
Боджак	1023	442	522	606
Всего	5520	3506	2900	2893

Изменилась доля форелей в общем улове всех рыб. Так, до 1941 г. форели составляли около 60% улова, а в настоящее время — 30%. За последние годы ухудшилось и качество уловов форелей. Если до спуска основу вылова составлял сорт «ишхан» (до 70% с колебаниями по годам), то в последние пять лет жирующие форели занимают в уловах только 40%. Ранее доля генеративно-озерных рас — зимнего бахтака и боджака — составляла в уловах 55%, в последние годы — всего 30%. В настоящее время основу уловов составляют гегаркуни и летний бахтак, причем летний бахтак является основной расой в уловах яловых форелей, а гегаркуни — в уловах нерестовых.

Снижение уровня озера по-разному отразилось на запасах каждой расы форелей. Основная часть нерестилищ зимнего бахтака была расположена в озере на сравнительно небольших глубинах, поэтому падение уровня сильно сказалось на запасах этой расы. За годы спуска заметно изменился и возрастной состав уловов ялового зимнего бахтака (табл. 3).

Таблица 3

Возрастной состав уловов ялового зимнего бахтака, в %

Годы	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	Всего
1939—1942	0,6	16,7	44,3	28,9	8,3	1,2	—	—	100
1945—1950	0,3	9,7	19,1	28,3	27,2	10,5	3,5	1,4	100
1956—1959	0,2	5,2	19,2	34,8	24,6	13,6	2,4	—	100

Величина пополнения стада зимнего бахтака сильно уменьшилась. До спуска озера возрастные группы 2+, 3+ и 4+ суммарно составляли в уловах 61,6%, в последние же годы — только 24,6%, т. е. в два с половиной раза меньше.

С 1950 г. начал осуществляться запрет лова нерестового зимнего бахтака. Можно было предполагать, что старение возрастного состава яловой части стада зимнего бахтака объясняется именно запретом. Но

подобное же изменение возрастного состава наблюдалось и в 1945—1950 гг., когда этот запрет фактически не выполнялся. Больших изменений в технике лова, которые могли бы повлиять на характер изымемой промыслом части стада, не произошло. Можно предполагать, что причиной изменения возрастного состава зимнего бахтака, а также сокращения величины его вылова в 1945—1950 гг. было ухудшение условий размножения, вызванное отрицательным влиянием понижения уровня озера. Продолжавшееся в 1958 и 1959 гг. падение уловов, вероятно, связано не только со спуском озера, но и с организационными неполадками и усилившимся браконьерским ловом.

Уловы другой генеративно-озерной расы — боджака — по сравнению с доспусковыми сократились почти в два раза. Возрастной состав яловой части стада боджака претерпел изменение, аналогичное изменению возрастного состава зимнего бахтака, т. е. в уловах стало больше рыб старших возрастных групп (табл. 4).

Таблица 4
Возрастной состав яловой боджака, в %

Годы	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	Всего
1936—1941	—	8,7	42,8	41,9	6,3	0,3	—	100
1945—1950	0,3	10,6	49,9	33,7	5,3	0,2	—	100
1956—1959	—	0,2	18,6	46,8	28,8	5,6	—	100

Однако старение возрастного состава боджака произошло позднее, нежели у зимнего бахтака. Еще в период с 1945 по 1950 г. он мало чем отличался от доспускового возрастного состава. Заметно иным соотношение возрастных групп в уловах стало только в последние годы. Это связано с тем, что условия размножения боджака ухудшились позднее, чем у зимнего бахтака, так как его нерестилища были расположены глубже. Поскольку боджак является карликовой расой севанских форелей с очень медленным темпом роста и, однако с самым интенсивным питанием, снижение его уловов не наносит значительного ущерба форелевому хозяйству Севана.

Спуск озера повлиял на состояние запасов летнего бахтака и гегаркуни, т. е. тех рас форелей, воспроизводство которых в той или иной мере связано с рыбоводными мероприятиями. Запасы гегаркуни целиком поддерживаются благодаря деятельности рыбоводных заводов. Ежегодно в притоки Севана выпускается свыше 40 млн. штук личинок гегаркуни. Личинок летнего бахтака выпускают много меньше — не более 9—10 млн. штук. По-видимому, у летнего бахтака сохранился и озерный нерест на тех нерестилищах, где еще есть выход родниковых вод.

По всей вероятности, факторами, определяющими численность гегаркуни и летнего бахтака, в значительной степени являются условия, способствующие выживанию молоди рыб как в речках, так и в озере. Молодь, выпускаемая рыбоводными заводами в реки и озеро в основном в виде личинок, мало жизнестойка и дает большой отход. Кроме того, рыбоводная продукция выпускается в речки далеко неравномерно и без учета состояния кормовой базы в месте выпуска молоди. Устранение этих и многих других недостатков даст возможность значительно увеличить эффективность севанского рыбоводства.

Снижение уровня озера превысило 13 м. Спуск вековых запасов вод Севана привел к тому, что эвтрофирование водоема усиливается, вследствие чего прозрачность воды снизилась на 20% по сравнению с допускowymi годами. В связи со замучиванием донных отложений окисляемость увеличилась в два раза, что временами приводит к понижению содержания кислорода на 15—20%.

Значительное ухудшение условий жизни для форелей наступит при понижении уровня более чем на 15 м. Вследствие интенсивного размывания илов в озере заметно ухудшится кислородный режим, что может привести к заморным явлениям в периоды ледоставов, участившихся в последние годы. Кормовая база форелей также изменится в худшую сторону.

При существующей высокой интенсивности промысла севанских форелей и малой площади нерестилищ воспроизводительная способность их будет недостаточна для поддержания запасов на должной высоте. Поэтому постоянное сокращение естественного размножения еще полнее должно компенсироваться рыболовными средствами.

В настоящее время первоначальный проект спуска озера изменен. По новому проекту сокращение площади зеркала озера составит всего 13% (ранее предусматривалось уменьшение площади озера в шесть раз). Снижение уровня должно прекратиться приблизительно на двадцатиметровой отметке.

По всей вероятности, в последние годы спуска озера условия жизни форелей в нем еще сильнее ухудшатся, что приведет к существенному сокращению их запасов. Поэтому важнейшей целью всех рыбохозяйственных исследований, проводимых станцией на озере, должна стать разработка мер сохранения запасов форелей в новых для них условиях на возможно высоком уровне.

В первые годы после перевода озера на ирригационный режим плохие условия обитания форелей, вероятно, сохранятся. По мере того, как прибойной волной будет взмучиваться все меньшее количество илов, кислородный режим станет более благоприятным для форелей, условия откорма значительно улучшатся, что, по-видимому, повлечет за собой увеличение запасов.

ВЫВОДЫ

1. Спуск оз. Севан в настоящее время превысил 13 м, обнажилось 122 км² площади дна. Несмотря на это, уловы севанских форелей сохранились относительно на высоком уровне.

2. Дальнейший спуск озера значительно ухудшит условия обитания форелей. Можно предположить, что образование новых нерестилищ постепенно прекратится, поскольку мягкие грунты будут размываться крайне медленно. Биомасса основного корма форелей — бокоплавов, по-видимому, будет и впредь сокращаться, что значительно изменит условия откорма взрослых рыб. Заметно понизится содержание кислорода в воде.

3. Необходимо ускорить осуществление мероприятий, способствующих сохранению возможно высокого уровня озера, а вместе с тем и запасов севанских форелей, представляющих не только большую хозяйственную ценность, но и прекрасный материал для акклиматизации во многих водоемах Советского Союза.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимиров В. И. 1950 Материалы по изучению запасов рыб озера Севан за 1941—1945 гг. — Труды Севанск. гидробиол. станции, т. XI.
- Давидян М. Г. 1955. Питание севанских форелей. — Там же, т. XIV.
- Дешинская А. С. 1950. О биологии размножения форели озера Севан. Там же т. XI.
- Маркосян А. К. 1948. Биология гаммарусов озера Севан. — Там же, т. X.
- Маркосян А. К. 1959. Продуктивность бентоса озера Севан. — Труды VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод.
- Павлов П. И. 1947. Основные озерные нерестилища и влияние спуска озера Севан на запасы форелей. — Труды Севанск. гидробиол. станции, т. IX.
- Фридман Г. М. 1948. Бентос прибрежной зоны озера Севан. — Там же, т. X.
-

РЕЗОЛЮЦИЯ

ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ ПО ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ

г. Москва

26—30 января 1960 г.

Советский народ, успешно выполнив принятый XXI съездом КПСС план развития народного хозяйства первого года семилетки и уверенно намечающий дальнейшие перспективы развития хозяйства, добился больших успехов на фронте науки и техники. Рыбохозяйственная наука и техника в нашей стране непрерывно развиваются.

Теоретической базой для разработки методов промысловой разведки и прогнозирования уловов, а также для осуществления практических мероприятий по рыбоохране, регулированию рыболовства, воспроизводству рыбных запасов и внедрению новых способов лова рыбы являются исследования динамики численности рыб.

Всесоюзное совещание по динамике численности рыб, организованное Икhtiологической комиссией Академии наук СССР и Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), отмечает своевременность обсуждения поставленных в программе вопросов.

Заслушав и обсудив свыше 70 докладов и фиксированных выступлений, посвященных вопросам динамики численности промысловых рыб, Совещание считает необходимым подчеркнуть, что проблема численности рыб продолжает оставаться одной из важнейших проблем в рыбохозяйственной науке. Успешная разработка этой проблемы позволит с достаточной научной обоснованностью построить рациональное рыбное хозяйство, обеспечить перспективное планирование развития рыболовства, разработать наиболее совершенную методику долгосрочных прогнозов и рекомендовать основные направления воспроизводства рыбных запасов.

Значение проблемы динамики численности рыб и некоторых других водных животных несомненно возросло. Ответственность учреждений и отдельных исследователей, занятых ее разработкой, значительно повысилась. Практическое значение работ в этом направлении особенно четко определилось именно теперь, когда в соответствии с семилетним и перспективным планами развития советского рыбного хозяйства перед всеми работниками рыбной промышленности и рыбохозяйственной науки поставлены важнейшие задачи быстрого развития рационального рыболовства в открытых морях и океанах и создания высокопродуктивного рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах необъятных просторов нашей Родины.

Все это настоятельно требует всемерной интенсификации исследований, обеспечивающих разработку прогрессивной теории динамики численности промысловых рыб.

За период, прошедший со времени Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (1951 г.), советские ученые углубили и расширили исследования в области динамики численности рыб и других водных организмов, добившись определенных успехов в этом направлении. Продолжая развивать современную прогрессивную концепцию динамики стада рыб, исходя из диалектико-материалистической теории развития и из представлений о единстве организма и среды, о реальности вида, о приспособительном значении видовых признаков и свойств, об этапности развития и других теоретических положений, советская биологическая рыбохозяйственная наука разработала ряд вопросов, обогатив эту теорию, и выявила ряд звеньев, способствующих более успешному практическому применению ее для оценки численности промысловых рыб, для прогнозирования колебаний запасов и для разработки методов ведения рационального рыбного хозяйства.

Основное положение современной теории динамики стада рыб — это представление о том, что тип динамики стада, включая и тип нерестовой популяции, являются приспособлениями, разрешающими противоречия единства вида и среды, и направлены на поддержание численности популяции. Это представление основывается на том, что колебания численности и биомассы стада рыб есть результат взаимодействия популяции и условий жизни. Продуктивность популяции промысловой рыбы, определяемая по величине выхода хозяйственно ценной продукции, есть результат взаимодействия вида (его приспособительных свойств), его среды и формы хозяйства.

Относительно высокая плодовитость рыб по сравнению с животными других классов позвоночных и отсутствие в большинстве случаев у рыб заботы о потомстве обуславливают большую роль внешних условий во время развития икры и личинок и приводит к резким всплескам численности отдельных поколений у многих видов рыб.

У большинства рыб максимальная и сильно колеблющаяся смертность приходится на ранние стадии развития. В этот период, особенно при переходе с пассивного питания на активное, большое, а подчас и решающее влияние могут оказывать абиотические и биотические факторы среды.

Приспособительные свойства рыб (пульсация ареала, миграция, изменение спектра питания с возрастом, изменения темпа роста и наступления половой зрелости, относительная способность взрослых рыб переносить голод и др.) направлены на сохранение популяции.

Потенциальные кормовые ресурсы водоема всегда больше фактически потребляемого рыбой количества пищи. В одном и том же водоеме, при одних и тех же кормовых ресурсах обитают поколения рыб, отличающиеся одно от другого по численности в десятки раз. Часто кормовые ресурсы недоиспользуются в связи с ограниченными условиями или нарушением нормальных условий размножения рыб.

Общая численность и биомасса популяции рыб устанавливаются в соответствии с обеспеченностью пищей в течение длительного периода времени, охватывающего существование большого числа генераций.

Форма ведения рыбного хозяйства и в первую очередь рыболовства, согласно данной теории, должна обеспечивать максимальную продуктивность стада и наиболее полное использование промысловыми рыбами кормовых ресурсов водоема.

Советскими исследователями уточнены и систематизированы представления о ведущих связях, уточнена методика прогнозирования в условиях возрастающей интенсивности рыболовства и на основании учета колебаний численности промысловых рыб выявлены изменения биологических свойств популяции. Это позволяет правильно оценивать запасы и прогнозировать численность ее колебания у ряда основных промысловых рыб.

В то же время Совещание отмечает, что масштабы осуществляемых исследований по динамике численности промысловых рыб и особенно эффективность исследований в некоторых разделах продолжают оставаться на уровне, не удовлетворяющем требованиям быстро развивающегося морского и океанического рыболовства и нуждам рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах страны.

В ограниченном масштабе и недостаточно разносторонне проводятся исследования, связанные с выявлением форм, характера и степени влияния интенсивности рыболовства, а также влияния нерационального промысла на численность и биологические особенности популяций. Весьма ограничены исследования, направленные на изучение закономерностей, определяющих убыль и пополнение промыслового стада, реакцию популяции на изменившиеся условия жизни при различной численности стада и изменившихся условиях обитания. Почти не ведутся исследования по разработке проблемы динамики численности рыб в условиях, когда естественное размножение заменяется рыбоводными мероприятиями. В крайне ограниченном масштабе начаты работы по изучению селективного действия орудий лова, по установлению величины естественной смертности, в том числе влияния хищников на численность и поведение популяций, и другие. Мало используются физические и химические методики исследования.

Недостаточно внедряются в практику рыбохозяйственных исследований математический анализ количественных характеристик корреляционных связей (впервые попытки применения математического анализа при изучении запасов рыб были сделаны Ф. И. Барановым), биологическая и механизированная обработка биостатистических материалов. Вместе с тем современная рыбохозяйственная наука требует более широкого использования физических и химических методов исследования промысловых объектов среды обитания.

Совещание считает, что проблема динамики стада, его количественных и качественных изменений остается одной из основных проблем современной биологии — важнейшим разделом проблемы взаимоотношения организма и среды. Успешная разработка проблемы динамики численности рыб может осуществляться только на основе представлений современной диалектико-материалистической биологии.

Совещание считает, что установление причин, масштабов и закономерностей динамики численности рыб может быть осуществлено лишь в результате широких комплексных биологических исследований объектов хозяйства с обязательным учетом их требований к условиям жизни, а также природных условий и воздействия человека. Необходимо всестороннее изучение организма рыбы и состояния популяции в конкретных условиях среды, детальное исследование гидрологического режима (в широком понимании) и кормовых условий, существенным образом влияющих на распространение, поведение, миграции и динамику численности рыб. Важнейшим фактором, нередко определяющим структуру и численность популяций промысловых рыб, в настоящее время является интенсивный и в ряде случаев еще нерациональный промысел.

степень и характер воздействия которого на популяцию должны тщательно учитываться.

Совещание считает, что разработка проблемы колебаний численности промысловых рыб может успешно осуществляться только при условии рассмотрения ее с биологических позиций, т. е. признания, что колебания численности популяции происходят в результате сложного и многогранного взаимодействия вида с факторами внешней среды, что проявляется в закономерном приспособительном изменении морфологических, физиологических и экологических признаков и свойств особей, составляющих данную популяцию.

Плодотворное развитие биологических рыбохозяйственных исследований возможно лишь на основе прогрессивных представлений материалистической биологии. Творческая разработка современной теории динамики численности промысловых рыб должна строиться на учете типа динамики стада и нерестовой популяции как видового приспособления, этапности индивидуального развития организма, важной роли начальных стадий развития в становлении численности поколения, значения кормового фактора на различных этапах развития, влияния хищников, биологического значения темпа роста и возрастного состава, закономерностей изменения плодовитости, реакции вида на изменения плотности популяции под влиянием рыболовства и флуктуаций численности и др. В свете указанных представлений необходимо совершенствовать методику определения и оценки состояния рыбных запасов.

Необходимо дальнейшее совершенствование методики составления прогнозов, усиление в этом деле роли ВНИРО как центрального методического института, упорядочение промысловой статистики, создание большой сети стационарных и временных наблюдательных пунктов, застройка экспериментальных баз, осуществление систематических океанологических и лимнологических съемок, введение прогрессивных методов обработки материалов с тем, чтобы обеспечить должный уровень прогнозирования. Для этого нужно продолжать и расширять исследования по разработке методов количественного учета рыб, в частности члени, накапливая многолетние данные по этим вопросам. Должны продолжаться также исследования по выявлению причин и масштабов гибели особей на ранних стадиях развития наряду с выявлением закономерностей развития рыб.

Изучение закономерностей динамики стада и их количественного выражения требует скорейшего упорядочения промысловой статистики и приведения ее в соответствие с современными требованиями, в частности совершенствования показателей, характеризующих величину и состав уловов на промысловое усие, и показателей, фиксирующих интенсивность рыболовства. Особенно надо усилить работы по изучению селективности рыболовства.

Поскольку путем мечения промысловых рыб можно решить ряд важных рыбохозяйственных вопросов, в том числе связанных с проблемой динамики численности, необходимы дальнейшая разработка методики мечения и осуществление массового мечения основных промысловых рыб. Для этого просить ВНИРО расширить производство меток для рыб и усилить взаимную информацию по вопросам мечения рыб между бассейновыми институтами и ВНИРО.

В целях установления рационального промыслового использования состава популяции промысловых рыб Совещание рекомендует усилить работы по изучению закономерностей роста рыб (как линейного, так и

весового), жирового и белкового обменов и определяющих их факторов, а также продолжить исследования по выяснению соотношения количества и качества производителей и величины и жизнестойкости получаемого от них потомства у разных видов.

Вопросы обеспеченности пищей и использования рыбами кормовой базы, имеющие большое значение в разработке проблемы динамики численности и организации рационального рыболовства, должны решаться путем углубленных исследований одновременно ихтиологами, гидробиологами и океанологами.

Необходимо предоставление исследовательским рыбохозяйственным учреждениям специальных судов и создание лабораторий, оборудованных современными приборами и аппаратурой (включая счетные машины). Настоятельно необходима организация в системе рыбохозяйственных учреждений лабораторий физиологии и биохимии.

Совещание отмечает, что рационализация эксплуатации стад промысловых рыб в направлении повышения их продуктивности представляет большой резерв рыбной промышленности в семилетнем и перспективном плане развития народного хозяйства.

Необходимо шире и быстрее внедрять в практику рыбной промышленности и рыбоохраны результаты исследований и предложения по рациональной организации рыболовства (рекомендации по установлению рационального промыслового размера, рациональных сроков и мест лова и т. п.). В связи с этим нужно в ближайшие годы закончить разработку основ ведения рационального рыболовства во всех основных внутренних водоемах, а также форсировать исследования в области совершенствования рыболовства.

Особое внимание необходимо уделить разработке новой техники и организации рыболовства, позволяющей производить отлов наиболее желательной части промыслового запаса того или иного вида без нанесения ущерба другим видам рыб. Правила рыболовства должны быть построены на биологической основе и обеспечивать нормальное воспроизводство рыбных запасов и рациональное их использование.

Рассматривая проблему динамики численности промысловых рыб как один из разделов теоретического обоснования рационального рыболовства, Совещание призывает всех работников рыбохозяйственной науки ставить в своих исследованиях в качестве основной задачи научную разработку методов рационального ведения рыбного хозяйства во всех морских и океанических бассейнах и на внутренних водоемах. В условиях быстрого роста добывающего флота и повседневно совершенствования техники поиска и лова рыбы важнейшей и первоочередной целью рыбохозяйственной науки является обеспечение максимального уровня устойчивых уловов высококачественной рыбы при обязательном условии сохранения ее запасов. Такая задача может быть успешно решена только при условии развертывания целеустремленных исследований и разработки прогрессивной теории.

В целях дальнейшего подъема уровня биологических рыбохозяйственных исследований и создания для этого необходимых организационных предпосылок Совещание:

1) обращает внимание на необходимость перестройки современного рыболовства во внутренних морях и других внутренних водоемах в направлении наиболее рационального использования рыбных запасов;

2) поручает Ихтиологической комиссии Академии наук и ВНИРО систематически созывать совещания по вопросам динамики численности рыб и других водных организмов для обсуждения обнаруживаемых

ностей изучаемых явлений и методов исследований по данной а также считает необходимым усилить издание соответствующей научной литературы;

обращает внимание Министерства высшего и среднего специального образования СССР на необходимость усиления подготовки гидро-ихтиологов и рыбоводов;

просит Президиум Академии наук СССР предпринять необходимые меры для издания периодического журнала «Вопросы ихтиологии»; обращает внимание ВНИРО, академических и рыбохозяйственных научных институтов на Каспийском, Азовском и Аральском морях на необходимость разработки проблемы динамики численности рыбы в зарегулированном стоке рек в условиях, когда естественное течение полностью или частично заменяется в той или иной форме искусственными мероприятиями;

просит Ихтиологической комиссии Академии наук СССР информировать соответствующие организации по вопросам, вытекающим из докладов и обсуждений их;

просит Ихтиологической комиссии Академии наук СССР вынести решение конференции 1951 г. об унификации терминов в области научных основ рыбного хозяйства.

просит Президиум Академии наук СССР издать труды настоящего совещания.

выражая желательность широкого использования опыта зарубежных стран в методике рыбохозяйственных исследований, Совещание, отмечая большую работу ВНИРО, сделанную за последние годы по переводной и информационной литературе по различным вопросам рыбного хозяйства, считает необходимым рекомендовать ВНИРО еще более усилить свою деятельность в этом направлении.

Совещание призывает всех работников рыбохозяйственной науки и техники единым фронтом решать важнейшие вопросы рационального рыбного хозяйства в морях и на внутренних водоемах и тем самым способствовать претворению в жизнь грандиозных планов коммунистического строительства в СССР развернутого строительства коммунизма.

СОДЕРЖАНИЕ

Словесное

Вступительное слово председателя организационного комитета совещания
П. А. Монсеева

Дементьева, Ю. Ю. Марти, П. А. Монсеев и Г. В. Никольский.
О закономерностях динамики популяций рыб

Никольский. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства
на структуру популяций и свойства особей облавливаемого стада промысло-
вой рыбы

Дементьева. Значение решающего фактора в свете годовых и много-
летних колебаний численности популяций

Бердичевский. Биологические основы рационального ведения рыбо-
ловства

Боруцкий. О кормовой базе и обеспеченности рыб пищей

Ю. Марти. Миграция и проблема обеспеченности пищей морских рыб

В. Желтенкова. Обеспеченность пищей вида, популяции и поколения
у рыб

Чугунова. О закономерностях роста рыб и их значении в динамике
популяций

Фортунатова. О характере воздействия хищных рыб на структуру
популяции промысловых рыб

Семко. Современные изменения численности тихоокеанских лососей и их
основные причины

Монсеев. Некоторые закономерности динамики численности промысловых
рыб северо-западной части Тихого океана

В. Крогнус. О связях темпа роста и численности красной

Г. Бойко. Основные факторы колебания запаса частиковых и осетровых рыб
Азовского моря

Д. Поляков. Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств
популяций рыб

Д. Лебедев. Воздействие промысла на биологические показатели рыб (по
археологическим материалам)

Ф. Еремеева. Этапность развития и динамика численности рыб

С. Ивлева. Принцип математического моделирования динамики промысловых
популяций рыб

А. Абакумов. Методика изучения динамики весового и линейного при-
роста рыб

Г. Юровицкий. О закономерностях созревания и динамики плодовитости
у рыб

Е. Лапин. О закономерностях изменения структуры популяции рыб с корот-
ким жизненным циклом

Н. Майский. Закономерности динамики численности планктоидных рыб
Азовского моря

и с в. Многолетние колебания численности сельди и другие периодические явления в Белом море	216
и с в. Основные факторы среды, определяющие численность сельди	228
и с в. Абсолютная численность окуни и его иктномасса в мильном поясе. Результаты тотального уничтожения рыб химическим методом	235
и с в. О причинах колебания численности омуля в озере Байкал	238
и с в. Характеристика запасов рыб в зоне Сталинградского водохранилища	248
и с в. Влияние отбирающего действия облавливающих орудий лова на состав облавливаемой популяции рыбы	254
и с в. Связь гидрологических условий с колебаниями численности трески	260
и с в. Влияние изменений различных факторов среды на характер нереста полупроходных рыб в низовьях дельты Волги	265
и с в. Размножение сельди и осетра в условиях зарегулированного стока реки	277
и с в. О воздействии щуки и окуни на популяции некоторых рыб в Волге	283
и с в. О связи плодовитости, жирности рыб и изменчивости размеров сельдевых	290
и с в. Содержание жира в неоплодотворенной икре текучих са-ро-ростового стада воблы	296
и с в. О возможном влиянии питания молоди трески на ее рост	301
и с в. О влиянии нагула и численности производителей на величину вылова каспийского леща	307
и с в. Показатели заиминации в эмбриональный и личиночный периоды жизни черноморской хамсы	314
и с в. Метод оценки обеспеченности рыб пищей	320
и с в. Соотношение роста и полового созревания весенненерестующей рыбы	337
и с в. Значение этапа смешанного питания для выживаемости молоди щуки	344
и с в. Материалы по питанию личинок плотвы на этапе смешанного питания	348
и с в. О связи изменчивости количества пилорических придатков с формами атлантических сельдей с обеспеченностью их пищей	353
и с в. Доступность пищевых организмов некоторым рыбам при разной численности	355
и с в. Защитное значение шипов и колючек у рыб	360
и с в. О доступности личинок хирономид для рыб	361
и с в. Планктон как фактор распределения и продуктивности косячных рыб Балтийского моря	364
и с в. А. Т. Поддубный. О некоторых закономерностях динамики промысловых рыб в Рыбинском водохранилище	374
и с в. Изменение биологических показателей и их приспособительное значение на примере черноморской и азовской хамсы	381
и с в. Время закладки первого годового кольца на чешуе и сроки годового созревания каспийской анчоусовидной кильки	386
и с в. Приспособительное значение разнокачественности личинок сахалинской сельди	391
и с в. Некоторые особенности линейного роста атлантико-скандинавской сельди в летний период	393
и с в. О некоторых закономерностях жиронакопления у сельди	397
и с в. Об измельчании северокаспийской воблы	402
и с в. Влияние зарегулирования стока Волги на величину урожая	411

- Н. А. Константинов. Значение паводковых периодов в жизни
биологических показателей некоторых видов рыб Нижней Волги
- А. В. Володкин. О факторах, влияющих на колебания численности рыб в Арабском море
- В. М. Круглова. Значение Веселовского водохранилища в воспроизводстве полупроходных рыб Азово-Донского бассейна
- В. Н. Злокозов. О биологических основах регулирования вылова сиговых рыб в Обском бассейне
- Е. П. Правоторова. О динамике численности гижигинского стада сельди
- Е. Н. Казанцев. О возможном значении гибридизации в изменении численности волжской сельди и каспийского лузаника
- В. Н. Лукашов. Динамика численности эксплуатируемого стада пикши, леща судака Северного Каспия
- П. И. Грудинин. Влияние кормовой базы на выживаемость личинок азарсы хамсы
- В. Г. Иоганзен и А. Н. Гундрин. Методика определения запаса проходных рыб и степени их использования в речных условиях
- Г. Ф. Деметрива. Определение усилия на единицу лова для оценки изменения плотности стада
- А. Н. Паюсова. О методах наблюдения за молодью пикши и леща в элементарных популяциях
- А. И. Смолей. Влияние спуска озера Севан на состояние запасов форелей
- Резолюция Всесоюзного совещания по динамике численности рыб
-

Труды совещания по динамике численности рыб

Труды Совещаний, вып. 13

Утверждено к печати
Национальной комиссией
по биологии СССР

Москва, издательство «Наука», 1988

Издательство «Наука», 1988

Учредитель: Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), 125 080, Москва, ул. Вильямса, 25. МП 1900-1
Издатель: Издательство «Наука», 1988, 128 стр., 70 коп. 1988
Печать: Издательство «Наука», 1988, 128 стр., 70 коп. 1988
Сдано в печать: 1988, 128 стр., 70 коп. 1988
Сдано в печать: 1988, 128 стр., 70 коп. 1988

Москва, издательство «Наука», 1988

Москва, издательство «Наука», 1988

Москва, издательство «Наука», 1988

Москва, издательство «Наука», 1988

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
50	4 св.	судака	леща
98	11 св.	воблы, леща и каспийского	воблы и каспийского
96	Рис. 1, подпись	Г — лещ филиский	Г — судак ниведский
194	18—17 св.	значительно облегчит пользование вычислительными машинами	может быть значительно облегчено использованием вычислительных машин
198	9 св.	i_T	i_E
308	30 св.	1949...3,13	1948...3,13
309	Табл. 1 (начало), графа 8, 5 св.	3,2	3,8
309	Табл. 1 (продолжение) графа 4, 8 св.	6,8	8,8
353	Сноска	1960, № 6	1961, № 2

Труды совещания по динамике численности рыб